



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
Iztapalapa

**FILOGENIA INTEGRADA DE *PEROMYSCUS FURVUS* CON
CARACTERES MORFOMÉTRICOS Y MOLECULARES**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Biología

PRESENTA

Alejandro Cruz Gómez

Julio 2018

Co-directoras:

Dra. Alondra Castro Campillo
Dra. Livia León Paniagua

Asesora:

Dra. Zamira Ávila Valle

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana,
pertenece al Padrón de Postgrados de Calidad del CONACyT.

El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Alejandro Cruz Gómez

El día 6 de Julio del año de 2018.

Comité Tutorial y Jurado:

Directora: Dra. A. Alondra Castro Campillo

Directora. Dra. Livia León Paniagua

Asesora: Dra. Zamira Ávila Valle.

Sinodal: Dr. Noé Gózales Ruíz

Sinodal: M. en C. Cirene Gutiérrez Blando

Sinodal: Dra. Marcia Ramírez Sánchez

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y a la Coordinación de la Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de La Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, por aceptarme en su programa de estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca número CVU/Becario 718352 durante el periodo 17 de septiembre del 2015 al 19 de julio del 2017.

A la Doctora A. Alondra Castro Campillo, directora de esta tesis, le agradezco el apoyo y confianza que me brindó en todo momento, así como su tiempo y dedicación para la realización de este estudio, el cual forma parte y fue financiado por el proyecto de investigación a su cargo en la DCBS-UAMI (2015-2018, 143.02.046, UAMI)

A la Doctora Livia León Paniagua co-directora de la tesis y curadora de la Colección de Mamíferos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, cuyos comentarios y sugerencias contribuyeron a alcanzar los objetivos.

A la Dra. Zamira Anahí Ávila Valle, asesora de la tesis, tanto por sus clases, sugerencias y correcciones en lo referente a los análisis genéticos, así como por aportarme las bases de datos para los análisis moleculares y del tamaño (morfometría tradicional).

A mis profesoras de Temas Selectos y materias optativas, Dra. Marcia María Ramírez Sánchez, M. en C. Cirene Gutiérrez Blando y M. en C. Arodi Monserrat Farreara Ríos, quienes con su guía resolvieron mis dudas sobre los métodos morfogeométricos utilizados en la tesis; a las dos primeras además por su participación en el Jurado del examen de grado.

Al Doctor Noé Gonzales Ruíz por sus valiosas sugerencias en la revisión de esta tesis y en la revisión de bibliografía, así como por participar en el Jurado del examen de grado.

Al Dr. José Ramírez Pulido, curador de la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, por el acceso a los ejemplares depositados en ella. Asimismo, al Biólogo Juan Patiño por su apoyo logístico en la consulta del material biológico.

Al Fotógrafo Christian Cisternas Smith por sus útiles consejos para la toma de fotografías de los cráneos estudiados en esta tesis.

Al Dr. P. Arturo Salame Méndez por sus comentarios y motivación, pues me levantaron la moral en los momentos más críticos de la escritura de la tesis. Asimismo, muy en especial a él y a la Dra. Castro por su apoyo económico cuando finalizó el apoyo del CONACyT.

A mis amigos y compañeros de clase en la Maestría en Biología, por compartir horas de trabajo dentro y fuera de las aulas.

DEDICATORIA.

A mi Madre Isabel Cruz Gómez por sus sabias palabras y consejos, por su esfuerzo y trabajo, sin los cuales no me habría formado como la persona que soy.

A mis hermanos Gabriela Itzel y Juan Luis, por ser mi alegría y porque siempre han encontrado la manera de dibujarme una sonrisa en cualquier momento.

A Sara, por estar siempre conmigo, apoyándome durante todo el tiempo de la tesis, brindándome su amor y cariño incondicionales.

A mi abuela María Luisa Gómez, cuyas tiernas palabras siempre me motivaron para seguir adelante.

A mis sobrinos, Tía Marisol y a todos aquellos miembros de la familia Cruz que creyeron en mí.

A todos aquellos que al leer el contenido de esta tesis, espero se sientan motivados para continuar con este tipo de estudios y los que se deriven.

RESUMEN.

Se analiza la monotipia de *Peromyscus fuvvus*, especie de ratón ciervo endémica de México que incluye en sinonimia a *P. latirostris* y a *P. angustirostris*, a todo lo largo de su ámbito geográfico en la Sierra Madre Oriental, la Faja Transvolcánica Mexicana y la Sierra Norte de Oaxaca, a partir de diferentes tipos de caracteres (moleculares: genes mitocondriales Citocromo-b, ND3-ND4L-ND4; de tamaño: 18 medidas lineales del cráneo y cinco tamaños de centroide; de forma: cinco caracteres morfogeométricos craneoventrales). Las respectivas filogenias simples con caracteres moleculares, junto con análisis de diversidad y distancias genéticas, así como de redes de haplotipos, corroboraron la identidad genética de cinco grupos geográficos discretos dentro de *P. fuvvus*. Asimismo, las respectivas filogenias simples para el tamaño y forma craneales, probaron el comportamiento de datos continuos sin o con transformaciones para discretizarlos y validaron estos caracteres, descubriendo sus respectivos patrones evolutivos. Al integrar los caracteres por tipo (todos los genes; tamaño y forma) o en conjunto (todos) en filogenias multicarácter, se confirmó que *P. fuvvus* debía ser considerada *sensu lato*. En breve: a) *P. latirostris* en San Luís Potosí y Querétaro, retoma su nivel como especie; b) *P. fuvvus* es politípica con *P. f. angustirostris* en Hidalgo, Puebla y Veracruz, así como con *P. f. fuvvus* en Xalapa y sus alrededores, Veracruz; c) se descubre una *species novo* de Puerto de la Soledad, Oaxaca; d) queda pendiente la situación como especie de las poblaciones de La Esperanza, Oaxaca. El hábitat de todas estas especies, que constituyen y aclaran la situación del Grupo *fuvvus* dentro del Género *Peromyscus*, corrobora su identidad y permite actualizar su estado de conservación.

ABSTRACT

The monotypic *status* of *Peromyscus fuvvus*, an endemic species of deer mouse in Mexico, which includes *P. latirostris* and *P. angustirostris* in synonymy, is analyzed throughout its geographical range, along the Sierra Madre Oriental, the Mexican Transvolcanic Belt, and the Sierra Norte of Oaxaca, by using molecular (mitochondrial gene sequences of Cytochrome-b, ND3-ND4L-ND4), size (18 linear measurements of skull and five centroid sizes), and shape (five cranioventral morphogeometric configurations) characters. The respective simple gene phylogenies, together with genetic diversity and distance analyses, as well as haplotype networks, corroborated the genetic identity of five discrete geographic groups within *P. fuvvus*. Likewise, the respective simple phylogenies for cranial size and shape, allowed to test the behavior of continuous data without or with transformations to discretize them, and validated them as systematic characters, unveiling their corresponding evolutionary patterns. By integrating the characters by type (all genes; size and shape) or as a whole (all characters) in multicharacter phylogenies, it was confirmed that *P. fuvvus* should be considered *sensu lato*. In brief: a) *P. latirostris* (San Lu s Potos  and Quer taro) resumes its level as a species. *P. fuvvus* becomes polytypic with *P. f. angustirostris* in Hidalgo, Puebla and Veracruz, as well as with *P. f. fuvvus* in Xalapa and its surroundings, Veracruz; c) a *species novo* from Puerto de la Soledad, Oaxaca is discovered; d) the situation, as a species, of the populations from La Esperanza, Oaxaca, remains pending. The habitats of all these species, which constitute and clarify the situation of the *fuvvus* Group within the Genus *Peromyscus*, corroborates their identity and allow to update their conservation *status*.

ÍNDICES

ÍNDICE GENERAL

CARÁTULA	I
La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Postgrados de Calidad del CONACyT	ii
JURADO	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
DEDICATORIA	v
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
ÍNDICES	viii
ÍNDICE GENERAL	viii
ÍNDICE DE CUADROS	xix
ÍNDICE DE FIGURAS	xxiii
ÍNDICE DE ANEXOS	xxvii
INTRODUCCIÓN	1
Estructura de la Tesis	6
ANTECEDENTES	10
JUSTIFICACIÓN	15
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	17

OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS PARTICULARES	17
HIPÓTESIS	19
CAPÍTULO 1. CARACTERES MOLECULARES	20-93
INTRODUCCIÓN	20
METODOLOGÍA	22
Obtención de Secuencias Genéticas	22
<i>Grupo externo (GE)</i>	23
<i>Grupo Interno (GI)</i>	25
<i>Ajuste del número de bases en las secuencias genéticas</i>	26
<i>Ajuste del número de GE</i>	27
Representación geográfica de los caracteres moleculares	28
Construcción de Filogenias moleculares simples por distinto método	33
<i>a. Inferencia por Máxima Parsimonia (MP)</i>	34
<i>b. Inferencia Probabilística</i>	34
<i>b.1. Modelos evolutivos para métodos de Inferencia probabilística</i>	34
<i>Citocromo-b</i>	35
<i>ND3-ND4L-ND4</i>	35
<i>b.1.1. Inferencia Bayesiana (IB)</i>	35
<i>b.1.2. Máxima Verosimilitud (MV)</i>	36

Variación genética interpoblacional en el GI	36
<i>Cálculo y análisis de distancias genéticas por AMOVA</i>	36
<i>Redes de haplotipos</i>	37
<i>Distancias genéticas en el gen Citocromo-b con MEGA7</i>	38
RESULTADOS	39
Ajustes en el número de GE.	39
Filogenias moleculares simples, conforme al método	42
<i>Máxima Parsimonia (MP)</i>	42
<i>Métodos Probabilísticos</i>	44
<i>Parámetros de los modelos evolutivos</i>	44
<i>Árboles probabilísticos</i>	44
Descripción de la topologías en las filogenias Moleculares Simples	45
<i>Citocromo-b</i>	45
<i>ND3-ND4L-ND4</i>	51
Variación interpoblacional del GI	55
<i>Distancias genéticas y pruebas para Citocromo-b</i>	55
<i>Distancias genéticas y pruebas para ND3-ND4L-ND4</i>	60
<i>Redes de haplotipos en el Grupo Interno</i>	65
Distancias genéticas dentro del GI y entre todas las OTUs para Citocromo-b	70
<i>Dentro del GI</i>	70
<i>Entre todas las OTUs</i>	72

DISCUSIÓN	73
Relaciones topológicas entre los GI dentro de las filogenias moleculares simples	73
Caracterización genética de los GG1-4 al nivel poblacional	76
Consideraciones taxonómicas para el GI a partir de las filogenias moleculares simples y las distancias genéticas	80
Distancias genéticas entre el GI y los GE con respecto del Grupo <i>furvus</i>	85
CONCLUSIONES	91
CAPÍTULO 2. CARACTERES MORFOMÉTRICOS TRADICIONALES (TAMAÑO)	94-142
INTRODUCCIÓN	94
METODOLOGÍA	96
Obtención de medidas lineares para tamaño	96
Selección de ejemplares y su representatividad geográfica	97
Análisis estadísticos	99
<i>Estadística descriptiva</i>	99
<i>Variación Intrapoblacional</i>	99
<i>Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs</i>	100
Construcción de la filogenia simple, usando el tamaño	101
<i>Filogenias con estados continuos</i>	102
<i>Filogenias con estados discretos</i>	103
RESULTADOS	105

Dimorfismo sexual y polimorfismo etario en cada OTU	105
Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs	109
Filogenias simples del tamaño	118
<i>Caracteres con estados continuos</i>	119
<i>Caracteres con estados discretos</i>	119
DISCUSIÓN	124
Dimorfismo sexual	124
Variación etaria	127
Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs	128
Filogenia del tamaño	133
<i>Mantenimiento de la misma topología para el tamaño</i>	133
<i>Información que aporta la filogenia simple del tamaño</i>	136
<i>Comparación de la información aportada por las filogenias moleculares y la filogenia del tamaño para los GI.</i>	138
CONCLUSIONES	140
CAPÍTULO 3. CARACTERES MORFOGEOMÉTRICOS (FORMA)	143-216
INTRODUCCIÓN	143
METODOLOGÍA	146
Representatividad geográfica de las OTUs	146
Selección de ejemplares	151
Grupo Interno	153

<i>latirostris, Pl, GG1 (32)</i>	153
<i>angustirostris, Pa, GG3 (103)</i>	153
<i>furvus, Pf, GG3 (48)</i>	154
<i>Peromyscus</i> sin determinación, <i>Oax18, GG4 (24)</i>	154
<i>Peromyscus</i> sin determinación, <i>Oax19, GG4 (19)</i>	154
Grupos Externos	154
<i>Peromyscus melanocarpus, Pml (22)</i>	154
<i>Peromyscus ochraventer, Poc (26)</i>	154
<i>Peromyscus mexicanus totontepecus, Pmt (36)</i>	154
<i>Megadontomys cryophilus, Mcr (14)</i>	155
<i>Osgoodomys banderanus, Oba (18)</i>	155
Obtención de imágenes del material biológico	155
<i>Equipo y condiciones de fotografiado</i>	155
<i>Colocación y alineación del cráneo</i>	156
<i>Almacenamiento de imágenes</i>	157
Medición de ejemplares (marcas y semimarcas)	158
<i>Selección de marcas y semimarcas</i>	158
<i>Digitalización de marcas y semimarcas sobre las imágenes</i>	163
<i>Conversión de puntos en marcas y semimarcas</i>	164
<i>Almacenamiento de ejemplares y datos para MG</i>	165
<i>Revisión de la variación en los datos</i>	165

Variación intrapoblacional	165
Filogenia simple de la forma	167
<i>Filogenia con estados de carácter continuos</i>	167
<i>Mapeo de caracteres sobre la filogenia</i>	167
<i>Filogenia con estados de carácter discretos</i>	169
RESULTADOS	172
Variación intrapoblacional	172
Análisis filogenético simple de la forma ventral del cráneo	181
<i>Filogenia de caracteres con estados continuos</i>	181
<i>Discretización de los estados de carácter</i>	191
<i>Construcción de la filogenia con caracteres discretizados</i>	197
DISCUSIÓN	204
Variación intrapoblacional	204
<i>Dimorfismo sexual</i>	204
<i>Variación etaria</i>	204
Filogenia simple con caracteres de forma	206
<i>Información evolutiva contenida en los caracteres morfogeométricos</i>	206
<i>Interpretación de las filogenias simples para la forma.</i>	208
CONCLUSIONES	213
CAPÍTULO 4. FILOGENIAS INTEGRADAS	217-249

INTRODUCCIÓN	217
METODOLOGÍA	218
Filogenias Moleculares Integradas (Genes Mitocondriales)	218
<i>Selección de secuencias y representatividad geográfica</i>	218
<i>Matriz de caracteres</i>	219
<i>Filogenias moleculares integradas</i>	220
Filogenias Morfométricas Integradas (Tamaño + Forma)	221
<i>Filogenias usando caracteres con estados continuos</i>	221
<i>Filogenias usando caracteres con estados discretos</i>	223
Filogenia con Caracteres Moleculares y Morfología	225
<i>Representación geográfica y selección de ejemplares</i>	225
RESULTADOS	227
Filogenia molecular integrada	227
Filogenias morfométricas integradas (tamaño y forma)	229
<i>Filogenias integradas con la forma y tamaño, usando caracteres con estados continuos (Fig. 5.2)</i>	229
<i>Filogenias integradas con la forma y tamaño, usando caracteres con estados discretizados (Fig. 5.3)</i>	231
Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos	234
DISCUSIÓN	236
Filogenia molecular integrada	236
Filogenia integrada para forma y tamaño craneales	238

Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos	242
CONCLUSIONES	246
CAPÍTULO 5. TRATADO TAXONÓMICO Y COROLARIO.	250-302
INTRODUCCIÓN	250
METODOLOGÍA	251
Caracterización de las entidades taxonómicas	251
Recopilación de datos ambientales	252
<i>Datos climáticos (Temperatura, T°; Precipitación, P)</i>	252
<i>Altitud (Alt)</i>	253
<i>Tipos de Vegetación (TV)</i>	253
<i>Hidrografía</i>	254
Elaboración de mapas de distribución	254
Status de conservación	255
Análisis estadísticos	256
<i>Estadística descriptiva</i>	256
<i>Caracterización del hábitat</i>	256
RESULTADOS	257
TRATADO TAXONÓMICO	257
<i>Peromyscus latirostris</i> Dalquest, 1950	258
<i>Descripción</i>	258

<i>Holotipo</i>	258
<i>Comparaciones</i>	259
<i>Distribución</i>	260
<i>Localidad tipo</i>	261
<i>Hábitat</i>	261
<i>Status de conservación</i>	261
<i>Peromyscus furvus</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	262
<i>Descripción</i>	262
<i>Holotipos</i>	264
<i>Comparaciones</i>	264
<i>Distribución</i>	270
<i>Localidades tipo</i>	270
<i>Hábitat</i>	271
<i>Status de conservación</i>	272
<i>Peromyscus solitudinem</i> – <i>spec. nov.</i>	274
<i>Descripción</i>	274
<i>Holotipo</i>	275
<i>Etimología</i>	275
<i>Comparaciones</i>	275
<i>Comentarios taxonómicos</i>	277
<i>Distribución</i>	278

<i>Localidad tipo</i>	278
<i>Hábitat</i>	278
<i>Hábitat</i>	278
Caracteres comparados para el Grupo <i>furvus</i>	279
Áreas de distribución y caracterización del hábitat	283
COROLARIO	291
Deterioro de la vegetación natural en el hábitat de las especies en el Grupo <i>furvus</i>	297
<i>Peromyscus latirostris</i>	297
<i>Peromyscus furvus</i>	299
<i>Peromyscus solitudinem</i> y <i>Peromyscus</i> sp	301
Recomendaciones finales	302
LITERATURA CITADA	303-322
ANEXOS	323

ÍNDICE DE CUADROS

Capítulo 1. Caracteres Moleculares.

Cuadro 1.1. Especies usadas como Grupos Externos (GE), según su tipo, en análisis filogenéticos con o para <i>Peromyscus furvus</i> con secuencias de los genes <i>Cyt-b</i> y ND3-ND4-ND4L, obtenidas de la literatura y del GenBank.	24
Cuadro 1.2. Relación de secuencias con su número de GenBank (NGB) para el GI.	25
Cuadro 1.3. Representación taxonómica y geográfica de las entidades bajo estudio en el Grupo Interno (GI), mostrando los Grupos Genéticos (GG1-4), asignación taxonómica (Taxón), ubicación (Estado, Población con su Clave) y el número de secuencias en los genes analizados, respectivamente.	29
Cuadro 1.4. Distancias geográficas entre las LG de los Grupos Genéticos (GG1-5) en el Grupo Interno.	32
Cuadro 1.5. AMOVA para el gen <i>Cyt-b</i> .	55
Cuadro 1.6. Divergencia genética entre las poblaciones (Pobl) para el gen Citocromo- <i>b</i> dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI.	56
Cuadro 1.7. Divergencia genética entre las poblaciones del GG2 y GG3 para el gen Citocromo- <i>b</i> .	58
Cuadro 1.8. Índices de diversidad genética (P_i) en las poblaciones representativas de los grupos genéticos en el GI, indicando los estadísticos relacionados (Θ P_i con su desviación estándar, DE), así como el número (No.) de mutaciones por tipo, junto con la media y DE respectivas, para el gen Citocromo- <i>b</i> .	58
Cuadro 1.9. AMOVA de los genes ND3-ND4L-ND4.	60
Cuadro 1.10. Divergencia genética entre las poblaciones para los genes ND3-ND4L-ND4 dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI.	61
Cuadro 1.11. Divergencia genética entre las poblaciones del GG2 y el GG3 para los genes ND3-ND4L-ND4.	62
Cuadro 1.12. Índice de diversidad genética (P_i) para los genes ND3-ND4L-ND4 en las poblaciones representativas de los grupos genéticos en el GI, indicando los estadísticos relacionados (Θ P_i con su desviación estándar, DE), así como el número (no.) de mutaciones por tipo, junto con la media y DE respectivas.	63
Cuadro 1.13. Relación de haplotipos (H#) por gen (<i>Cyt-b</i> , ND3-ND4L-ND4) con su respectiva asignación genética (GG), taxonómica (Taxa) y geográfica (Ubicación).	66

Cuadro 1.14. Divergencia genética entre las poblaciones para el gen Citocromo- <i>b</i> dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI expresadas en porcentajes <i>sensu</i> Bradley y Baker. (2001).	71
Cuadro 1.15. Divergencia genética por distancias de Tamura y Nei, expresadas en porcentajes <i>sensu</i> Bradley y Baker (2001), para el gen Citocromo- <i>b</i> entre las diez OTUs.	72
Capítulo 2. Caracteres Morfométricos Tradicionales (Tamaño)	94
Cuadro 2.1. Relación de las 18 medidas usadas para analizar la variación del tamaño craneal, <i>sensu</i> Ávila-Valle <i>et al.</i> (2012), con su respectiva abreviatura y descripción.	96
Cuadro 2.2 Medidas lineares con variación etaria o dimorfismo sexual estadísticamente significativo en cada OTU.	105
Cuadro 2.3. Distancias de Mahalanobis (abajo de la diagonal) entre los centroides de las diez OTUs, junto con la significancia de las pruebas pareadas <i>post hoc</i> de Bonferroni (arriba de la diagonal).	109
Cuadro 2.4. Características de los dos primeros Componentes Principales (CP1-2), junto con los pesos de las 18 variables (Var.) usadas para analizar el tamaño en diez OTUs.	112
Cuadro 2.5. Estadística descriptiva para las cuatro variables que tuvieron con mayor frecuencia los pesos más altos en el CP1 de las diez OTUs analizadas.	117
Cuadro 2.6. Valores de F con su significancia <i>p</i> en los ANOVAs para asignar las diez OTUs bajo estudio en grupos de medias (discretizar) dentro de cada una de las 18 medidas para el tamaño craneal.	120
Cuadro 2.7. Pruebas <i>post hoc</i> de Tukey para discretizar estados en 18 caracteres continuos para el cráneo de las diez OTUs usadas en la filogenia simple para el tamaño craneal.	120
Cuadro 2.8. Matriz de 18 caracteres de magnitud craneal con la respectiva codificación para sus estados discretos (números) en diez OTUs.	121
Capítulo 3. Caracteres Morfogeométricos (Forma)	143
Cuadro 3.1. Representación geográfica NW-SE para cada unidad taxonómica operacional (OTU) con su determinación taxonómica por Estado, número clave de las localidades específicas de colecta (#LECs), colección científica de procedencia (COL) y número de ejemplares (n).	149
Cuadro 3.2. Número de ejemplares adultos fotografiados en cada OTU (GG 1 10), de acuerdo con su sexo y categoría etaria (3-5).	152
Cuadro 3.3. Caracteres cráneoventrales usados en el análisis de la forma, conforme a su origen histomorfológico y morfofunción, junto con las estructuras (ver gradillas en figura 4.3) que contienen y las marcas (ver fotografías en figura 4.3) que los delimitan.	162

Cuadro 3.4. Número de componentes principales que recuperaron $\geq 95\%$ de la variación total (%Var. acum.) para analizar el dimorfismo sexual y la variación etaria en cada carácter de forma en las diez OTUs.	172
Cuadro 3.5. OTUs y caracteres de forma que presentaron variación etaria estadísticamente significativa en las pruebas <i>post hoc</i> de Goodall.	176
Cuadro 3.6. Eigenvalores (λ) y porcentaje discriminatorio, individual (%ID) y acumulado (%AD), de la varianza total que explican las variantes canónicas (CV) significativas para cada carácter de forma; al final se indica el número de grupos pueden ser discriminados, seguidos por el porcentaje de agrupación correcta que logran las respectivas CVs en 1000 réplicas jackknife.	191
Cuadro 3.7. Matriz de caracteres de forma con estados discretizados, por métodos multi y univariados.	197
Cuadro 3.8. Cambios en los caracteres de cada nodo (OTUs y nodos internos con los estados ancestrales de los caracteres) en tres árboles construidos con estados de carácter discretizados.	199
 Capítulo 4. Filogenias Integradas	 217
Cuadro 4.1. Grupos genéticos (GG) del GI con su designación taxonómica (DT), mostrando la procedencia (Estado; LEC. Localidad,) de las secuencias genéticas usadas en los análisis filogenéticos integrados con genes mitocondriales Citocromo- <i>b</i> (719 nb) y ND3-ND4L-ND4 (917 nb).	218
Cuadro 4.2. Representación de las OTUs por 34 secuencias extraídas de 13 LEC para los GG1-4 del GI, junto con las cinco secuencias individuales obtenidas del GenBank para representar individualmente a las respectivas OTUs del GE.	220
Cuadro 4.3. Matriz de caracteres de forma y tamaño del cráneo con estados discretizados para la filogenia integrada de la morfología.	224
Cuadro 4.4. Ejemplares de los GG medidos para los análisis morfométricos con su representación numérica, procedencia geográfica y Colección de resguardo. Ver Cuadros 5.1 y 5.2.	226
 Capítulo 5. Tratado Taxonómico y Corolario.	
Cuadro 5.1. Caracteres morfológicos cualitativos que incluyen tanto rasgos diagnósticos como comparativos, obtenidos de las descripciones originales para las subespecies de <i>Peromyscus fuvvus</i> , así como para <i>Peromyscus latirostris</i> y <i>Peromyscus solitudinem</i> .	279
Cuadro 5.2. Valor promedio, seguido de los valores extremos, en las medidas somáticas y algunas medidas craneales selectas de los <i>Peromyscus</i> del Grupo <i>fuvvus</i> dilucidadas en esta tesis y de la población de La Esperanza, Oaxaca (Grupo Genético 5).	281

Cuadro 5.3. Estadística descriptiva de los grupos de condiciones ambientales (GAC1-6) por taxón (Tx) en el Grupo *furvus*. **290**

Cuadro 5.4. Diferencias en 20 años (D) y porcentajes del cambio (D%), entre las frecuencias (F) de los Tipos de Vegetación (TV), en las localidades específicas de colecta, arregladas por Grupos de Condiciones Ambientales (GCA1-6), para cada *Peromyscus* del Grupo *furvus*. Las diferencias se expresan como pérdida (-) o sin cambio (0) para cada vegetación original (TVO, 1979) y como ganancia (+) individual (por tipo) o global para la vegetación modificada (TVM, 1999) por uso de suelo agrícola, pecuario y urbano. **292**

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1. Caracteres Moleculares.

- Figura 1.1.** Ubicación de los genes *Cyt-b* (elipse verde) y ND3-ND4 (rectángulo naranja) dentro del genoma mitocondrial. Nótese la interregión R entre el gen ND3 y el ND4L. Tomado de Fonseca *et al.* 2008. **21**
- Figura 1.2.** Ubicación de las localidades con datos genéticos (símbolos rellenos) y de otro tipo (círculos abiertos) para cada OTU analizada. **31**
- Figura 1.3.** Consensos estrictos para validar cinco Grupos Externos con Máxima Parsimonia (MP). Los números sobre las ramas son el soporte de 1000 (A, C) y 100 (B, D) réplicas bootstrap, respectivamente. **41**
- Figura 1.4.** Filogenias moleculares simples con Máxima Parsimonia, usando la optimización de Farris. A. Árbol único para Citocromo-*b*. B. Consenso estricto de 41 árboles para ND3-ND4L-ND4. Los números en los nodos corresponden al soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap. **43**
- Figura 1.5.** Filogenias moleculares simples por métodos probabilísticos, usando los modelos evolutivos más adecuados a cada tipo de genes. Los números en los nodos corresponden al soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap. **49**
- Figura 1.6. Redes de haplotipos para los grupos genéticos del GI en las secuencias analizadas.** El haplotipo H_4 subrayado, proviene de dos localidades cercanas en Hidalgo. En ambas redes, los rombos rojos significan mutaciones faltantes. Código de color: verde = GG1, *latirostris*; azul = GG2, *angustirostris*; rosa = GG3, *furvus*; m) y GG4 a la población de Puerto de la Soledad, Oaxaca, sin determinación taxonómica. Los dígitos en las líneas que unen a cada haplotipo indican número de mutaciones (divergencia genética). Ver Cuadro 2.13 para procedencia de los haplotipos (H_#). **68**

Capítulo 2. Caracteres Morfométricos Tradicionales (Tamaño)

- Figura 2.1.** Ubicación de los 18 caracteres lineales (tamaño) craneales utilizados, *sensu* Ávila-Valle *et al.* (2012). **97**
- Figura 2.2.** Distribución de las localidades específicas de colecta (LEC) para el grupo interno (GI) dentro de Grupos Genéticos (GG1-5, rombos blancos dentro de cuadros boleados con código de color) y para los grupos externos (GE, triángulos negros dentro de círculos). **98**
- Figura 2.3.** Agrupaciones entre las diez OTUs, de acuerdo con su tamaño craneal. Los números cercanos a los nodos corresponden a porcentajes de recuperación, después de 1000 réplicas bootstrap y la *r* es el coeficiente de correlación para el dendrograma. **110**
- Figura 2.4.** Importancia de las variables de tamaño en los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) en cada una de las diez OTUs analizadas, de acuerdo con sus pesos. La magnitud de las barras señala los valores absolutos de los pesos; en blanco son **115**

valores negativos y en gris, positivos. Las líneas punteadas rojas indican el valor de corte si todos los pesos fuesen iguales, por lo que encima de ellas quedan aquellas variables con mayor relevancia para el CP.

Figura 2.5. Tamaño de las OTU en las cuatro medidas que alcanzaron pesos más altos en el CP1, arregladas de mayor a menor magnitud. 117

Figura 2.6. Filogenias simples obtenidas con 18 (izquierda) y cuatro (derecha) medidas de tamaño craneal. Los números indican soporte por 1000 réplicas bootstrap. 118

Figura 2.7. Topologías obtenidas por consenso estricto en la construcción de una filogenia simple con el tamaño craneal de diez OTUs, usando todas las medidas analizadas (n = 18, izquierda) o sólo las que se destacaron en el PC1 de los PCA por variable (n = 4, derecha). Las cifras refieren porcentajes en 1000 réplicas bootstrap. 122

Capítulo 3. Caracteres Morfogeométricos (Forma)

Figura 3.1. Distribución de las localidades específicas de colecta (LEC) dentro de cada OTU con los GI (GG1-5) dentro de cuadros y los GE (*Oba*, *Poc*, *Pmt* y *Mc*) dentro de círculos rojos. 148

Figura 3.2. Colocación del equipo para el fotografiado de cráneos. Nótese el uso del trípode para estandarizar la distancia de la cámara al objeto y la posición cenital del encuadre; asimismo, el uso de las lámparas junto con las pantallas de nylon para el flujo indirecto de la luz. 156

Figura 3.3. Marcas y semimarcas (contornos) utilizadas para analizar la información filogenética de la forma craneoventral en cinco caracteres. B-D muestra los peines y abanicos usados para contornos. Las estructuras en las gradillas no están a escala. 161

Figura 3.4 Gradillas de deformación (TPS) con las diferencias significativas entre la forma promedio de los machos (vectores) con respecto de la forma promedio de las hembras (marcas/semimarcas). **A.** Basicráneo Rostral (BCRL) en *M. cryophilus*. **B.** Contorno posterior del arco cigomático (CPAC) en el GG1 (*latirostris*). El extremo anterior del cráneo está a la izquierda. 174

Figura 3.5. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del basicráneo rostral (BCRL) en *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). **A.** Adultos jóvenes (edad 3) contra adultos maduros (edad 4). **B.** Adultos 3 contra adultos viejos (edad 5). Los círculos muestran la configuración promedio de la forma en la edad más joven, mientras que los vectores son la deformación hacia la configuración promedio de la siguiente edad. 177

Figura 3.6. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del contorno posterior del arco cigomático (CPAC). Las comparaciones en A (edades 4 vs. 5) y B (3 vs. 5), corresponden al GG3 (*furvus*, *Pf*); en C (3 vs. 4), D (3 vs. 5) y (4 vs. 5) al GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y en F (3vs. 5) a *Osgoodomys banderanus* (*Oba*). 178

Figura 3.7. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del contorno posterior de la caja craneal (CPCC) en *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). Las 179

comparaciones en A son entre adultos jóvenes y maduros (3 vs. 4); en B, entre adultos jóvenes y viejos (3 vs. 5); en C, entre adultos maduros y viejos (4vs.5).

Figura 3.8. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del basicráneo neural (BCNL). Las comparaciones en A (edades 3 vs. 4) corresponden al GG1 (*latirostris*, *Pf*); en B (3 vs. 4) y C (3 vs. 5) al GG3 (*furvus*, *Pf*); en D (3 vs. 4) y E (3 vs. 5) a *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). Simbología en las gradillas como en la figura 4.5. **180**

Figura 3.9. Filogenia simple de la forma ventral del cráneo con cinco caracteres sin discretizar estados de carácter y fotografías representativas de los taxa. Dígitos rojos entre paréntesis, números asignados por TNT a los nodos; dígitos negros, porcentaje de soporte alcanzado con 1000 réplicas bootstrap. **183**

Figura 3.10. Mapeo de caracteres y sus cambios (flechas) sobre la filogenia de la forma craneoventral, enfatizando los más notorios (flechas rojas). A, apomórfico; P, plesiomórfico; números, cantidad de marcas cambiantes; asteriscos, intensidad del cambio (* leve, ** moderado, *** intenso; en el último esquema se indican los números de los nodos por TNT. **187**

Figura 3.11. Cambios más notorios (flechas rojas) entre nodos y OTUs por carácter (A-E), a lo largo de la filogenia de la forma ventral del cráneo con las coordenadas de las configuraciones promedio (sin discretizar). Las flechas indican la dirección del cambio; los caracteres están a la misma escala. **190**

Figura 3.12. Proyección de las formas promedio individuales y centroides (símbolos más grandes) para cada OTU en los dos primeros ejes canónicos (CV1-2), junto con la agrupación de las OTUs en las cinco variables de forma para el cráneo ventral. Las gradillas ilustran la deformación de las formas promedio al extremo máximo de cada CV con respecto de la forma en las coordenadas 0,0. En los dendrogramas se superponen las CV que permitieron discriminar entre las OTUs, de acuerdo a cada carácter (Cuadro 4.6). **194**

Figura 3.13. Arriba, árboles (1-3) con cinco caracteres discretizados y su consenso estricto (CE); dígitos negros, nodos de TNT; dígitos rojos en el CE, 1000 réplicas bootstrap. Abajo, estados de carácter (dígitos negros) con sus pasos y sinapomorfias en cada carácter de forma. **198**

Figura 3.14. Secuencia de cambios en la forma dentro de la filogenia construida con cinco caracteres craneoventrales en las diez OTUs. **202**

Capítulo 4. Filogenias Integradas

Figura 4.1. A. Filogenias moleculares integradas con los genes mitocondriales *Cyt-b* y ND3-ND4H-ND4.B con MP. B. Cladograma de consenso estricto MP. Los números sobre los nodos corresponden al porcentaje de soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap. **228**

Figura 4.2. A. Árbol filogenético usando cinco configuraciones de forma craneoventral, el tamaño de los cinco respectivos centroides y 18 caracteres lineares de tamaño craneal. B. Igual que en A, pero manteniendo sólo las variables LOCR, LONA, LOMA y ANCI entre los caracteres de tamaño craneal. Los números arriba de las ramas son los soportes luego de 1000 réplicas bootstrap. **230**

Figura 4.3. A. Árboles resultantes de usar cinco configuraciones de forma cráneoventral, el tamaño de los cinco respectivos centroides y 18 caracteres lineares de tamaño craneal, todos con estados discretizados. **B.** Filogenia con 28 caracteres discretizados, de acuerdo al cladograma de CE para los árboles en A. **C.** Árbol filogenético usando las mismas configuraciones de forma cráneoventral, sus cinco respectivos centroides y sólo las variables de magnitud craneal LOCR, LONA, LOMA y ANCI en los caracteres de tamaño craneal. Los números arriba de las ramas son los soportes luego de 1000 réplicas bootstrap. **233**

Figura 4.5. Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos para dilucidar el estado sistemático de cuatro grupos genéticos (GG1-4), actualmente asignados a *Peromyscus fuvvus*. Los moleculares incluyen 1636 nb mitocondriales (719 nb *Cyt-b* + 917 nb ND3-ND4L-ND4) y los morfométricos cinco configuraciones (forma cráneoventral) con sus respectivos CS (tamaño cráneoventral) y un total de 18 (A) o cuatro (B) medidas lineares para el tamaño de todo el cráneo. Los números encima de las ramas son porcentajes después de 1000 réplicas bootstrap. **234**

Capítulo 5. Tratado Taxonómico y Corolario

Figura 5.1. Distribución actual de las especies y subespecies de *Peromyscus* en el Grupo *fuvvus*, considerando la topografía (A) y la hidrografía (B): 1, *Peromyscus latirostris*. 2, *P. fuvvus angustirostris*. 3, *P. f. fuvvus*. 4, *P. solitudinem* y 5, *Peromyscus* de La Esperanza, Oaxaca (Grupo Genético 5), cuyos status sistemático y taxonómico aún deben dilucidarse. El patrón de color en el mapa corresponde con la altitud en que se distribuye cada taxon. ● = localidades específicas de colecta con ejemplares analizados; ● = localidades tipo; ?, localidades con ejemplares identificados, pero no incluidos en los análisis por su bajo número (n = 1). **284**

Figura 5.2. Clasificación del tipo de hábitat para las 173 localidades específicas de colecta (LEC) analizadas en seis grupos de condiciones ambientales (GCA1-6) y su incidencia en la distribución de las entidades taxonómicas del Grupo *fuvvus* (1-5). **286**

Figura 5.3. Comportamiento promedio con su desviación estándar (caja) y valores extremos (bigotes) para tres variables ambientales cuantitativas (A-C), de acuerdo al Grupo de Condiciones Ambientales (GCA1-6) y las frecuencias de las localidades específicas de colecta (LEC) en ellos para los *Peromyscus* del Grupo *fuvvus*: *Pl*, *Peromyscus latirostris*; *Pff*, *P. f. fuvvus*; *Pfa*, *P. f. angustirostris*; *Ps*, *P. solitudinem*; GG5, *Peromyscus* sin denominación formal de La Esperanza, Oaxaca. **287**

Figura 5.4. Porcentajes de cambio ocurridos durante 20 años en los tipos de vegetación naturales para cada entidad en el Grupo *fuvvus*. A la izquierda se muestra la vegetación original como estaba en 1978, en medio el porcentaje global de cambio y a la derecha el estado resultante en 1999 con la vegetación modificada. **297**

ÍNDICE DE ANEXOS.

Capítulo 2. Caracteres Morfométricos Tradicionales (Tamaño)

Anexo 2.1. 323-325

Ejemplares examinados.

Anexo 2.2. 326-338

Estadística descriptiva para 18 variables de tamaño craneal, en donde los ejemplares adultos de 10 OTUs se arreglan por su sexo y categoría etaria.

Anexo 2.3. 339-342

Estadística descriptiva de 18 variables lineales (VAR) para analizar el tamaño craneal en diez OTUs en las que los taxa del Grupo Interno se arreglan dentro de Grupos Genéticos (GG1-5).

Capítulo 3. Caracteres Morfogeométricos (Forma).

Anexo 3.1. 343-345

Marcas y Semimarcas.

Anexo 3.2. 346-348

Filogenia con caracteres sin transformar para obtener estados de carácter, *i. e.*, coordenadas Procrustes de las configuraciones correspondientes por OTU para la forma cráneoventral.

Capítulo 5. Tratado Taxonómico y Corolario.

Anexo 5.1. 349-352

Estadística descriptiva de los Grupos de Condiciones Ambientales (GCA).

Anexo 6. 353-357

Abreviaturas

INTRODUCCIÓN.

En esta tesis se esclarece el estado sistemático y taxonómico de las poblaciones incluidas en la distribución del ratón ciervo *Peromyscus furvus*, especie endémica de México, considerada como como monotípica antes de este trabajo (Harris y Rogers 1999, Harris *et al.* 2000, Rogers y Skoy 2011, Ávila-Valle *et al.* 2012, Ramírez-Pulido *et al.* 2001, 2014, Castro-Campillo *et al.* 2005, 2014). De hecho, se pensaba que la distribución de *P. furvus*, corría a lo largo de la vertiente E de la Sierra Madre Oriental, a través del Eje Volcánico Transversal y en la Sierra Norte de Oaxaca, atravesando el SE de San Luis Potosí, el NE de Querétaro (Sierra Gorda), el SE de Hidalgo, el N de Puebla; N y centro de Veracruz y el N de Oaxaca (J. A. Allen y Chapman 1897, Dalquest 1950, Hall y Kelson 1959, Hall y Álvarez 1961, Hall 1968, 1981, Musser 1964, Huckaby 1980, Harris y Rogers 1999, Harris *et al.* 2000, Ramírez-Pulido *et al.* 2001, Ávila-Valle *et al.* 2012). En esta amplia franja discontinua, la especie ocurre en los ambientes umbrosos de los bosques mesófilos de montaña, coníferas o mixtos, así como en cultivos de café de sombra y frutales, en donde no se ha alterado el dosel arbóreo (Musser 1964, Hall 1968, Huckaby 1980, Rogers y Skoy 2011, Castro-Campillo *et al.* 2005, 2014, Ávila-Valle *et al.* 2012,).

Peromyscus furvus fue descubierta por J. A. Allen y Chapman (1897) con ejemplares de Xalapa, Veracruz. Más tarde, Dalquest (1950) describió a *Peromyscus latirostris* con ejemplares de los alrededores de Xilitla, San Luís Potosí, mientras que 11 años después, Hall y Álvarez (1961) describieron a *Peromyscus angustirostris* con ejemplares de Zacapoaxtla, Veracruz. Sin embargo, ambas

especies fueron supeditadas en sinonimia a *Peromyscus fuvvus* por los trabajos de Musser (1964) y de Hall (1968). Posteriormente, Goodwin (1969) asigna como ejemplares de *Peromyscus melanocarpus* a cuatro individuos capturados en Puerto de la Soledad, Oaxaca, los cuales son reasignados a *P. fuvvus* por Huckbay (1980) y con ello, la distribución esta especie se extiende I SE de San Luís Potosí hasta el N de Oaxaca.

Sin embargo, desde los trabajos de Musser (1964) y Hall (1968), ya se hacía notar el tamaño más grande de las poblaciones en San Luís Potosí, lo cual fue corroborado por otros autores (Hall y Kelson 1959, Hall 1981, Martínez-Coronel *et al.* 1997). Derivado² de eso y de otras características ambiguas en las descripciones originales, la monotipia de *Peromyscus fuvvus* fue examinada a fines del S. XX y en las primeras décadas de S. XXI (Harris y Rogers 1999, Harris *et al.* 2000, Ávila-Valle *et al.* 2002, 2005, 2012). Aunque estos trabajos evidenciaron diferencias bioquímicas (aloenzimas Harris y Rogers 1999) y genéticas con genes mitocondriales (citocromo-*b*, *Cyt.b*, Harris *et al.* 2000; genes de la NDAH, ND3-ND4, Ávila-Valle *et al.* 2005, 2012) para las poblaciones del N y del Sur, los autores decidieron dejar a *P. fuvvus* como monotípica (*e. g.*, Rogers y Eskoy 2011) por considerar que las distancias genéticas no eran suficientes para separarlas como especies. Cabe mencionar que esos trabajos además incluyeron enfoques y métodos tanto fenéticos como cladísticos para abordar los caracteres de estudio, incluyendo el tamaño del cráneo (Ávila-Valle *et al.* 2002, 2012), por lo que, en general, sus resultados no fueron equiparables (De Luna y Mishler 1996).

Por ello, en esta tesis se decidió abordar el *status* sistemático de *Peromyscus furvus* bajo un solo enfoque epistemológico, usando sólo métodos cladísticos para someter caracteres de diferente naturaleza (*i. e.*, genéticos, de tamaño y forma craneales) a análisis filogenéticos (De Luna E. 1995, Mishler y De Luna 1997, Morrone 2013), mediante secuencias obtenidas del GenBank, o de la literatura (Capítulo 2), así como de la consulta de ejemplares de referencia, alojados en colecciones científicas nacionales e internacionales (Capítulos 3 y 4). Para los caracteres moleculares (genéticos, Capítulo 2), se estudiaron secuencias de genes mitocondriales (*Cyt-b*, ND3-ND4L-ND4); para los caracteres de tamaño, 18 medidas lineales del cráneo (Capítulo 3) y el tamaño del centroide en cinco configuraciones de marcas y semimarcas cráneoventrales (Capítulo 5); para la forma (Capítulo 4), cinco variables morfogeométricas cráneoventrales.

Cabe mencionar que la cladística enfatiza la herencia de caracteres que sirven como criterios de organización para la clasificación de taxa (Morrone 2013); por ende, su elección y reconocimiento son el eje central del análisis filogenético (De Luna y Mishler 1996). Así que para probar que los caracteres seleccionados fueran filogenéticamente informativos, en esta tesis se desarrollan primero filogenias simples con cada tipo de caracteres: a) moleculares por cada tipo de genes mitocondriales en el Capítulo 2 (las cuales sirvieron de base para la interpretación de las filogenias simples del tamaño y de la forma); b) con caracteres morfométricos para el tamaño (Morfometría tradicional), Capítulo 3 y c) con caracteres para la forma (Morfometría Geométrica), Capítulo 4; tanto los caracteres de tamaño y de forma que

son continuos, fueron analizados sin transformar o después de hacerlo para discretizarlos. De todas estas filogenias simples, se obtuvo información para valorar cómo se comportaban los caracteres por separado en la reconstrucción de la historia filogenética de las poblaciones asignadas a *P. furvus*. Posteriormente, se construyeron filogenias integradas (Capítulo 5), entre los tipos de caracteres (moleculares y morfométricos) o con todos ellos (filogenias integradas multicarácter). Estos análisis corroboraron que el uso combinado de los caracteres en la reconstrucción filogenética (e. g., filogenias multicarácter) fue mucho más informativo (Huelsenbeck *et al.* 1996, Jenner 2004, Zou y Zhang 2016) para dilucidar el estado sistemático de las poblaciones originalmente asignadas a *P. furvus*.

En todos los análisis filogenéticos, genéticos y estadísticos usados en esta tesis, se consideraron cinco Grupos Genéticos (GG1-5) de poblaciones, acordes con su ubicación geográfica en dirección NW-SE y correspondientes, respectivamente, a *latirostris* (GG1, *Pl*) en San Luís Potosí y Querétaro, *angustirostris* (GG2, *Pa*) en Hidalgo, Puebla y Veracruz; *furvus* (GG3, *Pf*) en Xalapa y sus alrededores, Veracruz; poblaciones de Puerto de la Soledad (GG4, *Oax18*) y de La Esperanza (GG5, *Oax19*) en Oaxaca, ambas sin descripción formal.

Los cladogramas obtenidos tanto con Máxima Parsimonia como con métodos probabilísticos (Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana), descubrieron que los Grupos Genéticos 1-5 constituyen un grupo monofilético con clados y subgrupos que fueron confirmados por los análisis genéticos (redes de haplotipos; diversidad y distancias genéticas *sensu* Ávila-Valle *et al.* (2012). Aunque para la cladística, la

mínima categoría taxonómica de reconocimiento es la especie (Morrone 2013), los subgrupos en los clados, avalados por las distancias genéticas y las redes de haplotipos, pueden ser interpretados taxonómicamente (Capítulo 6) como entidades específicas y subespecíficas (De Luna *et al.* 2005), a partir del nivel de divergencia genética bajo el concepto genético de especie *sensu* (Bradley y Baker 2001, Baker y Bradley 2006). Como se recomienda (Bradley y Baker 2001, Baker y Bradley 2006), la descripción de las entidades taxonómicas descubiertas y propuestas en esta tesis con los análisis genéticos, son reforzadas con caracteres morfométricos y morfológicos distintivos, así como con datos sobre su distribución, hábitat y estado de conservación en el Capítulo 6.

En breve (Capítulo 6), los resultados garantizaron la revalidación de *Peromyscus latirostris* como especie monotípica y endémica en San Luís y Querétaro; de *P. furvus* como especie politípica y endémica con dos subespecies: *P. f. furvus* en Veracruz y *P. f. angustirostris* en Hidalgo, Puebla y Veracruz. Asimismo, se describe una nueva especie monotípica y endémica de Puerto de la Soledad y sus alrededores en Oaxaca. Finalmente, quedó pendiente dilucidar si el GG5 (La Esperanza, Oaxaca), que corresponde a otra nueva especie, está también asociado con el Grupo *furvus* o con *Peromyscus melanocarpus*, debido a que no se habían obtenido secuencias de los mismos genes mitocondriales analizados en esta tesis (Capítulo 2) y es por ello que sólo se la incluye en los análisis de los Capítulos 3-4 y sólo se hacen comentarios sobre ella en el Capítulo 6.

Es importante mencionar también que antes de este estudio, la conformación del Grupo *furvus* entre las especies del Género *Peromyscus* era incierta (Bradley *et al.* 2007, Platt *et al.* 2015). Aquí se usaron como Grupos externos para la reconstrucción filogenética (Capítulos 2-5) algunas especies congenéricas que alguna vez fueron colocadas dentro de este grupo (*e. g.*, *P. ochraventer*, Carleton 1989; *Peromyscus melanocarpus*, Musser y Carleton 2005), así como a *Peromyscus mexicanus*, ya que *P. furvus* fue considerado dentro del Grupo *mexicanus* (Hooper 1968). A estas tres especies de *Peromyscus*, se añadieron *Osgoodomys banderanus* y *Megadontomys cryophilus*. Por cuanto a los tres *Peromyscus* del grupo externo, Robert D. Bradley y sus colegas (Bradley *et al.* 2007, Platt *et al.* 2015), descubrieron que, a diferencia de *M. cryophilus*, no estaban en el mismo clado que *P. furvus sensu stricto*, mientras que *O. banderanus* siempre fue basal en los cladogramas y estuvo muy alejada de las especies del Género *Peromyscus sensu lato* (*e. g.*, incluyendo Géneros que fueron elevados desde Subgéneros). Los análisis de esta tesis evidencian que las poblaciones consideradas dentro de *P. furvus* desde San Luís Potosí y hasta Oaxaca, la definen sólo *sensu lato* y, por ende, las entidades específicas mencionadas en el párrafo anterior conforman propiamente al Grupo *furvus*.

Estructura de la Tesis

El formato de esta tesis obedece las indicaciones del Manual de Operación de la Maestría en Biología 2015, pero debido a la cantidad de información derivada de los análisis filogenéticos simples por tipo de carácter e integrados (filogenias multicarácter), se decidió separar los respectivos métodos, resultados, discusión y

conclusiones en por Capítulos. Por ende, en general, la estructura y contenido de esta tesis es como sigue:

Aspectos Generales. Incluye la presente **Introducción; Antecedentes y justificación; Preguntas de investigación; Hipótesis y Objetivos** (general y particulares).

Capítulo 1. Caracteres Moleculares. Se definen y caracterizan genéticamente los cinco Grupos Genéticos (GG1-5) del Grupo Interno, así como los cinco taxa del Grupo Externo incluidos en todas las filogenias de la tesis. Se obtienen y estandarizan las secuencias de los genes mitocondriales usados tanto del GenBank como de la literatura todas las Unidades Taxonómicas Operativas (OTUS, inglés) en los Grupos Interno y Externo. Se desarrolla la construcción de filogenéticos moleculares simples con Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Además se analiza la variación genética intra e interpoblacional de cada OTU en el GI, mediante el análisis de diversidad y distancias genéticas, así como de análisis de las redes de haplotipos. Los resultados de este capítulo conforman la base para la interpretación de los resultados con otros caracteres (Capítulos 2-5).

Capítulo 2. Caracteres Morfométricos Tradicionales (Tamaño). Se analizan 18 medidas craneales lineales que fueron tomadas de una base de datos provista por la Dra. Zamira A. Ávila-Valle. Primeros se analiza la influencia de la edad y el sexo sobre el tamaño craneal dentro de los Grupos Genéticos y Grupos Externos. Además, se buscó reducir el número de variables de tamaño mediante técnicas de

exploración multivariadas. Las medidas fueron tratadas como caracteres sistemáticos a partir de análisis filogenéticos simples, usando Máxima Parsimonia. Primero fueron incorporadas a los análisis filogenéticos como caracteres continuos (sin transformar) y luego como caracteres discretizados, a partir de su transformación previa *sensu* Guerrero *et alii* (2003). Estos últimos análisis se hicieron con todas las medidas y con aquellas que resultaron ser más informativas en los análisis multivariados.

Capítulo 3. Caracteres Morfogeométricos (Forma). La forma de las estructuras presentes en la cara ventral del cráneo fue analizada a partir de cinco caracteres sistemáticos, mediante Morfometría Geométrica. Para conocer la influencia del sexo y la edad en cada carácter cráneoventral morfogeométrico, se exploró previamente la variación intrapoblacional (sexo y edad). De la misma manera que en el tamaño, los caracteres de forma fueron primero tratados como continuos en la construcción de la correspondiente filogenias por Máxima Parsimonia. Posteriormente, fueron discretizados mediante una transformación *ad hoc*, adecuando el método propuesto por Ramírez-Sánchez *et al.* (2015).

Capítulo 4. Filogenias Integradas (Multicarácter). Primero se integraron y analizaron los caracteres según su tipo, en moleculares (Cyt-b y ND3-ND4L-ND4) y morfométricos con todas las medidas para el tamaño o con el número reducido, y las medidas para la forma; en las filogenias integradas de tamaño y forma, además se usó el tamaño del centroide para cada rasgo cráneoventral utilizado y con los caracteres sin o con transformación (discretizados). Posteriormente, se generó una filogenia con datos moleculares (genes) y morfométricos (tamaño y forma), siguiendo

los mismos criterios; e. g., todas las medidas o con medidas reducidas; caracteres sin transformar o discretizados. Estos resultados son la base para la interpretación taxonómica de las entidades resultantes en las filogenias. Asimismo, se discute el estado del Grupo *furvus*, incluyendo a las especies de *Peromyscus* y de *Megadontomys* en el Grupo Externo.

Capítulo 5. Tratado Taxonómico y Corolario. Primero se hace la descripción de las entidades taxonómicas resultantes en los Capítulos 2-5 dentro del **Tratado Taxonómico**, incluyendo los rasgos morfológicos propuestos en la literatura para distinguir a los taxa. Se realiza un análisis con estadística multivariada para las condiciones cuantitativas del hábitat con 19 variables climáticas y la altitud de cada localidad específica de colecta. Esto y el uso de mapas de vegetación, clima, hidrografía, entre otros, permite delimitar la distribución geográfica de cada entidad y coadyuva a soportar las decisiones taxonómicas. Finalmente, en el **Corolario** del capítulo (y de la tesis), mediante un análisis de cambios en la vegetación, ocurridos en 20 años, junto con la revisión de literatura que maneja datos en las primeras dos décadas del S. XXI, se hacen comentarios sobre el estado de conservación de las especies en el Grupo *furvus*, así como de los estudios que deben realizarse para dilucidar: a) cuál es el estado de los *Peromyscus* del GG5 (La Esperanza, Oaxaca); b) si existen más subentidades en *P. f. angustirotris*; c) cómo es el estado de conservación actualizado de los *Peromyscus* en el Grupo *furvus*.

Finalmente, después de la **Literatura Citada**, la tesis incluye una serie de **Anexos** en donde se detalla información geográfica, morfométrica, estadística y del hábitat de las especies, así como sobre las abreviaturas utilizadas.

ANTECEDENTES

J. A. Allen y Chapman (1897) describieron a *Peromyscus furvus*, usando ejemplares de Xalapa, Veracruz, como una especie de tamaño grande dentro del género (media, valores extremos; 263, 248-282; 131, 123-145; 27.9, 26-29; 21.9, 20-23), la cual se distinguía por: un cráneo muy grande, fuerte y pesado; color dorsal del pelaje (cabeza a rabadilla), marrón a negruzco hasta completamente melánico (Huckaby 1980); dorsos de manos y pies, blancos; partes inferiores gris blanquecino; en ocasiones los adultos poseen la punta de la cola blanca (Rogers y Eskoy 2011).

P. furvus sufrió dos cambios taxonómicos internos importantes, ya que su sinonimia incluyó dos especies descubiertas después de la descripción original. En 1950, Dalquest describe a *Peromyscus latirostris* con ejemplares de Apetzco, San Luis Potosí, la cual difería de *P. furvus* por tener mayor tamaño corporal, pelaje ligeramente más pálido, cráneo más ancho y nasales con mayor expansión anterior (“forma de campana”). Luego, a partir de ejemplares de Zacualpan en Veracruz, Hall y Álvarez (1961) nombraron a *Peromyscus angustirostris* que presentaba una coloración más blanquecina, menor amplitud cigomática y nasales estrechos, comparada con *P. furvus*.

Más tarde, cuando Musser (1964) revisó ejemplares de Hidalgo, Veracruz y Puebla, encontró que varias características distintivas de *P. angustirostris* se presentaban también en muchos ejemplares de *P. fuvus* (e. g., cola más larga que la cabeza y el cuerpo; contorno dorsal del cráneo convexo desde la región anterior y a través de región interorbitaria, en lugar de casi recto; primer pliegue primario del M3 prominente), además de que otras características craneales como la variación en la forma de los nasales y el tamaño de las bullas auditivas, también se superponían. Por ende, Musser (1964) colocó a *P. angustirostris* en sinónima con *P. fuvus* y también recomendó revisar ejemplares de *P. latirostris* que no incluyó en su estudio. Hall (1968) analizó ejemplares de los tres taxa y también encontró cierto grado de superposición en varios caracteres morfológicos, por lo que supeditó formalmente en sinonimia a *P. angustirostris* y a *P. latirostris* bajo el nombre de *P. fuvus*, aun cuando no fue muy claro en las características revisadas.

Sin embargo, la monotipia de *P. fuvus* ha sido cuestionada por diferentes autores. Harris y Rogers (1999) examinaron diferentes poblaciones a lo largo de su distribución geográfica, mediante frecuencias alélicas de 24 *loci* polimórficos de aloenzimas en siete poblaciones: *P. angustirostris*: 1. Tlanchinol, 2. El Potrero, Hidalgo; 4. Zacualpan, Veracruz. *P. fuvus*: 3. Huauchinango, Puebla; 6. Xalapa, Veracruz; 7. Puerto de la Soledad, Oaxaca. *P. latirostris*: 5. Xilitla, San Luis Potosí). A partir de un enfoque fenético construyeron un dendrograma, usando un análisis de agrupamiento con UPGMA y distancias cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards; asimismo, mediante un enfoque filogenético, obtuvieron un cladograma de máxima

parsimonia (MP), usando en ambos casos, individuos de *P. mexicanus* (*Pm*, Zongolica, Veracruz) y de *P. zahrynychus* (*Pz*, Rayón, Chiapas) como grupos externos. Encontraron segregación de *P. latirostris* contra la mayoría de los ejemplares atribuibles a *P. furvus*, excepto por los de Xalapa, Veracruz, así como contra todos los ejemplares atribuibles *P. angustirostris*, pero concluyeron que sus distancias genéticas no garantizaban un nuevo *status* taxonómico para la primera y mantuvieron a *P. furvus* como monotípica.

Luego, Harris *et al.* (2000) publicaron los resultados de un análisis filogeográfico bajo un enfoque cladístico con 52 ejemplares (números de acceso en GenBank AF270980–AF271032), usando 650 pares de bases (pb) del gen mitocondrial *Cyt-b* para buscar árboles con máxima parsimonia (MP) y otro con máxima verosimilitud (MV), considerando ahora ocho poblaciones en ambos árboles. Al confirmar la segregación de las poblaciones atribuibles a *P. latirostris* de la mayoría de las de *P. furvus* y *P. angustirostris*, especialmente de los individuos de Oaxaca, Harris *et al.* (2000) sugirieron que el tiempo de divergencia más basal correspondía tanto a las poblaciones de Puerto de la Soledad, Oaxaca, como a las de Xilitla, San Luis Potosí (*P. latirostris*); sin embargo, mantuvieron a *P. furvus* como monotípica, debido a los criterios para distinguir a una especie filogenética.

De manera independiente, Ávila Valle, dirigida por las Dras. León Paniagua y Castro Campillo, abordó el problema del estado sistemático de *P. furvus* con morfometría tradicional y un enfoque fenético en su tesis de licenciatura (Ávila-Valle *et al.* 2002), mientras que en su tesis de maestría (Ávila-Valle *et al.* 2005) realizó

además un análisis cladístico con los genes mitocondriales ND3-ND4, respectivamente. Para sus análisis morfométricos Ávila-Valle *et alii* (2002) examinaron 19 medidas craneales de 557 ejemplares adultos, procedentes de 166 localidades específicas (LE), desde San Luís Potosí hasta Oaxaca, incluyendo la mejor representación geográfica conocida de la especie con base en ejemplares de 14 colecciones científicas nacionales (5) y extranjeras (9); estas 166 LE fueron arregladas dentro de 19 localidades grupo (LG). Para los análisis moleculares Ávila-Valle *et alii* (2005) también obtuvieron una mayor representación geográfica que los trabajos anteriores, pues utilizó 74 ejemplares de 15 localidades selectas, dentro de ocho LG para representar a los tres taxa históricos. Parte de los resultados de las dos tesis se publicaron en conjunto (Ávila Valle *et al.* 2012).

Por cuanto a la variación del tamaño craneal, aunque Ávila-Valle *et al.* (2012) encontraron amplia superposición en todas las medidas craneales entre todas las LG dentro de sus análisis discriminantes, también hallaron cierto grado de diferenciación en la longitud máxima del cráneo, la longitud de los nasales, la amplitud posterior del arco zigomático, la anchura del hueso frontal y la profundidad de la caja craneana. A partir de estos resultados, Ávila-Valle *et al.* (2012) verificaron mayores dimensiones en *P. latirostris* y también sugirieron la existencia de variación al nivel subespecífico entre *P. furvus* y *P. angustirostris*.

Respecto a sus análisis moleculares con los genes mitocondriales ND3-ND4, Ávila-Valle *et al.* (2012:169, 171) incluyeron poblaciones selectas de *P. furvus*, considerando cinco grupos genéticos (GG I-V), a través de su distribución NW-SE,

usando máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB). En todas sus filogenias, sin importar el método utilizado, encontraron reacomodos, especialmente entre las secuencias del centro y sur de la distribución. Con la IB, el GGI al extremo NW (Xilitla en San Luís Potosí y Santa Inés en Querétaro), se separó de todo lo demás en el centro-sur (GGII-V). Dentro de ese clado hermano el GGIV se separó primero de los demás, reuniendo a Mesa de la Yerba con Xico, ambas en Veracruz, en la parte central media. Sigue la separación de solo cuatro de las siete secuencias de El Salto, Puebla (GGIII), las cuales forman un clado hermano con lo que resta de secuencias. En éste último, el GGV que sólo incluyó a Puerto de la Soledad, Oaxaca al SE de la distribución, se separa primero. Finalmente, todas las demás secuencias de distintas localidades en el GGIII, se unieron con las secuencias asignadas al GGII, conformando el grupo GGII-III (Otongo, Tlanchinol y Tenango de Doria, Hidalgo; Zacualpan, Veracruz; El Salto y Huazalingo en Puebla). Finalmente, las cortas distancias genéticas que observaron entre los ejemplares, tanto en su árbol de máxima parsimonia (MP) como en el de IB, llevaron a Ávila-Valle *et al.* (2012) a reagrupar a los cinco GG en dos grandes clados principales: a) un clado norteño correspondiente a *P. latirostris* con ejemplares de San Luís Potosí y Querétaro y b) un clado centro-sur con el resto de los ejemplares, incluyendo a *P. furvus*, *P. angustirostris* y a los ejemplares de Oaxaca.

Por ende, con base en la divergencia genética encontrada, Ávila-Valle *et al.* (2012) sugirieron que las poblaciones norteñas, asignables a *P. latirostris*,

correspondían a una especie válida y que las poblaciones centro-sureñas incluían a *P. furvus*, a *P. angustirostris*, así como a las poblaciones de Puerto de la Soledad, Oaxaca. Lo último, no obstante que Harris *et al.* (2000) sugerían que las últimas podrían representar una especie nueva, diferente de lo que hoy se conoce como *P. furvus*. Aunque Ávila-Valle *et al.* (2012) tampoco llegaron a establecer formalmente el estado sistemático y taxonómico de todas las poblaciones, actualmente reconocidas dentro de *P. furvus*, su trabajo fue considerado como base para revalidar a *P. latirostris* como especie válida por Ramírez-Pulido *et al.* (2014).

JUSTIFICACIÓN

Peromyscus furvus es una especie endémica de México, cuyo actual estado sistemático y taxonómico como especie monotípica, podría estar enmascarando la presencia de entidades reconocidas en el pasado y/o desconocidas para la ciencia. De hecho, su estado permanece en tela de juicio, debido a que los caracteres utilizados no se examinaron bajo un mismo enfoque epistemológico. Por eso, la construcción y análisis de la filogenia, mediante métodos cladísticos, entre las poblaciones consideradas como *P. furvus* actualmente (grupo interno), a partir del uso de grupos externos para enraizar las topologías, garantiza poder dilucidar la historia entre dichas poblaciones y establecer su posible distinción. En su caso, esto permitirá tomar las medidas necesarias para actualizar el estado taxonómico formal de dichas poblaciones *sensu* la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999).

La reconstrucción filogenética es el método ontológico y epistemológicamente más robusto para establecer las relaciones de ancestro-descendencia entre los taxa, siendo los métodos cladísticos los más adecuados (De Luna 1995, De Luna y Mishler 1996, Mishler y De Luna 1997, De Luna *et al.* 2005). La construcción de una filogenia integrada con caracteres moleculares y morfométricos, ha probado ser muy útil para problemas como este (Torres-Pérez *et al.* 2005, Clouse *et al.* 2010, Huang *et al.* 2014, Carrizo y Catalano 2015).

Además del *Cyt-b* (Bradley y Baker 2001), los genes mitocondriales ND3-ND4 son marcadores muy útiles en la reconstrucción de filogenias robustas (Nachman *et al.* 1994, Pastorini *et al.* 2001, Ávila-Valle *et al.* 2005, 2012, Takacs *et al.* 2005, León-Paniagua *et al.* 2007, Castañeda-Rico *et al.* 2014).

El estudio morfométrico craneal (tamaño y forma) asegura información relevante que permite determinar la variación intrapoblacional y discriminarla de aquella que es producto de las relaciones interpoblacionales (*i. e.*, disparidad; Bookstein 1991, Rohlf y Marcus 1993, Adams *et al.* 2004, Zelditch *et al.* 2004). Por un lado es posible analizar el tamaño mediante métodos morfométricos tradicionales, mientras que para el análisis de la forma (*i. e.*, aspecto y tamaño) se hace una nueva contribución, ya que la morfometría geométrica puede generar diferente información acerca de las posibles causas de la variación intra e interpoblacional (Guerrero *et al.* 2003, Morgan, 2009, Mitteroecker *et al.* 2013).

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Pregunta 1: ¿Cuál es el estado sistemático y taxonómico actual de las poblaciones reconocidas dentro de *Peromyscus fuvvus* a lo largo de su distribución geográfica; es decir, se trata de una especie monotípica, politípica o hay más de una especie dentro de ella?

Pregunta 2: ¿Es posible resolver el estado sistemático y taxonómico de las poblaciones actualmente asignadas a *P. fuvvus* a lo largo de su distribución geográfica en la Sierra Madre Oriental, Faja Transvolcánica Mexicana y Sierra Norte de Oaxaca, mediante la construcción de filogenias simples y/o multicarácter que contemplen la variación bioquímica de genes mitocondriales, así como el análisis cuantitativo del tamaño (morfometría tradicional) y de la forma (morfometría geométrica)?

Pregunta 3: Si lo anterior es positivo, ¿pueden replantearse caracteres morfométricos para la determinación taxonómica de las entidades resultantes?

OBJETIVO GENERAL

Esclarecer el estado sistemático y taxonómico del mayor número posible de poblaciones actualmente reconocidas dentro de *Peromyscus fuvvus*, mediante un enfoque filogenético.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar el mayor número posible de poblaciones actualmente circunscritas a *P. fuvvus* a lo largo de su distribución geográfica, de acuerdo con los caracteres

genéticos (genes mitocondriales) y morfométricos (tamaño, forma del cráneo) considerados en este trabajo.

- Conformar el grupo interno (GI) con las poblaciones de *P. furvus* arregladas en grupos genéticos y taxonómicos, a lo largo de su distribución geográfica.
- Seleccionar lo taxa que conformarán los grupos externos (GE), de acuerdo a su cercanía filogenética con el GI.
- Construir filogenias simples con cada tipo de caracteres, incluyendo distintos criterios (*i. e.*, Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud y/o Inferencia Bayesiana).
- Utilizar las filogenias construidas con distintos tipos de genes mitocondriales (Cyt-*b*; ND3-ND4) como referencia base para interpretar las relaciones filogenéticas entre los componentes del GI y para interpretar los resultados de las filogenias construidas con otros caracteres.
- Construir la filogenia del tamaño craneal con base en 18 medidas lineares, mediante métodos multivariados y cladísticos.
- Construir la filogenia de la forma craneal con suficientes configuraciones de marcas, mediante análisis de morfometría geométrica, multivariados y cladísticos.
- Integrar filogenias multicarácter (diferente tipo de caracteres) que permitan dilucidar el estado sistemático de las poblaciones asignadas a *P. furvus*.
- En caso de encontrar suficientes evidencias, proponer la descripción taxonómica formal de las entidades autónomas que resulten, incluyendo caracteres distintivos.

HIPÓTESIS

H₀: Si *Peromyscus furvus* es una entidad monotípica, tanto el grado de divergencia genética como de disparidad en el tamaño y la forma del cráneo de sus poblaciones, no garantizarán el reconocimiento de entidades distintas dentro de ella a ningún nivel (e. g., subespecie, especie), a lo largo de su distribución geográfica.

H_A: Si *Peromyscus furvus* contiene más de una entidad o es un especie politípica, tanto el grado de divergencia genética como de disparidad en el tamaño y la forma del cráneo de sus poblaciones, garantizarán el reconocimiento de entidades y/o subentidades distintas dentro de ella, a lo largo de su distribución geográfica.

CAPÍTULO 1. CARACTERES MOLECULARES

INTRODUCCIÓN

La construcción de hipótesis filogenéticas con caracteres moleculares se vale de la ubicación de las bases nitrogenadas en el DNA y sus transformaciones a través del tiempo para inferir relaciones de ancestro-descendencia (Simon *et al.* 1994). Entre las ventajas de usar caracteres moleculares para la construcción de filogenias, está su amplia representatividad, pues cada posición en una secuencia de bases, corresponde con un carácter o rasgo, por lo que un solo gen puede contener gran número de caracteres (Hillis 1987). Asimismo, los únicos cuatro estados (ATCG) en los caracteres moleculares son inambiguos, discretos y homólogos, propiedades requeridas en la construcción de filogenias con caracteres cladísticos (De Luna y Mishler 1996).

Por su parte, entre las características ventajosas del DNA mitocondrial (DNAm) para inferir relaciones filogenéticas a nivel de especie, destaca su tasa de mutación elevada (Gibson *et al.* 2004), que no es influenciado por la hibridación y que las diferencias encontradas entre secuencias se deben únicamente a mutaciones y no a procesos de recombinación (Doyle 1992). En particular, se ha comprobado que el gen Citocromo-*b*--el cual constituye la subunidad principal de los complejos transmembrana *b6f* y *bc1* que forman parte de la cadena respiratoria de eucariotas y procariotas aerobios--tiene un alto grado de correspondencia con la delimitación de especies en estudios taxonómicos clásicos de mamíferos (Johns y Avise 1998, Avise

y Walker 1999), además de que provee un punto de referencia para la definición de categorías de intraespecíficas (Bradley y Baker 2001).

Asimismo, los genes ND3-ND4—que forman parte de la coenzima nicotin adenin dinucleótido deshidrogenasa (NADH^+)—tienen una función análoga al *Cyt-b* para definir relaciones inter e intrapoblacionales, ya que también han probado ser útiles en la construcción de filogenias robustas para resoluciones taxonómicas (Nachman *et al.* 1994, Wade 1999; Pastorini *et al.* 2001, Ávila-Valle *et al.* 2005, Takacs, *et al.* 2005, León-Paniagua *et al.* 2007, Ávila-Valle *et al.* 2012; Castañeda-Rico *et al.* 2014).

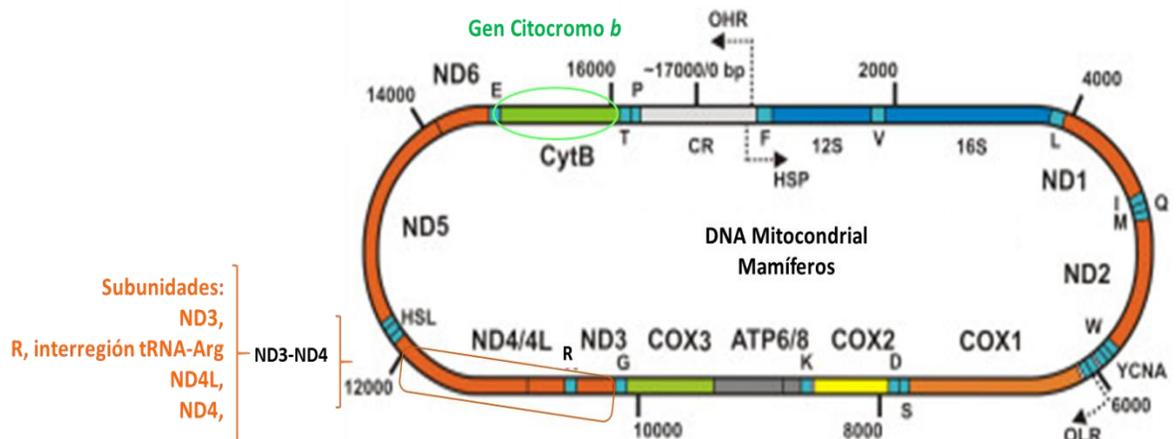


Figura 1.1. Ubicación de los genes *Cyt-b* (elipse verde) y ND3-ND4 (rectángulo naranja) dentro del genoma mitocondrial. Nótese la interregión R entre el gen ND3 y el ND4L. Tomado de Fonseca *et alii* 2008.

En el caso de *Peromyscus furvus*, precisamente han sido estos genes, *Cyt-b* (Harris *et al.* 2000) y ND3-ND4 (Ávila-Valle *et al.* 2012), los que se han usado para intentar dilucidar su estado sistemático. Por ende, en esta tesis se retoma y reinterpretar la construcción de hipótesis filogenéticas, es decir, las topologías

generadas con estos genes. La figura 1.1 muestra la ubicación de los genes *Cyt-b* y ND3-ND4 dentro del genoma mitocondrial de mamíferos.

METODOLOGÍA.

Obtención de Secuencias Genéticas: En esta sección las secuencias genéticas son los ejemplares y, por ende, son referidas como Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs en inglés). Las OTUs de los taxa usados como Grupos Externos (GE) son las especies y se las refiere por su abreviatura (Cuadro 2.1), mientras que en el Grupo Interno (GI) se usa el Grupo Genético, siguiendo a Ávila-Vale *et alii* (2012), pero modificado para esta tesis con su abreviatura (GG1-4), así como la designación taxonómica corriente o histórica o su abreviatura como sigue: GG1 = *latirostris*, *Pl*; GG2 = *angustirostris*, *Pa*; GG3 = *furvus*, *Pf*; GG4 = Puerto de la Soledad, Oaxaca, *Oax18* y GG5 = La Esperanza, Oaxaca, *Oax19*, el cual no se analiza en este capítulo por no contar con las secuencias mitocondriales analizadas (Cuadro 12).

La mayor parte de las secuencias genéticas se obtuvieron a partir del GenBank® (Genetic Sequence Database, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>, EUA, National Center of Biotechnology Information, NCBI; National Institutes of Health, NIH), el cual forma parte de la International Nucleotide Sequence Database Collaboration (Benson *et al.* 2013). De cada secuencia se recabó el número de acceso en el GenBank (NGB), la referencia publicada cuando la tenía, así como el número de bases (nb, Cuadros 1.1 y 1.2).

Grupo externo (GE). El Cuadro 1.1 muestra las 15 especies propuestas en la literatura como GE para analizar las poblaciones asignadas a *P. furvus*. Los GE se presentan arreglados aquí por su tipo en: Hermanos (mismo grupo de especies en el género *Peromyscus*), Cercanos (*Peromyscus* de otros grupos de especies) y Lejanos (diferente género). Sin embargo, sólo nueve de los 15 GE (marcados con un asterisco, *, en el Cuadro 1.1), contaban con ejemplares accesibles en las dos colecciones mastozoológicas con el mayor número de ejemplares del GI (Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, acrónimo MZFC-M; Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, acrónimo UAMI), lo cual era indispensable para poder analizar caracteres morfológicos.

En el Cuadro 1.1, al nombre científico, siguen las citas de la literatura por cada tipo de gen mitocondrial. Gen *Cyt-b*: a, Bradley *et alii* (2007); b, Light *et alii* (2016); c, Miller y Engstrom (2008); d, Rogers *et alii* (2007); e, Pérez-Consuegra *et alii* (2015). Genes ND3-ND4L-ND4: f, Ávila-Valle (2005); g, Ávila-Valle *et alii* (2012); h, León-Paniagua *et alii* (2007); i, Wade (1999). Luego se mencionan los respectivos números de acceso en el GenBank (NGB, las secuencias faltantes en esa base, se transcribieron desde Wade 1999) y el número de bases (nb) para cada secuencia y el código taxonómico que identifica cada secuencia.

Cuadro 1.1. Especies usadas como Grupos Externos (GE), según su tipo, en análisis filogenéticos con o para *Peromyscus furvus* con secuencias de los genes *Cyt-b* y ND3-ND4-ND4L, obtenidas de la literatura y del GenBank.

OTU Especie, subespecie	<i>Citocromo-b</i>				<i>ND3-ND4L-ND4</i>			
	Cita	NGB	nb	Cod	Cita	NGB	nb	Cod
Grupos Externos Hermanos								
<i>Peromyscus mayensis</i> *	c	EF989987	1056	<i>Pmy1</i>	i	--	1294	<i>Pmy1</i>
	c	EF989988	1056	<i>Pmy2</i>	i	--	1294	<i>Pmy2</i>
<i>P. melanocarpus</i> *	a	EF028173	1143	<i>Pml1</i>	g	JN885472	1042	<i>Pml1</i>
	a	CMC29192	1143	<i>Pml2</i>	g	JN885473	1042	<i>Pml2</i>
<i>P. ochraverter</i> *	b	JX910119	1143	<i>Poc1</i>	i	--	1294	<i>Poc</i>
	a	DQ973106	1143	<i>Poc2</i>				
Grupos Externos Cercanos								
<i>P. mexicanus totontepecus</i> *	a	AY376425	1143	<i>Pmt1</i>	f	U83862	1334	<i>Pmt1</i>
	a	EF028174	1143	<i>Pmt2</i>	f	JN885471	1043	<i>Pmt2</i>
	e	TTU82759	1143	<i>Pmt3</i>	--			
	e	CNMA34309	1143	<i>Pmt4</i>	--			
<i>P. eremicus</i>	a	AY322503	1143	<i>Per1</i>	f	U83861	1334	<i>Per1</i>
	a	AY195799	1143	<i>Per2</i>	--			
<i>P. maniculatus</i>	a	DQ000484	1143	<i>Pmn1</i>	f	AF374578	1436	<i>Pmn1</i>
	a	AY322508	1143	<i>Pmn2</i>	--			
<i>P. boylii</i>	a	AF155388	1143	<i>Pby1</i>	g	U83864	1334	<i>Pby1</i>
	a	AF155392	1143	<i>Pby2</i>	g	JN885470	1043	<i>Pby2</i>
<i>P. zarhynchus</i> *	a	AY195800	1143	<i>Pzr1</i>	i	--	1294	<i>Pzr1</i>
	a	EF028169	1143	<i>Pzr2</i>	i	--	1294	<i>Pzr2</i>
Grupos Externos Lejanos								
<i>Podomys floridanus</i>	a	DQ973110	1143	<i>Pof</i>	g	U83865	1334	<i>Pof</i>
<i>Neotomodon alstoni</i>	a	AY195796	1143	<i>Nal1</i>	g	JN885474,	1021	<i>Nal1</i>
	a	AY195797	1143	<i>Nal2</i>	g	JN885475	1021	<i>Nal2</i>
<i>Megadontomys cryophilus</i> *	a	DQ861373	1143	<i>Mcr1</i>	g	DQ793119	1062	<i>Mcr1</i>
	a	BYU16076	1143	<i>Mcr2</i>	--			
<i>Osgoodomys banderanus</i> *	a	DQ000473	1143	<i>Oba1</i>	g	U83860	1335	<i>Oba1</i>
	a	TK45952	1143	<i>Oba2</i>	--			
	a	EF98985,	1040	<i>Oba3</i>	--			
<i>Habromys ixtlani</i> *	a	DQ973099	1143	<i>Hix1</i>	h	DQ793101,	1326	<i>Hix1</i>
	a	DQ861395	1143	<i>Hix2</i>	h	DQ793100.	1326	<i>Hix2</i>
<i>H. lophurus</i>	d	DQ861398	1143	<i>Hlo1</i>	g	U83863	1333	<i>Hlo1</i>
	d	DQ861397	1143	<i>Hlo2</i>	--			
<i>Baiomys taylori</i> *	b	KU299004	1443	<i>Bty1</i>	f	U83829	1332	<i>Bty1</i>
	b	KU299003	1443	<i>Bty2</i>	--			

* = Nueve especies analizadas aquí; en **negritas** las cinco especies que quedaron para todos los análisis filogenéticos con caracteres morfométricos. Las fuentes a-i en los genes se citan en el texto (--, sin cita). NGB, número del GenBank; nb, número de bases.

Grupo interno (GI). El Cuadro 1.2 resume la información sobre las secuencias para el gen *Cyt-b* (n = 49) desde Harris *et alii* (2000) y para los genes ND3-ND4L-ND4 (n = 58) desde Ávila-Valle *et alii* (2012). Como antes, de cada OTU en el GI (GG, entidad taxonómica o población), se muestra la información obtenida para las secuencias; *i. e.*, número en el GenBank (NGB), número de bases (nb) y el código que identifica las secuencias, de acuerdo a las localidades grupo (LG) de procedencia y el número progresivo de cada ejemplar en ellas.

Cuadro 1.2. Relación de secuencias con su número de GenBank (NGB) para el GI.

Entidad Especie o Población	Cítocromo- <i>b</i> ¹			ND3-ND4L-ND4 ²		
	NGB	Nb	Código	NGB	Nb	Código
Grupo Genético 1, GG1						
<i>latirostris</i>	AF270981, AF270987, AF271001, AF271004, AF271006, AF271015, AF271016, AF271020	719	Xili1-8	JN885476 a JN885488	1044	Xili1-13
<i>latirostris</i>				JN885489 a, JN885491, JN885493	1044	Saln1-3, 5
Grupo Genético 2, GG2						
<i>angustirostris</i>	AF270989, AF270998, AF270999, AF271002, AF271008, AF271023, AF271028	719	Tlan1-7	JN885501 a JN885503	1043	Oton1-3
<i>angustirostris</i>	AF271014, AF271026	719	Metp1-2	JN885494	1043	Tlan1
<i>angustirostris</i>	AF270991, AF271003, AF271005, AF271009, AF271010, AF271019, AF271024, AF271028	719	TeDo1-8	JN885495 a, JN885498	1043	Tlan2-5
<i>angustirostris</i>	AF270982 a AF270984, AF270986, AF270988, AF270990, AF271018, AF271022, AF271025	719	Huau1-9	JN885499 a JN885500	1043	Tlan6-7
<i>angustirostris</i>	AF270985, AF270993, AF271021	719	Zacu1-3	JN885515 a, JN885521	1044	XiJu1-7
<i>angustirostris</i>				JN885504 a, JN885510;	1044	Zacu1-7
Grupo Genético 3, GG3						
<i>furvus</i>	AF270980, AF271030 a AF271032	719	Xalp1-4	JN885522 a, JN885527	1043	MsYb1-6
<i>furvus</i>				JN885528 a, JN885532	1043	Xalp1-5
Grupo Genético 4, GG4						
Puerto de la Soledad, Oax18	AF270992, AF270994 a AF270997, AF271000, AF271007, AF271011 a AF271013, AF271017, AF271027	719	PtSI1-12	JN885533, JN885534, JN885535, JN885536, JN885537	1043	PtSI1-5

Usadas por Harris *et al.* (2000)¹ y por Ávila Valle *et al.* (2012)². Ver el Cuadro 1.3 para las abreviaturas.

Ajuste del número de bases en las secuencias genéticas. Para homologar discrepancias de la longitud de las secuencias para ambos genes entre los nueve GE (Cuadro 0.1) con ejemplares en las colecciones UAMI y MZFC-M y las secuencias para los cinco GI (Cuadro 1.2), fue necesario ajustar el número de bases (nb) en los primeros. Para ello, todas las secuencias para cada gen se alinearon por separado, a partir del codón de inicio, con la opción ClustalW de la paquetería MEGA7 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis, Ver. 7.0-7.2, <https://www.megasoftware.net>, Kumar *et al.* 2016) y luego se editaron para excluir los nucleótidos sobrantes, procurando que: a) el inicio y término coincidieran entre los miembros de los GE y del GI; b) se obtuviese un mínimo de 700 nb. Las secuencias ya editadas para cada gen, fueron almacenadas por separado en archivos FASTA y de texto (ASCII). Con estos ajustes, se construyeron las respectivas matrices de caracteres moleculares para los análisis filogenéticos, las cuales contienen el número de bases (nb) en las columnas y el número de ejemplares del GE y del GI en las filas (OTUs), de acuerdo por su OTU .

En general, las secuencias obtenidas para los GE contaban con un número total de bases cercano al que compone al gen Citocromo-*b* (nb = 1,140-1,143, Cuadro 1.1). Sin embargo, como todas las secuencias del GI sólo se tenían 719 bases (Cuadro 1.2), todas las secuencias del GE se ajustaron a esa misma longitud.

Por su parte, la longitud entre las regiones analizadas de los genes ND3-ND4 en el GI fue de 1040-1044 nb (Figura 1.1, Cuadro 1.2), mientras que esa misma longitud varió de 1042-1336 nb entre los cinco taxa del GE (Cuadro 1.1). Al respecto, la longitud de la región ND3, tanto en las secuencias del GI como del GE, fue de 306

nb y la región ND4L fue de 293 nb. En cambio, la región ND4 varió de 372-623 nb, por lo que fue ajustada a 372 nb. Además, aunque la interregión tRNA-Arg fue de 65 nb para todos los otros taxa (R en Fig. 1.1), excepto para *P. melanocarpus* (GE hermano) en donde no había sido secuenciada, se decidió eliminarla tanto en los GI como en los GE. Como resultado de todos estos ajustes, la longitud final de todas las secuencias fue de 971 nb, comprendiendo los genes ND3-ND4L-ND4.

Ajuste del número de GE. Se construyó una filogenia preliminar simple, usando las respectivas matrices de caracteres con las secuencias para cada gen, mediante Máxima Parsimonia (MP) para probar el efecto de ir eliminando los GE sobre la topología resultante *sensu* Luo *et alii* (2010). Para ello se realizó un análisis heurístico en donde se mantuvieron 100 árboles con 1000 réplicas y la opción de búsqueda TBR+TBR con el programa WinClada (Ver. 1.00, <http://www.diversityoflife.org/winclada>, Nixon 2002); asimismo, se obtuvieron los soportes para las ramas a partir de 1000 réplicas bootstrap (muestreo con reemplazo). Primero se corrieron los análisis con los nueve GE (Cuadro 1.2) con ejemplares en las colecciones UAMI y, MZFC-M. Posteriormente, se fueron eliminando especies de los GE por remuestreo sin reemplazo (jackknife), hasta que solo quedó un número mínimo de especies, a partir de las cuales se recuperó la misma topología.

Luego, para validar los mínimos GE obtenidos por el procedimiento anterior, se generó un nuevo análisis para cada gen en el programa filogenético de acceso libre TNT (Tree analysis using New Technology, Ver. 1.1, Fundación Miguel Lilo,

Ministerio de Educación, Tucuman, Argentina, The Willy Henning Society, WHS, <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>, Goloboff *et al.* 2008) y el algoritmo de nuevas tecnologías (NTS), usando las opciones *ratchet*, *drift* y *tree fusing* para buscar los árboles, bajo los parámetros estándar. De ser necesario, se obtuvo un solo cladograma mediante consenso estricto a partir de los árboles generados para cada gen (Kitching *et al.* 2000); luego, para estimar los soportes de las ramas se realizó un remuestreo con reemplazo (bootstrap) con 100 réplicas, los cuales fueron dibujados como porcentajes en los árboles finales de los respectivos genes. A partir de la verificación, cada tipo de GE (e. g., hermano, n = 2; cercano, n = 1; lejano = 2) quedó representado en todos los análisis filogenéticos subsecuentes por cinco especies, las cuales aparecen en negritas dentro del Cuadro 1.1.

Representación geográfica de los caracteres moleculares. La procedencia geográfica de las secuencias en las OTUs se tomó del GenBank, de la literatura o de las etiquetas de los ejemplares, según fuese el caso. A partir del análisis para obtener el mínimo número de GE, las cinco OTUs seleccionadas, de acuerdo con su tipo y sus respectivas abreviaturas (Cuadro 1.1) fueron: Grupos Externos Hermanos: *Peromyscus melanocarpus*, *Pml*; *P. ochraventer*, *Poc*. Grupo externo cercano: *P. mexicanus totontepecus*, *Pmt*. Grupos Externos Lejanos: *Megadontomys cryophilus*, *Mcr*; *Osgoodomys banderanus*, *Oba*.

En el Cuadro 1.3 se resume la representación geográfica de cada OTU con las poblaciones arregladas en dirección NW-SE, dentro los genes mitocondriales analizados, incluyendo los datos de las OTUs y los datos geográficos. Para las OTUs

del GI, se muestra la abreviatura de la OTU con la entidad taxonómica (GG y taxa) y su procedencia, incluyendo el Estado, el nombre de la localidad grupo (LG) y el número de la localidad específica de colecta (nLEC), seguido de los datos de la misma y el código de identificación de las secuencias genéticas (LEC (Código)). En las OTUs de los GE se incluye la especie con su abreviatura, el Estado y la LEC con el Código para las secuencias respectivas. A partir del último número del código, también se deriva el número total de secuencias analizadas por OTU; asimismo, los códigos permiten ligar la información de las secuencias con los Cuadros 1.1 y 1.2. En general, se encontró un número suficiente de secuencias genéticas para representar las OTUs analizadas en esta tesis (Cuadros 1.1-3) con la única excepción de La Esperanza, Oaxaca (GG5, *Oax19*) por carecer de secuencias genéticas publicadas para *Cyt-b* y para ND3-ND4L-ND4, por lo que fue excluida de los análisis genéticos.

Cuadro 1.3. Representación taxonómica y geográfica de las entidades bajo estudio en el Grupo Interno (GI), mostrando los Grupos Genéticos (GG1-4), asignación taxonómica (Taxón), ubicación (Estado, Población con su Clave) y el número de secuencias en los genes analizados, respectivamente.

Entidad Taxonómica	Datos geográficos y el Código de las Secuencias		
Gen Citocromo-b, Cyt-b			
Grupo Interno(GI, <i>Peromyscus</i>)			
<u>OTU, abreviatura</u>	<u>Estado</u>	<u>Localidad Grupo* (nLG)</u>	<u>nLEC. Localidad Específica de Colecta, Código</u>
GG1, <i>latirostris, Pl</i>	San Luís Potosí	<i>Xilitla</i> (LG1)	3. Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla, Xili1-8
GG2, <i>angustirostris, Pa</i>	Hidalgo	Tlanchinol (LG2)	35. 3 km E Tlanchinol, Tlan1-7
GG2, <i>angustirostris, Pa</i>	Veracruz	<i>Zacualpan</i> (LG6)	62. La Colonia, 6.5 km W Zacualpan, Zacu1-3
GG2, <i>angustirostris, Pa</i>	Hidalgo	Metepec (LG8)	74. 21.8 km NE Metepec, Metp1-2
GG2, <i>angustirostris, Pa</i>	Hidalgo	Tenango de Doria (LG7)	80. El Potrero, 10 km SW Tenango de Doria, TeDo1-8
GG2, <i>angustirostris, Pa</i>	Puebla	Huauchinango (LG10)	82. Rancho El Paraíso, 6 km SW Huauchinango, Huau1-9
GG3, <i>furvus, Pf</i>	Veracruz	<i>Xalapa</i> (LG13)	115. Banderillas, 6 km NW Xalapa, Xalp1-4
GG4, No tiene, <i>Oax18</i>	Oaxaca	<i>Puerto de la Soledad</i> (LG18)	157. 1.5 km S Puerto de la Soledad, PtSl1-12
Grupos Externos (GE)			
<u>OTU, abreviatura</u>	<u>Estado</u>	<u>Localidad Específica de Colecta, Código</u>	

<i>P. ochraventer</i> , Poc	San Luís Potosí	0.8 Km E Las Abritas, Poc1-2
<i>P. melanocarpus</i> , Pml	Oaxaca	Municipio Santiago Comaltepec, La Esperanza, 11 km SW Hacienda San Isidro, Pml1
<i>P. m. totontepecus</i>	Veracruz	10 km SE (por carretera) Zongolica, 1,850 m, Pmt1-2
<i>P. m. totontepecus</i>	Veracruz	Manuel Gutiérrez Nájera, Misantla, 878 m, Pmt3-4
<i>Megadontomys cryophilus</i> , Mcr	Oaxaca	Municipio Teotitlán, 1.5 km S Puerto de la Soledad, 2,600 m, Mcr1-2
<i>Osgoodomys banderanus</i> , Oba	Michoacán	Coalcoman, Tehuantepec, 17.5 km WSW Coalcoman, Oba1-2
<i>Osgoodomys banderanus</i> , Oba	Michoacán	La Mira, 8 km N of La Mira, Oba3

Genes ND3-ND4L-ND4

Grupo Interno (*Peromyscus*)

<u>OTU, abreviatura</u>	<u>Estado</u>	<u>Localidad Grupo* (nLG)</u>	<u>nLEC. Localidad Específica de Colecta, Código</u>
GG1, <i>latirostris</i> , Pl	San Luís Potosí	Xilitla (LG1)	3. Ejido Aguayo, 6.2km N Xilitla, Xili1-13
GG1, <i>latirostris</i> , Pl	Querétaro	Santa Inés (LG2)	15. El Pemoche, Saln1
GG1, <i>latirostris</i> , Pl	Querétaro	Santa Inés (LG2)	22. Santa Inés, 2.5 Km NW, Saln2-3
GG1, <i>latirostris</i> , Pl	Querétaro	Santa Inés (LG2)	23. Santa Inés, 2 Km W, Saln4-5
GG2, <i>angustirostris</i> , Pa	Hidalgo	Tlanchinol (LG4)	37. 4 Km E Tlanchinol, Tlan1-4
GG2, <i>angustirostris</i> , Pa	Hidalgo	Tenango de Doria (LG7)	43. Carr. Tehuatlán-Huazalingo 10km NW Tenango de Doria, TeDo1-2
GG2, <i>angustirostris</i> , Pa	Hidalgo	Otongo (LG3)	45. 1.5 km S, 3.8 km W Otongo, Oton1-3
GG2, <i>angustirostris</i> , Pa	Veracruz	Zacualpan (LG6)	63. 3.2 E km Zacualpan, Zacu1-7
GG2, <i>angustirostris</i> , Pa	Puebla	Xicotepec de Juárez (LG9)	83. El Salto, XiJu1-7
GG3, <i>furvus</i> , Pf	Veracruz	Mesa de la Yerba (LG13)	120. Mesa de la Yerba, MsYb1-6
GG3, <i>furvus</i> , Pf	Veracruz	Xalapa (LG13)	126. Xico, Xalp1-5
GG4, No tiene, Oax18	Oaxaca	Puerto de la Soledad (LG18)	150. Puerto de la Soledad, PtSl1-5

Grupos Externos (GE)**

<u>OTU, abreviatura</u>	<u>Estado</u>	<u>Localidad Específica de Colecta, Código</u>
<i>P. ochraventer</i> , Poc	San Luís Potosí	Santa Isabel
<i>P. melanocarpus</i> , Pml		Ávila-Valle 2011**
<i>P. m. totontepecus</i>		Ávila-Valle 2011**
<i>M. cryophilus</i> , Mcr	Oaxaca	Puerto de la Soledad, Cuicatlán
<i>O. banderanus</i> , Oba		Ávila-Valle 2011**

* = En itálicas las localidades cercanas a la localidad tipo o de donde se recolectaron por primera vez.

** = No hay datos sobre la localidad, se indica el nombre de quien subió las secuencias al GenBank y el año en que lo hizo. Ver Cuadros 1.1-2 para las fuentes.

Se construyó un mapa (Fig. 1.2) con la ubicación geográfica de las localidades grupo (LG) para para el GI, junto con las LEC para los GE con el programa QGIS Wien (ver. 2.080-2.93, 02-20-2015, QGIS Development Team, Viena, Austria; <https://qgis.org/es/site/forusers/download.html>). En él mapa se muestra en cuáles de las LG se tienen datos moleculares (DNA mitocondrial, DNAM) para el GI (símbolos negros: rombos ambos tipos de genes; triángulos, sólo ND3-ND4L-ND4; cuadros, sólo *Cyt-b*) o no (círculos abiertos, LG usadas en los análisis morfométricos);

mientras que todos los GE cuentan con datos moleculares (círculos rojos). En el mapa también aparece el código de color que agrupa las LG del GI dentro de Grupos Genéticos (GG1-5) y que se usa a lo largo de la tesis: GG1, verde; GG2, azul; GG3, rosa; GG4, naranja; GG5, morado. Nótese que se ha incluido al GG5 sólo como referencia, pues no se analiza en este capítulo por carecer de datos moleculares. Las abreviaturas de mapa aparecen en el Cuadro 1.3.

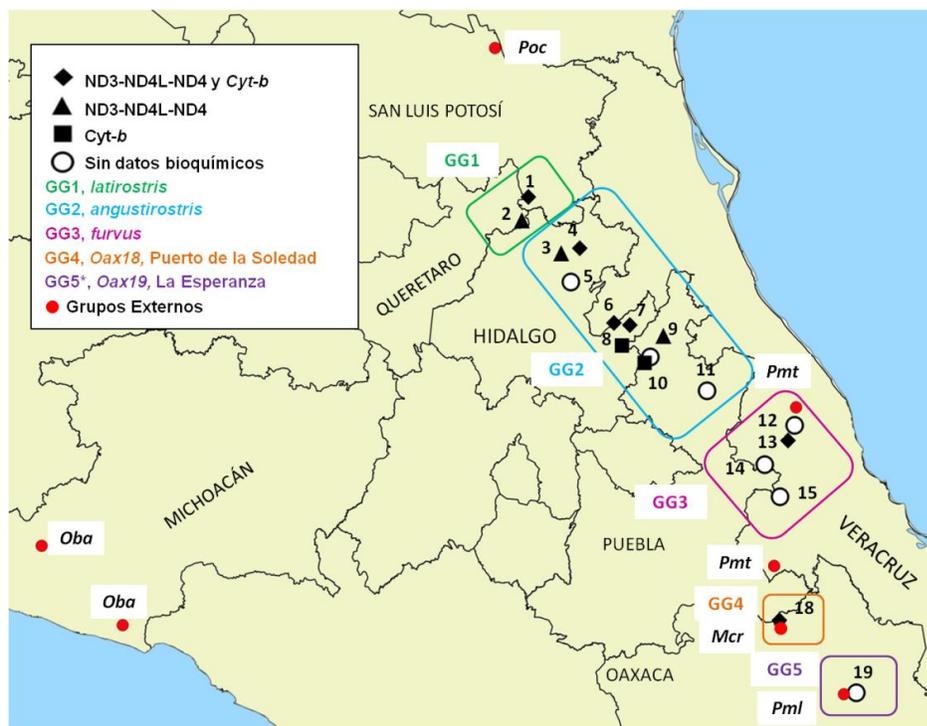


Figura 1.2. Ubicación de las localidades con datos genéticos (símbolos rellenos) y de otro tipo (círculos abiertos) para cada OTU analizada. Abreviaturas como en el Cuadro 1.3.

Las distancias espaciales (Km) entre las coordenadas geográficas de cada par de LGen los GG, también se calcularon con el programa QGIS Wien y se muestran en el Cuadro 1.4.

Cuadro 1.4. Distancias geográficas entre las LG de los Grupos Genéticos (GG1-5) en el Grupo Interno.

GG*	ET	Estado	Localidad Grupo* ¹	DNA _m	Código*	nLG
GG1	Pl	San Luis Potosí	<i>Xilitla</i>	Ambos	<i>Xili</i>	LG1
GG1	Pl	Querétaro	<i>Santa Inés</i>	ND3-ND4L-ND4	StIn	LG2
GG2	Pa	Hidalgo	<i>Otongo</i>	ND3-ND4L-ND4	Oton	LG3
GG2	Pa		<i>Tlanchinol</i>	Ambos	Tlan	LG4
GG2	Pa		Molango	Ninguno	Mola	LG5
GG2	Pa	Veracruz	<i>Zacualpan</i>	Ambos	Zacu	LG6
GG2	Pa	Hidalgo	<i>Tenango de Doria</i>	Ambos	TeDo	LG7
GG2	Pa		<i>Metepec</i>	Citocromo- <i>b</i>	Metp	LG8
GG2	Pa	Puebla	<i>Xicotepc de Juárez</i>	ND3-ND4L-ND4	XiJu	LG9
GG2	Pa		<i>Huauchinango</i>	Citocromo- <i>b</i>	Huau	LG10
GG2	Pa		Zacapoaxtla	Ninguno	Zaca	LG11
GG3	Pf	Veracruz	Naolinco	Ninguno	Naol	LG12
GG3	Pf		<i>Xalapa</i>	Ambos	<i>Xlpa</i>	LG13
GG3	Pf		Ixhuacán de los Reyes	Ninguno	IxRy	LG14
GG3	Pf		Coscomatepec	Ninguno	Cosc	LG15
GG4	ninguna	Oaxaca	<i>Puerto de la Soledad</i>	Ambos	<i>PtSo</i>	LG18
GG5	ninguna		<i>La Esperanza</i>	Ninguno	<i>LaEs</i>	LG19

	LG1	LG2	LG3	LG4	LG5	LG6	LG7	LG8	LG9
LG1	0								
LG2	21.86	0							
LG3	58.62	46.76	0						
LG4	65.17	58.29	17.51	0					
LG5	85.71	71.17	27.28	31.44	0				
LG6	137.18	124.61	78.83	74.08	53.76	0			
LG7	147.53	136.07	82.88	82.93	66.12	14.65	0		
LG8	158.52	144.79	99.66	95.83	73.61	21.41	19.93	0	
LG9	175.43	165.70	118.76	117.07	97.07	46.46	32.10	38.62	0
LG10	182.87	169.60	123.58	166.99	98.93	45.24	34.38	27.99	22.3
LG11	238.35	227.79	181.38	172.76	157.85	104.40	91.82	87.48	63.38
LG12	317.60	309.17	262.78	252.17	240.95	188.44	174.98	172.74	144.01
LG13	322.11	312.87	266.55	256.61	243.58	190.24	177.45	173.64	147.10
LG14	322.80	311.61	265.09	257.30	241.00	187.25	175.58	168.39	148.03
LG15	353.68	341.98	295.91	288.34	271.08	217.39	206.18	197.93	179.40
LG18	447.53	429.32	386.75	380.72	358.45	306.96	298.48	292.28	276.55
LG19	536.47	522.55	477.77	472.33	451.51	399.02	389.62	378.10	365.77

	LG10	LG11	LG12	LG13	LG14	LG15	LG18	LG19
LG10	0							
LG11	59.88	0						
LG12	144.96	85.53	0					
LG13	146.03	86.15	14.91	0				
LG14	142.15	84.65	44.60	30.31	0			
LG15	172.38	116.12	65.55	51.07	32.02	0		
LG18	271.31	216.58	175.81	161.77	140.55	111.07	0	
LG19	355.37	303.6	246.92	235.91	221.39	189.44	95.66	0

* = En **negritas**, GG, LG y distancias geográficas que tienen representación con secuencias de DNA mitocondrial (DNA_m). ET, entidad taxonómica. Ver Cuadros 1.1-3).

Construcción de filogenias moleculares simples por distinto método. Para construir las respectivas filogenias simples para cada gen (*Cyt-b* y ND3-ND4L-ND4), se siguió una metodología como la propuesta por Ávila-Valle *et alii* (2012) para caracteres moleculares, contemplandolas opciones que se indican a continuación en TNT y el algoritmo de NTS:

a. Inferencia por Máxima Parsimonia (MP). En TNT (y en WinClada), la opción por omisión o defecto en la construcción de los árboles es la optimización de Farris (1970) para determinar *a priori* el número de pasos en los árboles de Wagner. Esta optimización corresponde con el modelo evolutivo por defecto y en ella se asume que los estados un carácter multiestado tienen la misma probabilidad de suceder en un orden que en otro. Es decir, que en cada posición las cuatro bases (A, T, C, G) pueden cambiar de una hacia otra en cualquier dirección (*e. g.*, sin penalizar posibles reversiones) y cada cambio se cuenta como un solo paso. La búsqueda de los árboles más parsimoniosos fue sectorial con 20 cambios por sector, árboles de Wagner (*ratchet*) con 100 sustituciones, *drift* con 100 sustituciones y fusionando cinco árboles por replicación. Cuando el análisis resultó en más de un árbol, se construyó un cladograma por consenso estricto. Finalmente, para estimar el soporte de las ramas, se hizo un remuestreo *bootstrap* con 1,000 repeticiones.

b. Inferencia Probabilística.

b.1. Modelos evolutivos para métodos de inferencia probabilística: Se buscó el modelo evolutivo más adecuado para cada gen, mediante el programa *Jmodeltest*

(ver. 2.0, <https://github.com/ddarriba/jmodeltest>, Guindon y Gascuel 2003; Felsenstein 2005; Posada 2008). En la búsqueda se usaron los Criterios de Información Bayesiana (BIC) y de Akaike, (AIC), guardándose los parámetros del modelo óptimo para cada gen. Los modelos resultantes se describen conforme a la literatura en los resultados.

Citocromo-b: El modelo evolutivo más adecuado para las bases de este gen fue el código para gen mitocondrial de vertebrados **GTR I+G** (BIC, $-lnL = 2729.4782$; AIC = $-lnL 2725.6744$). El modelo GTR (general de tiempo reversible, Tavare 1986) implica que el cambio de un nucleótido tiene una tasa de sustitución igual que ese mismo cambio a la inversa (*i. e.*, sustitución simétrica en la matriz). Cada par de sustituciones nucleotídicas tienen distinta tasa y las bases pueden presentarse con diferente frecuencia. Además, integra posibilidad de que exista una proporción de sitios invariables (I), pero cuando existe variación, las tasas de sustitución siguen la distribución gamma (+G).

ND3-ND4-ND4L: El modelo evolutivo más adecuado para las bases en estos genes fue el código para gen mitocondrial de vertebrados **TPM 2 uf + G** (BIC, $-lnL = 5860.0478$; AIC, $-lnL = 5860.0478$), el cual consiste en un modelo de tres parámetros (3 -parameter model- TPM), ya que contempla tres formas de sustitución entre bases (AC=AT, AG=CT, CG=GT). Le da peso a la disparidad entre frecuencias ($2u$), así como a las frecuencias en los pares de sustituciones en la matriz (f). La sustitución entre nucleótidos sigue a la distribución gamma (+G). Posada (2008) menciona que el TPM $uf + G$ tiene propiedades análogas al modelo

K81 de Kimura (1981), pero se diferencia del mismo porque las frecuencias de las bases son desiguales.

b.1.1. Inferencia Bayesiana (IB): Se desarrolló para cada gen con los parámetros del modelo evolutivo seleccionado, usando cuatro Cadenas Markov e incorporando la rutina de Metrópolis en el software MrBayes (Ver. 3.2.6, Vetenskapsrådet, Estocolmo, Suecia; National Institutes of Health y National Science Foundation, EUA; <http://mrbayes.sourceforge.net>; Ronquist *et al.* 2012). Para la búsqueda del árbol más probable, se usaron dos corridas con 1,000,000 de generaciones para *Cyt-b* y dos corridas con 2,000,000 de generaciones para ND3-ND4L-ND4. En cada caso, la temperatura fue de 0.01, se descartó el 0.25% de los datos y se separaron los árboles más verosímiles en las corridas, a partir de los cuales se seleccionó el más probable. Los dos árboles de cada corrida en cada gen se conjuntaron en un cladograma de consenso estricto.

b.1.2. Máxima Verosimilitud (MV): Este análisis se solicitó en la página de CIPRES (Cyber - Infrastructure for Phylogenetic Research, <https://www.phylo.org>), para lo cual se cargaron las matrices de datos correspondientes y se pidió la búsqueda del árbol más verosímil. En ambos casos, se solicitaron las medidas de las ramas, junto con su respectivo soporte por bootstrap estandarizado (*i. e.*, 1,000 réplicas). Al finalizar, se descargaron los mejores árboles resultantes.

Variación genética interpoblacional en el GI. Estos análisis se corrieron a partir de las poblaciones con representación genética para los genes *Cyt-b* y las secuencias ND3-ND4L-ND4, respectivamente (Cuadros 1.1-3), en cada uno de los cuatro

Grupos Genéticos (GG1-4) del GI para coadyuvar a la interpretación de las topologías obtenidas en los análisis filogenéticos poder proponer el nivel de reconocimiento taxonómico de las entidades genéticas resultantes, se consideraron los siguientes fines:

- a) Entender cómo era la diversidad genética del GI dentro y entre las entidades genéticas propuestas.
- b) Establecer las distancias genéticas entre y dentro de los cuatro Grupos Genéticos (GG1-4) del GI.
- c) Reconocer si esa diversidad y distancias eran evidencia de segregación genética entre los GG.

Cálculo y análisis de distancias genéticas por AMOVA: Para cada tipo de gen se construyeron las respectivas matrices de distancias genéticas de Tamura y Nei (1993) entre y dentro de los GG, usando el programa libre ARLEQUIN (Ver. 3, Institute of Ecology and Evolution, University of Bern, Bern, Suiza <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin35>, Excoffier *et al.* 2005). Las matrices se sometieron a un análisis de varianza molecular (AMOVA, Analysis of Molecular Variance, Excoffier *et al.* 1992, 2005) para obtenerla variación genética intra e interpoblacional, las distancias genéticas entre pares de entidades y la probabilidad de diferencias estadísticamente significativas entre ellas a un nivel de $p \leq 0.05$.

Para la variación genética, se calculó el índice de diversidad genética *Phi* y su desviación estándar (DE) en las poblaciones representativas de los GG del GI; este índice indica la diferencia promedio entre pares por nucleótido, o sea, el promedio de

todas las diferencias entre pares dentro de una muestra poblacional. Asimismo, se calcularon los estadísticos relacionados que permiten resumir el grado de diferenciación entre las divisiones de una población (componentes de la varianza, Excoffier *et al.* 1992): *Theta Phi*, con su DE, que es la probabilidad de que dos haplotipos escogidos al azar sean diferentes entre sí y, por ende, se refiere a la tasa de mutación. También se obtuvo la frecuencia o número de mutaciones, de acuerdo con su tipo (transiciones, ts; transversiones, tv; substituciones, sb; *indels*, in), junto con los respectivos promedios y DE por GG. Los análisis se repitieron cada vez que se encontraron diferencias significativas dentro de un mismo GG para probar los subgrupos obtenidos.

Redes de haplotipos. Se obtuvieron los haplotipos de las secuencias de cada gen para las poblaciones con representación genética en el GI, usando el programa libre DNAsp (Ver. 5.10.01, Universidad de Barcelona, España, <http://www.ub.edu/dnasp>, Librado y Rozas 2009) para construir la red correspondiente, mediante Network (Ver. 5.0.01, www.fluxus-engineering.com). Cada red fue editada, usando un color código para ubicar cada haplotipo en el GG asignado y, asimismo, se indicó el número de mutaciones en las separaciones entre los haplotipos. El número de mutaciones entre haplotipos se interpretó como un indicativo de divergencia genética (Excoffier *et al.* 1992). Para poder presentar las redes correspondientes, se hicieron las respectivas capturas en pantalla.

Distancias genéticas en el gen Citocromo-b con MEGA7. Para poder comparar nuestros resultados con lo publicado anteriormente para *P. furvus* (Harris *et al.* 2000,

Bradley y Baker 2001) y para decidir el nivel que daba la separación genética entre las OTUs del GI, se calcularon las distancias genéticas bajo el modelo de Tamura y Nei con una distribución gama, usando el menú de Distance y la opción Compute Between Group Mean Distance en MEGA7. En una primera comparación se calcularon las distancias solo entre y dentro de los GG, mientras que en una segunda comparación se calcularon las distancias genéticas sólo entre las diez OTUs (e. g., se incluyeron los GE). Los datos de las respectivas matrices de distancia obtenidas fueron transformados en porcentajes, multiplicando cada uno por cien.

Como MEGA7 no calcula el valor de p entre cada par de distancias, se siguió a Bradley y Baker (2001: 963) para interpretar las distancias genéticas en el gen *Cyt-b* en términos del nivel taxonómico como sigue:

Tipo de Variación	Representa muestras de:	Distancia genética promedio (%)	Intervalo (%)
a. Variación dentro de una misma especie:			
a.1. Intrapoblacional	Misma población.	1.13	0 –3.83
a.2. Intrasubespecífica	Misma subespecie	1.04	0 –4.21
a.3. Intraespecífica	Misma especie	2.49	0 – 8.70
b. Variación dentro de un mismo Género:			
b.1. Entre especies hermanas	Especies hermanas	8.13	2.50 - 19.23
b.2. Intragenérica	Mismo género	11.46	2.23 - 21.97

En resumen (Bradley y Baker 2001: 960), mientras mayor es el porcentaje de la distancia genética entre dos entidades, mayor es la probabilidad de que sean distintas: a) una distancia < 2% es indicativa de variación intraespecífica (intrapoblacional y subespecífica); b) los valores entre 2 y 11% son fuertes

indicadores de variación entre poblaciones conespecíficas, o entre especies válidas, especialmente si son más altos, por lo que es importante realizar estudios adicionales que respalden las conclusiones; c) un valor $> 11\%$ señala variación específica (intra-genérica) o reconocimiento de especies diferentes. Evidentemente, como estos valores son una referencia solo para el *Cyt-b*, no son aplicables a cualquier otro gen mitocondrial, hasta no realizar un estudio *ad hoc* y, por ende, no se usaron para interpretar los resultados de los genes ND4-ND4L-ND4.

RESULTADOS

Ajustes en el número de GE.

Para el gen *Cyt-b*, se obtuvieron seis árboles, tanto con nueve GE (longitud o número de pasos, $L = 566$; índice de consistencia, $IC = 51$; índice de retención, $IR = 80$) como con cinco GE ($L = 374$; $IC = 60$; $IR = 87$). En cambio, para los genes ND3-ND4L-ND4, se obtuvieron 91 árboles ($L = 1311$, $IC = 48$; $IR = 68$) con nueve GE, los cuales se redujeron a 64 árboles con cinco GE ($L = 969$; $IC = 54$; $IR = 74$). La reducción del número de GE (Cuadros 1.1, 1.3), mejoró la longitud de los árboles, pues el número de pasos en las filogenias fue menor con cinco GE, mientras que los índices resultaron ser más altos. En la figura 1.3 se muestran los cladogramas de consenso estricto para cada gen (*Cyt-b*, Fig. 2.3A; ND3-ND4L-ND4, 1.3C), en donde se aprecia que los cambios sólo abarcaron rearrreglos internos de las secuencias en los GE, pero eso no afectó la topología de las OTUs en el GI.

En la validación de los cinco GE, mediante la construcción de filogenias simples por tipo de gen con TNT y NTS, se obtuvo un solo árbol (L = 500; IC = 0.704; IR = 0.806) para el gen *Cyt-b* (Fig. 1.3B) y seis árboles para los genes ND3-ND4L-ND4 (Fig. 1.3D) que se integraron por consenso estricto en uno solo (L = 963; IC = 0.565; IR = 0.746).

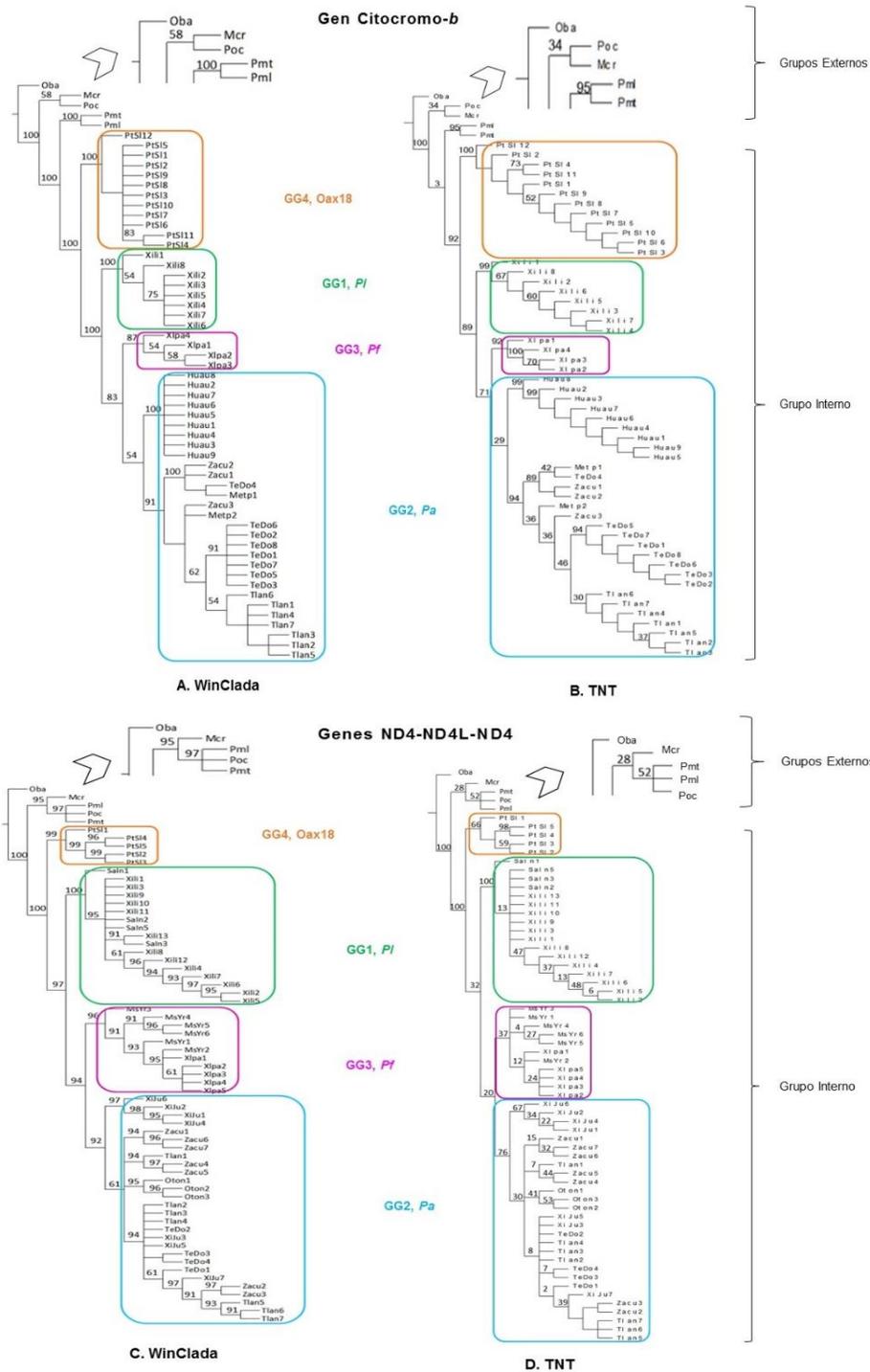
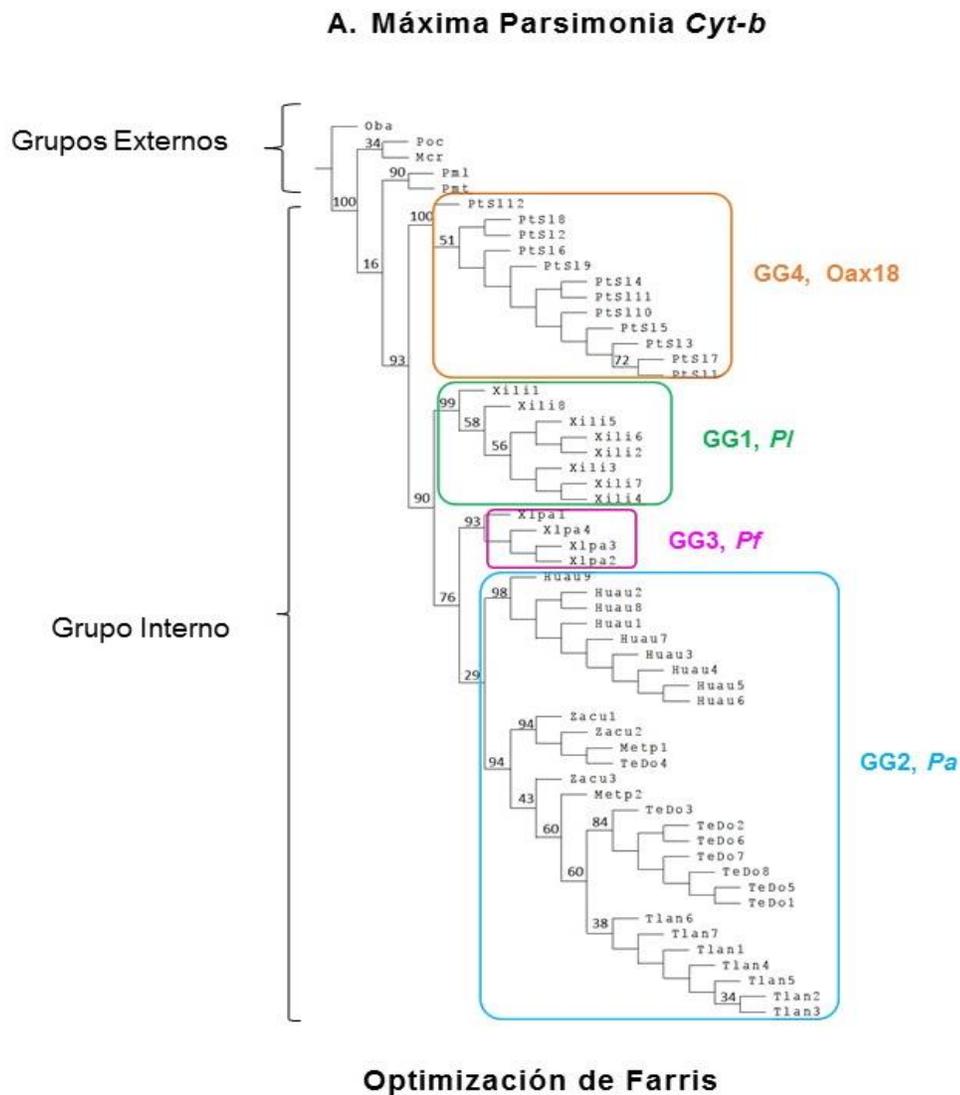


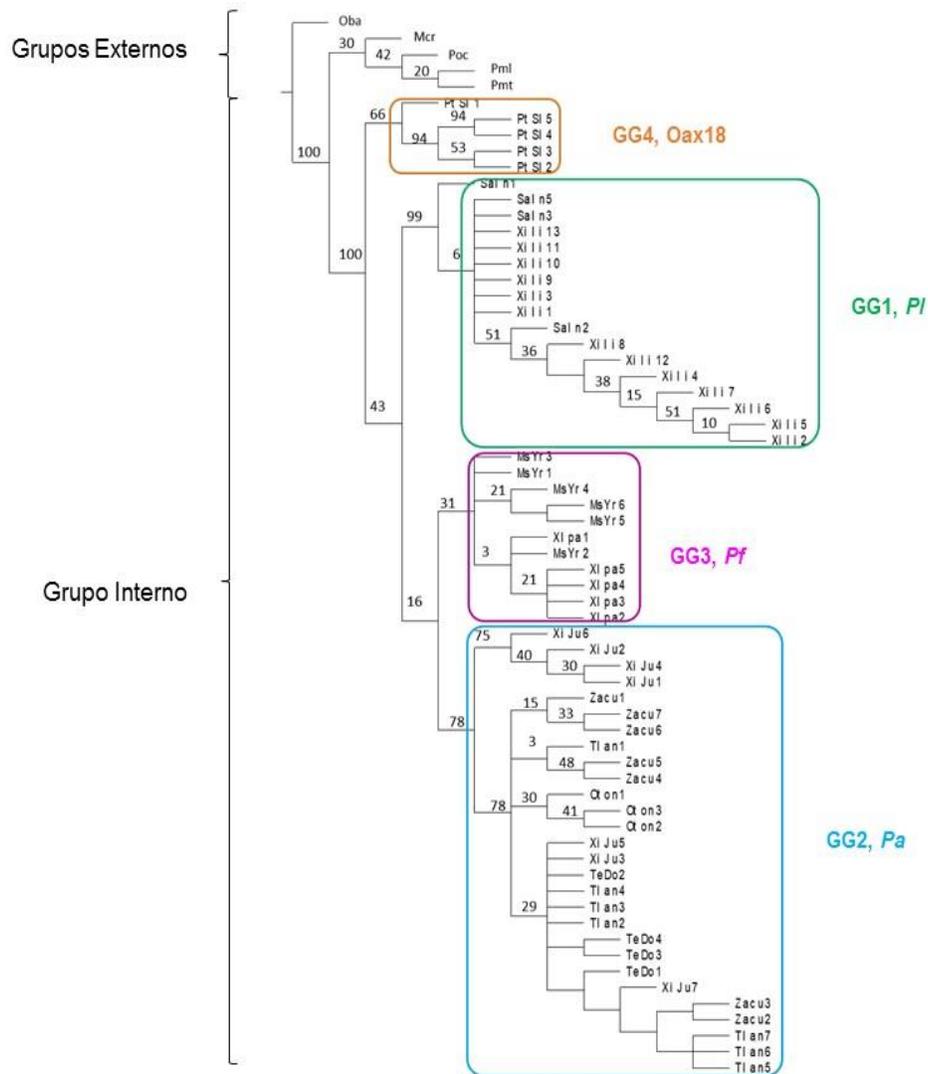
Figura 1.3. Consensos estrictos para validar cinco Grupos Externos con Máxima Parsimonia (MP). Los números sobre las ramas son el soporte de 1000 (A, C) y 100 (B, D) réplicas bootstrap, respectivamente. Ver Cuadro 1.3 para abreviaturas de las OTUs, Cuadro 1.4 para el código de colores en los Grupos Genéticos; figura 1.2 para ubicación de todas las OTUs.

Filogenias moleculares simples, conforme al método.

Máxima Parsimonia (MP). Los soportes de los árboles con TNT y NTS mejoraron tanto en el único árbol con el *Cyt-b* (L = 500, IC= 0.704, IR= 0.876, Fig. 1.4A) como en el consenso estricto desde 41 árboles en los genes ND3-ND4L-ND4 (L = 963, IC= 0.565, IR= 0.746, Fig. 1.4B).



B. Máxima Parsimonia ND3-ND4L-ND4



Optimización de Farris

Figura 1.4. Filogenias moleculares simples con Máxima Parsimonia, usando la optimización de Farris.

A. Árbol único para Citocromo-*b*. **B.** Consenso estricto para 41 árboles para ND3-ND4L-ND4. Los números en los nodos corresponden al soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap. Ver abreviaturas y código de colores en Cuadros 1.3-4.

Métodos Probabilísticos

Parámetros de los modelos evolutivos. Los parámetros del modelo evolutivo GTR I+G para *Cyt-b* fueron como sigue: Frecuencia de las bases: A = 0.3302, C = 0.2874, G = 0.1347, T = 0.2478. Forma (shape) fija = 1.2190; *i.e.*, existe una tasa baja de variación con sitios de nucleótidos evolucionando lentamente (Lio y Goldman 1998). Cero sitios invariables. Tasa fija de transversiones y transiciones: AC = 5.1938; AG = 18.6338; AT = 8.3552; CG = 1.2041; CT= 92.4518; GT= 1.0. Número de sustituciones tipo 6, o sea, que todas las tasas de sustitución por transición y reversión pueden ser diferentes; con distribución gamma de sustitución entre nucleótidos.

Por su parte, para los genes ND3-ND4L-ND4, los parámetros del modelo evolutivo TPM 2uf + G incluyeron: Frecuencia de las bases: A = 0.3492, C = 0.2685, G = 0.0788, T = 0.3035. Forma (shape), fija = 0.3350; *i.e.*, existen diferentes tasas de cambio, donde hay nucleótidos que se transforman con gran rapidez, mientras que otros lo hacen con menor intensidad. Cero sitios invariables, tasa fija de transversiones y transiciones; AC = 0.6516; AG = 5.3993; AT = 0.6516; CG = 1.0000; CT = 5.3993; GT = 1.0. Número de sustituciones tipo 6, pues todas las tasas de sustitución de transición y de reversión pueden ser diferentes; con distribución gamma de sustitución entre bases.

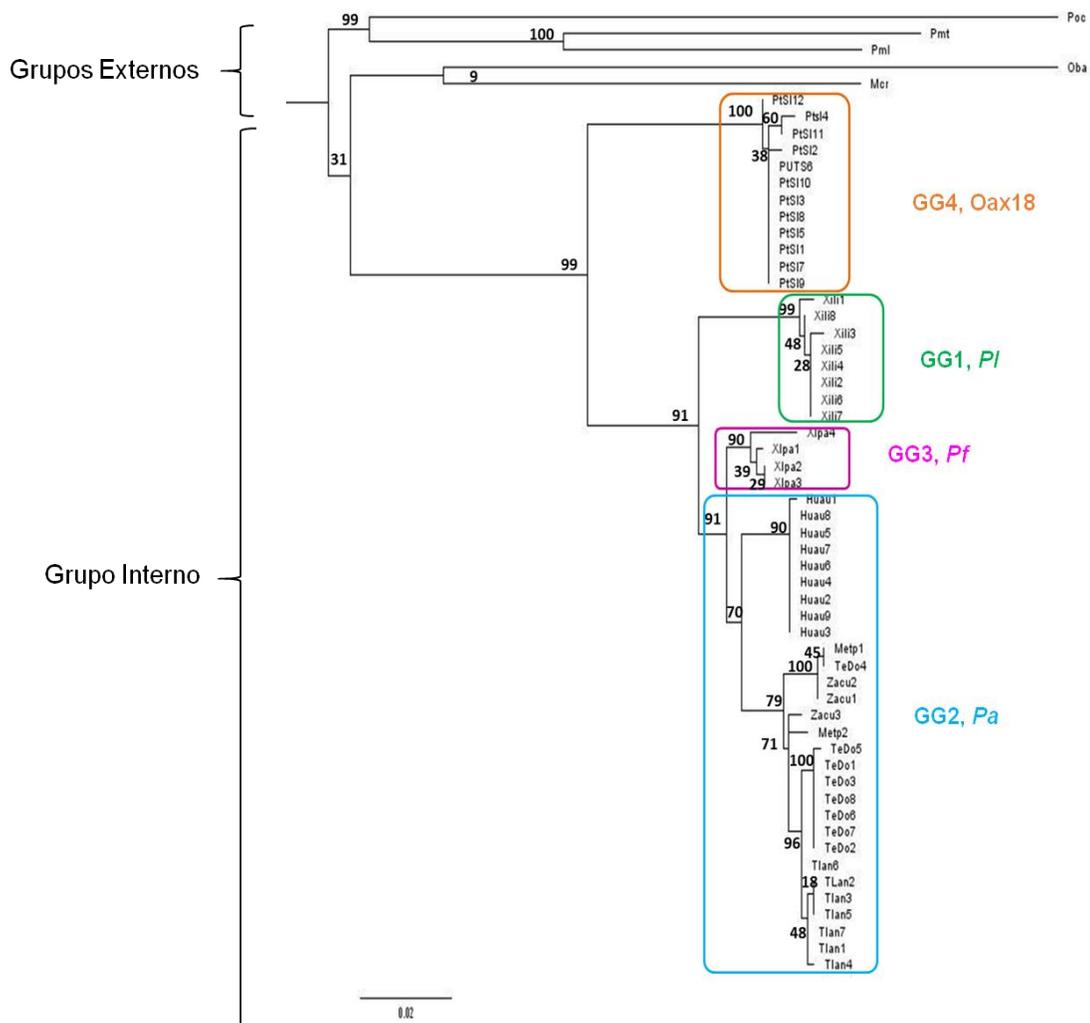
Árboles probabilísticos: La figura 1.5 muestra las topologías obtenidas por métodos probabilísticos (Máxima Verosimilitud, MV; Inferencia Bayesiana, IB), de acuerdo con el los respectivos modelos para la evolución de las bases en cada tipo

de genes mitocondriales. Nuevamente, los GE están completamente separados del GI. Para el gen *Cyt-b*, bajo el modelo evolutivo GTR I+G, el árbol obtenido por MV tuvo una probabilidad de $-\ln = 2728.05$ (Fig. 1.5A), mientras que el cladograma de consenso estricto, obtenido a partir de cada uno de los dos árboles más probables en las dos corridas realizadas con IB, tuvo una probabilidad de $-\ln = 3139.2$ (Fig. 2.5B). Para los genes ND3-ND4L-ND4, bajo el modelo evolutivo TPM 2uf + G, el árbol por MV tuvo una probabilidad de $-\ln = 2728.05$ (Fig. 1.5C) y el cladograma de consenso estricto por IB, $-\ln = 3139.2$ (Fig. 1.5D).

Descripción de las Topologías en las Filogenias Moleculares Simples

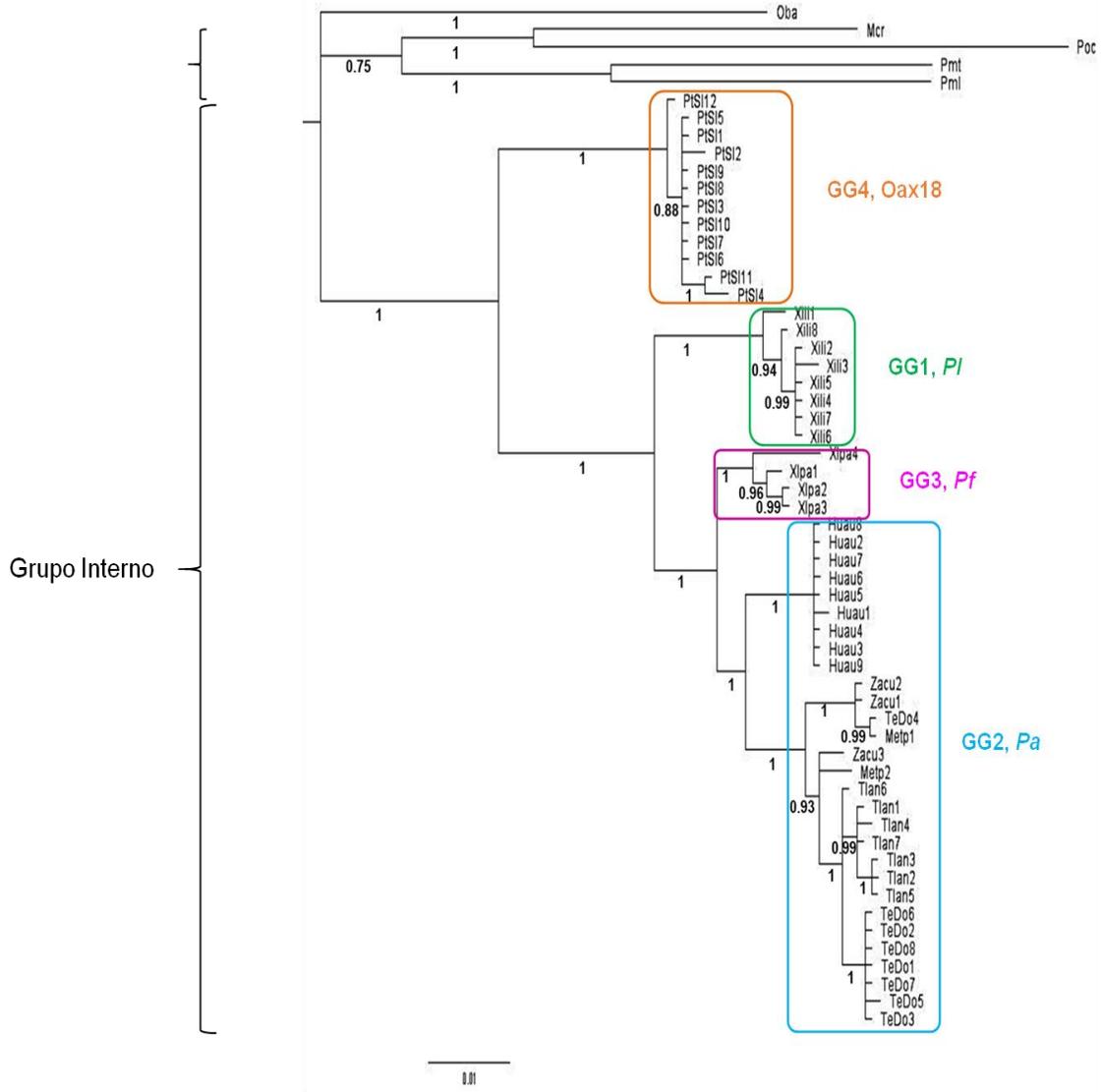
Citocromo-b. En todas las topologías generadas con MP y la optimización de Farris, incluyendo las que se corrieron para obtener el número mínimo de GE en Winclada y TNT (Fig. 1.3A-B) con el gen *Cyt-b*, se recupera la misma relación entre las OTUs que en la obtenida en la figura 1.4A. Esto es, en todas las topologías con MP, el Grupo interno (GI) se separa de todos los Grupos Externos (GE) y la relación entre las OTUs de los GE es la misma. Así, el grupo hermano al GI lo conforma un clado bien soportado que agrupa a *Peromyscus melanocarpus* (*Pmf*) y a *P. mexicanus totontepecus* (*Pmt*). Mientras que *P. ochraverter* (*Poc*) y *Megadontomys criophylus* (*Mcr*) se asocian con el clado mencionado, en un clado más lejano al GI, pero con soporte moderado a bajo. Finalmente, destaca la importancia de *Osgoodomys banderanus* (*Oba*) para enraizar los árboles como GE lejano y basa, siempre con un buen porcentaje de soporte en las ramas (Fig. 1.5A y B).

A. Máxima Verosimilitud *Cyt-b*



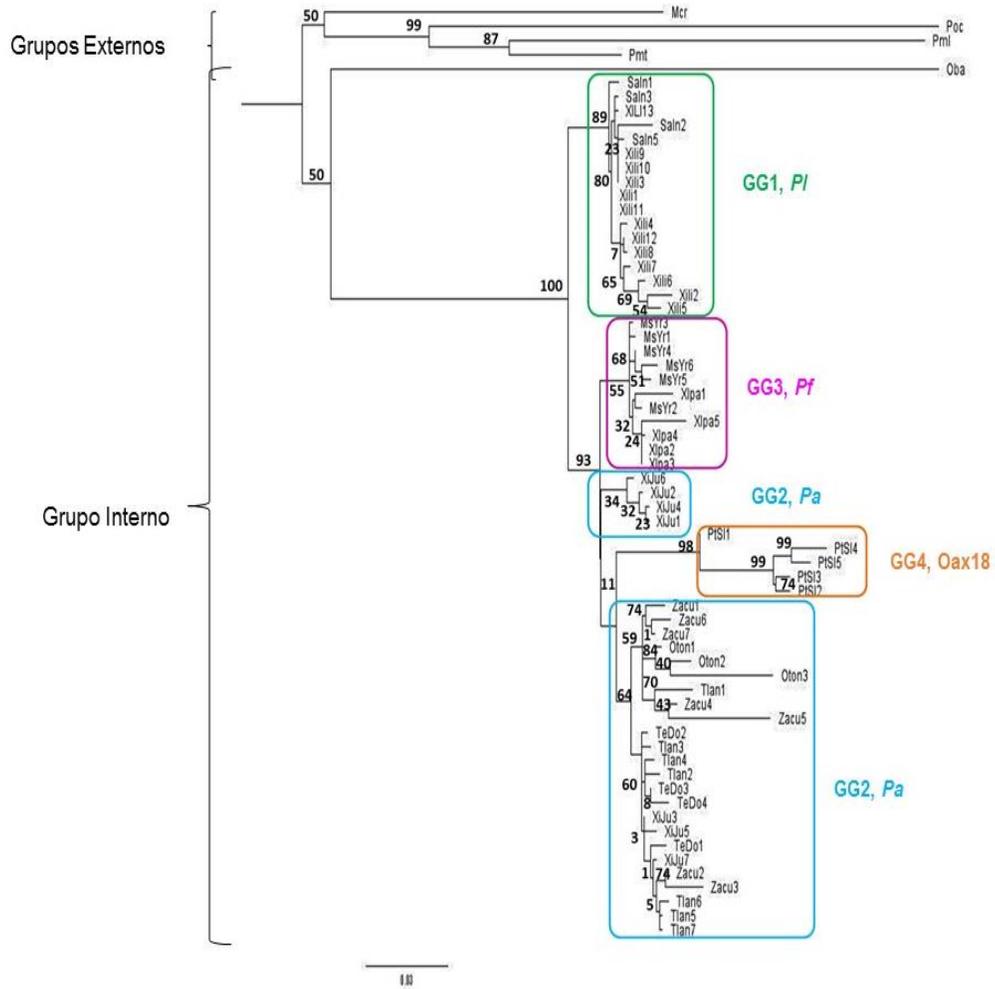
Modelo evolutivo GTR I + G

B. Inferencia Bayesiana Cyt-b



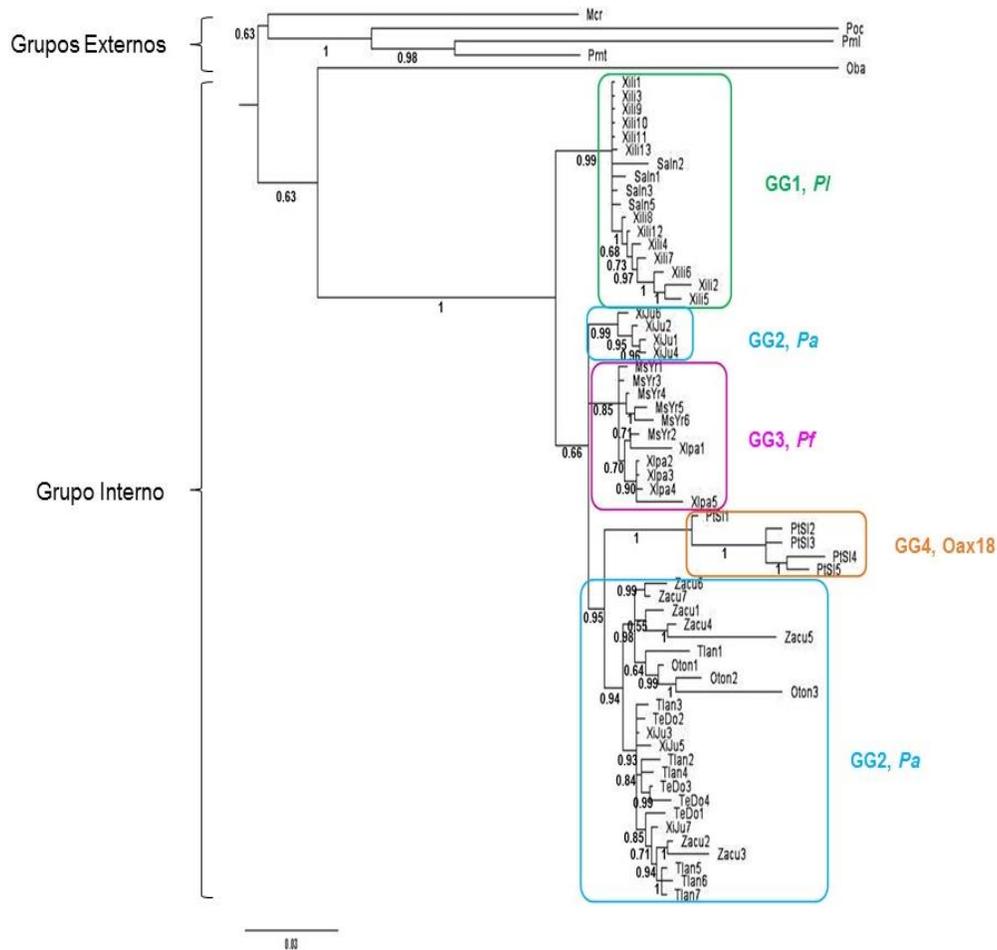
Modelo evolutivo GTR I + G

C. Máxima Verosimilitud ND3-ND4L-ND4



Modelo evolutivo TPM 2uf + G

D. Inferencia Bayesiana ND3-ND4L-ND4



Modelo evolutivo TPM 2uf + G

Figura 1.5. Filogenias moleculares simples por métodos probabilísticos, usando los modelos evolutivos más adecuados a cada tipo de genes. Los números en los nodos corresponden al soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap. Ver abreviaturas y código de colores en Cuadros 1.3-4.

Al usar el método probabilístico MV con el modelo GTR I+G (Fig. 1.5A), *Oba* se ubica ahora junto con *Mcr* en el clado hermano a los GI, pero con un soporte es mínimo. En la base del cladograma quedan los tres *Peromyscus* del GE, dentro de un clado con soporte alto, en donde *Poc* se separa del par *Pmt-Pml*; éstos últimos

tienen un alto soporte. Con la implementación del mismo modelo evolutivo en IB (Fig. 1.5B), el arreglo de los GE en el cladograma de consenso estricto básicamente se mantiene como en las topologías construidas MP (Figs. 1.3A-B, 1.4A), aunque en una politomía que no permite definir claramente las OTUs hermanas al GI. *Oba* se ubica sola al extremo con probabilidad total, seguida por un clado intermedio con buena probabilidad que agrupa al resto de los GE, arreglados en los mismos pares que en MP y con probabilidad total. Finalmente, en el otro extremo se ubica el clado con las secuencias del GI.

El clado del GI con los GG1-4, está muy bien soportado en todas las topologías generadas con MP (Figs. 1.3A-B, 1.4A). Por cuanto al arreglo general de los Grupos Genéticos (GG1-4) dentro del GI, en todas las topologías las secuencias de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4, *Oax18*), son las primeras en separarse, quedando en un clado completamente soportado. En el clado siguiente con los GG1-3, las secuencias de Xilitla, San Luís Potosí (GG1, *latirostris*, *Pf*) se separan de las demás en un clado con alto o total soporte. Posteriormente, un último clado quedan como los dos grupos hermanos cercanos, más derivados, las secuencias de Xalapa (Banderillas), Veracruz, del GG3 (*furvus*, *Pf*), junto con las de los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz para el GG2 (*angustirostris*, *Pa*), aunque el soporte varía de 71-91%. El GG3 (*Pf*) como tal está bien soportado (87-93%) y todas sus secuencias se separan claramente de las secuencias referidas al GG2 (*Pa*). Por su parte el GG2 (*Pa*) como tal, tiene un soporte bajo a moderado (29-54) y muestra diferentes subgrupos internos con diferentes soportes. Las secuencias de Huauchinango,

Pueblase separan y tienen soportes altos. El resto de las secuencias está más mezclado en un clado con soporte alto que incluye: un clado muy bien soportado con dos ejemplares de Zacualpan, Veracruz, junto con un individuo de Metepec y otro de Tenango de Doria, ambos de Hidalgo; además, otros subgrupos bien definidos los conforman ejemplares de Hidalgo procedentes de Tlanchinol (30-54%) y la mayoría de los de Tenango de Doria (84-94%), salvo la excepción ya mencionada; estos dos subclados se unen al resto del GG2 por el segundo ejemplar de Metepec, Hidalgo (36-60%), seguido por otro de Zacualpan, Veracruz (36-43%).

Los únicos cambios entre las tres topologías con MP, es que en el de TNT con valores por defecto y 100 réplicas (Fig. 1.3B), el ejemplar de Metepec precede al de Zacualpan; asimismo, ocurren ligeros cambios en las asociaciones entre individuos solos que no afectan los clados descritos. Los soportes de las ramas aumentaron al hacer una mayor cantidad de réplicas con TNT (Figs. 1.3B y 1.4A). Más aún, tanto el orden en que se separan como la manera en que se conforman los clados y subclados descritos anteriormente para los GG, se mantienen en la búsqueda de topologías con métodos probabilísticos (Fig. 1.5C, MV; 1.4D, IB), aunque con la diferencia de que en las ramas internas que conforman a cada clado y que representan a cada GG, se presentan politomías.

ND3-ND4L-ND4. Con las secuencias de los genes ND3-ND4L-ND4 en las tres topologías con MP (Fig. 1.3C-D) y la optimización de Farris, *Oba* se mantiene como la raíz y es la OTU más alejada del GI, mientras que los otros GE cambian su posición relativa. Dentro de un siguiente clado (28-95%), *Mcr* es basal a los tres

Peromyscus del GE, mientras éstos últimos se arreglan de distinta manera (42-97%). En la figura 1.3 los tres *Peromyscus* conforman una politomía y se arreglan según los árboles (C: *Pml*, *Poc* y *Pmt*, D: *Pmt*, *Poc*, *Pml*), mientras que en la figura 1.4B *Poc* precede al clado conformado por *Pmt-Pml*, lo cual es más parecido a el arreglo obtenido con *Cyt-b* (Fig. 1.4B). Por ende, en las secuencias ND3-ND4L-ND4, los tres *Peromyscus* del GE (con politomía o no), junto con *Mcr* basal a ellos, permanecen como los GE más cercanos a los GG del GI. A diferencia de esto, con ambos métodos probabilísticos (Fig. 1.4C-D), *Oba* es el GE hermano al GI; mientras que los demás GE comprenden un clado basal que enraíza *Mcr*, seguido por *Poc*, el cual precede al conjunto de *Pml* con *Pmt*, en ambos casos con un soporte o probabilidad moderados.

Nuevamente, el clado con todos los GG está alta o totalmente soportado (93-100) en los análisis de MP para los genes ND3-ND4L-ND4 y la relación de los GG1-4 del GI en las ramas internas de las topologías con MP es como la encontrada para *Cyt-b* con ese mismo método (Figs. 1.3A-D; Fig.1.4C). El clado de Puerto de la Soledad (GG4, *Oax18*, 66-100%), precede al clado conformado por los demás GG (32-90%). Dentro de ese último clado, Xilitla en San Luís Potosí, y Santa Inés en Querétaro (GG1, *Pf* 90-100%) se separan del resto de las secuencias de Veracruz para el GG3 (*Pf* 20-94%) y las de Puebla, Hidalgo y Veracruz para el GG2 (*Pa* 76-92%) se mantienen en un último clado, pero separadas claramente entre sí (20-94%).

Cabe mencionar que dentro de las secuencias del GG3 (*Pf*), casi todas las de Mesa de la Yerba forman un clado separado (4-97%) con la excepción uno solo (MeYb2) que se une al clado de todos los ejemplares de Xalapa (Xico 21-61%). Asimismo, entre las secuencias del clado del GG2 (*Pa*), los ejemplares de una misma localidad se acoplan entre sí o con otros de distinta localidad o estado, pero con cierta cercanía geográfica (Figs. 1.3C-D, 2.4-B). Los de Tenango de Doria, Hidalgo, pueden unirse entre sí o a ejemplares de Tlanchinol en el mismo estado y a ejemplares de Xicotepec de Juárez, Puebla. Algunos ejemplares de Xicotepec de Juárez, Puebla (XiJu1, 2, 4 y 6) también se unen entre sí y otro más media entre resto de los ejemplares en el GG2 y el clado más derivado, el cual está conformado por ejemplares de Zacualpan, Veracruz, y de Tlanchinol, Hidalgo. Asimismo, algunos ejemplares de Zacualpan, Veracruz, la localidad típica de *angustirostris* se asocian entre sí (Zacu2 y 3, Zacu6 y 7) y con otros de Tlanchinol, Hidalgo (Tlan 2-4, Tlan 5-7). Por último, también se distingue un subgrupo con todos los ejemplares de Otongo, Hidalgo, entre ejemplares de Zacualpan, Veracruz, y el resto de Hidalgo y Puebla. Los cambios más conspicuos, en comparación con la topología A de la figura 2.3, implican las misma politomías en los árboles B y C, así como la posición que toman los ejemplares Tlan2-4 con los TeDo1, 3, 4. Los soportes varían entre los cladogramas desde bajo a moderado.

En cambio, en ambos métodos probabilísticos (IB, MV) con el modelo evolutivo TMP $2uf + G$ para los genes ND3-ND4L-ND4, se obtiene un rearrreglo notoriamente diferente entre los GG1-4 (Fig. 1.5C-D) al que se había obtenido por MP para estos

genes y para el gen *Cyt-b* con cualquier método, aunque se corrobora el soporte o la probabilidad total para el clado del GI. Las diferencias entre ambos métodos probabilísticos corresponden a la conformación interna de las politomías que presentan, las cuales parecen parcialmente mejor resueltas en el árbol con MV (Fig. 1.5C). En ambas topologías probabilísticas, los ejemplares de San Luis Potosí y Querétaro (GG1, *Pf*), mezclados entre sí en politomías, son los primeros en segregarse de los demás GI (GG2-4) en un solo clado altamente recuperado (89%, 0.99). Los GG2-4 se reúnen en el clado hermano en una politomía que asocia tres cladogramas distintos (93%, 0.66): a) la mayoría de los ejemplares de Xicotepec de Juárez, Puebla (GG2, *Pa*; 34%, 0.99); b) Mesa de la Yerba y Xalapa, Veracruz (todo el GG3, *Pf*; 55%, 0.85); c) un clado conformado por dos subclados (11%, 0.95), o sea, un subclado con todas las secuencias de Puerto de la Soledad, Oaxaca (todo el GG4, *Oax18*; 98%, 1.0) y otro subclado con el resto de las localidades del GG2 (*Pa*; 64%, 0.95) en Hidalgo, Puebla y Veracruz. Este es el orden de la politomía en el clado con los GG2-4 para la topología bayesiana, mientras que en la más verosímil, el GG3 precede a Xicotepec de Juárez, Puebla (parte del GG2).

Cabe mencionar que en el clado del GG3 (*Pf*), la mayoría de las secuencias de Mesa de la Yerba, se separan de las de Xalapa, excepto por *MsYr2* y *Xlpa1* y que cuentan con soporte y probabilidades moderados a altos. Asimismo, en el subclado con la mayoría de las secuencias del GG2 (*Pa*), éstas también se separan en dos agregados con politomías (64%, 0.94). El primero de los agregados (59%, 0.98) contiene a la mayor parte de las secuencias de Zacualpan, Veracruz, junto con una

sola secuencia de Tlanchinol y todas las secuencias de Otongo (ambas localidades de Hidalgo); el segundo (60%, 0.93), asocia las secuencias de Hidalgo (Tenango de Doria, Tlanchinol) con las restantes de Puebla (XiJu3, 4, 7) y Veracruz (Zacu2, 3), incluyendo unos cuantos ejemplares provenientes de la misma localidad y estado que se asocian juntos. Algunos ejemplares de la misma LG corresponden a Otongo (84%, 0.99) y Zacualpan (74%, 0.55-1.0).

Variación interpoblacional del GI.

Distancias genéticas y pruebas para Citocromo-b. El cálculo de la varianza genética dentro y entre poblaciones (AMOVA) para el gen *Cyt-b* se resume en el Cuadro 1.5 en donde el AMOVA revela diferencias significativas entre los GG, así como dentro de las poblaciones que componen cada GG. En este gen, todos los índices de fijación genética tienen hacia la heterocigosidad, especialmente el que indica la variación entre poblaciones dentro de los GG (FST); los otros dos, se refieren a la heterocigosidad entre los GG (FCT) y dentro de las poblaciones (FSC). Es decir, el AMOVA mostró que hay variación genética tanto entre los GG como dentro de ellos.

Cuadro 1.5. AMOVA para el gen *Cyt-b*.

Fuente de variación	<i>g. l.</i>	SC	CV	% de V	IF*
Entre grupos	3	603.68	16.80	78.25	FCT =0.78
Entre Poblaciones	7	129.96	3.62	16.86	FSC = 0.77
Dentro de Poblaciones	42	44.06	1.04	4.89	FST = 0.95
Total	52	777.71	21.47		

Abreviaturas: *g. l.*, grados de libertad; SC, suma de cuadrados; CV, componentes de la varianza; %V, porcentaje de variación; IF, índice de fijación, * = todos los valores de *p* fueron significativos.

El Cuadro 1.6 muestra la divergencia genética, por medio de las distancias de Tamura y Nei, entre las poblaciones de los GG1-4 para el gen Citocromo-*b*. Con la excepción de Metepec que no difiere de Zacualpan y solo un poco con Xalapa, todas las demás localidades fueron estadísticamente diferentes entre sí, lo que puede afectar su asignación previa a los GG1-4, especialmente dentro de los GG2 y GG3.

Cuadro 1.6. Divergencia genética entre las poblaciones (Pobl) para el gen Citocromo-*b* dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI.

GG	Pobl	Xili	Tlan	Zacu	TeDo	Metp	Huau	Xalp	PtSI
GG1	Xili	0	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>A</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>A</i>	<i>a</i>
GG2	Tlan	0.96	0	<i>b</i>	<i>A</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>A</i>	<i>a</i>
GG2	Zacu	0.92	0.73	0	<i>C</i>	0.51±0.01	<i>a</i>	<i>C</i>	<i>a</i>
GG2	TeDo	0.93	0.53	0.55	0	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>A</i>	<i>c</i>
GG2	Metp	0.91	0.69	0.28	0.48	0	<i>c</i>	0.07±0.00	<i>b</i>
GG2	Huau	0.97	0.97	0.93	0.92	0.92	0	<i>A</i>	<i>a</i>
GG3	Xlpa	0.89	0.86	0.73	0.82	0.65	0.90	0	<i>a</i>
GG4	PtSI	0.97	0.98	0.96	0.96	0.96	0.98	0.96	0

Las distancias genéticas de Tamura y Nei entre las poblaciones por debajo de la diagonal; por arriba de la misma, el valor significativo de $p \pm$ una desviación estándar como sigue: $a = 0.00 \pm 0.00$, $b = 0.01 \pm 0.00$ y $c = 0.02 \pm 0.00$. Abreviaturas como en el Cuadro 1.3.

Por cuanto al GG1 (*P. latirostris*) en la porción norteña de la distribución, Xilitla, San Luis Potosí, mantiene su estado aislado de las demás poblaciones ($\bar{X} \pm DE = 0.94 \pm 0.03$; min 0.89; máx.0.97), presentando diferencias significativas con todas ellas (0.02 ± 0.003 a 0.00 ± 0.00). Asimismo, el GG4 (sin designación taxonómica) en la porción sureña de la distribución, correspondiente a Puerto de la Soledad, Oaxaca, tampoco se puede agrupar con ninguna otra de las localidades, pues muestra grandes distancias (0.97 ± 0.01 , mín0.96, máx0.98) y diferencias significativas con todas ellas (0.01 ± 0.00 a 0.00 ± 0.00).

En la parte centro de la distribución que contiene al GG2 (*angustirostris*) y al GG3 (*furvus*), es en donde se advierten los mayores cambios. En el GG2, solamente

se agrupan Metepec de Hidalgo con Zacualpan de Veracruz, ya que entre ellas se da la distancia más corta (0.28) y, por ende, no tienen diferencias significativas (0.51 ± 0.01); por otro lado, esa misma localidad de Hidalgo, a pesar de su tener una distancia genética de 0.65, no tiene diferencia estadísticamente significativa con Xalapa en Veracruz (0.07 ± 0.00). Huachinango, Puebla, muestra diferencias significativas con todas las poblaciones ($\bar{X} \pm DE$, 0.94 ± 0.03); es decir, es una población aislada. Tenango de Doriay Tlanchinol, ambas en Hidalgo, no se agrupan entre sí (0.53, 0.00 ± 0.00) ni con las otras poblaciones del GG2, ya que éstas son estadísticamente significativas. Finalmente, Metepec, Hidalgo (GG2), también se agrupa con la localidad de Xalapa, Veracruz (GG3), pues no hay diferencias significativas entre ellas (0.65, 0.07 ± 0.00).

En resumen, con el gen Citocromo-*b* se confirma la identidad de las poblaciones de Puerto de la Soledad en Oaxaca y de Xilitla en San Luis Potosí (Cuadro 1.3) como grupos significativamente aislados de las poblaciones en el GG3 y el GG2. Pero en el análisis con todos los GG (Cuadro 1.6), se obtiene una conformación distinta de la esperada para los grupos taxonómicos en cuanto a las localidades asignadas dentro de los GG2 y GG3 (Cuadro 1.3).

El análisis para las distancias genéticas de Tamura y Nei entre el GG2 y el GG3 se muestra en el Cuadro 1.7, en donde las diferencias entre poblaciones del GG2 se mantienen como en el Cuadro 1.6, con la excepción de Tenango de Doria y de Metepec, ambas en Hidalgo, que ya no difieren entre sí. Asimismo, ahora también se observan diferencias significativas del GG3 contra todas las localidades asignadas al

GG2, por lo que se confirma que para el gen *Cyt-b*, el GG3 es una entidad aislada del GG2.

Cuadro 1.7. Divergencia genética entre las poblaciones del GG2 y GG3 para el gen Citocromo-*b*.

GG	Pobl	Tlan	Zacu	TeDo	Metp	Huau	Xalp
GG2	Tlan	0	0.00±0.00	0.00±0.00	0.02±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
GG2	Zacu	0.55	0	0.01±0.01	0.54±0.05	0.00±0.00	0.03±0.01
GG2	TeDo	0.53	0.55	0	0.09±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
GG2	Metp	0.69	-0.28	0.48	0	0.00±0.00	0.04±0.01
GG2	Huau	0.97	0.93	0.92	0.92	0	0.00±0.00
GG3	Xalp	0.86	0.73	0.82	0.65	0.90	0

Debajo de la diagonal, distancias genéticas de Tamura y Nei entre las poblaciones; arriba de la diagonal, el valor significativo de *p* para que la distancia entre poblaciones, más menos una desviación estándar; en negritas valores no significativos de *p*. Abreviaturas como en el Cuadro 1.3.

En el Cuadro 1.8 se resume información sobre el índice de diversidad genética (*Pi*) del gen Citocromo-*b*, los estadísticos que explican la variación genética entre las secuencias de las poblaciones representativas de los GG, así como el número y tipo de mutaciones en cada GG, respectivamente.

Cuadro 1.8. Índices de diversidad genética (*Pi*) en las poblaciones representativas de los grupos genéticos en el GI, indicando los estadísticos relacionados (*Theta Pi* con su desviación estándar, DE), así como el número (No.) de mutaciones por tipo, junto con la media y DE respectivas, para el gen Citocromo-*b*.

Estadístico	Grupos Genéticos (GG)								Media	DE
	GG1 Xili	GG2 Tlan	GG2 Zacu	GG2 TeDo	GG2 Metp	GG2 Huau	GG3 Xlpa	GG4 PtSI		
Diversidad genética										
<i>Pi</i>	1.43	0.86	5.33	3.00	10.00	0.22	61.50	1.44	10.47	19.50
<i>Theta Pi</i>	1.43	0.86	5.33	3.00	10.00	0.22	61.50	1.44	10.47	19.50
DE <i>Theta Pi</i>	1.10	0.78	4.40	1.99	10.49	0.33	40.56	1.06	7.59	12.80
Mutaciones, número de:										
transiciones, ts	5	2	7	11	10	0	8	6	6.13	3.50

transversiones, tv	0	0	1	1	0	1	1	1	0.63	0.50
sustituciones, sb	5	2	8	12	10	1	9	7	6.75	3.60
indels, in	0	0	0	0	0	0	114	0	14.25	37.70
Suma	10	4	16	24	20	2	132	14		
No. de sitios ts	5	2	7	11	10	0	8	6	6.13	3.52
No. de sitios tv	5	2	7	11	10	0	8	6	0.63	0.48
No. de sitios sb	5	2	8	12	10	1	9	7	6.75	3.60
No. de sitios in	0	0	0	0	0	0	114	0	14.25	37.70
Suma	15	6	22	34	30	1	139	19		

Tanto Puerto de la Soledad en Oaxaca (GG4) como Xilitla en San Luis Potosí (GG1), son poblaciones con índices de diversidad genética relativamente bajos y con pocas mutaciones en sus secuencias para el gen Citocromo-*b*, de lo cual puede interpretarse que son poblaciones genéticamente conservadas.

Por otro lado, Huauchinango, Puebla (GG2), tiene el índice de diversidad más bajo para este gen y las mutaciones que presenta son casi ausentes, lo que la caracteriza como la localidad más conservada para el gen Citocromo-*b*. Tlanchinol, Hidalgo (GG2), presenta el siguiente índice de diversidad más bajo, junto con un escaso número de mutaciones, así que esta población también está genéticamente muy conservada.

Tenango de Doria, Hidalgo; Zacualpan, Veracruz y Metepec, Hidalgo (GG2) aumentan en diversidad genética con respecto de las poblaciones ya mencionadas; asimismo, con la excepción de la segunda que tiene una frecuencia de mutaciones más semejante a la de Xilitla, son poblaciones con casi el doble de mutaciones. Por ello, estas tres poblaciones están en un nivel intermedio de divergencia genética, mostrando ya más cambios genéticos.

La población con mayor divergencia genética es Xalapa, Veracruz (GG3), pero este índice alto de diversidad puede estar influenciado por el número de sitios faltantes en las secuencias, o *indels* (Cuadro 1.8). Los *indels* son nucleótidos que se desconocen en las secuencias, debido ya sea a mutaciones o a que son sitios que no se obtuvieron durante el proceso de secuenciación. Por ello su interpretación es compleja. Sin tomar en cuenta los *indels*, Xalapa tendría una diversidad genética y cantidad de mutaciones más semejante a Tenango de Doria.

Distancias genéticas y pruebas para ND3-ND4L-NDL. Para los genes ND3-ND4L-ND4 el cálculo de la varianza genética dentro y entre poblaciones (AMOVA) se resume en el Cuadro 1.9. Similar al gen *Cyt-b*, también existen diferencias significativas tanto entre como dentro de los GG con estos genes. Como es de esperarse, la variación entre grupos (FCT) es la mayor, pero a ella le sigue la variación entre las poblaciones dentro de los grupos (FST), lo cual resalta la heterocigosidad genética de las últimas. En cambio, la variación dentro de las poblaciones (FSC) es cercana a la homocigosidad (cercana a 0).

Cuadro 1.9. AMOVA de los genes ND3-ND4L-ND4.

Fuente de Variación	<i>g.l.</i>	SC	CV	% de Variación	IF*
Entre Grupos	3	803.43	17.73	63.24	FCT =0.63
Entre Poblaciones	7	158.11	2.98	10.63	FSC =0.28
Dentro de Poblaciones	50	366.43	7.32	26.13	FST = 0.73
Total	60	1327.98	28.04		

Abreviaturas: Abreviaturas: *g. l.*, grados de libertad; SC, suma de cuadrados; CV, componentes de la varianza; %V, porcentaje de variación; IF, índice de fijación, * = todos los valores de *p* fueron significativos.

El Cuadro 1.10 muestra las distancias genéticas de Tamura y Nei, junto con su significancia, para los genes ND3-ND4L-ND4 entre las poblaciones del GI.

Cuadro 1.10. Divergencia genética entre las poblaciones para los genes ND3-ND4L-ND4 dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI.

GG	Pobl	Xili	Saln	Oton	Tlan	Zacu	TeDo	XiJu	MsYb	Xlpa	PtSI
GG1	Xili	0	0.10±0.01	a	a	a	A	a	a	a	a
GG1	Saln	0.1	0	d	a	a	B	a	a	a	a
GG2	Oton	0.81	0.71	0	c	a	C	a	a	b	a
GG2	Tlan	0.80	0.75	0.36	0	b	0.23±0.01	d	a	a	a
GG2	Zacu	0.75	0.66	0.20	0.16	0	B	a	a	a	a
GG2	TeDo	0.83	0.80	0.39	0.04	0.22	0	0.11±0.00	a	a	b
GG2	XiJu	0.75	0.66	0.43	0.28	0.30	0.29	0	a	a	a
GG3	MsYb	0.84	0.83	0.68	0.65	0.53	0.76	0.44	0	a	a
GG3	Xlpa	0.79	0.74	0.64	0.65	0.56	0.71	0.46	0.26	0	a
GG4	PtSI	0.84	0.76	0.72	0.78	0.72	0.78	0.73	0.83	0.77	0

Debajo de la diagonal, distancias genéticas de Tamura y Nei entre las poblaciones. Arriba de la diagonal, el valor significativo de p más y menos una desviación estándar es como sigue: $a = 0.00 \pm 0.00$, $b = 0.01 \pm 0.00$, $c = 0.02 \pm 0.00$ y $d = 0.03 \pm 0.01$; en **negritas**, valores de p no significativos.

Se encontraron diferencias entre la asignación previa y las distancias genéticas de Tamura y Nei calculadas para los genes ND3-ND4L-ND4 (Cuadro 1.10). Xilitla en San Luis Potosí (GG1) y Puerto de la Soledad en Oaxaca (GG4), están aisladas entre sí y de las localidades en los GG2 y GG3.

Las poblaciones de Xilitla en San Luis Potosí y de Santa Inés en Querétaro (GG1), mantienen una distancia genética de 0.1 con una $p = 0.1$ entre ellas, confirmando su integridad como una sola entidad (*latirostris*, Cuadro 2.10). Asimismo, los ejemplares de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4), se distinguen genéticamente de todos los otros GG.

En cambio, nuevamente como en los análisis para el Citocromo-*b*, la matriz de distancias genéticas para los genes ND3-ND4L-ND4, muestra que el GG2 que se consideraba como una sola entidad (*angustirostris*, Cuadro 1.10), contiene en realidad poblaciones que son significativamente divergentes a nivel genético. Así, Tlanchinol, Hidalgo, es diferente de Otongo, Hidalgo (0.36, $p = 0.02$), de Zacualpan,

Veracruz (0.16, $p = 0.01$) y de Xicotepec de Juárez, Puebla (0.28, $p = 0.03$). A su vez, Otongo también es diferente de Zacualpan (0.20, $p = 0.00$), de Tenango de Doria (0.39., $p = 0.03$) y de Xicotepec de Juárez (0.43, $p = 0.00$). Es decir, dentro del GG2 se pueden distinguir al menos tres subentidades divergentes, conforme a los genes ND3-ND4L-ND4 que deben tratarse de forma aislada. En contraparte, Tenango de Doria no difiere de Tlanchinol en el mismo estado, ni de Xicotepec de Juárez en Puebla.

Dentro del GG3 (*furvus*, Cuadro 1.10) también se encontraron diferencias significativas entre Mesa de la Yerba (GG3f) y Xalapa (GG3g), las dos poblaciones que se asignaron a este grupo en Veracruz (0.26, $p = 0.00$), lo que sugiere una posible divergencia genética dentro de esta entidad. Lo cual, como entre los ejemplares del GG2, implicaría separarlos en dos grupos.

Las distancias genéticas, junto con su significancia, entre las poblaciones que integran los GG2 y GG3 se muestran en el Cuadro 1.11.

Cuadro 1.11. Divergencia genética entre las poblaciones del GG2 y el GG3 para los genes ND3-ND4L-ND4.

GG	Pobl	Oton	Tlan	Zacu	TeDo	XiJu	MeYr	Xalp
GG2	Oton	0	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>E</i>	<i>c</i>
GG2	Tlan	0.36	0	<i>a</i>	0.20±0.02	0.06±0.01	<i>A</i>	<i>a</i>
GG2	Zacu	0.18	0.12	0	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>A</i>	<i>c</i>
GG2	TeDo	0.39	0.04	0.16	0	0.13±0.02	<i>D</i>	<i>b</i>
GG2	XiJu	0.43	0.28	0.18	0.29	0	<i>A</i>	<i>a</i>
GG3	MeYr	0.66	0.69	0.40	0.78	0.49	0	<i>a</i>
GG3	Xalp	0.67	0.65	0.30	0.78	0.43	0.4	0

Debajo de la diagonal, distancias genéticas de Tamura y Nei entre las poblaciones; arriba de la diagonal, el valor significativo de p más y menos una desviación estándar corresponde a: $a = 0.00 \pm 0.00$, $b = 0.01 \pm 0.01$, $c = 0.02 \pm 0.01$, $d = 0.03 \pm 0.01$ y $e = 0.03 \pm 0.02$; en **negritas**, valores de p no significativos.

Al comparar únicamente las distancias genéticas entre las poblaciones del GG2 y del GG3, se mantienen las diferencias significativas entre ellas; *i.e.*, las localidades asignadas al GG3, son genética y estadísticamente diferentes de las correspondientes al GG2. En este último GG, Tlanchinol, Tenango de Doria y Xicotepec de Juárez no difieren entre ellas, pero sí lo hacen con Otongo y Zacualpan, mientras que estas últimas también difieren entre ellas.

El índice de diversidad genética (P_i) y otros estadísticos que explican la variación genética, así como el número y tipo de mutaciones representativas para cada GG, se muestran en el Cuadro 1.12.

Cuadro 1.12. Índice de diversidad genética (P_i) para los genes ND3-ND4L-ND4 en las poblaciones representativas de los grupos genéticos en el GI, indicando los estadísticos relacionados (Θ P_i con su desviación estándar, DE), así como el número (no.) de mutaciones por tipo, junto con la media y DE respectivas.

Estadístico	Grupos Genéticos (GG)										Media	DE	
	GG1 Xili	GG1 Saln	GG2 Oton	GG2 Tlan	GG2 Zacu	GG2 TeDo	GG2 XiJu	GG3 MsYb	GG3 Xlpa	GG4 PtSI			
	Diversidad genética												
Pi	7.90	9.83	28.67	13.05	23.29	9.00	18.19	6.33	12.00	22.8	15.11	7.26	
Theta pi	7.90	9.83	28.67	13.05	23.29	9.00	18.19	6.33	12.00	22.8	15.11	7.26	
DE Theta pi	4.42	6.83	21.81	7.68	13.40	6.28	10.55	4.04	7.67	14.21	9.69	5.19	
	Mutaciones, número de												
Transiciones, ts	9	11	30	27	39	11	28	10	25	34	22.4	10.6	
Transversiones, tv	18	8	13	11	27	6	8	5	4	19	11.9	7.02	
Sustituciones, sb	27	19	43	38	66	17	36	15	29	53	34.3	15.6	
lindels, in	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.3	
Suma	30	38	86	76	132	34	70	30	58	106			
No. de sitios ts	9	11	30	27	39	11	28	10	25	34	22.4	10.6	
No. de sitios tv	9	11	30	27	39	11	28	10	25	34	11.9	7.02	
No. de sitios sb	27	19	43	38	64	17	36	15	29	53	34.1	15.2	
No. de sitios in	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.3	
Suma	46	41	103	92	142	39	92	35	79	121			

Xilitla, San Luis Potosí, tiene el segundo índice de diversidad más bajo para los genes y la localidad con la que se agrupa, Santa Inés en Querétaro, dentro del GG1,

también cuenta con un índice de diversidad conservador. Ambas localidades muestran un número relativamente bajo de mutaciones, por lo que conforman una entidad conservada.

Entre las localidades asignadas al GG2, Tenango de Doria, Hidalgo (GG2) tiene una diversidad genética y número de mutaciones ligeramente menores a las localidades del GG1, por lo que se le consideraría conservada. Le siguen Tlanchinol, Hidalgo así como Xicotepec de Juárez, Puebla (GG2), con una diversidad genética intermedia, pero con doble número de mutaciones, por lo que estarían entre las poblaciones que ya muestran un patrón divergente. Además, en el GG2, Zacualpan en Veracruz (GG2) y Otongo en Hidalgo (GG2), son las dos poblaciones que cuentan con la mayor diversidad genética, así como con el mayor número de mutaciones en las secuencias ND3-ND4L-ND4, por lo que serían las más divergentes.

Por su parte, en el GG3, Mesa de la Yerba, Veracruz (GG3), cuenta con el índice de diversidad genética más bajo y el menor número de mutaciones para el gen ND3-ND4L-ND4, por lo que para estos genes, es la población más conservada. En contraste, Xalapa, Veracruz (GG3), tiene casi el doble de diversidad genética y de mutaciones, por lo que ya es una población que muestra derivación genética con diversidad semejante a la de Tlanchinol, Hidalgo (GG2), pero con un número menor de mutaciones.

Finalmente, Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4), tiene un nivel de diversidad genética semejante al de Zacualpan, Veracruz (GG2), pero con menor número de mutaciones, lo que la ubica como una de las poblaciones más divergentes.

En resumen, los análisis de distancias genéticas confirman, tanto en las secuencias de Citocromo-*b* como de ND3-ND4L-ND4, que las dos localidades más norteñas, (Xilitla, San Luis Potosí y Santa Inés Querétaro) comprenden una entidad (GG1, *latirostris*) y lo mismo sucede con la población más sureña en Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4, sin nombre). También se confirma que el GG3 es una entidad reconocible, aun cuando haya variación significativa entre las dos poblaciones representadas para los genes ND3-ND4L-ND4. En cambio, las localidades se reagrupan, o no, de diferente manera conforme al tipo de gen especialmente en el GG2. Por ende, un análisis más profundo con la construcción de redes de haplotipos permitió analizar posibles reasignaciones para las poblaciones dentro del GG2 y del GG3 en nuevos subgrupos genéticos.

Redes de haplotipos en el Grupo Interno. Para el *Cyt-b*, se obtuvieron 23 haplotipos a partir de las 49 secuencias analizadas (Cuadro 1.13), los cuales se agrupan distintivamente dentro de las ocho localidades grupo con la única excepción del H4, el cual es común a un ejemplar de Metepec y a otro de Tenango de Doria, las dos localidades en Hidalgo con la distancia más corta entre ellas (19.93 Km, Cuadro 2.4).

En los genes ND3-ND4L-ND4 se obtuvieron 57 haplotipos con las 58 secuencias analizadas, los cuales se pudieron asociar claramente con las ocho LG. El Cuadro 1.13 muestra la correspondencia de los haplotipos con cada GG, su asignación taxonómica original y ubicación geográfica, mientras que en la figura 1.6 se presentan las correspondientes redes de haplotipos para cada gen.

Cuadro 1.13. Relación de haplotipos (H#) por gen (*Cyt-b*, ND3-ND4L-ND4) con su respectiva asignación genética (GG), taxonómica (Taxa) y geográfica (Ubicación).

GG	Taxa	Estado	Ubicación Población*	Clave	Haplotipos	
					<i>Cyt-b</i>	ND3-ND4L-ND4
GG1	<i>Pl</i>	San Luís Potosí	Xilitla*	Xili	H15, H16, H17, H18	H1, H2, H3, H4, H5, H6, H7, H8, H9, H10
GG1	<i>Pl</i>	Querétaro	Santa Inés	Saln		H11, H12, H13, H14,
GG2	<i>Pa</i>	Hidalgo	Otongo	Oton		H22, H23, H24
GG2	<i>Pa</i>	Hidalgo	Tlanchinol	Tlan	H12, H13, H14	H15, H16, H17, H18, H19, H20, H21
GG2	<i>Pa</i>	Veracruz	Zacualpan*	Zacu	H22, H23	H25, H26, H27, H28, H29, H30, H31
GG2	<i>Pa</i>	Hidalgo	Tenango de Doria	TeDo	H4, H10, H11	H32, H33, H34, H35
GG2	<i>Pa</i>	Hidalgo	Metepc	Metp	H3, H4	
GG2	<i>Pa</i>	Puebla	Xicotepec de Juárez	XiJu		H36, H37, H38, H39, H40, H41, H42
GG2	<i>Pa</i>	Puebla	Huachinango	Huau	H1, H2	
GG3	<i>Pf</i>	Veracruz	Mesa de la Yerba	MsYb		H43, H44, H45, H46, H47, H48
GG3	<i>Pf</i>	Veracruz	Xalapa*	Xlpa	H19, H20, H21	H49, H50, H51, H52
GG4	<i>POax18</i>	Oaxaca	Puerto de la Soledad	PtSl	H5, H6, H7, H8, H9	H53, H54, H55, H56, H57

* = localidad tipo.

En el *Cyt-b*, la divergencia dada por el número de mutaciones, va en general de una y hasta 29, entre las separaciones de los GG2-4 de 3 y hasta 29, pero dentro de los GG1-4 hay diferente comportamiento: en el GG1 y en el GG4 van de 1-2, indicando que son más bien conservados; en el GG2 aumentan de 1-4 y en el GG3 de 1 o de 6, lo cual lo hace el más divergente en este gen. En los genes ND3-ND4L-ND4 las mutaciones en general van de 1-31, entre las separaciones de los GG1-4, de 13 a 31 y dentro de los GG, en el GG1 incluyen 1-2, 4-5, 7; en el GG2, 1-8, 12,

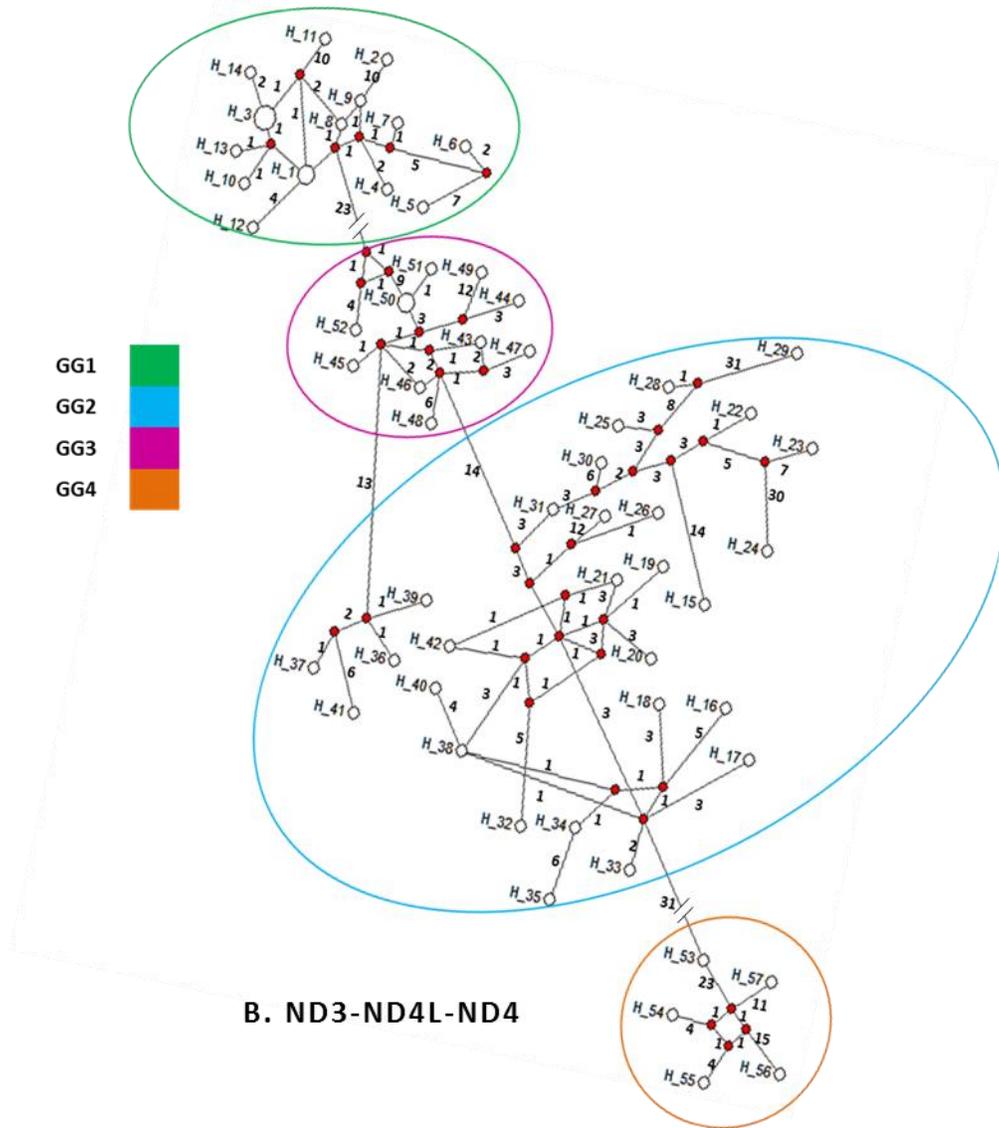


Figura 1.6. Redes de haplotipos para los grupos genéticos del GI en las secuencias analizadas. El haplotipo H_4 subrayado, proviene de dos localidades cercanas en Hidalgo. En ambas redes, los rombos rojos significan mutaciones faltantes. Código de color: verde =GG1, *latirostris*; azul = GG2, *angustirostris*; rosa = GG3, *furvus*; m) y GG4 a la población de Puerto de la Soledad, Oaxaca, sin determinación taxonómica. Los dígitos en las líneas que unen a cada haplotipo indican número de mutaciones (divergencia genética). Ver Cuadro 1.13 para procedencia de los haplotipos (H_#).

En el gen Citocromo-*b* (Fig. 1.6A) hay una clara divergencia haplotípica entre las secuencias del GG1 (elipse verde) y las correspondientes al GG3 (elipse rosa), dada por 15 mutaciones. En cambio, aunque la red representa una clara separación entre los grupos que conforman la distribución central del GI (GG2 y GG3), solo hay un par de mutaciones entre ellos, a las que se agregan otras tres que caracterizan al GG3. En el GG2 (elipse azul) Huauchinango, Puebla (H1 y H2) se destaca del resto por al menos cuatro mutaciones (Fig.1.6A, Cuadro 1.13). Entre los demás haplotipos, los de Tlanchinol (H4, H12-14) se asocian con Tenango de Doria (H10-11) y éstos últimos por un lado con Metepec (H3-H4), mientras que por el otro lo hacen con Zacualpan (H22-23). Nótese que el haplotipo H4 está presente tanto en Tenango de Doria como Metepec (Cuadro 1.13). Entre todos estos haplotipos, la divergencia genética es ≤ 4 mutaciones, salvo por la rama que asocia Zacualpan (H22) con Metepec o Tenango de Doria (4 mutaciones). En el otro extremo, 29 mutaciones entre el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y el GG2, demuestran la lejanía y el aislamiento del primero, siendo esta la mayor divergencia genética entre los haplotipos del GI con el Citocromo-*b*.

De manera similar, en los genes ND3-ND4L-ND4 (Fig. 1.7B), las poblaciones en los extremos de la distribución divergen de las del Centro. Al Norte, las poblaciones de San Luís Potosí (H1-10) y Querétaro (H11-14) del GG1 mantienen su aislamiento del resto de los haplotipos en el GI por 23 mutaciones con el GG3, sin diferir entre ellas. Por su parte, nuevamente el GG4, al Sur, es el que se encuentra más alejado del GG2 por 31 mutaciones. Al centro de la distribución y dentro del GG3, Xalapa y

Mesa de la Yerba, ambas en Veracruz, no parecen tener divergencia genética entre ellas (mutaciones ≤ 3), salvo por los haplotipos de que divergen a partir de mutaciones desconocidas (Xalapa, H49 y H50; Mesa de la Yerbos H48). El GG3 diverge del GG2 en dos direcciones. Una de ellas a través de 14 mutaciones entre haplotipos desconocidos para ligar con Zacualpan (H31). La segunda parte de 13 mutaciones entre haplotipos desconocidos para ligar con Xicotepec de Juárez (H36-37, 39, 41). Los subgrupos en el GG2 no son tan claros, ya que hay haplotipos procedentes de diferentes localidades entremezclados. Así, aparte de los mencionados, H38, H40 y H42 de Xicotepec de Juárez, Puebla, se ligan con haplotipos de Tlanchinol (H19-21) y Tenango de Doria (H32, H33), pero la información es incompleta, ya que entre ellos hay mutaciones faltantes. Todos los haplotipos de Otongo se separan y se asocian solo con Tlanchinol. La mayoría de los haplotipos de Zacualpan (H25, 28-31) se asocian entre sí, salvo por un par H26-27) y esta localidad también se liga con Tlanchinol (H15).

Distancias genéticas dentro del GI y entre todas las OTUs para Citocromo-*b*.

Dentro del GI. Las distancias genéticas de Tamura y Nei para Citocromo-*b*, modificadas en porcentajes *sensu* Bradley y Baker (2001) entre y dentro de todas las poblaciones y GG, para determinar su *status* taxonómico se muestra en el Cuadro 1.14.

Cuadro 1.14. Divergencia genética entre las poblaciones para el gen Citocromo-*b* dentro de cada grupo genético (GG1-4) del GI expresadas en porcentajes *sensu* Bradley y Baker. (2001).

GG	Pobl	Xili	Tlan	Zacu	TeDo	Mepc	Huac	Xalp	PtSI
GG1	Xili	0.0							
GG2	Tlan	4.4	0.0						
GG2	Zacu	4.5	1.1	0.0					
GG2	TeDo	5.0	0.7	1.2	0.0				
GG2	Metp	4.1	1.2	0.7	1.2	0.01			
GG2	Huac	4.9	2.4	2.5	2.7	2.6	0.0		
GG3	Xalp	3.8	2.4	2.8	3.0	2.7	2.5	0.01	
GG4	PtSI	7.8	7.2	7.3	6.7	1.2	6.6	7.6	0.0

La divergencia genética dentro de la población se muestra sobre la diagonal y por debajo de ella, las distancias genéticas de Tamura y Nei (%) entre las poblaciones. Abreviaturas como en el Cuadro 1.3.

Las distancias entre el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y los otros GG son las más largas y fluctúan entre 6.6% y 7.8% contra todas las otras localidades, por lo que indican variación intragenérica conespecífica; la única excepción, la constituye Metepec, Hidalgo, atribuida al GG2, con la cual tiene una distancia <2% (intraespecífica). El GG1 (*latirostris* de Xilitla, San Luís Potosí) también tiene distancias genéticas que denotan variación intragenérica conespecífica con todas las demás localidades, aun cuando sean menos amplias que las del GG4 (3.8-7.8%).

El GG3 (*furvus* de Xalapa, Veracruz), como se dijo, tiene variación intragenérica conespecífica con los dos GG mencionados, mientras que el rango de valores con respecto al GG2 (*angustirostris*, resto de las localidades en Hidalgo, Puebla y Veracruz) es más corto (2.4-3.0%) y puede corresponder con variación intraespecífica. La variación entre las localidades asignadas al GG2, corresponde definitivamente a variación intraespecífica (0.7-2.7%). Finalmente, nótese que el análisis arroja una distancia genética mínima aún entre los individuos procedentes de una misma localidad (Metepec, Hidalgo del GG2; Xalapa, Veracruz, del GG3).

Entre todas las OTUs. El Cuadro 1.15 muestra las distancias de Tamura y Nei calculadas entre OTUs como porcentajes.

Cuadro 1.15. Divergencia genética por distancias de Tamura y Nei, expresadas en porcentajes *sensu* Bradley y Baker (2001), para el gen Citocromo-*b* entre las diez OTUs.

	Oba	Mcr	Pml	Pmt	Poc	GG1	GG2	GG3	GG4
Oba									
Mcr	16.70								
Pml	17.90	14.10							
Pmt	18.90	13.50	12.50						
Poc	20.30	15.90	22.90	21.70					
GG1	15.80	13.70	15.00	14.00	16.90				
GG2	16.90	13.30	16.80	13.80	19.10	5.00			
GG3	16.10	13.10	15.60	14.10	19.80	4.00	2.80		
GG4	16.80	11.80	17.10	14.90	17.80	8.40	7.30	8.10	

Por debajo de la diagonal se muestran las distancias genéticas de Tamura y Nei (%) entre OTUs. Abreviaturas como en el Cuadro 1.3.

La OTU en el GE con mayor divergencia genética en relación con los GG1-4, es *Poc* con un distancia de 18.4% en promedio. *O. banderanus* a y *Peromyscus melanocarpus* tienen lejanía similar al G1 con 16.4% y 16.1 % de distancia genética promedio, respectivamente. *P. mexicanus totontepecus* se aleja genéticamente en promedio de los GG1-4 por 14.2%. Por su parte, el GE más cercano a los GG1-4 es *M. cryophilus* con 13.0% de divergencia genética en promedio.

Entre los GG, GG4 (Oax18, Puerto de la Soledad) tiene una distancia genética promedio de 7.9% desde los GG1-3. El GG1 (*latirostris*) difiere de los GG2-4 por 5.8% y de los GG2 (*angustirostris*) y GG3 (*furvus*) por 4.9%. La menor distancia genética promedio se encuentra entre el GG2 y GG3 (2.8%).

DISCUSIÓN

Relaciones topológicas entre los GI dentro de las filogenias moleculares

simples. En todas las filogenias generadas con MP para ambos genes y en las filogenias para de *Cyt-b* con métodos probabilísticos (IB, MV), es evidente la separación de las poblaciones del Sur sin designación taxonómica (GG4, Puerto de la Soledad, Oaxaca), así como la separación de las poblaciones más norteñas (GG1), referibles a *latirostris*. Asimismo, en estas filogenias destaca otro grupo conformado por las localidades en el centro de la distribución, las cuales se subdividen en dos subgrupos reconocibles y asignados a *angustirostris* (GG2) y a *furvus* (GG3), respectivamente. Aunque este arreglo coincide con el que encuentran Harris *et alii* (2000), tanto con MV como con MP, estos autores deciden no cambiar el estado monotípico de *furvus*, como tampoco lo hacen Rogers y Skoy (2011) en una descripción revisada posterior, aun cuando enfatizan la distinción genética y alozímica del GG4.

Por lo contrario, en las dos filogenias para los genes ND3-ND4L-ND4 con ambos métodos probabilísticos (IB, MV), el único GG que se separa claramente de los otros tres es el GG1, integrado por Xilitla, San Luís Potosí y Santa Inés, Querétaro (*latirostris*). En el clado conformado por el resto de los GG, también hay subgrupos distintivos que se mantienen y que cuentan con buenos soportes: *e. g.*, Xicotepec de Juárez, Puebla (GG2); las localidades en Veracruz para el GG3 (*furvus*), incluidos los alrededores de la localidad típica; Puerto de la Soledad, Oaxaca, para el GG4; así como el resto de las localidades en Hidalgo y Veracruz del

GG2 (*P. angustirostris*), incluyendo la localidad típica. Este arreglo de los GG mediante IB y MV corresponde con el encontrado por Ávila-Valle *et alii* (2012), cuya localidad de El Salto, Puebla, aquí se refiere como Xicotepec de Juárez.

Las diferencias entre las topologías de los árboles probabilísticos de los genes ND3-ND4L-ND4 contra las de todos los demás árboles, podrían deberse al método (no-paramétrico o MP vs. paramétrico o probabilístico; e. g., IB y MV) de construcción como se ha mencionado en la literatura (Steel y Penny 2001, Sober 2004), especialmente por cuanto a la manera en que se calcula la longitud de las ramas en los respectivos árboles (e. g., número de cambios o pasos vs. sustituciones de bases por sitio entre la longitud de la secuencia, respectivamente) y a que se tienen supuestos ontológicos y epistemológicos distintos (MP vs. probabilidad, De Luna *et alii* 2005).

Otra posible causa de las diferencias entre las topologías podría ser el modelo evolución genética utilizado en los métodos probabilísticos y su relación con las asunciones evolutivas en MP. Con *Cyt-b* se usó aquí un modelo más realista (GTR I + G), aunque también más complejo y con mayor probabilidad de error, porque contempla seis parámetros (tipos de sustitución). En cambio, para los genes ND3-ND4L-ND4 se usó uno más simple (TMP2 *uf*+ G) porque solo tiene tres parámetros (Posadas 2008). Cabe observar que el modelo evolutivo más usado para *Cyt-b* es el GTR con o sin sitios invariables (Harris *et al.* 2000; Bradley *et al.* 2007, Bradley *et al.* 2014, Platt *et al.* 2015). En cambio, se ha explorado el uso de más de un modelo evolutivo para los genes ND3, ND4L y ND4 (León-Paniagua *et al.* 2007; Walker

2006; Ávila-Valle *et al.* 2012, Castañeda-Rico *et al.* 2014), lo que hace más complejo estimar su comportamiento en la reconstrucción de filogenias. Comparando ambos modelos usados aquí, el GTR le da la misma probabilidad a los cambios de una base a otra y viceversa, por lo que cualquier sustitución tiene importancia. Esto resulta ser más parecido a lo que se propone bajo la optimización de Farris (1970, Lipscomb 1998); sin embargo, a diferencia de ello, el modelo GTR considera diferente probabilidad para los distintos tipos de mutaciones (Tavare 1986); *e. g.*, le da cierto valor de cambio a determinado tipo de mutación. Por su parte el modelo TPM2 *uf + G* acepta y evalúa únicamente tres formas de sustitución de bases *sensu* (Kimura 1981), por lo que deja fuera mutaciones que también podrían ser informativas para los análisis filogenéticos, a diferencia de la posición más abierta que se asume en la optimización de Farris (1970).

Cabe resaltar que Ávila-Valle *et alii* (2012) usaron el modelo GTR I + G en su estudio y obtuvieron la misma topología que aquí para los genes ND3-ND4L-ND4, aun cuando usaron las secuencias ND3-ND4 con 1043 bases. Por lo tanto, más seguramente, las diferencias se pueden deber a que la tasa evolutiva de sustitución nucleotídica, tanto sinónima como no-sinónima es más rápida en el *Cyt-b* que en los genes ND3, ND4Ly ND4, como lo encontraron para primates, carnívoros, perisodáctilos y cetáceos Pesole *et alii* (1999). En otras palabras, la velocidad de cambio en las mutaciones no-sinónimas, el *Cyt-b* es hasta dos veces más rápida que cualquiera de los genes analizados para la NDAH, mientras que en las mutaciones sinónimas, el ritmo de cambio en el ND3 disminuye a la mitad del que tienen el ND4

y el *Cyt-b*, para el ND4L, la velocidad de cambio es un 25% menor a los dos genes mencionados. Esto podría explicar que es por los genes ND3 y ND4L, que el GG4 siguió agrupado con el GG2 y el GG3, mientras que con el *Cyt-b*, se separa claramente de los otros GG. La tasa de cambio del *Cyt-b*, como se dijo, ha probado ser adecuada para discernir tanto la variación intraespecífica (intrapoblacional, intrasubespecífica, intraespecífica) como intragenérica (especies hermanas, interespecífica) *sensu* Bradley y Baker (2001). Un argumento es que el ajuste en el número de bases entre el GI y el GE en los genes ND3-ND4L-ND4, permitió evitar posibles inconsistencias entre las secuencias recuperadas de la literatura y del GenBank, debido a los *indels*, ya que la interregión R (Fig. 1.1) es muy variable (Dra. Ávila Valle, com. pers., sept. 2016).

Caracterización genética de los GG1-4 al nivel poblacional. Las redes de haplotipos, junto con los AMOVA para las distancias genéticas y la caracterización de la diversidad genética entre las LG, confirman las dos topologías descritas, dependiendo del gen o genes mitocondriales. Así la red de haplotipos para el *Cyt-b* arroja luz sobre las relaciones entre los GG1-4 con respecto de la topología resultante de los métodos probabilísticos con este gen y de MP en ambos genes. En cambio la red de haplotipos de ND3-ND4L-ND4, explica las relaciones de la topología encontrada con métodos probabilísticos (MV, IB), especialmente con respecto de las localidades del GG2 (Xicoteppec de Juárez, Puebla vs. las demás).

En las redes de haplotipos el número de mutaciones es un indicador de la divergencia de linajes (Arteaga *et al.* 2012), mientras que los AMOVA y los análisis

de diversidad genética intrapoblacional (Excoffier *et al.* 1992), permiten entender los arreglos en esas redes, a través de los patrones de diversificación o conservación genética que se observan al interior de los GG1-4. La divergencia genética por un mayor número de mutaciones en ambos genes en las redes de haplotipos, confirma como entidades aisladas de los dos grupos centrales (GG2 y GG3), al GG4 en el S de la distribución y al GG1 al norte de la distribución. La diversidad genética en el GG4 para la población en Puerto de la Soledad, Oaxaca, es intermedia con el *Cyt-b* y la segunda más variable con los genes analizados de la coenzima NADH. En el GG1, Xilitla, San Luís Potosí, es la tercera más conservada con *Cyt-b* y la más conservada con ND3-ND4L-ND4, mientras que Santa Inés, Querétaro, ocupa el cuarto lugar entre las secuencias más conservadas, lo que explica la ausencia de diferencias genéticas significativas entre estas localidades dos al N de la distribución.

En las redes de haplotipos, de acuerdo al número de mutaciones con el *Cyt-b*, las tres mutaciones entre el GG2 y el GG3 son claras, aunque representen una divergencia genética menor a la separación en el GG2 de los haplotipos de Huauchinango en Puebla y de un haplotipo (H22) de Zacualpan en Veracruz, ambos con cuatro mutaciones. Asimismo los cambios entre otros haplotipos de localidades internas del GG3 y del GG2, respectivamente nunca sobrepasan seis mutaciones (H21, Xalapa, Veracruz). De manera similar, en las secuencias de ND3-ND4L-ND4, el GG3 y el GG2 tienen nueve o diez mutaciones menos que las que hay entre el GG3 y el GG1, o bien, 17 y 18 mutaciones menos que entre el GG2 y el GG4. La diversidad genética de Xalapa (GG3) está medianamente conservada en ambos

genes analizados, aun cuando fue la única localidad con un alto número de *indels* en el *Cyt-b*; por su parte, Mesa de la Yerba es la segunda población más conservada en el ND3-ND4L-ND4. Dentro del GG2, un par de haplotipos tienen mayor número de mutaciones: H29, Zacualpan, Veracruz con 31 cambios; H24, Otongo, Hidalgo con 30 cambios. Como población, Zacualpan tiene una diversidad genética intermedia y está medianamente conservada en el *Cyt-b*, mientras que con los genes de la coenzima NADH analizados, es la que tiene mayor diversidad genética.

En ambos GG3 y GG2, hay haplotipos individuales entremezclados con los de localidades diferentes a la de ellos, los cuales explican la ausencia de diferencias significativas entre las localidades involucradas y justifica su agrupación. En el *Cyt-b* está el caso para el GG2 del H4 de Metepec y de Tenango de Doria, Hidalgo, que se cohesionan con el H22 de Zacualpan, Veracruz. En los haplotipos de los genes de la coenzima NADH, para el GG3 está el H49 de Xalapa con los haplotipos de Mesa de la Yerba y para el GG2 están el H15 de Tlanchinol entre haplotipos de Otongo, Hidalgo, junto con haplotipos de Zacualpan, Veracruz; el H40 de Xicotepec de Juárez, Puebla, con haplotipos de Tlanchinol, Hidalgo; H32 de Tenango de Doria, Hidalgo, con el H42 de Xicotepec de Juárez y el H33 de Tenango de Doria con haplotipos de Tlanchinol.

También existen subgrupos conformados por haplotipos de una misma localidad que la hacen genéticamente distintivas y justifican las diferencias significativas en las distancias genéticas, especialmente dentro del GG2, pero también en el GG3. En el *Cyt-b* se perfilan alrededor de tres subgrupos de haplotipos

en la región central, correspondientes a: a) la zona de Xalapa, Veracruz en el GG3, de la que ya se mencionó su grado de conservación genética; b) Huauchinango al norte de Puebla en el GG2 que es la población genéticamente más conservada; c) el resto de las localidades del GG2: en Veracruz, la localidad típica de Zacualpan; en Hidalgo, Tlanchinol que es la segunda población genéticamente más conservada y, por último, dos poblaciones geográficamente cercanas al SE de Zacualpan, Metepec y de Tenango de Doria que a su vez son las dos poblaciones genéticamente más diversificadas por su alto número de mutaciones en el *Cyt-b*.

Los subgrupos no son tan claros en los genes ND3-ND4L-ND4 porque los haplotipos de diferentes localidades están más entremezclados como ya se mencionó. Sin embargo, dentro del GG2 las localidades más norteñas (Otongo y Tlanchinol en Hidalgo, junto con Zacualpan en Veracruz) están más cercanas entre sí y se conectan con algunas secuencias de Xicotepec de Juárez al NE de Puebla, mientras que las otras secuencias de esa misma localidad, al SE de la localidad típica, se conectan con Mesa de la Yerba, Veracruz (GG3) y no con otras secuencias en el GG2. En las secuencias de la coenzima NADH analizadas, las poblaciones de Tenango de Doria tienen una diversidad genética conservada, mientras que las poblaciones de Hidalgo, al N de Zacualpan, Otongo y Tlanchinol, junto con la población de Xicotepec de Juárez en Puebla, al SE de la localidad típica, tienen una diversidad genética intermedia.

Finalmente, la falta de información sobre las mutaciones ocurridas en las redes de haplotipos, se debe a la ausencia de secuencias para ambos genes en áreas

geográficas intermedias, lo que seguramente dificultan una comparación y consenso entre las dos filogenias moleculares simples. Para tener en claro los pulsos y momentos de origen de las entidades que componen los GG1-4, se recomienda un estudio que haga uso de relojes evolutivos (Salazar-Bravo *et al.* 2001, Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez 2013). De esta manera, se podría reconstruir cómo y cuándo se fueron dando las divergencias filogeográficas entre ellos. Sin embargo, las localidades faltantes en la representación de la distribución para caracteres moleculares, se tienen mejor representados con caracteres morfométricos, por lo que es posible que las filogenias con este tipo de caracteres pueda arrojar más luz sobre las designaciones taxonómicas que pueden proponerse desde este capítulo.

Consideraciones taxonómicas para el GI a partir de las filogenias moleculares simples y las distancias genéticas. El soporte para los clados correspondientes a los GG1-4 son más altos con: a) 1000 que con 100 réplicas bootstrap, b) en WinClada que en TNT, c) en las topologías que siguen un modelo de evolución con cambio de una base hacia cualquier otra (GTR, optimización de Farris) y d) en el método de IB. En las topologías con MP para los tres genes de la coenzima NDAH y en todas las topologías del gen *Cyt-b*, independientemente del modelo evolutivo, los soportes por 1000 réplicas bootstrap para los GG4, GG1 y GG3 (Figs. 1.3A y C, 1.4A-B y 1.5A-B) son muy robustos en su mayoría (MP y MV = 87-100%, IB = 1.0). Las únicas excepciones son para ND3-ND4L-ND4 son con MP para el GG4 que es moderado (66%) y para el GG3 que es bajo (31%). En cambio, para el GG2 que es el más numeroso y está representado con más poblaciones, los soportes van de bajo a

moderado alto con MP (*Cyt-b*, 29%; ND3-ND4L-ND4 78%), aunque hay subclados con secuencias de las misma localidad muy bien soportados (>80%-100%), como es el caso de Huauchinango, Puebla; Tlanchinol, Otongo y Tenango de Doria, Hidalgo; Zacualpan, Veracruz.

Por su parte, los soportes de los GG1-4 en las topologías construidas para ND3-ND4L-ND4, bajo el modelo TPM2 $uf + G$, siguen siendo altas para todos los GG con IB y aunque son un poco más bajos con MV, siguen siendo robustos para el GG1 (89%) y muy robustos para el GG4 (98%). Con MV, los soportes son bajos para las poblaciones de Puebla del GG2 (34%) y moderados para el resto de las poblaciones en ese GG (64%). También los soportes con MV bajan en el GG3 a moderados (55%), aunque como en las otras topologías, algunos subgrupos de secuencias de las mismas (*e. g.*, Otongo, Hidalgo, 84%, GG2; Mesa de la Yerba, Veracruz, 68%, GG3) o diferentes localidades tienen soportes moderados altos (Tanchinol con Zacualpan, 70%, GG2).

Ahora bien, considerando los intervalos en porcentajes para las distancias genéticas, *sensu* Bradley y Baker (2001), cuando se calcularon sólo entre los GG1-4 como entre las diez OTUs, hay evidencias en el *Cyt-b* suficientes para proponer que la población de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4), es una entidad diferente de los GG1-3 al nivel específico, la cual está muy bien soportada en las topologías y, aunque es basal a los demás GI, tiene una diversidad genética mayor que el GG1 y semejante a la de poblaciones en los GG3 y GG2. Con respecto de los GG1-3, el GG4 tiene una distancia genética promedio de 7.5%, cuando sólo se valoran los

GG1-4, o de 7.9%, cuando se usan las 10 OTUs. Ambas distancias son suficientes para consignarla como una especie genética (Bradley y Baker 2001, Baker y Bradley 2006) válida y diferente de los otros GG1-3. Al respecto, ya se han usado distancias de 7-8% con *Cyt-b* en el Grupo *boyllii* (Tiemann-Boege *et al.* 2000, Bradley *et al.* 2004a *P. schmidlyi* de *P. beatae*, 3.25%) y el Grupo *aztecus* (Durish *et al.* 2004) de *Peromyscus* para designar especies.

Por su parte, el GG1 (*latirostris*) precede y se separa del clado conformado por el GG3 (*P. furvus*) y el GG2 (*angustirostris*) con una distancia de genética promedio de 4.19% cuando solo se usan los GG1-4 y de 4.9% con las diez OTUs. Si bien Baker y Bradley (2006) refieren un intervalo de distancia de 2.8% a 10.8% para validar especies dentro de *Peromyscus*, varios autores han usado una distancia menor a 7%. Sin embargo, también se ha resaltado que para designar una entidad dentro de este género al nivel específico, es necesario respaldar con evidencias morfológicas (Bradley y Baker 2001, Bradley *et al.* 2014). Además de *P. schmidlyi* con respecto de otras entidades del grupo *boyllii* (Bradley *et al.* 2004b), Bradley *et al.* (2016) describen a *Peromyscus kilpatricki* con base en una divergencia genética > al 5% y datos morfométricos. Lorenzo *et alii* (2016) describen a *Peromyscus gardneri* dentro del Grupo *mexicanus* con una distancia de 3.66-4.27%, reforzando su identidad mediante rasgo morfométricos. Si bien la distancia del GG1 (*latirostris*) está por debajo de 7%, tiene un nivel $\geq 4.21\%$ que corresponde al límite extremo superior para la variación intrasubespecífica. Cabe señalar que en esta tesis también se analizan tanto medidas lineales (tamaño) como morfogeométricas (forma) en los

siguientes capítulos, por lo que es posible que con ese tipo de evidencias se pueda dilucidar si el GG1 (*latirostris*) es una entidad específica *sensu* Bradley *et alii* (2004a) y Lorenzo *et alii* (2016).

Finalmente, la distancia genética promedio entre el GG3 y el GG2 es de 2.68% cuando se calcula sólo entre ellos y de 2.8% con las 10 OTUs, lo cual es superior tanto a lo que se considera como promedio para la variación intrasubespecífica (1.04%) como al promedio de la variación intraespecífica (2.49%); de hecho el límite inferior de la variación entre especies hermanas se calculó en 2.5% (Bradley y Baker 2001). Todo esto lo cual parece señalar que el GG3 (*furvus* de los alrededores de Xalapa, Veracruz), está en el intervalo propuesto para una variación subespecífica con el GG2 (*angustirostris* desde Hidalgo, Puebla y localidades más al NW en Veracruz). Por otro lado, se ha destacado antes que hay poblaciones en el GG2, como Huauchinango al N de Puebla, que se separan claramente de las otras, por lo que es posible que dada la extensión geográfica ocupada, haya todavía más entidades subespecíficas por descubrir. Los porcentajes mencionados caben son semejantes a los que también se han usado en la literatura para definir nuevas subespecies. En su análisis de *P. pectoralis*, Bradley *et alii* (2015) reportan distancias genéticas entre algunas subespecies que van de 1.77% (*P.p. laceianus*) a 2.21% (*P. p. pectoralis*). Por su parte, Lorenzo *et alii* (2016) usan una distancia genética de 2.08-3.65% para definir dos subespecies de *P. zarhynchus* en Chiapas (la nominal y *P. z. cristobalensis*).

En general, los análisis filogenéticos y de la variación genética intra e interpoblacional en este trabajo, garantizan el reconocimiento de entidades a diferente nivel (especie, subespecie) entre las poblaciones de los GG1-4 y, por ende, su asignación dentro de *Peromyscus furbus* debe concebirse como *sensu lato*. Bajo el concepto genético de especie *sensu* Bradley y Baker (2001), las topologías para *Cyt-b* con todos los métodos o para ND3-ND4L-ND4 con MP, indican una divergencia genética de la población al Sur de la distribución, representada por Puerto de la Soledad Oaxaca (GG4, Oax18), que correspondería con una *species novo* distinta de *Peromyscus furbus*, lo cual concuerda con las distancias genéticas encontradas por Harris y Rogers (1999) en la alozima PGDH y con la topología y los comentarios sobre las posibles causas biogeográficas de Harris *et alii* (2000). Las poblaciones del Norte, Xilitla en San Luis Potosí y de Santa Inés en Querétaro (GG1, *latirostris*) pueden corresponder con una subespecie de *furbus* o a una especie hermana, lo que la revalidaría a ese nivel. Por último, las poblaciones centrales en donde se encuentran el GG2 (*angustirostris*) y el GG3 (*furbus*), podrían corresponder a distintas subespecies dentro de lo que podría quedar como *P. furbus sensu stricto*. Existen más evidencias de subentidades a nivel subespecífico de acuerdo con Bradley y Baker (2001) dentro esta tercera entidad en la topología como en las redes de haplotipos, especialmente entre las poblaciones que aquí se asignaron dentro del GG2 en el N de Puebla (Huauchinango), en Hidalgo por arriba y debajo de la localidad tipo (Tlanchinol y Tenango de Doria con sus respectivos haplotipos, excepto por uno); y en Veracruz con las localidades en Hidalgo al SE de la localidad tipo (Zacualpan con el Haplotipo H4 de Tenango de Doria y de Metepec, con el otro

haplotipo de esta última localidad). Estos subgrupos de localidades en el GG2 que también son evidentes en las topologías probabilísticas con ND3-ND4L-ND4 con las respectivas localidades utilizadas.

Distancias genéticas entre el GI y los GE con respecto de la conformación del

Grupo *furvus*. Las relaciones del GI con las especies usadas aquí como sus GE hermanos, cercanos y lejanos, fue un aspecto importante que debió abordarse en esta tesis y que se convirtió, a la postre, en un aporte con derivaciones interesantes, tanto para la filogenia misma del género *Peromyscus*, como para su nomenclatura y clasificación taxonómicas (Géneros, Subgéneros, Grupos de especies). Este punto se fundamenta en que en todas las filogenias moleculares construidas, independientemente del método de construcción, el modelo evolutivo para las bases y el tipo de genes mitocondriales, los componentes del GI siempre quedaron separados del GE. Sin embargo, cabe mencionar que tanto el arreglo dentro de los GE en las topologías como en la magnitud de los porcentajes promedio de sus distancias genéticas con respecto de los GG1-4, refutan parcial o totalmente la conformación de los tres tipos de grupo externos propuestas en esta tesis:

- a) *Grupos externos hermanos* (GEH) con especies consideradas dentro del Grupo *furvus*, i. e., *P. ochraventer* (Carleton 1989) y *P. melanocarpus* (Musser y Carleton 2005)
- b) *Grupos externos cercanos* (GEC) por ser del mismo género, pero en diferente grupo de especies como *Peromyscus mexicanus totontepecus*.

c) *Grupos externos lejanos* (GEL) por ser de un género distinto como *Osgoodomys banderanus* y *Megadontomys cryophilus*.

Por sus los promedios de sus porcentajes de distancias genéticas, los GE con respecto de los GG1-4, quedan arreglados en un orden de mayor a menor en: *Peromyscus ochraventer* (*Poc*, 18.40%) > *Osgoodomys banderanus* (*Oba*, 16.40%) > *P. melanocarpus* (*Pml*, 16.12%) > *P. mexicanus totontepecus* (*Pmt*, 14.20%) > *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*, 12.97%).

La revisión de los promedios de las distancias genéticas en porcentajes para el *Cyt-b sensu* Bradley y Baker (2001) entre los GI y los GE, también contribuye a refutarla pertenencia de los tres *Peromyscus* en el GE como especies del Grupo *fervus*. Asimismo, el análisis de las distancias genéticas promedio contribuye con los trabajos que han estado revisando los Géneros y Subgéneros asociados con *Peromyscus* (Bradley *et al.*, 2004b, 2007, Reeder y Bradley 2004, Platt *et al.* 2015).

La distancia de *O. banderanus* como el segundo GE más lejano al GI del GI, aunque es mayor, es congruente con la distancia de 15.1% que Platt *et alii* (2015), reportan entre *Osgoodomys* y *Peromyscus (sensu stricto)*. En esta tesis *O. banderanus*, se comporta como grupo basal en tres de las seis topologías finales con TNT (MP para ambos tipos de genes mitocondriales y la de IB para el *Cyt-b*). Por otro lado, en ambos métodos probabilísticos con los genes de la NDAH, *O. banderanus* es el único grupo hermano del GI, mientras que en MV para *Cyt-b* es el grupo hermano, junto con *M. cryophilus*. La posición basal de *O. banderanus* concuerda con los análisis de Bradley *et alii* (2007) para el Género *Peromyscus* y de

Platt *et alii* (2015) para la tribu de los Reithrodontomyini. En el trabajo de Platt *et alii* (2015) con *Cyt-b* y tres genes nucleares, se someten a consideración tres hipótesis de clasificación para las relaciones entre los Reithrodontomyini, en donde se proponen crear nuevos géneros (Taxonomía Genérica) y nuevos Subgéneros (Taxonomía subgenérica) o reintegrar los Géneros diferentes a *Peromyscus* bajo un Grupo de especies (Taxonomía de Grupos de especies) dentro de un Subgénero. En estos escenarios, *O. banderanus* queda colocada de manera conservadora como Género o Subgénero válidos, respectivamente, o bien, en su propio grupo de especies dentro del Género y Subgénero *Peromyscus*. Sin embargo, en análisis anteriores para dilucidar el *status* de los Géneros asociados con *Peromyscus* (Bradley *et al.* 2004b, Reeder y Bradley 2004), *O. banderanus* siempre se une a especies de *Peromyscus* en el Subgénero *Haplomylomys* (e. g., *P. californicus*, *P. eremicus*, Bradley *et al.* 2004b, Reeder y Bradley 2004), el cual es más antiguo que el Subgénero *Peromyscus* (Hibbard 1968, Glazier 1980, Dawson 2005).

La distancia genética promedio de *M. cryophilus* con respecto de los GG1-4, es la menor comparada con la de otros GE, siendo más corta con el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y más larga con el GG1 (*latirostris*). La distancia obtenida aquí es incluso menor que la obtenida por Platt *et al.* (14.4%, 2015) entre *Megadontomys* (especie *thomasi*) y *Peromyscus*. Aunque actualmente *Megadontomys* es considerado como un género diferente a *Peromyscus* (Carleton 1980), *M. cryophilus*, sólo se comportó como GEL en las dos topologías probabilísticas para los genes de la NDAH. En las otras filogenias, se mantuvo relacionado con *P. ochraventer* (*Poc* en

MP e IB de *Cyt-b*) o basal a un clado con todos los *Peromyscus* (en MP y ambos métodos probabilísticos ND3-ND4L-ND4), o como ya se mencionó, en un clado hermano al G1, junto con *O. banderanus*. Al respecto, cabe mencionar que la posición de *Megadontomys* como género, se ha puesto en tela de juicio recientemente, ya que entra dentro de grupos de especies de *Peromyscus* en las filogenias obtenidas por Bradley *et al.* (2004b, 2007). En un análisis de las relaciones entre los Neotominii y los Peromiscini, *Megadontomys* es basal al clado con *Peromyscus* del Subgénero *Haplomyiomys* y *O. banderanus* en la topología con métodos probabilísticos, mientras que con MP queda asociado con especies de *Peromyscus* (Bradley *et al.* 2004b). Además, es interesante señalar que *Megadontomys* quedó asociado con “*furvus*” procedentes de Zacualpan (GG3, *angustirostris*) y Xalapa (GG2, *furvus*), Veracruz, así como de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4, sin denominación), en la topología con MP y la optimización de Farris, mientras que con métodos probabilísticos y el modelo evolutivo GTR I+G, quedó basal para grupos de especies de *Peromyscus* y de otros géneros asociados, en un clado más derivado que el de *O. banderanus* (Bradley *et al.* 2007). Más recientemente, Platt *et al.* (2015) han propuesto retomar la posición de *Megadontomys* como Subgénero (Hooper 1968), o bien, que se conforme un grupo de especies dentro de *Peromyscus* que contendría todas las actualmente son reconocidas dentro de *Megadontomys*, incluida *M. cryophilus*.

P. ochraventer (Poc) resultó ser el GE con la mayor distancia genética promedio respecto de los G1-5 (mayor contra el GG3, *furvus*; menor contra el GG1, *latirostris*).

En las topologías, *P. ochraverter* nunca se comportó como el grupo hermano al GI, sino sólo en combinación con otros GE y siendo basal a un dado conjunto. Ya se mencionó la relación cercana entre *P. ochraverter* y *M. cryophilus* para MP e IB con *Cyt-b*, pero con referencia a los clados formados por los tres *Peromyscus* del GE, *P. ochraverter* siempre quedó basal a los otros dos (e. g., todos los métodos para los genes de la NDAH analizados; MV para *Cyt-b*). Cuando definió al Grupo *furvus*, Carleton (1989) incluyó a *P. ochraverter*, junto con *P. mayensis* (*Pmy*) y la especie nominal, pero Wade (1999), mediante un enfoque molecular usando genes ND3-ND4L-ND4 y *Cyt-b*, demostró que ninguna de las dos estaba cercanamente relacionada con *P. furvus*. En consecuencia, Bradley *et alii* (2007) la consideran con Grupo de Especies Indeterminado (ISG), pero encuentran que tanto con MP como con probabilidad, *P. ochraverter* está entre las especies más derivadas, asociándose con el Grupo *truei*. Esta relación también se revela con *Cyt-b* y genes nucleares en el trabajo de Platt *et alii* (2015), en donde *P. ochraverter* se reúne con *P. gratus* en un clado hermano a otro conformado por *P. furvus* (de Xalapa, Veracruz, GG3, *furvus*) y *P. attwateri*. Por ende, en sus propuestas para nuevas clasificaciones, *P. ochraverter* queda asociada con *P. attwateri*, *P. furvus* y *P. gratus* bajo un nuevo Género C, un nuevo Subgénero C, o dentro del Grupo de especies *truei*.

Las distancias genéticas promedio de *P. melanocarpus* (*Pml*) respecto del GI, fueron las terceras más largas (máxima vs. el GG4 de Oaxaca; mínima vs. el GG1, *latirostris*). Musser y Carleton (2005) propusieron a *P. melanocarpus* y a *P. furvus* como el Grupo *furvus*, pero esto no se sostuvo en los análisis de Bradley *et alii*

(2007), ya que *P. melanocarpus* se asoció muy cercanamente con *P. mayensis* y luego con otras especies del Grupo *mexicanus* y del Grupo *megalops*, en un clado diferente y más basal que el clado en donde entraron *Megadontomys*, *P. furvus* y *P. ochraventer*. Esto confirmaría su afinidad con el Grupo *mexicanus* como se proponía en los 1960s (Hooper y Musser 1964, Hooper 1968). Aunque desafortunadamente, Platt *et alii* (2015) no incluyeron a *Pml* en sus análisis, tanto *P. melanocarpus* como *P. ochraventer* no formarían parte del Grupo *furvus*, ya que sus distancias genética promedio son mayores a 16%.

P. m. tototnepecus (*Pmt*), la subespecie representativa de *P. mexicanus* en este trabajo por tener su distribución en condiciones semejantes las del GI en Veracruz y Oaxaca, fue el segundo GE con distancias genéticas promedio más cercanas al GI (máxima vs. el GG4 de Oaxaca; mínima vs. el GG1, *latirostris*). Hooper y Musser (1964) incluyeron a *P. angustirostris*, *P. furvus* y a *P. latirostris* dentro del grupo *mexicanus*, lo cual fue seguido por Huckaby (1980), debido a la similitud de su morfología y de su hábitat. En virtud de esta asociación histórica con el grupo *mexicanus*, se han usado especies como *P. mexicanus* y *P. zarrynchus* en los análisis filogenéticos de *P. furvus* (Harris y Rogers 1999; Harris *et al.* 2000). Harris y Rogers (1999), obtienen a *P. mexicanus*, *P. zarrynchus* como un grupo monofilético hermano a *P. furvus* en su análisis de aloenzimas. Asimismo, en concordancia con los casos mencionados en esta tesis, Harris *et alii* (2000) en sus de MP y MV, obtienen que el grupo directamente cercano a *furvus* es *P. mexicanus*, el cual queda en un clado monofilético con *P. ochraventer* y *P. melanocarpus*; éstos dos aunque

tambiéne muestran cercanos a *furvus*, no se agrupan como taxa hermanos. Ávila-Valle (2005) en su construcción de filogenias también usa a *P. mexicanus*, *P. eremicus* y a *P. maniculatus* como especies más cercanas por ser congénéricas, mientras que considera a *Baiomys taylori* como grupo lejano por no serlo. En sus resultados obtiene que la especie cercana a *P. furvus* es *P. mexicanus*. Esos estudios y la distancia genética promedio encontrada en esta tesis, colocan a *P. mexicanus*, representado por la subespecie *P. m. tototepecus*, como el grupo más cercano a *P. furvus sensu lato* (GG1-4).

Por último, si se consideran los promedios en porcentajes de las distancias genéticas, en un orden de mayor a menor con respecto de los GE, los GG1-4 se arreglan así: GG2 (15.98%) > GG3 (15.74%) > GG4 (15.68%) > GG1 (15.08%), lo cual parece coincidir en general con la topología encontrada para los genes de la NADH usados aquí y por Ávila-Valle *et alii* (2012) con métodos probabilísticos.

CONCLUSIONES

- En todas las topologías moleculares simples, los Grupos Genéticos (GG1-4) del Grupo Interno siempre se separan claramente de los Grupos Externos (GE).
- Los GG1-4 se separan de dos maneras entre sí en las seis topologías resultantes, las cuales son reforzadas por los análisis de variación genética y mutaciones, de distancias genéticas y las redes de haplotipos:
 - a) Todos los análisis con *Cyt-b* y los de ND3-ND4L-ND4 con Máxima Parsimonia (MP, n = 4): El GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca), al S de la distribución, se

separa de los GG1-3. En el clado con los GG1-3, el GG1 (*latirostris*) al N de la distribución, se separa de las localidades al centro de la distribución, arregladas en un clado con el GG2 (*angustirostris*) y el GG3 (*furvus*).

b) Los análisis probabilísticos para ND3-ND4L-ND4 (n = 2). Las localidades al N de la distribución (GG1, *latirostris*) se separan del resto. En el clado con los demás GG, quedan en politomía pero separadas, las poblaciones del N de Puebla (GG2), las del GG3 (*furvus*, Xalapa y sus alrededores, Veracruz) y un clado con las poblaciones más sureñas (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y el resto de las poblaciones en Hidalgo y Veracruz del GG2 (*angustirostris*).

- En general, los GG tienen soportes altos y se separan entre sí por distancias genéticas estadísticamente significativas. Las excepciones son los soportes para el total de las localidades incluidas en el GG2 (Hidalgo, Puebla y Veracruz, *angustirostris*)
- Todos los análisis moleculares y de variación genética interpoblacional, validan la hipótesis alternativa de que *Peromyscus furvus* no es una entidad monotípica, la cual en este punto, a reserva de evidencias morfométricas, incluye dos opciones:
 - a) Una *species novo* de Puerto de la Soledad (GG4) + *P. furvus* que incluye como subespecies a *latirostris* (GG1), *furvus* (GG3) y a *angustirostris* (GG2), o
 - b) Una *species novo* de Puerto de la Soledad (GG4)+ *P. latirostris* + *P. furvus* que incluye como subespecies *furvus* (GG3) y a *angustirostris* (GG2).

- Las evidencias obtenidas en este Capítulo permiten consideraren términos generales, que el Grupo *furvus* estaría conformado por dos o más entidades a nivel específico que implicarían las especies mencionadas arriba entre los GG1-4.
- Las evidencias encontradas para los GE, contribuyen a:
 - a) confirmar la exclusión de *P. ochraventer* y *P. melanocarpus* del Grupo *furvus*
 - b) establecer el papel de *Megadontomys cryophilus* y confirmar el de *P. mexicanus* como grupos hermanos de los GG1-4.
 - c) soportar la pertenencia *sensu lato* de *Osgoodomys* y de *Megadontomys* dentro de *Peromyscus sensu lato*.
 - d) corroborar la posición basal de *O. banderanus* para los siguientes análisis de esta tesis.

CAPÍTULO 2. CARACTERES MORFOMÉTRICOS TRADICIONALES (TAMAÑO)

INTRODUCCIÓN.

A diferentes escalas geográficas, el tamaño del cráneo puede reflejar patrones implicados con procesos selectivos dentro de la microevolución y la macroevolución (Simpson 1984, Mayr y Ashlock 1991) de un taxón. La variación intrapoblacional, o no-geográfica, del tamaño del cráneo incluye, entre otros, su dimorfismo sexual y variación etaria (Xia y Millar 1987, Levenson 1990, Mayr y Ashlock 1991); esta variación está implicada en procesos microevolutivos (e. g., Pergams y Ashley 2001, Pergams y Lacy 2008). Por otro lado, la variación interpoblacional, o geográfica, puede ser el resultado de procesos macroevolutivos (Dos Reis *et al.* 1990) como la adaptación a condiciones locales junto con aislamiento geográfico, provocados a su vez, por la fragmentación del hábitat (Lorenzo *et al.* 2006), o bien, por la dispersión del taxón en el espacio tiempo (Dice 1940, Blair 1950). Este tipo de variación geográfica, que tiene importancia taxonómica (Caumul y Polly 2005), es relevante para dilucidar relaciones de ancestro-descendencia.

Para analizar la variación del tamaño del cráneo en análisis filogenéticos, pueden tomarse medidas lineares del cráneo y cada una de ellas corresponde a un carácter. Sin embargo, dada su naturaleza continua, se ha manifestado reserva en el uso de las medidas lineares como caracteres cladísticos en los análisis filogenéticos, debido a que su variación no es discreta y por ende, exhiben superposición, lo cual dificulta poder tratarlos y codificarlos (De Luna y Mishler 1996). Al respecto, aunque se han

hecho diferentes esfuerzos, los métodos para discretizar caracteres continuos pueden ser arbitrarios y, por ende, los atributos seleccionados tienen gran ambigüedad (Rae 1998). Otra reserva para el uso de medidas de magnitud en la construcción filogenias, es la correlación que se produce entre ellos, debido a que las diferentes estructuras que componen el cráneo, corresponden a entidades genéticas y morfofuncionales (Cheverud 1996), lo cual desfavorece la independencia entre estos caracteres (De Luna y Mishler 1996).

Por otro lado, se acepta que los caracteres para analizar el tamaño contienen información filogenética (McLeod 2002, Jarrín-V. 2005a y b), por lo que no son descartables (Sosa y de Luna 1998, Guerrero *et al.* 2003). De hecho, con base en análisis multivariados y programas como TNT (Goloboff *et al.* 2006), actualmente es posible incorporarlos en la reconstrucción de filogenias sin discretizarlos (Ramírez-Sánchez *et al.* 2016).

En éstos caracteres cuantitativos, dados por medidas craneales tradicionales, la variación del tamaño esconde la variación de la forma, la cual muchas veces es difícil de delimitar y aislar (Dobson 1985, Gittleman 1991), por lo que aquí son considerados como características cuantitativas de magnitud (tamaño) y como un componente más de la forma (*form*) del cráneo. Es decir, la forma se compone por el aspecto o conformación (*shape*) y por el tamaño (*size*), de acuerdo con la morfometría geométrica (Zelditch *et al.* 2004); siendo ambas conceptualizaciones matemáticas para definir esta variación biológica (DuJardin 2001, Jarrín-V. 2005b).

METODOLOGÍA

Obtención de medidas lineares para tamaño. Se retomaron las 19 medidas de la base de datos de Ávila-Valle *et alii* (2002) para *Peromyscus furvus sensu lato* (Fig. 3.1), pero se eliminó la anchura entre los terceros molares de la maxila (M3M3), debido a que fue tomada de dos maneras diferentes. Se midieron cráneos de ejemplares adultos del Grupo Interno (GI) que no se habían medido en estudios previos por la Dra. Ávila ni la Dra. Castro (*i. e.*, Ávila-Valle *et al.* 2002), así como todos los ejemplares del Grupo Externo (GE) para obtener un mayor número de muestra ($n \geq 15$) en las colecciones de mamíferos UAMI y MZFC-M. Para evitar el error por variación intermedidor, la Dra. Castro consignó todas las medidas con un calibrador mecánico digital (Helios) con puntas, hasta el 0.01 mm más cercano, después de repetir las mediciones de 15 ejemplares recabadas por Ávila-Valle *et alii* (2002) en una hoja de registro, hasta que la variación intermedidor fue menor al 0.05% (promedio con su desviación estándar, 0.04 ± 0.01). En el Cuadro 2.1 se muestran las abreviaturas de esas 18 variables craneales, seguidas por sus nombres, mientras que en la figura 2.1 se ilustra cómo fueron consignadas.

Cuadro 2.1. Relación de las 18 medidas usadas para analizar la variación del tamaño craneal, *sensu* Ávila-Valle *et alii* (2012), con su respectiva abreviatura y descripción.

1. Cara dorsal	2. Cara ventral	3. Cara lateral
LOCR , Longitud craneal	ANCI , Anchura cigomática	ALAR , Altura anterior rostral
LONA , Longitud nasal	ANBU , Anchura bular	ALMR , Anchura media rostral
LOFR , Longitud frontal	LOBU , Longitud bular	HMXD , [Longitud]Hilera maxilar dental
AANA , Anchura anterior nasal		ALCR , Altura craneal
APNA , Anchura posterior nasal		HMAD , [Longitud] Hilera mandibular dental
ANIN , Anchura interorbitaria		ALMA , Altura mandibular
ANFO , Anchura frontal		LOMA , Longitud mandibular

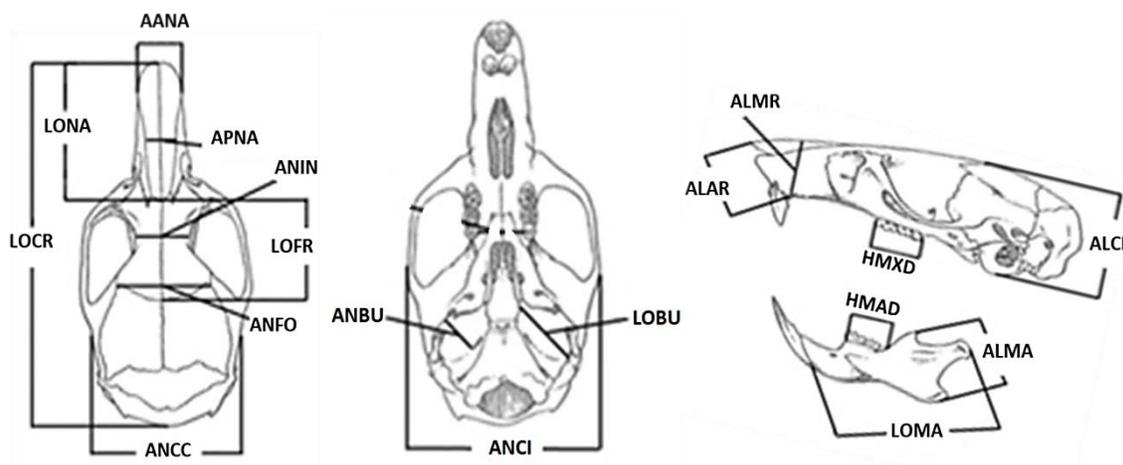


Figura 2.1. Ubicación de los 18 caracteres lineales (tamaño) craneales utilizados, *sensu* Ávila-Valle *et alii* (2012).

Selección de ejemplares y su representatividad geográfica. Los datos de los ejemplares medidos por la Dra. Castro Campillo se incorporaron por sus siete localidades específicas de colecta (LEC) en un archivo Excel (ver. 2010, Microsoft), junto con los de los ejemplares de *P. fuvus sensu lato* proporcionados por la Dra. Ávila-Valle (e. g., 166 LEC a lo largo de su distribución geográfica, Ávila-Valle 2002). Esa base con 173 LEC se depuró para dejar sólo a los ejemplares adultos de cada LEC que tuviesen las 18 medidas craneales, o que sólo careciesen de una o dos de ellas, en cuyo caso se usó el promedio correspondiente. Las 129 LEC remanentes para el GI, incluyeron 593 ejemplares, los cuales fueron arreglados dentro de cinco Grupos Genéticos (GG1-5) con base en Ávila-Valle *et alii* (2012), pero modificados para este trabajo (Fig. 2.2, Anexo 2.1). Por su parte, los 116 ejemplares adultos de las cinco Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs, en inglés) en el GE fueron

obtenidos de 11 LEC: una para *Peromyscus ochraventer* (*Poc*) y *P. melanocarpus* (*Pml*), dos para *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*), tres para *Osgoodomys banderanus* (*Oba*) y cuatro para *P. mexicanus totontepecus* (*Pmt*) respectivamente (Fig. 2.2, Anexo 2.1). Todos los ejemplares fueron arreglados por sexo (desde las etiquetas curatoriales) y por categoría etaria (*sensu* Hoffmeister 1951) dentro de su respectiva OTU.

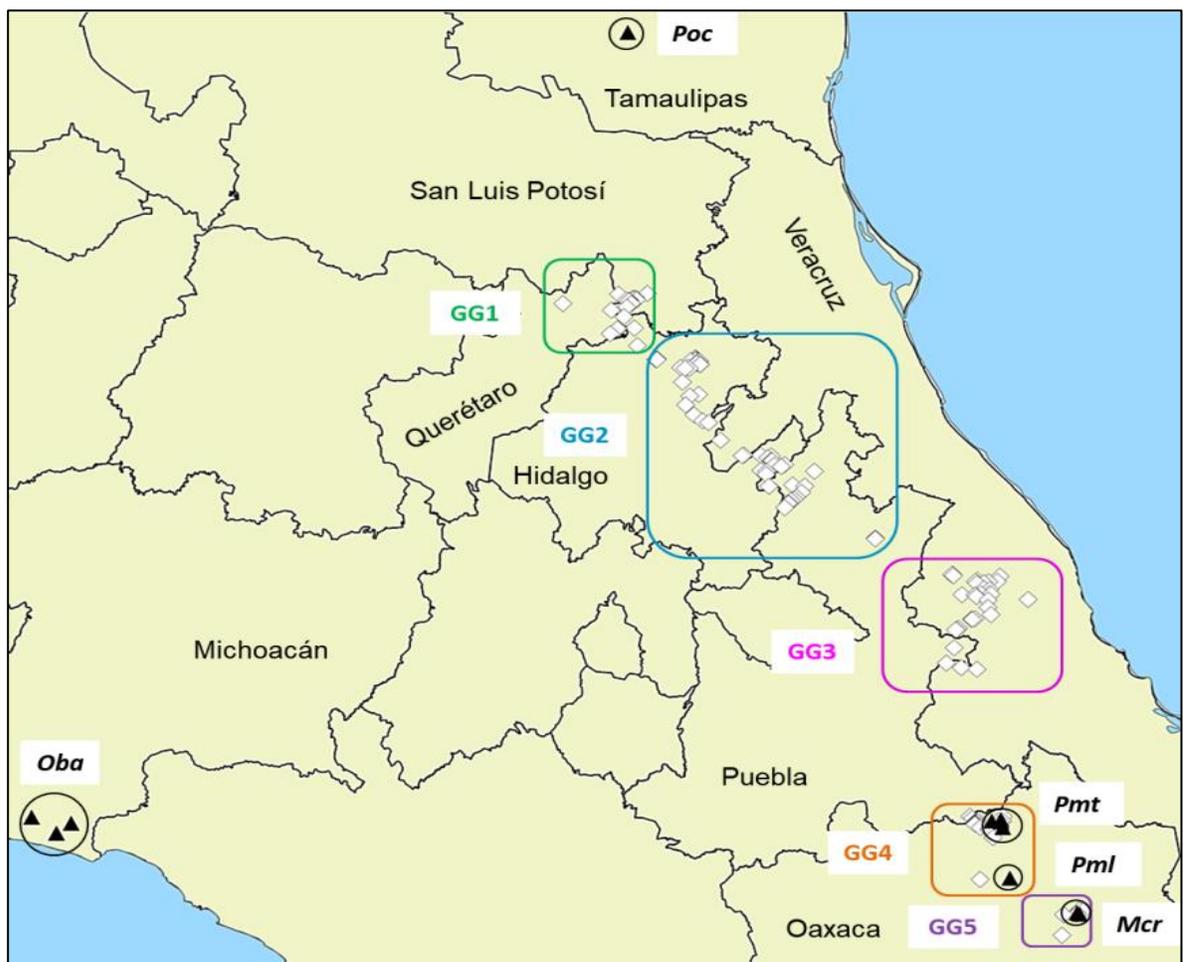


Figura 2.2. Distribución de las localidades específicas de colecta (LEC) para el grupo interno (GI) dentro de Grupos Genéticos (GG1-5, rombos blancos dentro de cuadros boleados con código de color) y para los grupos externos (GE, triángulos negros dentro de círculos). Abreviaturas como en Cuadro 2.2.

En la base se incorporó además la georreferenciación de las LEC, mediante QGIS Wien (Ver. 2.080-2.93, 02-20-2015, QGIS Development Team, Viena, Austria). Este software también utilizó para mapearlas LEC del GI en mapas, arregladas dentro de los GG. Los cinco GG, junto con los cinco taxa de los GE, constituyen las diez OTUs, en inglés que se usaron en este trabajo. En el Anexo 2.1 se desglosa la información sobre la procedencia geográfica (LEC, entidad federativa) de los ejemplares examinados, así como la colección mastozoológica en donde se encuentran alojados.

De las diez OTUs, se obtuvieron réplicas representativas ($n \geq 15$) cuando se consideran todos los ejemplares, excepto para *Mcr* ($n = 14$).

Análisis estadísticos. Todos los análisis estadísticos se corrieron con el programa PAST (PAleontological STatistics, Ver. 3.15, Hammer *et al.* 2001) a un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Estadística descriptiva. Se calculó la estadística descriptiva (media, desviación estándar, valores mínimo, máximo y coeficiente de variación) de cada una de las 18 medidas craneales para cada una de las 10 OTUs con los ejemplares arreglados por sexo y edad (Anexo 2.2). También se corrieron pruebas *ad hoc* sobre la normalidad de las 18 variables de tamaño del cráneo, de acuerdo con la agrupación de los ejemplares en análisis subsecuentes.

Variación intrapoblacional. Se exploró la influencia de la variación etaria y del dimorfismo sexual sobre el tamaño del cráneo en cada una de las diez OTUs,

mediante un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías seguidos, en su caso, por pruebas *post hoc* de Bonferroni para pares de medias.

Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs. El grado de superposición de las medidas craneales entre las diez OTUs, se determinó mediante un análisis de varianza múltiple (MANOVA), usando las 18 medidas de tamaño. Las pruebas *post hoc* de Bonferroni permitieron ubicar cuáles OTUs diferían estadísticamente entre sí. Para lo cual se calcularon los respectivos centroides de cada OTU (promedios entre todas las medidas de cada una), así como las distancias de Mahalanobis entre ellos.

Luego, para explorar tendencias del tamaño craneal entre las OTUs, se desarrolló un análisis de agrupamiento con las distancias entre los centroides, mediante la opción de pares no ponderados, utilizando la media aritmética (AA-UPGMA). Lo cual permitió considerar tanto la correlación como la covarianza entre las 18 medidas. La precisión del ajuste en el dendrograma se validó calculando su coeficiente de correlación, r , así como por 1000 bootstraps.

La contribución de las medidas craneales a la variación del tamaño craneal se exploró en cada OTU, mediante Análisis de Componentes Principales (ACP), usando aquellos componentes que fuesen relevantes, tanto porque explicaran el mayor porcentaje de la varianza total (mayor eigenvalor, λ) como que fuesen significativos. La selección de los componentes principales (CP) se hizo mediante dos métodos heurísticos, uno de los cuales consistió en el gráfico de sedimentación (*screeplot*) con los eigenvalores de cada CP para cada OTU, junto con su respectivo intervalo de

confianza al 95% (IC95%), construido a partir de 1000 réplicas *bootstrap*. En el otro se agregó un modelo heurístico de “rama partida” (*brokenstick*) *sensu* Frontier (1976 *in* Jackson 1993), la cual es una línea de distribución construida con los eigenvalores al azar y representa los valores esperados. Los CP que quedan por arriba de la línea son considerados como interpretables y significativos, si se toma en cuenta su IC95%, mientras se pueden descartar los CP que quedan por debajo de ella.

En cada OTU las variables de magnitud fueron arregladas conforme al valor absoluto de sus pesos en el CP1 y también se graficaron esos valores junto con los alcanzados en el CP2. Para seleccionar las variables más importantes en cada CP, se siguieron dos criterios, el primero de los cuales utiliza la fórmula $(1/n)*100$, donde n es el número de componentes y el resultado es un porcentaje esperado si todas las variables contribuyeran de manera uniforme al λ del componente (Kassambara 2017). Además, se buscaron aquellas variables que tuviesen la siguiente mayor importancia en cada CP por medio de una inspección visual de sus pesos. Las variables que se encontraron con mayor frecuencia entre las más importantes por su valor absoluto en el CP1, se usaron para representar el comportamiento general del tamaño del cráneo entre las OTU, mediante diagramas de caja (media y una desviación estándar a cada lado de la misma) y bigotes (valores mínimo y máximo), los cuales fueron construidos con la estadística descriptiva en cada una de esas variables.

Construcción de la filogenia simple, usando el tamaño. Los análisis de esta sección se corrieron bajo la supervisión de la Dra. Marcia Ramírez Sánchez.

Filogenias con estados continuos. Para evitar algún efecto de la variación etaria en el GI, solo se usaron ejemplares machos y hembras de la categoría etaria 4 (adultos de mediana edad) para construir una matriz de datos con los caracteres de tamaño. Como se mostró en la variación intrapoblacional, los ejemplares de la edad 3 (adultos jóvenes), aunque fueron los mejor representados en la base de datos, también fueron los más variables y los que más frecuentemente se segregaron de los otros.

Para los GE, se usaron asimismo ejemplares de edad 4 cuando se encontraron diferencias debidas a la edad. Por ende, en *Oba* y *Pml* se usó el total de las respectivas muestras. En *Pmt*, *Poc* y *Mcr* sólo se mantuvieron los individuos de la edad 4 de ambos sexos.

En estos análisis se agruparon las LEC de los GI dentro de Grupos Genéticos, las cuales sumaron diez OTUs junto con los GE. Estas OTUs conformaron las filas (f) en la matriz de caracteres, mientras que en sus columnas (c) se usaron los promedios de las medidas craneales sin discretizar en cada una de las OTUs. La matriz se llevó a TNT (Tree analysis using New Technology, Ver. 1.1, Fundación Miguel Lilo, Ministerio de Educación, Ticuman, Argentina, The Willy Henning Society, WHS, <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>, Goloboff *et al.* 2008), ya que el programa incorpora los caracteres continuos en su estado original, para hacer una búsqueda sectorial con 20 cambios por sector, árboles de Wagner (*Ratchet*) con 100 sustituciones, *drift* con 100 sustituciones y fusionando cinco árboles por replicación. El soporte de las ramas se evaluó con 1000 réplicas bootstrap. Este procedimiento

se desarrolló dos veces, primero con todas las medidas (n = 18) y luego solo con las medidas relevantes por su mayor peso en los respectivos PC1, pero siempre usando el método de Maxima Parsimonia (MP) para la construcción de los cladogramas.

Filogenias con estados discretos. Para incluir caracteres de tamaño como se requiere en los análisis cladísticos para la construcción de filogenias (De Luna y Mishler, 1996), se transformaron sus estados continuos en estado discretos, siguiendo a Guerrero *et alii* (2003). Este método consiste en correr un ANOVA con sus respectivas pruebas *post hoc* de Tukey sobre cada una de las variables continuas, usando los GG como variable de respuesta.

Se hicieron varias de estas pruebas aumentando progresivamente el número de ejemplares de cada una de las diez OTU. Para comenzar, se usaron diez ejemplares tomados de las localidades tipo (LT) para el GI (Xilitla, SLP; *latirostris*. 3 Km W Zacualpan, VER; *angustirostris*. Xalapa, Ver; *furvus*. Puerto de la Soledad, OAX; Oax18 y La esperanza, OAX; Oax19) y diez ejemplares por cada GE. Luego se incorporaron ejemplares de las zonas adyacentes a las LT (n = 16, 24, 26, 33, 60) hasta reunir toda la muestra.

Para la codificación de los estados de carácter definitiva y para asignar el estado ancestral del tamaño entre las OTUs, con base en el capítulo anterior, se exploró la hipótesis de que dentro de los GE, *Oba* contenía el estado de tamaño más ancestral, seguido por *Mcr*. Dentro de los *Peromyscus* del GE, *Pmt* fue considerado como el más alejado, mientras que *Pml* y *Poc* fueron vistos como taxa hermanos de *furvus* en ese orden. Dentro del GI, se examinó la hipótesis de que las poblaciones

de Oaxaca (GG4, Puerto de la Soledad; GG5, La Esperanza), eran las más ancestrales. El GG4 se consideró como grupo hermano de la población de Xilitla, San Luis Potosí, que corresponde con *latirostris* (GG1). Los taxa estimados como los más derivados fueron los correspondientes a *angustirostris* (GG2) y a *furvus* (GG3), en ese orden.

En cada medida, las comparaciones entre las medias poblacionales de los análisis *post hoc* se usaron para conformar grupos de medias con magnitud estadísticamente similar (sin diferencia significativa entre ellas), los cuales se utilizaron para categorizarlas en un mismo estado de carácter. Como las medias de los GE se tomaron como ancestrales en forma consecutiva, al incluirse entre ellas la de algún GG, se consideró que éste mantenía el estado ancestral para ese carácter. Por ejemplo, cuando una OTU del GI compartía el mismo promedio que *Oba*, se le asignó el estado más ancestral del carácter. El siguiente estado consecutivo correspondió a las OTU del GI que compartieran su promedio con *Mcr* y así sucesivamente conforme al párrafo anterior. Cabe mencionar que, cuando un taxón podía ser asignado a dos o tres estados de carácter, se le asignó un signo de interrogación (?) en la matriz de caracteres. Esta lógica se siguió para todos caracteres.

Una vez realizada la discretización de los caracteres continuos para ubicar los correspondientes estados de carácter en cada variable del tamaño, se conformó la matriz de caracteres discretos correspondiente, para construir y analizar una filogenia simple del tamaño entre las diez OTUs. Como en los caracteres continuos, también

se hizo una primera búsqueda de árboles con 18 caracteres y otra con las variables más importantes en el PC1, usando los criterios ya descritos.

RESULTADOS.

Dimorfismo sexual y polimorfismo etario en cada OTU. En el Cuadro 2.2 se muestran los resultados de los ANOVA de dos vías, junto con las correspondientes pruebas *post hoc* de Bonferroni, para las variables de tamaño que presentaron diferencias estadísticamente significativas dentro de cada GG, ya fuese debido a la categoría etaria y/o al dimorfismo sexual.

Cuadro 2.2 Medidas lineares con variación etaria o dimorfismo sexual estadísticamente significativo en cada OTU.

Variable	ANOVA	Bonferroni		Bonferroni	
	F	Variación etaria	Pr>F	Dimorfismo sexual	Pr>F
Grupo Genético 1 (<i>latirostris</i>, P)					
LOFR	2.13			Hembras >Machos	0.005
LOCR	2.13			Hembras >Machos	0.025
APNA	2.28	34 < 5	0.016		
HMAD	1.84	3 < 5	0.005		
AANA	2.61			Hembras >Machos	0.029
ALAR	0.17			Hembras >Machos	0.015
ALMR	0.16			Hembras >Machos	0.049
LOMA	0.12			Hembras >Machos	0.036
Grupo Genético 2 (<i>angustirostris</i>, Pa)					
LOCR	8.24	3 < 45	0.001		
LONA	3.20	3 < 45	0.001		
AANA	5.12	3 < 45	0.042		
APNA	4.24	3 < 5	0.000		
ANCC	2.40	3 < 45	0.037		
ALAR	5.50	3 < 45	0.006		
ALMR	4.76	3 < 45	0.000		
ALCR	5.48	3 < 45	0.000		
LOMA	6.26	3 < 45	0.036		
ALMA	7.70	3 < 45	0.000		
Grupo Genético 3 (<i>furvus</i>, Pf)					
LOCR	6.52	3 < 45	0.003		
LONA	2.44	3 < 45	0.006		
LOFR	2.84	34 < 5	0.011		
AANA	5.57	3 < 45	0.028		
ANCI	1.94	3 < 5	0.009		
ALAR	5.18	34 < 5	0.004		
ALMR	7.29	3 > 4 > 5	0.001		
ALCR	2.89	3 < 5	0.018	Hembras <Machos	0.034

LOMA	5.87	3 < 45	0.000		
ALMA	7.54	34 < 5	< 0.000		
Grupo Genético 4 (<i>Peromyscus</i> de Puerto de la Soledad, Oaxaca, Oax18)					
LOCR	3.03	3 < 5	0.000		
LONA	1.68	3 < 5	0.015		
ANIN	2.85	34 < 5	0.011		
ALAR	3.81	3 < 5	0.014		
ALMR	3.44	3 < 5	0.018		
LOMA	3.76	3 < 5	0.020		
Grupo Genético 5 (<i>Peromyscus</i> de la Esperanza, Oaxaca, Oax19)					
ANFO	3.60	3 < 5	0.018		
<i>Peromyscus melanocarpus (Pml)</i>					
ALAR	5.77	3 < 45	0.001		
ALMR	4.69			Hembras > Machos	0.039
LOBU	3.36	3 < 45	0.018		
<i>Peromyscus ochraventer (Poc)</i>					
ANBU	5.190	3 < 45	0.004		
<i>Peromyscus mexicanus totontepecus (Pmt)</i>					
LONA	2.70	3 < 5	0.005		
AANA	6.06	3 < 45	0.000		
ALAR	2.99	3 < 45	0.003		
ALMA	11.16	3 < 45	0.042	Hembras < Machos	0.002
<i>Megadontomys cryophilus (Mcr)</i>					
LOCR	6.57	3 < 45	0.018		
LONA	4.94	3 < 45	0.022		
ANIN	5.82	34 < 5	0.003		
ANCI	12.93	3 < 45	0.006		
ALAR	14.59	3 < 45	0.001		
ALCR	4.50	3 < 5	0.026		
<i>Osgoodomys banderanus (Oba)</i>					
LONA	1.40			Hembras < Machos	0.039
APNA	2.20	3 < 5	0.028		
LOMA	3.86	3 < 5	0.019		
HMAD	3.07			Hembras < Machos	0.010

Estadístico F para los análisis de varianza de dos vías, ANOVA. Pruebas *post hoc* de Bonferroni con los respectivos niveles de significancia ($Pr > F$); las edades o sexos se ordenan de acuerdo con su menor (<) o mayor (>) valor promedio; las edades indistinguibles entre sí se mencionan juntas.

En general, tanto entre los GI como entre los GE, la variación etaria fue más relevante que el dimorfismo sexual, abarcando entre el 5.55% ($n = 1$) y el 55.55% ($n = 10$) de las variables entre todas las OTUs, pero siempre hubo un patrón de aumento de tamaño entre las edades. Por su parte, el dimorfismo sexual fue básicamente deleznable, pues sólo cinco de las diez OTUs lo presentaron y en cuatro de ellas con solo una (5.55%) o dos (11.00%) variables. La única excepción fue el GG1 con seis variables (33.33%). Entre las 11 variables con dimorfismo sexual

en las cinco OTUs que las presentaron, las hembras promediaron más grandes que los machos en el 63.63% de ellas.

En el GG1, las hembras siempre fueron estadísticamente más grandes que los machos en longitudes y anchuras craneales, especialmente del esplenocráneo. En las dos únicas variables con variación etaria del GG1, los adultos viejos (edad 5) se distinguieron de los adultos jóvenes (edad 3) y en una de ellas, también fueron diferentes de los adultos maduros (edad 4).

En los GG2 y GG3 se encontraron diez medidas (55.55%) con diferencias etarias estadísticamente significativas, respectivamente. En el GG2, la edad 3 siempre fue significativamente más pequeña que las edades 4 y 5 en nueve variables y menor que la edad 5 en una variable; este GG no presentó dimorfismo sexual. En el GG3, la edad 3 fue significativamente más pequeña que las otras dos edades en cuatro medidas y más corta que en la edad 5 en dos medidas más; una de estas últimas además presentó dimorfismo sexual, siendo que los machos tienen un cráneo más alto que las hembras. La edad 5 es más larga que las edades 3 y 4 en tres medidas. Finalmente, el GG3 presentó diferencias estadísticamente significativas entre las tres edades en una sola medida.

En los dos GI de Oaxaca no hubo dimorfismo sexual. En el GG4 nuevamente la edad 3 fue significativamente de menor tamaño que la edad 5 en cinco medidas, mientras que la edad 5 fue diferente de las otras dos en otra más. En el GG5, sólo una variable mostró diferencias estadísticamente significativas debidas a la edad, siendo que la edad 3 se distingue de la edad 5.

En *Oba* las hembras promediaron significativamente más grandes que los machos en dos medidas relacionadas con el rostro y en otras dos, hubo aumento de tamaño desde la edad 3, siendo ésta significativamente más corta que la edad 5. *Pml* sólo tuvo dos medidas con la segregación de la edad 3 por ser significativamente más corta y las hembras tuvieron un rostro medio estadísticamente más alto que los machos. En *Poc*, la edad 3 sólo se segregó por ser más pequeña en una variable y no tuvo ningún dimorfismo sexual. *Pmt* tuvo tres con segregación de la edad 3 por ser más corta y una más en donde esta edad sólo se distingue de la edad 5; en una de esas variables, la altura mandibular, las hembras fueron más cortas que los machos.

Finalmente, el GE con mayor variación debida a la edad fue *Mcr*, con cuatro medidas que segregan a la edad 3, otra distingue la edad 3 de la 5 y otra más que segrega a la edad 5, siendo que estas diferencias siempre fueron estadísticamente significativas para las magnitudes menores. Este GE no mostró dimorfismo sexual.

Estos resultados destacaron que en todas las OTUs, los adultos jóvenes (edad 3) se segregaron más que los adultos viejos (edad 5) y los adultos maduros (edad 4). De hecho, como los adultos maduros (edad 4) tuvieron un comportamiento más homogéneo con las otras dos edades y como también fueron los que siempre tuvieron réplicas en todas las OTUs (Anexo 2.1), se usaron en los análisis filogenéticos.

Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs. El MANOVA arrojó diferencias estadísticamente significativas entre los centroides poblacionales de las

OTUs (Lambda de Wilks = 0.00229; $gl_1 = 162$, $gl_2 = 5541$; $F = 38.25$; $p = 0.00$), calculados a partir de las 18 medidas lineales de magnitud. Por su parte, las pruebas *post hoc* de Bonferroni descubrieron diferencias estadísticamente significativas entre las distancias de Mahalanobis de todos los pares de OTUs (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Distancias de Mahalanobis (abajo de la diagonal) entre los centroides de las diez OTUs, junto con la significancia de las pruebas pareadas *post hoc* de Bonferroni (arriba de la diagonal).

Unidades Taxonómicas Operacionales (OTUs)									
	Grupos Genéticos en el Grupo Interno (GI)					Taxa en el Grupo Externo			
	GG1	GG2	GG3	GG4	GG5	Poc	Pmt	Pml	Mcr
GG1		1.68E-22	8.02E-26	4.98E-17	8.93E-11	2.14E-24	5.54E-26	8.91E-16	1.47E-19
GG2	4.3		2.16E-36	3.41E-24	8.35E-23	1.86E-56	5.52E-64	1.26E-31	1.66E-55
GG3	6.0	2.9		5.54E-19	1.90E-18	3.31E-44	2.91E-52	2.39E-32	7.74E-48
GG4	8.3	4.3	4.1		5.22E-10	1.93E-16	1.15E-17	7.58E-09	4.28E-22
GG5	9.5	7.5	7.3	8.2		8.76E-12	5.20E-14	9.09E-07	3.82E-10
Pml	40.1	27.6	26.3	18.7	30.2		4.36E-10	9.36E-05	6.26E-09
Poc	29.5	24.1	24.7	14.5	24.5	20.9		7.28E-07	3.79E-12
Pmt	23.5	15.5	20.1	10.7	17.8	17.0	16.0		2.80E-05
Mcr	57.4	49.6	55.5	62.1	62.8	95.9	71.2	60.0	
Oba	682.4	688.5	677.8	667.0	700.3	649.2	663.8	713.6	842.5

Grupos Genéticos (Grupo Interno): GG1, *latirostris Pf*; GG2, *angustirostris, Pa*; GG3, *furvus, Pf*; GG4, *Peromyscus* de Puerto de la Soledad, Oaxaca, Oax18; GG5, *Peromyscus* de La Esperanza, Oaxaca, Oax19. GE: Poc, *P. ochraventer, Poc*; Pmt, *P. mexicanus totontepecus*; Pml, *P. melanocarpus*; Mcr, *Megadontomys cryophilus*; Oba, *Osgoodomys banderanus*.

La agrupación de los taxa por su tamaño general, a partir de esas distancias de Mahalanobis entre las OTUs, se muestra en el dendrogramas de la figura 2.3, cuyo coeficiente de correlación es muy alto ($r = 0.99$).

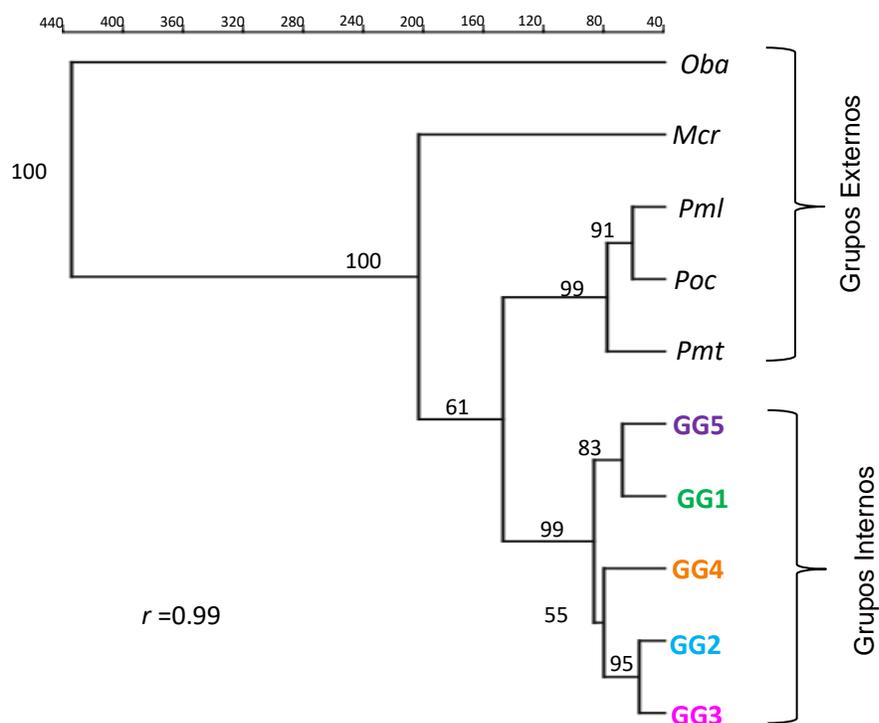


Figura 2.3. Agrupaciones entre las diez OTUs, de acuerdo con su tamaño craneal. Los números cercanos a los nodos corresponden a porcentajes de recuperación, después de 1000 réplicas bootstrap y la r es el coeficiente de correlación para el dendrograma. Ver Cuadro 2.2 para abreviaturas.

Como se puede observar (Fig. 2.3), las cinco OTUs del GE se separan a diferente nivel de los cinco GG (OTUs) del GI. Primero se distinguen consecutivamente *Oba* y *Mcr*, por separado, dejando a todos los *Peromyscus* del GE y el GI en un gran conglomerado. En ese conglomerado, los tres *Peromyscus* del GE se separan de todos los GG (GI), siendo que *Poc* se asocia con *Pml*, mientras que ambos lo hacen con *Pmt*. Por su parte, los GI se subdividen en dos conjuntos, el primero con el GG1 (*latirostris*) y el GG5 (La Esperanza, Oaxaca), mientras que en el segundo, el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) se separa del par formado por el GG2 (*angustirostris*) y el GG3 (*P. furvus*). En general, el dendrograma tuvo buenos

soportes de remuestreo con reemplazo (Fig. 2.3), salvo por dos excepciones. Una es el soporte para el nodo que agrupa a los tres *Peromyscus* en el GE de los del GI (61%) y la otra es el soporte correspondiente al nodo en el GI que agrupa las poblaciones de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4) con el par que conforman el GG2 y el GG3 (55%).

Los ACP por variable para cada OTU, arrojaron claridad sobre el arreglo de las mismas en el AA-UPGMA, ya que permitieron ver la importancia de las variables entre los componentes principales (CP) que explicaron mayor porcentaje de la varianza total (altos λ) y que resultaron ser significativos. En el Cuadro 2.4 se resume cuáles fueron estos CP por OTU, junto con el porcentaje individual y acumulado de la varianza total, así como su significancia por el método heurístico de “rama partida”; asimismo, también se muestran ahí los pesos de las variables en esos componentes. Los pesos en negritas y sombreados son los que superan el valor esperado si las 18 variables contribuyesen de manera uniforme al λ del CP, luego están sólo en negritas, aquellos pesos que fueron más altos después de los mencionados. Los eigenvalores (λ) resaltados con negritas indican que el CP fue significativo por el método heurístico de “rama partida”. Las variables se arreglan por dirección (longitud, anchura y altura craneales) y de mayor a menor magnitud (pero ver Anexo 2.3). En la figura 2.4, se representan los pesos de las variables en cada uno de los dos primeros CP de cada OTU, junto con el valor (línea roja punteada) que tendrían si todas ellas pesaran lo mismo. Tanto en el Cuadro 2.4 como en la figura 2.4, las OTUs se arreglan como en el dendrograma de la similitud del tamaño (Fig. 2.3).

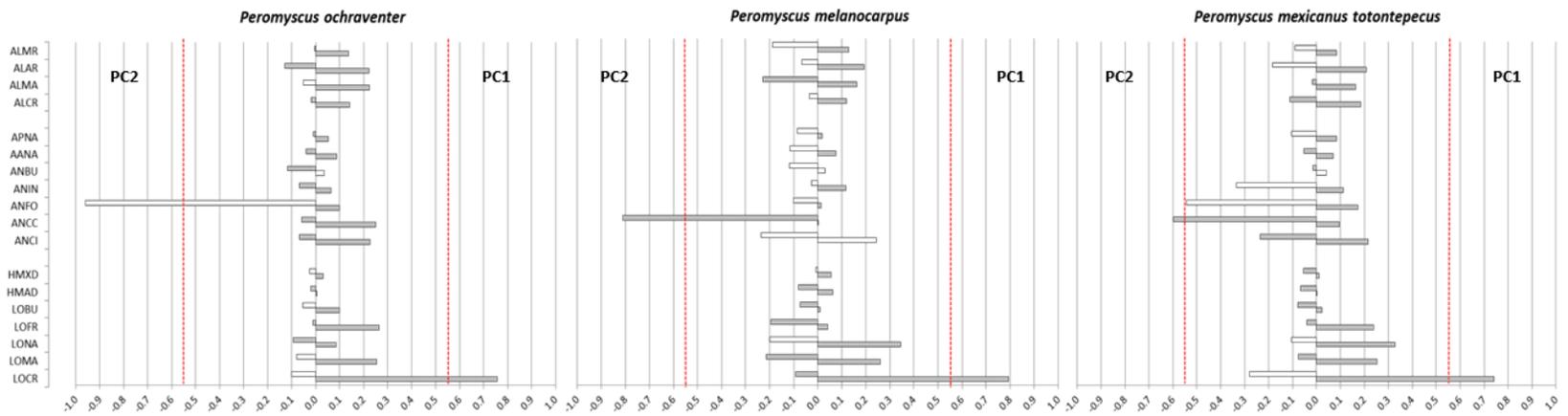
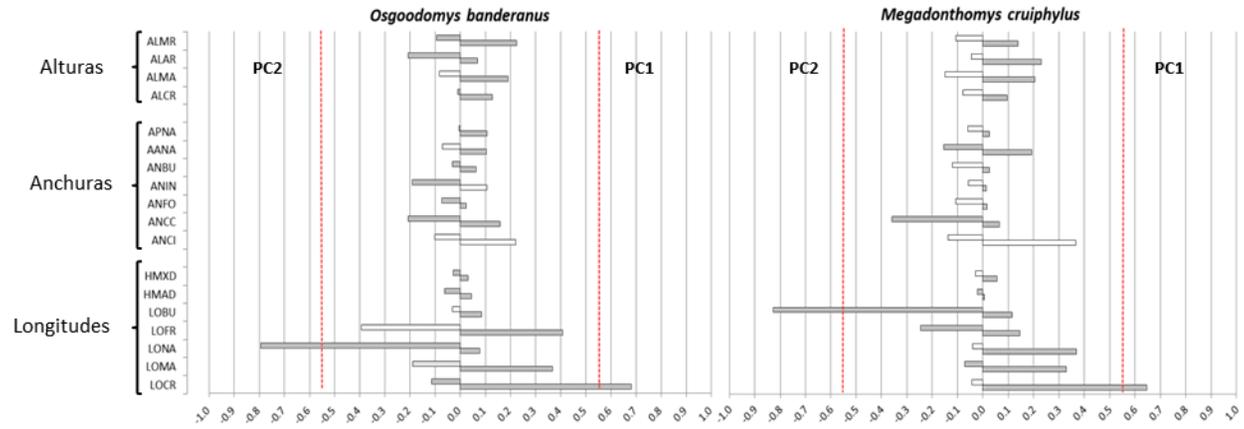
Cuadro 2.4. Características de los dos primeros Componentes Principales (CP1-2), junto con los pesos de las 18 variables (Var.) usadas para analizar el tamaño en diez OTUs.

OTU	<i>Oba</i>		<i>Mcr</i>		<i>Pmt</i>		<i>Poc</i>		<i>Pml</i>	
CP	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2
λ	2.02	0.64	2.91	0.49	1.30	0.30	1.43	0.55	1.55	0.40
% σ^2	54.98	17.36	63.80	10.70	48.15	11.24	49.91	19.06	54.15	13.97
% σ^2 acumulado	72.34		74.5		59.39		68.97		68.12	
VAR	<u>Pesos para longitudes craneales</u>									
LOCR	0.68	0.11	0.65	-0.04	0.74	-0.28	0.76	-0.10	0.79	0.09
LONA	0.08	0.79	0.37	-0.04	0.33	-0.10	0.09	0.09	0.35	-0.20
LOMA	0.37	-0.19	0.33	0.07	0.25	0.08	0.25	-0.08	0.26	0.22
LOFR	0.41	-0.39	0.15	0.25	0.24	0.04	0.26	0.01	0.04	0.20
LOBU	0.08	-0.03	0.11	0.83	0.02	0.08	0.10	-0.05	0.01	0.07
HMAD	0.04	0.06	0.01	-0.02	0.00	-0.07	0.01	-0.02	0.06	-0.08
HMXD	-0.03	0.03	0.06	-0.03	0.01	-0.06	0.03	0.03	0.06	-0.01
	<u>Pesos para anchuras craneales</u>									
ANCI	0.22	0.10	0.37	-0.14	0.22	0.24	0.23	-0.07	0.24	-0.24
ANCC	0.16	0.21	0.06	-0.36	0.10	0.60	0.25	-0.06	0.00	0.81
ANFO	-0.02	-0.07	-0.02	-0.11	0.17	0.54	0.10	0.96	-0.01	-0.10
ANIN	0.11	0.19	0.01	0.06	0.11	0.33	0.06	0.07	0.12	0.03
ANBU	0.06	0.03	0.02	-0.12	-0.04	0.02	-0.03	0.12	-0.03	-0.12
AANA	0.10	-0.07	0.19	0.15	0.07	0.05	0.09	0.04	0.08	-0.12
APNA	0.11	-0.01	0.02	-0.06	0.08	-0.10	0.05	0.01	0.02	-0.09
	<u>Pesos para altura craneales</u>									
ALCR	0.13	0.01	0.10	-0.08	0.18	0.11	0.14	0.02	0.12	-0.04
ALMA	0.19	-0.08	0.21	-0.15	0.16	0.02	0.22	-0.05	0.16	0.23
ALAR	0.07	0.21	0.23	-0.05	0.21	-0.18	0.22	0.13	0.19	-0.07
ALMR	0.22	0.09	0.14	-0.11	0.08	-0.09	0.14	0.00	0.13	-0.19
OTU	GG5		GG1		GG4		GG3		GG2	
CP	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2
λ	1.53	0.50	4.65	2.09	1.89	0.77	3.26	1.46	2.97	1.90
% σ^2	47.43	15.52	48.31	21.71	43.64	17.70	49.18	22.02	41.15	26.34
% σ^2 acumulado	62.96		70.02		61.34		71.2		67.49	
VAR	<u>Pesos para longitudes craneales</u>									
LOCR	0.56	0.36	0.62	0.16	0.54	0.32	0.64	0.23	0.67	0.08
LOMA	0.30	0.25	0.37	-0.06	0.39	0.09	0.32	0.06	0.35	0.09
LONA	0.38	-0.06	0.43	-0.31	0.49	-0.48	0.37	-0.04	0.39	0.05
LOFR	0.22	0.08	0.06	0.11	0.14	0.46	0.19	-0.01	0.14	0.10
LOBU	0.02	-0.11	0.12	0.02	0.12	0.06	0.07	0.08	0.12	-0.04

HMAD	0.03	-0.03	0.04	-0.09	0.11	-0.07	0.04	-0.00	0.07	-0.01
HMXD	0.09	-0.03	0.03	-0.13	0.10	-0.09	0.05	0.02	0.05	-0.01
<u>Pesos para anchuras craneales</u>										
ANCI	0.50	-0.34	0.29	-0.37	0.25	0.25	0.40	-0.55	0.19	0.52
ANCC	-0.15	0.69	0.09	0.73	0.09	0.14	0.01	0.70	0.28	-0.82
ANFO	0.07	-0.16	-0.05	0.01	-0.12	0.42	0.05	0.22	-0.05	0.02
ANIN	0.18	-0.09	0.05	0.02	0.10	0.02	0.09	-0.04	0.04	0.08
ANBU	0.11	-0.18	0.12	-0.10	0.14	-0.13	0.04	-0.07	0.08	-0.02
AANA	0.09	0.24	0.16	0.09	0.10	0.02	0.12	0.07	0.12	0.06
APNA	0.07	-0.13	-0.04	0.01	-0.10	0.11	0.03	0.01	-0.00	0.06
<u>Pesos para alturas craneales</u>										
ALCR	0.09	0.13	0.03	0.28	-0.12	0.35	0.08	0.28	0.02	-0.01
ALMA	0.05	0.16	0.23	0.25	0.15	0.14	0.18	0.12	0.20	-0.02
ALAR	0.19	0.04	0.22	0.06	0.22	-0.01	0.22	-0.02	0.17	0.09
ALMR	0.12	0.08	0.18	0.05	0.20	-0.01	0.16	0.01	0.14	-0.01

Ver Anexo 3.1 para abreviaturas.

Los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) explicaron entre el 59.4% y el 74.5% del toda la varianza del tamaño, dependiendo de la OTU. El CP1 por sí solo, aporta del 41% al 64% de esa variación, mientras que en los taxa con un CP2 significativo, y éste último sólo explicó entre el 17.4% y el 26.3%. Ambos CP fueron significativos en cuatro GG del GI (GG1-4) y en dos GE (*Poc* y *Oba*); mientras que sólo el CP1 estuvo por encima de la línea de “rama partida” en el GG5 del GI y en los tres restantes GE (*Pml*, *Pmt* y *Mcr*).



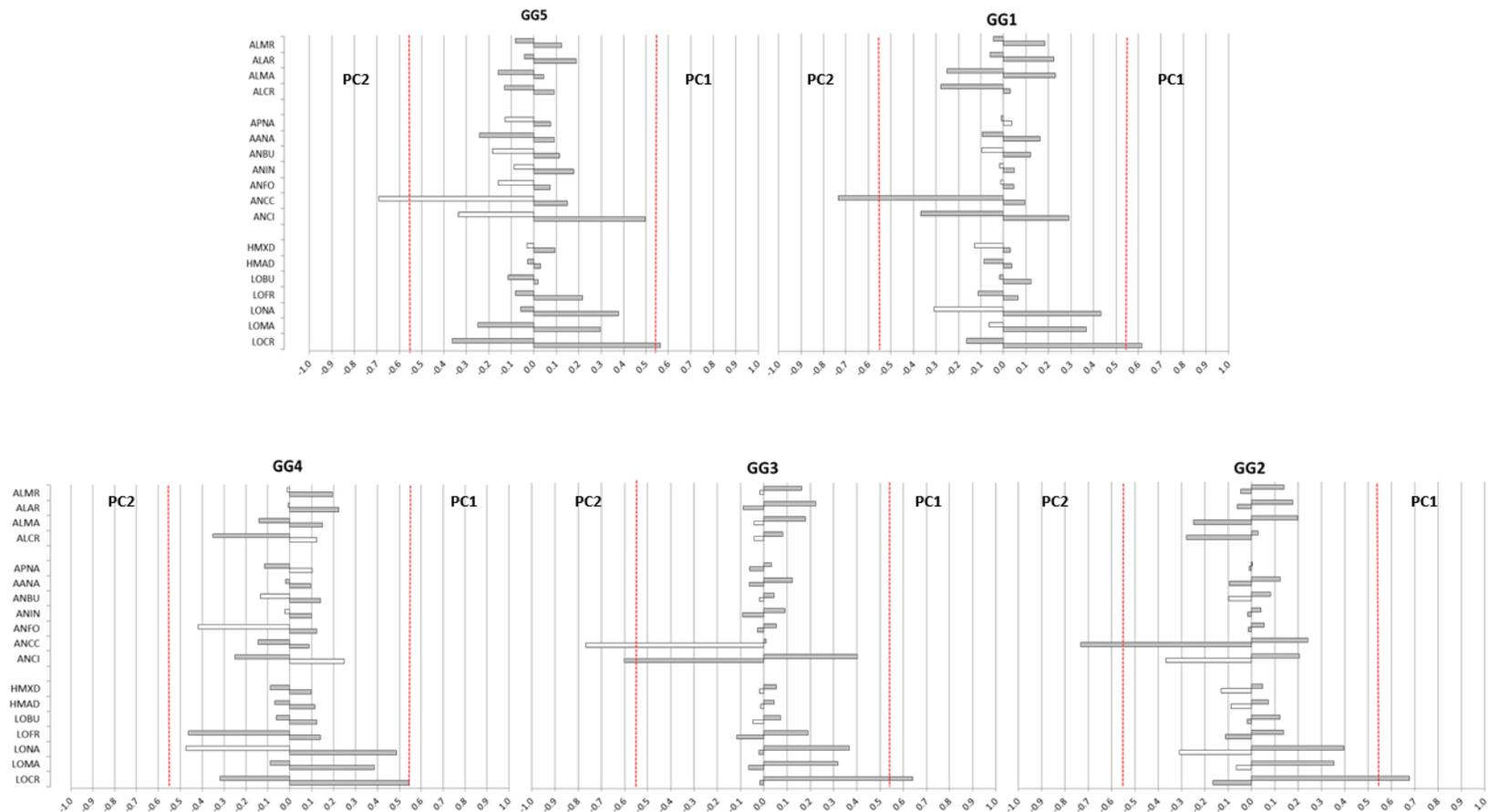


Figura 2.4. Importancia de las variables de tamaño en los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) en cada una de las diez OTUs analizadas, de acuerdo con sus pesos. La magnitud de las barras señala los valores absolutos de los pesos; en blanco son valores negativos y en gris, positivos. Las líneas punteadas rojas indican el valor de corte si todos los pesos fuesen iguales, por lo que encima de ellas quedan aquellas variables con mayor relevancia para el CP.

Conforme al criterio de un corte de 0.55 (1/18 variables) en el peso para establecer cuáles variables tuvieron mayor importancia en cada CP (Cuadro 2.4, Fig. 2.4), la longitud del cráneo (LOCR) fue la única variable con un peso mayor en el CP1 de las diez OTUs (entre 1.8% y 44% más alto).

En el CP2, este mismo criterio implicó: a) ninguna variable en el GG4; b) una sola variable: longitud de los nasales, LONA, en *Oba*; longitud de la bula, LOBU, en *Mcr*, anchura del frontal, ANFO, en *Poc* y la anchura de la caja craneana, ANCC, en *Pml*, *Pmt*, GG5, GG1 y en GG2; o c) dos variables: ANCC y anchura del cigomático, ANCI, en el GG3. En el CP2, éstas variables corresponden a la mayor longitud craneal en el CP1 y a las mayores anchuras craneales en el CP2, junto con la mayor longitud de la bula. Ninguna altura craneal llenó este criterio en el cráneo de las OTUs.

Si a las variables anteriores se suman las que tienen los siguientes pesos más altos en el CP1 (pesos en negritas sin sombreado en el Cuadro 2.4), LOCR, LOMA, LONA y ANCI siguen siendo las variables que más se repiten por su importancia. En la figura 2.5 se muestran los diagramas de caja y bigotes con las medias \pm desviaciones estándar y los valores extremos para cada una de estas cuatro variables con las diez OTUs arregladas por tamaño en orden descendente.

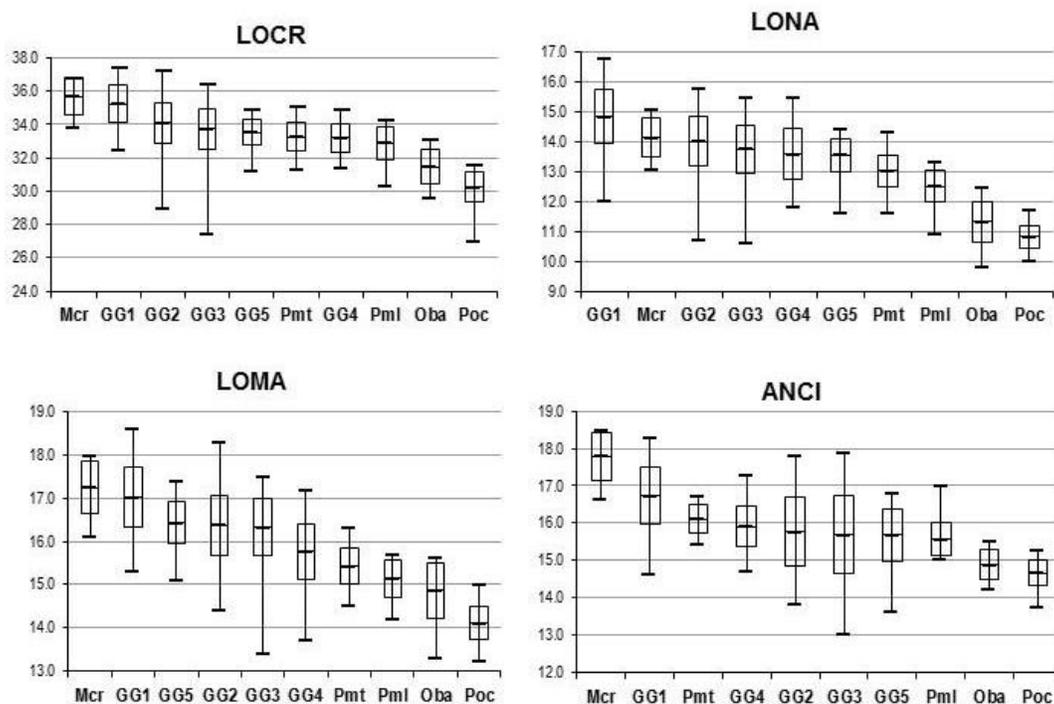


Figura 2.5. Tamaño de las OTU en las cuatro medidas que alcanzaron pesos más altos en el CP1, arregladas de mayor a menor magnitud.

En el Cuadro 2.5 se resume la estadística descriptiva para las cuatro variables con las OTUs arregladas de menor a mayor tamaño.

Cuadro 2.5. Estadística descriptiva para las cuatro variables que tuvieron con mayor frecuencia los pesos más altos en el CP1 de las diez OTUs analizadas.

OTU	Longitud del cráneo, LOCR						Longitud de la mandíbula, LOMA				
	n	Media	DE	Min	Max	CV	Media	DE	Min	Max	CV
Oba	18	31.48	1.00	29.60	33.10	3.18	14.85	0.63	13.30	15.60	4.27
Poc	26	30.25	0.92	27.00	31.60	3.04	14.09	0.38	13.20	15.00	2.73
Pml	22	32.88	1.01	30.30	34.30	3.06	15.14	0.43	14.20	15.70	2.86
Pmt	36	33.28	0.88	31.30	35.10	2.66	15.42	0.42	14.50	16.30	2.73
GG4	65	33.20	0.86	31.40	34.90	2.58	15.76	0.64	13.70	17.20	4.05
GG5	33	33.53	0.76	31.20	34.90	2.28	16.43	0.49	15.10	17.40	2.96
GG2	179	33.73	1.23	27.40	36.40	3.65	16.33	0.65	13.40	17.50	3.97
GG3	256	34.10	1.21	29.00	37.20	3.56	16.37	0.70	14.40	18.30	4.27
GG1	60	35.25	1.11	32.50	37.40	3.14	17.01	0.70	15.30	18.60	4.09

Mcr 14 35.69 1.11 33.80 36.80 3.10 17.25 0.61 16.10 18.00 3.53

OTU	Longitud del nasal, LONA						Anchura del cigomático, ANCI				
	n	Media	DE	Min	Max	CV	Media	DE	Min	Max	CV
Oba	18	11.32	0.68	9.80	12.45	5.99	14.88	0.41	14.20	15.50	2.78
Poc	26	10.83	0.38	10.00	11.70	3.48	14.66	0.35	13.70	15.25	2.40
Pml	22	12.52	0.55	10.90	13.30	4.39	15.56	0.45	15.00	17.00	2.87
Pmt	36	13.03	0.54	11.60	14.30	4.15	16.11	0.37	15.40	16.70	2.30
GG4	65	13.58	0.85	11.80	15.50	6.23	15.90	0.54	14.70	17.30	3.40
GG5	33	13.56	0.56	11.60	14.40	4.13	15.68	0.71	13.60	16.80	4.50
GG2	179	13.76	0.80	10.60	15.50	5.79	15.69	1.04	13.00	17.90	6.62
GG3	256	14.01	0.82	10.70	15.80	5.82	15.77	0.91	13.80	17.80	5.78
GG1	60	14.85	0.89	12.00	16.80	6.00	16.74	0.77	14.60	18.30	4.59
Mcr	14	14.14	0.67	13.05	15.10	4.73	17.79	0.66	16.60	18.50	3.70

Ver Anexo 2.1 para abreviaturas.

Filogenias simples del tamaño.

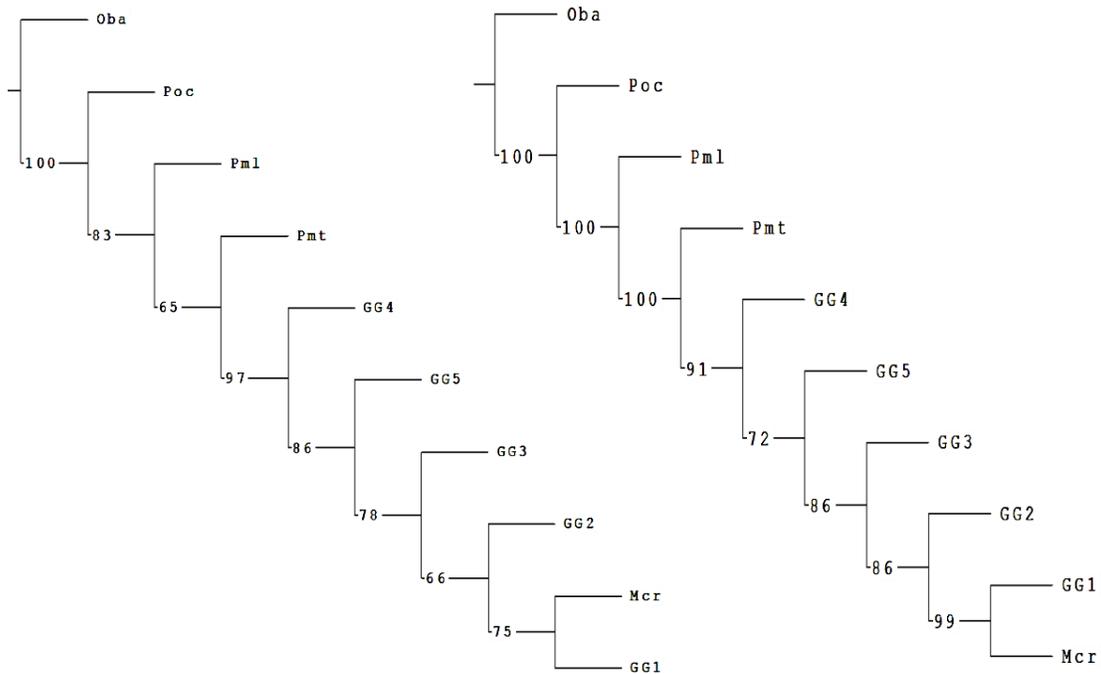


Figura 2.6. Filogenias simples obtenidas con 18 (izquierda) y cuatro (derecha) medidas de tamaño craneal. Los números indican soporte por 1000 réplicas bootstrap. Ver Anexo 2.1 para abreviaturas.

Caracteres con estados continuos. En las respectivas búsquedas con los GG del GI y los GE, con 18 o cuatro medidas de tamaño craneal, respectivamente, (Fig. 2.6), se obtuvo un solo árbol con MP y ambos cladogramas compartieron la misma topología. Las características del único árbol resultante para las 18 medidas fueron $L = 57.549$, $IC = 0.768$, $IR = 0.719$. Todos estos valores mejoraron cuando se redujo el número de caracteres de magnitud con estados continuos, ya que el árbol fue más corto, tuvo menor homoplasia y mayor retención de apomorfias ($L = 16.62$, $IC = 0.945$, $IR = 0.955$), así como mejores soportes de bootstrap.

En ambos cladogramas, las OTUs se van separando individual y consecutivamente, con la excepción del último y único par conformado por *Mcr* y el GG1 (*Pl*). En la base, y por ende en la posición más ancestral, se ubica *Oba*, el cual es seguido por los tres *Peromyscus* del GE (*Poc*, *Pml* y *Pmt*), de tal manera que con la excepción mencionada, cuatro de los cinco GE anteceden a las OTUs del GI. En el GI, las poblaciones de Oaxaca, anteceden a los demás GG, separándose primero Puerto de la Soledad (GG4) y luego La Esperanza (GG5), a los cuales le siguen el GG3 (*furvus*) y el GG2 (*angustirostis*), respectivamente. Ambos cladogramas terminan con el único par de OTUs mencionado al principio, cuyo tamaño craneal es el más grande y más derivado.

Caracteres con estados discretos. En el Cuadro 2.6 se resumen los resultados de los ANOVA para las medias de cada variable, arregladas por longitud, anchura y altura. En todas las variables de tamaño craneal, los valores de F fueron altos y resultaron en diferencias estadísticas altamente significativas entre las OTUs.

Cuadro 2.6. Valores de F con su significancia *p* en los ANOVAs para asignar las diez OTUs bajo estudio en grupos de medias (discretizar) dentro de cada una de las 18 medidas para el tamaño craneal.

VAR	F	<i>p</i>	VAR	F	<i>P</i>	VAR	F	<i>p</i>
LOCR	59.46	0.0001	ANFO	32.85	0.0001	ALCR	157.65	0.0001
LONA	87.53	0.0001	ANCI	25.94	0.0001	LOBU	49.43	0.0001
LOFR	13.21	0.0001	ANCC	14.51	0.0001	ANBU	40.69	0.0001
AANA	60.17	0.0001	HMXD	121.98	0.0001	LOMA	73.90	0.0001
APNA	23.90	0.0001	ALAR	302.67	0.0001	HMAD	93.06	0.0001
ANIN	25.29	0.0001	ALMR	23.63	0.0001	ALMA	28.13	0.0001

El Cuadro 2.7 muestra los grupos de medias similares en las pruebas *post hoc* de Tukey para las 18 medidas de magnitud craneal con letras comunes, lo que permite asociar a las OTUs en grupos con el mismo estado de carácter.

Cuadro 2.7. Pruebas *post hoc* de Tukey para discretizar estados en 18 caracteres continuos para el cráneo de las diez OTUs usadas en la filogenia simple para el tamaño craneal. Ver Anexo 2.1 para abreviaturas.

OTU	LOCR	OTU	LONA	OTU	LOFR	OTU	LOMA	OTU	LOBU	OTU	HMAD	OTU	HMXD
Longitudes craneales													
<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Oba</i>	a	<i>Oba</i>	a
<i>Oba</i>	b	<i>Oba</i>	b	<i>Pml</i>	ab	<i>Oba</i>	b	<i>Oba</i>	a	<i>Poc</i>	b	<i>Poc</i>	b
<i>Pml</i>	c	<i>Pml</i>	c	GG2	ab	<i>Pmt</i>	c	<i>Pml</i>	ab	<i>Pmt</i>	b	<i>Pmt</i>	b
<i>Pmt</i>	c	<i>Pmt</i>	d	GG4	ab	<i>Pml</i>	bc	<i>Pmt</i>	ab	<i>Pml</i>	c	<i>Pml</i>	c
GG4	c	GG4	e	GG3	bc	GG4	d	<i>Mcr</i>	bc	GG4	d	GG4	c
GG5	cd	GG5	e	GG1	cd	GG5	e	GG4	c	GG5	d	GG5	d
GG3	d	GG3	ef	<i>Pmt</i>	cd	GG3	e	GG3	d	GG3	e	GG3	d
GG2	e	GG2	f	<i>Oba</i>	cd	GG2	e	GG5	de	GG2	e	GG2	d
GG1	f	<i>Mcr</i>	f	GG5	d	GG1	f	GG2	e	GG1	e	GG1	d
<i>Mcr</i>	f	GG1	g	<i>Mcr</i>	e	<i>Mcr</i>	f	GG1	f	<i>Mcr</i>	f	<i>Mcr</i>	e
Anchuras craneales													
OTU	ANCI	OTU	ANCC	OTU	ANFO	OTU	ANIN	OTU	ANBU	OTU	AANA	OTU	APNA
<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	GG1	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a
<i>Oba</i>	a	<i>Oba</i>	ab	GG2	a	<i>Oba</i>	b	<i>Pml</i>	a	<i>Oba</i>	a	GG4	a
<i>Pml</i>	b	<i>Pmt</i>	ab	<i>Poc</i>	ab	<i>Pmt</i>	bc	<i>Mcr</i>	ab	<i>Pml</i>	a	GG5	a
GG5	b	<i>Pml</i>	bc	<i>Pml</i>	ab	GG2	cd	<i>Oba</i>	b	<i>Pmt</i>	a	GG3	a

GG3	b	GG4	bc	GG3	b	<i>Pml</i>	de	<i>Pmt</i>	b	GG4	b	GG2	b
GG2	b	GG5	cd	GG4	b	GG4	de	GG4	c	GG5	b	<i>Oba</i>	c
GG4	bc	GG1	cd	GG5	b	GG3	e	GG2	d	<i>Mcr</i>	bc	<i>Pml</i>	c
<i>Pmt</i>	c	<i>Mcr</i>	cd	<i>Mcr</i>	c	<i>Mcr</i>	ef	GG3	e	GG2	c	<i>Pmt</i>	c
GG1	d	GG3	d	<i>Oba</i>	cd	GG5	f	GG1	e	GG3	d	GG1	c
<i>Mcr</i>	e	GG2	d	<i>Pmt</i>	d	GG1	f	GG5	f	GG1	e	<i>Mcr</i>	d

OTU	ALCR	OTU	ALMA	OTU	ALAR	OTU	ALMR
<u>Alturas craneales</u>							
<i>Oba</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a	<i>Poc</i>	a
GG5	ab	GG5	bc	<i>Pml</i>	b	<i>Pml</i>	a
GG1	b	GG4	c	<i>Pmt</i>	c	GG4	b
<i>Poc</i>	c	<i>Oba</i>	d	GG5	c	GG5	bcd
GG4	c	<i>Pml</i>	d	GG4	c	<i>Pmt</i>	cd
GG3	c	<i>Pmt</i>	d	GG2	c	GG2	cde
GG2	c	GG3	d	GG3	c	<i>Mcr</i>	cde
<i>Pmt</i>	d	GG2	d	<i>Mcr</i>	c	GG3	de
<i>Pml</i>	de	GG1	e	GG1	d	<i>Oba</i>	ef
<i>Mcr</i>	e	<i>Mcr</i>	f	<i>Oba</i>	e	GG1	f

Ver Anexo 2.1 para abreviaturas.

La matriz de caracteres con sus estados discretos ya codificados en cada una de las 18 medidas craneales para construir la filogenia simple del tamaño entre las diez OTUs (cinco GI; cinco GE) se muestra en el Cuadro 2.8.

Cuadro 2.8. Matriz de 18 caracteres de magnitud craneal con la respectiva codificación para sus estados discretos (números) en diez OTUs.

OTU	Magnitudes craneales									
	LOCR	LONA	LOMA	LOFR	LOBU	ANCI	ANCC	ANFO	ANIN	
<i>Oba</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Mcr</i>	2	2	2	2	?	2	2	2	2	
<i>Pmt</i>	4	3	3	1	2	3	1	2	3	
<i>Poc</i>	3	4	4	3	1	1	3	3	4	
<i>Pml</i>	4	5	?	4	2	4	4	3	5	
GG1	2	7	2	1	6	5	2	5	6	
GG2	6	2	6	4	5	4	5	5	8	
GG3	5	?	6	5	4	4	5	4	7	
GG4	4	6	5	4	3	?	4	4	5	

	HMAD	HMXD	ANBU	AANA	APNA	ALCR	ALMA	ALAR	ALMR
GG5	?	6	6	6	?	4	2	4	6
<i>Oba</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	?
<i>Mcr</i>	2	2	?	?	2	2	2	2	1
<i>Pmt</i>	3	3	1	1	1	3	1	2	?
<i>Poc</i>	3	3	2	1	3	4	3	3	2
<i>Pml</i>	4	4	2	1	1	?	1	4	2
GG1	6	5	5	5	1	5	5	5	4
GG2	6	5	6	3	4	4	1	2	1
GG3	6	5	5	4	3	4	1	2	?
GG4	5	4	4	2	3	4	4	2	3
GG5	5	5	3	2	3	?	?	2	?

Las *itálicas* indican cuatro caracteres que con mayor frecuencia alcanzaron pesos altos en el PC1 de los PCA por variable. Los números también indican cuántos estados tuvo cada carácter y los signos de interrogación (?), implican que en esas taxa se presentaron dos o tres estados en ese carácter.

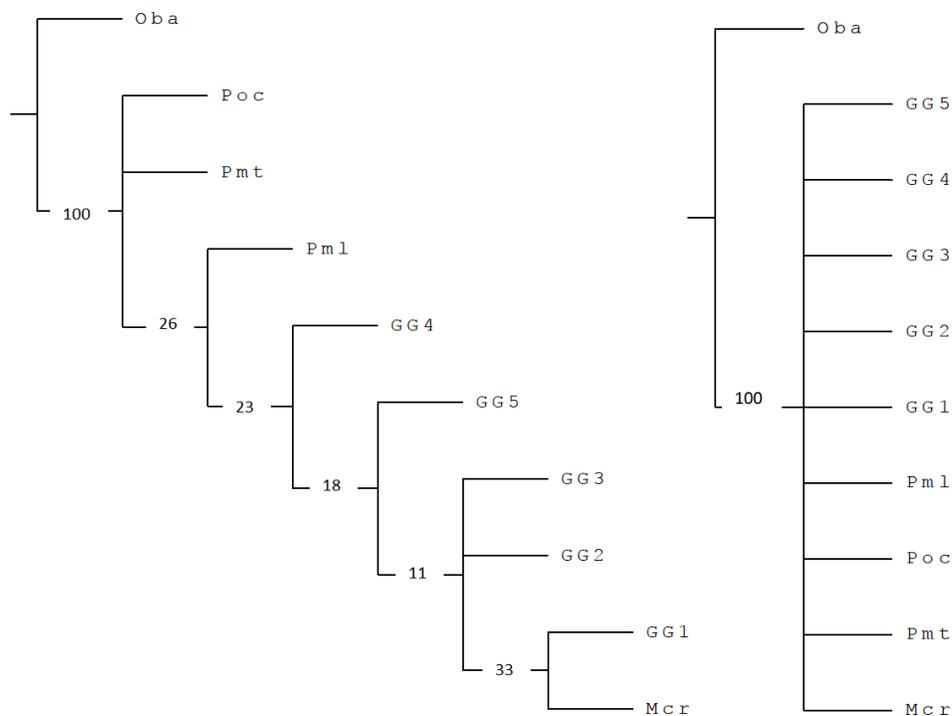


Figura 2.7. Topologías obtenidas por consenso estricto en la construcción de una filogenia simple con el tamaño craneal de diez OTUs, usando todas las medidas analizadas ($n = 18$, izquierda) o sólo las que se destacaron en el PC1 de los PCA por variable ($n = 4$, derecha). Las cifras refieren porcentajes en 1000 réplicas bootstrap. Ver Anexo 2.1 para abreviaturas.

Cuando se usaron los 18 caracteres con sus estados discretizados, se obtuvieron cuatro topologías, a partir de las cuales se construyó el cladograma por consenso estricto ($L = 87$, $IC = 0.931$, $IR = 0.760$) que se muestra a la izquierda en la figura 3.7. En cambio, al reducir el número de caracteres a los de mayor peso en los PC1 de los PCA por variable, se obtuvieron 91 árboles más cortos ($L = 20.0$, $IC = 1.00$; $IR = 1.00$) y el cladograma de consenso estricto se muestra a la derecha en la figura 3.7.

Al discretizar los estados de los caracteres se produjeron politomías en ambos cladogramas de consenso. Con los 18 caracteres, la secuencia de las OUS en la topología fue similar a la obtenida por los caracteres con estados continuos pero los soportes de las ramas son muy bajos y hay dos politomías. En la primera no se puede definir la relación entre *Po*, *Pmt* y el resto de las OTUs, mientras que la segunda no permite distinguir entre el GG3, el GG2 y el par formado por el GG1 y *Mcr*. Con la reducción a cuatro caracteres de tamaño, de la gran cantidad de árboles igualmente parsimoniosos obtenidos (23% más cortos que los obtenidos con 18 caracteres), no se puede reconocer ninguna relación filogenética entre los grupos, ya que al construir el cladograma de consenso estricto, mostró una politomía en su la topología más el clado de *Oba*, Es decir, con la excepción de *Oba* como OTU ancestral, todas las demás OTUs quedan en una sola politomía, aunque dentro de ella, los cinco GG del GI juntos y separados de los cinco GE.

En resumen, salvo por el cladograma de consenso estricto con solo cuatro caracteres discretizados que ya se describió, la similitud general entre las topología de los tres cladogramas obtenidos en TNT con caracteres con estados continuos o

discretos (Figs. 2.6 y 2.7) corresponde a la secuencia con que se arreglan las OTUs. Esta secuencia ubica en la base de los árboles a *Oba* con el tamaño ancestral, seguido por los tres *Peromyscus* en el GE, luego por los GG2-5 del GI y termina con el par de OTUs más derivado, compuesto por el GG1 y *Mcr*. En ambos casos, la longitud del árbol se acorta cuando se usa un menor número de caracteres, mientras que también aumentan los índices IC e IR.

Por cuanto a las diferencias entre los cladogramas (Figs. 2.6 y 2.7), destaca la secuencia de los *Peromyscus* en el GE, ya que en los dos árboles con caracteres continuos, independientemente del número de caracteres, *Poc* precede a *Pml*, el cual precede a *Pmt*, mientras que en el árbol con caracteres discretos y 18 caracteres, sólo es clara la posición antecedente al GI de *Pml*. Otras diferencias entre los árboles obtenidos en TNT con caracteres con estados continuos o discretos, es que en los primeros no hay politomías, son más parsimoniosos (menor longitud) y tienen menores índices IC e IR.

DISCUSIÓN.

Dimorfismo sexual. Uno de los primeros pasos para el reconocimiento de unidades geográficas es el entendimiento de los niveles de variación dentro de las poblaciones debido al dimorfismo sexual y a la variación etaria en los caracteres que fueron implementados en las filogenias (Patton y Rogers 1983). Para ello se analizó la influencia de estos factores dentro de las medidas craneales a nivel de los Grupos Genéticos (GG) que trata esta tesis.

El GG1 fue el grupo con mayor dimorfismo sexual secundario, ya que las OTUs restantes, incluidos los GE, no presentaron realmente este tipo de variación intrapoblacional. En el GG1, las hembras tuvieron un cráneo más alargado y con un morro más alto que los machos, conforme a las medidas craneales que presentaron variación sexual estadísticamente significativa (LOFR, LOCR, AANA, ALAR, ALMR, LOMA). En concordancia con esto, Ávila-Valle *et alii* (2002) sólo encuentra que las hembras tienen una frente significativamente más larga (LOFR), en la localidad grupo de Xilitla, San Luis Potosí, dentro del GG1 en esta tesis; asimismo, encuentra una tendencia no estadísticamente significativa de los machos a ser de menor tamaño que la hembras. En contraposición, Martínez-Coronel *et alii* (1997) sólo encontraron la tendencia de los machos a ser más grandes que las hembras, entre los grupos etarios 3 y 4, tanto en el tamaño craneal como del cuerpo (medidas somáticas estándar), pero como estas diferencias no fueron estadísticamente significativas, propusieron que *Peromyscus fuvvus* carecía en general de dimorfismo sexual. Cabe mencionar que aunque estos autores analizaron la variación intrapoblacional de *P. fuvvus* a lo largo de su distribución, no conformaron grupos de localidades o Unidades Geográficas Operativas (OGUs). Entre otras razones más para la discordancia entre su trabajo y el presente, se pueden citar un menor número de muestra, diferente interpretación de los criterios para asignar individuos a cierta categoría etaria y la variación intermedidor, por lo que las tendencias de dimorfismo sexual que mencionan estos autores no coinciden con los análisis de esta tesis. Por ende y a partir de la concordancia de los resultados de esta tesis con los encontrados por Ávila-Valle *et alii* (2002), se puede generalizar que en este grupo

(GG1) de distribución nortea, hay una tendencia general a que los machos tengan una menor longitud craneal y, particularmente, una cara más corta con un morro menos alto.

La mayor profundidad craneal (ALCR) de los machos sobre las hembras, entre los ejemplares de Xalapa, Veracruz, del GG3, también la encontró Ávila-Valle *et alii* (2002), quien también encontró un cráneo significativamente más ancho (ANCC) en los machos, dándoles en conjunto un mayor tamaño de la caja craneal. También hubo congruencia entre los resultados encontrados aquí y los de Ávila-Valle *et alii* (2002) sobre la una tendencia de los machos a tener un cráneo de mayor tamaño, pero al no ser significativa, no confirma dimorfismo sexual en GG3. Fuera de lo mencionado para el GG1 y GG3, en ningún otro GG se encontró dimorfismo sexual y en estas poblaciones no ha sido analizado el dimorfismo sexual por otros autores.

Entre los GE, *Peromyscus ochraverter* (*Poc*) y *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*) ninguna medida tuvo variación debida al sexo. En *P. ochraverter* no se ha publicado algún trabajo que se refiera a su variación intrapoblacional. Por su parte, en *M. cryophilus*, Vallejo *et alii* (2017) reportaron, a través de métodos morfogeométricos, que el tamaño de los centroides de las configuraciones craneales que usaron eran más grandes para los machos que para las hembras, pero no hallaron diferencias significativas. Tanto en *P. melanocarpus* (*Pml*) como en *P. mexicanus* (*Pmt*) la única variable con dimorfismo sexual se refirió a la profundidad del morro. En *P. melanocarpus* fue la altura media del rostro (ALMR), significativamente más profunda en los machos. Cervantes *et alii* (1993) tampoco encontraron dimorfismo sexual en

esta especie. En *P. m. totontepecus*, las hembras tuvieron una mayor profundidad en la altura anterior del rostro (ALAR) que los machos. En concordancia con esto Zaragoza (2005) tampoco encontró dimorfismo sexual significativo en esta subespecie, aunque las hembras tendieron a ser de menor tamaño que los machos como en el presente estudio. En el único GE que se encontraron dos medidas dimórficas (LONA y HMAD) entre los sexos fue en *Osgoodomys banderanus* (*Oba*), en las cuales las hembras tienen un morro más corto que los machos. Garduño (2000) tampoco encuentra variación debida sexo en esta especie.

Variación etaria. Los adultos viejos en el GG1 sólo tienen la anchura posterior nasal (APNA) más grande que los otros adultos, así como la longitud de la hilera mandibular de dientes (HMAD) más grande que los adultos jóvenes. Ávila-Valle *et alii* (2000) tampoco encuentra un patrón consistente para separar las edades entre los ejemplares de Xilitla, San Luis Potosí. Dado que el GG2 es el grupo de mayor amplitud de distribución y representación, se esperaría que la separación de las edades fuera similar a lo encontrado por Martínez-Coronel *et alii* (1997), quienes proponen que los adultos viejos (edad 5) son los que se diferencian más de las otras edades. En cambio, las diez medidas encontradas aquí, separan a los adultos jóvenes (edad 3) de los restantes. También en el GG3 diez medidas presentaron diferencias significativas debidas a la edad, pero a diferencia del GG2, en diferentes combinaciones de variación que coinciden con Ávila-Valle *et alii* (2002). Entre los restantes GI, las diferencias en el GG4 básicamente segregan a los adultos jóvenes en seis medidas por ser más pequeños, lo cual sucede con la única medida

encontrada para el GG5. Por la falta de patrones consistentes en la variación etaria entre los GI, en la exploración de tendencias en el tamaño se trabajó con todos los ejemplares para evitar sesgos debido al tamaño de muestra. Sin embargo, las diferencias etarias se tomaron en cuenta para los análisis filogenéticos en donde prevaleció el uso de la edad 4.

Las comparaciones para la búsqueda de variación ligada al sexo y a la edad dentro de los GE se hicieron en el mismo sentido que en los GI con el fin de excluirla de los análisis filogenéticos, ya que para los análisis filogenéticos es necesario tener una mayor variación entre grupos que dentro de los grupos (De Luna y Mishler 1996). Como en la mayoría de los casos en GI, cuando se presentó variación etaria dentro de los GE, los adultos jóvenes fueron los que se segregaron por su menor tamaño.

Las diferencias entre los grupos etarios se han interpretado en términos de la edad a la que se alcanza el tamaño típico de la especie bajo estudio, pero considerando ejemplares juveniles (edad 1) y subadultos (edad 2). En algunos de estos estudios, se ha propuesto que es a partir de los adultos jóvenes (edad 3) como en *P. furvus* (Martínez-Coronel *et al.* 1997; Ávila Valle *et al.* 2002) y en *O. banderanus* (Garduño 2000), o bien en los adultos maduros (edad 4) como en *P. melanocarpus* (Cervantes *et al.* 1993) y en *P. truei* (Hoffmeister 1951).

Exploración de las tendencias del tamaño entre las OTUs. El MANOVA con las pruebas *post hoc* de Bonferroni para este análisis y para las distancias de Mahalanobis en el AA-UPGMA, indicaron que todas las OTUs difieren entre sí por

cuanto al tamaño craneal. Es decir, aun cuando en el dendrograma hubo conglomerados de OTUs por la similitud del comportamiento entre las 18 variables de tamaño craneal, la significancia en las distancias de Mahalanobis remarca la distinción entre las OTUs.

Esos conglomerados destacan tendencias en el tamaño entre las OTUs, a partir de las relaciones similares de correlación y covarianza entre las variables. Estas relaciones son respaldadas por la estadística descriptiva de las variables como se puede ver en el Anexo 2.3. Así, por ejemplo, los tres *Peromyscus* del GE están más cercanos entre sí y luego con los congéneres del GI, mientras que los GE con distinto género, *O. banderanus* y *M. cryophilus*, se separan de todos los *Peromyscus* y entre sí.

Ávila-Valle *et alii* (2002, 2012), encontraron que la LG1 tuvo tamaño craneal más grande, tanto en las poblaciones de Xilitla, San Luis Potosí como de Santa Inés, Querétaro, la cuales corresponden al GG1 y a *latirostris*. Al respecto, cuando Dalquest (1950) describe a *P. latirostris*, también menciona que por sus dimensiones se parece a *P. fuvus*, mientras que Allen and Chapman (1897) indican que esta especie se encuentra entre los *Peromyscus* más grandes dentro del género y que es similar por su tamaño al género *Megadontomys*, el cual también es de dimensiones grandes. Huckaby (1973, 1980), también reconoce que hay una diferenciación leve entre localidades dispersas en los ejemplares de San Luis Potosí, los cuales históricamente corresponden con *latirostris* y con GG1 en esta tesis, por la expansión de los nasales (AANA). Rogers y Eskoy (2011), con base en lo establecido por Hall

(1968), mencionan que las poblaciones norteñas (Xilitla, San Luis Potosí y Santa Inés, Querétaro) son de mayor tamaño, lo cual es congruente con Ávila Valle *et alii* (2002, 2012) y este estudio.

Ávila-Valle *et alii* (2002, 2012), documentan mayor tamaño de LOCR, LONA y LOMA en las localidades Xilitla (LG1) y Santa Inés (LG2) del GG1. También Otongo, Hidalgo (LG4) y Zacapoaxtla, Puebla (LG10) tienden a ser de cráneo grande, pero menor que en el GG1, además de que estas localidades pertenecen al GG2 (*angustirostris*). Con una magnitud craneal un poco menor están las localidades de Naolinco (LG12), Ixhuacán de los Reyes (LG14) y Coscametepec (LG15), todas en Veracruz, las cuales corresponden al GG3 (*furvus*), así como Tenango de Doria, Hidalgo (LG7) del GG2. Con un cráneo de tamaño todavía menor, están las poblaciones de Xalapa, Veracruz (LG13 y GG3), Puerto de la Soledad (LG18 y GG4) y la Esperanza (LG19 y GG5), pero las poblaciones con el cráneo más pequeño fueron Tlanchinol (LG4) y Molango (LG5) ambas en Hidalgo y del GG2; Zacualpan (LG6) y las Minas en Veracruz (LG11), ambas en Veracruz y del GG3, así como Xicotepec de Juárez, Puebla (LG8) del GG2. En esta tesis se comprueba que existe una tendencia de agrupación por tamaño del cráneo entre las OTUs del GI: los GG que promedian de más pequeños a intermedios (GG2-4) se reúnen entre sí y se separan de los GG que van de intermedios a más grandes (GG1 y GG5).

Por su parte, Goodwin (1969) revisando cuatro ejemplares subadultos de Huehuetlán, Mpio Teotitlan, en Oaxaca (que también refiere a Portillo de la Soledad [SIC], 20 mi E Teotitlán en su gacetero), los asignó a *P. melanocarpus*. Pero

Huckaby (1973, 1980) revisó esos ejemplares y dado su patrón dental y la carencia de una repisa supraorbital, los reasignó dentro de *P. furvus*, mencionado que si bien sus proporciones eran similares a las de esta especie, también mostraban una tendencia a ser ligeramente más pequeños, sin que por ello se garantizara un reconocimiento al nivel de subespecie. Esta descripción es congruente con que los ejemplares de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4), tengan un cráneo de tamaño un poco más grande que los de ejemplares en los GG3 y, especialmente que los del GG2, así como que sean significativamente diferentes de las demás OTUs del GI. Como se hizo en esta tesis, Harris y Rogers (1999) y Harris *et alii* (2000) tomaron a los ejemplares de Puerto de la Soledad como parte de *P. furvus* y esta localidad está alejada 6.33 km en línea recta de Hueuetlán, Oaxaca, la localidad en el Estado de donde Goodwin (1969) obtuvo los primeros ejemplares referibles a *P. furvus sensu* Huckaby (1973, 1980); para Harris y Rogers (1999) y Harris *et alii* (2000), Puerto de la Soledad es la población genéticamente más alejada dentro del “complejo *furvus*”. Por otro lado, como Ávila-Valle *et alii* (2002, 2012), en esta tesis se consideró a los ejemplares de La Esperanza, Oaxaca (GG5), como pertenecientes a *P. furvus*, pero dado su distinto comportamiento para el tamaño y la lejanía de 89.40 km con la LG más cercana (Puerto de la Soledad), es necesario aportar evidencia genética que respalde esta asignación; de hecho, La Esperanza también está muy alejada de Huehuatlán por 88.47 km.

En los CP con eigenvalores más altos, que explican el mayor porcentaje de variación multivariada y que resultaron significativos, las medidas con mayor

importancia fueron las mayores longitudes y anchuras, especialmente cuando se asocian al esplecnocráneo de los GG en el GI. De hecho, en el CP1, las cuatro medidas que con mayor frecuencia tienen el mayor peso dentro de la variación en el tamaño del cráneo entre las diez OTUs, fueron la longitud craneal (LOCR), la longitud nasal (LONA), la longitud mandibular (LOMA) y la anchura cigomática (ANCI). Ávila-Valle *et alii* (2002, 2012) coinciden con la anchura del cigomático, pero difieren en que encontraron que la profundidad de la caja craneana (ALCR) y la anchura entre los molares maxilares (M3M3, eliminada aquí) eran las variables con mayor importancia en los CP significativos. En ese trabajo se exploró la variación entre las LG como OTUs, mientras que aquí las OTUs fueron los GG, por lo que eso pudo dar lugar a las diferencias entre los resultados. Sin embargo, cabe mencionar que la anchura y altura de la caja craneana, especialmente la primera, también destacaron en el CP2 en este trabajo, lo cual pone atención sobre las mayores magnitudes para el neurocráneo.

Dentro de *Peromyscus* y otros cricétidos, ya se han mencionado la importancia de estas medidas para distinguir entre entidades. ANCI fue importante para resumir la variación interpoblacional del tamaño en poblaciones de *O. banderanus* (Garduño 2000). LOCR se encuentra entre las variables que fueron importantes para distinguir entre poblaciones de *P. zarhynchus* (Lorenzo *et al.* 2016), mientras que esa variable, ANCI y ANCC fueron útiles para distinguir entre poblaciones de *P. mexicanus* (Pérez-Consuegra y Vázquez-Domínguez 2017). Las características que distinguen las especies de *Peromyscus* en un ambiente tropical (Ordóñez-Garza *et al.* 2012) fueron

ALCR, HMXD, ANCI y la longitud de la diastema superior, no consignada aquí. Las especies mencionadas son cercanas a *P. furvus* o tienen una distribución en ambientes similares. En contraste, otros grupos como *boylii* han tenido otras variables craneales, siendo constante la ALCR (Bradley *et al.* 2014; Bradley *et al.* 2015).

Filogenia con tamaño.

Mantenimiento de la misma topología para el tamaño. Las dos filogenias obtenidas sin transformar las medidas de tamaño (caracteres con estados continuos), muestran topologías idénticas en las cuales no hay politomías, lo cual garantiza el uso de TNT (Goloboff *et al.* 2006) para incorporar caracteres con estados continuos en análisis filogenéticos (Prevosti 2010, Carrasco *et al.* 2012 Carrizo y Catalano 2015, Ramírez-Sánchez *et al.* 2016). Las dos filogenias, sin embargo, difieren por los soportes de las ramas, siendo mejores con sólo el 22% de los caracteres originales. Al respecto, se ha mencionado que el aumento de caracteres, favorece las medidas de soporte (Scotland 2003), pero contrariamente, en este trabajo los índices se mejoraron al reducir los 18 caracteres a los cuatro extraídos del CP1 en los ACP. No obstante y como ya se dijo, esos caracteres han sido eficientes para caracterizar grupos en este y otros análisis, por lo que se les reconoce su información filogenética. Entonces, en este caso el mejoramiento de los soportes cuando se reducen caracteres no se debe al número de atributos, sino la importancia de los mismos (Wiens 2004). Lo anterior, ligado al aumentar el número de muestra con un menor número de caracteres, favorece la precisión de la filogenia,

ya que las topologías óptimas se forman con la inclusión de caracteres que estén lejos de ser ambiguos Wiens (1998, 2004).

A diferencia de los caracteres con estados continuos, de las topologías obtenidas con caracteres cuyos estados fueron discretizados se obtuvieron árboles menos cortos y con politomías. La topología con 18 medidas básicamente mostró el mismo arreglo de los taxa que con los caracteres sin modificar, pero presentó dos colapsos parciales de las ramas. La disminución de caracteres comprometió mucho más la topología, ya que el árbol sufrió un colapso generalizado y, salvo por la raíz, las demás OTUs no se arreglaron como en los tres análisis previos.

Al respecto, cabe mencionar que se enfrentó cierta ambigüedad al asignar códigos a los estados de carácter, después de agrupar las medias sin diferencias significativas entre sí, cuando una media podía ser incluida en dos o tres grupos, usando el método para discretizar estados (Guerrero *et al.* 2003). La codificación de estados ambiguos como *gaps* (Sosa y De Luna 1998; Guerrero *et al.* 2003) que se usó para abordar esta problemática en los análisis no tuvo una buena resolución posiblemente porque fueron varios atributos los involucrados, diez medidas y siete OTUs (Cuadro 3.8). La altura media del rostro (ALMR) fue ambigua en cuatro OTUs (*O. banderanus*, *Oba*; *P. m. totontepecus* (*Pmt*); GG2, *angustirostris*; GG5, La Esperanza, Oaxaca); tanto la longitud de la bula (LOBU: *M. cryophilus*, y GG5) como la altura del cráneo (ALCR: *P. melanocarpus*, *Pml*; GG5) lo fueron en dos OTUs. Finalmente, la anchura bular (ANBU) y la anterior de los nasales (AANA) fueron ambiguas para *M. cryophilus*; la longitud de la mandíbula (LOMA) para *P.*

melanocarpus; la longitud nasal (LONA) para el GG3 (*furvus*); la anchura cigomática (ANCI) para el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y tanto la longitud craneal (LOCR) como la altura de la mandíbula (ALMA) para GG5.

Stevens (1991) menciona que este tipo de ambigüedad es resultado de sobrestimar la variación del rasgo y, por ende, se le debe de excluir. Este sería el caso de ALMR y quizá de LOBU y ALCR. Por su parte, Guerrero *et alii* (2003) adjudican la ambigüedad en la asignación de estados a la ambigüedad en la elección de GE, ya que el comportamiento de las medias en esas OTUs define la superposición de las medidas en el GI. Al respecto, *O. banderanus* sólo tiene la medida con ambigüedad entre las OTUs y *P. ochraverter* ninguna, pero los GE con mayor número de caracteres ambiguos fueron *M. cryophilus* por el pequeño tamaño de sus bulas auditivas y por la relativa estrechez de su nariz, así como *P. melanocarpus* por su longitud mandibular y la altura de su cráneo, lo que la cambia de lugar en las topologías. Por otro lado, entre los GI, los ejemplares de la Esperanza, Oaxaca, son los que tienen el mayor número de medidas ambiguas (n = 5), el GG3 tiene dos y el GG4 una.

Finalmente, aunque se sugiere no usar caracteres continuos en la construcción de filogenias, debido a que no son independientes dada la correlación que se puede encontrar entre ellos (Atchley *et al.* 1981), estos atributos contienen información filogenética que es útil para el descubrimiento y caracterización de entidades (Sosa y De luna 1998, Guerrero *et al.* 2003). Como lo afirman Goloboff *et alii* (2006), en concordancia con lo hallado en este trabajo, implementar los caracteres con estados

continuos en análisis cladísticos para la formación de topologías sin modificarlos, los enriquece por la información filogenética que conllevan, en contraposición a cuando son discretizados.

Información que aporta la filogenia simple del tamaño. Debido a la falta de un análisis filogenético *ad hoc* del tamaño, se carece de una idea exacta sobre la evolución de este carácter que tiene gran plasticidad en *Peromyscus*, pero existen datos sobre el tamaño de especies fósiles (Hibbard 1968, Dawson 2005), junto con propuestas sobre la diversificación del Género en América (Glazier 1980), lo que aunado a la filogenia de Bradley *et alii* (2007), permite derivar hipótesis acerca del cambio evolutivo del tamaño: desde un tamaño plesiomórfico pequeño a su derivación en tamaño intermedio o grande, o bien, desde un estado plesiomórfico de tamaño intermedio hacia su derivación en un tamaño pequeño o grande.

Al respecto, los fósiles más tempranos conocidos de los peromyscinos, corresponden a yacimientos del Plioceno medio (Hibbard 1968, Dawson 2005). Las ocho especies fósiles que se han descubierto desde entonces hasta el Pleistoceno medio, corresponden al Subgénero *Haplomyiomys* (Dawson 2005) y su tamaño fluctúa (Hibbard 1968) entre pequeño (*P. dentalis*, *P. baumgarteneri* *P. cragini*) y mediano (*P. antiquus*, *P. kansasensis*, *P. hagermanensis* y *P. irvingtonensis*). Sólo *P. pliocenicus* era de tamaño grande, pero fue asignado como la especie tipo del nuevo Género *Basiperomys* (Korth y De Blieux 2010; Korth 2011). A estas especies se suman otras seis encontradas del Pleistoceno medio al tardío, las cuales son consideradas en un Subgénero incierto o transitorio y en donde predomina el tamaño

pequeño semejante al de *P. maniculatus* o *P. leucopus* (Hibbard 1968) con las dos excepciones de *P. nesodytes* y de *P. anayapahensis* que son especies grandes, debido al efecto insular (Case 1978, Lawlor 1982, Lomolino 2005, Durst y Roth 2015). Finalmente, *P. cochrani* el fósil del Pleistoceno tardío que ya corresponde sin duda al Subgénero *Peromyscus*, igual que los *Peromyscus* incluidos en esta tesis, tenía un tamaño como el de *P. leucopus noveboracensis* (Hibbard 1968).

En una revisión no publicada del tamaño para 50 especies de *Peromyscus* con distribución en México (no se había descrito *P. schmidleyi*), como parte de mi servicio social (Cruz Gómez *et al.* 2014), se establecieron tres categorías de tamaño corporal (longitud de la cabeza y el cuerpo, sin considerar la cola): pequeño (76.5 - 100 mm), mediano (100.5 y 122 mm) y grande (125 - 148 mm). Al considerar estos tamaños sobre la topología del cladograma de consenso estricto de Bradley *et alii* (2007), el tamaño pequeño es basal y está representado por los Grupos de especies *maniculatus* y *leucopus* que pertenecen, como los *Peromyscus* analizados, al Subgénero homónimo. El siguiente tamaño predominante en derivarse es el intermedio (Grupos *boylli*, *truei* y *melanophrys*), al que le sigue como más derivado, el tamaño grande, representado por miembros del Grupo *mexicanus* (*P. zarhynchus* y *P. guatemalensis*) y el Grupo *furvus* (*P. furvus*).

Cabe mencionar que dentro de las OTUs analizadas en este trabajo, no se incluyeron peromyscinos de tamaño pequeño (e. g., Grupo *maniculatus*) conforme a los criterios mencionados. De hecho, los GE *O. banderanus*, *P. melanocapus*, *P. mexicanus*, *P. ochraventer* son de tamaño mediano, junto con los GG2-5 en el GI y

sólo el GG1-5 y *M. cryophilus* corresponden al tamaño grande. Sin embargo, dentro de la filogenia de tamaño con caracteres no transformados (estados continuos) con 18 o cuatro variables, el arreglo de las OTUs corresponde con la hipótesis de que el tamaño más pequeño es plesiomórfico, mientras que las tallas grandes son las másapomórficas. Por ejemplo, si se considera la longitud del cráneo (LOCR), en el cladograma, *O. banderanus* y *P. ochraventer* que son los grupos más ancestrales, también son los que promedian más pequeños dentro de las OTUs analizadas. Luego siguen en un arreglo para alcanzar los mayores tamaños *P. melanocarpus* y *P. m. totontepecus*, GG4, GG5, GG3 y GG2, mientras que las OTUs más derivadas y también con del tamaño grande son GG1 y *M. cryophilus*. En conjunto, todo esto apoya que el tamaño grande es una respuesta derivada entre los GG y *M. cryophilus*. Finalmente, cabe mencionar que la separación por tamaño de los GG también concuerda con el arreglo encontrado en los AA-UPGMA de Ávila-Valle *et alii* (2012) y de este trabajo.

Comparación de la información aportada por las filogenias moleculares y la filogenia del tamaño para los GI. Los dos cladogramas generados con medidas tradicionales sin modificar y el cladograma usando 18 caracteres con estados discretizados, carecen parcialmente de congruencia con los cladogramas generados con caracteres moleculares en esta tesis (con diferentes métodos y secuencias genéticas), así como con los de Harris *et alii* (2000) y de Ávila-Valle *et alii* (2012). Lo cual se debe básicamente a que entre las filogenias por tamaño un GE se integra con un GI (*M. cryophilus* con el GG1 o *latirostris*) y a que, a diferencia de las

filogenias moleculares, se toma en cuenta la población de La Esperanza, Oaxaca (GG5) que se ubica entre Puerto de la Soledad y el GG3 (*furvus*). De hecho, la topología de las filogenias con genes y las del tamaño craneal involucran ciertas características en común con la generada para el *Cyt-b* con cualquier método y con las generadas con MP para los genes de la NDAH analizados por cuanto al GI, ya que la posición relativa de los GG2-4 no cambió: en ambos casos, el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) se separa primero (seguido por el GG5, ausente en las filogenias moleculares simples); el GG3 (*furvus*) y el GG2 (*angustirostris*), mantienen su cercanía, aunque a la inversa, aun cuando no se agrupan en las filogenias por tamaño.

Quitando la introducción de la población en La Esperanza, Oaxaca, que no ha sido analizada mediante sus genes (GG5), se encontró que los caracteres de tamaño también arrojan información filogenética entre las OTUs a partir de la evolución del tamaño, desde pequeño a grande, en *Peromyscus* y Géneros afines (Bradley *et al.* 2007, Platt *et al.* 2015). Es decir, las OTUs con cráneos más pequeños se ubican hacia la base del cladograma del tamaño, mientras que van resultando cada vez más derivadas, a medida que su cráneo aumenta de tamaño. Esto confirma que entre los *Peromyscus*, el tamaño pequeño es ancestral y el tamaño grande es derivado. Al respecto, en las filogenias más recientes para el género *Peromyscus* con *Cyt-b* (Bradley *et al.* 2007) y para peromyscinos-neotominos (Platt *et al.* 2015), las especies más pequeñas son las basales, mientras que las más grandes están entre las formas más derivadas. Esta generalización, también aplica al caso particular de los GG en el

G1, ya que en los cladogramas de tamaño resueltos, la secuencia GG4, GG5, GG3, GG2 y GG1 corresponde al aumento del tamaño craneal en el caso de la mayor longitud craneal (LOCR), la variable con mayor peso en el PC1 de los ACP.

Como bien lo menciona Jenner (2004), la veracidad de una filogenia solamente se puede verificar cuando se conoce la filogenia real de un grupo y lo más cercano a eso son las filogenias moleculares congruentes entre sí. Sin embargo, cuando se tienen atributos de diferente origen (molecular y morfométrico), la comparación de los árboles generados (Wiens 2004) provee una mayor información debido a la identificación de las áreas de mayor congruencia y/o menor grado de ambigüedad. Para resolver las incongruencias entre las topologías con caracteres moleculares y los caracteres de tamaño con estados continuos o de tamaño con 18 variables y estados discretizados, es necesario integrar los caracteres de tamaño con caracteres moleculares en una sola filogenia.

CONCLUSIONES.

- El dimorfismo sexual debido al tamaño del cráneo, fue escaso o nulo entre las diez Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs), pero en el primer Grupo Genético (GG1, *latirostris*), las hembras promediaron estadísticamente más grandes que los machos en un tercio de las variables examinadas.
- Hubo mayor incidencia de variación etaria que dimorfismo sexual en las OTUs, siendo que los adultos jóvenes (edad 3) se segregaron más de las otras dos categorías. Los adultos viejos (edad 5) no siempre estuvieron bien

representados en todas las OTUs. Los adultos maduros (edad 4) tuvieron menos diferencias con las otras categorías etarias, estuvieron presentes en ambos sexos en todas las OTUs y, por ende, fueron los que se usaron para las comparaciones interpoblacionales (disparidad).

- Las cuatro medidas craneales con las que se pudo resumir la variación del tamaño craneal en el Componente Principal 1 (CP1) de los análisis de componentes principales (PCA) incluyeron: longitud craneal (LOCR), longitud nasal (LONA), longitud mandibular (LOMA) y anchura cigomática (ANCI).
- Por la correlación y covarianza de sus medidas de magnitud, los cráneos de las OTUs se agruparon por similitud en: 1) los miembros del Grupo Interno (GI) y 2) los *Peromyscus* del Grupo Externo (GE), mientras que *Osgoodomys banderanus* y *Megadontomys cryophilus* quedaron cada uno por separado.
- El uso de caracteres con estados continuos para construir la filogenia simple del tamaño validó información filogenética y resultó en una topología con altos soportes de remuestreo y buenos índices. Estas características mejoraron al reducir los caracteres al 22% (LOCR, LONA, LOMA y ANCI).
- A un nivel general, la información filogenética que aporta el tamaño del cráneo, no es totalmente congruente con la encontrada con caracteres moleculares.
- Las topologías del tamaño confirman que las OTUs con menor tamaño craneal son ancestrales a las de mayor tamaño, tanto entre los GE como en los GI.

- Así *O. banderanus* es basal, seguida por los *Peromyscus* del GE arreglados de menos a mayor tamaño (*P. ochraventer*, *P. melanocarpus*, *P. mexicanus totontepecus*) y luego por los GG2-5, arreglados de esa misma forma: GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca), GG5 (La Esperanza, Oaxaca), GG2 (*angustirostris*), GG3 (*furvus*), para terminar con el par de OTUs con el mayor tamaño, GG1 (*P. latirostris*) y *M. cryophilus*, y por ende, las más derivadas por cuanto a este carácter.
- La topología revelada por la filogenia simple del tamaño, coincide más con la topología simple para *Cyt-b* obtenida con cualquier método y para los genes de la NDAH con máxima parsimonia (MP).

CAPÍTULO 3. CARACTERES MORFOGEOMÉTRICOS (FORMA)

INTRODUCCIÓN

Por sus importantes funciones y respuestas adaptativas, así como por tratarse de una estructura duradera y recuperable, el cráneo ha sido estudiado desde hace mucho tiempo en los mamíferos (Cheverud 1982, Lieberman *et al.* 2000a, Hallgrímsson *et al.* 2007, Grieco y Rizk 2010). El cráneo de los mamíferos tiene dos subregiones, el rostro (esplecnocráneo) y la bóveda craneal (neurocráneo), las cuales provienen de diferente origen histomorfológico (Moore 1981, Maga *et al.* 2015). Células derivadas de la cresta neural participan en la formación de los huesos nasales, cigomáticos, maxilares y la porción escamosa del hueso temporal (hueso escamoso) del esplecnocráneo (Shira y Marroig 2010). Por su parte, el mesodermo paraxial da lugar a los huesos occipital, basioccipital, interparietal y esfenoides del neurocráneo (Trainor *et al.* 1994, Cheverud 1995, Quarto *et al.* 2009, Barbeito-Andrés *et al.* 2016). Las dos regiones representan dos módulos craneales distintos y se ven afectadas por diferentes factores de crecimiento (Cheverud 1995, Pallares *et al.* 2015), por lo que pueden considerarse como entidades independientes. Estas dos entidades craneales están sometidas a diferentes procesos ontogenéticos. El neurocráneo se ve afectado en gran medida por el desarrollo del cerebro en estados tempranos de la maduración, pero llega a una fase estable en la madurez (Moriss-Kay y Wilkie 2005, Quarto *et al.* 2009, Spassov *et al.* 2017), mientras que el esplecnocráneo está más afectado por diferentes presiones ambientales, ya que esta zona incorpora los sistemas de alimentación y respiración (Cardini y Elton 2008,

Martínez-Abadías *et al.* 2012). Es por todo esto que si se considera al cráneo como una sola unidad, se puede subestimar la información filogenética que las estructuras independientes pueden contener en estudios de ancestro-descendencia (Cardini y Elton 2008).

La Morfometría Geométrica (MG), hace posible abordar el estudio evolutivo de la variación en la forma craneal, a través de caracteres morfogeométricos. En estos caracteres, la forma (“*form*” o “*morphology*”) incluye el aspecto o conformación (“*shape*”), así como el tamaño (“*size*”) *sensu* Zelditch *et alii* (2004). Los métodos morfogeométricos permiten remover los efectos respectivos de la posición y la orientación de los ejemplares sobre la forma, mediante métodos de superposición; asimismo, si se requiere, también es posible remover el efecto del tamaño y estudiar exclusivamente la conformación o aspecto (Zelditch *et al.* 2004, Mitteroecker y Gunz 2009).

La conformación de un objeto (Slice 2007), en el caso de la presente tesis, de estructuras cráneoventrales, puede ser descrita a partir de las propiedades geométricas que son invariables a cambios en la posición (traslación) y la orientación (rotación), siendo isométricas a diferencias en el tamaño (escalamiento, reducción/magnificación global). Estas propiedades se encuentran en las dimensiones, o coordenadas (x, y, x, y, z), de cada marca (*landmark* o hito) que forma parte de una configuración para rescatar el aspecto, la cual permite el análisis multivariado de patrones de homología (Zelditch *et al.* 2004).

Bookstein (1991) propone una clasificación en tres tipos marcas en, según su ubicación y facilidad de reconocimiento, también asociada con el diferente nivel de información que aportan (Zelditch *et al.* 2004). Las marcas Tipo 1 se ubican en intersecciones de tejidos o puntos anatómicos discretos; están completamente definidas en todas direcciones; por ende, permiten identificar la orientación y magnitud de las fuerzas que afectan y distorsionan la forma de una estructura. Las marcas Tipo 2, están ubicadas al final o al extremo de una estructura, sobre su máxima curvatura; carecen de definición en esa sola dirección por lo que no es posible distinguir completamente la dirección de las fuerzas aplicables sobre la estructura. Las marcas Tipo 3 están definidas más bien por constructos matemáticos extrínsecos al objeto (*e. g.*, extremos o centro de la estructura) que por las estructuras circundantes cercanas; no es posible ubicar la orientación de las fuerzas desde ellas solas, pero sí cuando están integradas en una sola estructura, como en un contorno.

Cuando en algunas estructuras no hay suficientes sitios discretos donde ubicar marcas y sus contornos son de interés por sí mismos, se les puede describir mediante semimarcas (semilandmarks, semihitos, Zelditch *et al.* 2004). Las semimarcas tienen las mismas propiedades matemáticas que las marcas pero son de Tipo 3, para ubicarlas, pueden superponerse plantillas consistentes en un número de líneas organizadas en peines o abanicos sobre las fotografías, hecho lo cual, las semimarcas se colocan en la intersección de dichas líneas con el contorno de interés. Pueden ser necesarias varias semimarcas para describir un contorno o

superficie, por lo que es preciso someterlas a un método de ajuste adicional a la superposición, de manera que se evite sobreestimar la variación dada por este tipo de marcas (Barčiová 2009, Morgan 2009, Gunz y Mitteroecker 2013).

Tanto las marcas como las estructuras definidas con semimarcas se consideran homólogas entre todos los ejemplares siempre que estén presentes en todos ellos, pues así representan las mismas ubicaciones biológicas en cada individuo (Zelditch *et al.* 2004). Es importante restringir el número de marcas y semimarcas al número mínimo posible que permita recuperar la conformación (*i. e.*, un número igual o ligeramente mayor al número de ejemplares) para evitar redundancia.

Diferentes estudios de la forma del cráneo en mamíferos han mostrado que las estructuras cráneoventrales son las que contienen mayor señal filogenética (Cardini y Elton 2008; Pérez *et al.* 2009; Gilbert. 2011). En roedores, la vista cráneoventral aporta suficiente variación y contiene mayor información para realizar análisis filogenéticos con MG (Martínez y Di Cola 2010, Gutiérrez Blando 2015). En consecuencia, en este trabajo solamente se analiza la forma cráneoventral, a partir de cinco estructuras provenientes de dos orígenes histomorfológicos diferentes.

METODOLOGÍA

Representatividad geográfica de las OTUs. De la base de datos proporcionada por la Dra. Ávila Valle se cotejó que los Grupos Genéticos (GG 1-5) del Grupo Interno (GI) estuviesen geográficamente bien representados por sus respectivas localidades específicas de colecta (LEC) en las dos colecciones nacionales que tienen alojada

una mayor cantidad de ejemplares de *Peromyscus fuvvus sensu lato* (Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, MZFC-M; Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, UAMI). Para las cinco OTUs en los GE, también se consultaron estas colecciones y se seleccionaron LEC que tuviesen condiciones ambientales similares (clima con precipitación y temperatura, altitud y tipo de vegetación) a las LEC del GI. Las LEC de los GI fueron arregladas dentro de los GG de NW-SE, procurando hacer lo mismo con las LEC de los Grupos Externos (GE) y esta información fue recabada en una base de datos Excel (Ver. 2010, Microsoft). En la base se menciona la abreviatura del estado (EDO: TAM, Tamaulipas; SLP, San Luis Potosí; QRO, Querétaro; MICH, Michoacán; HGO, Hidalgo; PUE, Puebla; VER, Veracruz y OAX, Oaxaca); el acrónimo de la colección (COL) de procedencia y el número de ejemplares machos (NM) y hembras (NH) adultos. Todas las LEC fueron georreferenciadas y representadas en un mapa con Software QGIS Wien (ver. 2.080-2.93, 02-20-2015, QGIS Development Team, Viena, Austria). Las LEC de los GI además fueron agrupadas en los cinco GG.

El mapa de la figura 3.1 muestra la ubicación de todas las LECs. Entre las 51 LECs del GI, se incluyeron ocho para el GG1 (*latirostris*), 27 para el GG2 (*angustirostris*), diez para el GG3 (*fuvvus*) y cuatro para el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y dos para el GG5 (La Esperanza, Oaxaca). Las 11 LEC en los taxa de los GE, involucran una para *Peromyscus melanocarpus* y *P. ochraventer* LEC; cuatro para *P. mexicanus totontepecus*; dos para *Megadontomys cryophilus* y tres para *Osgoodomys banderanus*.

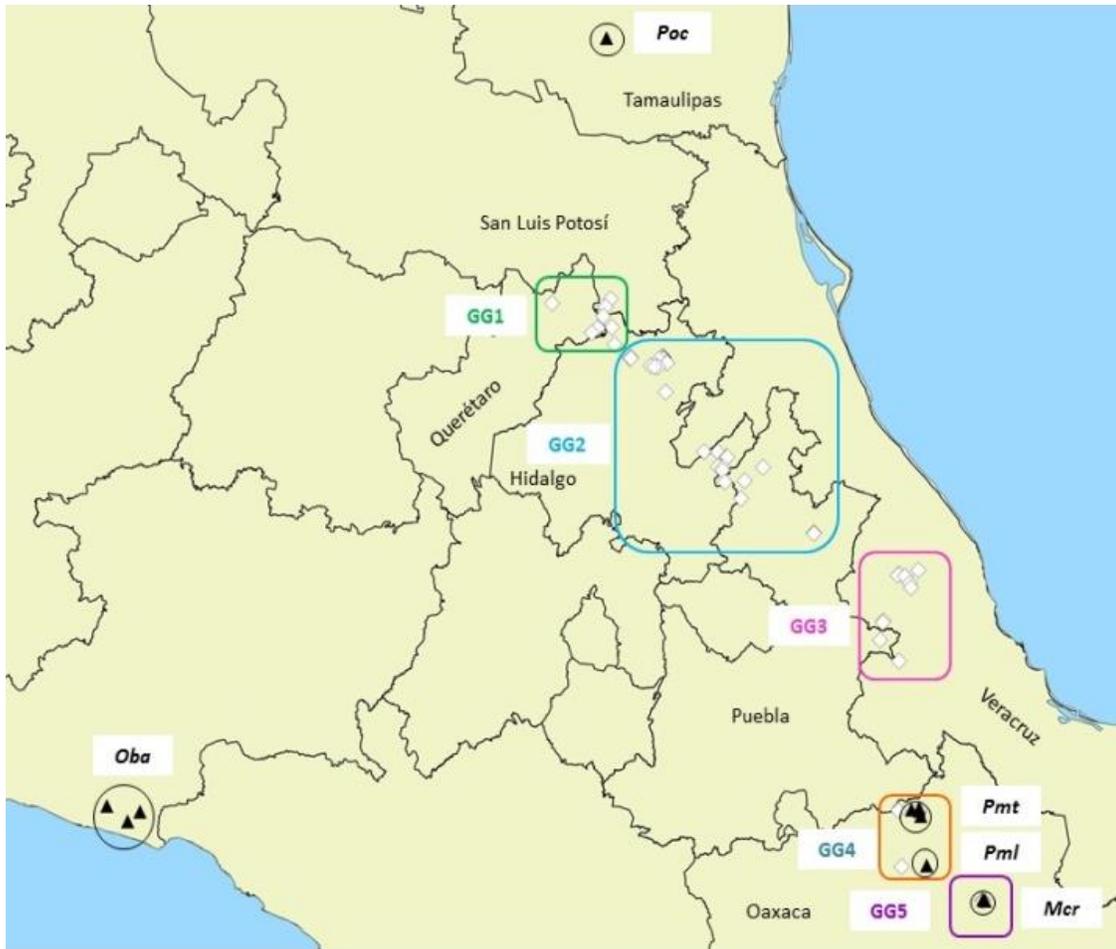


Figura 3.1. Distribución de las localidades específicas de colecta (LEC) dentro de cada OTU con los GI (GG1-5) dentro de cuadros y los GE (*Oba*, *Poc*, *Pmt* y *Mc*) dentro de círculos rojos. Ver Cuadro 3.1 para abreviaturas.

El Cuadro 3.1 resume la información geográfica sobre las LEC, indicando el número de ejemplares por OTU y la colección de procedencia; las OTUs del GI se arreglan por GG: GG1, *latirostris*, *Pl*; GG2, *angustirostris*, *Pa*; GG3, *furvus*, *Pf*; GG4, población de Puerto de la Soledad, Oax18; GG5, población de La Esperanza, Oax19; ambos en Oaxaca. Las OTUs del Grupo Externo GE, corresponden a: *P. ochraventer*, *Poc*; *P. mexicanus totontepecus* *Pmt*; *P. melanocarpus*, *Pml*;

Osgoodomys banderanus, *Oba*; *Megadontomys cryophilus*, *Mrc*. En adelante se usarán las respectivas abreviaturas para las OTUs.

Cuadro 3.1. Representación geográfica NW-SE para cada unidad taxonómica operacional (OTU) con su determinación taxonómica por Estado, número clave de las localidades específicas de colecta (#LECs), colección científica de procedencia (COL) y número de ejemplares (n).

OTU	Determinación Taxonómica	Estado	#LECs	COL	n
GG1 (Pi)	<i>latirostris</i>	San Luís	8	UAMI	9
		Potosí	16	MZFC	7
		Querétaro	15, 21-3	MZFC	14
		Hidalgo	20, 25	UAMI	2
		Totales	8		32
GG2 (Pa)	<i>angustirostris</i>	Hidalgo	29, 31-3, 35-6, 45-8, 52,69	UAMI	37
			43-4, 70, 76, 78, 80	MZFC	38
		Puebla	54, 93	MZFC	9
			82,84,95-6	UAMI	9
		Veracruz	61-62	MZFC	10
Totales	27		103		
GG3 (Pi)	<i>furvus</i>	Puebla	132	UAMI	5
		Veracruz	103-4, 106, 108,112, 116, 129-30, 138		43
		Totales	10		48
GG4 Oax18	Puerto de la Soledad	Oaxaca	148	UAMI	2
			151-2, 166	MZFC	24
Totales		4		26	
GG5 Oax19	La Esperanza	Oaxaca	169-170	UAMI	19
Poc	<i>Peromyscus ochraventer</i>	Tamaulipas	174	UAMI	26
Pmi	<i>P. melanocarpus</i>	Oaxaca	182	UAMI	22
Pmt	<i>P. mexicanus totontepecus</i>	Oaxaca	177-8, 180, 183	UAMI	36
Mcr	<i>Megadontomys cryophilus</i>	Oaxaca	176, 184	UAMI	13

En los GG se mencionan las abreviaturas entre paréntesis de su designación taxonómica. Las LECs para los GG muy cercanas a sus localidades tipo (GG1, *latirostris*; GG2, *angustirostris* y GG3, *furvus*) o a las localidades de donde se reportaron por primera vez en Oaxaca (GG4 y GG5), se indican itálicas.

Las LEC en cursivas del Cuadro 3.1 están muy cercanas a las localidades tipo (LT), consideradas en las descripciones originales (ver Antecedentes). Para el GG1 (*Pf*) es la LEC 8 (Apetzco, 0.5 Km N, 2 Km W Xilitla) y para el GG2 (*Pa*) la LEC 62 (1 Km E Zacualpan), ambas son de Bosque Mesófilo de Montaña (BMM). En el caso del GG3 (*Pf*), la LEC 116 (1.5 Km SE Banderillas) se encuentra a sólo 4.2 Km de la LT original, ya que actualmente la urbanización de la Ciudad Xalapa de Enríquez ha extirpado a la especie de ahí; de hecho, los ejemplares de la LEC 116 fueron recolectados en 1988 en agricultura de temporal donde había BMM. En el GG4 (Oax18), los de la LEC 151 (Teotitlán, Puerto de la Soledad, Huehuetlán, Oaxaca, 1666m) con BMM, son los más próximos a la primera localidad reportada para Oaxaca. Las dos localidades alrededor de La Esperanza, Oaxaca, correspondientes al GG5, no tienen representatividad genética, se encuentran alejadas de Puerto de la Soledad, Oaxaca, por 93.2 km en línea recta y están separadas de ellas por los ríos Grande, o Piedra Parada, y Santo Domingo (ambos afluentes del río Papaloapan), por lo que no se puede asumir que tengan flujo genético entre ellas. En este caso se considera como referencia la LEC 170 (2.5 Km N, 1 Km E La Esperanza, 1850 m) con BMM, por la misma razón que en el GG4. Los GG con una representación geográfica > 30 son el GG1 (n = 32), el GG2 (n = 103) y el GG3 (n = 48), suficientemente adecuada para las comparaciones entre entidades (disparidad). Por

su parte, evidentemente los GG4 (n = 24) y GG5 (n = 19) tuvieron una menor representación, pero suficiente para las comparaciones morfogeométricas.

Entre los GE (Cuadro 3.1), los *Pmt* proceden de los alrededores de Huautla, Oaxaca, cercanas a Puerto de la Soledad, con BMM; entre ellas, las LEC 148 y 183 y las LEC 152 y 178, sólo difieren por la altura y de ahí también se obtuvieron ejemplares del GG4. Asimismo, los *Pml* provienen del bosque de pino (BP) en la LEC 182 (3.5 Km S Santa María Pápalo, 2500 m), la cual está a 19.5 Km al W en línea recta de la LEC 166 (San Juan Bautista, Cuicatlán. El Venado) del GG4 en Oaxaca. Tanto los ejemplares de *Mcr*, como de *Pmt*, provienen de las mismas dos localidades que los ejemplares del GG5 en los alrededores de La Esperanza, Oaxaca, aunque con diferente altura (LECs 169 y 176 y LECs 170 y 184), pero siempre en BMM. Los últimos dos GE están fuera de la distribución de los GG, pero en condiciones semejantes a las LEC del GI. Los *Poc* provienen de un bosque tropical subcaducifolio (BTSC), a 8 Km NW de Gómez Farías, Tamaulipas (LEC 174). Por su parte, los *Oba* son de Michoacán en una localidad en bosque tropical caducifolio (BTC, LEC 175, Charco del Toro, Mpio. Arteaga, 873 m) y dos más en BTSC (LEC 179, El Habillo, 130 m; LEC 181 “La Bonetera”, 103 m, ambas en el Mpio. Lázaro Cárdenas), todas las cuales están en promedio a 19.4 km entre sí.

Selección de ejemplares. Se consultaron las colecciones MZFC y UAMI para seleccionar ejemplares que estuvieran disponibles y cumplieran con dos criterios de inclusión: a) ejemplares adultos; b) cráneos en óptimas condiciones (e. g., completos en todas sus partes y totalmente limpios). También se procuró alcanzar un número

representativo de ejemplares adultos para cada uno de los GG que permitiera analizar la variación debida al dimorfismo y a la edad ($n \geq 30$, idealmente: 15 por sexo; cinco para cada categoría etaria). Dado el menor número de ejemplares que cumplieron los criterios mencionados en las colecciones UAMI y MZFC, para los GE se procuró obtener, al menos ≥ 10 individuos por sexo y tres por categorías etarias en cada OTU.

El sexo del ejemplar se obtuvo de las etiquetas curatoriales y los cráneos. Para la selección de individuos adultos, se separaron los ejemplares con un patrón de coloración del pelaje típico de la especie y su asignación a una de tres categorías etarias (adulto joven, edad 3; adulto maduro, edad 4; adulto viejo, edad 5), se hizo conforme al desgaste de la superficie oclusal de sus molares (Ávila-Valle 2002). En total, 343 ejemplares cumplieron con los criterios de inclusión entre el GI ($n = 227$) y el GE ($n = 116$) en las dos colecciones consultadas (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Número de ejemplares adultos fotografiados en cada OTU (GG 1-10), de acuerdo con su sexo y categoría etaria (3-5).

OTU*	HEMBRAS				MACHOS				TM	TGD
	3	4	5	TH	3	4	5			
GG1	4	7	1	12	9	8	3	20	32	
GG2	20	14	10	44	22	21	16	59	103	
GG3	8	13	4	25	7	10	6	23	48	
GG4	8	2	1	11	4	8	2	15	25	
GG5	6	4	1	11		4	4	8	19	
Pml	4	4	3	11	4	3	3	11	22	
Poc	1	4	8	13		7	6	13	26	
Pmt	5	4	10	19	1	10	6	17	36	
Mcr	1	3	1	5	4	2	3	9	14	
Oba	2	3	5	10	2	2	4	8	18	
TSE	59	58	44	161	53	75	53	183	343	

Abreviaturas: TSE, total por sexo y edad; TH, total hembras; TM, total machos; TGD, total por grupo y designación. Ver Cuadro 3.1.

Los 343 ejemplares adultos se presentan por su denominación taxonómica, en uso corriente, o histórica, dentro del Grupo Interno (GI) y el Grupo Externo (GE), respectivamente. Los del GI también se arreglan por Grupo Genético (GG1-5) para este trabajo. Para la información geográfica de procedencia, se citan los estados y los números en negritas de las 62 localidades específicas de colecta (LEC), arregladas de NW-SE en el GI. Finalmente, se indica el número de ejemplares por sexo (M machos y H, hembras) que se revisaron en distintas colecciones mastozoológicas (indicadas por sus acrónimos). Los acrónimos de colecciones corresponden a: UAMI, Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. MZFC-M, Colección de Mamíferos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera".

Grupo Interno.

***latirostris*, Pl, GG1 (32): San Luís Potosí (16).- 8.** *Apetzco*, 0.5 Km N, 2 Km W *Xilitla*, 3M 2H UAMI. **16.** Km 241 Carretera, San Rio, *Xilitla el Rizal*, 5M 2H MZFC. **19.** 11 Km S, 8 Km W *Xilitla*, 1M 3H UAMI. **Querétaro (14).- 15.** *El Pemoche*, 3M 1H MZFC. **21.** *Santa Inés*, 2.8 Km NW, 2M 1H MZFC. **22.** *Santa Inés*, 2 Km W, 2H MZFC. **23.** *Santa Inés*, 2.5 Km NW, 5M MZFC. **Hidalgo (2).- 20.** 13.5 Km SE *Pisaflores*, 1M MZFC. **25.** 3 km S *Santa Ana de Allende*, 1H UAMI.

***angustirostris*, Pa, GG2 (103): Hidalgo. (75) - 29.** 1.5 Km N *Chilijapa*, 2M 3H UAMI. **31.** 4 Km N, 2 km E *Tlachinol*, 1M 4H UAMI. **32.** 4 Km N, 1.5 Km E *Tlachinol*, 1M UAMI. **33.** 4 km N *Tepehuacán de Guerrero*, 1M UAMI. **35.** 3 Km N 1 Km E *Tlachinol*, 1M 1H UAMI. **36.** 2.5 Km N, 1.5 O *Tlachinol*, 2M 1H UAMI. **43.** 10 km N *Carr. Tehuatlan-Huazalingo*, 3M 1H MZFC. **44.** 10 Km NW *Tehuatlan*, *Car. Tehuatlan-Huazalingo*, 1H MZFC. **45.** 1.5 Km S, 3.8 Km W *Tlachinol*, 5M 1H UAMI. **46.** 1 Km S, 3.5 Km W *Otongo*, 1M 1H UAMI. **47.** 2 Km S, 3 Km W *Tlachinol*, 3M 3H UAMI. **48.** 1 Km S, 6 Km W *Otongo*, 2M 1H UAMI. **52.** *Tianguistengo*, 1M UAMI. **Veracruz. (10) -**

61. 9 Km W Zacualpan, 5M 1H MZFC.**62.** 1 Km E Zacualpan, 1M 3H MZFC.**Hidalgo.-69.** San Bartolo, Tutotepec, 1H MZFC. **70.** San Bartolo, Cueva El Cirio, 3M 3H MZFC. **76.** El Texmé, 1M 1H MZFC. **78.** Tenango de Doria, 16M 4H MZFC. **80.** Tenango de Doria, el Potrero, 3M 2H MZFC. **Puebla.-(18): 77.** Xicotepec de Juárez, El Salto, 2M 3H MZFC. **82.** 8 Km N Huauchinango, 1H UAMI. **84.** 0.2 Km N Honey, 1M UAMI. **93.** 5.6 KM SW Huachinango, 2M 2H MZFC.**95.** 5.5 Km N Zacapoaxtla, 5M 1H UAMI.**96.** 5 Km N Zacapoaxtla, 1H UAMI.

***furvus*, Pf, GG3 (48): Veracruz. (48) - 103.** 4 Km N Naolinco, 2M UAMI. **104.** 1 Km W Tlacolulan, 1M 5H UAMI.**106.** 1 Km S Tlacolulan, 3M 2H UAMI. **108.** 4 Km N Jilotepec, 2H UAMI. **112.** 8 Km SW Naolinco, 4M 5H UAMI. **116.** 1.5 Km SE Banderillas, 1M 3H UAMI. **129.** 2 Km NO Ixhuacán de los Reyes, 3M 2H UAMI. **130.** 1 Km W Ixhuacán de los Reyes, 4M 3H UAMI. **132.** 1.5 Km SE Quimixtlán, 3M 2H UAMI. **138.** 5.5 km N, 6 km E Coscomatepec, 2M 1H UAMI.

***Peromyscus sin determinación*, Oax18, GG4 (24): Oaxaca (24)- 148.** 5 Km N, 1 Km W Huautla, 2H UAMI. **151.** Teotitlán, Puerto de la Soledad, Huehuetlán, 13M 9H MZFC. **152.** 3 km N, 1 Km Huautla, 1M UAMI. **166.** San Juan Bautista, Cuicatlán. El Venado, 1M MZFC.

***Peromyscus sin determinación*, Oax19, GG5 (19): Oaxaca.-169.** 5 Km S, 3 Km W La Esperanza, 6M 3H UAMI. **170.** 2.5 Km N, 1 Km E La Esperanza, 5M 5H UAMI, 4H 5H UV.

Grupos Externos

***Peromyscus melanocarpus*, Pml (22): Oaxaca.- 182.** 3.5 Km Santa María Pápalo, 2500 m, 11M 11H UAMI.

***Peromyscus ochraventer*, Poc (26): Tamaulipas.- 174.** 8 KM NW Gómez Farías, 14M 12H UAMI.

***Peromyscus mexicanus totontepecus*, Pmt (36): Oaxaca.- 177.** 8 Km NW Huatla, 1150 m, 3M 3H UAMI. **178.** 3 km N, 1 Km W Huautla, 1140 m, 6M 10H UAMI. **180.** Huatla, 1130 m, 3M 3H UAMI. **183.** 5 Km N, 1 Km W Huautla, 1120 m, 5M 3H UAMI.

***Megadontomys cryophilus*, Mcr (14): Oaxaca.-176.** 5 Km S, 3 Km W La Esperanza, 1950 m, 3M 1H UAMI. **184.** 2.5 Km N, 1 Km E La Esperanza, 1850, 4M 5H UAMI.

***Osgoodomys banderanus*, Oba (18): Michoacán.- 175.** Arteaga "Charco del Toro", 4M 4H MZFC. **179.** Lázaro Cárdenas "El Habilidad", 2M 3H MZFC. **181.** Lázaro Cárdenas "La Bonetera", 2M 3H MZFC.

Obtención de imágenes del material biológico. Se consultó información teórico-práctica para fotografía macro en diferentes fuentes documentales y electrónicas (Zelditch *et al.* 2004); curso "Fotografía 2007", tomado por la Dra. Castro; blog <http://christiancisternasfotografo.blogspotmx/2012/05/saludos-terricolas-este-blog-tiene-por.html> del fotógrafo chileno Christian Fernando Cisternas Smith; blog español *dZoom* (<http://www.dzoom.org.es/>). Con Christian Cisternas, además se sostuvieron consultas personales por correo electrónico. También se revisó información compilada por la Dra. Alondra Castro (UAMI) y el Dr. De Luna (INECOL) sobre fotografía y fotografiado de ejemplares para análisis morfogeométricos, generada para los cursos 2008 y 2010 de Morfometría Geométrica, impartidos en la UAMI (blog <http://morfometriageometrica.blogspot.mx/>) por ellos y el Dr. Antonio Guerrero (UAEMor).

Equipo y condiciones de fotografiado. Las fotografías se obtuvieron con una cámara Reflex (Nikon D3300) con un lente macro (AF-S VR Zoom-Nikkor, 70-300mm f/4.5-5.6G IF-ED) y un disparador digital a distancia (Nikon ML-L3), la cual estuvo montada sobre un trípode (Prostaff Nikon) a 19.5 cm del cráneo para encuadre cenital. A este equipo se sumó el uso de un estuche portátil para iluminación

fotográfica (Digital Concepts PS-101 Portable Lighting Studio-continuous light kit, Sakar International, Inc., Edison NJ, USA) que contiene dos lámparas (15 cm, VL-23, 110v, 20w) y una pantalla de fibra nylon (43 x 43 cm) *ad hoc*. Los aspectos técnicos (Fig. 3.2) incluyeron: distancia focal, 85 mm; apertura diafragma, f/40; velocidad disparo, 5 s; llenado de campo visual, 80%; luz indirecta a través de las pantallas desde dos lámparas laterales con focos LED de 3 W y luz neón blanca incandescente, cenital, directa (UAMI). En la MZFC-M el equipo fue colocado en el área de computadoras de la colección que recibe luz natural desde una ventana y también luz neón desde el techo.



Figura 3.2. Colocación del equipo para el fotografiado de cráneos. Nótese el uso del trípode para estandarizar la distancia de la cámara al objeto y la posición cenital del encuadre; asimismo, el uso de las lámparas junto con las pantallas de nylon para el flujo indirecto de la luz.

Colocación y alineación del cráneo. Sobre una tabla de madera pintada de negro, totalmente exenta de alabeo en toda su superficie, se trazó una línea horizontal

blanca a 4 cm desde el borde de la mesa hacia adentro, para alinear un cráneo siempre orientado con el rostro hacia la izquierda y usando como puntos de referencia la porción más distal de la sutura naso-nasal y el punto medio de la máxima curvatura en el extremo distal externo del hueso occipital (Fig. 3.3A). El cráneo se fijó, con la vista ventral hacia arriba, sobre la tabla usando un poco de pasta Play-Doh color negro (Hasbro Inc., CDMX, México) y para alinearlo paralelamente con el plano fotográfico de la lente de la cámara, eliminando cualquier grado de inclinación, se usó un nivel de bolsillo genérico (Level Dest Light, modelo 06-29696, China), primero en dirección antero-posterior (longitudinal; giros adelante/atrás) y luego lateral-lateral (transversal; giros izquierda/derecha). Además se colocaron sobre la tabla, alineados horizontalmente arriba y abajo del rostro, respectivamente, un recorte de papel milimétrico de 5 mm (escala) y una etiqueta con el número del ejemplar impreso (Fig. 3.3A).

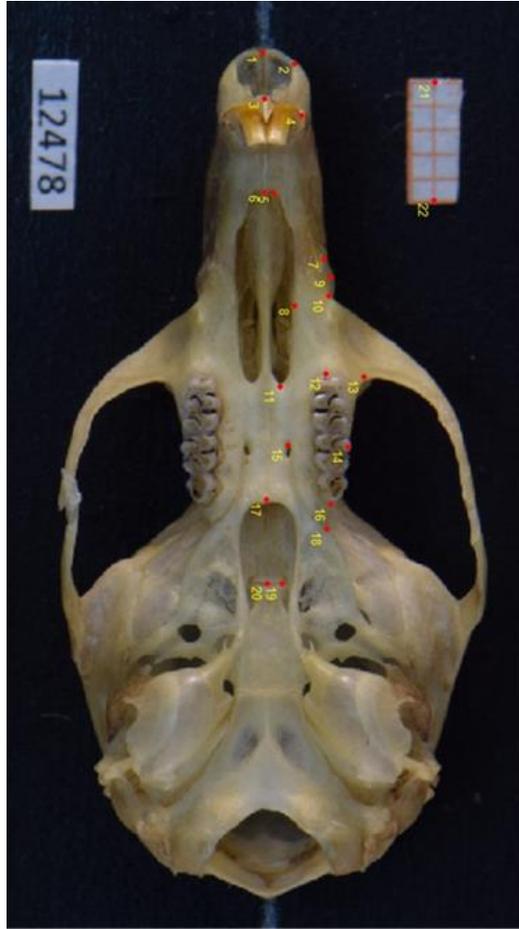
Almacenamiento de imágenes. Cada fotografía fue almacenada dentro de carpetas digitales como archivo de imagen digital en formatos TIFF y JPG, respectivamente, conforme a su OTU y el sexo del ejemplar (macho, M; hembra, H). En los GI, a cada fotografía digital, se le asignó una clave de ocho dígitos compuesta por la colección de procedencia (un carácter: UAMI, I; MZFC, Z), el GG (un carácter: 1-5), el sexo (un carácter: H, hembra; M, macho) y el número de catálogo (5 caracteres); e. g., el archivo del ejemplar en la figura 3.3 corresponde a I2H03334. Las imágenes de los GE se identificaron también con una clave de ocho dígitos: nombre del taxón (2 dígitos: *Oba*, OB; *Mcr*, MC; *Poc*, PO; *Pmt*, PT; *Pml*, PM); sexo (1 dígito); número de

catálogo (5 dígitos); e. g., para un ejemplar hembra de *Oba*, la clave sería OBH10203.

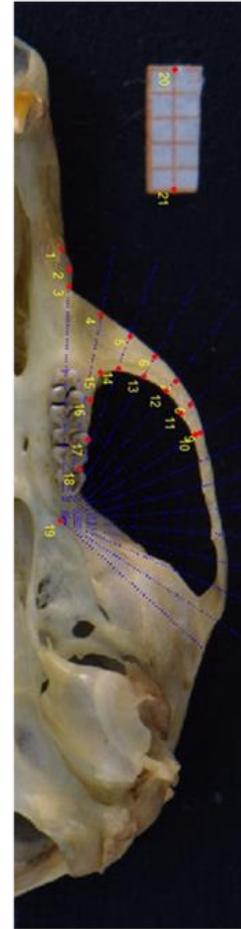
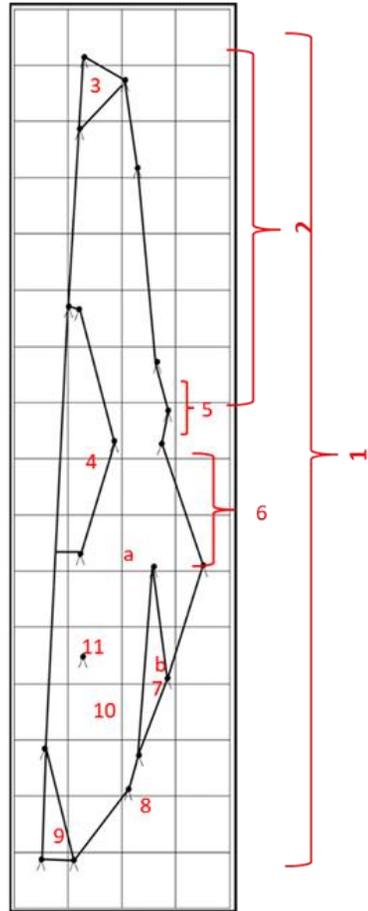
Medición de ejemplares (marcas y semimarcas).

Selección de marcas y semimarcas. Se usaron marcas y semimarcas para analizar el cráneo de roedores con morfometría geométrica, obtenidas de la literatura (Myers *et al.* 1996, Cordeiro-Estreia *et al.* 2007, Grieco y Rizk 2010, Cordero y Epps 2012, Holmes *et al.* 2016). Del examen directo de los cráneos del GI depositados en UAMI, se eligieron estructuras cráneoventrales con diferente origen histomorfológico. En conjunto, eso derivó en cinco caracteres morfogeométricos para los análisis cladísticos de la conformación cráneoventral: tres provenientes de la cresta neural y dos del mesodermo paraxial (Fig. 3.3, Cuadro 3.3).

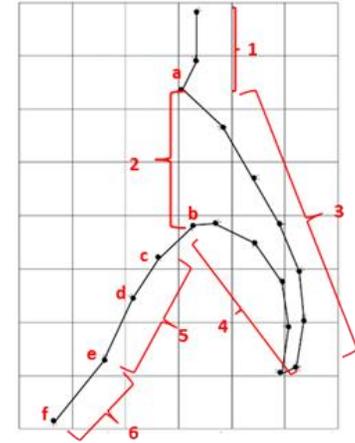
La figura 3.3 incluye las fotografías cráneoventrales con las marcas y semimarcas que definen cada carácter de forma que se comparó en el análisis morfogeométrico, así como las estructuras que contienen (números arábigos y letras sobre las gradillas de deformación). En el Cuadro 3.3 se menciona la morfofunción de dichos caracteres, las marcas que contienen y las abreviaturas con que se designó a cada uno, las cuales se utilizarán en adelante. En el Anexo 3.2 se describen todas las marcas y semimarcas usadas, conforme a la numeración de las fotografías en la figura 3.3, indicando su tipo según Bookstein (1991).

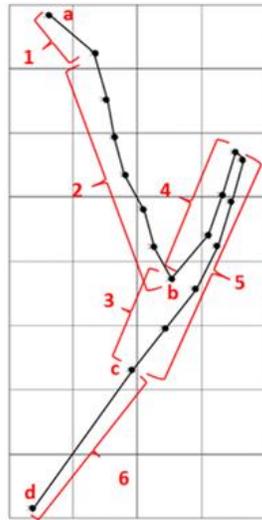
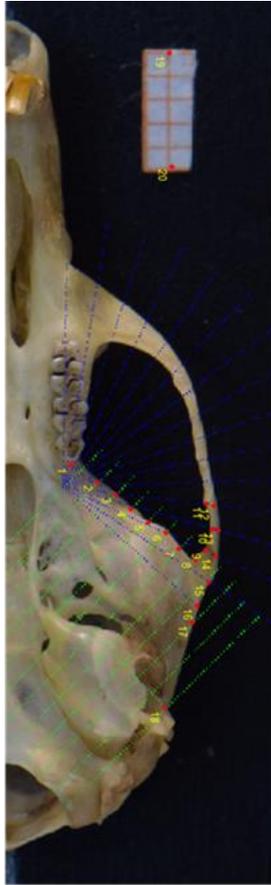


A. BASICRÁNEO ROSTRAL, BCRL

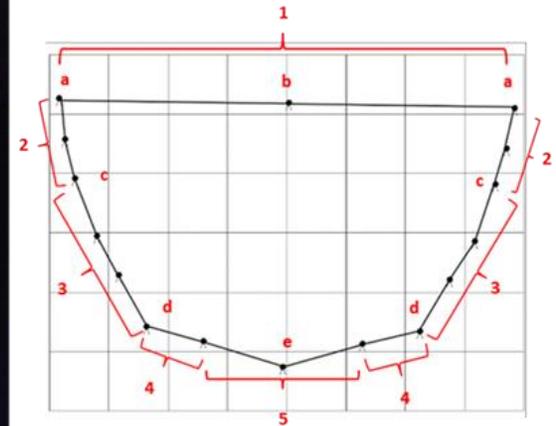


B. CONTORNO DEL ARCO CIGOMÁTICO ANTERIOR, CAAC

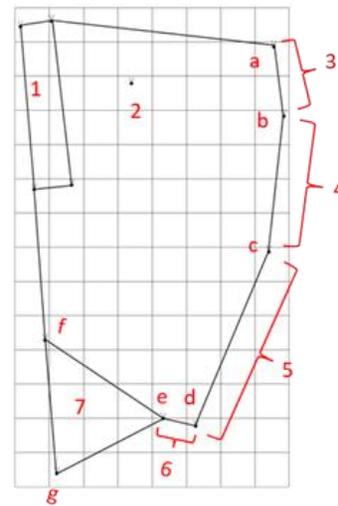




C. CONTORNO POSTERIOR DEL ARCO CIGOMÁTICO, CPAC



D. CONTORNO POSTERIOR DE LA CAJA CRANEAL, CPCC



E. BASICRÁNEO NEURAL, BCNL

Figura 3.3. Marcas y semimarcas (contornos) utilizadas para analizar la información filogenética de la forma cráneoventral en cinco caracteres. B-D muestra los peines y abanicos usados para contornos. Las estructuras en las gradillas no están a escala. Ver Cuadro 4.3 para descripción

Cuadro 3.3. Caracteres cráneoventrales usados en el análisis de la forma, conforme a su origen histomorfológico y morfofunción, junto con las estructuras (ver gradillas en figura 4.3) que contienen y las marcas (ver fotografías en figura 3.3) que los delimitan.

Estructuras provenientes de la cresta neural (Fig. 3.3A-C):

A. Basicráneo rostral, BCRL (Fig. 3.3A):

Morfofunción: Implica la nariz y el techo de la cavidad bucal (hocico), lo cual incorpora olfato, gusto, capacidad para manejar y mantener alimentos en la boca, masticación, regulación de la temperatura interna del morro y deglución. Se usaron 20 marcas (Fig. 3.3A).

No.	Estructura	marcas	No.	Estructura	marcas
1	Hocico	1 a 20	b	NACA - posterior	13
2	Morro	1 a 10	7	Hilera maxilar de dientes	12,14,16
3	Fosa nasal	1 a 3	8	Proceso pterigoideo exterior	18
4	Foramen palatino anterior	5,6,8,11	9	Fosa pterigoidea (presfenoides)	17,19,20
5	Protuberancia de sutura premaxilar-maxilar	7,9,10	10	Placa palatina	11 a 17
6	Nacimiento del arco cigomático anterior	10 a 13	11	Foramen palatino posterior	15
a	NACA – anterior	10			

B. Contorno anterior del arco cigomático, CAAC (Fig. 3.3B)

Morfofunción: Involucra estructuras óseas para la inserción y fijación de músculos para la masticación y el M1; soporte de la cuenca orbitaria; puede referirse a la amplitud pomular. Incluye ocho marcas y cinco pares de semimarcas para el contorno del cigomático

1	Protuberancia de sutura premaxilar-maxilar	1-3	5	Contorno maxilar latero-posterior	15 a 18
2	Nacimiento del Arco Cigomático Anterior	3, 14	c	Maxilar	16
a	NACA - anterior	3	d	Paracono del M2	17
b	NACA - posterior	14	e	Entre los metaconos del M2 y el M1	18
3	Contorno anterior del ACA	4 a 9	6	Distancia M2M1 al PPE	15 a 18
4	Contorno posterior del ACA	10 a 15	f	Proceso Pterigoideo Exterior	19

C. Contorno posterior del arco cigomático, CPAC (Fig. 3.3C)

Morfofunción: Misma función que el cigomático anterior, excepto por el soporte orbital y porque incluye al M1. Incluye cuatro marcas y 14 semimarcas para los contornos del escamoso y del cigomático.

1	Distancia del M3 al borde del escamoso	1, 2	c	NACP - posterior	17
a	Borde posterior alveolo el M3	1	4	Contorno anterior del ACP	9 a 11
2	Contorno latero-ventral del escamoso	2 a 8	5	Contorno posterior del ACP	12 a 17
3	Nacimiento Posterior del Arco Cigomático	8 a 17	6	Contorno lateral del occipital	17 a 18
b	NACP - anterior	8	d	Intersección occipital – meato auditivo anterior	18

Estructuras provenientes del mesodermo paraxial (Fig. 3.3D-E).

D. Contorno posterior de la caja craneal, CPCC (Fig. 3.3D).

Morfofunción: Se relaciona con la capacidad de la caja craneana e inserción de músculos del cuello. Se usaron ocho marcas y ocho semimarcas para el contorno.

1	Anchura del Basicráneo neural	16, 1, 2	3	Contorno posterior del occipital	4 a 7/11 a 13
a	NACP – posterior	16, 2	4	Anchura del borde posterior del cóndilo	7, 8 y 10, 11
b	Punto medio sutura basioccipital-basiesfenoides	1	5	Abertura latero-lateral del foramen magno	8 a 10
2	Contorno latero-posterior del escamoso	2 a 4 y 14 a 16	e	Intersección cóndilo-occipital	8, 10
c	Intersección occipital – meato auditivo anterior	4, 14	f	Punto medio exterior foramen magno	9

E. Basicráneo neural, BCNL (Fig. 3.3E).

Morfofunción: Involucra la base posterior del cráneo y también se relaciona con el piso de la capacidad de la caja craneana para albergar el SNC, así como con la irrigación y conducción nerviosa de los tejidos blandos hacia el cerebro. La configuración no toma en cuenta las bulas auditivas ni su función. Se consideraron 12 marcas.

1	Fosa pterigoidea (basiesfenoides)	1,2,6,7	5	Contorno lateral del hueso occipital	8, 11
2	Canal aliesfenoideo	4	6	Borde del foramen magnum	11, 10
3	Nacimiento del arco cigomático posterior	3, 5	d	Proceso paraoccipital	11
a	NACP - anterior	3	e	Cóndilo occipital	10
b	NACP - posterior	5	7	Foramen magno	9, 10, 12
4	Contorno posterior del hueso escamoso	5, 8	f	Punto medio anterior del Foramen Magnum	9
c	Intersección occipital con meato auditivo externo	8	g	Punto medio posterior del Foramen Magnum	12

Ver descripción de marcas en el Anexo 3.2.

Digitalización de marcas y semimarcas sobre las imágenes. En la fotografía de cada ejemplar se colocaron las marcas Tipo 1 y 2 (Anexo 3.1), mediante el programa de acceso libre para digitalización TpsDig2 de la serie TPS (Thin plates pline) creada por F. James Rohlf (Ver 2.31, [http://life.bio.sunysb.edu/morph/ ...html](http://life.bio.sunysb.edu/morph/...html)). Este proceso se repitió para cada uno de los cinco caracteres de forma (Fig. 3.3).

Las semimarcas para definir y analizar los contornos de los caracteres CAAC, CPAC y CPCC (Fig. 3.3), se colocaron con la ayuda de los abanicos y peines

superpuestos a las fotografías de los ejemplares (Anexo 3.2), mediante el software libre MakeFan8 de la serie IMP8 (Integrated Morphometric Package) creada por H. David Sheets (Ver. 8.0 Canisius College, Buffalo, NY, <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>, Sheets 2002).

Conversión de puntos en marcas y semimarcas. Usando un archivo de texto en ASCII (protocolo), se generó una columna con un identificador para los pares de coordenadas que serían tratados como marcas y semimarcas en el archivo TPS (caracteres con contornos, Fig. 3.3B-D). El archivo TPS se importó en Coordgen8 (IMP8) para generar una superposición Procrustes en donde se abrió también el archivo del (identificador de las marcas y semimarcas) mediante la herramienta Semi LandMark Aligment.

Las semimarcas del contorno fueron ajustadas por minimización de la distancia Procrustes, a partir de una curva de referencia (*e. g.*, la de la forma promedio que se toma como base, Sheets *et al.* 2004), mediante la opción Use distance aligment (IMP8). Este ajuste de semimarcas consiste en calcular la diferencia entre cada una de las semimarcas con su punto homólogo sobre la curva de referencia en la configuración promedio, estimando la tangente sobre la curva en cada punto y removiendo esa diferencia matemáticamente. Como resultado, cada punto mantiene su posición relativa en el contorno, lográndose que las posiciones de todos los puntos sean homólogas y que se reduzcan los grados de libertad adicionales aportados por las semimarcas (Adams *et al.* 2004; Sheets *et al.* 2006; Mitteroecker y Gunz 2009).

Almacenamiento de ejemplares y datos para MG. Los archivos de imágenes con las coordenadas TPS de marcas/semimarcas, se guardaron nuevamente en diferentes carpetas por carácter y OTU, tanto en formato TIFF como JPEG. En adelante, las fotografías de la cara ventral del cráneo con sus marcas/semimarcas digitalizadas, corresponden a los ejemplares medidos, mientras que las coordenadas TPS constituyen los datos (configuraciones de puntos de cada ejemplar en cada carácter) que fueron sometidos a los análisis de la forma.

Revisión de la variación en los datos. Para corroborar que las configuraciones no tuvieran marcas/semimarcas atípicas (*outliers*), debidas a la digitalización en cada carácter, primero se hizo una superposición Procrustes en CoordGen8 (IMP8) y con la herramienta Quick Diagnostic PCA, donde se muestran los ejemplares, y se revisó cuáles de ellos quedaban fuera de la variación general de la configuración. Asimismo, se utilizó la herramienta Match Maker en CoordGen8 (IMP8) para comparar cada ejemplar contra la media calculada a partir de todas las marcas/semimarcas y corregir las de aquellos que las tuvieran muy desviadas por estar mal ubicadas en las estructuras (error de medición). Las configuraciones de estos ejemplares fueron proyectadas y revisadas visualmente para corregir la ubicación de las marcas/semimarcas atípicas, repitiendo el proceso para asegurar que no hubiese variación debida a errores de medición.

Variación intrapoblacional. Se contó con un número mínimo de 15 ejemplares adultos por sexo para analizar el dimorfismo sexual en las OTUs (Cuadro 3.2), con las excepciones del GG5 (La Esperanza, Oaxaca), de los machos en *Oba* y de

ambos sexos en *Mcr.* Para la variación etaria (Cuadro 3.2), al sumarse las tres categorías etarias, solamente se obtuvo un tamaño de muestra adecuado para las poblaciones asignadas al GG2 (*Pa*). Por ello, mediante un Análisis de Procrustes Generalizado (GPA) se obtuvieron las respectivas coordenadas Procrustes, las cuales se llevaron a PAST (PAleontological STatistics, Ver. 3.15, Hammer *et al.* 2001) en donde para integrar y resumir la información de la variación intrapoblacional de cada OTU en cada carácter de forma, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), seleccionando sólo los componentes principales (PC) que explicaran ≥ 95 % de la variación acumulada.

Para analizar posibles diferencias debidas al sexo (dimorfismo sexual) y/o la edad (variación etaria) sobre la forma cráneoventral de los ejemplares dentro de cada OTU y por cada carácter, la información de los PC seleccionados se sometió a pruebas de MANOVA. Cuando se encontraron diferencias significativas, se usó la prueba *post hoc* de *F* de Goodall para comparaciones pareadas entre los sexos y edades, mediante el software TwoGroup8 (IMP8). Luego se proyectó la gradilla de deformación correspondiente entre un par de formas promedio con diferencias confirmadas; el cambio de forma se visualizó imprimiendo la gradilla y uniendo las marcas (forma base) y los extremos de los vectores (forma divergente), respectivamente. En estos análisis la forma promedio base para el dimorfismo sexual siempre fue la de las hembras, mientras que entre las categorías etarias fue la forma promedio de los adultos de menor edad en una serie.

Filogenia simple de la forma. Según fuera el caso para construir las filogenias simples o integradas, los archivos TPS con las coordenadas Procrustes de cada uno de los cinco caracteres de cada OTU o los archivos de todos los caracteres se reunieron en una sola base de datos, para obtener un solo archivo de datos para el análisis de la forma, usando la rutina Append files de TpsDig (TPS).

Filogenia con estados de carácter continuos. Se construyó una primera filogenia con los cinco caracteres de forma sin transformar los datos (“estados continuos”) en el programa para análisis filogenéticos libre, TNT (Tree analysis using New Technology, Ver. 1.1, Fundación Miguel Lilo, Ministerio de Educación, Tucuman, Argentina, The Willy Henning Society, WHS, <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>, Goloboff *et al.* 2008), usando Máxima Parsimonia (MP). La matriz de caracteres (10r x 5c) estuvo compuesta por las diez OTU arregladas en los renglones y por las coordenadas (X, Y) de cada marca o semimarca en las respectivas configuraciones promedio para cada uno de los cinco caracteres en las columnas. La búsqueda de los árboles se hizo, usando el algoritmo NTS, búsqueda sectorial con 20 cambios por sector, arboles de Wagner (Ratchet) con 100 sustituciones, *drift* con 100 sustituciones y fusionando cinco árboles por réplica. Al finalizar, se hizo un remuestreo bootstrap con 1000 repeticiones.

Mapeo de caracteres sobre la filogenia. Los cambios de forma se mapearon sobre la filogenia con la opción Map Landmarks de TNT, la cual esquematiza gradillas de deformación sobre los nodos internos y terminales. Sin embargo, el programa no polariza las comparaciones, por lo que no se alcanzan a visualizar los cambios de

forma; e. g., la gradilla no muestra alabeo (deformación) ni se alcanzan a visualizar vectores. Asimismo, TNT tampoco produce archivos con las sinapomorfias, ni con los pasos de los caracteres con caracteres continuos. Por ello, a partir de los cinco respectivos archivos TPS de TNT para cada carácter que incluyen todas las OTUs y los nodos de la topología (configuraciones promedio), se extrajo cada configuración promedio, la cual se copió diez veces en hojas de cálculo, guardando un nuevo archivo para cada configuración promedio. Luego, siguiendo la raíz de la topología hasta los taxa más derivados, se hicieron comparaciones pareadas entre nodos (estado ancestral de los caracteres) o entre nodo y OTU con TwoGroups8 (IMP8), el cual proyecta la gradilla de deformación entre pares de formas promedio. Para visualizar el cambio de forma, se imprimió cada una de esas gradillas y sobre ellas se unieron las marcas (base) y puntas de vectores (divergencia), correspondientes a las dos formas comparadas, respectivamente. Este procedimiento se hizo 90 veces (18 comparaciones x 5 caracteres) para abarcar las correspondientes comparaciones entre nueve nodos y diez OTUs.

La información sobre las comparaciones se resumió sobre el mapeo de caracteres en TNT, indicando el tipo de cambio y su intensidad con base en las marcas que produjeron mayor distorsión en las gradillas de deformación como sigue:

- a) *Tipo de cambio*.- Plesiomórfico, P = predominan vectores 0-3. Apomórfico, A, predominan 3-4, o hay vectores 4 y 5.
- b) *Número de cambios*.- Corresponde al conjunto de marcas que presentaron, o no, deformación (presencia, o no, de vectores, respectivamente).

c) *Intensidad global del cambio.*- Conforme al tipo de vector y sus partes (punta = dirección del cambio; longitud, magnitud de la intensidad) como sigue:

0 = punto - punto en donde no se ve la punta del vector (se asumió que no hubo cambio, no hubo vector).

1 = punta del vector encima del punto (sólo dos líneas convergentes) o sobresale solo una pequeña punta sin que se vean las líneas (indicios de cambio en cierta dirección).

2 = sobresale la punta del vector sobre el punto, se ven las líneas convergentes y la central – punta encima del vector, pero incompleta (cambio débil en cierta dirección).

3 = punta completa junto al punto – longitud ≤ 3 mm (cambio moderado en cierta dirección).

4 = vector con magnitud 4-6 mm (cambio notorio en cierta dirección).

5 = vector con magnitud = 7-11 mm (cambio muy notorio en cierta dirección).

La predominancia de vectores 0-1 no se señala (estado plesiomórfico o no modificado); la de vectores 2-3 se señala con un asterisco (*, estados levemente apomórficos); la de vectores 3-4 se señala con dos asteriscos (** estado moderadamente apomórfico) y la predominancia o presencia de vectores 4-5 se señala con tres asteriscos (***, estado muy derivado). En las comparaciones, se consideran como cambios de forma notorios a los que incluyen dos y tres asteriscos.

Filogenia con estados de carácter discretos. Para discretizar los estados en cada carácter morfogeométrico, se desarrolló un Análisis de Variantes Canónicas (CVA,

en inglés) en CVAgen (IMP8) sobre las coordenadas Procrustes correspondientes (Ramírez Sánchez *et al.* 2016), lo cual permitió obtener una matriz con el porcentaje de agrupación correcta con y sin remuestreo; los centroides de cada OTU (forma promedio) con sus puntuaciones y las de las configuraciones de cada ejemplar dentro de cada eje, así como las distancias de Mahalanobis entre ellos. A partir de un MANOVA, también se obtuvieron la diferencia entre las distancias de los centroides y su significancia, los ejes discriminantes (o variantes canónicas, CV en inglés) con su significancia.

Con las distancias de Mahalanobis entre los centroides de cada OTU, se construyó un dendrograma, mediante un AA-UPGMA y para conocer el ajuste de los datos al mismo, se calculó su coeficiente cofenético, *cc*. Por otro lado, se importaron las puntuaciones individuales a XLSTAT (Ver. 2013, complementos estadísticos para Excel, desarrollados por Addinsoft, New York, NY) para correr ANOVAs simples por cada carácter morfogeométrico, usando las OTUs (grupos *a priori*) como variable respuesta sobre las puntuaciones individuales en cada CV significativa de cada carácter, seguidos por pruebas *post hoc* de Tukey para ubicar cuáles formas promedio eran diferentes o no entre sí. Luego, se graficaron los promedios de las puntuaciones para cada OTU en el eje de las abscisas contra cada una de las CV significativas de cada carácter en el eje de las ordenadas y considerando una línea imaginaria horizontal sobre el origen a la ordenada, se encontró visualmente cuáles OTUs quedaban separadas de las demás, ya fuese individualmente o en grupos. Hecho esto y con base en su contribución para discriminar entre las formas promedio

de las OTUs en esos gráficos, las respectivas CV se ubicaron en los correspondientes nodos del dendrograma, de acuerdo al carácter de forma.

Para la construcción de la matriz de datos con los caracteres y sus estados discretos, se siguió a Ramírez-Sánchez *et alii* (2016), así como la asesoría directa de la Dra. Marcia Ramírez-Sánchez (Tema Selecto III). La metodología para transformar los estados continuos a discretos en caracteres morfogeométricos lleva implícita una hipótesis de transformación de caracteres, en donde los estados ancestrales encontrados por las primeras CVs coinciden en este caso con la posición de los grupos externos (*e. g.*, distinguen estados ancestrales), mientras que la discriminación proporcionada por las últimas CVs coincide con los GI (estados más derivados). Por ende, se asignaron los estados conservados (plesiomórficos) a las CVs responsables de las primeras discriminaciones y los estados más derivados (apomórficos) a las CVs para las últimas discriminaciones. La matriz de caracteres multiestado resultante (10r x 5c), incluyó las diez OTUs en los renglones y los cinco caracteres morfogeométricos en las columnas, pero considerando siempre a *Oba* como la OTU ancestral.

Esta segunda filogenia de la forma con estados discretos en cada carácter morfogeométrico por superposición de formas, también se construyó en TNT con MP, siguiendo el mismo protocolo para la búsqueda de los árboles.

RESULTADOS.

Variación intrapoblacional. Los análisis multivariados para el dimorfismo sexual y la variación etaria sobre cada OTU y carácter de forma, se resumen en el Cuadro 3.4, incluyendo el número de CP significativos (nCP) con los que se recupera un porcentaje de variación $\geq 95\%$, generados por los PCA; la Lamda de Wilk (λ), el valor de F y la significancia, p , de los MANOVA.

Cuadro 3.4. Número de componentes principales que recuperaron $\geq 95\%$ de la variación total (%Var. acum.) para analizar el dimorfismo sexual y la variación etaria en cada carácter de forma en las diez OTUs.

OTU	nCP	ACP	Dimorfismo sexual			Variación etaria		
		% Var. acum.	λ	F	p^*	λ	F	p^*
Basicráneo Rostral, BCRL								
GG1	16	95.17	0.24	2.96	0.02*	0.20	1.20	0.30
GG2	16	95.65	0.57	1.16	0.28	0.28	1.31	0.08
GG3	16	95.40	0.64	0.87	0.61	0.21	1.78	0.02
GG4	15	95.48	0.29	1.44	0.29	0.22	1.20	0.32
GG5	13	96.66	0.19	1.57	0.32	0.35	0.70	0.71
Pml	13	95.34	0.54	0.50	0.86	0.10	1.15	0.40
Poc	13	95.82	0.29	2.20	0.09	0.30	2.15	0.09
Pmt	16	95.16	0.57	0.98	0.50	0.22	1.38	0.16
Mcr	9	96.11	0.05	7.55	0.03	0.00	9.23	0.00
Oba	11	95.85	0.18	2.48	0.13	0.18	0.6	0.84
Contorno Anterior del Arco Cigomático, CAAC								
GG1	11	95.83	0.76	0.55	0.84	0.35	1.16	0.33
GG2	12	95.61	0.67	0.80	0.76	0.31	1.28	0.11
GG3	10	95.29	0.64	1.63	0.12	0.41	1.56	0.07
GG4	10	95.63	0.40	1.45	0.26	0.24	0.94	0.55
GG5	9	95.61	0.77	0.29	0.96	0.37	1.67	0.22
Pml	8	95.94	0.66	0.56	0.81	0.20	1.21	0.33
Poc	10	96.01	0.38	2.44	0.05	0.50	1.49	0.23
Pmt	6	99.30	0.83	0.95	0.47	0.56	1.53	0.14
Mcr	8	95.76	0.42	1.15	0.43	0.10	1.50	0.26
Oba	9	95.48	0.41	1.24	0.38	0.25	0.76	0.71
Contorno Posterior del Arco Cigomático, CPAC								
GG1	10	95.82	0.34	3.97	0.00	0.50	0.84	0.66
GG2	12	95.80	0.93	0.51	0.90	0.70	1.44	0.91
GG3	13	95.62	0.68	1.20	0.31	0.26	2.38	0.00
GG4	4	98.56	0.94	0.27	0.89	0.46	2.23	0.04
GG5	9	96.24	0.86	0.19	0.98	0.71	0.51	0.82
Pml	7	95.18	0.49	2.01	0.12	0.37	1.17	0.34
Poc	10	95.44	0.76	0.64	0.72	0.68	0.99	0.47

<i>Pmt</i>	9	95.18	0.72	1.18	0.38	0.38	1.67	0.07
<i>Mcr</i>	7	96.83	0.26	2.37	0.15	0.02	3.74	0.52
<i>Oba</i>	9	96.70	0.59	0.60	0.76	0.21	1.14	0.02
Contorno Posterior de la Caja Craneal, CPCC								
GG1	10	95.11	0.58	1.29	0.29	0.41	0.95	0.53
GG2	14	95.79	0.89	0.70	0.76	0.68	1.29	0.16
GG3	5	99.42	0.71	1.49	0.18	0.56	1.18	0.29
GG4	10	95.33	0.74	0.48	0.87	0.42	0.69	0.79
GG5	4	99.66	0.74	0.67	0.67	0.47	2.21	0.11
<i>Pml</i>	8	98.06	0.58	1.14	0.39	0.45	0.73	0.73
<i>Poc</i>	4	99.99	0.85	0.52	0.78	0.81	0.74	0.62
<i>Pmt</i>	10	96.01	0.65	1.33	0.26	0.42	1.27	0.24
<i>Mcr</i>	8	96.16	0.22	2.12	0.21	0.00	22.93	0.00
<i>Oba</i>	8	96.06	0.51	1.06	0.45	0.34	0.92	0.55
Basicráneo Neural, BCNL								
GG1	11	95.41	0.69	0.79	0.64	0.00	3.99	0.00
GG2	12	96.15	0.69	1.41	0.13	0.49	1.33	0.09
GG3	12	95.25	0.60	1.94	0.06	0.38	1.73	0.04
GG4	11	95.88	0.33	1.98	0.12	0.12	2.01	0.04
GG5	11	96.05	0.42	0.86	0.60	0.54	0.52	0.83
<i>Pml</i>	11	96.54	0.27	1.98	0.15	0.10	1.39	0.24
<i>Poc</i>	11	95.88	0.60	0.84	0.60	0.75	0.40	0.92
<i>Pmt</i>	11	25.92	0.68	0.90	0.55	0.47	0.83	0.68
<i>Mcr</i>	8	96.84	0.28	1.58	0.31	0.01	3.82	0.03
<i>Oba</i>	9	96.74	0.31	1.94	0.18	0.28	0.68	0.77

* Los valores de *p* en negritas son estadísticamente significativos. Abreviaturas en Cuadro 3.1.

Las muy escasas diferencias encontradas entre los sexos dentro de las OTUs, muestran que en general no hay formas propias para machos ni hembras (dimorfismo sexual). De hecho, las únicas instancias de dimorfismo sexual señaladas por los MANOVA, incluyen el Basicráneo Rostral (BCRL) en el GG1 y en *Mcr*, así como también el Contorno Posterior del Arco cigomático (CPAC) en el primero (Cuadro 3.4). Por su parte, las pruebas *post hoc* de Goodall confirmaron el dimorfismo sexual en el BCRL de *Mcr* ($F= 2.17$, $p = 0.00$), pero no el del GG1 ($F= 1.31$, $p = 0.112$) y, por ende; en el GG1 sólo se confirmó dimorfismo sexual en el CPAC ($F= 2.02$, $p = 0.00$).

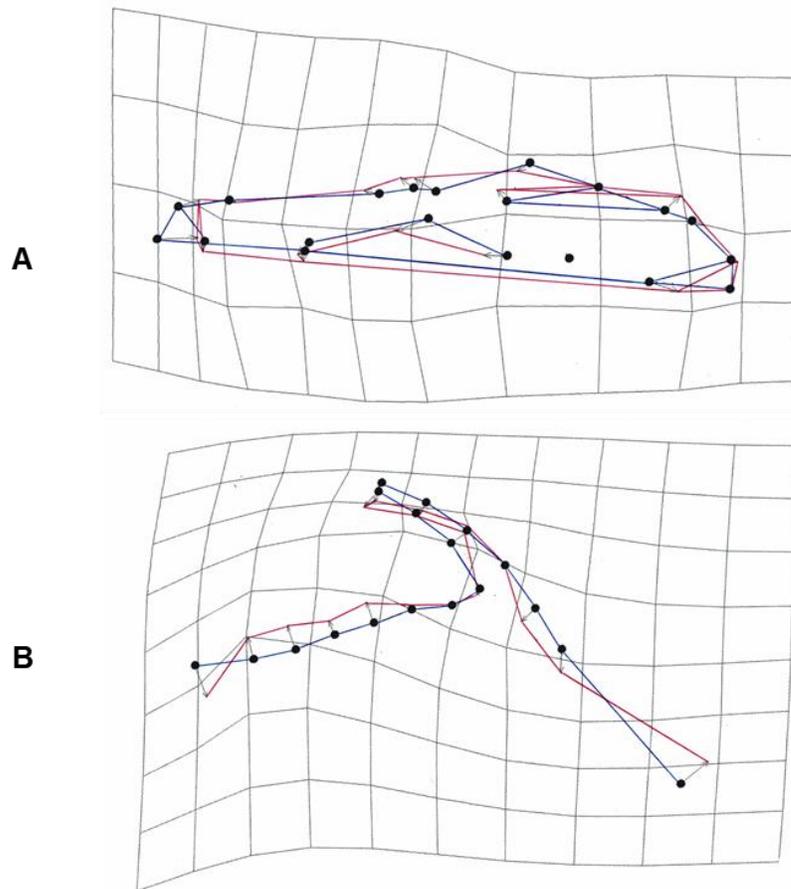


Figura 3.4 Gradillas de deformación (TPS) con las diferencias significativas entre la forma promedio de los machos (vectores) con respecto de la forma promedio de las hembras (marcas/semimarcas). **A.** Basicráneo Rostral (BCRL) en *M. cryophilus*. **B.** Contorno posterior del arco cigomático (CPAC) en el GG1 (*latirostris*). El extremo anterior del cráneo está a la izquierda. Ver configuraciones en la figura 3.3.

Las correspondientes gradillas de deformación se muestran en la figura 3.4. En el BCRL (Fig. 3.4A) de *Mcr*, los machos tienen un morro más corto que las hembras; la abertura nasal está más expandida lateralmente y es más cerrada antero-posteriormente; el foramen palatino anterior se recorre anteriormente, pero es más corto y estrecho; el hocico está más abultado en la sutura maxilar-premaxilar; el nacimiento posterior del cigomático maxilar es ligeramente más anterior; la placa

palatina es más ancha lateralmente y, por ende, la hilera maxilar de dientes está más exteriormente desplazada; la fosa pterigoidea es más corta y estrecha.

El dimorfismo en el CPAC del GG1 (*Pf*) implica una mayor curvatura en el nacimiento posterior de los machos con respecto de las hembras, lo que ocasiona mayor inflexión del arco hacia el cráneo; se acentúa la expansión hacia afuera del hueso escamoso, redondeando más su contorno y el M3 está más desplazado al interior; la intersección en el meato auditivo está más desplazada posteriormente (Fig. 3.4B).

En comparación con las halladas para el tamaño (Cuadro 2.2), en los MANOVA (Cuadro 3.4) para la forma las diferencias por variación etaria también fueron más escasas entre las OTUs, por lo que la forma ventral del cráneo es más constante entre los adultos de las tres categorías etarias (3-5). En los otros caracteres (Cuadro 3.4) puede verse que las diferencias etarias no ocurrieron en los mismos caracteres entre las mismas OTUs ni edades. Así, el Contorno Anterior Arco Cigomático (CAAC) no observó diferencias etarias estadísticamente significativas e ninguna OTU. El BCRL presentó variación etaria en dos OTUs (GG3 o *Pf*, *Mcr*); el CPAC en tres (GG3, GG4 y *Oba*); el Basicráneo Neural (BCNL) en cuatro (GG1, GG3, GG4, *Mcr*); el Contorno Posterior de la Caja Craneal (CPCC) solo en una (*Mcr*). Además, las comparaciones *post hoc* de Goodall y a no confirmaron diferencias etarias entre ningún par de edades en el BCRL del GG3 (3 y 4: $F = 1.32$, $p = 0.099$; 4 y 5: $F = 1.34$, $p = 0.86$; 3 y 5 $F = 0.91$, $p = 0.63$) ni en el BCNL del GG4 (3 y 4: $F = 0.81$, $p = 0.6$; 4 y 5: $F = 1.02$, $p = 0.33$; 3 y 5: $F = 1.13$, $p = 0.27$).

El Cuadro 3.5 resume las comparaciones *post hoc* de Goodall estadísticamente significativas entre categorías de edad (Edades), junto con las distancias entre las medias respectivas (Distancia) y la letra de la gradilla de deformación (Gradilla) correspondiente a las figuras 3.5 a 3.8. En las figuras 3.5-3.8, las deformaciones de cada carácter en las respectivas OTUs se basan en la edad más joven (círculos) con respecto de la siguiente edad (vectores) entre los adultos, por lo que en las descripciones de los cambios de forma, se enfatizan los ocurridos en los adultos con mayor edad.

Cuadro 3.5. OTUs y caracteres de forma que presentaron variación etaria estadísticamente significativa en las pruebas *post hoc* de Goodall.

OTU	Edades	F	<i>p</i>	Distancia	Gradilla
Basicráneo Rostral, BCRL (Fig. 4.5)					
<i>Mcr</i>	3 ≠ 4	3.32	0.00	0.02	A
	3 ≠ 5	2.32	0.01	0.02	B
Contorno Posterior del Arco Cigomático, CPAC (Fig. 4.6)					
GG3	4 ≠ 5	4.51	0.00	0.04	A
	3 ≠ 5	6.18	0.03	0.05	B
GG4	3 ≠ 4	2.42	0.00	0.34	C
	4 ≠ 5	2.5	0.00	0.05	D
	3 ≠ 5	1.17	0.01	0.04	E
<i>Oba</i>	3 ≠ 5	3.98	0.00	0.06	F
Contorno Posterior de la Caja Craneal, CPCC (Fig. 4.8)					
<i>Mcr</i>	3 ≠ 4	4.72	0.02	0.01	A
	4 ≠ 5	3.39	0.00	0.02	B
	3 ≠ 5	2.29	0.00	0.01	C
Basicráneo Neural, BCNL (Fig. 4.7)					
GG1	3 ≠ 4	2.59	0.00	0.02	A
GG3	3 ≠ 4	3.39	0.02	0.02	B
	3 ≠ 5	3.47	0.00	0.03	C
<i>Mcr</i>	3 ≠ 4	2.37	0.00	0.02	D
	3 ≠ 5	1.96	0.01	0.03	E

En el BCRL de *Mcr*, las diferencias entre los adultos jóvenes (la edad 3) y los adultos maduros 4 (Fig. 3.5A), se deben a que en los últimos se prolonga el hocico, lo que produce un ensanchamiento lateral y distal de la fosa nasal y del morro; adelgazamiento del morro a la altura de la sutura maxilar-premaxilar; acortamiento y engrosamiento de la hilera maxilar de dientes; desplazamiento anterior de las estructuras en la fosa pterigoidea; desplazamiento anterior del paladar posterior.

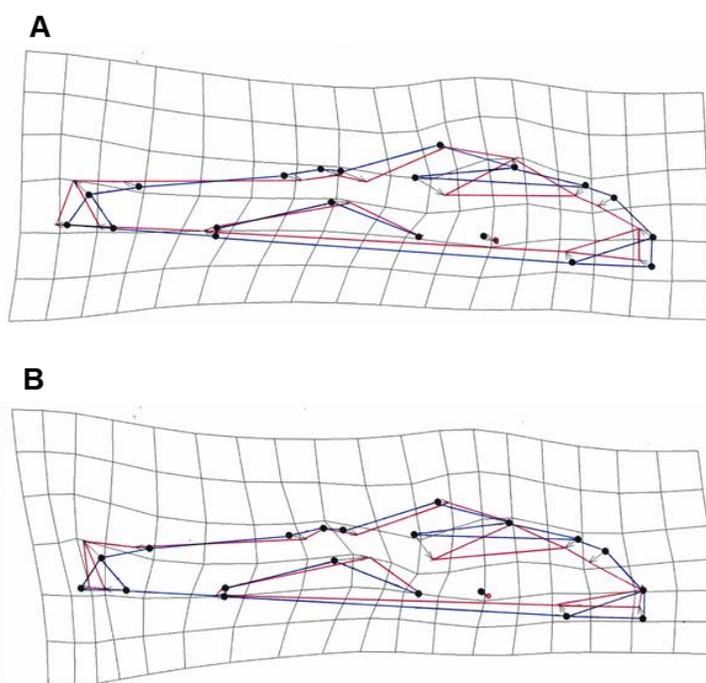


Figura 3.5. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del basicráneo rostral (BCRL) en *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). A. Adultos jóvenes (edad 3) contra adultos maduros (edad 4). B. Adultos 3 contra adultos viejos (edad 5). Los círculos muestran la configuración promedio de la forma en la edad más joven, mientras que los vectores son la deformación hacia la configuración promedio de la siguiente edad.

Las principales diferencias etarias en el CPAC del GG3 (*Pf*) implican que los adultos viejos (edad 5) se distinguen de los adultos maduros (edad 4) y adultos jóvenes (edad 3) por una mayor separación hacia afuera del nacimiento de esta

estructura, lo cual produce una expansión de su curvatura; esto también contribuye, por un lado, al acortamiento por desplazamiento antero-interior del punto de intersección con el meato aditivo, mientras que por el otro, también al desplazamiento latero-exterior del borde exterior del alveolo del M3, todo lo cual es más intenso en entre las edades más extremas (Fig. 3.6A y B). El CPAC de *Oba*, sigue un patrón similar entre los adultos jóvenes y los viejos, (Fig. 3.6F), pero a diferencia del GG3, el contorno del escamoso cambia de prácticamente de liso a ondulado y el desplazamiento del alveolo del M3 es más notorio.

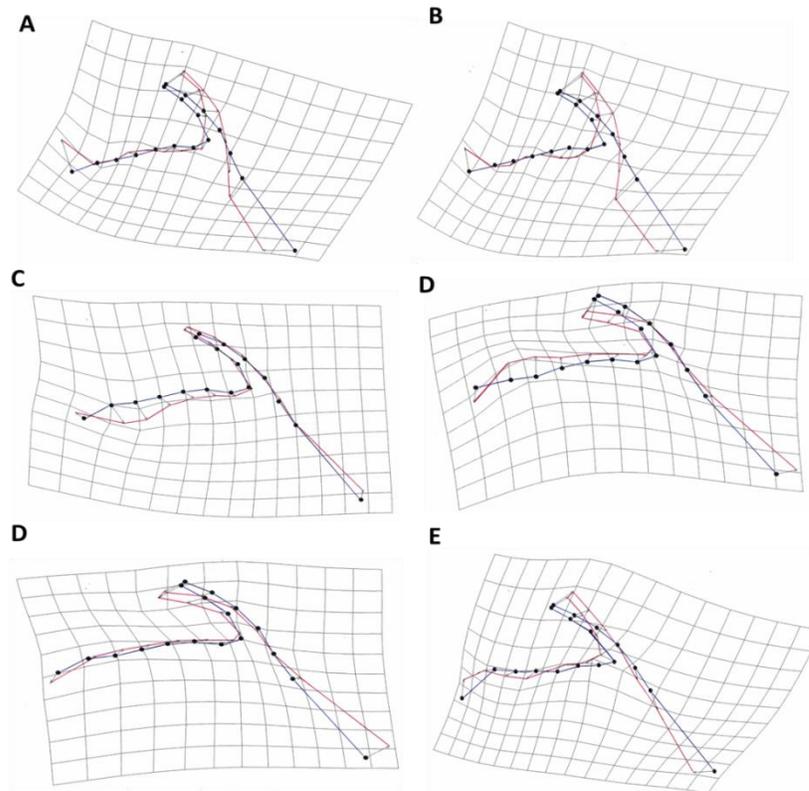


Figura 3.6. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del contorno posterior del arco cigomático (CPAC). Las comparaciones en A (edades 4 vs. 5) y B (3 vs. 5), corresponden al GG3 (*furvus*, Pf); en C (3 vs. 4), D (3 vs. 5) y (4 vs. 5) al GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y en F (3vs. 5) a *Osgoodomys banderanus* (*Oba*). Simbología en las gradillas como en la figura 3.5.

Entre adultos jóvenes y maduros (Fig 3.6C) del GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca), el contorno ventral del escamoso sufre retracción interior y la intersección con el meato auditivo se desplaza posteriormente en el CPAC. Los adultos viejos se segregan por la inflexión interior del CPAC, la expansión lateral del escamoso y el desplazamiento posterior del meato auditivo, todo lo cual es más notorio entre las edades extremas (Fig. 3.6D-E).

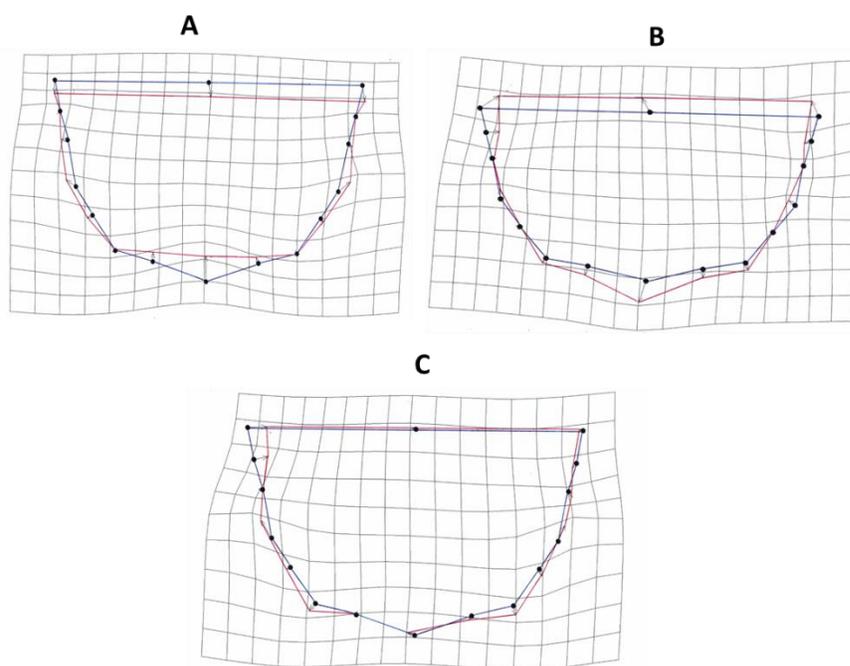


Figura 3.7. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del contorno posterior de la caja craneal (CPCC) en *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). Las comparaciones en A son entre adultos jóvenes y maduros (3 vs. 4); en B, entre adultos jóvenes y viejos (3 vs. 5); en C, entre adultos maduros y viejos (4 vs. 5). Simbología en las gradillas como en la figura 3.5.

Por cuanto al CPCC en *Mcr* (Fig. 3.7), las diferencias etarias entre los adultos jóvenes (edad 3) y los otros (edades 4 y 5) tienden a conformar un contorno más anguloso por el crecimiento general posterior del neurocráneo con el desplazamiento

anterior del punto medio exterior del foramen magnum, lo cual es más notorio contra la edad 4 porque está más achatada (Fig. 3.7A y B). Entre las edades 4 y 5 (Fig. 3.7C), se remarca el contorno anguloso por desplazamiento general en dirección posterior y con mayor énfasis en el punto medio exterior del foramen magnum; la sutura presfenoides-basiesfenoides se desplaza anteriormente y las bulas hacia adentro.

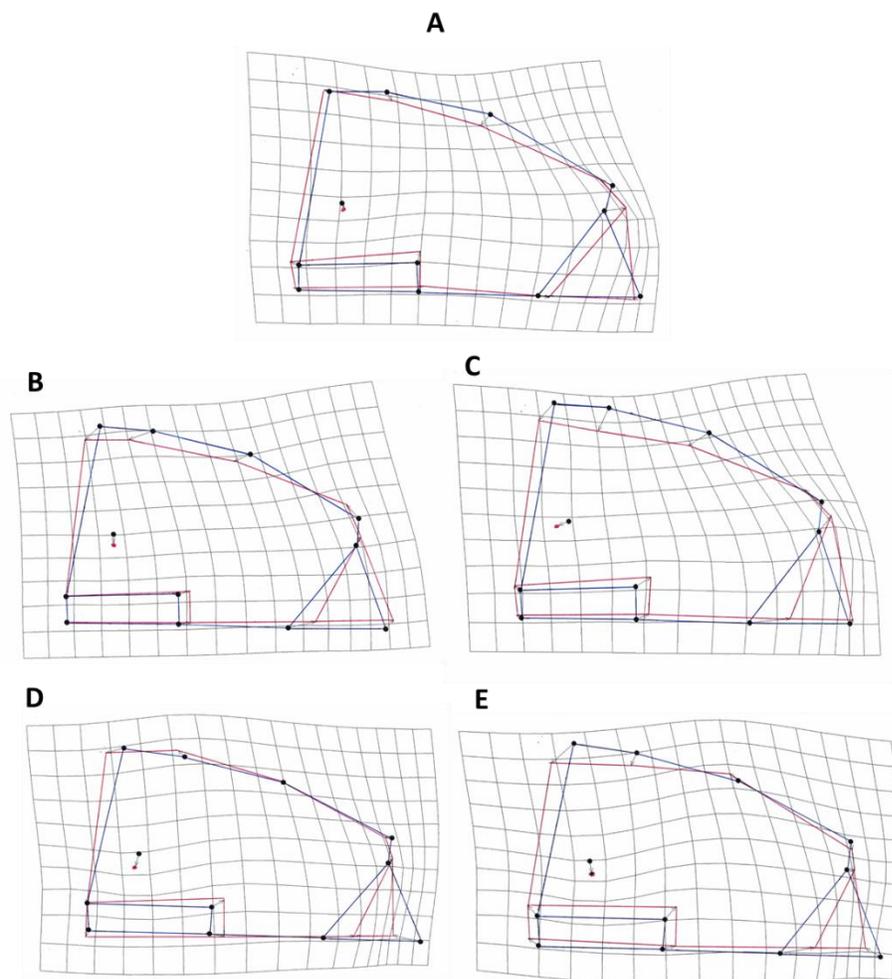


Figura 3.8. Gradillas de deformación entre pares de configuraciones por edad para la forma del basicráneo neural (BCNL). Las comparaciones en A (edades 3 vs. 4) corresponden al GG1 (*Iatirostris*, *Pf*); en B (3 vs. 4) y C (3 vs. 5) al GG3 (*furvus*, *Pf*); en D (3 vs. 4) y E (3 vs. 5) a *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*). Simbología en las gradillas como en la figura 3.5.

Las diferencias en el BCNL entre los adultos más jóvenes (edad 3) con respecto de los otros adultos (edades 4 y 5) en el GG1 (*Pl*, Fig. 3.8A), el GG3 (*Pf*, Fig. 3.8 B-C) y en *Mcr* (Fig. 3.8D-E), incluyen el crecimiento del cráneo en dirección anterior, por lo que el borde lateral del neurocráneo se adelgaza; hay crecimiento posterior del cráneo y por eso las estructuras más distales (proceso paraoccipital, extremo distal del cóndilo occipital y el punto medio exterior del foramen magnum), pierden curvatura entre ellas haciendo más liso el borde; hay ensanchamiento latero-posterior del paladar; foramen magno más largo y menos amplio, lo cual es más evidente en *Mcr* por el acortamiento anteroposterior. Todo esto también es más evidente entre las edades extremas (3 vs. 5) del GG3.

Análisis filogenético simple de la forma ventral del cráneo

Filogenia de caracteres con estados continuos. De la primera búsqueda para la filogenia simple de la forma, se encontró un solo árbol (L = 10.142, CI = 0.73, IR = 0.52) con MP, cuya topología obtenida con los cinco caracteres morfogeométricos se muestra en la figura 3.9. El árbol tiene una conformación no balanceada o asimétrica, más bien pectinada, pues va separando las OTUs por la transformación de la cara ventral del cráneo en una serie de pasos, salvo por dos excepciones. *Oba* es basal a todas las demás OTUs, reteniendo la forma ancestral. Siguen por un lado el clado con el GG5 (La Esperanza, Oaxaca) y *Pml*, mientras que por el otro está la configuración promedio derivada para las demás OTUs. A partir de ahí y de una serie de configuraciones promedio hipotéticas en los respectivos nodos, van derivando las formas promedio de *Poc*, *Pmt*, *Mcr*, el GG1 (*Pl*) y el GG4 (Puerto de la Soledad,

Oaxaca), para terminar con la configuración promedio más derivada que reúne a los GG3 (*Pf*) y GG2 (*Pa*).

En la figura 3.9 también se han colocado las fotografías de la vista cráneoventral de ejemplares representativos de las OTUs. Estos ejemplares corresponden a adultos maduros (edad 4) en el GI (GG1-5) que provienen de LEC cercanas a las LT, o de aquellas en que se colectaron por primera vez. Por su parte, los cráneos de ejemplares en las OTUs del GE también son de adultos maduros que provienen de LEC cercanas a las del GI o que son *ad hoc* en Tamaulipas y Michoacán (Cuadro 4.1); también se indican los números de las diez OTUs (nodos terminales) y de los nodos internos (estado hipotético ancestral de los caracteres), conforme al orden que asignó TNT (dígitos rojos entre paréntesis).

El mapeo de cada carácter morfogeométrico sobre la filogenia obtenida se muestra en la figura 3.10A-E, los cambios notorios en la filogenia de la forma cráneoventral se representan en las figura 3.11A-E y se describen con detalle en el Anexo 3.3.

Las comparaciones pareadas entre nodos y OTUs se indican con flechas en los mapas filogenéticos de los caracteres (Fig. 3.10), con los estados plesiomórficos (P) de los caracteres, generalmente a la izquierda, y los apomórficos (A), a la derecha, de las bifurcaciones, seguidos por el número de cambios y su intensidad en toda la rama (> número de asteriscos, > intensidad), conforme a la magnitud de los vectores (tipos 3 a 5, ver Métodos).

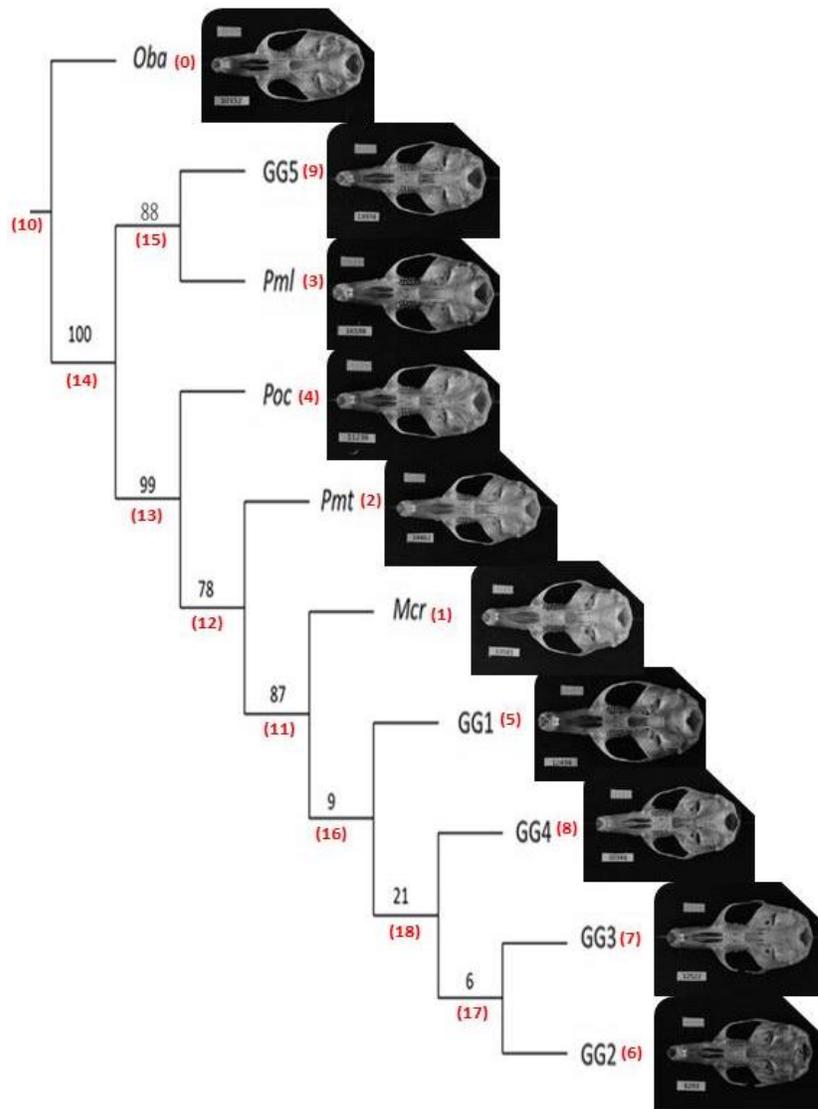
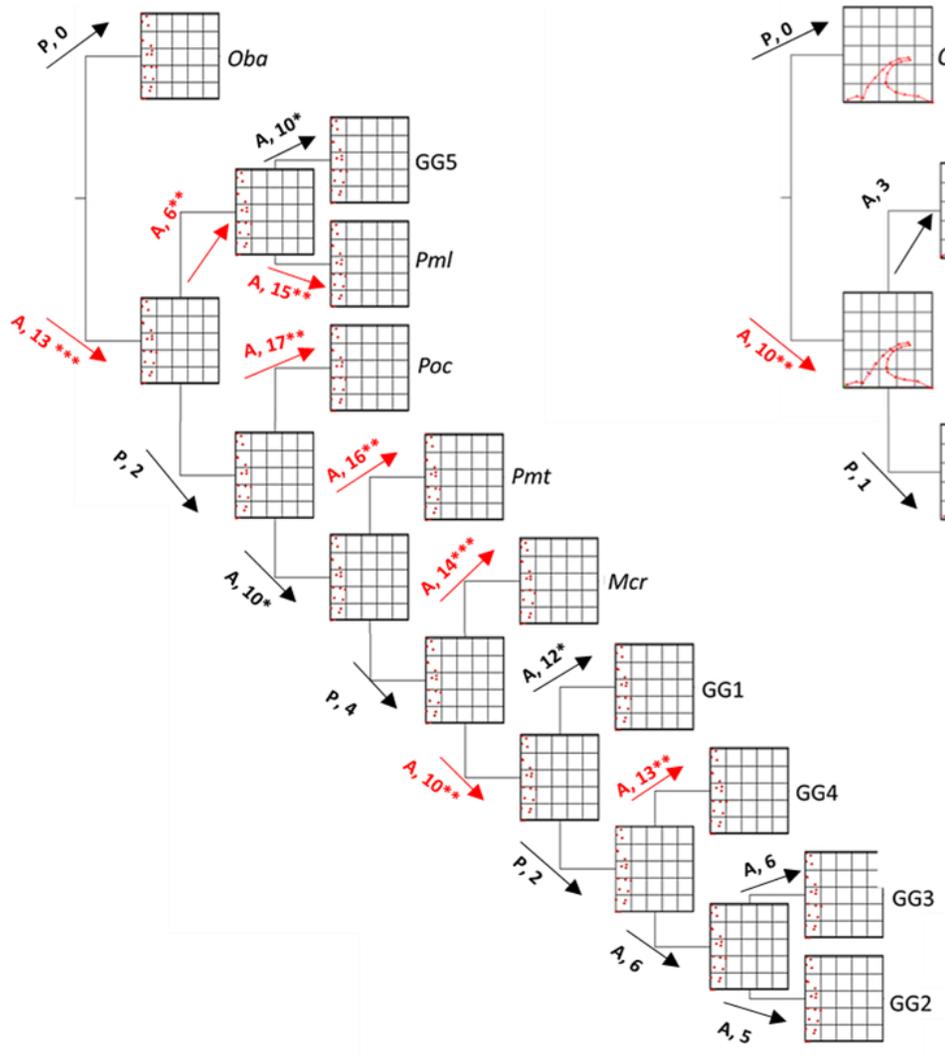


Figura 3.9. Filogenia simple de la forma ventral del cráneo con cinco caracteres sin discretizar estados de carácter y fotografías representativas de los taxa. Dígitos rojos entre paréntesis, números asignados por TNT a los nodos; dígitos negros, porcentaje de soporte alcanzado con 1000 réplicas bootstrap.

Por el número de cambios notorios que tuvieron en la filogenia de la forma ventral (flechas rojas, Fig. 3.10), los caracteres se arreglan en BCRL ($n = 8$), CPAC ($n = 7$), BCNL ($n = 6$), CAAC ($n = 2$) y CPCC ($n = 1$). *Oba* comparte la forma ancestral del nodo 10. La primera modificación notable deriva desde ese nodo en

todos los caracteres. Otros cambios notables de forma van desde el nodo 13 hacia *Poc* y desde el nodo 18 hacia el GG4 en BCRL, CPAC y BCNL, así como desde el nodo 11 hacia *Mcr* en los dos basicráneos y contornos del arco cigomático.

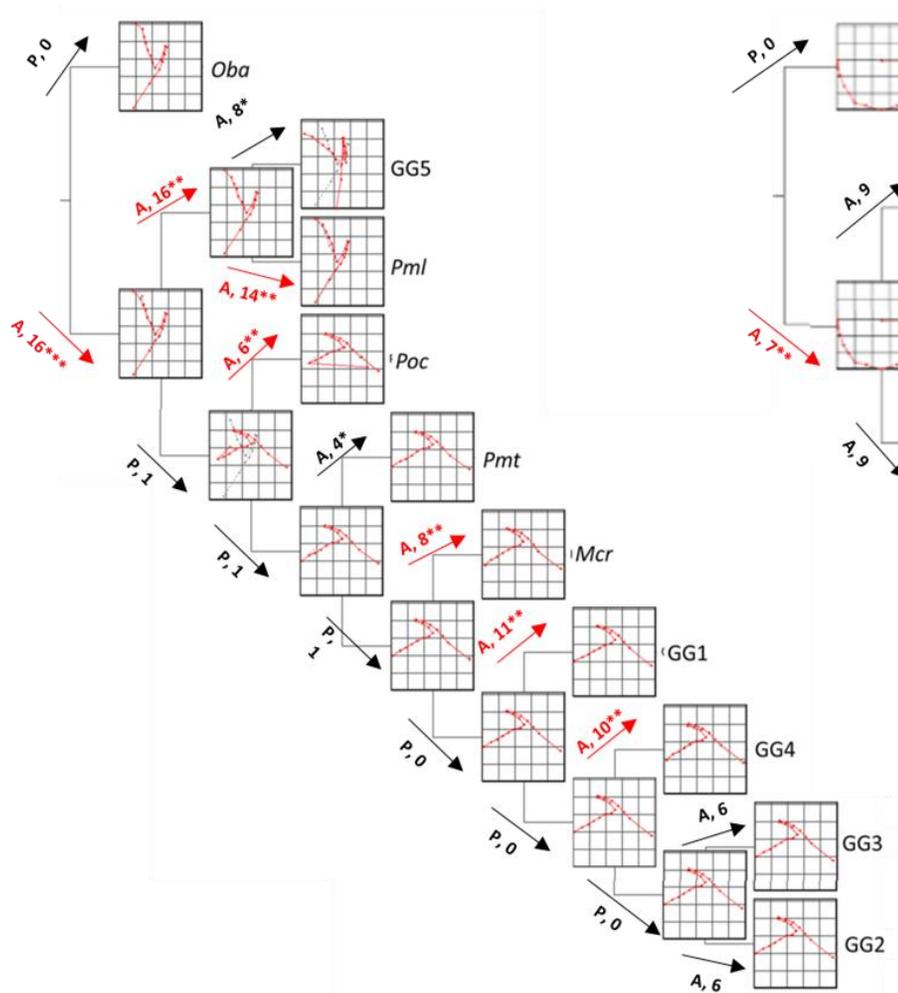
A. Basicráneo Rostral, BCRL.



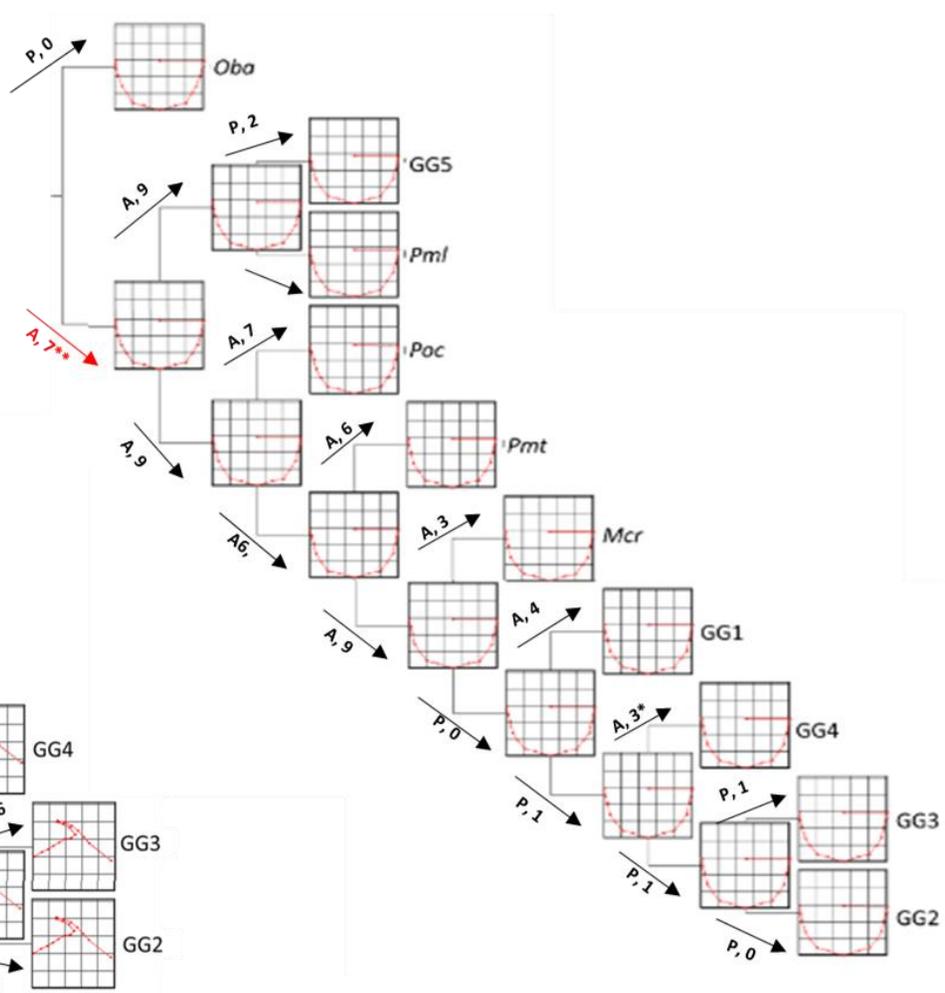
B. Contorno Posterior del Arco Cigomático,



C. Contorno Posterior arco Cigomático, CPAC.



D. Contorno Posterior del Caja Craneal, CPCC.



E. Basicráneo Neural, BCNL.

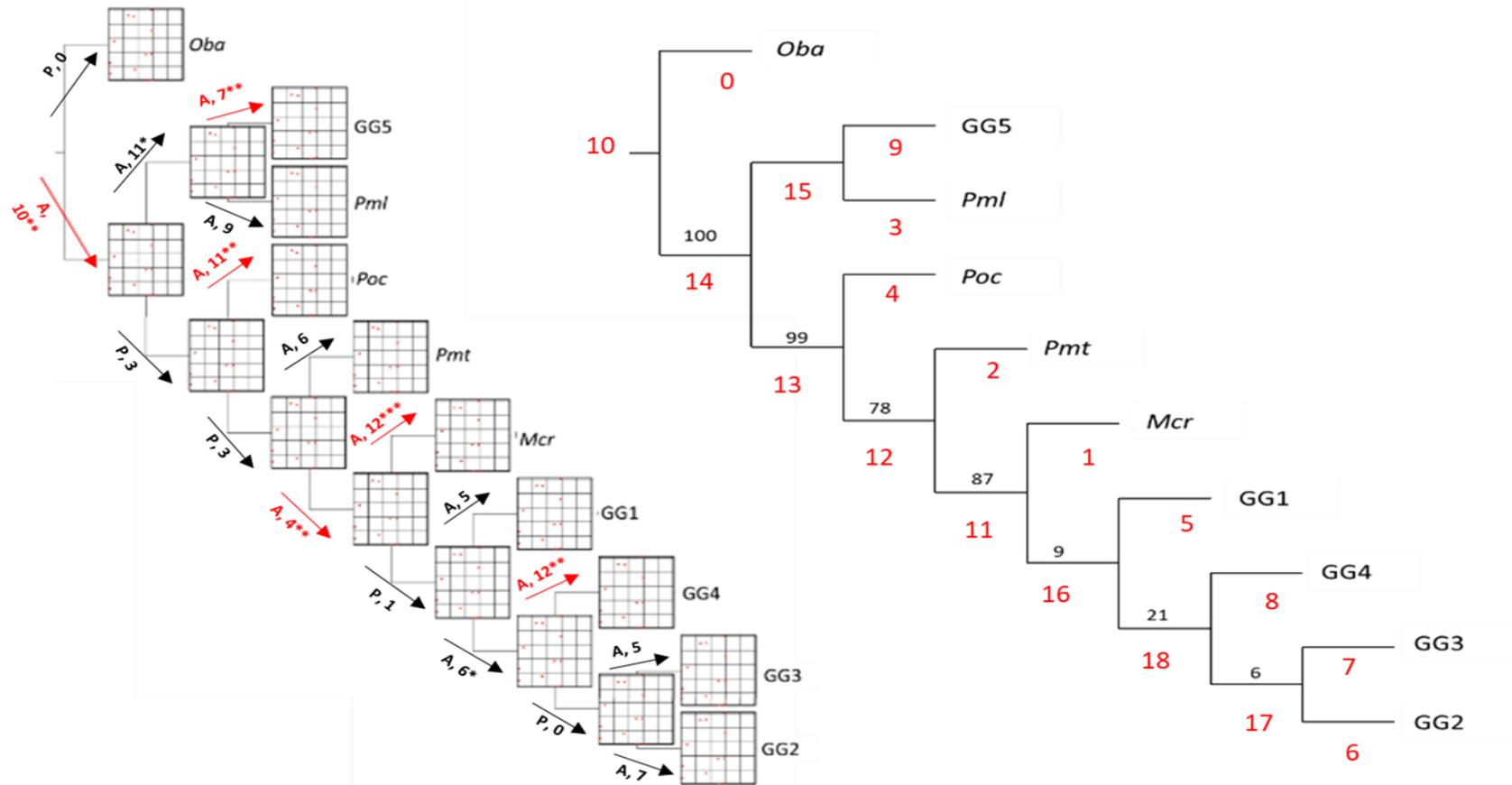
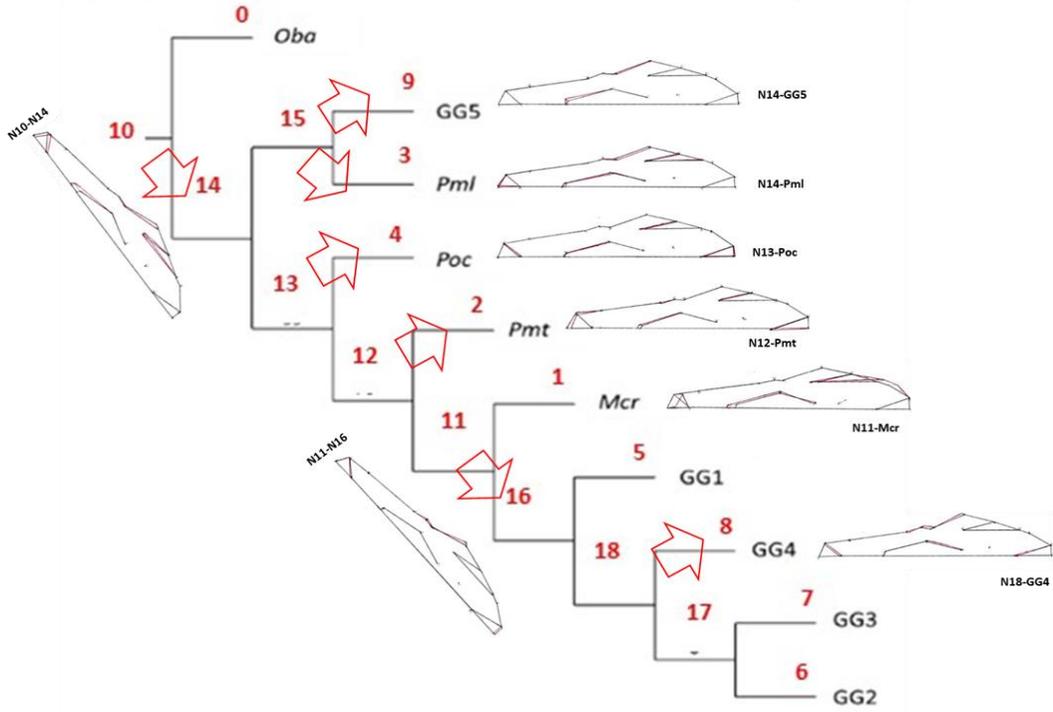


Figura 3.10. Mapeo de caracteres y sus cambios (flechas) sobre la filogenia de la forma cráneoventral, enfatizando los más notorios (flechas rojas). A, apomórfico; P, plesiomórfico; números, cantidad de marcas cambiantes; asteriscos, intensidad del cambio (* leve, ** moderado, *** intenso; en el último esquema se indican los números de los nodos por TNT. Ver texto.

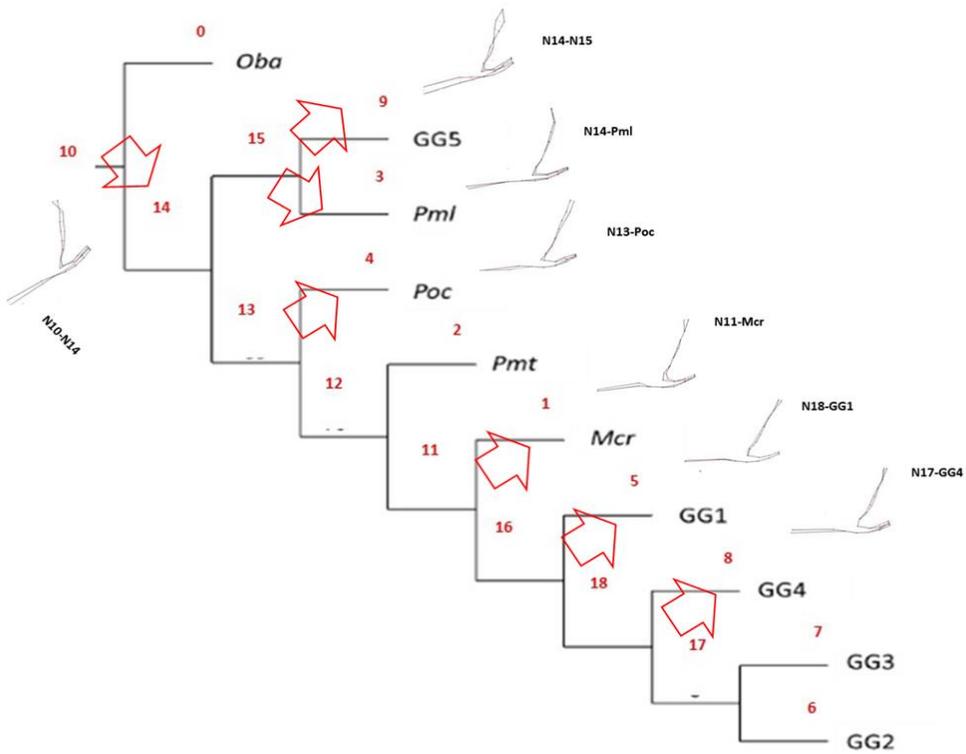
Casi todos los nodos desde el extremo izquierdo en el BCRL (Fig. 3.10A), sufren cambios notorios hacia las ramas de la derecha (flechas rojas), con la excepción del nodo 15 que es más apomórfico en sentido contrario con respecto de *Pml*; del nodo 16 hacia el GG1 (*Pl*) y del nodo 17 hacia los GG3 (*Pf*) y GG2 (*Pa*) que no tienen cambios notorios (sólo flechas negras). Por ende, este carácter también sufre cambios conspicuos hacia el nodo 15, *Poc*, *Pmt*, *Mcr* y GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca), desde sus respectivos estados ancestrales. A esto se suman en la izquierda del árbol los dos cambios notorios desde el nodo basal 10, ya mencionado, y desde el nodo 11 al nodo 16, respectivamente, por lo que en este carácter los cambios notorios abarcan el 50% de los 18 posibles, a lo largo de la filogenia.

A los tres cambios notorios ya mencionados del CPAC (Fig. 3.15C), se suman el del nodo 14 hacia el nodo 15 y de ese hacia *Pml*, el del nodo 18 hacia el GG1 (*Pl*) y el del nodo 17 al GG4 (38.88%). El BCNL (Fig. 3.15E) tiene 33.33% de cambios, incluidos los tres mencionados arriba, junto con los que van del nodo 15 al GG5, del nodo 12 al nodo 11 y del nodo 17 al GG4. Finalmente, de los dos caracteres más conservadores, CAAC (11.11%, Fig. 3.15B) y CPCC (5.55%, Fig. 3.15D), ya se mencionaron sus cambios notorios.

A. BASICRÁNEO ROSTRAL, BCRL



B. CONTORNO POSTERIOR DEL ARCO CIGOMÁTICO, CPAC



C. BASICRÁNEO NEURAL, BCNL

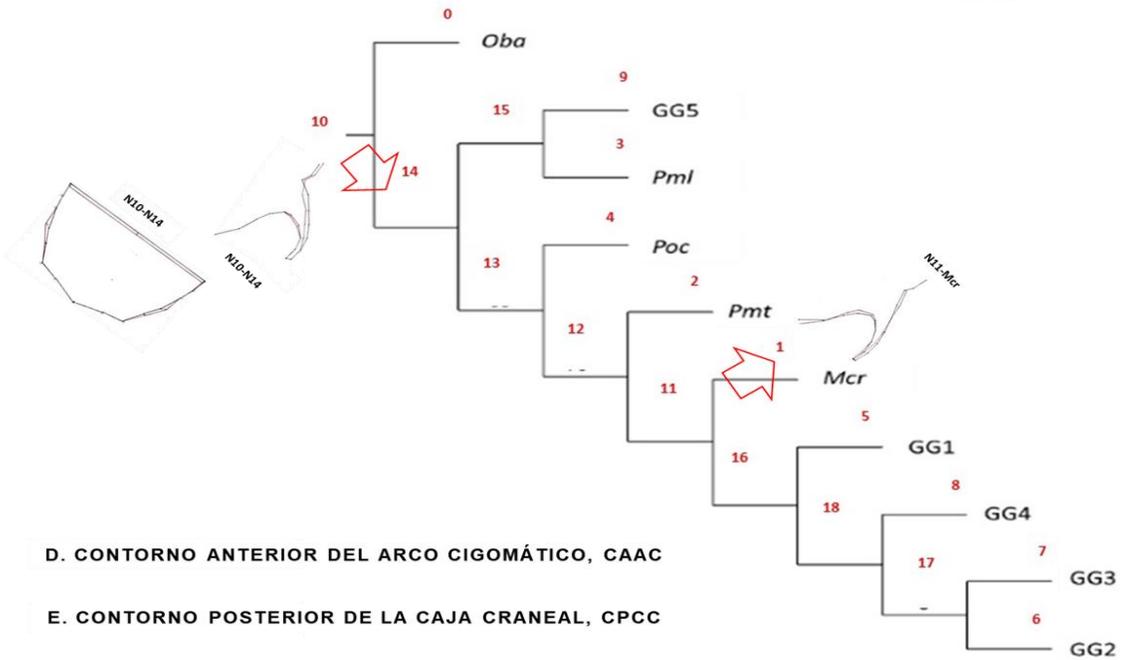
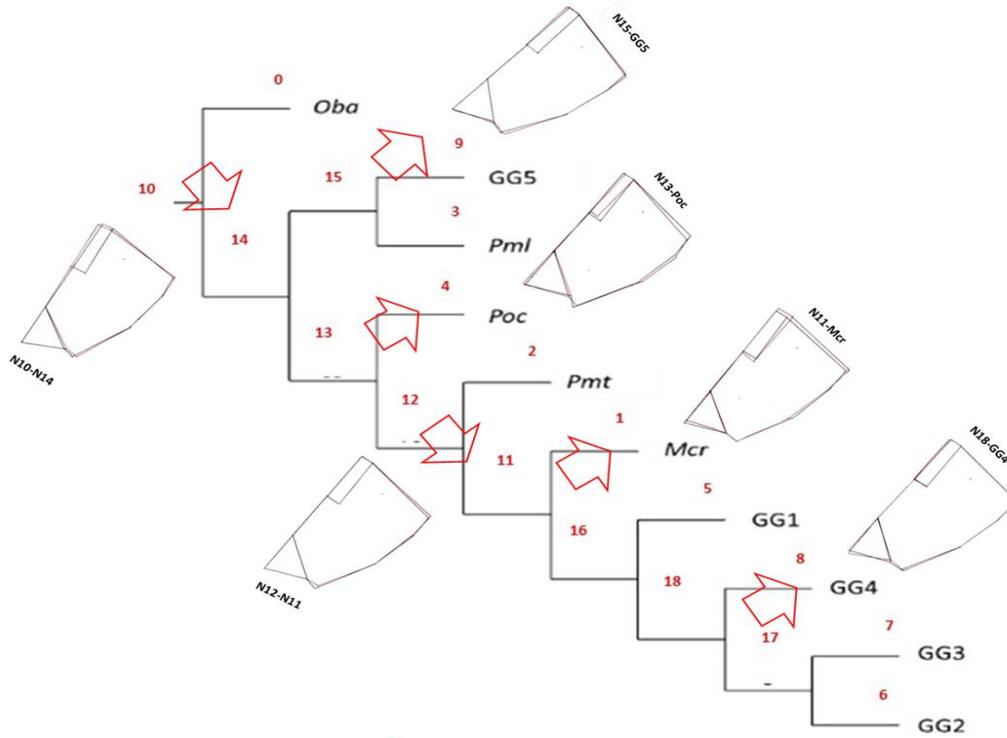


Figura 3.11. Cambios más notorios (flechas rojas) entre nodos y OTUs por carácter (A-E), a lo largo de la filogenia de la forma ventral del cráneo con las coordenadas de las configuraciones promedio (sin discretizar). Las flechas indican la dirección del cambio; los caracteres están a la misma escala. Ver el Anexo 3.3 para descripción.

Discretización de los estados de carácter. De los análisis CVA, se obtuvieron los eigenvalores (λ) de las variantes canónicas (CV) significativas en los MANOVA ($X^2 = 24.14$ a 2410.28 ; $p = 2.22E-16$ a 0.021 ; $g_1 = 198 - 342$, $g_2 = 2619 - 2649$), a partir de las distancias de Mahalanobis entre los centroides de las diez OTUs, así como los porcentajes individuales y acumulados de la varianza que explican, respectivamente (Cuadro 3.6); en el Cuadro también se resume el número de Grupos reconocibles por el análisis y los porcentajes de agrupación correcta por verosimilitud con 1000 remuestros sin reemplazo o jackknife.

Cuadro 3.6. Eigenvalores (λ) y porcentaje discriminatorio, individual (%ID) y acumulado (%AD), de la varianza total que explican las variantes canónicas (CV) significativas para cada carácter de forma; al final se indica el número de grupos pueden ser discriminados, seguidos por el porcentaje de agrupación correcta que logran las respectivas CVs en 1000 réplicas jackknife.

CV	λ	% ID.	% AD	Λ	% ID.	% AD	λ	% ID.	% AD
		BCRL			CAAC			CPAC	
CV1	5.00	33.95	33.95	2.50	25.45	25.45	3.63	31.43	31.43
CV2	3.70	27.08	61.03	1.68	22.49	47.94	2.56	22.09	53.52
CV3	2.20	12.79	73.82	1.30	16.30	64.24	1.40	14.57	68.09
CV4	1.54	8.71	82.53	0.97	12.29	76.52	0.99	11.74	79.84
CV5	1.54	6.43	88.96	0.42	7.84	84.37	0.72	6.90	86.73
CV6	1.01	5.27	94.23	0.38	6.13	90.49	0.59	5.36	92.09
CV7	0.81	3.22	97.45	0.30	4.33	94.82	0.41	3.61	95.70
CV8	0.54	1.73	99.18	0.30	3.15	97.97	0.25	2.19	97.90
CV9	0.29	0.82	100.00	0.17	2.03	100.00	0.22	2.10	100.00
		10, 75.51%			10, 63.27%			10, 69.68%	
		CPCC			BCNL				
CV1	1.85	25.45	25.45	3.08	47.29	47.29			
CV2	0.77	22.49	47.94	0.83	19.89	67.19			
CV3	0.73	16.30	64.24	0.70	12.07	79.26			
CV4	0.49	12.29	76.52	0.38	5.55	84.82			
CV5	0.24	7.84	84.37	0.25	5.11	89.93			
CV6	0.19	6.13	90.49	0.20	3.31	93.25			
CV7				0.16	2.90	96.16			
CV8				0.11	2.25	98.41			
CV9				0.07	1.58	100.0			
		7, 43.73%			10, 55.59%				

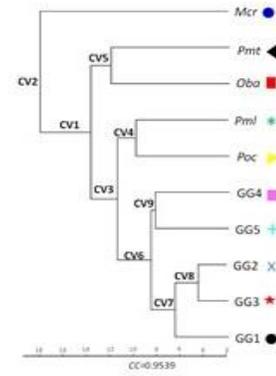
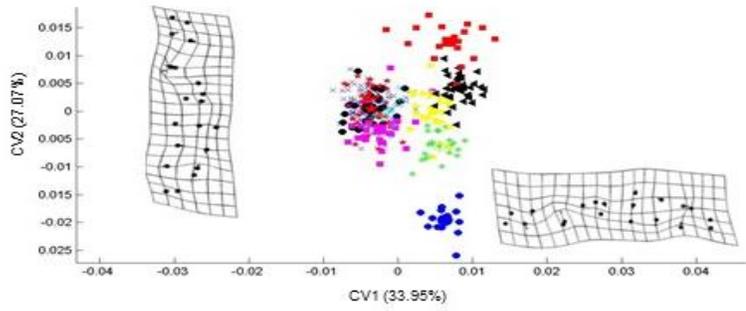
Ver 3.3 para abreviaturas.

Cuatro de los cinco caracteres morfogeométricos fueron eficientes para discriminar entre las OTUs y cada una puede tener forma propia, conforme los ANOVAs y esto garantizó asignarles estados (Cuadros 3.6, 3.7). Sólo el CPCC no permitió reconocer más de siete grupos; e. g., al menos tres de las OTUs presentan una forma muy similar para este carácter (Cuadros 3.6, 3.7).

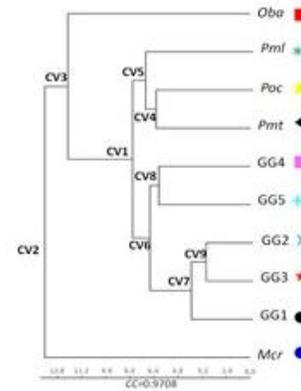
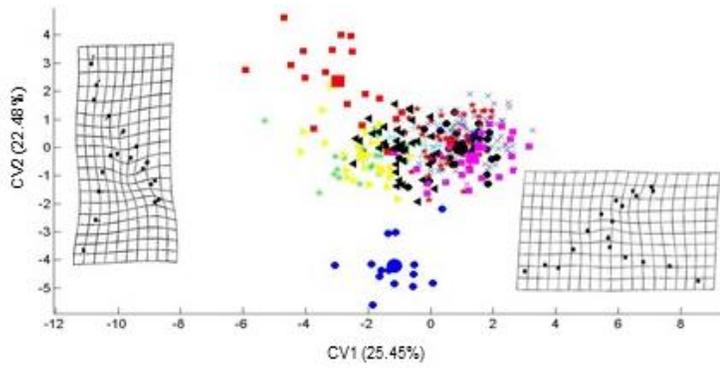
La proyección de las formas individuales (ejemplares, símbolos pequeños) y promedio (centroides, símbolos grandes) de las OTUs en las primeras dos variantes canónicas (CV1-2, Fig. 3.12A-E), explicó entre el 47.94% y el 67.19% de la variación total en la forma cráneoventral (Cuadro 3.6). Las gradillas de deformación comparan las formas promedio más extremas en cada CV, contra la forma promedio global entre todas las OTUs (coordenadas 0,0).

Los respectivos coeficientes cofenéticos (cc) para el ajuste de los datos fueron altos (BCNL, cc de 0.88) o muy altos (0.95, BCRL - 0.98, CPACC) en los dendrogramas sobre las distancias de Mahalanobis entre los centroides de las OTUs (Fig. 3.12). En los nodos de los dendrogramas, se indica cuáles CVs permitieron discriminar las configuraciones en estados de carácter, de acuerdo a la inspección visual de las medias de las puntuaciones en la CV1, después de los ANOVAs (Fig. 4.12). El orden de los estados de carácter inició con el estado más derivado (9 o 7), de acuerdo con la última CV (CV9 o CV7, Cuadro 3.6) en el carácter correspondiente y de ahí hacia atrás hasta asignar el estado más ancestral a la OTU en la base del dendrograma.

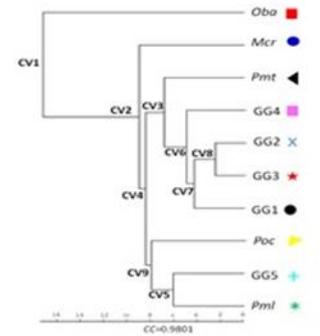
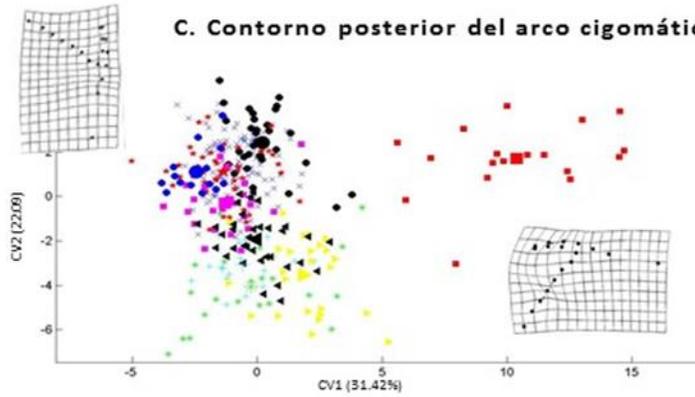
A. Basicráneo rostral, BCRL



B. Contorno anterior del arco cigomático, CAAC



C. Contorno posterior del arco cigomático, CPAC



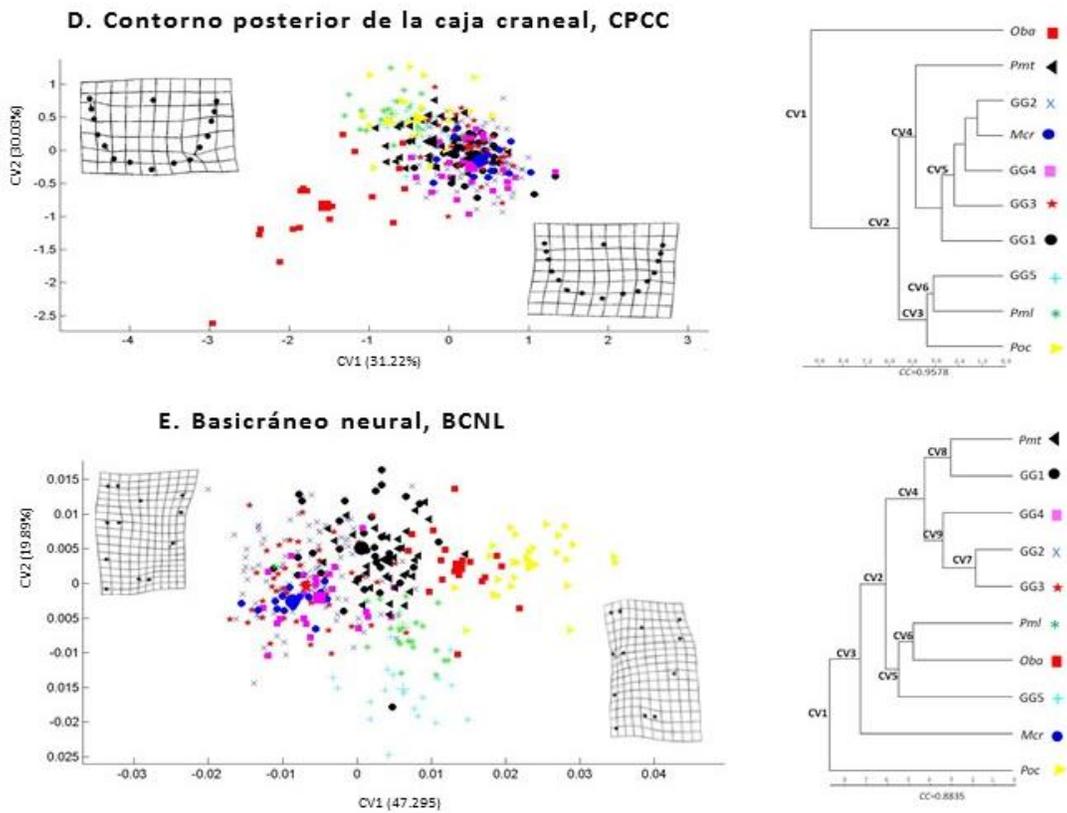


Figura 3.12. Proyección de las formas promedio individuales y centroides (símbolos más grandes) para cada OTU en los dos primeros ejes canónicos (CV1-2), junto con la agrupación de las OTUs en las cinco variables de forma para el cráneo ventral. Las gradillas ilustran la deformación de las formas promedio al extremo máximo de cada CV con respecto de la forma en las coordenadas 0,0. En los dendrogramas se superponen las CV que permitieron discriminar entre las OTUs, de acuerdo a cada carácter (Cuadro 3.6).

En el CVA para el BCRL (Fig. 3.12A), la CV1 separa débilmente las OTUs entre GE (derecha) y GI (izquierda), ya que *Oba* y *Poc* se superponen con los primeros. *Oba* (arriba) y, especialmente *Mcr* (abajo), están más aislados de otras OTUs sobre la CV2. El dendrograma resalta la forma particular de *Mcr* en la CV2 que se separa primero de todas las OTUs. Luego la CV1 distingue la forma de *Oba* y *Pmt* de todas las de los GG. Sigue la CV3 separando la forma de *Pml* y *Poc* en el GE, de las formas en los GG. La CV6 discrimina las dos formas de Oaxaca (GG4 y

GG5) contra los GG1-3. Las restantes cinco CV (CV5, CV4, CV9 y CV8) separan las formas de los pares de OTUs en el dendrograma. En este carácter se asignaron las formas más derivadas a las dos poblaciones de Oaxaca, mientras que la forma basal fue *Mcr* en la matriz de caracteres (Cuadro 3.7).

En el CAAC (Fig. 3.12B), la CV1 separa a *Oba* solo de manera difusa, ya que las demás OTUs están muy superpuestas, aunque los GI se concentran hacia la derecha. La CV2 nuevamente separa a *Oba* (arriba) y, especialmente, a *Mcr* (abajo). En el dendrograma respectivo, *Mcr* también es el primero en separarse por su forma característica, siendo el más divergente, seguido por *Oba* (CV3). La CV1 separa las formas del CAAC en los tres *Peromyscus* del GE contra las formas en los GG, los cuales se asocian como en el carácter anterior por la CV6. Las CV4, CV8 y CV9, distinguen las formas de los respectivos pares. En la matriz de caracteres (Cuadro 4.8), el CAAC más derivado fue asignado al GG3 y el más ancestral a *Mcr*.

La CV1 del CPAC (Fig. 3.12C), separa a *Oba* del resto, solamente y aunque la CV2 no alcanza a separar alguna OTU particular porque se entremezclan, hay cierta tendencia a que los tres *Peromyscus* del GE se concentren abajo, mientras que los GG y *Mcr* se queden arriba. En el dendrograma, *Oba* es la primera en separarse del resto por la CV1, sigue *Mcr*, separada por la CV2. La CV4 discrimina dos grupos de GI entremezclados con los *Peromyscus* del GE. En un extremo, la CV9 separa a *Poc* del par formado por *Pml* y el GG5. En el otro extremo la CV3 distingue a *Pmt* del GG4, la CV6 a éste del GG1y la CV7 al último del GG1 par formado por el GG3 con

el GG2. Las CV8 y CV5 separan los últimos pares. El estado más derivado correspondió a *Poc*, mientras que el más ancestral a *Oba*. (Cuadro 3.7)

Sólo la forma promedio de *Oba* se separa nuevamente del resto en la CV1 y la CV2 para el CPCC (Fig. 3.12D), aunque los tres *Peromyscus* del GE muestran cierta tendencia a concentrarse sobre la parte superior izquierda, mientras que *Mcr* se superpone con todos los GI. También en el dendrograma, *Oba* es la única que no se agrupa con ninguna otra OTU y es segregada por la CV1. Luego la CV2 conforma dos grupos en los cuales, como en el carácter anterior, los GE se mezclan con los GI. En el primero de ellos, la CV3 separa a *Poc* del par formado por el GG5 y *Pml*. En el otro grupo, la CV4 separa a *Pmt* y las OTUs restantes, van separándose secuencialmente por la CV5 con el GG1, GG3, GG4 y el par de *Mcr* con el GG2. Es en este carácter que la CV5 resulta en varias OTUs con estados de carácter compartidos (Cuadro 3.6). *Pml* tuvo el estado más derivado y *Oba* el basal (Cuadro 3.7).

En el BCNL (Fig. 3.12E), las OTUs se entremezclan y sólo *Poc* tiende a separarse (izquierda). La CV2, sólo tiende a separar al GG5 (abajo). En el dendrograma, la CV1 separa a *Poc* del resto. La CV3 separa a *Mcr* y la CV2 segrega dos grupos. En uno de ellos, la CV5 separa al GG5 del par conformado por *Oba* y *Pml*. En el otro grupo, la CV4 aparta otros dos grupos. En uno de ellos, *Pmt* es separado del GG1 por la CV8, mientras que en el otro, la CV9 separa al GG4 del par con el GG2 y el GG3. Las CV7 y CV8 terminan por separar los pares mencionados. El estado más derivado correspondió al GG4 y el basal a *Poc* (Cuadro 3.7).

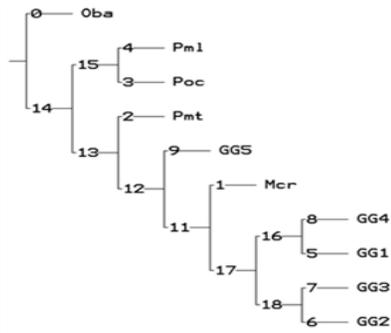
Construcción de la filogenia con caracteres discretizados. Los estados discretos para cada carácter morfogeométrico se resumen en la matriz de caracteres (10r x 5c; Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Matriz de caracteres de forma con estados discretizados, por métodos multi y univariados.

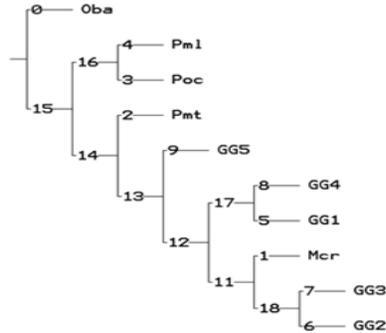
Tax	BCRL	CAAC	CPAC	CPCC	BCNL
Oba	6	3	2	2	6
Mcr	4	2	3	5	4
Pmt	6	4	4	4	8
Poc	5	4	9	3	3
Pml	5	5	5	6	6
GG1	7	7	7	5	8
GG2	8	9	8	5	7
GG3	8	9	8	5	7
GG4	9	8	6	5	9
GG5	9	8	5	6	5

Se obtuvieron tres árboles (L = 28; IC = 1.00 e IR = 1.00) con formas compartidas como caracteres discretizados. En el cladograma de consenso estricto (CE, Fig. 4.13), es clara la separación basal de *Oba* y el soporte es total para separar al clado de *Pml* y a *Poc* de otro clado con del resto de las OTUs, pero fuera de eso, los demás soportes son mucho muy bajos. En todos los árboles (Fig. 3.13) al ubicar a *Oba* en la raíz de los árboles, destaca que: a) en el siguiente clado se agregan *Pml* y *Poc*; b) el GG5 es basal a los demás GG; c) se presenta un clado con el GG4 y el GG1; d) las diferencias entre las topologías se deben a la localización cambiante de *Mcr*.

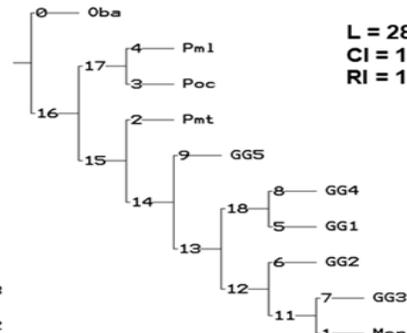
Topologías (OTUs y nodos):



Árbol 1



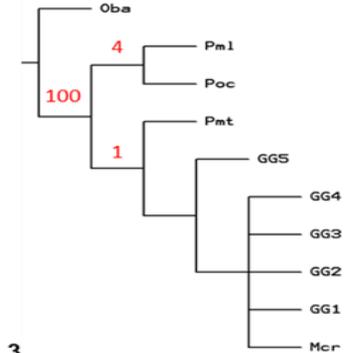
Árbol 2



Árbol 3

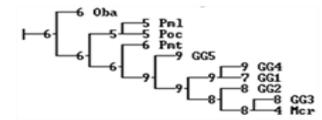
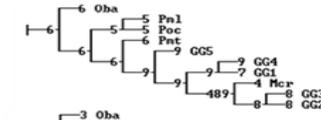
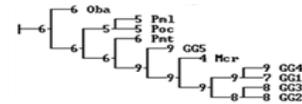
L = 28
CI = 1
RI = 1

Consenso Estricto

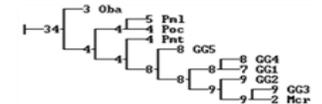
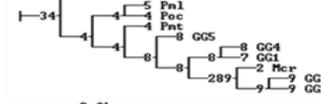
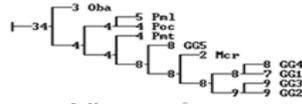


Pasos por carácter (longitud de ramas):

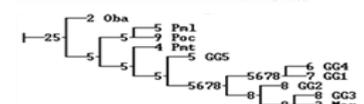
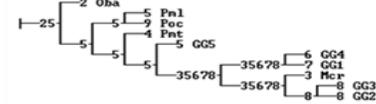
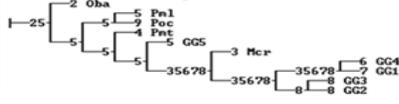
Basicráneo rostral, BCRL:
5 pasos



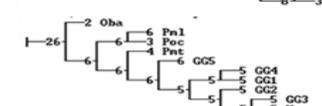
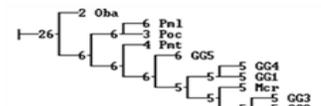
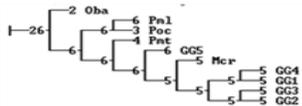
Contorno anterior del arco cigomático, CAAC:
6 pasos



Contorno posterior del arco cigomático, CPAC:
7 pasos



Contorno posterior de la caja craneal, CPCC:
4 pasos



Basicráneo neural, BCNL:
6 pasos

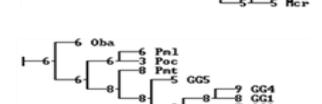
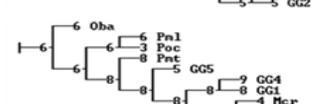
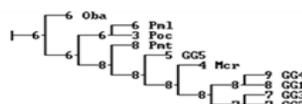


Figura 3.13. Arriba, árboles (1-3) con cinco caracteres discretizados y su consenso estricto (CE); dígitos negros, nodos de TNT; dígitos rojos en el CE, 1000 réplicas bootstrap. Abajo, estados de carácter (dígitos negros) con sus pasos y sinapomorfias en cada carácter de forma.

En los árboles 1 y 2 (Fig. 3.13), el clado más derivado integra al GG3 con el GG2; en el primero, *Mcr* precede a dos clados con los GG1-4, mientras que en el segundo precede a los GG2 y GG3. En la topología 3, *Mcr* se une con el GG3 en un clado precedido por el GG2. Todo esto es lo que produce una politomía en el cladograma de CE entre los GG1-4 con *Mcr*. (Fig. 3.13, CE).

A diferencia de la filogenia de forma obtenida con caracteres continuos, en estas tres filogenias, TNT permitió visualizar la longitud de las ramas, considerando el número de pasos que tuvo cada carácter (Fig. 3.13). En el Cuadro 3.8 y la figura 3.13 se muestran los cambios en cada árbol con la numeración generada para los nodos por TNT.

Cuadro 3.8. Cambios en los caracteres de cada nodo (OTUs y nodos internos con los estados ancestrales de los caracteres) en tres árboles construidos con estados de carácter discretizados.

NA	NS	BCRL	CAAC		CPAC		CPCC		BCNL		
Nodo	Nodo	Nodo	Cambio								
Árbol 1											
<i>Oba</i>	N14	N15	6 a 5	<i>Pml</i>	4 a 5	<i>Poc</i>	5 a 9	<i>Poc</i>	6 a 3	<i>Poc</i>	6 a 3
GG3	N17	N12	6 a 9	N12	4 a 8	<i>Pmt</i>	5 a 4	<i>Pmt</i>	6 a 4	N13	6 a 8
GG2	N16	<i>Mcr</i>	9 a 4	<i>Mcr</i>	8 a 2			N11	6 a 5	GG5	8 a 5
		GG1	9 a 7	GG1	8 a 7					GG4	8 a 9
		N18	9 a 8	N18	8 a 9					<i>Mcr</i>	8 a 4
										N18	8 a 7
Árbol 2											
<i>Oba</i>	N15	N16	6 a 5	<i>Pml</i>	4 a 5	<i>Poc</i>	5 a 9	<i>Poc</i>	6 a 3	<i>Poc</i>	6 a 3
GG3	N17	N13	6 a 9	N13	4 a 8	<i>Pmt</i>	5 a 4	<i>Pmt</i>	6 a 4	N14	6 a 8
GG2	N11	GG1	9 a 7	GG1	8 a 7			N12	6 a 5	GG5	8 a 5
<i>Mcr</i>	N18									GG4	8 a 9
Árbol 3											
<i>Oba</i>	N16	N17	6 a 5	N14	4 a 8	<i>Poc</i>	5 a 9	<i>Poc</i>	6 a 3	<i>Pml</i>	4 a 5
GG3	N18	N14	6 a 9	GG1	8 a 7	<i>Pmt</i>	5 a 4	<i>Pmt</i>	6 a 4	<i>Poc</i>	6 a 3
GG2	N11	GG1	9 a 7	N12	8 a 9	<i>Mcr</i>	8 a 3	N13	6 a 5	N15	6 a 8
		N12	9 a 8	<i>Mcr</i>	9 a 4					GG5	8 a 5
		<i>Mcr</i>	8 a 4							GG4	8 a 9
										N12	8 a 7
										<i>Mcr</i>	7 a 4

NA, no autoapomorfias; NS, no sinapomorfias. N#, nodo numerado sensu la figura 3.13. Ver 3.3 para abreviaturas de OTUs y caracteres. El sombreado indica la misma forma entre las OTUs.

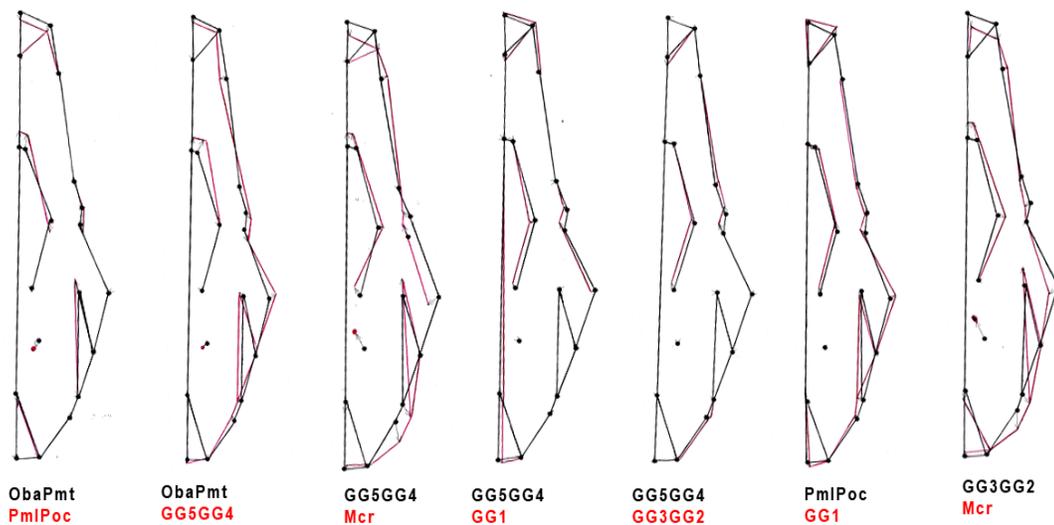
Con la excepción de *Oba* y los GG3 y GG2, las cuales no observan autoapomorfias en ninguno de los árboles (NA en Cuadro 3.8), ya que sus formas portan ciertos caracteres sinapomórficos, las demás OTUs tienen diferentes tipos de cambios en esos caracteres, de acuerdo con el árbol. Algunos nodos mantienen el estado hipotético de los caracteres y no muestran sinapomorfias (NS en Cuadro 3.8): el nodo que va del estado ancestral en la raíz hacia el resto de las OTUs en todos los árboles; el que asocia los GG1-4; el que asocia o separa a *Mcr* de los GG1-4; el que asocia al GG4 con el GG1. En los demás cambios, solo hay cambios hacia una sinapomorfia o hacia autoapomorfias.

Los caracteres que mostraron estados autoapomórficos en todos los árboles (Cuadro 3.8, Fig. 3.13) fueron el BCRL para *Mcr* y el GG1; el CAAC para *Pml*, *Mcr* y el GG1; el CPAC y el CPCC para *Poc* y *Pmt*; el BCRL para *Poc*, GG5 y GG4. Asimismo, los caracteres con nodos ambiguos en la raíz fueron los dos contornos del arco cigomático (CAAC, CPAC) y el de la caja craneal (CPCC). El CPAC también presentó ambigüedad en los nodos que conectan al *Mcr* con los GG1-4, entre todos esos GG y entre el GG4-GG1, con la excepción del árbol 3 que soporta la sinapomorfia del clado del GG2 con el par formado por el GG3 y *Mcr*. En la figura 3.14 se muestran los cambios de forma en los caracteres, a lo largo de las tres filogenias.

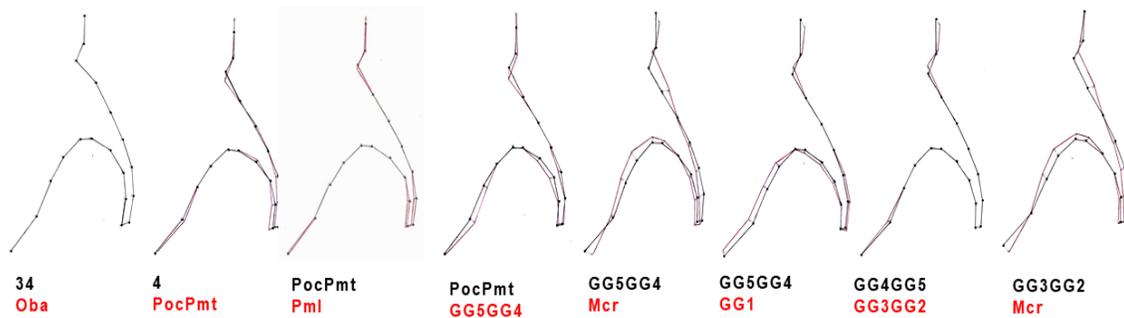
Aun cuando las topologías de los árboles fueron diferentes, nótese que los cambios en los caracteres son los mismos entre ellos, aunque la numeración no coincida en los pasos (Fig. 3.13). En el BCRL (Fig. 3.14A), *Oba* y *Pmt* comparten su

estado o forma plesiomórfica, mientras que *Pml-Poc*, GG5-GG4 y GG3-GG2 sus respectivas formas derivadas; la forma del GG1 siempre deriva hacia su nuevo estado desde la forma GG4-GG5; la de *Mcr* surge igual que el GG1 en el árbol 1, desde un estado ambiguo compartido en el árbol 2 y desde la forma de los GG3-GG2 en el árbol 3 (Fig. 3.14).

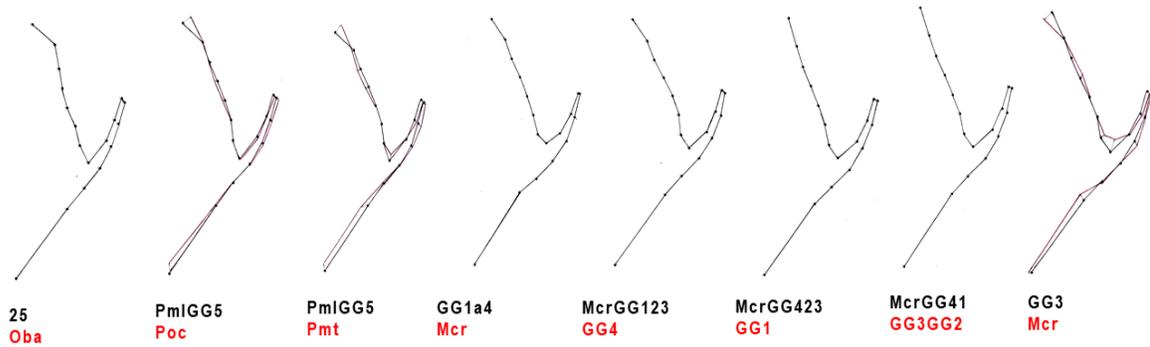
A. Basicráneo rostral, BCRL



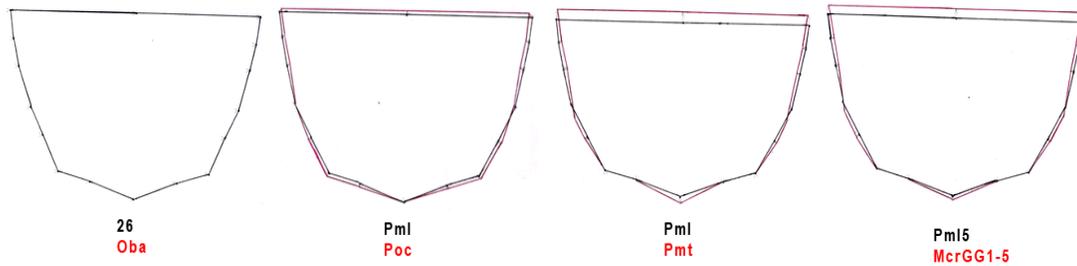
B. Contorno anterior del arco cigomático, CAAC



C. Contorno posterior del Arco cigomático, CPAC



D. Contorno posterior de la caja craneal, CPCC



E. Basicráneo neural, BCNC

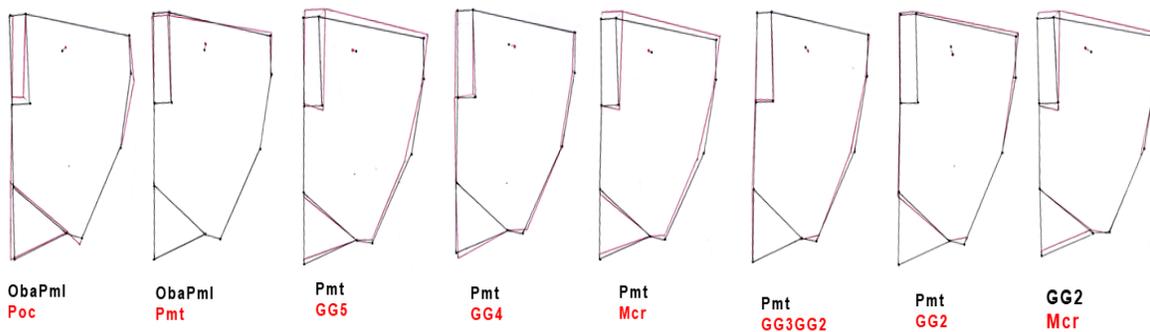


Figura 3.14. Secuencia de cambios en la forma dentro de la filogenia construida con cinco caracteres craneoventrales en las diez OTUs.

En el CACC (Fig. 3.14B), las OTUs con la misma forma son *Poc-Pmt*, GG4-GG5 y GG3-GG2; *Oba* y *Pml* derivan de uno de los estados ancestrales ambiguos; el

GG1 de la forma GG4-GG5; *Mcr* igual que GG1 en el árbol 1, desde un estado ambiguo compartido en el árbol 2 y desde la forma de los GG3-GG2 en el árbol 3.

Las OTUs que comparten la forma del CPAC (Fig. 3.14C) son *Pml*-GG5 desde uno de los estados plesiomórficos, alternativos de la raíz y los GG3-GG2; *Oba* tiene el otro estado plesiomórfico de la raíz; las respectivas formas autoapomórficas de *Poc* y *Pmt*, derivan del segundo estado de la raíz; la forma de *Mcr*, el GG4 y el GG5, derivan desde la forma de *Pml*-GG5.

En el CPCC (Fig. 4.14D), las OTUs que comparten las mismas formas son *Pml*-GG5, desde un estado plesiomórfico hipotético, alternativo en la raíz, así como *Mcr* y los GG1-4 desde estados hipotéticos derivados, pero ambiguos; La forma de *Oba* es la del otro estado hipotético plesiomórfico de la raíz; las respectivas formas autoapomórfica de *Poc* y *Pmt* derivan del segundo estado hipotético, del cual derivan *Pml*-GG5.

Finalmente, la forma conservada del BCNL está en *Oba-Pml*, mientras que *Pmt* y el GG1 comparten la forma sinapomórfica derivada de ese estado y GG3-GG2 son sinapomórficas, derivadas de la forma de los últimos; la forma autoapomórfica de *Poc* deriva del estado plesiomórfico, mientras que las formas autoapomórficas del GG5, GG4 y *Mcr*, derivadas de la forma *Pmt*-GG1. Nótese los cambios de forma en *Mcr* con respecto de otra OTU en las figuras 4.13 y 4.14, lo cual ocasiona la politomía del CE.

DISCUSIÓN

Variación intrapoblacional.

Dimorfismo sexual. El estudio de la forma cráneoventral sólo confirma dimorfismo sexual para el primer Grupo Genético (GG1, *latirostris*) en el contorno posterior del arco cigomático (CPAC), el cual se despliega hacia afuera y hacia adentro en los machos, por lo que se adelgaza y se vuelve más anguloso que en las hembras; esto sugiere cambios en la musculatura para la masticación (Cox *et al.* 2012, Baverstock *et al.* 2013). Se puede concluir entonces, que en el sexo no ejerce influencia sobre la forma ventral del cráneo en los Grupos Internos (GI).

Entre los Grupos Externos (GE), *Megadontomys cryophilus* presenta diferencias significativas entre machos y hembras exclusivamente en el basicráneo neural (BCNL), lo que podría estar relacionado con un menor volumen en el hocico del macho y, por ende, puede indicar alguna subdivisión del nicho trófico entre los sexos (Shine 1989). Sin embargo, la presencia de este único carácter dimórfico, coincide con la ausencia general de dimorfismo sexual en otras especies de *Megadontomys* (Vallejo *et al.* 2017).

Variación etaria. Aunque fueron más los caracteres de forma que mostraron variación etaria, no fueron siempre los mismos ni fueron consistentes en todas las Unidades Taxonómicas Operativa (OTUs). Entre esos caracteres, el BCNL y el CPAC son los que tienen mayor influencia atribuible a la variación etaria entre los GI y los GE.

En el BCNL el patrón es el cambio de forma estadísticamente significativo entre los adultos jóvenes (edad 3) y los adultos maduros (edad 4), mientras que su forma se vuelve estable entre los últimos y los adultos viejos en las tres OTUs que lo presentaron (GG1, *latirostris*; GG3, *furvus*; *M. cryophilus*). En cambio para el CPAC, la deformación etaria es propia de cada OTU: los viejos difieren de otros adultos en el GG3; las tres categorías de adultos difieren entre sí en el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca); los adultos jóvenes y viejos difieren en *Osgoodomys banderanus*.

Finalmente, el cambio de forma en el contorno posterior de la caja craneal (CPCC) únicamente ocurrió en *M. cryophilus*, siendo que la edad 4 difiere más con las otras dos porque parece reducirse. Esta tendencia puede estar influenciada por el número de ejemplares analizados en cada categoría etaria ($n \leq 5$), ya que con una baja representación, los cálculos de la forma promedio se pueden sesgar por error de muestreo (Cardini y Elton 2008), en este y los otros caracteres de *M. cryophilus*. Por otra parte, si no se trata del número de ejemplares, la variación etaria en diferentes caracteres de esta especie podría sugerir cambios en los procesos moleculares (Maga *et al.* 2015; Pallares *et al.* 2015) y hormonales (Sinnesael *et al.* 2011, Williams 2013) para la modelación ósea del cráneo adulto entre individuos de diferentes cohortes dentro de la población, como sucede de manera análoga en otros mamíferos (Dechman *et al.* 2007), pero hace falta estudiar más esta especie para confirmarlo.

En general, los patrones de polimorfismo etario podrían estar indicando, aunque con diferencias sutiles en las deformaciones para las respectivas OTUs involucradas,

procesos asociados con el crecimiento craneal desde los adultos jóvenes hacia los maduros, en los cuales concluye, involucrando en el proceso, diferentes direcciones e intensidades en distintas estructuras (Urban *et al.* 2016). Sumado a eso, una vez que deja de crecer un hueso, otros procesos genéticos y hormonales producen la subsecuente calcificación que también cambia la forma en los adultos viejos (Boskey y Coleman 2010, Sinnesael *et al.* 2011, Williams 2013, Barbeito-Andrés *et al.* 2016).

Filogenia simple con caracteres de forma.

Información evolutiva contenida en los caracteres morfogeométricos. En la información filogenética que puede contener cada carácter se analiza, por un lado, si existe suficiente variación estadística para reconocer entre grupos (De Luna y Mishler 1996; Ramírez-Sánchez *et al.* 2016), mientras que por el otro, se verifica si el arreglo de la topología generada con estos caracteres es congruente con árboles filogenéticos que sean válidos para los taxa involucrados (Jenner 2004, Wiens 2004) y en este estudio, las filogenias de referencia son las moleculares simples con *Cyt-b* y con ND3-ND4L-ND4, respectivamente (Capítulo 1).

Se ha planteado que por su función, la región posterior del cráneo (neurocráneo), integrada por el condrocráneo (bóveda) y el basicráneo neural (base ventral de la bóveda), tiene una variación más reducida en comparación con la región anterior, conformada por el rostro (Lieberman *et al.*, 2000a, 2000b; Hallgrímsson *et al.* 2007). Este planteamiento de conservación de la forma, podría explicar por qué los dos caracteres neurocraneales, BCNL y CPCC, tuvieron un bajo porcentaje de clasificación correcta, en comparación con los demás caracteres. Sin embargo, cabe

hacer notar que el bajo porcentaje de reconocimiento de los individuos en las OTUs por el CPCC no implicó carencia de información para los análisis filogenéticos y, de hecho, fue uno de los caracteres con mayores cambios (apomorfias) entre las OTUs, independientemente de que se transformaran o no los caracteres. Como se ha mencionado, cualquier característica variable puede usarse como carácter sistemático, pues solamente se requiere que su variación sea heredable y mayor entre grupos que dentro de ellos (Mishler y De Luna 1997, Ramírez-Sánchez *et al.* 2016).

Por su parte, el mayor porcentaje de agrupación correcta en los caracteres de la región rostral (basicráneo rostral, BCRL; contornos anterior y posterior del arco cigomático, CAAC y CPAC, respectivamente), indica que son caracteres eficientes para la discriminación entre grupos. Aunque cabe mencionar que el CAAC tuvo un comportamiento muy conservador en la filogenia de la forma cráneoventral del cráneo, lo cual puede estar relacionado con la evolución de su función para la fijación de músculos del aparato masticatorio en roedores muroideos (Satoh e Iwaku 2008; Sambasivan *et al.* 2011, Baverstock *et al.* 2013)

Los caracteres explorados en este trabajo constituyen el primer acercamiento para incorporar diferentes estructuras que componen al cráneo con diferentes orígenes histomorfológicos en análisis filogenéticos de la forma dentro de *Peromyscus*, lo cual ya se ha hecho en otros mamíferos (Cheverud 1982, Lieberman *et al.* 2000a, Cardini y Elton 2008, Hallgrímsson *et al.* 2007, Klingenberg 2013). El mapeo de estos caracteres en la filogenia, también proporcionó información detallada

sobre el cambio de estado de la forma entre las OTUs como se ha hecho en otros estudios (Catalano *et al.* 2010, Catalano y Goloboff 2012, Ramírez-Sánchez *et al.* 2016).

Interpretación de las filogenias simples para la forma. De acuerdo con la manera en que se trataron los caracteres, las filogenias de la forma muestran congruencias e incongruencias entre sus topologías generales, lo cual es importante porque de ellas se derivan diferentes hipótesis evolutivas (Shao y Sokal 1990, Page 1993, Mooers 1995, Huelsenbeck y Kirkpatrick 1996, Salisbury 1999). Por ejemplo, en la filogenia sin transformar las configuraciones promedio en estados de carácter, la forma cráneoventral de GG5 (La Esperanza, Oaxaca) estaría más cercanamente relacionada con la de *Peromyscus melanocarpus*, lo cual implicaría que esos ejemplares no eran asignables a *P. furvus*, o bien, que por proceder de la misma localidad, su forma sufre canalización ambiental (Caumul y Polly 2005). Sin embargo, para poder verificar si el clado conformado por ambos taxa, desvela cercanía filogenética entre las formas cráneo-ventrales promedio del cráneo, o más bien se deriva de convergencia canalizante como producto de la influencia del ambiente, es necesario secuenciar genes mitocondriales del GG5 (La Esperanza, Oaxaca). Esto además permitiría introducir esta OTU en los análisis filogenéticos para dilucidar sus relaciones con *P. melanocarpus* y con los componentes de *P. furvus sensu lato*, examinados aquí (Grupos Genéticos 1-4). Entre las diferencias en el arreglo de las OTUs cuando sólo se usaron las configuraciones promedio contra su discretización, destaca que: a) el GG5 se ubicó entre los GE (ligado a *P. melanocarpus*) en

oposición a que precedió a *M. cryophilus* y a los demás Grupos Genéticos1-4 (GG1-4); b) *M. cryophilus* antecede a los GG1-4 contra que se mezcla con ellos.

Goloboff *et alii* (2006) proponen que es mejor incorporar los caracteres continuos sin discretizar en TNT, ya que el programa genera estados de carácter por sí mismo, al tratarlos como caracteres aditivos, sin “distorsionarlos” porque usa algoritmos *ad hoc* que se basan en conformar intervalos. Estos autores resaltan que tratar como tales a los caracteres (*e. g.*, sin transformarlos), permite usar la información filogenética útil que portan para la optimización de politomías (Goloboff *et al.* 2006). Lo anterior concuerda con que la filogenia paso a paso de la forma, producida con las configuraciones sin transformarlas en estados, no tuvo politomías y sus índices de consistencia y retención rechazaron las homoplasias. En la topología de esta filogenia sólo se unen el GG5 con *Peromyscus melanocarpus* y el GG3 (*furvus*) con el GG2 (*angustirostris*) en las respectivas sinapomorfias (*e. g.*, la superposición de sus respectivos intervalos es igual a cero). En cambio, los demás intervalos conformados difieren entre sí, separando por eso a cada una de las demás OTUs, lo que podría interpretarse como que cada una tiene una forma particular (autoapomórfica) y que el arreglo que tienen entre ellas correspondería a la secuencia de cambios de la forma entre los GE y, especialmente entre los GG1-5.

Sin embargo, con este tipo de caracteres en donde la matriz de datos se conforma con las respectivas coordenadas en las configuraciones de cada forma promedio, TNT no permite visualizar los pasos con que contribuyen los cinco caracteres, por lo que no puede confirmarse una interpretación (Meier y Ali 2005). En

esta filogenia simple de la forma, salvo por el GG5, todos los GE preceden al resto de los GI y el orden en que están los GG1-4, es más acorde con la filogenia producida con métodos probabilísticos para ND3-ND4L-ND4, así como con la que encontraron Ávila-Valle *et alii* (2012) para ND3-ND4. Esta filogenia de la forma basada en caracteres no transformados, aunque es casi tres veces más corta que la filogenia de forma con caracteres discretizados, tiene 27% más homoplasia y sólo un poco más de la mitad de las sinapomorfias esperadas fueron retenidas desde los datos.

Al usar las técnicas multivariadas *sensu* Ramírez-Sánchez *et alii* (2016) y los ANOVA (Dra. Marcia Ramírez Sánchez, durante los Temas Selectos II y III) para discretizar, no hay homoplasia en las tres mejores topologías producidas y se retienen todas las sinapomorfias esperadas. Estas tres topologías coinciden en que *P. melanocarpus* y *P. ochraventer* tienen una forma cráneoventral sinapomórfica y que *P. mexicanus totontepecus* y el GG5 tienen una forma propia que comprende diferentes estados en la filogenia; *e. g.*, ahora el GG5 comparte un ancestro en común con los tres *Peromyscus* del GE, pero es más cercano a *P. m. totontepecus*. Luego, dependiendo de dónde se ubique, *M. cryophilus* puede ser el grupo hermano autoapomórfico de los pares sinapomórficos conformados por los GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y GG1 (*latirostris*), GG3 (*furvus*) y GG2 (*angustirostris*), respectivamente, o puede ser sinapomórfico con el GG3. Es muy probable que el bajo número de ejemplares del *M. cryophilus*, junto con su forma derivada con respecto de los *Peromyscus* del GE, sea el motivo de que se mezcle entre los GG1-4

(Cardini *et al.* 2015); sin embargo, también es posible que su forma derivada sea más afín a la de los GG. De hecho, *Megadontomys* se usó como referencia comparativa para describir a *P. latirostris* (Dalquest 1950). El orden de los GG1-4 de esta filogenia coincide con los resultados de máxima parsimonia (MP) para todas las secuencias genéticas analizadas en esta tesis, así como con los análisis probabilísticos para *Cyt-b*, todo lo cual también concuerda con Harris *et alii* (2000).

La discretización de las formas como estados de carácter, produce mayor número de pares sinapomórficos en las topologías entre los GG1-5 y este tipo de datos en la matriz de caracteres permite que TNT mapee los pasos con que contribuye cada uno a la longitud del árbol (Goloboff *et al.* 2008). Esto tiene la ventaja de que permitió rastrear autopomorfias, sinapomorfias y ambigüedades en los caracteres, contribuyendo así a una interpretación de la topología con más evidencias. En este contexto, el contorno posterior de la caja craneal (CPCC) tiene el menor número de pasos y se mantiene tan conservado como en la otra filogenia simple de la forma, pero a diferencia de ésta, el basicráneo rostral (BCRL) es el siguiente carácter menos cambiante entre las OTUs. Las dos filogenias de forma coinciden en que el contorno posterior del arco cigomático (CPAC) es un carácter con muchos cambios de forma entre las OTUs.

Todos los caracteres utilizados y la filogenia de forma, contribuyeron al entendimiento de las relaciones entre las OTUs. Como el tamaño, la forma craneoventral tiene su propio nivel de información filogenética (Blomberg *et al.* 2003, Klingenberg y Monteiro 2005, Adams *et al.* 2013) en donde aspectos ontogenéticos,

ecofisiológicos y filogenéticos, pueden influir en conjunto. Entre los primeros, está la expresión genética (Quarto *et al.* 2009, Maga *et al.* 2015, Pallares *et al.* 2015, Barbeito-Andrés *et al.* 2016) y hormonal (Sinnesael *et al.* 2011, Williams 2013) para construir la forma del cráneo durante el desarrollo (Wilson 2010); entre los segundos la dieta y, por ende, el desarrollo de la musculatura en el aparato masticatorio (Sato e Iwaku 2008, Cox *et al.* 2012, Baverstock *et al.* 2013), la cual junto con los mecanismos de modelación del hueso (Garland y Pomerantz 2012, Jilka 2013), cincelan la forma en los adultos; por último, las características heredadas por ancestro-descendencia que por un lado son comunes al género *Peromyscus* (*e. g.*, relación de los GG1-5 con sus congéneres en el GE), pero por el otro, son particulares de grupos de especies (*e. g.*, grupo *mexicanus*, grupo *furvus*), especies y subespecies (Glazier 1980, Myers *et al.* 1996). En ese sentido, la forma de los GG1-4, por un lado los separa y por otro los asocia, tanto como las secuencias genéticas y los caracteres de tamaño analizados aquí. Mientras que aún es necesario dilucidar si el GG5 (La Esperanza, Oaxaca) tiene mayor relación con el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) o con los *P. melanocarpus*.

Asimismo, el análisis morfofilogenético de los caracteres confirma la distinción de la forma en todos los GG1-5, siendo ésta una forma más derivada en general que la de los *Peromyscus* del GE. En ese sentido, comparten con *M. cryophilus* algunas características morfológicas, lo que también concuerda con la relación encontrada entre este género con *P. furvus* por Bradley *et al.* (2007) a nivel genético. Es posible entonces que en *Peromyscus*, las características de la forma craneal, asociadas con

un tamaño pequeño y plesiomórfico, sean a partir de las cuales surgen formas derivadas con tamaños intermedios a grandes, las cuales a su vez, pueden compartir características entre sí por procesos alométricos canalizantes como se ha visto en roedores insulares (Pergams y Ashley 2001) y en otros, por factores ontogenéticos y filogenéticos que definen la forma del cráneo por los límites diferenciales en el crecimiento de diversas estructuras (Lofsvold 1986, Frankino *et al.* 2009, Wilson 2010). Estudios sobre el particular y sobre el efecto de la función en la forma (Jones y Moriarty 2012), son necesarios para contribuir al entendimiento de los cambios en la forma del cráneo en *Peromyscus* y, especialmente, de los GG1-5.

CONCLUSIONES.

- Tanto en los Grupos Internos (GI) como en los Grupos Externos (GE), el dimorfismo sexual en la forma del cráneo es deleznable por escaso e inconsistente.
- La forma del contorno anterior del arco cigomático (CAAC) no cambió con la edad y los cambios en otros caracteres no fueron consistentes ni los mismos entre todas las Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs). La variación etaria del contorno posterior del arco cigomático (CPAC) fue particular en cada OTU y en el basicráneo neural (BCNL) se segregan los adultos jóvenes (edad 3).
- Sólo hubo escasas tendencias al cambio en la forma cráneoventral por variación etaria, siendo mayor la fuerza de deformación entre los adultos jóvenes (edad 3) y los viejos (edad 5). Entre los Grupos Externos: en el CPAC de

Osgoodomys banderanus, en el basicráneo rostral (BCRL), el contorno posterior de la caja craneal (CPCC) y en el BCNL de *Megadontomys cryophilus*; entre los Grupos Genéticos (GG) del Grupo Interno, sólo en el CPAC del GG4 (Puerto de la Soledad); en el CPAC y en el BCNL del GG3 (*furvus*) y en el BCNL del GG1 (*latirostris*).

- Aunque *M. cryophilus*, es el taxón con mayor variación etaria y con diferencias entre todos los adultos, los cambios de forma encontrados pueden ser producto del bajo número de ejemplares analizados.
- Los caracteres analizados, tanto sin transformar como transformados, fueron informativos en la construcción de filogenias simples de la forma.
- Los caracteres de forma analizados son eficientes y garantizan el reconocimiento de entidades dentro de los GG1-5 por métodos discriminantes, lo cual demuestra que la forma cráneoventral difiere entre ellos.
- En la filogenia de forma con caracteres sin transformar, el GG5 (La Esperanza, Oaxaca) se asocia con el Grupo Externo (GE) *Peromyscus melanocarpus*, por ende, es necesario analizar esta relación a nivel molecular; asimismo, *M. cryophilus* precede a los GG1-4.
- En la filogenia de forma con caracteres transformados, sólo el GE *M. cryophilus*, se mezcla con los GG1-4 en diferentes ubicaciones.
- La filogenia de caracteres de forma confirma que los GG1 (*latirostris*), GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y GG5 (La Esperanza, Oaxaca) son

reconocibles, es decir, que cada uno tiene forma distintiva, pero los GG2 (*angustirostris*) y GG3 (*furvus*) comparten su forma.

- Dependiendo del carácter, la forma de los GG1-5 va derivando desde estados compartidos con *O. banderanus* o con los *Peromyscus* del GE.
- La forma del GG5 es la más cercana a la de los *Peromyscus* del GE.
- El GG4 y el GG1 son semejantes en forma, dependiendo del carácter.
- La forma de *M. cryophilus* es derivada como la de los GG1-4 a partir de diferentes posibilidades, pero tiende hacia autopomorfias, lo que produce su ubicación en diferentes sitios y una politomía en el cladograma de consenso.
- Entre los GE, el taxón más lejano, *O. banderanus*, tiene una forma derivada en CAAC, CPAC y CPCC, pero retiene la forma de la raíz en BCRL y BCNL.
- La forma de *P. melanocarpus* y *P. ochraventer* es sinapomórfica desde la raíz e igual para el BCRL, pero la forma de *P. ochraventer* deriva en los otros caracteres.
- *P. mexicanus totontepecus* comparte el estado de la raíz (BCNL, CAAC) o deriva del mismo (CPAC, CPCC), o es completamente derivada (BCNL) hacia un siguiente cambio. La forma de su BCNL es compartida con el estado ancestral del que deriva el resto de las OTUs.
- Los estados de forma en los caracteres de *M. cryophilus* y los GG1-5, provienen de un probable estado en la raíz (CPAC, CPCC) o de cambios más recientes (BCRL, CPAAC, BCNL).

- La topología de la filogenia simple de la forma difiere de la topología de la filogenia del tamaño sin transformar las medidas lineares, por cuanto al orden de los GG1-5 y es más semejante con una de las filogenias moleculares simples. En ambas filogenias con caracteres morfométricos, *M. cryophilus* se mezcla con los GG1-5.
- En general, la ubicación de los GG1-4 en la topología de la filogenia simple de la forma con caracteres sin transformar, coincide con la topología de la filogenia molecular para los genes de la NDAH analizados.
- La topología de la filogenia de la forma usando caracteres discretizados, es más semejante a todas las topologías obtenidas con el *Cyt-b* y con máxima parsimonia con los genes de la NADH usados, aunque de manera menos evidente porque los GG4-GG1 están juntos y, como en la mayoría de las obtenidas hasta ahora, los GG3-GG2 permanecen juntos.

CAPÍTULO 4. FILOGENIAS INTEGRADAS

INTRODUCCIÓN

Este capítulo es el corolario de todos los análisis filogenéticos realizados en los Capítulos previos, junto con la comparación de los resultados y la propuesta de recomendaciones para el estado de las poblaciones actualmente asignadas a *Peromyscus fuvvus*. Primero se integran los caracteres genéticos que incluyen los pares de bases de las dos secuencias de genes analizadas en el Capítulo 1. Sigue la integración de los caracteres morfométricos, incluyendo las medidas lineares utilizadas para analizar el tamaño de todo el cráneo (Capítulo 2), la forma cráneoventral (Capítulo 3) y el respectivo tamaño del centroide en el espacio morfogeométrico (este Capítulo). Para lograr esto, se ha tenido que seleccionar nuevamente los ejemplares analizados y por la carencia de caracteres moleculares, desafortunadamente se ha tenido que excluir al GG5 (La Esperanza, Oaxaca) de los análisis, pero en la discusión se le alude.

Para generar las bases teóricas de los análisis en esta sección, se hizo una revisión de literatura publicada desde la década de los 70s del S. XX hasta la más reciente (2018) considerando, entre otros, los siguientes temas: cómo manejar la información en filogenias integradas cuando no se tienen los mismos ejemplares con los mismos tipos de datos; comparar árboles generados a partir de diferentes caracteres y métodos; validación de decisiones taxonómicas, conforme al tipo de marcador molecular (e. g. genes mitocondriales vs. nucleares); establecer una

relación de la forma de los árboles con modelos y modos de especiación. Estas bases se retoman en la discusión de la tesis.

METODOLOGÍA.

Filogenias Moleculares Integradas (Genes Mitocondriales)

Selección de secuencias y representatividad geográfica. Se generó un análisis filogenético combinando la información de los genes mitocondriales *Cyt-b* y ND3-ND4L-ND4. Para ello, se seleccionaron solo localidades específicas de colecta (LEC) donde ambos genes fueron obtenidos o de aquellas LEC que fueran suficientemente cercanas entre sí (≤ 10 Km) y que estuviesen bajo condiciones ambientales similares. Asimismo, se ajustó el número de secuencias dentro de cada LEC para que fuera el mismo en uno y otro gen (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Grupos genéticos (GG) del GI con su designación taxonómica (DT), mostrando la procedencia (Estado; LEC. Localidad,) de las secuencias genéticas usadas en los análisis filogenéticos integrados con genes mitocondriales Citocromo-*b* (719 nb) y ND3-ND4L-ND4 (917 nb).

GG(DT)	Estado	<i>Cyt-b</i> ^a	ND3-ND4L-ND4 ^b
		LEC. Localidad	LEC. Localidad
GG1 (P1)	San Luis Potosí	3. Ejido Aguayo, 6.2 km N Xilitla	3. Ejido Aguayo, 6.2km N Xilitla
GG2 (Pa)	Hidalgo	35. 3 km E Tlanchinol	42. 1 Km N, 2 Km E Tlanchinol
GG2 (Pa)	Hidalgo		37. 4 Km E Tlanchinol
GG2 (Pa)	Hidalgo	80.El Potrero, 10 km SW Tenango de Doria	78. Tenango de Doria
GG2 (Pa)	Veracruz	65. La Colonia, 6.5 km W Zacualpan	63.3.2 E km Zacualpan
GG3 (P1)	Veracruz	115. Banderillas, 6 km NW Xalapa	127. Xico

**GG4
(Oax18)**

Oaxaca

157. 1.5 km S Puerto de la
Soledad

150. Puerto de la Soledad

Secuencias obtenidas y modificadas de ^aHarris *et al.* 2000 y ^bÁvila-Valle *et alii* 2012. LEC, número de la localidad específica de colecta.

Las secuencias del Grupo Interno (GI) provienen del GenBank® (Genetic Sequence Database, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>, EUA, National Center of Biotechnology Information, NCBI; National Institutes of Health, NIH), Cuadro 4.1, pero fueron analizadas por Harris *et alii* 2000 (*Cyt-b*) y Ávila-Valle *et alii* 2012 (ND3-ND4), respectivamente. En el Capítulo 2 se mencionaron los ajustes para transformar las últimas secuencias en secuencias ND3-ND4L-ND4.

Matriz de caracteres. Se construyó una matriz con 58 secuencias para los cuatro Grupos Genéticos (GG1-4), las cuales provienen de trece LEC seleccionadas entre ambos genes (Cuadros 4.1), junto con las correspondientes secuencias del Grupo Externo (GE, n = 5), obtenidas en el GenBank y de la literatura (*Cyt-b*: a, Bradley *et al.* 2007; b, Light *et al.* 2016. ND3-ND4L-DN4: c, Ávila-Valle *et al.* 2005; d, Wade 1990; e, Ávila-Valle *et al.* 2012) como se indica en el Cuadro 4.2. La matriz de caracteres quedó compuesta entonces por 34 LEC en los renglones (GI, n = 29; GE, n = 5) y 1690 bases en las columnas (719 nb, *Cyt-b*; 971 nb, ND3-ND4L-ND4).

Cuadro 4.2. Representación de las OTUs por 34 secuencias extraídas de 13 LEC para los GG1-4 del GI, junto con las cinco secuencias individuales obtenidas del GenBank para representar individualmente a las respectivas OTUs del GE. Ver Cuadro 4.1.

GG (DT)	Gen Citocromo-b, <i>Cyt-b</i>				Genes ND3-ND4L-ND4		Total
	LEC*	#GnBk	Clave	LEC*	#GnBk	Clave	
GG1 (PI)	3	AF270981, AF270987, AF271001, AF271004, AF271006, AF271015, AF271016, AF271020	Xili1-8	3	JN885476, JN885477, JN885478, JN885479, JN885480, JN885481, JN885482, JN885483.	Xili1-8	16
GG2	35	AF270989, AF270998,	Tlan1-5	42/37	JN885494, JN885495,	Tlan1-5	10

(Pa)		AF270999, AF271002, AF271008.			JN885496, JN885497, JN885498		
GG2 (Pa)	80	AF270991, AF271003, AF271005, AF271009.	TeDo1-4	78	JN885511, JN885512, JN885513, JN885514	TeDo1-4	8
GG2 (Pa)	65	AF270985, AF270993, AF271021	Zacu1-3	63	JN885504, JN885505, JN885506.	Zacu1-3	6
GG3 (Pf)	115	AF270980, AF271030, AF271031, AF271032.	Xalp1-4	127	JN885528, JN885529, JN885530, JN885531.	Xalp1-4	4
GG4 (Oax18)	157	AF270992, AF270994, AF270995, AF270996, AF270999.	PtSo1-5	150	JN885533, JN885534, JN885535, JN885536, JN885537	PtSo1-5	10
Oba	a	DQ000473	Oba	c	U83860	Oba	2
Poc	b	JX910119	Poc	d		Poc	2
Pml	a	EF028173	Pml	e	JN885472	Pml	2
Pmt	a	AY376425	Pmt	c	U83862	Pmt	2
Mcr	a	DQ861373	Mcr	e	DQ793119	Mcr	2

*Ver la localidad en el Cuadro 4.1 para los GG; la letra indica a los autores referidos en el texto. Abreviaturas como en el Cuadro 1.1.

Filogenias moleculares integradas. Las búsquedas de árbol(es) para los datos genéticos combinados, se hicieron nuevamente en el programa TNT (Tree analysis using New Technology, Ver. 1.1, Fundación Miguel Lilo, Ministerio de Educación, Tucuman, Argentina, The Willy Henning Society, WHS, <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>, Goloboff *et al.* 2008) usando Máxima Parsimonia (MP), de acuerdo con los protocolos mencionados en el Capítulo 2 y usando la optimización de Farris (1970) para determinar *a priori* el número de pasos en la construcción de los árboles de Wagner en donde los estados de cualquier carácter multiestado tienen la misma probabilidad de suceder en un orden que en otro, o sea, pueden revertir; asimismo, como los caracteres multiestado se tratan como aditivos, entonces cada cambio es un paso que se suma, dependiendo de los números de los estados involucrados, *e. g.*, un cambio del estado 5 al estado 8, implicará tres pasos (5 a 6; 6 a 7; 7 a 8).

Filogenias Morfométricas Integradas (Tamaño + Forma)

Filogenias usando caracteres con estados continuos. Para construir la filogenia integrada con los caracteres morfométricos para el tamaño craneal y la forma y tamaño cráneoventral, se realizaron dos búsquedas de árboles más parsimoniosos. En la primera, se combinaron los promedios de las 18 medidas craneales (Tamaño, Capítulo 3) con las coordenadas correspondientes a las cinco configuraciones promedio, generadas con Morfometría Geométrica (MG), de los cinco caracteres morfogeométricos (Forma cráneoventral, Capítulo 4) por Unidad Taxonómica Operativa (OTU en inglés). Además, en este Capítulo se agregó el tamaño promedio de las OTUs, considerando el tamaño del centroide de cada OTU para cada configuración ($n = 5$). El centroide de una configuración es un punto central promedio, con respecto de todas sus marcas (Zelditch *et al.* 2004); por ende, para calcular su posición, se promedian todas las X y todas Y de cada marca en la configuración; luego, las distancias al cuadrado de cada marca al centro, se calculan usando la fórmula estándar para una distancia cuadrada entre dos puntos $(X_i - X_j)^2 + (Y_i - Y_j)^2$. El tamaño del centroide (CS, centroid size) es una medida geométrica de escala que se usa para definir la distancia Procrustes (*e. g.*, la distancia entre dos puntos dentro del espacio generado al eliminar la rotación o espacio de Kendall, ver Capítulo 4, Zelditch *et al.* 2004, Toro *et al.* 2010). El CS se calcula como la raíz cuadrada (para dar una medida linearizada del tamaño) de la suma de las distancias al cuadrado (*e. g.*, medida de tamaño con relación a un área) desde cada marca en la configuración hacia al centroide; es la medida de tamaño usada en MG porque

tiene la ventaja de no correlacionarse con la forma, en ausencia de alometría (Zelditch *et al.* 2004).

El procedimiento para obtener el CS se hizo importando los archivos TPS a CoordGen8 de la serie IMP8 (Canisius College, Buffalo, NY, <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>, Sheets 2002), en donde se proyectó la forma promedio de cada OTU; el programa construyó la información de las coordenadas de cada marca y calculó el valor del CS por defecto, como se explicó antes. Esta información se guardó en un archivo de texto (ASCII) con la opción Save coordinates del menú Save Procrustes, el cual se importó a una hoja de cálculo (Excel ver. 2010, Microsoft). Ahí se usó la última columna por ser la que contiene la información del CS de cada individuo en la OTU, para obtener una estadística descriptiva con el promedio, la desviación estándar y los valores mínimo y máximo.

La matriz de caracteres resultante (10r x 28c) quedó compuesta por las diez OTUs (5 GE y 5 GI) en los renglones y por el promedio para cada una de las medidas lineares para el tamaño + los respectivos tamaños del centroides + las configuraciones promedio de la forma en las columnas (18+5+5). La matriz se importó a TNT para realizar la búsqueda del árbol o árboles más parsimoniosos (MP), a partir de una búsqueda heurística con árboles de Wagner y TBR + TBR con 1000 repeticiones y manteniendo 50 árboles por repetición. Posteriormente, se hizo un remuestreo bootstrap con 1000 repeticiones para el soporte de las ramas.

En la segunda búsqueda, usando caracteres con estados continuos (sin discretizar), la matriz anterior fue reducida a 10r x 14c (10 OTUs x 14 caracteres; 4+5+5), pues

sólo se dejaron las cuatro medidas de tamaño (Longitud craneal, LOCR; Longitud Nasal, LONA; Longitud mandibular, LOMA; Anchura cigomática, ANCI) con mayor importancia en los análisis de componentes principales (PCA) descritos para el tamaño (Capítulo 3). La matriz reducida se importó a TNT para repetir el método de búsqueda de árboles más parsimoniosos descrito, junto con el remuestreo bootstrap con 1000 repeticiones.

Filogenias usando caracteres con estados discretos. Los protocolos para la discretización de caracteres morfométricos se describen en los Capítulos 3 (tamaño) y 4 (forma), respectivamente. Otra vez se realizaron búsquedas para encontrar el o los árboles más parsimoniosos con TNT, usando los promedios de los caracteres de tamaño y de las configuraciones promedio para los cinco caracteres de forma con sus estados discretizados por OTU. Asimismo, se agregaron los centroides de las configuraciones, transformados, mediante el método utilizado por Guerrero *et alii* (2003).

El método propuesto por Guerrero *et alii* (2003) se basa en probar si existe una asociación estadísticamente significativa entre cierto carácter cuantitativo (e. g., el CS de una OTU en un carácter de forma, obtenido del promedio de todos los CS de los individuos en ella, como estado de carácter) y ciertos grupos discretos *a priori* (e. g., las OTUs, como variable respuesta), mediante comparaciones pareadas múltiples con ANOVAs de una sola vía por cada carácter. Cuando se rechazó la hipótesis de igualdad entre al menos un par de promedios ($\alpha \leq 0.05$), se desarrollaron pruebas *post hoc* de Tukey para encontrar grupos homogéneos de promedios entre las OTUs,

usando el mismo nivel de significancia. Para evaluar la varianza dentro y entre las OTUs, conforme al método de Tukey, también se construyeron los respectivos intervalos de confianza al 95% (IC95%). Cuando el CS promedio de una OTU podía estar ubicado en más de un grupo, se le codificó con un “?”. Estos cálculos se hicieron con el programa XLSTAT (Ver. 2013, complementos estadísticos para Excel, desarrollados por Addinsoft, New York, NY).

La matriz con los caracteres morfométricos transformados para la forma y el tamaño para la primera búsqueda (10r x 28c), quedó compuesta por las diez OTUs en los renglones y los 28 caracteres (5 configuraciones, 5 centroides y 18 medidas lineares) en las columnas (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Matriz de caracteres de forma y tamaño del cráneo con estados discretizados para la filogenia integrada de la morfología.

OTU	Forma cráneoventral Configuraciones					Tamaño cráneoventral Tamaño del Centroide (CS)					Tamaño craneal Medidas Lineares			
	BCRL	CAAC	CPAC	CPCC	BCNL	CS BCRL	CS CAAC	CS CPAC	CS CPCC	CS BCNL	LOCR	LONA	LOFR	AANA
<i>Oba</i>	6	3	2	2	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mcr</i>	4	2	3	5	4	2	2	2	2	2	2	2	2	?
<i>Pmt</i>	6	4	4	4	8	?	3	3	3	3	4	3	1	1
<i>Poc</i>	5	4	9	3	3	3	4	4	4	4	3	4	3	1
<i>Pml</i>	5	5	5	6	6	4	5	3	3	5	4	5	4	1
<i>GG1</i>	7	7	7	5	8	7	1	5	?	5	2	7	1	5
<i>GG2</i>	8	9	8	5	7	4	1	5	3	6	6	2	4	3
<i>GG3</i>	8	9	8	5	7	6	6	6	5	7	5	?	5	4
<i>GG4</i>	9	8	6	5	9	5	?	?	5	?	4	6	4	2
<i>GG5</i>	9	8	5	6	5	?	4	4	5	?	?	6	6	2

OTU	Tamaño craneal Medidas Lineares													
	APNA	ANIN	ANFO	ANCI	ANCC	HMXD	ALAR	ALMR	ALCR	LOBU	ANBU	LOMA	HMMD	ALMA
<i>Oba</i>	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1

Mcr	2	2	2	2	2	2	2	1	2	?	?	2	2	2
Pmt	1	3	2	3	1	3	2	?	3	2	1	3	3	1
Poc	3	4	3	1	3	3	3	2	4	1	2	4	3	3
Pml	1	5	3	4	4	4	4	2	?	2	2	?	4	1
GG1	1	6	5	5	2	5	5	4	5	6	5	2	6	5
GG2	4	8	5	4	5	5	2	1	4	5	6	6	6	1
GG3	3	7	4	4	5	5	2	?	4	4	5	6	6	1
GG4	3	5	4	?	4	4	2	3	4	3	4	5	5	4
GG5	3	6	4	4	2	5	2	?	?	?	3	6	5	?

Ver Cuadros 3.1, 4.1 y 4.3 para abreviaturas. ?, Indica estado ambiguo (> 1 grupo de promedios).

Como antes, en la matriz de caracteres (10r x 14f) para la segunda búsqueda, también se redujeron a cuatro las medidas lineares (LOCR, LONA, LOMA y ANCI). Cada una de estas matrices se importó a TNT donde se hizo el análisis filogenético utilizando el método de búsqueda mencionado para las filogenias anteriores.

Filogenia con Caracteres Moleculares y Morfología

Representación geográfica y selección de ejemplares. Para llevar a cabo el análisis filogenético usando caracteres moleculares (secuencias genéticas mitocondriales), de todo el tamaño craneal (medidas lineares) y morfogeométricas para la forma cráneoventral y linearizadas para el tamaño (configuraciones de puntos y sus CS, respectivamente), se usaron las mismas LEC o las LEC más cercanas con las mismas condiciones ambientales y que: a) estuviesen representadas por secuencias para ambos genes; b) tuviesen ejemplares medidos tanto para todo el tamaño craneal como para la forma y tamaño cráneoventral. En el Cuadro 4.4 se muestran las LEC seleccionadas con los ejemplares medidos para los caracteres morfométricos en relación con las LEC para los caracteres moleculares (Cuadros 4.1 y 4.2).

Cuadro 4.4. Ejemplares de los GG medidos para los análisis morfométricos con su representación numérica, procedencia geográfica y Colección de resguardo. Ver Cuadros 4.1 y 4.2.

GG	n	LEC. Localidad, Estado (Colección)	Clave	
GG1 (Pl)	3	8. Apetzco, 0.5 Km N, 2 Km O Xilitla, San Luís Potosí(UAMI)	Xili1-8	
	3	16. Km 241 carretera Xilitla, El Rizal; San Luís Potosí(MZFC-M)		
	2	19.11 Km S, 8 Km O Xilitla, San Luís Potosí(UAMI)		
GG2 (Pa)	2	45.1.5 Km S, 3.8 Km O Tlanchinol, Hidalgo(UAMI)	Tlan1-5	
	5	47.2 Km S, 3 Km W Tlanchinol, Hidalgo(UAMI)		
	4	78. Tenango de Doria, Hidalgo(MZFC-M)		Tedo1-4
	3	62. 1 Km E Zacualpan, Veracruz(MZFC-M)		Zacu1-3
GG3 (Pf)	4	116. 1.5 Km SE Banderillas, Veracruz(UAMI)	XIPa1-4	
GG4 (Oax18)	5	151. Teotitlán, Puerto de la Soledad, Huehuetlán, Oaxaca(MZFC-M)	PtSI1-5	

n, número de ejemplares. LEC, número de la localidad específica de colecta.

A partir de los adultos maduros (edad 4) seleccionados (Cuadro 4.4), se obtuvieron en CoordGen8 (IMP8) las configuraciones promedio para cada carácter morfogeométrico por OTU, junto con la media por OTU del respectivo CS. Con esa información se construyó un archivo de texto con las correspondientes coordenadas de las marcas para cada carácter morfogeométrico y sus respectivos CS, el cual se disoció a su vez en dos archivos de texto para obtener dos bloques de información por separado (configuraciones cráneoventrales y CS, respectivamente). Luego, se construyeron otros tres nuevos bloques de información en el mismo formato. El primero para el tamaño craneal, usando el promedio por OTU de cada una de las 18 medidas lineares. Los dos últimos bloques de información correspondieron a los genes mitocondriales *Cyt-b* y ND3-ND4L-ND4, respectivamente. A cada uno de estos archivos se le sumó la información de los GE.

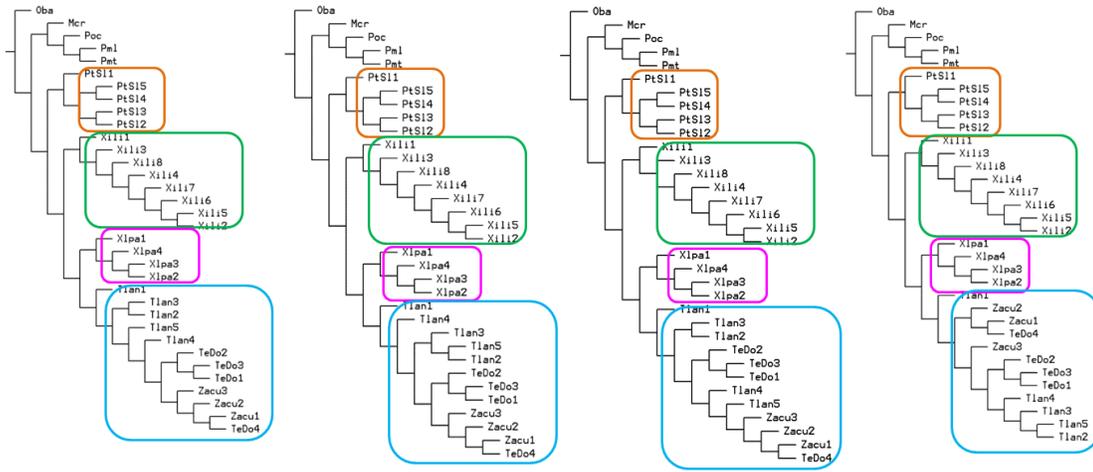
Con toda esa información en bloques, se construyó la matriz de caracteres, la cual contiene: a) 719 nb del gen *Cyt-b*; b) 971 nb de los genes ND3-ND4L-ND4; c) 5 caracteres morfogeométricos; d) los 5CS correspondientes y e) 18 medidas lineares. Esta matriz de 34 OTUs (29 GI + 5 GE) x 1718 caracteres, fue importada a TNT en donde se hizo la búsqueda del árbol o árboles más parsimoniosos, utilizando la metodología descrita en la sección anterior. Al finalizar, se hizo un remuestreo bootstrap para obtener un porcentaje de soporte para las ramas.

En una segunda búsqueda, se ajustó la matriz de caracteres para dejar sólo las cuatro medidas de tamaño craneal LOCR, LONA, LOMA y ANCI. Esta nueva matriz de 34 OTUs x1704 caracteres fue llevada a TNT para realizar la búsqueda del o los arboles más parsimoniosos bajo el mismo protocolo.

RESULTADOS

Filogenia molecular integrada. Se obtuvieron cuatro árboles con $L = 1298$, $IC = 0.649$, $IR = 0.743$ y su cladograma de consenso estricto (CE), como se muestra en la figura 4.1. Las diferencias entre los árboles se deben a la posición relativa de los ejemplares incluidos en el GG2 (*Pa*) de Tlanchinol y Tenango de Doria, Hidalgo, con respecto de los ejemplares de Zacualpan, Veracruz (Fig. 4.1A).

A. Filogenias moleculares integradas (*Cyt-b* + ND3-ND4L-ND4)



B. Consenso estricto para las filogenias moleculares integradas (*Cyt-b* + ND3-ND4L-ND4)

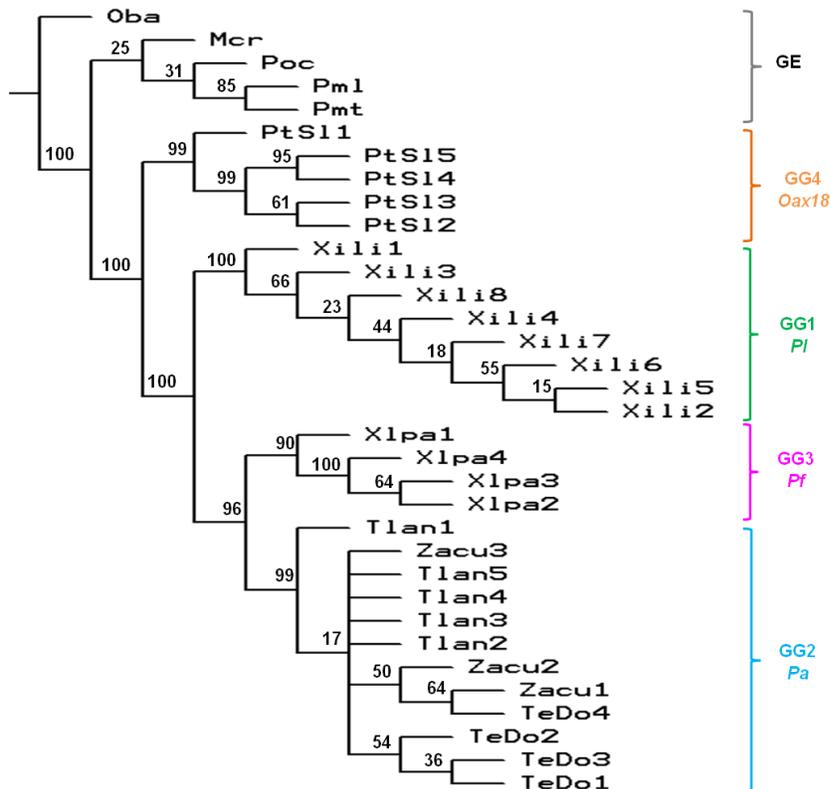


Figura 4.1.A. Filogenias moleculares integradas con los genes mitocondriales *Cyt-b* y ND3-ND4L-ND4.B con MP. **B.** Cladograma de consenso estricto MP. Los números sobre los nodos corresponden al porcentaje de soporte de las ramas por 1000 réplicas bootstrap.

A nivel de las OTUs, en todas las topologías, *Osgoodomys banderanus* (*Oba*) es el taxón basal en el cladograma, del cual diverge un clado conformado por *Megadontomys cryophilus* (*Mcr*) y los *Peromyscus* del GE (*Peromyscus ochraventer*, *Poc*; *Peromyscus melanocarpus*, *Pml*; *Peromyscus mexicanus totontepecus*, *Pmt*). Este último clado tiene por grupo hermano a todas las OTUs del GI, de las cuales las secuencias de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4, *Oax18*) son las primeras en separarse de otro clado que contiene el resto de los GG. Luego continúa la separación entre las secuencias más derivadas con las pertenecientes al GG1 (*latirostris*, *Pl*), por un lado, mientras que por el otro, las secuencias de los GG3 (*furvus*, *Pf*) y GG2 (*angustirostris*, *Pa*) quedan en el clado hermano al GG1 y pero también separadas entre sí.

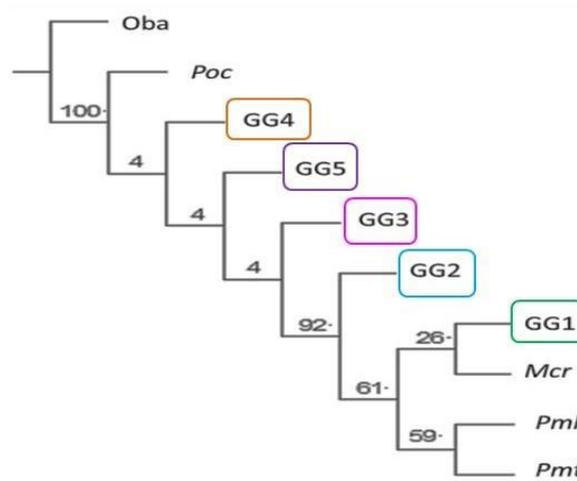
Las ramas que derivan hacia los subgrupos de GG tuvieron soporte completo (100%) o muy alto (90-99%). No hubo mezcla de los GE con los GI y dentro de los GI, cada GG es reconocible, siendo el GG4 basal, seguido por el GG1, el cual está separado de los GG3 y GG2 en el mismo un clado, pero separados entre sí.

Filogenias morfométricas integradas (tamaño y forma).

Filogenias integradas con la forma y tamaño, usando caracteres con estados continuos (Fig. 4.2). De la primera búsqueda (matriz de caracteres: 10 OTUs x 28 caracteres), se obtuvo un solo árbol con una $L = 346.80$, $CI = 0.763$ y $CR = 0.779$ (Fig. 4.2A) desbalanceado y sólo simétrico en los grupos más derivados. En cuanto a la topología, *Oba* se mantiene basal desde la raíz, mientras que por la otra rama de la raíz derivan paso a paso, *Poc* y los GG4 (*Oax18*), GG5 (*Oax19*), GG3 (*Pf*) y GG2

(*Pa*). En esta secuencia, sólo la bifurcación hacia *Poc* es soportada completamente, pero luego es sumamente pobre (4%) hasta el GG3.

A. Morfología integrada con 28 caracteres con estados continuos



B. Morfología integrada con 14 caracteres con estados continuos

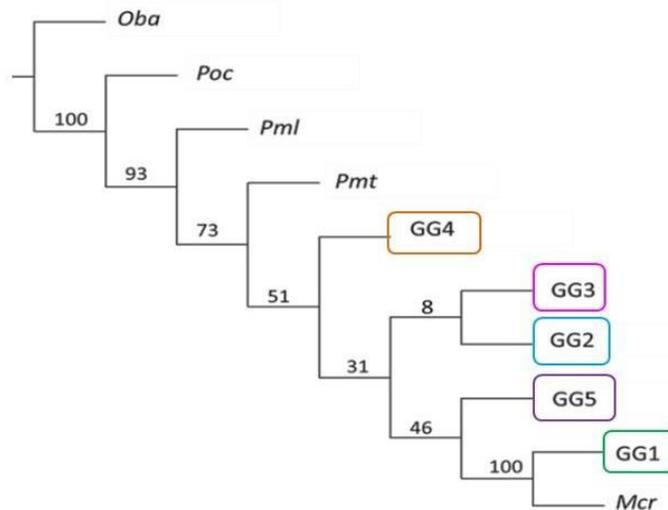


Figura 4.2. **A.** Árbol filogenético usando cinco configuraciones de forma cráneoventral, el tamaño de los cinco respectivos centroides y 18 caracteres lineares de tamaño craneal. **B.** Igual que en A, pero manteniendo sólo las variables LOCR, LONA, LOMA y ANCI entre los caracteres de tamaño craneal. Los números arriba de las ramas son los soportes luego de 1000 réplicas bootstrap.

En esa secuencia, sólo la bifurcación hacia *Poc* es soportada completamente, pero luego el soporte hasta el GG3 es sumamente pobre (4%). Del último paso surge una rama bien soportada (92%) entre el GG2 y un clado con los dos pares de OTUs hermanos más derivados: por un lado están el GG1 (*Pl*) con *Mcr* y por el otro *Pml* con *Pmt*; todos estos clados sin embargo, están pobre o moderadamente soportados (Fig. 4.2A).

Los soportes de ramas mejoraron en la segunda topología obtenida con 14 caracteres (*i.e.*, los caracteres para el tamaño se redujeron a LOCR, LONA, LOMA y ANCI) en el único árbol obtenido, el cual tuvo $L = 32.25$, $CI = 0.650$ y $RI = 0.550$ (Fig. 4.2B). En este árbol con forma parecida al anterior, la conformación de los grupos del GI fue diferente, con la excepción de *Oba* y *Poc* que conservan su posición secuencial relativa (Fig. 4.2B). Siguen paso a paso *Pml*, *Pmt* y el GG4. Luego, un clado general agrupa a los GG3 y GG2 en un mismo clado hermano de otro clado que conjunta al GG5 con un subclado integrado por el GG1 y *Mcr*. La separación es completa para *Poc* y el clado GG1-*Mcr*, respectivamente; la última en comparación con los otros soportes de la topología interna. Este análisis tiene el soporte más bajo de remuestreo para el clado con los GG2 y GG3. *Pmt* es el GE hermano al GI. Entre los GG restantes, GG4 es el basal a los demás GI, mientras que GG5 es un grupo hermano al clado de *Mcr* y GG1.

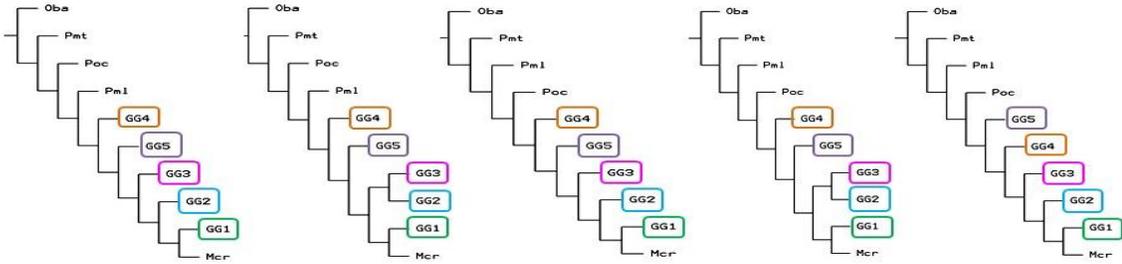
Filogenias integradas con la forma y tamaño, usando caracteres con estados discretizados (Fig. 4.3). Al utilizar la matriz integrada con 28 caracteres discretizados para una primera búsqueda, se encontraron cinco árboles más

parsimoniosos (Fig. 4.3A) con una $L = 146$, $CI = 0.925$, $IR = 0.718$, a partir de los cuales se construyó un cladograma de CE (Fig. 4.3B). Las diferencias entre los árboles (Fig. 4.3A), estriban en la posición alternativa de *Poc* y *Pml*, del GG4 (Oax18) con respecto del GG5 (Oax19) y de si el GG3 (*Pf*) se asocia o no con el GG2 (*Pa*).

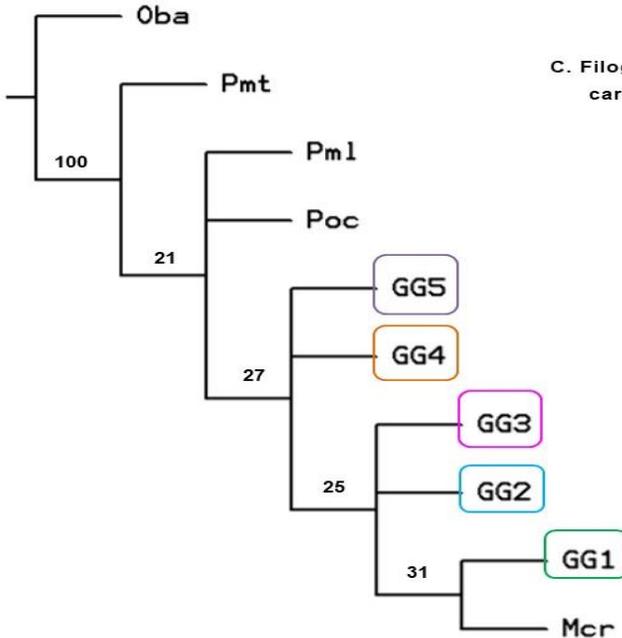
Aunque la topología del CE (Fig. 4.3B) tiene bajos soportes de remuestreo, se recupera una relación entre OTUs similar a la hallada con caracteres continuos y aunque presenta tres politomías. Se mantiene que *Oba* es basal y que sigue *Pmt* como hermano a la raíz. Sigue la politomía *Pml* + *Poc* + GGs y *Mcr*. En ese último clado, los GG de Oaxaca (GG4 y GG5) son politómicos, pero basales a los demás GGs y a *Mcr*. Ya como las OTUs más derivadas, queda la politomía del GG3 (*Pf*) con el GG2 (*Pa*) y el clado con la asociación de *Mcr* y el GG1 (*Pl*).

Finalmente, al reducir la matriz integrada a 14 caracteres discretos, se obtuvo un solo árbol (Fig. 5.3C) con $L = 77$, $IC = 0.978$, $IR = 0.833$. Este árbol tiene una forma más balanceada con dos grandes clados, después de *Oba*, pero sus soportes son más bajos que en el anterior. En el primer gran clado, se asocian secuencialmente *Poc* y *Pml* con el clado GG5-GG4. En el siguiente gran clado *Pmt* es basal a otras dos asociaciones con las OTUs que tienen el tamaño y la forma más derivados: el GG2 es hermano del GG3, mientras que el GG1 lo es de *Mcr*. Cabe destacar sin embargo, que todas las asociaciones entre los GG carecen de soporte de remuestreo.

A. Filogenias de Morfología Integradas con 28 caracteres con estados discretizados :



B. Consenso estricto para las filogenias en A



C. Filogenia de Morfología Integrada con 14 caracteres con estados discretizados

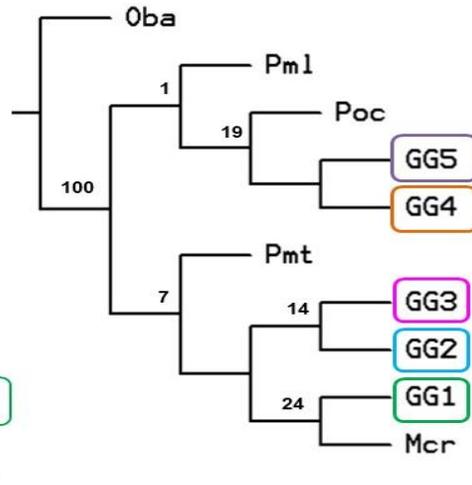


Figura 4.3. **A.** Árboles resultantes de usar cinco configuraciones de forma cráneoventral, el tamaño de los cinco respectivos centroides y 18 caracteres lineares de tamaño craneal, todos con estados discretizados. **B.** Filogenia con 28 caracteres discretizados, de acuerdo al cladograma de CE para los árboles en A. **C.** Árbol filogenético usando las mismas configuraciones de forma cráneoventral, sus cinco respectivos centroides y sólo las variables de magnitud craneal LOCR, LONA, LOMA y ANCI en los caracteres de tamaño craneal. Los números arriba de las ramas son los soportes luego de 1000 réplicas bootstrap.

Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos. La filogenia con la primera búsqueda a partir de una matriz con 1718 caracteres, provenientes de 1690 datos moleculares (719 nb *Cyt-b* + 971 nb ND3-ND4L-ND4) y 28 morfológicos (5 configuraciones cráneoventrales + 5 CS + 18 medidas lineares craneales), resultó en un solo árbol con $L = 1546.55439$, $CI = 0.590$ y $RI = 0.698$ (Fig. 4.4A).

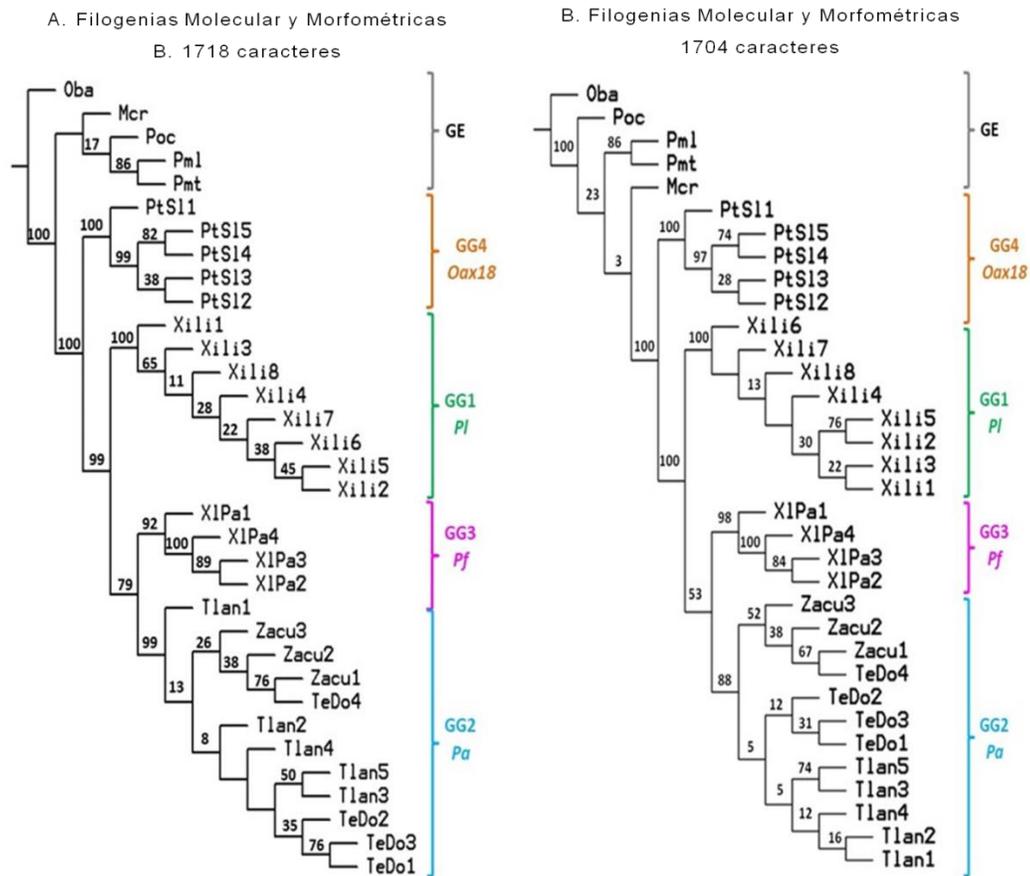


Figura 4.5. Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos para dilucidar el estado sistemático de cuatro grupos genéticos (GG1-4), actualmente asignados a *Peromyscus fuvvus*. Los moleculares incluyen 1636 nb mitocondriales (719 nb *Cyt-b* + 971 nb ND3-ND4L-ND4) y los morfométricos cinco configuraciones (forma cráneoventral) con sus respectivos CS (tamaño cráneoventral) y un total de 18 (A) o cuatro (B) medidas lineares para el tamaño de todo el cráneo. Los números encima de las ramas son porcentajes después de 1000 réplicas bootstrap.

En la topología del árbol (Fig. 4.4A), se retoman y definen muchas de las relaciones que tuvieron conflicto entre las OTUs del GE, del GI y entre ambas, cuando sólo se usaron los caracteres morfológicos integrados, ya sea sin transformar o discretizados. De hecho, los soportes para las ramas a nivel de OTUs son altos (88-100%). Las OTUs del GE son basales y están separadas de todos los GG en el GI, los cuales son más derivados. En la secuencia desde la base del árbol con los estados más conservados a nivel genético y morfológico, está *Oba*, seguida por *Poc*, un clado compartido entre *Pml* y *Pmt* y finalmente por *Mcr*. Sigue el GI iniciando con el GG4 (Oax18) que precede al clado más derivado con el GG1 (*Pf*), el cual precede, a su vez, al clado conformado por el GG3 (*Pf*) y el GG2 (*Pa*). Estos dos últimos GG están bien separados. En el GG2, se resuelven casi todas las ambigüedades entre los ejemplares de Tlanchinol y Tenango de Doria (Hidalgo) con Zacualpan (Veracruz), salvo por el ejemplar TeDo4 (gen) del segundo que queda con el clado formado por ejemplares de Veracruz. Mientras que el soporte individual para sendos GG3 (98%) y GG2 (88%) es alto, el soporte para su clado compartido es moderado (53%). Los GG1, GG4 y GG5, tienen soporte total. Cabe mencionar que el soporte entre los GG y *Mcr* es muy bajo.

La segunda búsqueda, hecha ahora con 1704 caracteres (1636 nb +5 configuraciones cráneoventrales + 5 CS + 4 variables lineares: LOCR, LONA, LOMA y ANCI), también dio como resultado un sólo árbol con $L = 1417.59730$, $CI = 0.617$ y $RI = 0.719$ (Fig. 4.4B). Como en el árbol anterior, los GE no se mezclan con los GI, pero hay cambios entre las relaciones de los GE, *Oba* permanece basal, pero ahora

siguen *Poc* solo, luego un clado con *Pml* y *Pmt* del cual se desprenden *Mcr* como grupo hermano de todos los GG, por un lado y el clado de los últimos, por el otro. Los soportes de las ramas para los cambios en el arreglo de los GE son más bajos que en el árbol con 1718 caracteres: 23% para la separación de *Pml-Pmt*, 3% para la de *Mcr* y los GG).

En cuanto al GI, hay cambios entre las secuencias individuales dentro de los clados, pero los GG siguen exactamente el orden descrito en el árbol anterior. El soporte para el GG4 (*Oax18*) y el GG1 (*Pl*) sigue siendo total (100%). Para el GG3 (*Pf*, 98%) y para el GG2 (*Pa*, 88%) mejora; mientras que para la separación entre éstos dos últimos el soporte disminuye (53%).

DISCUSIÓN

Filogenia molecular integrada. Se obtuvieron cambios en los soportes de remuestreo para los clados con la integración de todos los genes en una filogenia, en comparación con las filogenias simples obtenidas solo con *Cyt-b* o con ND3-ND4L-ND4 (Capítulo 1). En contraste con los alcanzados por el *Cyt-b*, los índices de retención y consistencia disminuyeron en un 8% y un 16%, en la filogenia integrada respectivamente. Con los genes de la NDAH analizados, se obtuvo un índice de retención en la filogenia integrada mejor en un 13%, mientras que el índice de consistencia fue igual entre los dos cladogramas.

La longitud del cladograma con los genes integrados aumentó en comparación con las filogenias simples, fue 798 pasos mayor que la del gen *Cyt-b*, y 463 pasos más grande que la de los genes ND3-ND4L-ND4.

Por otra parte, la filogenia molecular integrada tiene una topología congruente por cuanto a las relaciones entre los GG con las filogenias moleculares simples (Capítulo 1) también obtenidas con MP y las diferencias entre ellas sólo abarcan el arreglo de los GE; e. g., en el cladograma simple para el *Cyt-b*, *M. cryophilus* es el grupo hermano de *P. ochraventer*, pero en los análisis tanto de genes combinados como para las secuencias ND3-ND4L-ND4 solas, *P. ochraventer* es cercano al clado conformado por *P. mexicanus totontepeus* y *P. melanocarpus*. De hecho, todos los cladogramas generados con MP, tanto integrados como con genes solos, así como los cladogramas generados con métodos probabilísticos para el gen *Cyt-b* son congruentes en el arreglo del GI con los análisis filogenéticos de Harris *et alii* (2000), quienes usaron MP y Máxima Verosimilitud (MV).

Aunque se trata de métodos muy diferentes respecto a sus bases ontológicas y epistemológicas (De Luna *et al.* 2005), cabe mencionar que el modelo evolutivo utilizado para *Cyt-b* no genera cambios en la topología entre MP y los métodos probabilísticos (Inferencia Bayesiana IB, Máxima Verosimilitud, MV), coincidiendo tanto con la filogenia integrada con MP de esta tesis en la que sólo se usó la optimización de Farris (1970), como con los análisis de Harris *et alii* (2000), quienes usaron el mismo peso en MP y el modelo GTR + G para la evolución de los nucleótidos en MV. En contraste, el segundo modelo evolutivo usado en los análisis filogenéticos simples para los genes ND3-ND4L-ND4 con IB y MV (Capítulo 1), arrojó

un arreglo diferente para el GI que coincide con el arreglo obtenido por Ávila-Valle *et alii* (2012) con el mismo modelo que Harris *et alii* (2000); *e. g.*, ese arreglo es incongruente con la filogenia molecular integrada.

Los diferentes modelos para la evolución de nucleótidos suponen una tasa de mutación diferente entre los genes usados, lo que se refleja en diferencias entre las topologías simples. Pero al integrar la información de ambos genes y analizarlos mediante MP, se asume en la optimización de Farris (1970) que ambos tienen tasas de mutación similares, ya que este análisis le da el mismo peso a cualquier cambio de bases (Morrone 2013). En cambio, al usar un modelo evolutivo, se provee al análisis de información acerca del cambio y transformación de los nucleótidos, lo cual puede afectar las sinapomorfías por las cuales se conforman los grupos y, por lo tanto, afecta el arreglo de las OTUs en el cladograma (Posada y Buckley 2004).

Filogenia integrada para forma y tamaño craneales. Las topologías obtenidas resaltaron ciertas ventajas y desventajas al usar caracteres con estados continuos o con estados discretos. Por un lado, los estados continuos generaron topologías sin politomías, pero con bajos soportes de remuestreo en las ramas, longitud aumentada e índices de retención y consistencia disminuidos; *i. e.*, con la optimización utilizada y los estados de los caracteres como aditivos, aumenta la homoplasia en estas topologías. En comparación, al usar los caracteres con estados discretizados, los soportes en las ramas aumentan, la longitud disminuye y el nivel de homoplasia en el cladograma disminuye.

El uso de 28 caracteres de tamaño discretizados entre los 28 utilizados, genera politomías, las cuales desaparecen al reducir a 14, aunque aumenta la cantidad de GE asociados con los GG. Esto puede deberse al predominio numérico de caracteres de tamaño sobre los de forma, incluyendo el CS, lo que, por ende, refleja las dificultades encontradas con la codificación de los estados (Capítulo 2); *e. g.*, puede deberse a que al correlacionarse más medidas lineares entre sí (*e. g.*, problemas asociados con la redundancia producida por colinearidad y covarianza *sensu* Adams y Felice 2014, Bookstein y Mitteroecker 2014), aumenta la homoplasia en los cladogramas. En cambio, cuando se reduce el número de caracteres de tamaño discretizados, se llega a una cantidad similar a la de los de forma, lo que junto con la integración de los CS cráneoventrales, resuelve mejor la topología con caracteres morfométricos.

Más aún, aunque se esperaría que los cladogramas con 28 caracteres contuvieran mayor información sobre el tamaño de todo el cráneo y, por ende una mejor resolución que los cladogramas con 14 caracteres, al excluir caracteres tanto con estados discretizados como sin transformar, la longitud del árbol se reduce, pues se disminuye el número de pasos y los árboles resultan ser más parsimoniosos y con niveles de homoplasia más bajos. Esto es congruente con Jenner (2004) y Wiens (2004), quienes sugieren que aumentar caracteres en una filogenia es poco favorable si los rasgos agregados son redundantes; *e. g.*, esto pasa con los 14 caracteres de tamaño que fueron excluidos, aun cuando describan otras partes del cráneo, mientras que los cuatro caracteres de tamaño contienen información suficiente.

La filogenia morfométrica integrada tiene mayor ramificación y mejor balance que el cladograma de forma por los dos clados compartidos. Sin embargo, una diferencia más importante es la ubicación de dos de los *Peromyscus* del GE porque en la primera *P. melanocarpus* y *P. mexicanus totontepecus* están más cerca de la base del árbol, sin mezclarse con los GG, pero en el cladograma de consenso estricto de la morfología integrada están entre las OTUs más derivadas y su grupo hermano son *M. cryophilus* con el GG1.

Cuando se usaron los caracteres con estados continuos, hubo una mejor resolución al integrar los caracteres de tamaño y forma que en las respectivas filogenias simples, ya que se presenta un mayor número de clados. En cambio, los cladogramas simples de forma y tamaño presentan mejores soportes de las ramas e índices.

La topología con caracteres discretizados muestra mejor resolución entre los grupos cuando se incluye el tamaño con la forma en el análisis filogenético que en las topologías simples del tamaño y la forma. En los cladogramas simples del tamaño hay presencia de politomías con bajos soportes de ramas cuando se analizan 18 caracteres que se reducen a una sola al reducir también la matriz. Por otro lado la filogenia simple con caracteres morfogeométricos discretizados, no presentó homoplasia y produjo un arreglo evolutivamente informativo. Estas características fueron afectadas cuando se incluyó al tamaño, lo cual sugiere que los caracteres de tamaño discretizados “generaron” homoplasia. Esto podría sugerir que el tamaño aislado no genera filogenias informativas (Lee 2001, Klingenberg y Gidaszewski

2010), pero esto puede deberse más bien a los métodos para discretizar los estados de los caracteres o a la codificación (Wiens 1995, Kipling 2010). Asimismo, también puede adjudicarse a la influencia de otros factores sobre el tamaño como la dieta y otras condiciones ambientales (Lofsvold 1986, McPhee 2004).

En los cladogramas integrados con forma y tamaño se presentan asociaciones del GE con el GI; e. g., el GG1 con *M. cryophilus*, (árboles de 28 y 14 caracteres continuos) y *P. melanocarpus* con el GG5 (árbol de cinco rasgos morfogeométricos). Como ya se mencionó, Dalquest (1950) indica que *P. latirostris* es de dimensiones similares a *M. thomasi* y a *M. nelsoni* y más grande que *P. furvus* de Veracruz pero indica que sus formas varían: e. g., el rostro de *P. latirostris* "...es más amplio y pesado, con nasales y premaxilares grandemente expandidos y con borde interorbital suaves y sin ondulaciones" que el de un *Megadontomys*. La agrupación del GG1 con *M. cryophilus* es únicamente debida a sus tamaños, ya que en el cladograma de caracteres morfogeométricos, aunque son cercanos, no son taxa hermanos. Más aun, solamente en la filogenia con MV para el *Cyt-b* estos dos taxa fueron genéticamente cercanos.

En el caso de *P. melanocarpus* y GG5, es la forma la que los agrupa, si bien esto puede deberse a un fenómeno de canalización ambiental, ya que ambos son de localidades muy cercanas y bajo condiciones climáticas iguales. Otra posibilidad es que podrían compartir una relación más estrecha y conespecífica; sin embargo, dada la ausencia de información genética del GG5 no se pudo descifrar una relación más acertada entre estos taxa.

Aunque se ha criticado el uso de caracteres morfométricos continuos en la construcción de filogenias, al punto en que se ha llegado al extremo de recomendar obviarlos (Scotland *et al.* 2003), otros autores han defendido las llamadas morfofilogenias (Jenner 2004, Wiens 2004, Smith y Turner 2005) y la incorporación de estos caracteres en filogenias integradas con datos moleculares (*e. g.*, Lee y Camens 2009, Ledevin y Millien 2013). De hecho se ha propuesto que los caracteres morfométricos multiestado son más informativos que los binarios (Klingenberg y Monteiro 2005, Klingenberg y Gidaszewski 2010). Entre los requisitos importantes para evitar críticas a los caracteres morfométricos en las filogenias está su relación con procesos de desarrollo que permiten medir su covarianza y con ello evitar la colinearidad (Zelditch *et al.* 1992, 1993, 2004b). Otro punto es que se trate de caracteres con probada información filogenética (Wortley y Scotland 2006, Pisani *et al.* 2007, Polly *et al.* 2016) como los que se han analizado en este trabajo para el tamaño y la forma.

Filogenias integradas con caracteres moleculares y morfométricos. Entre estas filogenias integradas se obtienen topologías similares con 1718 y 1704 caracteres, pero la diferencia más importante es que al reducir caracteres *M. cryophilus* es el grupo hermano a los GG, la longitud se reduce y los índices de consistencia y retención aumentan. La agrupación del GI en ambos cladogramas es congruente con los análisis por genes aislados con MP. Además, la filogenia con 1718 caracteres recrea la misma topología para los genes ND3-ND4L-ND4 con MP. Esto puede deberse por un lado al gran número de caracteres moleculares (nb, número de

bases), ya que estos proveen de una mayor cantidad de sinapormorfias en los clados.

En los cladogramas integrados con todos los tipos de caracteres, los GG se presentan en tres entidades. La más basal está dada por los especímenes de Puerto de la Soledad (GG4), los cuales carecen de denominación taxonómica formal. En un segundo conjunto, el GG1 que corresponde con los especímenes de Xilitla, San Luís Potosí (*latirostris*) es el grupo hermano de los especímenes correspondientes al GG3 (*P. furvus* de Xalapa, Veracruz) y al GG2 (*angustirostris* de Tlanchinol y Tenango de Doria, Hidalgo; Zacualpan Veracruz), los cuales se proyectan en un clado compartido, pero separados. De ser específicas, *furvus* se consideraría como el conjunto de especies dado por *P. latirostris* (GG1), *P. furvus* (GG2+ GG3) y una especie nueva sin denominación taxonómica dada por el GG4, además dentro de *P. furvus* se podrían considerar como subespecies a las entidades formadas por GG2 y GG3 (*P. furvus angustirostris*, *P. furvus furvus*). Otra opción posible es que GG4 sea una nueva especie y que *P. furvus* se considere como una entidad politípica, quedando subordinadas *P. f. latirostris* (GG1) y *P. f. furvus* (GG2 + GG3) dentro de ella. Estas designaciones derivan de la distancia genética obtenida entre los GG, donde el GG1 y GG4 tienen la divergencia genética suficiente para considerarse como entidades diferentes del GG2 y GG3 *sensu* Bradley y Baker (2001) con *Cyt-b* (Tieman-Boege *et al.* 2000; Durish *et al.* 2004; Ordóñez-Garza *et al.* 2010).

Aunque se excluyó de estos últimos análisis por carecer de secuencias, cabe mencionar que el GG5 tiene diferentes asociaciones entre las filogenias simples de

tamaño y forma, así como en la filogenia integradas con ambos caracteres morfométricos. Para el tamaño, GG5 es de dimensiones similares al GG4, por lo cual son cercanos en los cladogramas de medidas lineares; sin embargo, es cercano a *P. melanocarpus* en el análisis filogenético de la forma. Al combinar los caracteres morfométricos, el GG5 es basal a los otros GG, aunque muy cercano al GG4. Estos diferentes arreglos sugieren que, GG5 es un grupo genéticamente emparentado con GG4, pero de forma cráneoventral más semejante a la de *P. melanocarpus*. Dado que, por su distribución geográfica, el GG5 tiene una mayor cercanía con *P. melanocarpus*, la forma similar entre ellos podría tratarse de una convergencia, lo cual es soportado por su práctica sintopía (Kalcounis-Rüppell y Millar 2002, Lalis *et al.* 2009, Alvarado-Serrano *et al.* 2013). Por su parte, es posible que el tamaño también esté siendo canalizado por las condiciones ambientales, o bien, que el tamaño lleve información hereditaria ancestro-dependiente y por ello el GG5 es de dimensiones similares a GG4. Para discernir entre éstas y otras posibilidades, es necesario analizar las secuencias genéticas de los ejemplares de La Esperanza, Oaxaca, e incluirlas en los análisis filogenéticos para dilucidar las posibles relaciones de ancestro-descendencia entre estos grupos.

El grupo externo (GE) hermano al GI en estos análisis es *M. cryophilus*, lo cual concuerda con las filogenias con *Cyt-b*, Bradley *et al.* (2007) donde *M. cryophilus* se comporta como un taxón genéticamente más cercano a *P. furvus* que cualquiera de los tres *Peromyscus* incluidos aquí entre los GE.

Por otro lado, *P. melanocarpus* y *P. m. totontepecus*, los cuales junto con *P. fuvvus* formaban parte del Grupo *mexicanus* (Hooper 1968, Huckaby 1980), en general son cercanos a los GG, pero no hermanos a *fuvvus*. *P. ochraventer*, que también fue considerado como miembro del Grupo *fuvvus* (Carleton 1989), aquí se comporta como un taxón más lejano que los dos anteriores, lo cual coincide con otros autores en confirmar que *P. maniculatus* y *P. ochraventer* no son miembros del grupo *fuvvus* (Wade 1999, Musser y Carleton 2005).

Cabe mencionar *M. cryophilus* tiene una forma derivada y diferente a los patrones encontrados entre los caracteres usados en los GG, lo cual soporta que su forma es autoapomórfica con respecto de las sinapomorfias entre todos los *Peromyscus* analizados aquí. En ese mismo orden de ideas, la forma de *O. banderanus* tiene una combinación de caracteres más ancestrales con otros derivados propios o compartidos con los *Peromyscus*, mientras que éstos últimos tienen un patrón similar entre ellos, siendo mayores los cambios desde los que están en los GE hacia el GI. Ya entre los GG del GI, los cambios más notorios de la forma del cráneoventral ocurren entre los GG5, GG4 y GG1, mientras que ésta se mantiene más conservada y con pocos cambios, especialmente entre el GG2 y el GG3.

Actualmente es claro que las filogenias multicarácter (*e. g.*, con datos de diferente naturaleza y origen) son consideradas más completas que las filogenias simples (*e. g.*, de un solo tipo de datos) porque integran diferentes niveles de información evolutiva (MacLeod 2002, Wortley y Scotland 2006, Zou y Zhang 2016). También es claro que al conjuntar distintas clases de caracteres, es necesario poder interpretar el

tipo y nivel de información que aportan a la filogenia (Felsenstein 1988, 2002, Klingenberg y Gidaszewski 2010), no sólo porque están sujetos a diferentes fuerzas evolutivas en su propio nivel organizativo, sino porque son afectados manera distinta por los entornos interno (e. g., procesos epigenéticos, de desarrollo; interacciones hormonales; metabolismo (Wiens 2001, 2004, Jones y Moriarty 2012) y externo (e. g., nicho, interacciones dentro y entre especies (Lee y Camens 2009, Martínez *et al.* 2014).

CONCLUSIONES

- La combinación de genes mitocondriales generó una topología con mejor resolución que los cladogramas de genes por separado. El aumentar el número de caracteres provee de mejores soportes de ramas a los árboles generados.
- La filogenia con caracteres moleculares integrados tiene la misma topología para los Grupos Genéticos 1 a 4 (GG1-4) que la encontrada para el *Cyt-b* con máxima parsimonia (MP) y métodos probabilísticos (máxima verosimilitud, MV; inferencia bayesiana, IB), así como para los genes ND3-ND4L-ND4 con MP.
- Usar caracteres morfométricos (tamaño y forma), ya sea sin transformar o transformados (discretizados), produce filogenias informativas, lo que soporta que los caracteres usados en este estudio también fueron informativos.
- Reducir el número de caracteres morfométricos sin transformar (continuos), genera mayor número de sinapomorfias y cambia el arreglo dentro y entre los Grupos Internos (GI) y los Grupos Externos (GE).

- Usar caracteres morfométricos discretizados para la filogenia integrada de la forma y el tamaño craneal, genera politomías cuando se incluyen 28 rasgos en el cladograma, mientras que reducir a 14 los caracteres, las disminuye, aunque también disminuye los soportes en las ramas.
- Combinar todos los 28 caracteres morfométricos sin transformar genera una topología que agrupa como las unidades taxonómicas operativas (OTUs) más derivadas a *Megadontomys cryophilus* con el primer Grupo Genético (GG1, latirostris), así como a *Peromyscus melanocarpus* con *P. mexicanus totontepecus*. Pero al reducir a 14 los caracteres morfométricos sin transformar, el GG1 se mantiene pareado con *M. cryophilus*, los *Peromyscus* del Grupo Externo (GE) regresan a ser basales a los GG1-5 y se mantiene el par GG3 (*furvus*)-GG2 (*angustirostris*).
- Salvo por la forma y tamaño más derivados de *M. cryophilus* y el GG1, la ubicación relativa de los GG2-5 se mantiene como en todos los cladogramas para *Cyt-b* y como en los construidos mediante MP para los genes de la NDAH analizados.
- La combinación de los caracteres moleculares con los caracteres morfométricos para el tamaño y la forma, produce topologías con buena resolución, en donde el arreglo de los GI corresponde con el obtenido en todos los cladogramas simples para los genes mitocondriales *Cyt-b* y para ND3-ND4L-ND4 con MP.
- En las topologías integradas con genes y morfometría, el GG2 y el GG3 siempre se comportaron como OTUs cercanas.

- En los cladogramas de tamaño y forma (morfometría) las OTUs cercanas fueron el GG1 con *M. cryophilus*, mientras que el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) y el GG5 (La Esperanza, Oaxaca) permanecieron inmediatamente cercanos o en un mismo clado, en la mayoría de los cladogramas.
- Si se toma en cuenta el cladograma integrado por cuatro genes mitocondriales, la forma y tamaño craneoventrales y los cuatro caracteres lineares del tamaño craneal, el grupo hermano a *furvus* lo conformaría *M. cryophilus*.
- *P. melanocarpus* y GG5 podrían ser entidades estrechamente relacionadas, pero faltan los datos moleculares para corroborar si el GG5 es parte de las OTUs asignadas a *P. furvus sensu lato*, o a *P. melanocarpus*.
- *P. ochraventer* se confirma como un taxón cercano a *furvus sensu lato*, pero no se confirma su membrecía dentro de ese Grupo de especies.
- En soporte de la hipótesis alternativa, las evidencias obtenidas en las filogenias moleculares integradas y las filogenias integradas con datos moleculares y morfométricos, corroboran que el status sistemático de las poblaciones actualmente consideradas dentro de *P. furvus* no presentan una variación correspondiente a una entidad monotípica.
- Todas las evidencias obtenidas con diferentes caracteres y sus análisis, soportan el rearrreglo de las poblaciones actualmente asignadas a *Peromyscus furvus sensu lato*.

- La distinción genética y morfométrica de la población de Puerto de la Soledad, Oaxaca (GG4), garantiza su reconocimiento como *species novo*, la cual aguarda ser descrita formalmente, añadiendo caracteres cualitativos, a los usados aquí.
- Las poblaciones al N de la distribución en los Estados de San Luis Potosí y Querétaro (GG1), retoman el nivel de especie *Peromyscus latirostris* y son más cercanas que la entidad anterior a las poblaciones del centro.
- *Peromyscus fuvvus sensu stricto*, queda en la porción central como especie politípica con dos o más subespecies, una de las cuales corresponde a la nominal, *P. f. fuvvus* (GG3), con distribución en Xalapa y sus inmediaciones, Veracruz. Las demás poblaciones que aquí fueron consideradas en conjunto como el GG2 en las localidades de Hidalgo, el N de Puebla, así como en Zacualpan y sus alrededores, en Veracruz, corresponden con *P. f. angustirostris*.
- Sin embargo, dada la extensión geográfica del área y las separaciones genéticas entre las poblaciones analizadas para *P. f. angustirostris*, es necesario realizar un muestreo más exhaustivo para obtener datos moleculares y morfométricos que permitan discernir si deben permanecer todas bajo ese nombre.

CAPÍTULO 6. TRATADO TAXONÓMICO Y COROLARIO.

INTRODUCCIÓN

Aquí se abordan las descripciones de las entidades taxonómicas esclarecidas en esta tesis, las cuales incluyen cuatro de los Grupos Genéticos (GG1-4). La excepción es el GG5 (La Esperanza, Oaxaca), cuyo *status* sistemático y taxonómico no pudieron resolverse por carecer de datos moleculares y por ello sólo se le incluye en algunas partes como referencia. Al respecto, es importante dilucidar si esta entidad taxonómica sin reconocimiento formal, es genéticamente más cercana a *Peromyscus melanocarpus* o a *P. furvus*.

Para las entidades previamente descritas se mencionan los rasgos cualitativos que aportaron los autores originales (Allen y Chapman 1897, Dalquest 1950, Hall y Álvarez 1961), mientras que para la nueva especie de *Peromyscus* de Puerto de la Soledad, Oaxaca, se ha intentado incluir el estado de cada carácter cualitativo mencionado por esos autores con base en una serie de individuos. Sin embargo, para el desarrollo formal de la descripción de esta *species novo*, queda pendiente analizar más a fondo los caracteres morfológicos cualitativos que puedan ser diagnósticos, tales como el patrón de coloración del pelaje y características cualitativas del cráneo y dentición, los cuales no fueron parte de los analizados en esta tesis. A las descripciones mencionadas, se suman las comparaciones cualitativas que hicieron los autores originales (Allen y Chapman 1897, Dalquest

1950, Hall y Álvarez 1961). A ellas se agrega la información obtenida en esta tesis, junto con las comparaciones entre las entidades taxonómicas resultantes.

También se han construido mapas con las áreas de distribución de las entidades taxonómicas, a partir de todas las localidades específicas de colecta usadas en este trabajo y sobre diferentes capas de información ambiental. Además de asociar y caracterizar las condiciones ambientales bajo las que viven cada uno de los componentes del Grupo *furvus*, también se ha hecho un somero análisis del su hábitat para comentar sobre su estado de conservación, con énfasis en los cambios ocurridos en la vegetación, ya que todos los miembros del Grupo *furvus* son especies sensibles a los cambios ambientales.

METODOLOGÍA.

Caracterización de las entidades taxonómicas. Para las entidades taxonómicas en los Grupos Genéticos 1-3, previamente reconocidas como *Peromyscus furvus* (Allen y Chapman 1897, GG3), *P. latirostris* (Dalquest 1950, GG1) y *P. angustirostris* (Hall y Álvarez 1961, GG2), respectivamente, se tradujeron y transcribieron los caracteres cualitativos que sirvieron tanto para su diagnosis como para las comparaciones con otros taxa en los trabajos originales, mientras que para el GG4 (Puerto de la Soledad, Oaxaca) se revisaron de manera preliminar todas esas características en un grupo de 23 ejemplares (MZFC-M, 2848; 8250, 8252, 8257, 8266, 8312, 8315, 8317, 8321, 8330, 8337-38, 8341, 8346, 10024, 10105, 10336, 10343-45, 10356, 10918-19).

Para actualizar las descripciones de las entidades taxonómicas ya reconocidas (Allen y Chapman 1897, Dalquest 1950, Hall y Álvarez 1961) y para la descripción preliminar de la *species novo*, a los caracteres cualitativos del Cuadro 5.1, se agregaron los caracteres de tamaño (morfométricos lineales, Capítulo 2) de todo el cráneo y los seis caracteres morfogeométricos craneoventrales (forma, Capítulo 3) que fueron distintivos. Asimismo, se incluyeron los taxa usados como grupos externos en las comparaciones.

Recopilación de datos ambientales. Para describir las características generales de las áreas de distribución de las entidades taxonómicas, para cada localidad específica de colecta (LEC) se revisó la división política estatal, la topografía e intervalo de altitudes, los tipos de vegetación y los datos climáticos (temperatura, precipitación), usando bases de datos de acceso gratuito, así como las cartas a escala 1:1000000 digitalizadas en el Sistema de Información Geográfica BIOTICA 5.0 (<http://www.conabio.gob.mx/biotica5/>) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>).

Datos climáticos (**Temperatura, T°**; **Precipitación, P**). Cada LEC fue georreferenciada y verificada en Google Earth (<https://www.google.es/intl/es/earth/>) para agregarle información climática, considerando 19 variables obtenidas de WorldClim, Global Climate Data (base BioClim 2005, <http://www.worldclim.org/bioclim>; Hijmans *et al.* 2005) como sigue:

Temperatura (T°, °C)		Precipitación (P, mm)	
Clave	Descripción	Clave	Descripción
bio_01	T°media anual (T°, en °C)	bio_12	P anual (P)
bio_02	Intervalo promedio diario (Media mensual de (T°máx - T°mín))	bio_13	P del mes más húmedo
bio_03	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (100)	bio_14	P del mes más seco
bio_04	Estacionalidad de la T° (desviación estándar) (100)	bio_15	Estacionalidad de la P (coeficiente de variación)
bio_05	T°máx del mes más caliente	bio_16	P del cuarto más húmedo
bio_06	T° mín de mes más frío	bio_17	P del cuarto más seco
bio_07	Intervalo anual de T° (BIO5-BIO6)	bio_18	P del cuarto más cálido
bio_08	T° promedio del cuarto más húmedo	bio_19	P del cuarto más frío
bio_09	T° promedio del cuarto más seco		
bio_10	T° promedio del cuarto más cálido		
bio_11	T° promedio del cuarto más frío		

Para modelar la distribución de las LEC, se usó la capa Climas (García 1998) en la página de la CONABIO.

Altitud (Alt). Se tomó desde la capa raster (vectorial) de altitud BioClimAltitud (base BioClim 2005, <http://www.worldclim.org/bioclim>) en metros sobre el nivel del mar (simplificados a m). Para modelarla, se usó la capa Curvas de Nivel para la República Mexicana del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI 1998) digitalizada en la página de CONABIO.

Tipos de Vegetación (TV). Para modelar la vegetación original o natural, e histórica, en cada LEC, se usó la carta Fisonómica Estructural de la Vegetación de México (Balduzzi y Tomaseli 1979), en la página de la CONABIO. Luego se proyectaron las LEC sobre la carta Uso de Suelo y Vegetación del INEGI (1999) en la página de la

CONABIO, en donde la vegetación está agrupada con base en Rzedowski (2006), para hacer un seguimiento de los cambios ocurridos durante un lapso de 20 años.

Hidrografía. Se usó la carta Hidrografía (Maderrey y Torres-Rauta 1990), tomada del Atlas Nacional de México, publicado y editado por el Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, accesible en la página de la CONABIO.

Elaboración de mapas de distribución. Los mapas de distribución se generaron en el SIG QGIS Wien (ver. 2.080-2.93, 02-20-2015, QGIS Development Team, Viena, Austria), a partir de todas las localidades analizadas por Harris y Rogers (1999), Harris *et alii* (2000) y Ávila-Valle *et alii* (2012), así como de ejemplares recolectados directamente en campo y ejemplares revisados en colecciones nacionales y de los Estados Unidos de América, de acuerdo con la base de datos de Ávila-Valle *et alii* (2002; ver Anexo 2.1). Para delimitar las áreas de distribución de cada *Peromyscus* en el Grupo *furvus*, incluyendo especies y subespecies, todas las LEC reenumeradas en dirección NW-SE, se reagruparon en localidades grupo (LG) *sensu* Ávila-Valle *et alii* (2012), mediante un determinado sombreado en los mapas, pero considerando ahora el rearrreglo taxonómico propuesto en esta tesis, salvo por los *Peromyscus* de La Esperanza y sus alrededores, a los cuales se les siguió manejando como el quinto Grupo Genético (GG5); dentro de cada taxon. Las LEC dentro de cada miembro del grupo *furvus* fueron proyectadas sobre mapas generados a partir de modelos de información geográfica y ambiental.

Para modelar el área de distribución geográfica de cada entidad taxonómica en el Grupo *furvus* (Fig. 5.1A), en una primera instancia únicamente se incluyó la capa de

Curvas de Nivel (INEGI 1998) en un mapa, pero luego para la descripción de los límites físicos de la distribución (Fig. 5.1B), se usó también la capa de Hidrografía (Maderey y Torres-Rauta 1990) en la página de la CONABIO. A esa información se añadió la proyección de las LEC en cada miembro del Grupo *furvus* para cuantificar la frecuencia con que se presentaron en los tipos de vegetación original (Balduzzi y Tomaseli 1979) en otro mapa (Fig. 5.2).

La información de la vegetación, junto con la obtenida para la altitud (INEGI 1998) y el clima (García 1998) sirvió para documentar las características de la distribución y el hábitat para cada entidad taxonómica,

Status de conservación. Se desconoce mucho sobre la historia natural, así como de información reproductiva y ecológica (e. g., poblacional, interacciones, alimentación) de todas las especies de *Peromyscus* incluidas en el Grupo *furvus* en este trabajo. Sin embargo, para comentar sobre estado de conservación, se hizo una proyección de las LEC, considerando cada entidad taxonómica, en la capa de vegetación original (Balduzzi y Tomaseli 1979) y en la capa de vegetación con cambios ocurridos durante 20 años después (INEGI 1999). Luego, se hizo el conteo de las LEC que cayeron sobre cada tipo de vegetación modificada por taxón, grupo de condiciones ambientales y tipo de vegetación original. Los cambios de vegetación en las mismas LEC se representan como cambios de frecuencias o porcentajes en el hábitat original (pérdidas) o modificado (ganancia) para cada una de las entidades taxonómicas de *Peromyscus* del Grupo *furvus*. Si la vegetación modificada mantuvo las condiciones de sombra y el sotobosque original, entonces se consideró un riesgo

moderado. Pero si se taló el estrato arbóreo original y se segó el sotobosque, entonces se consideró como zona perturbada y el riesgo como amenaza. Para presentar los resultados en términos de porcentajes de tipos de vegetación y cambios, se construyeron diagramas de pie en Excel (ver. 2010, Microsoft). Finalmente, se revisó literatura más reciente (< año 2000) para comentar sobre el estado de conservación de las especies del Grupo *furvus*.

Análisis estadísticos.

Estadística descriptiva. Para resumir la información de las medidas somáticas y de algunas medidas craneales selectas, así como para explorar cómo variaban entre sí los seis grupos de condiciones ambientales (GCA1-6) encontrados entre las LEC con las 20 variables ambientales continuas (19 climáticas, altitud), se calculó la estadística descriptiva (media \pm desviación estándar, valores mínimo y máximo y el coeficiente de variación) en PAST (PAleontological STatistics, Ver. 3.15, Hammer *et al.* 2001). Los datos se presentan en cuadros, diagramas de caja y bigotes elaborados en Excel (ver. 2010, Microsoft). En los diagramas de caja y bigotes, la línea horizontal a la mitad de la caja representa la media y los límites de la misma, representan los valores positivo y negativo de la desviación estándar a ambos lados de la media, respectivamente; las líneas verticales (bigotes) corresponden a los respectivos valores mínimo (abajo) y máximo (arriba).

Caracterización del hábitat. Para caracterizar los hábitats (Fig. 5.2) de cada miembro del Grupo *furvus*, se usaron los datos de las respectivas capas raster con la información de las 20 variables ambientales cuantitativas (*e. g.*, altitud y 19 variables

del clima), obtenidas desde WordClim y CONABIO como se mencionó antes para cada LEC. Luego se realizó un análisis de agrupamiento con el método de Ward, en el programa JMP (Ver. 11, Statistical Discovery from SAS Institute Inc., Cary, NC, EUA), para encontrar grupos de LEC con condiciones ambientales similares, a partir de las 20 variables ambientales cuantitativas.

RESULTADOS

TRATADO TAXONÓMICO

A continuación se mencionan las descripciones y comparaciones de las cuatro entidades taxonómicas en el Grupo *furvus* ordenadas de NW-SE. Las características cualitativas usadas en las descripciones originales (Allen y Chapman, Dalquest 1950; Hall y Álvarez 1961) se resumen en el Cuadro 5.1, mientras que el Cuadro 5.2 presenta la media y los valores máximo y mínimo de las medidas somáticas, así como de algunas medidas craneales selectas; en el Anexo 2.3 se sintetiza la estadística descriptiva (media, desviación estándar, valores extremos, coeficiente de variación) de todas las medidas craneales en cada taxón.

En el mapa de la figura 5.1 se representan las distribuciones geográficas de cada *Peromyscus* en el Grupo *furvus* y en el mapa de la figura 5.2, se ilustra la caracterización de su hábitat por cuanto al clima (temperatura y precipitación medias anuales) y la altitud. El Anexo 5.1 resume la estadística descriptiva para 19 condiciones climáticas y la altitud, así como de la vegetación, en donde además se incluyen figuras.

***Peromyscus latirostris* Dalquest, 1950**

Descripción. Especie monotípica, descrita con ejemplares de Apetzco, San Luis Potosí (Dalquest 1950). Ratón ciervo sólo excedido en tamaño por los miembros más grandes del género *Peromyscus*; proporciones generales y patrón de coloración como en otros miembros del género; dientes grandes y pesados con cúspides accesorias externas fuertemente desarrolladas sobre el primero y segundo molares; cráneo grande pero sin apariencia de abalorios o de crestas en el margen del área interorbitaria; rostro alargado y ancho con lados casi paralelos; cola bicolor (Dalquest 1950). La coloración *sensu* Hall y Kelson (1959) incluye: partes superiores marrón oscuras con una sufusión oscura; partes bajas blanco grisáceo con tonos pizarra basales conspicuos; patas blancas con el color marrón marcando la unión de los tarsos; cola completamente negruzca o irregularmente bicolor y con manchas (pecas) por abajo; patas y cola como en *P. furvus* (ver adelante).

En el Capítulo 2 de esta tesis, se encontró que las hembras tienen un cráneo ligeramente más grande que lo machos, particularmente en la longitud total del cráneo y la longitud del hueso frontal, así como nasales más anchos anteriormente, rostro más alto y mandíbula más larga. Ver el Cuadro 5.2 para las medidas somáticas y algunas medidas craneales selectas, así como el Anexo 2.3 para todas las medidas craneales.

Holotipo. Es un macho adulto, número de catálogo 3051, alojado en la colección de Louisiana State University, Museum of Zoology, colectado en julio 3 de 1947 por

Marcella Newman (número original M40); Dalquest (1950) no menciona las medidas del holotipo y no fue revisado en este trabajo.

Comparaciones. Ver Cuadros 5.1 y 5.2. Dalquest (1950) menciona que *Peromyscus latirostris* difiere de *Peromyscus fuvvus* por su mayor tamaño corporal; pelaje ligeramente más pálido (más marrón); cráneo más largo y ancho; rostro más expandido, lo que hace que sea casi paralelo; nasales con mayor grado de expansión en la parte anterior (“forma de campana” *sensu* Allen y Chapman 1897); cúspides accesorias del M1 y M2 más desarrolladas. En esta tesis se encontró que presenta mayor dimorfismo sexual en las medidas lineales del cráneo (Capítulo 2, tamaño del cráneo). Hall y Kelson (1959) indican que *P. latirostris* y *P. fuvvus* tienen una longitud total del cuerpo < 300 mm; longitud de la oreja en seco <75% longitud de la pata trasera; pata trasera ≥ 30 mm, pero difieren en que la primera tiene una coloración dorsal más pálida en promedio porque no está fuertemente lavada con negro y carece del color negruzco en la línea media como en la segunda; tiene los nasales mucho más expandidos anteriormente.

Las diferencias de *Peromyscus latirostris* con otros *Peromyscus*, incluyendo los que se usaron como grupos externos (*P. melanocarpus*, *P. mexicanus* y *P. ochraventer*), se mencionan en las comparaciones para *P. fuvvus*. En general, *P. latirostris* tiene un tamaño promedio mayor que estas especies y presenta nasales muy expandidos anteriormente, lo cual es más evidente conforme alcanza mayor edad.

Dalquest (1950) menciona que *Peromyscus latirostris* difiere ligeramente de *Megadontomys thomasi* y de *M. nelsoni* por su menor tamaño somático promedio;

rostro mucho más amplio y pesado; nasales y premaxilares grandemente expandidos; borde interorbital sin apariencia de abalorios; menor desarrollo de las cúspides accesorias sobre las superficies distales del M1 y del M2.

En esta tesis se observó que en contraste con *Megadontomys cryophilus*, *P. latirostris* tiene unos nasales menos largos pero más anchos, tanto anterior como posteriormente; hileras mandibular y maxilar de dientes molariformes más cortas; frontal más estrecho y corto; anchura cigomática estrecha; bula más corta y ancha; mandíbula más corta y estrecha; morro relativamente más alargado; formen palatino anterior más corto en la parte anterior; proceso pterigoideo exterior más corto; curva anterior del arco cigomático posterior más estrecha, haciendo que la barra cigomática sea más paralela al contorno latero-ventral del escamoso; fosa pterigoidea, contorno posterior del hueso escamoso y del occipital más estrechos.

Distribución. Ver número 1 en el mapa de la figura 5.1. *Peromyscus latirostris* es una especie continental y endémica de México, cuya distribución se restringe a la región de la Huasteca N en la Sierra Madre Oriental. La frontera al N corresponde con el río Tamulín en San Luís Potosí y el río Moctezuma en ese estado y en Querétaro, mientras que hacia el S, queda separada de *Peromyscus fuvus angustirostris* por el río Amajac de Hidalgo. Todos esos ríos se convierten en afluentes del río Papaloapan en Veracruz. Dalquest (1950:11) menciona estas localidades: Xilitla, 2500 ft; Apetzco, 2700 ft; Cerro Miramar, 4000 ft; Rancho Miramar Grande, 5000 ft; Cerro Conejo, 6000 ft. En el Anexo 2.1 se enlistan las localidades específicas de colecta en San Luís Potosí y Querétaro.

Localidad tipo. Apetzco, cerca de Xilitla, 2700 ft, San Luis Potosí, México (Dalquest 1950:8).

Hábitat. Se la encuentra entre los 580--2,180 m en bosque mesófilo de montaña (**BMM**) con clima templado subhúmedo (Temperatura media anual, T°, 16.7 °C; precipitación media anual, P, 1871 mm); entre 303--1,578 m en selva alta perennifolia (**SAP**) con clima cálido húmedo (T° 21.5 °C; P 2,230 mm); entre 303--3,427 m en agricultura de temporal (**AT**) como huertos frutales y, principalmente, cafetales de sombra bajo el estrato arbóreo de la vegetación original con clima templado subhúmedo (T° 18.4 °C, P 1780m). Véanse los Cuadros 5.3-5.4 y figuras 5.2-5.4 para las condiciones ambientales y la vegetación en el hábitat de esta especie.

Status de conservación. En 1979 (Balduzzi y Tomaseli 1979, Cuadro 5.4, Fig. 5.4), un 4% de las localidades específicas de colecta de esta especie se encontraba en selva baja subperennifolia (**SBP**) y en bosque de encino pino (**BEP**), respectivamente. Veinte años después (INEGI 1999, Cuadro 6.4, Fig. 6.4), la única vegetación modificada para esta especie, la agricultura de temporal (**AT**), prácticamente sustituyó a la **SBP** y al **BEP**; mientras que redujo en un 12% tanto a la selva alta perennifolia como al bosque mesófilo de montaña. En conjunto, la **AT** representaba un tercio de la vegetación en que se puede encontrar la especie y representa un riesgo moderado. Para comentarios sobre el deterioro del hábitat de esta especie con datos más actualizados, véase el Corolario más adelante.

***Peromyscus furvus* J. A. Allen y Chapman, 1897.**

Descripción. Es una especie politípica de tamaño grande dentro del género con dos subespecies: *Peromyscus furvus furvus* Allen y Chapman, 1897 (pp. 201–203) y *Peromyscus furvus angustirostris* Hall y Álvarez, 1961 (pp. 203-206). Se distingue por un cráneo muy grande, fuerte y pesado (JAllen y Chapman 1897). El color del pelaje dorsal, desde la cabeza al cóccix, es marrón a negruzco, llegando a ser completamente melánico en algunos casos (Huckaby 1980); las manos y pies son de color blanco y las partes inferiores son gris blanquecino; en ocasiones los adultos poseen la punta de la cola blanca en las poblaciones de Xalapa, Naolinco y Coscomatepec, Veracruz (Rogers y Eskoy 2011). Revisando ejemplares de Hidalgo, Puebla y Veracruz, Musser (1964) encontró que la especie presenta una cola más larga que la longitud de la cabeza y el cuerpo juntos; el contorno dorsal del cráneo, puede ser convexo o casi recto conforme avanza la edad, desde la región anterior y a través de región interorbitaria; el primer pliegue primario del M3 es prominente.

Las características de la descripción original para *Peromyscus f. furvus* (Allen y Chapman 1897:201-203) incluyen: Pelaje dorsal café oscuro con un lavado grisáceo y una leve sufusión de beige canela opaco, más oscuro y casi negruzco a lo largo de la línea media, más rubicundo en los costados; pelaje ventral blanco grisáceo sin traza de una mancha pectoral fúlvea o rojiza; patas delanteras blancas con un tinte de color carne, plantas de color carne; patas traseras blanco grisáceo manchado, plantas negruzcas; pelo fino en patas delanteras y traseras; orejas café oscuro, casi desnudas, se pueden ver pelos finos y cortos con una lupa; cola desnuda, café

oscuro, escasamente más clara por debajo que por arriba, la punta con frecuencia blanquizca; las anulaciones de la cola no son escondidas para nada por pelos muy cortos, los cuales son escasamente visibles bajo la lupa; cráneo muy grande en comparación con las medidas externas y muy pesado para un *Peromyscus*, pero con dentición y detalles craneales acordes al género, excepto por la porción rostral; rostro muy amplio, inflado anteriormente y con forma distintiva de campana; anchura a través de la punta de los nasales en ejemplares muy viejos, casi igual a la anchura interorbitaria, en lugar de estrecharse a la mitad de esta anchura, como en la mayoría de las especies del género; nasales acuminados posteriormente y se extienden considerablemente (ca. 2 mm) más allá de los intermaxilares; paladar con un borde posterior engrosado y vuelto hacia arriba; forámenes palatinos muy amplios. Ver Cuadros 5.1-5.2 y Anexo 2.3.

En la descripción original de *P. f. angustirostris*, Hall y Álvarez (1961:204) usan la nomenclatura de la coloración con base en Ridgway (1912) con la primera letra en mayúscula. Dorso cercano a *Mummy Brown*; costados aproximadamente *Cinnamon*; vientre blanquizco; tamaño grande; longitud de la cola mayor que la de cabeza-cuerpo; nasales posteriormente acuminados y anteriormente estrechos; el *terminus* interno del primer pliegue primario en M1 profundo y persistente cuando el diente está muy gastado y el cíngulo sólo ligeramente desarrollado. Ver Cuadros 5.1-5.2 y Anexo 2.3.

Holotipos: De *Peromyscus furvus furvus* (Allen y Chapman 1897:202) es un macho adulto con número de catálogo 12450, alojado en el *American Museum of Natural*

History, el cual fue recolectado en abril 2 de 1897 por Frank M. Chapman (número original 10830) y cuyas medidas somáticas son 270-131-28-23. Este ejemplar tipo fue revisado en la presente tesis.

De *Peromyscus furvus angustirostris* (Hall y Álvarez 1961:203) es un macho adulto, piel y cráneo, con número de catálogo KU83226, alojado en el *Museum of Natural History, University of Kansas*, siendo recolectado por M. Raymond Lee (número original 1886) el abril 12, 1960.

Comparaciones: De acuerdo con Hall y Álvarez (1961), *Peromyscus f. furvus* y *P. f. angustirostris* son semejantes en sus medidas lineares [craneales], pero difieren en que la segunda presenta una coloración (nomenclatura de colores *sensu* Ridgway 1912) más blanquecina en las partes inferiores (*e. g., vs. Pale Smoke Gray*) y menos marrón en las partes dorsales (*e. g., vs. Prout's Brown*); cola en promedio más larga que la cabeza y el cuerpo; nasales en promedio más largos y más puntiagudos posteriormente; perfil longitudinal dorsal del cráneo convexo contra casi recto desde la parte anterior del cráneo, a través de la región interorbitaria; bulas timpánicas más grandes; primer pliegue secundario en M2 más profundo y amplio; segundo pliegue primario en M3 prominente contra casi ausente; segundo pliegue secundario y su pliegue opuesto ausentes en m1, lo que resulta en la casi unión del mesostílido con el entocónido y de la cercana unión entre el ectostílido y el hipocónido; el ectostílido mejor desarrollado en el m2. En esta tesis, las subespecies se diferencian entre sí por una mayor longitud total de cráneo; mayor anchura de la caja craneana y de la

bula en *P. f. furvus*. Por su parte, *P. f. angustirostris* tiene mayor anchura posterior de los nasales (Cuadro 5.2, Anexo 2.3).

Las diferencias entre *Peromyscus [f.] furvus* y *P. latirostris*, ya se mencionaron en el recuento de la segunda, *P. latirostris* (ver Cuadros 5.1-5.2 y Anexo 2.3), pero a eso se agrega lo mencionado por Hall y Álvarez (1961) sobre un pelaje más claro en *P. [f.] angustirostris*; menor anchura cigomática; nasales más estrechos; mesostilo más grande en el M1; cíngulo más pequeño en los molares, especialmente en M1. Asimismo, *P. [f.] angustirostris* es más parecida en a *P. latirostris* en la forma de los dientes, pero difiere de ella en costados *Cinnamon vs. Ochraceus Tawny*; medidas lineares menores, excepto por la cola que promedia más larga y por la longitud de la oreja en los machos que es aproximadamente similar; nasales sin expansión anterior; margen posterior del paladar redondeado en la mayoría de los especímenes, contra casi siempre truncado; la isla de esmalte en el M1 representa el extremo interior de un pliegue primario más profundo (Hall y Álvarez 1961).

De acuerdo con Baker (1951), la forma del cráneo de *Peromyscus furvus* es semejante a la de *Peromyscus ochraverter*, especialmente en la expansión anterior del rostro, pero el rostro de la primera es proporcionalmente más largo. Por cuanto a las diferencias entre *P. furvus*, que también comparte *P. latirostris*, contra *P. ochraverter*, Baker (1951) menciona su mayor tamaño; coloración ventral más clara en contra de distintivamente parduzca; cola irregularmente manchada de oscuro; rostro proporcionalmente más largo; espacio interpterigoideo relativamente más ancho. Otros autores (Hall y Kelson 1959, Hall 1981) también mencionan que tanto

P. furvus como *P. latirostris* se asemejan de maneja general a *P. ochraverter*, pero se distinguen porque la última tiene las partes bajas de color ante ocráceo en contra de blanco grisáceo con bases gris pizarra conspicuas; tamaño en general menor; pata < 30 mm; rostro con costados casi paralelos; expansión anterior de los nasales nunca tan pronunciada. Huckaby (1980) indica rasgos morfológicos distintivos (e. g., reproductivos y craneales) de *P. furvus* con respecto de *P. ochraverter*: longitud del pene larga vs. corta; espinas largas vs. cortas, punta del báculo sin expandir vs. ligeramente expandida; punta cartilaginosa mediana vs. pequeña; punta de nasales expandida vs. no expandida. Ver Cuadros 5.1-5.2 y Anexo 2.3.

Peromyscus furvus tiene en común con *Peromyscus melanocarpus* la longitud de la oreja en seco < 75% de la longitud de la pata trasera; longitud total < 300 mm; pata trasera \geq 30 mm; sin embargo, contrasta con ella por la expansión distal de los nasales; carecer de frontales con apariencia de tener abalorios (ondas u orlas) en el borde supraorbital (Hall 1981). Otras características morfológicas distintivas entre estas dos especies (Huckbay 1980) incluyen: punta protractil del pene corta vs. larga; punta del báculo expandida vs. no expandida; punta cartilaginosa del pene mediana vs. larga; punta de nasales expandida vs. no expandida; área supraorbital en forma de reloj de arena vs. borde con apariencia de tener abalorios; patrón de corona molar complejo vs. sencillo; mamas pectorales presentes vs. ausentes; estómago discoglandular vs. parcialmente evaginado en una bolsa. Ver Cuadros 5.1-5.2 y Anexo 2.3.

Peromyscus furvus comparte con *Peromyscus mexicanus* una pata trasera ≥ 25 mm; color oscuro de la extremidad posterior extendiéndose al menos a la juntura tarsal y hasta la mitad de la base de los dedos; longitud de la oreja en seco > 19 mm; aunque se distingue porque la región supraorbital carece de la leve apariencia abalorios sobre el borde o no está elevada; hilera maxilar de dientes ≥ 5 mm (Hall 1981). Huckaby (1980) distingue a *P. furvus* de *P. mexicanus* por: punta protráctil del pene corta vs. larga; punta del báculo expandida vs. no expandida; punta cartilaginosa del pene mediana vs. larga; punta de nasales expandida vs. no expandida; área supraorbital en forma de reloj de arena vs. un borde o cresta sin abalorios; patrón de corona molar complejo vs. sencillo; mamas pectorales presentes vs. ausentes; estómago discoglandular vs. evaginado en una bolsa. Ver Cuadros 6.1-5.2 y Anexo 2.3.

Asimismo, Huckbay (1980) menciona que *Peromyscus furvus* se distingue fácilmente de otros *Peromyscus* (*levipes*, *aztecus*, *simulatus*, *leucopus* y *pectoralis*) dentro de su ámbito de distribución restringido por su gran tamaño; menciona que *P. mexicanus* ocurre en pendientes más bajas; que *P. difficilis* ocurre en hábitats más secos hacia el W de *P. furvus* y difiere sus bulas auditivas relativamente más infladas; nasales sin expandir; patrón de coronas molares más sencillo y menor tendencia a tener un anterocono dividido.

En su descripción original, Allen y Chapman (1897) compararon a *Peromyscus* [*f.*] *furvus* con otro congénere de gran tamaño, *Peromyscus californicus*, indicando que ambas se parecen bastante, ya que concuerdan casi exactamente en sus

dimensiones externas; comparten un pelaje oscuro en general y la punta blancuzca de la cola. Sin embargo, *P. f. furvus* se distingue de *P. californicus* por tener orejas una tercera parte menores; cola desnuda en lugar de bien cubierta con pelos; un pelaje mucho más oscuro con un tinte rojizo opaco contra una sufusión amarillenta; caracteres craneales muy distintivos con un cráneo mucho más grande; porción rostral muy amplia y ensanchándose grandemente en el borde anterior para formar una nariz en forma de campana; nasales anchos anteriormente, pero se estrechan posteriormente hacia un punto ancho en forma de “V”, y se extienden mucho más allá del proceso cigomático de los intermaxilares.

Peromyscus furvus comparte con *Peromyscus mayensis* tres pares de mamas (uno pectoral y dos inguinales); un glande peneano largo con pequeños pliegues dorsales; área interorbital en forma de reloj de arena; molares complejos con anterocono bifurcado profundo; pero contrasta fuertemente por tener una expansión bulbosa del extremo del báculo; carecer de una punta cartilaginosa larga en el báculo o de clítoris grande; tener ojos grandes; presentar dilatación distal de los nasales, en los adultos más viejos (Carleton y Huckaby 1975). Cabe mencionar que en la filogenia molecular de *Peromyscus*, con Citocromo-*b*, de Bradley *et alii* (2007), *P. mayensis* se une con *P. melanocarpus* en un clado diferente al que se encuentra propiamente *P. furvus*; asimismo, que estas dos especies alguna vez fueron consideradas en el Grupo *furvus* (Carleton 1989, Musser y Carleton 2005).

El contraste entre *Peromyscus furvus* y la *species novo* de Puerto de la Soledad, Oaxaca, se menciona en el recuento de la misma.

A diferencia de *Megadontomys cryophilus*, *Peromyscus furvus* tiene menores dimensiones craneales, salvo por las únicas excepciones de las anchuras bular y anterior de los nasales que son es mayores (Cuadros 5.1-5.2, Anexo 2.3). Otras diferencias encontradas entre *P. furvus* y *M. cryophilus* en esta tesis, abarcan: fosa nasal, protuberancia de la sutura premaxilar-maxilar y nacimiento del arco cigomático anterior más expandidos; foramen palatino anterior e hilera maxilar de dientes no alargados hacia la región anterior; proceso pterigoideo exterior se desliza al interior; foramen palatino posterior se desliza hacia el exterior; contorno maxilar latero-posterior y nacimiento anterior del arco cigomático posterior más estrechos; fosa pterigoidea estrecha; contorno posterior del hueso escamoso, contorno lateral del hueso occipital y foramen magnum menos expandidos.

Peromyscus furvus difiere de *Megadontomys thomasi* por sus menores medidas externas; menor longitud craneal; menor surco supraorbital; glándulas peneanas, pequeñas, estrechas y con bases menos amplias (Huckaby 1980). Hall y Álvarez (1961) indican que *P. latirostris*, *P. f. furvus* y *P. f. angustirostris* difiere ampliamente de dos ejemplares de [*M.*] *nelsoni* de Xico, Veracruz, por tener blanca la punta de la cola; menor hilera maxilar de dientes (< 5.2 mm vs. 6.6 o 6.7 mm); no tener los premaxilares extendiéndose posteriormente a los nasales; mesostilo más pequeño anteroposteriormente en el M1. Al mayor tamaño corporal y craneal de *M. thomasi* con respecto de *P. furvus*, Huckaby (1980) añade que esta especie también se distingue por tener una cresta supraorbitaria y un pene grueso y grande con una base mucho más amplia que la punta.

En la filogenia, de *Peromyscus* (Bradley *et al.* 2007) incluyen ejemplares de las localidades de Xalapa, Veracruz que corresponden con esta especie y *Megadontomys* es el género más cercano a *furvus sensu lato*, incluso más que el Grupo *mexicanus*, de manera similar en la filogenia de Neotominos (Platt *et al.* 2015) *furvus* es muy cercano a *Megandomys thomasi*.

Distribución. Ver números 2 y 3 en la figura 5.2. *Peromyscus furvus* es una especie continental endémica de México (Rogers y Skoy 2011, Ramírez-Pulido *et al.* 2014), cuyas poblaciones se distribuyen en la Sierra Madre Oriental a lo largo de los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz. La subespecie *P. f. angustirostris* ocurre más hacia el NW en Hidalgo Puebla y Veracruz, desde el río Amajac en el primer estado y hasta el río Nautla en el tercer estado (ver 2 en Fig. 5.1). Por su parte, la subespecie nominal, *P. f. furvus*, es endémica de Veracruz, pero se encuentra delimitada al N por el río Nautla de donde se extiende hasta el río Blanco; sin embargo, al considerar la población disjunta de Tebanca, en la región de los Tuxtlas, Veracruz, su límite se extiende más al SE hasta el río Papaloapan (ver 3 en Fig. 5.1). Ver Anexo 2.1 para las localidades específicas de colecta para cada subespecie.

Localidades tipo: Para *Peromyscus f. furvus* Allen y Chapman (1897:202) indican que es Jalapa, Veracruz, aunque en su introducción mencionan que colectaron ejemplares del 28 de marzo al 16 de abril de 1897 a 1.5 mi E de la ciudad de Jalapa y que ésta se encuentra a 4,400 ft.

Para *P. f. angustirostris*, Hall y Álvarez (1961:203) señalan que es 3Km W, de Zacualpan, Veracruz, 6,000 ft.

Hábitat. Ver Cuadros 5.3-5.4 y figuras 5.2-5.4. La especie habita entre los 580--2,180 m dentro de **BMM** con clima templado subhúmedo (T° 16.7 °C, P 1,871 mm); entre 1,464--2,289 m en bosques de pino, **BP**, con clima templado subhúmedo (T° 14.2 °C, P 1652 mm pma). Bosque de encino (**BE**), entre los 1258-1578m en clima templado subhúmedo (T° 16.3 °C, P 1452 mm); entre 1,258--2,289 m en bosque mixto de pino-encino, **BPE**, con clima templado subhúmedo (T° 15.1 °C, P 1,563 mm); entre 2,000--2,100 m en bosque de galería, **BG**, con clima templado subhúmedo (T° 14.7 °C, P 1291 mm). También se le ha reportado en huertos frutales y en cafetales (Musser 1964, Hall 1968; Rogers y Skoy 2011). A esos tipos de vegetación original, se suma la vegetación modificada en clima templado subhúmedo que incluye: entre los 303--3427 m en agricultura de temporal (**AT**) con huertos frutales y cafetales de sombra (T° 18.4 °C, P 1780 mm); a 1370 m en agricultura de riego (**AR**) con frutales y cafetales de sombra con riego (T° 18.4 °C, P 1780 mm) y a 2180 m con flores de ornato (T° 16.1 °C P 2039 mm); entre 427--2540m ocurre en pastizal cultivado, (**PAST**) con potreros para ganado (T° 17.2 °C, P 1845 mm).

Peromyscus furvus furvus habita en vegetación natural como sigue: entre 1487--2072m en **BMM** con clima templado subhúmedo (T°17.0°C, P 2028mm); entre 1,464--2,289m en **BP** con clima templado subhúmedo (T°14.2°C, P 1652 mm). En la vegetación modificada se le encuentra: entre los 1373--3427m en **AT** (cafetales, frutos cítricos, mango y papaya) con clima templado subhúmedo (T° 16.4°C, P 1671mm); entre 427--2540m en **PAST** para potreros pecuarios (T° 17.0 °C, P 1808 mm).

Peromyscus furvus angustirostris habita en vegetación natural: entre los 580--2,180 m dentro de **BMM** con clima templado subhúmedo (T°17.6°C, P 1,871mm pma); a los 1373m en **BP** con clima templado subhúmedo (T°15.4°C, P 1652 mm pma); a los 818 m Selva Alta Perennifolia, **SAP**, bajo clima templado subhúmedo (T°21.4°C, P 1782 mm); en los 2095m en **BG** con clima templado subhúmedo (T°14.5°C, P 1251m). En la vegetación modificada ocurre: entre los 580-2180m en **AT** (cafetales, frutos cítricos y caña de azúcar) con clima templado subhúmedo (T°18.5°C, P 1867mm); a los 2180m en agricultura de riego, **AR** (huertos frutales y cafetales), en clima templado subhúmedo (T°16.5°C, P 2049 mm); entre 1093-1378 en **PAST** (T° 17.5 °C, P 2081.5 mm).

Status de conservación. De todas las especies del Grupo *furvus*, la nominal probablemente es la que está más afectada por los cambios en la vegetación ocurridos en los 20 años analizados (Balduzzi y Tomaseli 1979, INEGI 1999). Estos cambios también afectaron de forma diferente a las dos subespecies. Un poco más de la tercera parte de la vegetación natural fue modificada para *P. f. angustirostris* y hasta tres cuartas partes para *P. f. furvus* (Cuadro 5.4, Fig. 5.4). En ambos casos, la vegetación modificada incluyó **AT** con alrededor de un tercio en cada subespecie, **AR** con 2% y 5%, respectivamente. Sin embargo, ambas subespecies también presentaron **PAST** con un 4% en *P. a. furvus*, mientras que abarcó hasta el 34% en *P. f. furvus*. Cabe mencionar que este pastizal son potreros para ganado y son considerados como áreas perturbadas (Burgos-García *et al.* 2014).

En *Peromyscus fuvvus fuvvus*, estos cambios afectaron a la totalidad de las localidades en selva alta perennifolia (**SAP**), selva baja subperennifolia (**SBS**) y bosque de encino-pino (**BEP**), reduciendo también las del bosque de pino (**BP**) en un 6% y al bosque mesófilo de montaña (**BMM**) en un 51%. Todo esto descubre mayor riesgo de conservación, por modificación del hábitat, para la subespecie nominal; de hecho, actualmente las **AR** en Xalapa, Veracruz, la localidad tipo, son zonas urbanizadas. En los alrededores de Xalapa (LEC 124) y Naolinco (LEC 105), Veracruz, cuyo **BMM** original, está convertido en cultivos de café con riego (INEGI 2004), representan un riesgo relativo para *Peromyscus f. fuvvus*. Más grave resulta el impacto que tiene convertir la vegetación natural en vegetación perturbada como **PAST**, especialmente para la **SAP**, **SBS**, **BEP**, **BP** y **BMM** (Cuadro 5.4, Fig. 5.4).

Para *Peromyscus fuvvus angustirostris*, aunque los cambios fueron de menor magnitud, también afectaron a la totalidad de las localidades en **SBS** y en **BEP**, redujeron una tercera parte las localidades en **SAP** un 12% de las que estaban en el **BMM**. Mientras que la **AT** y la **AR** de frutales y cafetales de sombra implican tal vez cierto riesgo para las poblaciones de esta subespecie, la **AR** para el cultivo de flores ornamentales (SAGDRPA 2015) y el **PAST** modifican por completo las condiciones naturales y son zonas perturbadas (Burgos-García *et al.* 2014). El **PAST** en esta subespecie ha afectado la **SBS** y el **BMM** (Cuadro 5.4, Fig. 5.4).

Los datos anteriores son de hace ya 19 años, por lo que la situación puede ser más grave ahora. Por lo que se recomienda hacer un censo de las poblaciones de *P. fuvvus*, a lo largo de su distribución, para ver en qué áreas presenta más riesgo. Todo

eso serviría para considerar si *P. furvus* debe estar dentro de alguna categoría de riesgo para su conservación dentro de la NOM-ECOL-059-2010 (DOF 2010). Para comentarios sobre el deterioro del hábitat de esta especie y sus subespecies con datos más actualizados, véase el Corolario más adelante.

***Peromyscus solitudinem* – spec. nov.**

Descripción: Especie monotípica continental, descrita con nueve ejemplares de Puerto de la Soledad, Oaxaca. Es una especie grande dentro del género *Peromyscus* (Cuadros 5.1-5.2, Anexo 2.3). Pelaje dorsal marrón grisáceo oscuro, aleonado rojizo que se extiende hasta los carpos en extremidades delanteras y hasta la mitad de la pantorrilla, donde sigue color blancuzco hasta cubriendo todo el dorso de la pata trasera; línea media del mismo color que el pelaje dorsal, pero uniforme por carecer de tonalidades rojizas; costados con tonalidad rojiza más evidente; pelaje ventral color hueso, beige, o blancuzco sucio por estar entremezclado con gris obscuro; coloración ventral de patas delanteras y traseras igual, pero más clara; cola de coloración grisácea, más clara en la parte ventral, tiene escamas y pelo muy fino; longitud de la cola \geq que la longitud combinada de la cabeza y el cuerpo; plantas de patas delanteras y traseras con seis tubérculos plantares y pelos blancos que sobresalen a las garras en las patas traseras; hembras con un par de mamas pectorales y dos pares de mamas inguinales; protocono e hipocono muy desarrollados, así como segundo pliegue primario y segundo pliegue secundario poco profundos en el M1; segundo pliegue secundario es poco desarrollado en el M2; endostilo e hipocono ligeramente separados en el M3.

Las características craneales distintivas encontradas en esta tesis incluyen: nasales cortos, lo que achata el rostro; foramen palatino anterior pequeño y redondeado; constricción interorbitaria con forma de reloj de arena; región supraorbital sin crestas o apariencia de abalorios; paladar y abertura nasal estrechos; bulas anchas pero cortas; contorno posterior del cráneo curvo, no anguloso. Ver Cuadros 5.1-5.3 y el Anexo 2.3 para comparar las medidas con las otras entidades; así como las figuras 2.5, 3.10, 3.11, 3.14.

Holotipo. Por definir, pero será un ejemplar adulto con las características de la especie, procedente de la zona en Puerto de la Soledad o aledaña, depositado en una de las dos colecciones nacionales (MZFC-M, UAMI) consultadas en esta tesis (Fig. 5.2).

Etimología. *Solitudinem* es la latinización de la palabra soledad, en alusión a Puerto de la Soledad, Oaxaca, de donde se capturaron por primera vez (Goodwin 1969).

Comparaciones. Ver Cuadros 5.1-5.2, Anexo 2.3. *Peromyscus solitudinem* difiere de *Peromyscus fuvus* por tener un cráneo más corto y más angosto con menores anchuras del hueso frontal, caja craneana, nasal anterior, rostral media y bular; hileras de dientes molariformes, tanto maxilar como mandibular, más cortas; menor altitud y longitud de la mandíbula; abertura nasal más estrecha; menor curvatura en la protuberancia de la sutura premaxilar-maxilar que está desplazada posteriormente; foramen palatino anterior más alargado hacia la región posterior; nacimiento posterior del arco cigomático posterior más paralelo al contorno lateral del cráneo; contorno lateral del occipital más ensanchado. *P. solitudinem* tiene un nacimiento del arco

cigomático posterior, más estrecho, el foramen magno, en esta especie también es más estrecho. Ver figuras 3.10, 3.11, 3.14.

Peromyscus solitudinem se distingue de *Peromyscus latirostris* por un cráneo más pequeño cuyo tamaño es menor en todas las medidas craneales, excepto por la anchura frontal que es menor en la segunda; foramen palatino posterior más desplazado hacia adelante; protuberancia de la sutura premaxilar-maxilar menos desarrollada; nacimiento anterior del arco cigomático más estrecho; contorno anterior y posterior del escamoso más ancho; contorno posterior del arco cigomático más paralelo; hueso basiesfenoides, dentro la fosa pterigoidea, más ancho; nacimiento posterior del arco cigomático y contorno lateral del hueso occipital más estrechos; canal aliesfenoideo más posterior. Ver figuras 3.10, 3.11, 3.14.

Peromyscus solitudinem difiere de *Peromyscus melanocarpus* al presentar mayor longitud nasal, anchura nasal anterior y anchura rostral media; menor anchura nasal posterior; bula corta y más ancha; mayor altura craneal; mandíbula más grande, por cuanto a su altura y longitud; foramen palatino anterior es más estrecho; nacimiento anterior del arco cigomático más ancho; contorno maxilar latero-posterior del hueso escamoso es más ancho; contorno latero-ventral del escamoso y el contorno posterior del arco cigomático más estrechos. *P. solitudinem* presenta un canal aliesfenoideo más anterior y un contorno lateral del hueso occipital más estrecho que *P. melanocarpus*; el hueso basiesfenoides no está expandido posteriormente dentro de la fosa pterigoidea. Finalmente *P. solitudinem* tiene un foramen magnum más estrecho y alargado que *P. melanocarpus*. Ver figura 3.10, 3.11, 3.14.

Peromyscus solitudinem contrasta con *Peromyscus mexicanus totontepecus* por tener nasales más largos; frontal más corto y pequeño; mayores anchuras en la parte anterior de los nasales la región interorbitaria; bula muy ancha pero más corta; menor altura del cráneo; mayor longitud de la hilera maxilar y mandibular; mandíbula más alargada; abertura nasal más estrecha; foramen palatino ensanchado anteriormente; protuberancia de la sutura premaxilar-maxilar muy conspicua; nacimiento anterior del arco cigomático estrecho; intersección occipital–meato auditivo anterior y nacimiento posterior del arco cigomático, estrechos; contorno lateral del hueso occipital y foramen magnum, amplios. Ver figuras 3.10, 3.11, 3.14

Comentarios taxonómicos. Goodwin (1969) asignó a cuatro individuos adultos de Huehuetlán, Mpio. Teotitlán, Oaxaca (que también refiere como de Portillo de la Soledad [SIC], 20 mi E Teotitlán en su gacetero) a *Peromyscus melanocarpus* (AMNH 207440-20743). Pero luego Huckaby (1980) revisó esos ejemplares y los reasignó dentro de *Peromyscus fuvvus*, extendiendo poco después la distribución de la especie hasta el N de Oaxaca. Desde entonces, los ejemplares de Puerto de la Soledad y sus alrededores en la Sierra Norte de Oaxaca, se consideraron como parte de la distribución de *Peromyscus fuvvus* (Martínez-Coronel *et al.* 1997, Harris y Rogers 1999, Harris *et al.* 2000, Ávila-Valle *et al.* 2002, 2005, 2012), hasta esta tesis en donde se comprueba que esas localidades corresponden ahora a *Peromyscus solitudinem*.

Distribución. Ver número 4 en figura 5.1. La especie es endémica de la Sierra Norte en el estado de Oaxaca en un área delimitada al NW por el Río Tonto y al SE por el

Río Santo Domingo, ambos afluentes del Río Papaloapan, en Puerto de la Soledad (Ávila-Valle *et al.* 2002, 2005, 2012, Harris y Rogers 1999; Harris *et al.* 2000, Rogers y Skoy 2011) y sus alrededores sobre la carretera de Huautla a Teotitlán de Flores Magón (Martínez-Coronel *et al.* 1997; Ávila-Valle *et al.* 2002, 2012), así como en la periferia de los Municipios de Teotitlán de Flores Magón (Goodwin 1969, Hukaby 1980) y San Francisco Huehuetlán (Goodwin 1969). Ver Anexo 2.1 para todas las localidades consideradas en esta tesis.

Localidad tipo: Por definir, pero será de la zona en Puerto de la Soledad o aledaña, conforme a la del ejemplar tipo seleccionado en una de las dos colecciones nacionales (MZFC-M, UAMI) consultadas en esta tesis.

Hábitat. Se le encuentra entre los 1,070--1,800 m en **BMM** bajo clima templado semiseco (T° 14 °C, P 1,500mm) o cálido húmedo (T° 21 °C, P 3,142mm); a los 1270 m con clima cálido semiseco (T° 25.2 °C, P 1480 mm). Por el tamaño de su cola puede ser una especie semiarbóricola. Véanse los Cuadros 5.3-5.4 y las figuras 5.2 y 5.4.

Status de conservación. Todas las LEC en **BMM** se mantuvieron en los 20 años analizados (Balduzzi y Tomaseli 1979, INEGI 1999), pero la única localidad en **SBS**, Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca (LEC 166), fue sustituida por **AR** con cultivo de café de sombra y mango (INEGI 1996, GE-Oax 2008). Ver Cuadro 5.4 y figura 5.4.

Caracteres comparados para el Grupo *furvus*. El Cuadro 5.1 muestra las características cualitativas de las cuatro entidades taxonómicas reconocidas en esta

tesis. Se mencionan las que aportaron los autores de las descripciones originales (Allen y Chapman 1897, Dalquest 1950, Hall y Álvarez 1961), pero nótese que al tratarse de diferentes autores, no se mencionan los mismos rasgos en todos los taxa. La excepción es la *species novo*, *Peromyscus solitudinem*, procedente de Puerto de la Soledad, Oaxaca (última columna), en donde se incluye el estado de cada carácter cualitativo.

Cuadro 5.1. Caracteres morfológicos cualitativos que incluyen tanto rasgos diagnósticos como comparativos, obtenidos de las descripciones originales para las subespecies de *Peromyscus fuvvus*, así como para *Peromyscus latirostris* y *Peromyscus solitudinem*.

Carácter		<i>Peromyscus fuvvus</i> J. A. Allen y Chapman		<i>Peromyscus latirostris</i>	<i>Peromyscus solitudinem</i>	
Patrón y aspecto del pelaje	En particular:	<i>P. f. fuvvus</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	<i>P. f. angustirostris</i> Hall y Álvarez, 1961	Dalquest, 1950	Esta tesis, coautores pendientes*	
	Dorsal	Dorso	Color marrón oscuro, con lavado grisáceo y débil difusión de canela opaco a leonado	Marrón	Marrón oscuro, con lavado grisáceo y difusión débil del canela opaco a leonado claro	Gris oscuro, con un lavado de Marrón oscuro.
		línea media	Color canela más oscuro, casi negruzco			Mismo color que el dorso, pero uniforme, aumenta la presencia de la tonalidad grisácea
	Costados	Más rojizo que la parte dorsal	Canela		La tonalidad marrón es más evidente	
	Vientre	Blanco grisáceo claro	En gran medida blanquecino		Color hueso	
	Patas	delanteras	Blancas con color carne			Blanquecinas a beige
		plantas delanteras	Carne y sucias			Beige a grisáceas
		traseras	Color blanco grisáceo			Beige a marrón claro
		plantas traseras	Negras			Marrón oscuro
		Pelo todas	Muy fino			Pelo muy fino
Orejas	Color	Marrón oscuro			Color del pelaje dorsal, pero más grisáceo y sin tonalidades rojizas	

		Pelo	Muy fino; pelos cortos visibles bajo un lente			Muy fino
	Cola	Aspecto	Casi desnuda			Casi desnuda
		Tamaño		Más larga que la cabeza y el cuerpo		Longitud de la cabeza-cuerpo similar a la cola
		Color			Bicolor	Grisácea, con tonalidad clara en la región ventral
		Punta extrema	Blanquecina			Grisácea
		Anulación	Casi oculta por pelos muy cortos			Poco visible, oculta por pelo muy fino
				<i>P. f. furvus</i>	<i>P. f. angustirostris</i>	<i>P. latirostris</i>
Craneales	Cráneo		Muy grande comparado con medidas externas; muy fuerte y pesado.		Grande; sin crestas o con apariencia de tener abalorios u orlas	Grande, constricción interorbitaria con forma de reloj de arena, sin crestas o con apariencia de tener abalorios u orlas
	Rostro		Punta de nasales amplia		Grande; lados paralelos	Rostro acortado anteriormente
	Nasales		La amplitud de la punta de los nasales equivale a la anchura interorbitaria.	Extremo posterior acuminado; anterior estrecho	En forma de campana, por amplitud anterior.	Nasales cortos, estrechos y curvos; sin amplitud anterior.
	Paladar		Puntiagudo; se amplía considerablemente 2 mm más allá del intermaxilar.			Estrecho y curvo.
	Foramen palatino anterior		Con un borde posterior muy grueso y ligeramente vuelto hacia arriba.			Pequeño y redondeado
	Contorno longitudinal dorsal del cráneo		Muy amplio	Convexo.		Convexo
	Bullas timpánicas			Grandes		Anchas y cortas
			<i>P. f. furvus</i>	<i>P. f. angustirostris</i>	<i>P. latirostris</i>	<i>P. solitudinem</i>
Dentales	Segundo pliegue primario M3			Amplio y profundo en comparación con <i>P. latirostris</i> y <i>P. angustirostris</i>		Corto y poco desarrollado.
	Primer pliegue secundario M2	Ausente		Prominente.		Amplio y profundo.
	Segundo pliegue secundario M1			Ausente		Presente y desarrollado
	Cúspides accesorias exteriores			Mejor desarrolladas que en <i>P. furvus</i> y <i>P. latirostris</i>		Desarrolladas, similares a las de <i>P. furvus</i> y <i>P. latirostris</i> .

	Cíngulo		Ligeramente desarrollado		Mejor desarrollado que en <i>P. furvus</i> .
--	---------	--	--------------------------	--	--

M1-3, molares superiores 1-3. * = Los coautores corresponden al comité tutorial, pero falta definir el orden (Alejandro Cruz Gómez, tesista; Dra. Alondra Castro Campillo y Dra. Livia León Paniagua, co-directoras; Zamira Ávila Valle, asesora).

En el Cuadro 5.2 se presentan los valores promedio, mínimo y máximo de las medidas somáticas (Longitud total, LOTO; Longitud de la cola vertebra, LOCV; Longitud de la Pata, LOPA; Longitud de la oreja, LOOR; Peso, PESO) y de algunas medidas craneales selectas (Longitud del cráneo, LOCR; Longitud nasal, LONA; Anchura anterior de los nasales, AANA; Longitud mandibular, LOMA; Anchura cigomática, ANCI; Anchura de caja craneana, ANCC; Altura anterior rostral, ALAR) de cada entidad taxonómica, incluyendo a los ejemplares de La Esperanza, Oaxaca (GG5). La totalidad de las 18 medidas craneales revisadas puede consultarse en el Anexo 2.3 y en la figura 2.1 se puede ver la descripción.

Cuadro 5.2. Valor promedio, seguido de los valores extremos, en las medidas somáticas y algunas medidas craneales selectas de los *Peromyscus* del Grupo *furvus* dilucidadas en esta tesis y de la población de La Esperanza, Oaxaca (Grupo Genético 5).

	Medidas somáticas			Medidas craneales		
	Hembras	Machos	Todos	Hembras	Machos	Todos
<i>Peromyscus furvus furvus</i>						
n	78	85	163	n	87	92
LOTO	250.2 212.0-289.0	251.7 214.0-290.0	250.9 212.0-290.0	LOCR	33.6 30.2-36.4	33.8 31.7-36.0
LOCV	127.6 106.0-152.0	126.6 102.0-149.0	127.1 102.0-152.0	LONA	13.7 11.7-15.5	13.7 10.6-15.4
LOPA	28.6 21.0-38.0	28.76 24.0-32.0	28.7 21.0-38.0	LOMA	16.3 14.8-17.3	16.3 15.1-17.5
LOOR	21.1 16.0-28.0	21.5 15.0-17.0	21.3 15.0-28.0	AANA	4.1 3.3-5.0	4.1 3.5-5.4
PESO	40.5 33.3-67.6	47.4 32.2-61.5	44.8 32.2-67.6	ANCI	15.7 13.0-17.4	15.6 13.8-17.9
				ANCC	14.8 13.4-17.4	15.1 13.3-17.8
				ALAR	6.4 5.2-7.4	6.5 5.5-7.3
						6.4 5.1-7.4
<i>Peromyscus furvus angustirostris</i>						
n	78	112	190	n	107	149
						256

LOTO	255.7 220.0-295.0	258.8 210.0-299.0	275.5 210.0-299.0	LOCR	34.0 30.7-37.2	35.1 29.0-37.0	34.1 29.0-37.2
LOCV	132.9 110.0-217.0	131.8 79.0-178.0	132.2 79.0-217.0	LONA	13.9 10.7-15.8	14.0 12.0-15.7	14.0, 10.7-15.8
LOPA	28.6 20.5-31.5	28.7 24.0-32.0	28.8 17.0-36.0	LOMA	17.3 16.0-17.2	16.4 14.4-18.3	16.3, 14.4-18.3
LOOR	21.2 17.0-24.0	21.5 12.0-27.0	21.2 15.0-28.0	AANA	3.8 3.1-4.9	3.8 3.2-5.1	3.8 3.1-5.1
PESO	48.1 30.0-70.0	48.0 30.0-60.0	48.3 30.0-70.0	ANCI	16.7 16.1-17.2	15.7 13.9-17.4	15.7 13.8-17.8
				ANCC	14.6 14.4-15.7	15.3 12.8-17.7	15.0 15.0-17.7
				ALAR	7.2 6.1-9.0	6.4 5.1-7.7	6.4 6.6-9.2

Peromyscus latirostris

n	14	38	52	n	19	41	60
LOTO	273.0 231.0-303.0	268.4 222.0-307.0	267.0 222.0-307.0	LOCR	35.6 33.4-37.4	35.0 32.5-37.2	35.2 32.5-37.4
LOCV	141.1 122.0-155.0	138.3 112.0-163.0	139.5 112.0-163.0	LONA	15.2 13.4-16.8	14.7 12.0-16.2	14.8 12.0-16.8
LOPA	28.8 27.0-32.0	29.2 17.0-33.0	29.5 17.0-33.0	LOMA	17.3 16.2-18.6	16.8 15.3-16.6	17.0 15.3-18.6
LOOR	23.3 20.0-26.0	23.4 16.0-31.0	23.44 16.0-31.0	AANA	4.3 3.5-5.2	4.2 3.6-4.9	4.2 3.5-5.2
PESO	59.9 32.3-85.0	50.0 34.0-81.5	56.7 34.0-85.0	ANCI	16.9 15.5-17.9	16.6, 14.6-18.3	16.7, 14.6-18.3
				ANCC	14.9 14.0-15.7	14.9 13.6-17.30	14.9 13.6-17.3
				ALAR	7.1 6.2-7.6	6.7 5.8-7.8	6.8 5.8-9.2

Peromyscus solitundinem

n	29	30	59	n	32	33	65
LOTO	247.8 230.0-280.0	248.8 225.0-276.0	248.3 225.0-280.0	LOCR	33.1 31.4-34.9	33.5 31.4-34.7	33.2 31.4-34.9
LOCV	129.3 110.0-199.0	126.6 101.0-152.0	128.2 101.0-199.0	LONA	13.6 11.8-15.0	13.4 12.2-15.5	13.5 11.8-15.5
LOPA	27.0 14.0-30.0	27.1 22.0-30.0	27.0 14.0-30.0	LOMA	15.8 13.7-17.2	15.6 14.0-16.5	15.7 13.7-17.2
LOOR	20.7 14.0-25.0	21.4 17.0-25.0	21.0 14.0-25.0	AANA	3.7 3.2-4.5	3.7 3.3-4.8	3.7 3.2-4.8
PESO	43.3 34.0-56	45.4 34.0-54.5	42.3 34.0-56.0	ANCI	15.9 15.2-17.3	15.8 14.7-16.8	15.9, 14.7-17.3
				ANCC	14.3 13.7-15.2	14.3 13.8-16.3	14.37 14.7-16.3
				ALAR	6.3 5.1-6.9	6.4 5.3-6.7	6.3 5.1-6.9

Grupo Genético 5 (*Peromyscus* de La Esperanza, Oaxaca)

n	20	13	33	n	20	13	33
LOTO	247.8 233.0-280.0	250.5 240.0-268.0	248.9 233.0-280.0	LOCR	33.4 31.2-34.9	33.7 33.2-34.4	33.5 31.2-34.9
LOCV	131.7 117.0-199.0	130.0 120.0-153.0	131.0 117.0-199.0	LONA	13.4 11.6-14.4	9.8 8.7-10.5	13.56 11.6-14.4
LOPA	27.8 19.0-30.0	28.0 26.0-30.0	27.9 19.0-30.0	LOMA	16.3 15.1-17.3	16.5 15.8-17.4	16.4 15.1-17.4
LOOR	20.4 16.0-25.0	21.7 20.0-25.0	20.9 16.0-25.0	AANA	3.6 3.0-4.4	3.7 3.1-4.4	3.6 3.0-4.4
PESO	49.6	52.7	50.8	ANCI	15.8	15.8	15.68

37.9-61.6	47.6-59.0	37.9-61.6	13.6-16.8	15.1-16.7	13.6-16.8
			14.8	14.75	14.7
			13.9-16.4	14.2-16.2	13.6-16.8
			6.2	6.37	6.31
			5.6-7.0	6.0-6.7	5.6-7.0

Ver texto para abreviaturas de las medidas.

Áreas de distribución y caracterización del hábitat. El área de distribución geográfica para cada una de las entidades taxonómicas examinadas, se ilustra en el mapa de la figura 5.1, junto con la distribución del GG5 (La Esperanza, Oaxaca) sobre el gradiente de altitudes (A) y la hidrografía (B) en la vertiente E de la Sierra Madre Oriental, parte de la Faja Transvolcánica Mexicana y la Sierra Norte de Oaxaca. También se indican las localidades tipo en los taxa ya descritos, así como en *Peromyscus solitudinem* y para el *Peromyscus* sin describir de La Esperanza, Oaxaca (GG5).

Nótese que para la subespecie nominal, *Peromyscus f. furvus*, están señaladas con signos de interrogación “?” dos localidades en Veracruz que no fueron analizadas por carecer de réplicas en el número de ejemplares.

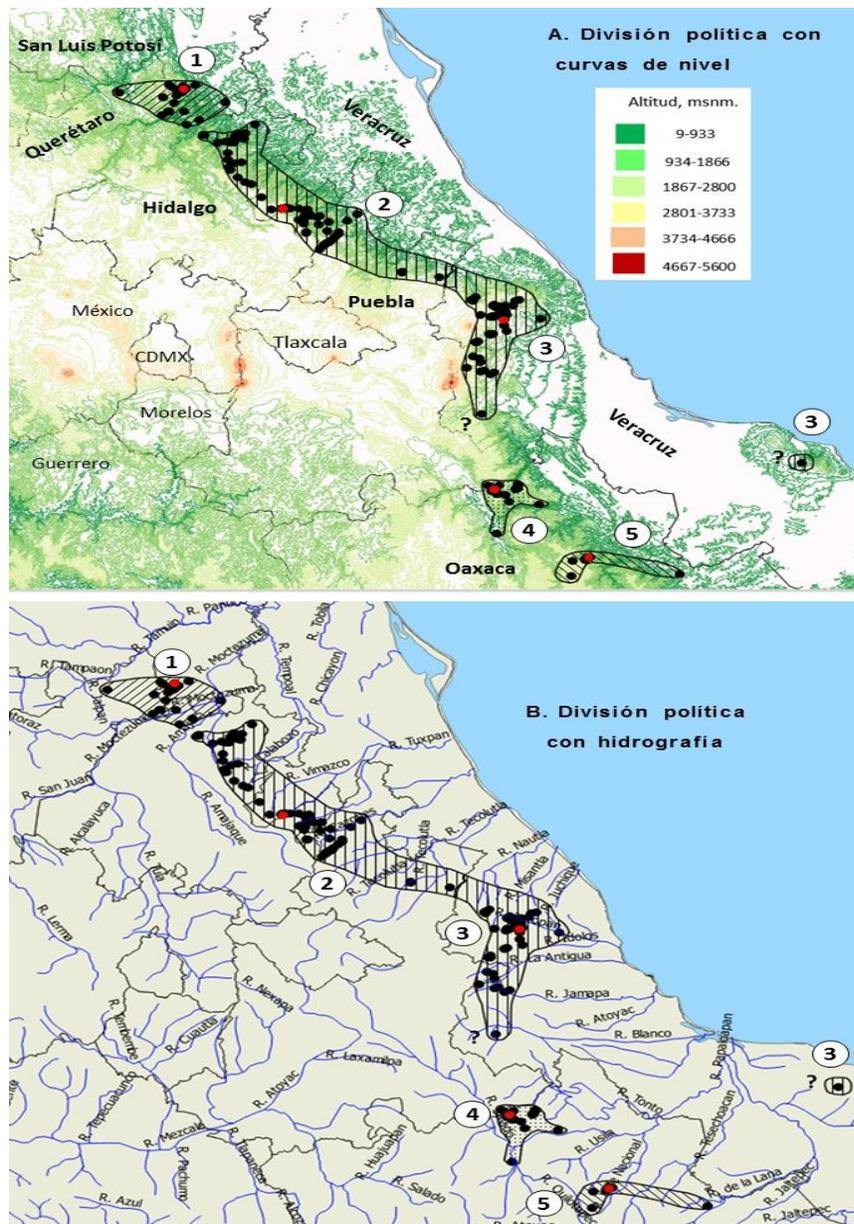


Figura 5.1. Distribución actual de las especies y subespecies de *Peromyscus* en el Grupo *furvus*, considerando la topografía (A) y la hidrografía (B): 1, *Peromyscus latirostris*. 2, *P. furvus angustirostris*. 3, *P. f. furvus*. 4, *P. solitudinem* y 5, *Peromyscus* de La Esperanza, Oaxaca (Grupo Genético 5), cuyos status sistemático y taxonómico aún deben dilucidarse. El patrón de color en el mapa corresponde con la altitud en que se distribuye cada taxon. ● = localidades específicas de colecta con ejemplares analizados; ● = localidades tipo; ?, localidades con ejemplares identificados, pero no incluidos en los análisis por su bajo número (n = 1). Ver texto.

La primera y más cercana a Puebla, es la localidad específica de colecta 140 que corresponde a 5 Km N Tequila, la cual sólo contó con un macho adulto viejo (edad 5, CNM-31208), alojado en la Colección Nacional de Mamíferos, UNAM; la segunda y más cercana a la costa es la localidad específica de colecta 141 que se refiere a 1 Km E, 2 Km S Tebanca, también con una sola hembra adulta joven (edad 3 , TTU-38288) de la colección mastozoológica en Texas Tech University

En el mapa de la figura 5.2 se representa la caracterización cuantitativa multivariada de las condiciones ambientales para las localidades específicas de colecta (LEC), con base en las 19 variables climáticas y la altitud, se representa en donde también se incluye el dendrograma para clasificarlas en seis grupos de condiciones ambientales (GCA1-6).

El Anexo 5.1 resume la estadística descriptiva para cada una de las 20 variables ambientales cuantitativas, arregladas de acuerdo con los GCA1-6, en donde también se indican los tipos de vegetación, incluyendo diagramas de caja y bigotes para la temperatura y precipitación medias anuales, así como para la altitud y gráficos de las frecuencias de los tipos de vegetación.

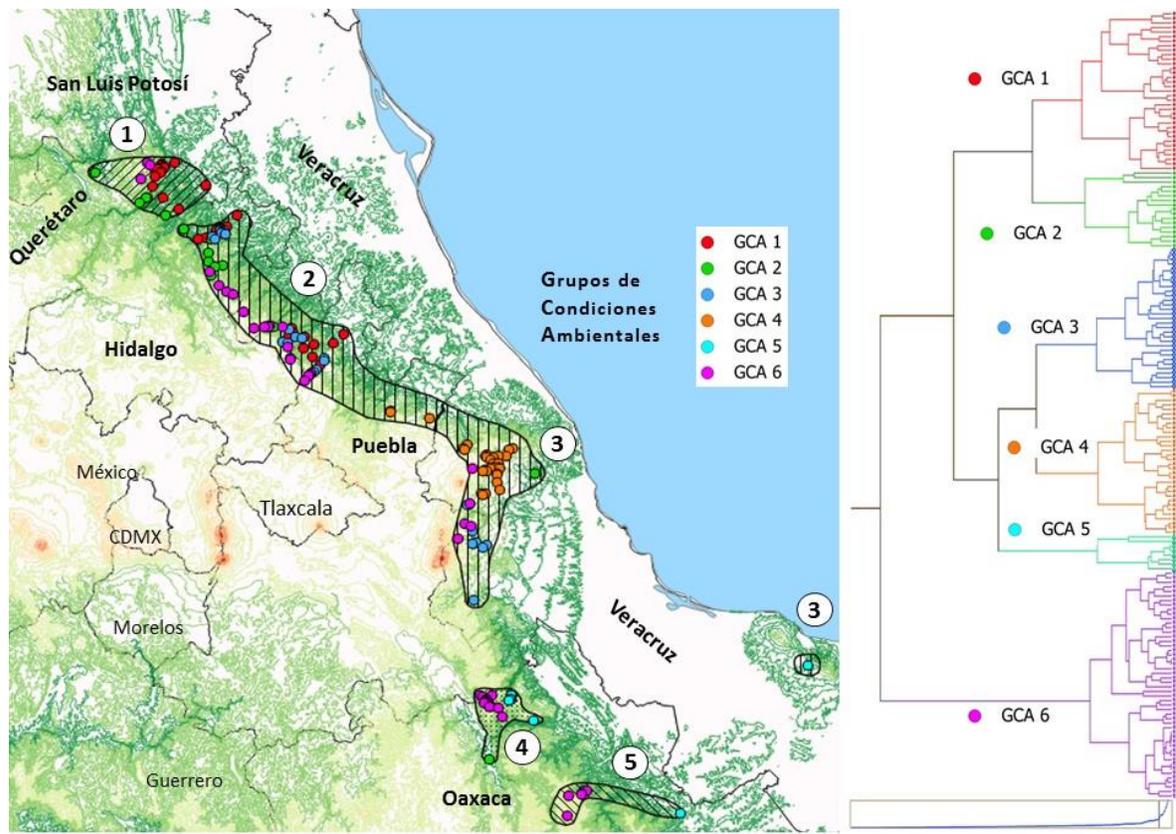


Figura 5.2. Clasificación del tipo de hábitat para las 173 localidades específicas de colecta (LEC) analizadas en seis grupos de condiciones ambientales (GCA1-6) y su incidencia en la distribución de las entidades taxonómicas del Grupo *furvus* (1-5). Ver figura 5.1 para claves.

El comportamiento promedio de la temperatura y precipitación anuales, así como para la altitud por GCA1-6 y taxa, se ilustra en la figura 5. 3, mientras que la estadística descriptiva de esas variables ambientales cuantitativas se sintetiza en el Cuadro 5.3. Los gráficos evidencian similitudes y diferencias entre las condiciones de los GCA-1-6 en general, así como entre los miembros del Grupo *furvus* que habitan dentro de ellos. En general, la temperatura media anual parece seguir un gradiente clinal inverso al de la altitud, excepto por el GCA5, cuya temperatura se eleva. En cambio, la precipitación media anual tiene un comportamiento más distintivo entre los GCA1-6, donde nuevamente se destacan las condiciones del GCA5.

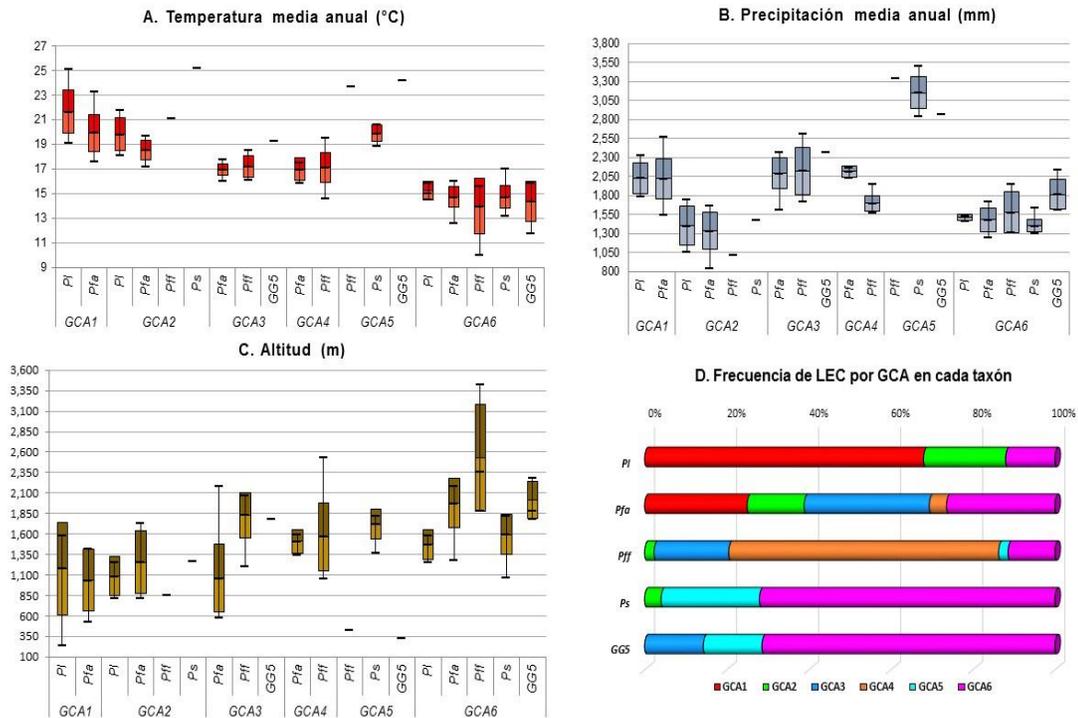


Figura 5.3. Comportamiento promedio con su desviación estándar (caja) y valores extremos (bigotes) para tres variables ambientales cuantitativas (A-C), de acuerdo al Grupo de Condiciones Ambientales (GCA1-6) y las frecuencias de las localidades específicas de colecta (LEC) en ellos para los *Peromyscus* del Grupo *furvus*: *Pl*, *Peromyscus latirostris*; *Pff*, *P. f. furvus*; *Pfa*, *P. f. angustirostris*; *Ps*, *P. solitudinem*; GG5, *Peromyscus* sin denominación formal de La Esperanza, Oaxaca.

De acuerdo a las localidades específicas de colecta (LEC) de los *Peromyscus* del Grupo *furvus*, alojados en colecciones científicas nacionales y extranjeras, éstos tienen diferentes patrones de distribución, conforme a la altitud y el clima (Fig. 5.3):

Peromyscus latirostris es más frecuente en la GCA1 (68%), pero también ocurre en el GCA2 (20%) y el GCA6 (12%). El intervalo de altitudes en el GCA1 es el más amplio y se superpone con él de los otros dos GCA, siendo su temperatura y precipitación medias anuales más altas, especialmente con respecto del GCA6; de

hecho, la desviación estándar de la precipitación de este GCA no se superpone con la de los otros dos GCA.

Peromyscus furvus angustirostris, cuenta con la distribución más amplia (Fig. 5.1, Apéndice 2.1) y, por ende, con el mayor número de LEC. Está presente en todos los GCA, excepto por el GCA5. Los GCA1, 3 y 6, agregan entre una cuarta o una tercera parte de sus LEC, mientras que un 13.2% están en la GCA2 y sólo un 4.2% en la GCA4. Los intervalos de altitud se superponen entre esos GCA. Las temperaturas medias anuales van siendo cada vez menores desde el GCA 1 al GCA6, mostrando ciertos patrones diferenciales: las desviaciones estándar del GCA3 y 4 no se superponen con las de los GCA1 y 2, mientras que ninguna de ellas lo hace con la del GCA6. Por sus respectivas desviaciones estándar, la precipitación anual media es semejante entre los GCA1, 3 y 5, pero son diferentes de las que ocurren en los GCA2 y 6, que alcanzan menores volúmenes.

Peromyscus f. furvus también ocurre en cinco de los GCA, pero en contraposición, no habita bajo las condiciones del GCA1. Un poco más de las dos terceras partes de sus LEC están en el GCA4, el 18.2% en el GCA3, un 11.4% en el GCA6 y sólo un 2.3% en cada uno de los GCA2 y 5. Los GCA con más de una LEC para esta subespecie tienden a superponerse (GCA3, 4 y 6) en altitud, mientras que las únicas LEC en los GCA2 y 5 están muy por debajo del intervalo comprendido entre las anteriores, especialmente en el último. La temperatura media anual baja conforme disminuye la altura. Nuevamente, la precipitación media anual tiene patrones particulares, ya que las desviaciones estándar de los GCA 4 y 5 se superponen,

mientras que no es así con la GCA3 que alcanza mayor volumen. El único dato para la GCA2 está muy por debajo de los valores de los GCA mencionados y el único dato del GCA5 demasiado por encima.

Peromyscus solitudinem tiene una distribución preferencial de LEC en el GCA6 (72%), a lo que se suma el 24% en el GCA5 y sólo el 4% en el GCA2. Los intervalos de altitud en los GCA5 y 6 se superponen, no así el único registro en el GCA2 que es inferior al límite inferior de la desviación estándar más bajo en los otros. Las desviaciones estándar de la temperatura media anual son distintas entre sí y siguen un patrón descendente e inverso a la altitud. Asimismo, las precipitaciones medias anuales difieren entre los GCA donde se recolectó esta especie, pero vuelve a destacar el gran volumen del GCA5, contra el de los otros dos GCA.

Peromyscus sp., procedente de La Esperanza (GG5), también tiene mayor frecuencia en LEC dentro del GCA6 (71.4%), pero difiere de la especie anterior porque tiene un 14.3% de sus LEC tanto en el GCA5 como en el GCA3. En el GCA6, el intervalo de altitud (caja), este taxón sólo se superpone ligeramente con el límite superior de *P. solitudinem*, pero alcanza mayores alturas y aunque las cajas de las respectivas temperaturas también se superponen, la precipitación es más abundante en donde habita esta nueva entidad. Los registros únicos para esta entidad en los GCA3 y 5 difieren de los del GCA6. En el GCA3, la altitud cae en el rango superior de la caja del GCA6, pero en el GCA5 es distinto y está muy por debajo del intervalo en el GCA6; en ambos casos, la temperatura y precipitación medias anuales están muy por encima de los valores en el GCA6, especialmente en el GCA5.

Cuadro 5.3. Estadística descriptiva de los grupos de condiciones ambientales (GAC1-6) por taxón (Tx) en el Grupo *furvus*. Ver figura 6.3.

GCA	Tx	nLEC	Temperatura media anual, T° (°C)					Precipitación media anual, P (mm)					Altitud, A (m)				
			Media	DE	Min	Max	CV	Media	DE	Min	Max	CV	Media	DE	Min	Max	CV
GCA1	<i>PI</i>	17	21.65	1.76	19.10	25.10	8.13	2032.47	203.33	1789.00	2331.00	10.00	1178.35	566.46	247.00	1578.00	48.07
	<i>Pfa</i>	18	19.93	1.52	17.60	23.30	7.61	2023.56	262.87	1549.00	2574.00	12.99	1037.28	374.26	530.00	1416.00	36.08
GCA2	<i>PI</i>	5	19.82	1.36	18.10	21.80	6.88	1402.60	256.83	1063.00	1751.00	18.31	1087.40	233.80	818.00	1258.00	21.50
	<i>Pfa</i>	10	18.52	0.81	17.20	19.70	4.37	1335.00	240.97	845.00	1668.00	18.05	1252.50	383.84	818.00	1729.00	30.65
	<i>Pff</i>	1	21.10	0.00	21.10	21.10	0.00	1022.00	0.00	1022.00	1022.00	0.00	859.00	0.00	859.00	859.00	0.00
	<i>Ps</i>	1	25.20	0.00	25.20	25.20	0.00	1480.00	0.00	1480.00	1480.00	0.00	1276.00	0.00	1276.00	1276.00	0.00
GCA3	<i>Pfa</i>	22	16.93	0.45	16.00	17.80	2.64	2092.32	201.60	1619.00	2368.00	9.64	1062.05	418.88	580.00	2180.00	39.44
	<i>Pff</i>	8	17.20	0.88	16.10	18.50	5.11	2122.38	309.06	1722.00	2617.00	14.56	1829.63	272.45	1211.00	2072.00	14.89
	GG5	1	19.30	0.00	19.30	19.30	0.00	2368.00	0.00	2368.00	2368.00	0.00	1789.00	0.00	1789.00	1789.00	0.00
GCA4	<i>Pfa</i>	3	16.97	0.92	15.90	17.50	5.44	2119.33	75.63	2032.00	2163.00	3.57	1510.67	140.87	1348.00	1592.00	9.33
	<i>Pff</i>	29	17.12	1.21	14.60	19.50	7.08	1700.21	101.20	1575.00	1947.00	5.95	1569.97	413.18	1052.00	2540.00	26.32
GCA5	<i>Pff</i>	1	23.70	0.00	23.70	23.70	0.00	3345.00	0.00	3345.00	3345.00	0.00	427.00	0.00	427.00	427.00	0.00
	<i>Ps</i>	6	19.90	0.68	18.90	20.60	3.41	3154.33	214.98	2848.00	3503.00	6.82	1721.17	185.58	1365.00	1824.00	10.78
	GG5	1	24.20	0.00	24.20	24.20	0.00	2871.00	0.00	2871.00	2871.00	0.00	325.00	0.00	325.00	325.00	0.00
GCA6	<i>PI</i>	3	15.03	0.76	14.50	15.90	5.04	1514.00	41.90	1468.00	1550.00	2.77	1471.33	184.75	1258.00	1578.00	12.56
	<i>Pfa</i>	19	14.74	0.81	12.60	16.00	5.51	1480.05	154.32	1246.00	1724.00	10.43	1976.32	299.16	1282.00	2180.00	15.14
	<i>Pff</i>	5	13.96	2.25	10.00	15.60	16.09	1580.00	265.77	1315.00	1952.00	16.82	2359.80	654.72	1880.00	3427.00	27.74
	<i>Ps</i>	18	14.72	0.93	13.20	17.00	6.34	1402.39	78.99	1301.00	1643.00	5.63	1594.67	247.54	1070.00	1824.00	15.52
	GG5	5	14.36	1.6	11.8	15.9	11.15	1816.80	199.86	1610.00	2144.00	11.00	1889.00	223.61	1789.00	2289.00	11.84

COROLARIO

En la sección previa de este capítulo se ha interpretado e integrado previamente la información obtenida de los análisis en los capítulos 2-5 para concluir y presentar el estado taxonómico de cuatro de las entidades taxonómicas incluidas en el Grupo *furvus*, usando como base el concepto genético de especie (Bradley y Baker 2001, Baker y Bradley 2006), así como la interpretación de los intervalos entre las distancias genéticas que permiten distinguir entre ese nivel y el de la subespecie *sensu* Bradley y Baker (2001) para citocromo-*b*, cuyos resultados prácticamente se repiten con los genes de la NDAH en el Capítulo 4.

El nivel taxonómico de las entidades (*e. g.*, especie, subespecie) derivado de los intervalos genéticos (Capítulos 1 y 4), junto con las diferencias genéticas y morfométricas encontradas entre ellas (Capítulos 1 a 4), se ve reforzado por la variación geográfica de las condiciones ambientales, a lo largo de sus respectivas áreas de distribución geográfica como se mencionó previamente para cada entidad del Grupo *furvus*, incluyendo las poblaciones de la Esperanza, Oaxaca, así como la información relacionada con la vegetación original en la figura 5.3D. Es decir, esa caracterización climática y altitudinal cuantitativa de las LEC (Cuadro 5.3, Fig. 5.3), junto con la distribución diferencial de los miembros del Grupo *furvus* en diferentes tipos de vegetación (Cuadros 5.4, Figs. 5.3D, 5.4), permite suponer cómo es que las particularidades sobre su hábitat arrojan diferencias en las características morfológicas y morfométricas ya mencionadas.

La información del Cuadro 5.4, además de ubicar diferencias ecológicas entre las entidades por cuanto a los tipos de vegetación que prefieren, también relaciona los GCA1-6 para cada entidad del Grupo *furvus*. En el cuadro también se muestra información sobre los cambios ocurridos en la vegetación en un lapso de 20 años, considerando la frecuencia de sustitución de tipos de vegetación natural original (TVO, Balduzzi y Tomaseli 1979), por los tipos de vegetación modificados (TVM, INEGI 1999) que se derivaron del uso de suelo agrícola, pecuario y por urbanización. El Cuadro 6.4 indica cuáles son las LEC que presentan determinado tipo de vegetación y sus cambios, mediante un código de colores que se usa en la figura 5.4.

Cuadro 5.4. Diferencias en 20 años (D) y porcentajes del cambio (D%), entre las frecuencias (F) de los Tipos de Vegetación (TV), en las localidades específicas de colecta, arregladas por Grupos de Condiciones Ambientales (GCA1-6), para cada *Peromyscus* del Grupo *furvus*. Las diferencias se expresan como pérdida (-) o sin cambio (0) para cada vegetación original (TVO, 1979¹) y como ganancia (+) individual (por tipo) o global para la vegetación modificada (TVM, 1999²) por uso de suelo agrícola, pecuario y urbano.

GCA	Localidades Específicas de Colecta	TV	Tipos de Vegetación (TV)			
			1979	1999	D	D%
<i>Peromyscus latirostris</i>						
GCA1	8, 10, 11, 12, 16	BMM	5	4	-1	-20.0
	1, 3, 4, 6, 7, 9, 13, 14, 18, 19, 20	SAP	11	7	-4	-36.4
	27	SBS	1	1	0	0
		AT	0	5	+5	+29.4
GCA2	15, 23	BE	2	2	0	0
	25	BEP	1	0	-1	-100
	21, 22	BMM	2	0	-2	-100
		AT		3	+3	+60
GCA6	2, 5, 17	BE	3	3	0	0
<i>Peromyscus furvus angustirostris</i>						
GCA1	69, 70, 72, 81, 82	BEP	5	0	-5	-100
	28, 36, 46, 66, 71, 73, 77, 79, 87	BMM	9	3	-6	-66.7
	30, 49	SAP	2	1	-1	-50.0
	24, 26	SBS	2	0	-2	-100

		AT		14	+14	+77.8
GCA2	63 29, 33, 34, 50, 51 , 52, 53 , 55, 48	BEP	1	0	-1	-100
		BMM	8	6	-2	-75.0
		SBS	1	0	-1	-100
		AT		3	+3	+25.0
		PAST		1	+1	+8.3
		TVM		4	+4	+33.3
GCA3	68, 89 31, 32, 35, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 74, 75, 76, 78, 83 , 86 , 88	BEP	2	1	-1	-50.0
		BMM	20	19	-1	-5.0
		AR		1	+1	+4.5
		PAST		2	+2	+9.1
		TVM		3	+3	+13.6
GCA4	95, 96, 97	BMM	3	3	0	0
GCA6	58 , 61 , 67 , 94 , 84, 85, 54, 56, 57, 60, 62, 64, 65, 80, 90, 91, 92, 93 59	BEP	4	0	-4	-100
		BG	2	2	0	0
		BMM	12	12	0	0
		BP	1	1	0	0
		AT		4	+4	+21.1
<i>Peromyscus furvus furvus</i>						
GCA2	122	SBS	1	0	-1	-100
		PAST	0	1	+1	+100
GCA3	130, 131, 134, 137, 138, 139 136 , 140	BMM	5	5	0	0
		BP	2	1	-1	50.0
		AT		1	+1	+12.5
		PAST		1	+1	+12.5
		TVM		2	+2	+25.0
GCA4	102 , 118 , 119 , 120 98, 99, 100, 103 , 104 , 105 , 106 , 107 , 108 , 109 , 110 , 111 , 112 , 113 , 114 , 115 , 116 , 121 , 123 , 124 , 125 , 126 , 127 , 128 101	BEP	4	0	-4	-100
		BMM	24	3	-21	-87.5
		SBS	1	0	-1	-100.0
		AT	0	10	+12	+34.5
		AR	0	2	+2	+6.7
		PAST	0	12	+12	+41.3
		ZURB	0	2	+2	+6.7
		TVM	0	26	+26	+89.6
GCA5	141	SAP	1	0	-1	-100
		PAST		1	+1	+100
GCA6	117 , 129 132, 133 , 135	BEP	1	1	-1	-100.0
		BMM	1	1	0	0.0
		BP	3	1	-2	-66.7
		AT		3	3	+60.0

Peromyscus solitudinem

GCA2	166		SAP	1	0	-1	100
			AR	0	1	+1	100
GCA5	142, 145, 148, 149, 152		BMM	5	5	0	0
GCA6	143, 144, 146, 147, <i>150</i> , 151, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164		BMM	18	18	0	0
Peromyscus sp. De La Esperanza, Oaxaca (GG5)							
GCA3	167		BMM	1	1	0	0
GCA5	172		SAP	1	1	0	0
GCA6	<i>168</i> , 169, 170, 171 173		BMM	4	4	0	0
			BP	1	1	0	0

Tipos de vegetación original (TVO, ¹Balduzzi y Tomaseli 1979), o vegetación natural sin código de color: **BE**, Bosque de Encino; **BEP**, Bosque de Encino-Pino; **BG**, Bosque de Galería; **BP**, Bosque de Pino; **BMM**, Bosque Mesófilo de Montana; **SAP**, Selva Alta Perennifolia; **SBS**, Selva Baja Subcaducifolia. **Tipos de vegetación modificada por el uso de suelo (TVM,** ²INEGI 1999), en negritas y con código de color *sensu* Fig. 6.4: **AR**, Agricultura de Riego (**amarillo**); **AT**, Agricultura de Temporal: cafetales y huertos frutales; **PAST**, Pastizal cultivado (**verde**) para potreros, **ZURB**, Zonas Urbanizadas (antes fueron AR). Las localidades tipo, o localidades muy cercanas a ellas, en *itálicas*.

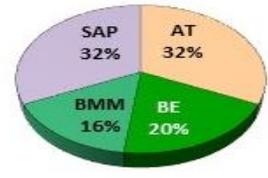
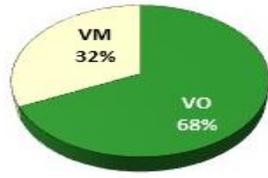
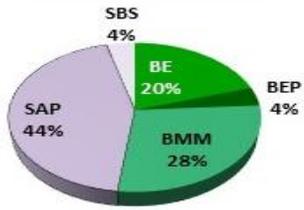
En la figura 5.4 se ilustran, de manera general, los cambios de vegetación ocurridos en esos 20 años. Por el escaso conocimiento que se tiene de la historia natural, biología y ecología de las entidades en el Grupo *fervus*, esta información es útil para analizar posibles riesgos su estado de conservación.

La agricultura de temporal (**AT**), implica un riesgo de conservación relativo para las especies del Grupo *fervus*, cuando se trata de huertos frutales (e. g., mango, cítricos) y, especialmente, de cafetales de sombra porque se mantiene el ambiente umbroso que proporciona el dosel arbóreo de la vegetación original que se conserva y como también se llega a conservar parte de la vegetación natural del sotobosque, todo esto favorece la permanencia de recursos alimentarios, zonas de refugio y de traslado (e. g., Gallina *et al.* 2008, Burgos-García *et al.* 2014).

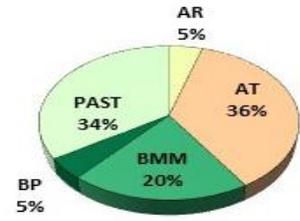
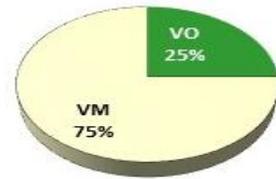
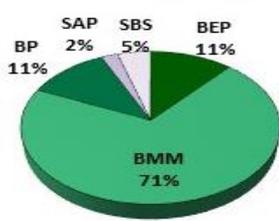
La agricultura de riego (**AR**) en la zona consiste de cultivos de árboles frutales (e. g., mango, cítricos), cafetales de sombra y flores de ornato (SAGDRPA. 2015). Los primeros dos se comportan como la **AT**, pero cuando se trata de flores de ornato, se talan los árboles y se elimina el sotobosque original, por lo que se convierte en zonas perturbadas como los potreros (Burgos-García *et al.* 2014).

Los pastizales cultivados (**PAST**), en este caso potreros para el ganado, afectan mayormente el hábitat de pequeños mamíferos, incluyendo a los miembros del Grupo *furvus*, ya que este uso de suelo se logra después de deforestar y erradicar la vegetación original del sotobosque. Esto no propicia que haya una mayor incidencia de luz, acabando con el ambiente originalmente umbroso, sino que cambia las condiciones del hábitat, incluyendo refugios, zonas de traslado y recursos alimentarios para roedores con poca tolerancia a cambios ambientales. Por ende, los potreros se consideran zonas perturbadas (Burgos-García *et al.* 2014). Por ejemplo, en los alrededores de Tlanchinol, Hidalgo, *P. furvus* sólo se recolectó en bosque mesófilo de montaña y nunca en potreros (Cervantes *et al.* 2002, Aguilar-López *et al.* 2013).

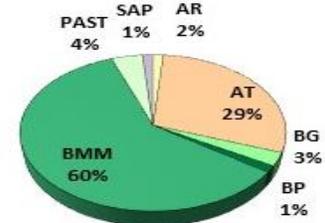
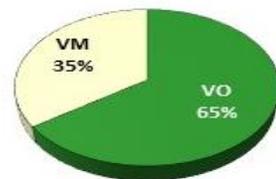
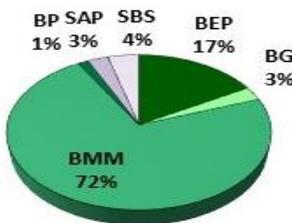
Peromyscus latirostris



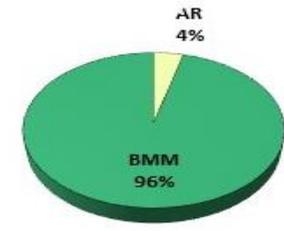
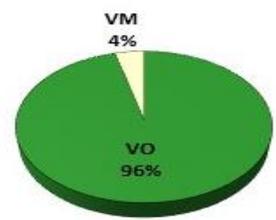
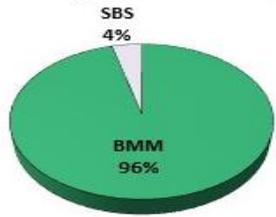
Peromyscus furvus furvus



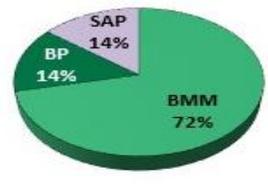
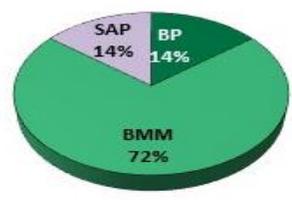
Peromyscus furvus angustirostris



Peromyscus solitudimen



GG5, La Esperanza, Oaxaca



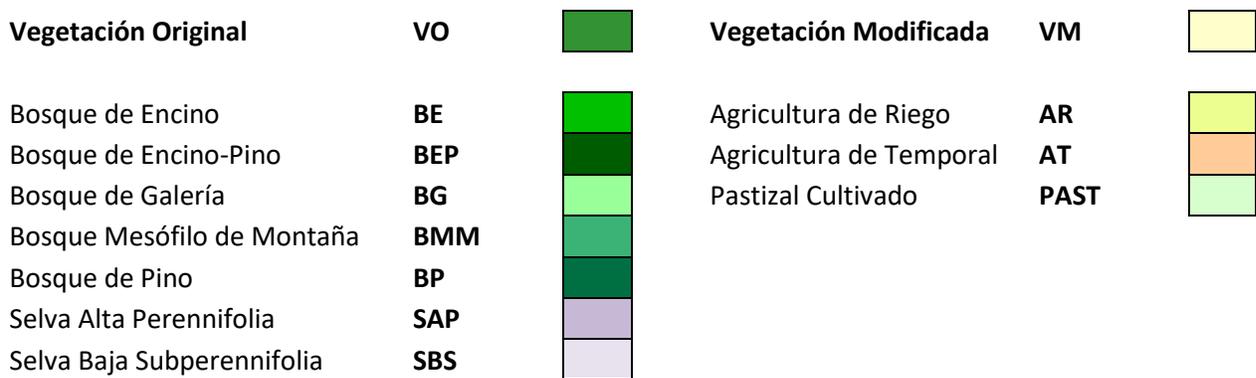


Figura 5.4. Porcentajes de cambio ocurridos durante 21 años en los tipos de vegetación naturales para cada entidad en el Grupo *furvus*. A la izquierda se muestra la vegetación original como estaba en 1979, en medio el porcentaje global de cambio y a la derecha el estado resultante en 1999 con la vegetación modificada. Ver Cuadro 5.4.

Deterioro de la vegetación natural en el hábitat de las especies en el Grupo

***furvus*.** Los hábitats de las especies y subespecies en el Grupo *furvus* se encuentran amenazados debido al impacto que ejercen las actividades de las comunidades humanas, cercanas a sus áreas de distribución. Desafortunadamente, los riesgos son mayores para la vegetación original (BMM, SAP, SBS, BE, BP, BEP) en el área de distribución del Grupo *furvus* porque las estrategias y políticas de conservación gubernamentales no han podido equilibrarse con las necesidades de la población humana. A continuación se menciona para cada entidad taxonómica dentro del Grupo *furvus*, información actualizada sobre el deterioro de su hábitat.

***Peromyscus latirostris*.** Con base en mapas de vegetación y uso del suelo serie II (INEGI 1993) y IV (INEGI 2007), escala 1:250,000, la tasa de deforestación anual para la región Huasteca en San Luís Potosí es de 0.51 %, lo cual supera la media nacional, siendo la selva la vegetación más afectada (Miranda Aragón *et al.* 2013).

En la Sierra de Xilitla, que abarca el área potosina y parte de Querétaro, el riesgo de deforestación amenaza el hábitat de *P. latirostris* se debe a que los ejidatarios obtuvieron permisos expedidos por la SEMARNAT para extraer mil hectáreas de madera por año (Neri-Corona 2017). Además, la tala ilegal se ha confinado a las zonas altas de la sierra potosina, abarcando un parche de vegetación de **BMM** y **SAP** que funciona como un refugio para especies que habitaban al N de la Sierra Madre Oriental (Cruz 2017); aunque hay regulación de la extracción de productos maderables de la región, con regularidad se presentan saqueos que han deteriorado los tipos de vegetación de **BMM**, **SAP** y **SBS** (Zaragoza 2017).

Por cuanto a Querétaro, en un estudio que abarcó la década 2000-2010 (Ríos Saís 2015) de la superficie la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, se reportó que aproximadamente el 83% era de uso forestal, pero que sufrió la pérdida del 0.72% de su superficie, lo que correspondió a una tasa anual acumulada de 0.09% para todo el decenio, o 278 ha/año; por ende, alcanzó una pérdida de 2,775 ha por cambio en el uso de suelo. La mayor tasa de cambio anual ocurrió de 2005 a 2010 con un 0.13% (2,048 ha), mientras que de 2000-2005 la tasa fue de 0.05% (727 ha). Es decir, aunque la tasa de cambio acumulada fue relativamente baja, cabe destacar que el 74% de los cambios ocurrió en los últimos 5 años, debido a la clara y principal presión que ejercen las actividades de pastoreo y agrícolas sobre la reserva. Los principales tipos de vegetación afectados, por los cambios de uso de suelo, incluyen la selva baja caducifolia (**SBC**), el bosque mixto (**BPE**, **BEP**) y el bosque de encino (**BE**) con una pérdida total de 1,270, 536 y 683 ha, respectivamente.

Peromyscus furvus. En general y a lo largo de su distribución en Hidalgo, Puebla y Veracruz, la deforestación por causas legales o ilícitas, es la principal causa del deterioro de la vegetación natural en que se encuentra esta especie, a lo cual se suman prácticas agrícolas que comprometen la sustentabilidad del suelo, así como las prácticas para la extracción de madera y la tala para convertir estas áreas en potreros para el ganado, lo que implica la deforestación; en el centro de Veracruz, la urbanización rampante también es un problema grave. En conjunto, todo esto provoca la fragmentación o desaparición del hábitat de esta especie, siendo más grave en algunas partes de su distribución como se menciona enseguida

La tala clandestina e inmoderada, ha tenido fuerte impacto sobre los límites de la vegetación entre Hidalgo y Puebla, ya que se estima la pérdida en 20 mil árboles por año por esta práctica (Benet 2016); de hecho, en el estado de Hidalgo ya se ha perdido el 85% de las selvas baja y media (Galván 2017). Estos cambios para fines de desarrollo humano, comprometen y ponen en riesgo el hábitat de la subespecie *P. furvus angustirostris*, ya que modifican y perturban la vegetación primaria, dejando solo fragmentos en pequeños parches discontinuos, a lo largo su distribución. Además, en la Sierra de Huauchinango, Puebla, el impacto por deforestación ocurre por causa de malas prácticas agrícolas que para ampliar la gama de productos, ha repercutido en la calidad de suelo al volverlo infértil (Ánimas Vargas 2017); es decir, como los terrenos no son rehabilitados, esto genera la erosión, deslave y pérdida del suelo (Galván 2017). En el estado de Hidalgo, según comparaciones de coberturas de uso de suelo y vegetación para distintas formaciones forestales, en el lapso de

1980-2001 se perdieron 280,044.33 ha con superficie forestal, lo que implica una tasa de pérdida promedio anual de 13,335.44 ha (GE-Hgo 2008).

El **BMM** que es el hábitat preferente de *Peromyscus f. furvus* en el centro de Veracruz (70%), está bajo la presión del gran crecimiento urbano de la ciudad de Xalapa, la cual ha crecido en un 700% en los últimos 60 años, dejando como único remanente de esta vegetación primaria apenas 300 ha confinadas al parque Javier Clavijero (Guerrero Romero 2018). Asimismo, los municipios Naolinco, Coscomatepec, Jilotepec, Banderillas, entre otros, que son vecinos a Xalapa, también han tenido un crecimiento urbano importante en las últimas décadas, dejando únicamente parches de **BMM** (Guerrero Romero 2018). El 30% restante de la vegetación primaria (**BP, BPE, SAP y SBS**) en el hábitat de *P. f. furvus*, también está amenazado por la extracción de recursos maderables, es decir, de materia prima para la fabricación de leña y carbón, así como para la construcción de viviendas, muebles y artesanías que son el sostén de las comunidades humanas cercanas a estos tipos de vegetación; sin embargo, la verdadera causa de impacto sobre estos bosques es el tráfico ilegal de la madera, ya que los pobladores lo ven como una forma de mejorar su economía y los aserraderos clandestinos generan ganancias importantes para las pequeñas comunidades (Galindo 2017).

Al deterioro, fragmentación y perturbación del hábitat de *P. furvus* por prácticas agrícolas y extracción de madera, se suman los potreros en otras partes de su distribución. Por ejemplo, al N de las Sierra Los Tuxtlas, Veracruz, la selva se redujo a un 56% entre 1967-1986 y se anticipa que para la década 2020, sólo quedará un

8.7% de la vegetación natural que existía en 1960 (Greenpeace 2017). En la región central de Veracruz, el uso de suelo dominante son los potreros (37%), seguido por zonas urbanas (18%), vegetación secundaria (17%) y bosque perturbado (17%), lo que ha reducido de manera impactante al BMM (Williams-Linera 2012). Todo esto en conjunto pone a esta especie claramente en posible riesgo de conservación, inclusive probablemente sus poblaciones están amenazadas o han sido erradicadas (*P. f. furvus*) en las zonas de crecimiento urbano.

Peromyscus solitudinem* y *Peromyscus sp. Finalmente, aunque en la distribución de *Peromyscus solitudinem* y del *Peromyscus sp.* en el GG5 no se percibe un impacto importante en su hábitat, el estado de Oaxaca en general presenta una de las deforestaciones más alarmantes en el país, con 30-35 mil ha/año (Rodríguez 2014). Ejemplo de ello es la Sierra Norte de Oaxaca, donde el **BP** y el **BPE** están amenazados por la producción de madera para construcción de casas y muebles (Agencia Notimex 2017). Asimismo, las selvas (**SAP**, **SBS**) están siendo deforestadas por la expansión agrícola y ganadera, el establecimiento de cultivos comerciales a gran escala y el desarrollo de infraestructura turística e industrial (Meave *et al.* 2012), mientras que el **BMM**, un ecosistema sumamente vulnerable por su distribución restringida y fragmentada al crecimiento poblacional, el cambio de uso del suelo y el cambio climático mundial (González-Espinosa *et al.* 2012). Además, la tala inmoderada, plagas e incendios forestales ocasionan la pérdida del suelo y del hábitat para la vida silvestre, entre otros, generando pérdidas cercanas a los 2 mil m³ de madera/año, (Torres 2017, Greenpeace 2017). Bajo estas condiciones, la

distribución de ambos *Peromyscus* ha quedado restringida a las zonas altas de la Sierra Norte de Oaxaca que aun cuentan con vegetación original; sin embargo, es probable que en un futuro, la distribución de ambas especies se vea amenazada por la gran pérdida del hábitat.

Recomendaciones finales.

1. Por cuanto al estado sistemático y taxonómico de los miembros del Grupo *furvus*, que se hagan los estudios moleculares necesarios con citocromo-*b* y los genes de la NDAH analizados en esta tesis para esclarecer si:

- a. si los *Peromyscus* de La Esperanza, Oaxaca (GG5) están más cercanos con las especies del Grupo *furvus* o con *P. melanocarpus*.
- b. todavía hay más subespecies, además de *P. f. furvus* y de *P. f. angustirostris*, dentro de la distribución de *P. furvus*, especialmente en el N de Puebla y en las poblaciones de Hidalgo como Tlanchinol, Tenango de Doria.

2. Por cuanto a la conservación de las especies del Grupo *furvus*, es necesario realizar estudios para:

- c. actualizar los registros de su distribución y del estado de conservación de su hábitat, mencionando los riesgos del mismo por uso de suelo y por actividades antropogénicas para aprovechamiento o erradicación de estas especies.
- d. conocer la historia natural, incluyendo ecofisiología, hábitos alimentarios, uso del hábitat, patrón de actividad y reproductivo, interacciones con otras especies afines y con sus depredadores, entre otros.

LITERATURA CITADA

- Adams DC y Felice RN. 2014. Assessing trait covariation and morphological integration on phylogenies using evolutionary covariance matrices. PLOS ONE 9(4):e94335. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0094335>.
- Adams DC, Rohlf FJ y Slice DE. 2013. A field comes of age: Geometric Morphometrics in the 21st Century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1):7–14, doi:10.4404/hystrix-24.1–6283
- Adams DC, Slice DE y Rohlf FJ. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of following the 'Re6volution'. *Italian Journal of Zoology* 71:5–16.
- Agencia 7Notimex. Se descomponen los bosques de Oaxaca. netnoticias.mx. Sección de interés. 10 de mayo, 2017 – 16:51. <http://netnoticias.mx/2017-05-10-2004ada8/se-descomponen-los-bosques-de-oaxaca/>
- Aguilar-López M, Rojas-Martínez A, Cornejo-Latorre C, Vite-Silva VD y Ruano-Escalante YR. 2013. Lista taxonómica y estructura del ensamblaje de los mamíferos terrestres del Municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Mastozoología Neotropical* 20(2):229-242.
- Allen JA y Chapman FM. 1897. On a collection of mammals from Jalapa and Las Vigas, State of Veracruz, Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 9:201–203.
- Alvarado-Serrano DF, Luna L y Knowles LL. 2013. Localized *versus* generalist phenotypes in a broadly distributed tropical mammal: How is intraspecific variation distributed across disparate environments? *BMC Evolutionary Biology* 13:160, <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/13/160>
- Ánimas-Vargas L. Tala clandestina está acabando con bosques de la Sierra Norte. Municipios. Municipios. Martes 26 de diciembre de 2017 08:02. <http://municipiospuebla.mx/nota/2017-12-26/huachinango/tala-clandestina-est%3%A1-acabando-con-bosques-de-la-sierra-norte>.
- Arteaga MC, Piñero D, Eguiarte LE, Gasca J y Medellín, RA. 2012. Genetic structure and diversity of the Nine-banded Armadillo in Mexico. *Journal of Mammalogy* 93 (2):547–559.
- Atchley WR, Rutledge JJ y Cowley DE. 1981. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution* 35(6):1037–1055.
- Ávila-Valle ZA; Castro-Campillo A y León Paniagua L. (codirs.). 2002. Variación geográfica de *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae). [Tesis de Licenciatura en Biología]. México, D. F., México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 71 pp.
- Ávila-Valle ZA; Castro-Campillo A y León Paniagua L. (codirs.). 2005. Revisión del estado sistemático de *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae), México, a Partir de los Genes Mitocondriales ND3-ND4. M.S. [Tesis de Maestría en Biología]. México, D. F., México: División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa; 57 pp.
- Ávila-Valle, ZA, Castro-Campillo A, León-Paniagua L, Salgado-Ugarte IH, Navarro-Sigüenza AG, Hernández-Baños B E y Ramírez-Pulido J. 2012. Geographic variation and molecular evidence

- of the Blackish Deer Mouse complex (*Peromyscus fuvvus*, Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology* 77(3):166–177.
- Avise JC y Walker D. 1999. Species realities and numbers in sexual Vertebrates: Perspectives from an asexually transmitted genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:992–995.
- Baker RH. 1951. Mammals from Tamaulipas, Mexico. University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications 5(12):207-218.
- Baker RJ y Bradley RD. 2006. Speciation in mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy* 87(4):643–662
- Balduzzi A y Tomaseli R. 1979. Carta Fisonómica-Estructural de la Vegetación de México, escala 1:1000000. En: s.6, XIII: 3-43. *Atti Instituto Laboratorio Crittogamico della Università Pavia. México.*
- Barbeito-Andrés J, Gonzalez PN y Hallgrímsson BH. 2016. Prenatal development in a mouse model of growth restriction. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 18(1):1–13.
- Barčiová L. 2009. Advances in insectivore and rodent systematics due to Geometric Morphometrics. *Mammal Review* 39(2):80–91.
- Baverstock H, Jeffrey NS y Cobb SN. 2013. The morphology of mouse masticatory musculature. *Journal of Anatomy* 223:46-60
- Benet R. ¿Qué hay detrás del desastre en la Sierra Norte de Puebla? Territorios Indómitos. *Aristegui Noticias. Sección Opinión. Agosto 10, 2016, 8:00 am.* <https://aristeguinoticias.com/1008/mexico/que-hay-detras-del-desastre-en-la-sierra-norte-de-puebla/>
- Benson, DJ, Cavanaugh M, Clark K, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J y Sayers EW. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Research* 41: D36–D42. DOI:10.1093/nar/gks1195.
- Blair WF. 1950. Ecological factors in speciation of *Peromyscus*. *Evolution* 4:253–275.
- Blomberg SP, Garland T, Jr, e Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4):717–745.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology.* New York, NY, USA: Cambridge University Press; xvii + 435 pp.
- Bookstein, FL y Mitteroecker P. 2014. Comparing covariance matrices by relative eigenanalysis, with applications to organismal biology. *Evolutionary Biology* 41(2):336–350.
- Boskey AL y Coleman R. 2010. Aging and bone. *Journal of Dental Research* 89(12):1333–1348.
- Bradley RD y Baker RJ. 2001. A Test of the genetic species concept: Cytochrome-*b* sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82(4): 960–973.
- Bradley RD, Carroll DS, Haynie ML, Martinez RM, Hamilton MJ y Kilpatrick CW. 2004a. A New Species of *Peromyscus* from Western Mexico. *Journal of Mammalogy* 85:1184–1193.

- Bradley RD, Durish ND, Rogers DS, Miller JR, Engstrom MD y Kilpatrick C W. 2007. Toward a molecular phylogeny for *Peromyscus*: Evidence from mitochondrial Cytochrome-*b* sequences. *Journal of Mammalogy* 88(5):1146–1159.
- Bradley RD, Edwards CW, Carroll DS y Kilpatrick CW. 2004b. Phylogenetic relationships of Neotomine–Peromyscine rodents: Based on DNA sequences from the mitochondrial Cytochrome-*b* gene. *Journal of Mammalogy* 85(3):389–395.
- Bradley RD, Ordóñez-Garza N, Ceballos G, Rogers DS y Schmidly DJ. 2016. A new Species in the *Peromyscus boylii* Species Group (Cricetidae: Neotominae) from Michoacán, México. *Journal of Mammalogy* 98(1):154–165.
- Bradley RD, Ordóñez-Garza N, Sotero-Caio CG, Huynh HM, Kilpatrick CW, Iñiguez-Dávalos LI y Schmidly DJ. 2014. Morphometric, karyotypic, and molecular evidence for a new species of *Peromyscus* (Cricetidae: Neotominae) from Nayarit, Mexico. *Journal of Mammalogy* 95 (1):176–186.
- Bradley RD, Schmidly DJ, Amman BR, Platt RN, Neumann KM, Huynh HM, Muñiz-Martinez R, López-González C y Ordóñez-Garza, N. 2015. Molecular and morphologic data reveal multiple Species in *Peromyscus pectoralis*. *Journal of Mammalogy* 96(2):446–459.
- Burgos-García J, Gallina S y González-Romero A. 2014. Relación entre la riqueza de mamíferos medianos en cafetales y la heterogeneidad espacial en el centro de Veracruz. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 30(2):337-356.
- Cardini A y Elton S. 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the Guenons. *Biological Journal of the Linnean Society* 93(4):813–834.
- Cardini A, Polly D, Dawson R y Milne N. 2015. Why the long face? Kangaroos and Wallabies follow the same ‘rule’ of cranial evolutionary allometry (CREA) as Placentals. *Evolutionary Biology* 42(2):169–176.
- Carleton MD. 1980. Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 157:1–146.
- Carleton MD. 1989. Systematics and evolution. Pp. 7-141 *in*: Kirkland GL y Layne JN, eds. *Advances in the Study of Peromyscus* (Rodentia). Lubbock, TX, USA: Texas Tech University Press; 5+366 pp.
- Carleton MD y Huckaby DG. 1975. A new species of *Peromyscus* from Guatemala. *Journal of Mammalogy* 56(2):444-451.
- Carrasco PA, Mattoni CI, Leynaud GC y Scrocchi GJ. 2012. Morphology, phylogeny and taxonomy of South American bothropoid pitvipers (Serpentes, Viperidae). *Zoologica Scripta* 41(2):109–124.
- Carrizo LV y Catalano SA. 2015. First phylogenetic analysis of the Tribe *Phyllotini* (Rodentia: Sigmodontinae) combining morphological and molecular data. *Cladistics* 31(6):593–620.

- Case TJ. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial Vertebrates. *Ecology* 59(1):1–18.
- Castañeda-Rico SS, León-Paniagua L, Vázquez-Domínguez E y Navarro-Sigüenza A. 2014. Evolutionary diversification and speciation in rodents of the Mexican lowlands: The *Peromyscus melanophrys* species group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70: 454–463.
- Castro-Campillo A, González-Cruz E, Martínez-Paz H y Ramírez-Pulido J. 2014. *Peromyscus fuvvus* J. A. Allen and Chapman, 1897. Ratón. Pp. 734-725 in: Ceballos G y Oliva G, eds. Los Mamíferos Silvestres de México. CONABIO y. Fondo de Cultura Económica. México, DF, México. 988 pp.
- Castro-Campillo A, González-Cruz E, Martínez-Paz H y Ramírez-Pulido J. 2014. *Peromyscus fuvvus* J. A. Allen and Chapman, 1897. Blackish deer mouse. Pp. 356-357 in: Ceballos G., ed. Mammals of Mexico. CONABIO, John Hopkins University Press. Baltimore, VA, USA. 957 pp.
- Catalano SA y Goloboff PA. 2012. Simultaneously mapping and superimposing landmark configurations with parsimony as optimality criterion. *Systematic Biology* 61(3):392–400.
- Catalano SA, Goloboff PA y Giannini NP. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): The use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics* 26(5):539–549.
- Caumul R y Polly PD. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: Skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59(11):2460–2472.
- Cervantes FA, Coronel MM y Moncada YH. 1993. Variación morfométrica intrapoblacional de *Peromyscus melanocarpus* (Rodentia: Muridae) de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 64 (2):153–168.
- Cervantes FA, Ramírez-Vite S y Ramírez-Vite JN. 2002. Mamíferos pequeños de los alrededores del poblado de Tlanchinol, Hidalgo. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 73(2):225-237.
- Cheverud JM. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36(3):499–516.
- Cheverud JM. 1995. Morphological integration in the Saddle-back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *The American Naturalist* 145(1):63–89.
- Cheverud JM. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist* 36(1):44–50.
- Clouse RM, De Bivort BL y Giribet G. 2010. A phylogenetic analysis for the South-East Asian Mite Harvestman Family Stylocellidae (Opiliones: Cyphophthalmi) a combined analysis using morphometric and molecular data. *Invertebrate Systematics* 23:515–529.
- Cordeiro-Estreia P, Baylac M, Denys C, y Polop J. 2008. Combining Geometric Morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: Case study in sympatric Argentinian Species of the Genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:365–378.

- Cordero GA y Epps CW. 2012. From desert to rainforest: phenotypic variation in functionally important traits of Bushy-tailed Woodrats (*Neotomacrinerea*) across two climatic extremes. *Journal of Mammalian Evolution* 19 (2):135–153.
- Cox PG, Rayfield EJ, Fagan MJ, Herrel A, Pataky TC y Jeffery N. 2012. Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLOS ONE* 7(4): e36299. doi:10.1371/journal.pone.0036299
- Cruz A. Peligra bosque de niebla en Xilitla, San Luís Potosí, por proyecto forestal. *Crónica.com.mx*. Sección Academia. 2017-07-26. <http://www.cronica.com.mx/notas/2017/1035264.html>
- Cruz Gómez A.; Castro Campillo AA (dir.), Hernández Cárdenas G, González Ruiz N y Ramírez Pulido J (asesores). Tendencias adaptativas en el tamaño corporal y de la cola en especies de *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) que ocurren en México dentro de diferentes ambientes ecológicos. Servicio Social no publicado. Licenciatura en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. CDMX, 8 pp.
- Dalquest WW. 1950. Records of mammals from the Mexican State of San Luis Potosí. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Louisiana State University* 23:1–15.
- Dawson WD. 2005. Cap. 13. *Peromyscus* biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology. Pp. 145-156 *in*: Sánchez-Cordero V y Medellín RA, eds. *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. México, DF, México: Instituto de Biología, Instituto de Ecología UNAM, CONABIO; 706 pp.
- Dechmann DKN, La Point S, Dullin C, Hertel M, Taylor JRE, Zub, K y Wikelski M. 2007. Profound seasonal shrinking and regrowth of the ossified braincase in phylogenetically distant mammals of similar life histories. *Scientific Reports* 7:42443, doi: 10.1038/srep42443.
- De Luna E y Mishler B. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:131–146.
- De Luna E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana (nueva serie)* 33:63–79.
- De Luna E, Guerrero JA y Chew-Taracena T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* 15(3): 351–370.
- Dice LR. 1940. Speciation in *Peromyscus*. *American Naturalist* 74(753): 289–298.
- Dobson FS. 1985. The use of phylogeny in behavior and ecology. *Evolution* 39(6):1384–1388.
- DOF. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial. Segunda Sección. Jueves 30-12-2010. Pp. 1-77.
- Dos Reis SF, Pessôa LM y Strauss RE. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética* 13(3):509–520.

- Doyle JJ. 1992. Gene trees and species trees: Molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* 17(1):144–163.
- DuJardin JP. 2001. Introducción a la Morfometría con Énfasis en Triatominae y Phlebotominae. European Community and Latin American Network for Research on the Biology and Control of Triatominae/ECLAT website: <http://eclat.fcien.edu.uy> .
- Durish ND, Halcomb KE, Kilpatrick CW y Bradley RD. 2004. Molecular systematics of the *Peromyscus truei* Species Group. *Journal of Mammalogy* 85:1160–1169.
- Durst PAP, Roth VL. 2015. Mainland size variation informs predictive models of exceptional insular body size change in rodents. *Proceedings of The Royal Society. B* 282: 20150239. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0239>
- Excoffier L, Laval G y Schneider S. 2005. Arlequin (Version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics (online)* 1:47–50. <http://journals.sagepub.com/doi/abs/10.1177/117693430500100003>
- Excoffier L, Smouse PE y Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131(2):479–491.
- Farris JS. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Biology* 19(1):83–92.
- Felsenstein J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19(1):445–471.
- Felsenstein J. 2002. Quantitative characters, phylogenies, and morphometrics. Pp. 27–44 *in*: MacLeod N y Forey PL, eds. *Morphology, Shape, and Phylogenetics*. Boca Raton FO, USA: Systematics Association, Special Volume 64. Taylor & Francis, CRC Press; 320 pp.
- Felsenstein J. 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package), Version 3.6. Distributed by the Author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle, WA, USA. <http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>
- Fonseca RR, Johnson WE, O'Brien SJ, Ramos MJ y Antunes A. 2008. The adaptive evolution of the mammalian mitochondrial genome. *BMC Genomics* 9(1):119. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-119>
- Frankino WA, Emien DJ y Shingleton AW. 2009. Chapter 15. Experimental approaches to studying the evolution of animal form. The shape of the things to come. Pp. 419-478 *in*: Garland, T, Jr, y Rose MR, eds. *Experimental Evolution: Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments* (Copyright © by the Regents of the University of California. https://msu.edu/~shingle9/Documents/Garland_ch15.pdf
- Galindo J. Fracasan contra la tala clandestina en Veracruz. Central Noticias Imagen del Golfo. Sección Maltrata. 2017-08-05. <http://imagendelgolfo.mx/noticiasveracruz/cordoba-orizaba-centro/41200655/fracasan-contra-la-tala-clandestina-en-veracruz.html>

- Gallina S, González-Romero A, y Manson R. 2008. Capítulo 12. Mamíferos pequeños y medianos. Pp. 161-180 in: Manson RH, Hernández-Ortiz V, Gallina S y Mehlreter K, eds. 2008. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad, Manejo y Conservación. Instituto de Ecología, A. C. (NECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEARNAT). México, 348 pp.
- Galván VE. Taladores acabaron en 30 años con la mitad del bosque en Hidalgo. am Hidalgo com, sección Local. 2017-11-14, 01:00. <https://www.am.com.mx/2017/11/14/hidalgo/local/taladores-acabaron-en-30-anos-con-la-mitad-del-bosque-en-hidalgo--394867>.
- García E. 1998. Climas, escala 1:1000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Garduño AN. 2000. La variación morfométrica y cariotípica y los ácaros parásitos de *Osgoodomys banderanus* (Rodentia: Muridae) e implicaciones en la taxonomía intraespecífica. [Tesis doctoral]. México, DF, México: Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma Metropolitana; 157 pp.
- Garland CB y Pomerantz JH. 2012. Regenerative strategies for craniofacial disorders. *Frontiers in Physiology* 3(Article 453):1–14, doi:10.3389/fphys.2012.00453.
- GE-Hgo. 2008. Anuario Estadístico y Geográfico de Hidalgo 2008. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 671 p.
- GE-Oax. 2008. Plan estratégico Sectorial; Agropecuario, Forestal y Pesquero, Subsector Agrícola 2010-2016. Gobierno del Estado de Oaxaca, Banco Mundial. México, 166 pp.
- Gibson A Gowri-Shankar V, Higgs PG y Rattray M. 2004. A comprehensive analysis of mammalian mitochondrial genome base composition and improved phylogenetic methods. *Molecular Biology and Evolution* 22(2):251–264.
- Gilbert CC. 2011. Phylogenetic Analysis of the African Papionin basicranium using 3-D Geometric Morphometrics: The need for improved methods to account for allometric effects. *American Journal of Physical Anthropology* 144(1):60–71.
- Gittleman JL. 1991. Carnivore olfactory bulb size: Allometry, Phylogeny and Ecology. *Journal of Zoology* 225(2):253–272.
- Glazier DS. 1980. Ecological Shifts and the evolution of geographically restricted Species of North American *Peromyscus* (mice). *Journal of Biogeography* 7:63–83.
- Goloboff PA, Farris JS y Nixon KC. 2008. TNT, Free Program for Phylogenetic Analysis. *Cladistics* 24:774–786
- Goloboff PA, Mattoniy CI y Quinteros AS. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22:589–601
- González-Espinosa M, Meave JA, Ramírez-Marcial N, Toledo-Aceves T, Lorea-Hernández FG e Ibarra-Manríquez G. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas* 21(1-2):36-54. <https://www.researchgate.net/>

publication/281348127_Los_bosques_de_niebla_de_Mexico_Conservacion_y_restauracion_de_su_componente_arboreo

- Goodwin GG. 1969. Mammals from the State of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141(1):269 + 40 plates.
- Greenpeace. 2017. Los Tuxtlas, Veracruz: bosques convertidos en bisteces. Bosques y selvas. Geografía de la deforestación. <http://www.greenpeace.org/mexico/es/Campanas/Bosques/Geografia-de-la-deforestacion/Veracruz/>
- Grieco TM y Rizk OT. 2010. Cranial Shape varies along an elevation gradient in Gambel's White-footed Mouse (*Peromyscus maniculatus gambelii*) in the Grinnell Resurvey Yosemite transect. *Journal of Morphology* 271(8):897–909.
- Guerrero JA, De Luna E y Sánchez-Hernández C. 2003. Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: An analysis of character variation of the Genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80:45–55.
- Guerrero-Romero Y. El Santuario del Bosque de Niebla. *Crónica.com.mx*. 2018-03-04. <http://www.cronica.com.mx/notas/2018/1071012.html>
- Guindon S y Gascuel O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52:696–704.
- Gunz P y Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1):103–109.
- Gutiérrez-Blando C; Arroyo Cabrales J. (dir.). 2015. Análisis Morfogeométrico Craneal de la Variación Geográfica en *Ototylomys phyllotis* (Rodentia, Muridae). [Tesis de Maestría]. México, D. F., México: Posgrado en Ciencias Biológicas. Sistemática, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México; 11+106 pp.
- Gutiérrez-García T y Vázquez-Domínguez E. 2013. Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research* 79(3):311–324.
- Hall ER. 1968. Variation in the Blackish Deer Mouse, *Peromyscus fuvvus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 1:149–154.
- Hall ER. 1981. The mammals of North America. Volume 2. John Willey & Sons, NY, USA. Pp 713-752.
- Hall ER y Álvarez T. 1961. A new species of mouse (*Peromyscus*) from northwestern Veracruz, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 74:203–206.
- Hall ER y Kelson KR. 1959. The Mammals of North America. The Ronald Press Company, NY, USA. Pp. 610-612, 648-649.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF y Jirik FR. 2007. Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & Development* 9(1):76–91.

- Hammer Ø, Harper DAT y Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harris DJ y Rogers DS. 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus furvus*. *Journal of Mammalogy* 80:530–544.
- Harris DJ, Rogers DS y Sullivan J. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae) Based on Cytochrome-*b* Sequence data. *Molecular Ecology* 9:2129–2135.
- Hibbard CW. 1968. Chapter 1. Palentology. Pp. 6-26 *in*: King JA, ed. *Biology of Peromyscus* (Rodentia). Stillwater, OK, USA: The American Society of Mammalogists. Oklahoma State University, Special Publication No. 2; ix + 593 pp.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25(15): 1965-1978.
- Hillis DM. 1987. Molecular *versus* morphological approaches to Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1):23–42.
- Hoffmeister DF. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the Piñon Mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs* 21(4):ix + 1
- Holmes MW, Boykins GK, Bowie RC y Lacey EA. 2016. Cranial morphological variation in *Peromyscus maniculatus* over nearly a century of environmental change in three areas of California. *Journal of Morphology* 277(1):96–106.
- Hooper ET. 1968. Classification. Pp. 27–74 *in*: King J A, ed. *Biology of Peromyscus* (Rodentia). Lawrence, KA, USA: American Society of Mammalogists, Special Publication 2; 593 pp.
- Hooper ET y Musser GG. 1964. Notes on classification of the rodent Genus *Peromyscus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 635:1–13.
- Huang C, Yu W, Xu Z, Qiu Y, Chen M, Qiu B, Motokawa M, Harada M, Li Y y Wu Y. 2014. A cryptic species of the *Tylonycteris pachypus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae) and its population genetic structure in Southern China and nearby region. *International Journal of Biological Sciences* 10(2): 200–211
- Huckaby DG. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia: Muroidea). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 326:1–24.
- Huckaby DG; Hooper ET (dir.). 1973. *Biosystematics of the Peromyscus mexicanus* Group (Rodentia). [Dissertation]. Ann Arbor, MI, USA: University of Michigan; 150 pp.
- Huelsensbeck JP, Bull JJ y Cunningham CW. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *TREE* 11(4):152-157.
- Huelsensbeck JP y Kirkpatrick M. 1996. Do phylogenetic methods produce trees with biased shapes? *Evolution* 50(4):1418–1424.

- ICZN.1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. London, UK: The International Commission on Zoological Nomenclature. International Trust of Zoological Nomenclature. The Natural History Museum, <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>
- INEGI. 1993. Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso del suelo y vegetación escala 1:250 000 serie II. San Luis Potosí. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Instituto Nacional de Ecología. México.
- INEGI. 1996. La Agricultura en Oaxaca Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 66 pp.
- INEGI. 1998. Curvas de Nivel para la República Mexicana, escala 1: 1000000. En: Modelo Digital del Terreno. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- INEGI. 1999. Uso de Suelo y Vegetación de INEGI Agrupada por CONABIO, escala 1: 1000000. Modificado de: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Instituto Nacional de Ecología. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- INEGI. 2004. Anuario Estadístico de Veracruz. 11 Agricultura. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, 77pp.
- INEGI. 2007. Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Uso del suelo y Vegetación escala 1:250 000 serie III. San Luis Potosí. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-Instituto Nacional de Ecología. México.
- Jackson DA. 1993. Stopping Rules in Principal Components Analysis: A comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74 2204–2214.
- Jarrín-V P. 2005a. Forma, tamaño y conformación: aspectos ecológicos, consecuencias evolutivas y ejemplos en los murciélagos ecuatorianos. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador* 76:125–146.
- Jarrín-V P. 2005b. Aspectos básicos sobre el estudio de la variación morfológica. *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador* 77:69–90.
- Jenner RA. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53(2):333–359.
- Jilka RL. 2013. The relevance of mouse models for investigating age-related bone loss in humans. *The Journals of Gerontology A, Biological Sciences and Medical Sciences* October 68(10):1209–1217
- Johns GC y Avise JC. 1998. A Comparative summary of genetic distances in the Vertebrates from the mitochondrial Cytochrome-*b* gene. *Molecular Biology and Evolution* 15(11):1481–1490.
- Jones NS y Moriarty J. 2012. Evolutionary inference for function-valued traits: gaussian process regression on phylogenies. *Journal of The Royal Society Interface* 10:20120616. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2012.0616>
- Kalcounis-Rüppell MC y Millar JS. 2002. Partitioning of space, food, and time by syntopic *Peromyscus boylii* and *P. californicus*. *Journal of Mammalogy* 83(2):614–625.

- Kassambara A. 2017. 23-9-2017 Principal Component Methods in R: Practical Guide. STHDA. <http://www.sthda.com/english/articles/31-principal-component-methods-in-r-practical-guide/112-pca-principal-component-analysis-essentials/> *in*: STHDA. Statistical Tools for High-throughput Data Analysis. Principal Component Analysis: How to reveal the most important variables in your data? - R software and data mining. Consultado 09-02-2018, 11.00 am, <http://www.sthda.com/english/wiki/print.php?id=204>
- Kimura M. 1981. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 78(1):454–458.
- Kipling W. 2010. Principles in phylogenetics. Lecture 03. Integrative Biology 200A. University of California, Berkeley http://ib.berkeley.edu/courses/ib200a/ib200a_sp2010/lect/ib200a_lect03_Will_Characters.pdf
- Kitching IJ, Forey PL, Humphries CJ y Williams DM. 2000. *Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. 2nd ed. Oxford, NY, USA: The Systematics Association. Publication. No. 11. Oxford University Press Inc; 228 pp.
- Klingenberg CP. 2013. Cranial integration and modularity: Insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy* 24(1):43–58.
- Klingenberg C P y Gidaszewski NA. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* 59(3):245–261.
- Klingenberg CP y Monteiro LR. 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: Implications for morphometric applications. *Systematic Biology* 54(4):678–688.
- Korth WW. 2011. New Species of cricetid rodents (Mammalia) from the Late Miocene (Hemphillian) previously referred to *Peromyscus pliocenicus* Wilson. *Annals of Carnegie Museum* 79(2):137–147.
- Korth WW y De Blieux DD. 2010. Rodents and lagomorphs (Mammalia) from the Hemphillian (late Miocene) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(1):226–235.
- Kumar S, Stecher G y Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biological Evolution* 33:1870–4.
- Lalis A, Baylac M, Cosson JF, Makundi RH, Machang'u RS y Denys C. 2009. Cranial morphometric and fine scale genetic variability of two adjacent *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae) populations. *Acta Theriologica* 54(2):171–181.
- Lawlor TE. 1982. The evolution of body size in mammals: Evidence from insular populations in Mexico. *The American Naturalist* 119(1):54–72.
- Lee MSY. 2001. Uninformative characters and apparent conflict between molecules and morphology. *Molecular Biology and Evolution* 18.4 (): 676–680.
- Lee MSY y Camens AB. 2009. Strong morphological support for the molecular evolutionary tree of placental mammals. *Journal of Evolutionary Biology* 22(11):2243–2257.

- Ledevin R y Millien V. 2013. Congruent morphological and genetic differentiation as a signature of range expansion in a fragmented landscape. *Ecology and Evolution* 3(12):4172–4182.
- León-Paniagua L, Navarro-Sigüenza AG, Hernández-Baños B y Morales JC. 2007. Diversification of the arboreal mice of the Genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 653–664.
- Levenson, H. 1990. Sexual size dimorphism in chipmunks. *Journal of Mammalogy* 71 (2):161–170.
- Librado P y Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25(11):1451–1452.
- Lieberman DE, Pearson OM y Mowbray KM. 2000a. Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution* 38(2):291–315.
- Lieberman DE, Ross CF y Ravosa MJ. 2000b. The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology* 113(S31):117–169.
- Light JE, Ostroff MO y Hafner DJ. 2016. Phylogeographic assessment of the Northern Pygmy Mouse, *Baiomys taylori*. *Journal of Mammalogy* 97(4):1081–1094.
- Lipscomb D. 1998. *Basics of Cladistic Analysis*. WASH DC, USA: George Washington University; 75 pp.
- Lofsvold D. 1986. Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus*. Test of the homogeneity of genetic covariance structure among Species and Subspecies. *Evolution* 40(3):559–573.
- Lomolino MV. 2005. Body size evolution in insular Vertebrates: Generality of the Island Rule. *Journal of Biogeography* 32(10):1683–1699.
- Lorenzo C, Álvarez-Castañeda ST, Pérez-Consuegra SG y Patton JL. 2016. Revision of the Chiapan Deer Mouse, *Peromyscus zarhynchus*, with the description of a new Species. *Journal of Mammalogy* 97(3):910–918.
- Lorenzo C, Cuautle L, Espinoza E y García M. 2006. Intraspecific variation in *Peromyscus zarhynchus* (Rodentia: Muridae) from Chiapas, Mexico. *Journal of Mammalogy* 87(4):683–689.
- Luo, A-R, Zhang Y-Z, Qiao H-J, Shi W-F, Murphy RW, Zhu C-D. 2010. Outgroup selection in tree reconstruction: A case study of the Family Halictidae (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Entomologica Sinica* 53(2):192–201.
- Maga AM, Navarro N, Cunningham ML y Cox TC. 2015. Quantitative trait loci affecting the 3d skull shape and size in mouse and prioritization of candidate genes in-silico. *Frontiers in Physiology* 6(Article 92):1–3, doi: 10.3389/fphys.2015.00092.
- Martínez JJ y Di Cola V. 2011. Geographic distribution and phenetic skull variation in two close Species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 250(3):175–194.

- Martínez JJ, Millien V, Simone I y Priotto JW. 2014. Ecological preference between generalist and specialist rodents: spatial and environmental correlates of phenotypic variation. *Biological Journal of The Linnean Society* 112:180–203.
- Martínez-Abadías N, Mitteroecker P y Parson TE. 2012. The development basis of quantitative craniofacial variation in human and mice. *Evolutionary Biology* 39:554–567.
- Martínez-Coronel M, Castro-Campillo A y Ramírez-Pulido J. 1997. Variación no geográfica de *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae). Pp. 183–203 *in*: Arroyo Cabrales J y Polaco O J, eds. Homenaje al Profesor Ticul Álvarez. México, DF, México: Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica 357; 391 pp.
- Mayr E. y Ashlock PD. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. 2nd ed. New York, NY, USA: McGraw-Hill, Inc.; pp. 19–158.
- McLeod N. 2002. Chapter 7. Phylogenetic signals in morphometric data. Pp. 100-138 *in*: McLeod N y Forey PL, eds. *Morphology, Shape, and Phylogeny*. Boca Raton, FO, USA: Systematics Association, Special volume series 64. CRC Press; 318 pp.
- McPhee ME. 2004 Morphological change in wild and captive Oldfield Mice *Peromyscus polionotus subgriseus*. *Journal of Mammalogy* 85(6):1130–1137.
- Meave JA, Romero-Romero MA, Salas-Morales SH, Pérez-García EA y Gallardo-Cruz JA. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21(1-2):85-100. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/viewFile/29/25>.
- Mederey RLE y Torres-Ruata. 1990. Hidrografía, escala 1: 1000000. En *Hidrografía e Hidrometría*. Tomo II, Sección IV, 6.1. Atlas Nacional de México (1990-1992). Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Meier R y Ali FB. 2005. The newest kid on the parsimony block: TNT (Tree Analysis using New Technology). *Systematic Entomology* 30:179–182.
- Miller JR y Engstrom MD. 2008. The relationships of major lineages within Peromyscine rodents: A molecular phylogenetic hypothesis and systematic reappraisal. *Journal of Mammalogy* 89:1279–1295.
- Miranda-Aragón L, Treviño-Garza EJ, Jiménez-Pérez J, Aguirre-Calderón OA, González-Tagle MA, Pompa-García M y Aguirre-Salado CA. 2013. Tasa de deforestación en San Luis Potosí, México (1993-2007). *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 19(2).RCHSCFA 15 pp. Doi: 10.5154/r.rchscfa20111.06.044.
- Mishler BD y De Luna E. 1997. Sistemática filogenética y el concepto de Especie. *Boletín de la Sociedad Botánica de México (nueva serie)* 60: 45–57.
- Mitteroecker P y Gunz P. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* 36:235–247.

- Mitteroecker P, Gunz P, Windhager S y Schaefer K. 2013. A brief review of shape, form, and allometry in Geometric Morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1):59–66.
- Morgan CC. 2009. Geometric Morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology* 74:497–506.
- Moriss-Kay GM y Wilkie AO. 2005. Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: Insights from human genetics and experimental studies. *Journal of Anatomy* 207:637–653.
- Moore AØ. 1995. Tree balance and tree completeness. *Evolution* 49(2):379–384.
- Moore WJ. 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge, England: Cambridge University Press; xi + 369 pp.
- Morrone JJ. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX, México. 505 pp.
- Musser GG. 1964. Notes on geographic distribution, habitat, and taxonomy of some Mexican mammals. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 636:1–22.
- Musser GG y Carleton MD. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531 *in*: Wilson D E y D. Reeder M, eds. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rded. Baltimore, MA, USA: Johns Hopkins University Press; 2142 pp.
- Myers P, Lundrigan BL, Gillespie BW y Zelditch ML. 1996. Phenotypic plasticity in skull and dental morphology in the Prairie Deer Mouse (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *Journal of Morphology* 229(2):229–237.
- Nachman MW, Boyer SN y Aquadro CF. 1994. Nonneutral evolution at the mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 3 gene in mice. *PNAS, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91(14):6364–6368.
- Neri-Corona S. Ejidatarios tramitaron el permiso para la tala de árboles en Xilitla, justifica SEMARNAT. Pulso. Diario de San Luis. Viernes 18 de agosto, 2017, 12:58. <http://pulsoslp.com.mx/2017/08/18/ejidatarios-tramitaron-el-permiso-para-la-tala-de-arboles-en-xilitla-justifica-semarnat/>
- Nixon KC. 2002. WinClada Ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY, USA. <https://www2.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Winclad.doc>
- Ordóñez-Garza N, Matson JO, Strauss RE, Bradley RD y Salazar-Bravo J. 2010. Patterns of phenotypic and genetic variation in three species of endemic Mesoamerican *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 91(4):848–859.
- Page RDM. 1993. On describing the shape of rooted and unrooted trees. *Cladistics* 9:93–99.
- Pallares LF, Carbonetto P, Gopalakrishnan S, Parker CC, Ackert-Bicjnell CL, Palmer AA y Tautz D. 2015. Mapping of craniofacial traits in outbred mice identifies major developmental genes

involved in shape determination. PLOS Genetics 11(11):e1005607. doi:10.1371/journal.pgen.1005607.

- Pastorini J, Martin RD, Ehresmann P, Zimmermann E y Forstner MRJ. 2001. Molecular phylogeny of the lemur Family Cheirogaleidae (Primates) based on mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19:45–56.
- Patton JL y Rogers MA 1983. Systematic Implications of non-geographic variation in the Spiny Rat Genus *Proechimys* (Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 48(6): 363–370.
- Perez SI, Diniz-Filho JA, Rohlf FJ y Dos Reis SF. 2009. Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American Spiny Rats. *Biological Journal of the Linnean Society* 98(3):646–660.
- Pérez-Consuegra SE y Vázquez-Domínguez E. 2015. Mitochondrial diversification of the *Peromyscus mexicanus* Species Group in nuclear Central America: Biogeographic and taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53(4):300–311.
- Pérez-Consuegra SG y Vázquez-Domínguez E. 2017. Intricate evolutionary histories in montane Species: A phylogenetic window into craniodental discrimination in the *Peromyscus mexicanus* Species Group (Mammalia: Rodentia: Cricetidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55(1):57–72.
- Pergams ORW y Ashley MV. 2001. Microevolution in island rodents. Pp. 245-256 *in*: Hendry AP y Kinnison MT, eds. *Microevolution, Rate, Pattern, Process*. Dordrecht, Holanda: Springer-Science+Business Media, B. V. Reprinted from *Genetica* volumes 112-113. <https://www.springer.com/br/book/9781402001086>
- Pergams ORW y Lacy RC. 2008. Rapid morphological and genetic change in Chicago-area *Peromyscus*. *Molecular Ecology* 17(1):450–463.
- Pesole G, Gissi C, De Chirico A y Saccone C. 1999. Nucleotide substitution rate of mammalian mitochondrial genomes. *Journal of Molecular Evolution* 48(4):427–434
- Pisani D, Benton MJ y Wilkinson M. 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies. *Acta Biotheoretica* 55(3):269–281.
- Platt RN, Amman BR, Keith MS, Thompson, CW y Bradley RD. 2015. What is *Peromyscus*? Evidence from nuclear and mitochondrial DNA sequences suggests the need for a new classification. *Journal of Mammalogy* 96(4):708–719.
- Polly PD, Stayton, CT, Dumont ER, Pierce SE, Rayfield EJ y Angielczyk KD. 2016. Combining geometric morphometrics and finite element analysis with evolutionary modeling: Towards a synthesis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(4):e1111225, doi: 10.1080/02724634.2016.1111225
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25:1253–1256.

- Posada D y Buckley TR. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: Advantages of Akaike Information Criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic biology* 53(5):793–808.
- Prevosti FJ. 2010. Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics* 26(5):456–481.
- Quarto N, Behr BLS y Longaker MT. 2009. Differential FGF ligands and FGF receptors expression pattern in frontal and parietal calvarial bones. *Cells Tissues Organs* 190:158–168, doi:10.1159/000202789.
- Rae TC. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in Phylogenetic Systematics. *Cladistics* 14(3):221–228.
- Ramírez-Pulido J, Castro-Campillo A y Salame-Méndez A. 2001. Los *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) en la colección de mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa (UAMI). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 83:83-114.
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL y Arroyo-Cabrales J. 2014. List of recent land mammals of Mexico, 2014. Special Publications, The Museum, Texas Tech University 63:1–69.
- Ramírez-Sánchez M, De Luna E y Cramer C. 2016. Geometric and traditional morphometrics for the assessment of character state identity: Multivariate statistical analyses of character variation in the Genus *Arrenurus* (Acari, Hydrachnidia, Arrenuridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 177(4):720–749
- Reeder SA y Bradley RD. 2004. Molecular systematics of Neotomine–Peromyscine rodents based on the dentin matrix protein 1 gene. *Journal of Mammalogy* 85(6):1194–1200.
- Ridgway R. 1912. *Color Standards and Color Nomenclature*. Published and copyrighted by the author, curator of the Division of Birds, United States National Museum (USNM). Press of A. Hoen & Co., Baltimore, MD, USA. 8vo, pp. 1-43, pll. I-LIII.
- Ríos-Saís GA. 2015. Estudio de la Tasa de Cambio de las Cubiertas del Suelo para la Reserva de la Biósfera Sierra Gorda (Querétaro) con insumos del proyecto MAD-Mex. Informe Final. SEMANART. México. 34 pp.
- Rodríguez O. Se pierden 120 mil metros cúbicos de árboles por tala en Oaxaca. Milenio. Sección Opinión Estados Oaxaca. 10.06.2014, 15:52:25. <http://origin-www.milenio.com/estados/pierden-120-mil-metros-cubicos-arboles-tala-oaxaca>
- Rogers DS y Eskoy JA. 2011. *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 43:209–215.
- Rogers DS, Funk CC, Miller JR y Engstrom MD. 2007. Molecular phylogenetic relationships among Crested-tailed Mice (Genus *Habromys*). *Journal of Mammalian Evolution* 14(1):37–55.
- Rohlf FJ y Marcus L. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129–132.

- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S y Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61(3):539–542.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1ª edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- SAGDRPA. 2015. Agenda Agrícola de Puebla. 2015. Segunda Edición. Secretaria de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación. Cd. México, D F, México. 85 pp.
- Salazar-Bravo J, Dragoo JW, Tinnin DS y Yates TR. 2001. Phylogeny and evolution of the Neotropical rodent Genus *Calomys*: Inferences from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20(2):173–184. doi:10.1006/mpev.2001.0965.
- Salisbury BA. 1999. Misinformative characters and phylogeny shape. *Systematic Biology* 48(1):154–169.
- Sambasivan R, Kuratani S y Tajbakhsh S. 2011. An eye on the head: The development and evolution of craniofacial muscles. *Development* 138:2401–2415.
- Satoh K y Iwaku F. 2008. Masticatory muscle architecture in a murine murid, *Rattus rattus*, and its functional significance. *Mammal Study* 33(1):35–42.
- Scotland RW, Olmstead RG y Bennett JR. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* 52(4): 539–548.
- Shao K-T y Sokal RR. 1990. Tree balance. *Systematic Zoology* 39(3):266–276.
- Sheets HD. 2002. Morphometric Software IMP-Integrated Morphometrics Package. Department of Geology, SUNY at Buffalo, NY. Free Access at: <http://www3.canisius.edu/sheets/morphoft.html>
- Sheets HD, Covino KM, Panasiewicz JM y Morris SR. 2006. Comparison of Geometric Morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Frontiers in Zoology* 3 (15):1-12, doi:10.1186/1742-9994-3-15.
- Sheets HD, Kim K y Mitchell CE. 2004. A combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician trilobite *Triarthrus becki*. Pp. 67–82 in: Elewa AMT, ed. *Morphometrics—Applications in Biology and Paleontology*. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag; xiv + 258 pp.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64(4):419–461.
- Shira LT y Marroig G. 2010. Skull modularity in Neotropical marsupials and monkeys: Size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology (part B Molecular and Developmental Evolution)* 314B:663–683.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H y Flook P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved Polymerase Chain Reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87(6):651–701.

- Simpson GG. 1984. Tempo and Mode of Evolution. New York, NY, USA: A Columbia classic in evolution, Columbia University Press; pp. 97–124.
- Sinnesael M, Boonen S, Claessens F, Gielen E y Vanderschueren D. 2011. Testosterone and male skeleton: A dual mode of action. *Journal of Osteoporosis* 2011(Article 240328):1–7, doi: 10.406/2011/240328
- Slice DE. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology* 36:261–281.
- Smith ND y Turner AH. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: Perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54(1):166–173.
- Sober E. 2004. The contest between parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 53(4):644–653.
- Sosa V y De Luna E. 1998. Morphometrics and Character State Recognition for Cladistic Analyses in the *Bletiare flexa* Complex (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 212 (3): 185–213.
- Spassov A, Toro-Ibacache V, Krautwald M, Brinkmeier H y Kupczik K. 2017. Congenital muscle dystrophy and diet consistency affect mouse skull shape differently. *Journal of Anatomy* 231:736–748.
- Steel M y Penny D. 2000. Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution* 17(6):839–850.
- Stevens PF. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Systematic Botany* 16(3):553–583
- Takacs Z, Morales JC, Geissmann T y Melnick DJ. 2005. A complete Species-level phylogeny of the Hylobatidae based on mitochondrial ND3–ND4 genes sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36:456–467.
- Tamura K y Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10(3):512–526.
- Tavare S. 1986. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on mathematics in the life sciences* 17(2):57–86.
- Tiemann-Boege I, Kilpatrick CW, Schmidly DJ y Bradley RD. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* Species Group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16:366–378
- Toro IMV; Manriquez SG y Suazo, GI. 2010 Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28(4):977–990.
- Torres HA. Deforestación afecta la biodiversidad del estado de Oaxaca. *El Imparcial*. El mejor diario de Oaxaca. Viernes 29 de diciembre de 2017, 8:40 h. <http://imparcialoaxaca.mx/oaxaca/104735/deforestacion-afecta-la-biodiversidad-del-estado-de-oaxaca>

- Torres-Pérez F, Méndez MA, Benavides E, Moreno RA, Lamborot M, Palma RE y Ortiz JC. 2009. Systematics and evolutionary relationships of the Mountain Lizard *Liolaemus monticola* (Liolaemini): how morphological and molecular evidence contributes to reveal hidden species diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 96:635–650.
- Trainor, PA, T S-S, Tam PPL. 1994. Cranial paraxial mesoderm: regionalisation of cell fate and impact on craniofacial development in mouse embryos. *Development* 120: 2397–2408.
- Urban JE, Weaver AA, Lillie E M, Maldjian JA, Whitlow CT y Stitzel J. 2016. Evaluation of morphological changes in adult skull with age and sex. *Journal of Anatomy* 229:838–846.
- Vallejo RM, Guerrero JA, y González-Cózatl FX. 2017. Patterns of differentiation and disparity in cranial morphology in rodent Species of the Genus *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae). *Zoological Studies* 56(14):1–15.
- Wade NL; Engstrom M y Baker A (co-dirs.). 1999. Molecular Systematics of Neotropical Deer Mice of the *Peromyscus mexicanus* Species Group. [Thesis for the degree of Master of Science]. Toronto, Canada: Graduate Department of Zoology, University of Toronto; 142 pp.
- Walker ML; y Greenbaum IF (dir.). 2006. Mitochondrial-DNA Variation and the Evolutionary Affinities of the *Peromyscus maniculatus* Complex from Western North America. [Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy], Major Subject Biology. College Station, TX, USA: Texas A&M University., 86 pp.
- Wiens JJ. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44(4):482–500.
- Wiens JJ. 1998. The accuracy of methods for coding and sampling higher-level taxa for phylogenetic analysis: A simulation study. *Systematic Biology* 47(3):397–413.
- Wiens JJ. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* 50(5):689–699.
- Wiens JJ. 2004. The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. *Systematic Biology* 53(4): 653–661.
- Williams GR. 2013. Thyroid hormone actions in cartilage and bone. *European Thyroid Journal* 2:3–13, doi: 10.1159/000345548.
- Williams-Linera G. 2012. El Bosque de Niebla del Centro de Veracruz: historia, ecología y destino en términos de fragmentación y cambio climático. 1ª ed. digital (impresión en 2007). CONABIO e Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 208 pp. http://www.ganaderialaluna.com/pdf/bosque_de_niebla.pdf, [http://www.inecol.edu.mx/libro bosque deniebla.pdf](http://www.inecol.edu.mx/libro_bosque_deniebla.pdf)
- Wilson LAB. 2010. The Evolution of Morphological Diversity in Rodents: Patterns of Cranial Ontogeny. [Dissertation]. Zurich, Germany: Faculty of Science, University of Zurich; 241 pp.
- Wortley AH y Scotland R W. 2006. The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 55(4):677–685.

- Xia X y Millar JS. 1987. Morphological variation in deer mice in relation to sex and habitat. *Canadian Journal of Zoology* 65:527–533.
- Zaragoza M. Descubren tala clandestina en el Bosque de Niebla de Xilitla. *El Financiero*. Sección Bajío. 22/08/2017. <http://www.elfinanciero.com.mx/bajio/descubren-tala-clandestina-en-el-bosque-niebla-de-xilitla>.
- Zaragoza Quintana EP, León Paniagua L, Gordillo Martínez A. 2005. Variación geográfica de *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) en México. [Tesis de Licenciatura en Biología]. México D. F., México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; 68 pp.
- Zelditch, M. L., Bookstein, F. L. y Lundrigan, B. L. 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the Cotton Rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution* 46(4):1164–1180.
- Zelditch ML, Bookstein FL y Lundrigan BL. 1993. The ontogenetic complexity of developmental constraints. *Journal of Evolutionary Biology* 6:621–641.
- Zelditch ML, Lundrigan BL y Bookstein FL. 2004b. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & Development* 6(3):194–206.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD y Fink WL. 2004a. Pp. 1–19 pp. *In: Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. San Diego, CA, USA: Elsevier Academic Press; 437 pp.
- Zou Z y Zhang J. 2016. Morphological and molecular convergences in mammalian phylogenetics. *Nature Communications* 7:12758, doi: 10.1038/ncomms12758, |www.nature.com/naturecommunications.

Anexo 2.1

Ejemplares examinados

Los 709 ejemplares adultos se presentan por su denominación taxonómica, en uso corriente o histórica, dentro del Grupo Interno (GI) y el Grupo Externo (GE), respectivamente. Los del GI también se arreglan por Grupo Genético (GG1-5) para este trabajo y por Localidad Grupo (**LG 1-15, 18-19**) *sensu* Ávila-Valle *et al.* 2012. Los taxa de los GE se indican conforme se planteó en: GE hermano (mismo grupo de especies en el género *Peromyscus*), GE cercanos (*Peromyscus* de otros grupos de especies) y GE lejanos (diferente género). Para la información geográfica de procedencia, se citan los estados y los números en negritas de las 139 localidades específicas de colecta (LEC), arregladas de NW-SE en el GI. Finalmente, se indica el número de ejemplares por sexo (M machos y H, hembras) que se revisaron en distintas colecciones mastozoológicas (indicadas por sus acrónimos).

Acrónimos de colecciones nacionales: UAMI, Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. MZFC-M, Colección de Mamíferos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". CNM, Colección Nacional de Mamíferos. ENCB, Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional y UV, Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana. **Acrónimos de colecciones extranjeras:** USNM, United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution and Biological Resources. AMNH, American Museum of Natural History. CM, Carnegie Museum of Natural History. LSUMZ, University of Chicago, Museum Of Natural Science, Louisiana State. MVZ, Museum of vertebrate Zoology, University of California at Berkeley. TCWC, Texas Cooperative Wildlife Collection, Texas A&M University. TTU, The Museum, Texas Tech University. KU Museum of Natural History, University Of Kansas. UMMZ, Museum of Zoology, University of Michigan.

Grupo Interno.

latirostris, PI, GG1 (60).San Luís Potosí(44).- LG1(44): 1. 8 Km NW Xilitla, 3M 2H ENCB. 2. Conejo Region, Lower Llano, 2M LSUMZ. 6. Las Pozas, 1 km N Xilitla, 1M ENCB. 7. Xilitla Region, Apetsco, 3M LSUMZ, 2M KU, 1M TCWC. 8. Apetzco, 0.5 Km N, 2 Km W Xilitla, 3M 2H UAMI. 9. Xilitla, 1M LSUMZ. 10. 6 Km W Xilitla, 1H CNM. 11. Xilitla Region, Grande Miramar, 3M MH LSUMZ, 1H TCWC. 12. Xilitla Region, Cerro Miramar, 1M LSUMZ. 14. 5.6 Km SW Xilitla, 1M UMMZ. 16. Km 241 carretera Xilitla, El Rizal, 5M 2H MZFC-M. 17. 9.65 Km W Ahuacatlán, 3M LSUMZ. 19. 11 Km S, 8 Km W Xilitla, 1M 3H UAMI. **Querétaro(14).- LG2(16):** 15. El Pemoche, 3M 1H MZFC-M. 21. Santa Inés, 2.8 Km

NW, 2M 1H MZFC-M. **22.** Santa Inés, 2.5 Km NW, 5M MZFC-M. **23.** Santa Inés, 2 Km W, 2H MZFC-M. **Hidalgo(2).- 20.** 13.5 Km SE Pisaflores, 1M MZFC-M. **25.** 3 km S Santa Ana de Allende, 1H UAMI.

angustirostris, Pa, GG2 (256). Hidalgo.- LG3(23): 29. 1.5 Km N Chilijapa, 2M 3H UAMI. **33.** 4 km N Tepehuacán de Guerrero, 1M UAMI. **34.** 1 Km N Chilijapa, 1M UAMI. **46.** 1 Km S, 3.5 Km W Otongo, 1M 1H UAMI. **45.** 1.5 Km S, 3.8 Km W Tlachinol, 3M 1H UAMI. **47.** 2 Km S, 3 Km W Tlachinol, 3M 3H UAMI. **48.** 1 Km S, 6 Km W Otongo, 2M 1H UAMI. **50.** 4.5 Km N Ixtlahuaco, 1M TCWC. **LG4(53): 28.** 5 Km N, 1.5 km E Tlachinol, 1H UAMI. **31.** 4 Km N, 2 km E Tlachinol, 1M 4H UAMI. **32.** 4 Km N, 1.5 Km E Tlachinol, 1M UAMI. **35.** 3 Km N 1 Km E Tlachinol, 1M 2H UAMI. **36.** 2.5 Km N, 1.5 O Tlachinol, 1M 2H UAMI. **37.** 4 Km NE26+32+6+ Tlachinol, 3M 2H ENCB. **38.** 12 KM WSW Tehutlán, 2H TTU. **39.** 13 KM WSW Tehuetlán, 5M 4H TTU. **41.** 1 Km N, 3 Km E Tlachinol, 6M 3H TTU. **42.** 1 Km N, 2 Km E Tlachinol, 9M 1H TTU. **43.** 10 km N Carr. Tehuatlan-Huazalingo, 1M 3H MZFC-M. **44.** 10 Km NW Tehuatlan, Car. Tehuatlan-Huazalingo, 1H MZFC-M. **LG5 (18): 52.** Tianguistengo, 1M UAMI. **53.** 2 km N Xochicoatlán, 1M ENCB. **55.** 6 Km S, 2.7 Km E Molango, 1H ENCB. **56.** 4 Km N Zacualtipán, 1M 3H TTU. **57.** 5 Km E Zacualtipán, 4M TTU. **58.** 1.2 km S, 8.4 km E Zacualtipán, 2M 5H ENCB. **Veracruz.- LG6(29): 59.** 3.2 Km SE Huayacocotla, 2M 1H UMMZ. **61.** 9 Km W Zacualpan, 5M 1H MZFC-M. **62.** 1 Km E Zacualpan, 1M 3H MZFC-M. **65.** 3 Km W Zacualpan, 9M 7H KU. **LG7(69): Hidalgo.- 66.** 3 Km N San Bartolo Tutotepec, 2M ENCB. **68.** 2 Km N, 2 Km W San Bartolo Tuntotepec, 3M ENCB. **69.** San Bartolo, Tutotepec, 1H MZFC-M. **70.** San Bartolo, Cueva El Cirio, 3M 3H MZFC-M. **73.** 25.4 Km NE Metepec, 1M 1H TCWC. **74.** 21 Km NE Metepec, 15M 7H UMMZ, 1M 2H TCWC. **75.** 22.8 NE Metepec, 2M 1H TCWC. **76.** El Texmé, 1M 1H MZFC-M. **78.** Tenango de Doria, 18M 2H MZFC-M. **80.** Tenango de Doria, el Potrero, 3M 2H MZFC-M. **Puebla.- LG8(26): 77.** Xicotepec de Juárez, El Salto, 2M 3H MZFC-M. **82.** 8 Km N Huauchinango, 1H UAMI. **83.** 5.6 KM SW Xicotepec de Juárez, 5M 4H AMNH, 2M 3H CM, 1M 5H TCWC. **LG9(32): 84.** 0.2 Km N Honey, 1M UAMI. **87.** 3 km N, 3 km E Huauchinango, 1M ENCB. **88.** Huauchinango, 1H UMMZ. **89.** 2 km SW Huauchinango, 2M ENCB. **90.** 3.2 KM SW Huauchinango, 5M 4H UMMZ. **92.** 5.5 KM SW Huauchinango, 1M 3H TCWC. **93.** 5.6 KM SW Huauchinango, 2M 2H MZFC-M. **94.** 9.2 KM SW Huauchinango, 4M 6H UMMZ. **LG10(6): 95.** 5.5 Km N Zacapoaxtla, 3M 1H UAMI. **96.** 5 Km N Zacapoaxtla, 2H UAMI.

furvus, Pf, GG3(179). Veracruz.- LG11(20): 99. 1.6 Km NE Las Minas, 6M 6H USMN. **100.** 1 Km NE Las Minas, 3M 1H USMN. **102.** 1.6 Km E Las Minas, 2M 2H USMN. **LG12(48): 103.** 4 Km N Naolinco, 2M UAMI. **104.** 1 Km W Tlacolulan, 1M 5H UAMI. **105.** Naolinco, 1M UV. **106.** 1 Km S Tlacolulan, 3M 2H UAMI. **107.** 5 km W Naolinco de Victoria, 1M 1H CNM. **108.** 4 Km N Jilotepec, 2H UV. **111.** Jilotepec, 10M 7H UV. **112.** 8 Km SW Naolinco, 4M 5H UAMI. **LG13(77): 109.** 1 Km W Tengonapa, 7M 4H UV. **114.** 5 km N Jalapa, 2M 2KU, 1M MVZ, 1M 2H TCWC, 1H CNM. **115.** Banderillas, 6 Km NW Xalapa, 1H CNM. **116.** 1.5 Km SE Banderillas, 1M 3H UAMI. **117.** 2 km W del Paisano, 1M 2H UV. **118.** Plan de Sedeño, 1M UV. **119.** 2 km N, 7.5 km W Xalapa, 4H ENCB. **122.** 4 km N, 7.5 km W Actopan, 3M ENCB. **123.** Xalapa, 3M USMN, 6M 6H AMNH. **124.** 5 Km S Xalapa, 1H UMMZ. **125.** Las Limas, Coatepec, 1M UV. **126.** Xico, 1H USMN. **127.** 1.6 Km O Xico, 6M 9H USMN. **128.** 2 Km O Xico, 8M 3H KU. **LG14(18): 129.** 2 Km NO Ixhuacán de los Reyes, 3M 2H UAMI. **130.** 1 Km W Ixhuacán de los Reyes, 4M 3H UAMI. **131.** Ixhuacán de los Reyes, 2M 4H UV. **LG15(16): 132.** 1.5 Km SE Quimixtlán, 3M 2H UAMI. **135.** Teopantitla, 1.5 Km E Atotonilco, 6H ENCB. **137.** Puente San Bernardo, 9.6 Km Calchualca, 1M CNM. **138.** 5.5 km N, 6 km E Coscomatepec, 3M 1H UAMI. **140.**

Peromyscus sin determinación, Oax18, GG4(65). LG18(65): Oaxaca.- 143. 5 km NW Puerto de la Soledad, 1M CNM. **145.** 6.5 km carretera Puente de Fierro-Santa María Chilchotla, 1M CNM. **146.** 3 km NE Puerto de la Soledad, 2M 3H CNM. **147.** 1 km NE Puerto de la Soledad, 1M CNM. **148.** 5 Km N, 1 Km W Huautla, 1H UAMI. **150.** Puerto de la Soledad, 3M 6H CNM. **151.** Teotitlán, Puerto de

la Soledad, Huehuetlán, 13M 9H MZFC-M. **152.** 3 km N, 1 Km Huautla, 1M UAMI. **153.** 0.5 Km S Puerto de la Soledad, 2M CNM. **155.** 1 km SE Puerto de la Soledad, 1M 1H CNM. **156.** 1.5 km carretera Puerto de la Soledad-San Bernardino, 2H CNM. **157.** .5 km S Puerto de la Soledad, 1M 6H CNM. **158.** 2 km carretera Puerto de la Soledad-San Bernardino, 1M CNM. **159.** Puerto de la Soledad-San Bernardino, 2M 1H CNM. **161.** 2.5 km SW Plan de Guadalupe, 1M 1H CNM. **163.** 4.5 km SE Plan de Guadalupe, 1H CNM. **164.** Aguaduende, 1M CNM. **166.** San Juan Bautista, Cuicatlán. El Venado, 1M MZFC-M. **171.** 0.5 Km E, 0.5 Km N, Vista Hermosa, 1M TTU.

***Peromyscus* sin determinación, Oax19, GG5 (33). LG19 (33): Oaxaca.-** **167.** 3 Km N, 16 Km E San Pedro Yolox, 1H TTU. **168.** 2 Km S LA Esperanza, 1M 2H TTU. **169.** 5 Km S, 3 Km W La Esperanza, 6M 3H UAMI. **170.** 2.5 Km N, 1 Km E La Esperanza, 5M 5H UAMI, 4H 5H UV. **173.** 2 KM N, 1 KM E Llano de las Flores, 1H TTU.

Grupos Externos

Hermano:

Peromyscus melanocarpus, Pml (22). Oaxaca.- **182.** 3.5 Km Santa María Pápalo, 2500 m, 11M 11H UAMI.

Cercanos:

Peromyscus ochraventer, Poc (26). Tamaulipas.- **174.** 8 KM NW Gómez Farías, 14M 12H UAMI.

Peromyscus mexicanus totontepecus, Pmt (36). Oaxaca.- **177.** 8 Km NW Huatla, 1150 m, 3M 3H UAMI. **178.** 3 km N, 1 Km W Huautla, 1140 m, 6M 10H UAMI. **180.** Huatla, 1130 m, 3M 3H UAMI. **183.** 5 Km N, 1 Km W Huautla, 1120 m, 5M 3H UAMI.

Lejanos:

Megadontomys criophylus, Mcr (14). Oaxaca.- **176.** 5 Km S, 3 Km W La Esperanza, 1950 m, 3M 1H UAMI. **184.** 2.5 Km N, 1 Km E La Esperanza, 1850, 4M 5H UAMI.

Osgoodomys banderanus, Oba (18). Michoacán.- **175.** Arteaga "Charco del Toro", 4M 4H MZFC-M. **179.** Lázaro Cárdenas "El Habilidad", 2M 3H MZFC-M. **181.** Lázaro Cárdenas "La Bonetera", 2M 3H MZFC-M.

Anexo 2.2.

Estadística descriptiva para 18 variables de tamaño craneal, en donde los ejemplares adultos de 10 OTUs se arreglan por su sexo y categoría etaria.

Hembras							Machos							Hembras							Machos						
EDAD	n	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		n	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV		
GG1, latirostris																											
LOCR														HMXD													
3	5	36.0	0.7	35.0	37.0	2.0		4	36.1	1.6	33.9	37.4	4.3		5.2	0.2	5.0	5.4	3.5		5.0	0.2	4.8	5.2	4.1		
4	10	35.3	0.9	33.4	36.4	2.6		19	35.2	1.2	33.0	37.2	3.3		5.1	0.2	5.0	5.5	3.2		5.1	0.2	4.8	5.6	4.6		
5	4	36.1	1.6	33.9	37.4	4.3		6	34.9	0.7	33.8	35.6	2.0		5.0	0.2	4.8	5.2	4.1		5.0	0.3	4.7	5.5	6.1		
LONA														ALAR													
3	5	15.3	0.4	14.8	15.9	2.9		4	15.3	0.4	14.9	15.9	2.9		7.3	0.1	7.2	7.5	1.5		7.2	0.3	6.9	7.5	3.7		
4	10	14.9	1.1	13.4	16.8	7.1		19	14.8	0.7	13.2	15.9	4.9		6.9	0.4	6.2	7.6	5.7		6.8	0.4	6.3	7.6	5.8		
5	4	15.3	0.4	14.9	15.9	2.9		6	14.9	0.8	14.0	16.2	5.1		7.2	0.3	6.9	7.5	3.7		6.9	0.3	6.3	7.3	5.0		
LOFR														ALMR													
3	5	9.9	0.4	9.4	10.3	3.9		4	10.0	0.3	9.6	10.2	2.9		6.1	0.2	5.8	6.2	2.9		6.3	0.4	5.8	6.8	6.5		
4	10	10.1	0.6	9.2	11.4	6.2		19	9.6	0.6	8.5	10.8	6.1		6.0	0.2	5.5	6.3	4.1		5.9	0.3	5.4	6.4	5.9		
5	4	10.0	0.3	9.6	10.2	2.9		6	9.3	0.5	8.9	10.3	5.9		6.3	0.4	5.8	6.8	6.5		6.1	0.5	5.3	6.8	8.1		
AANA														ALCR													
3	5	4.4	0.3	4.1	4.8	6.1		4	4.7	0.4	4.3	5.2	9.0		11.4	0.1	11.3	11.6	1.1		12.0	0.3	11.8	12.4	2.4		
4	10	4.2	0.3	3.5	4.5	7.3		19	4.3	0.4	3.6	4.9	8.8		11.5	0.4	10.9	12.1	3.2		11.4	0.4	10.8	12.3	3.2		
5	4	4.7	0.4	4.3	5.2	9.0		6	4.2	0.4	3.6	4.7	8.5		12.0	0.3	11.8	12.4	2.4		11.6	0.6	10.8	12.4	5.6		
APNA														LOBU													
3	5	2.7	0.2	2.5	3.0	7.1		4	3.1	0.4	2.5	3.4	13.1		6.0	0.5	5.3	6.5	7.8		5.7	0.3	5.4	6.1	5.3		
4	10	2.8	0.3	2.4	3.4	11.2		19	2.7	0.2	2.3	3.0	7.9		5.7	0.4	5.1	6.3	6.3		5.9	0.4	5.5	6.7	6.4		
5	4	3.1	0.4	2.5	3.4	13.1		6	3.0	0.4	2.4	3.3	11.7		5.7	0.3	5.4	6.1	5.3		5.5	0.2	5.1	5.8	4.5		
ANIN														ANBU													
3	5	5.4	0.2	5.2	5.7	3.9		4	5.1	0.4	4.8	5.7	8.3		5.0	0.3	4.7	5.4	5.4		4.5	0.4	4.0	4.8	7.9		
4	10	5.2	0.2	4.8	5.5	4.1		19	5.2	0.3	4.8	5.7	4.9		4.6	0.5	3.8	5.2	9.9		4.6	0.3	4.0	5.2	7.3		

5	4	5.1	0.4	4.8	5.7	8.3		6	5.2	0.2	4.8	5.3	3.6		4.5	0.4	4.0	4.8	7.9		4.4	0.3	4.0	4.8	7.9
ANFO														LOMA											
3	5	7.3	0.1	7.1	7.4	1.9		4	7.4	0.6	6.6	8.0	8.0		17.5	0.5	16.8	18.2	2.9		17.2	0.7	16.2	17.7	3.8
4	10	7.3	0.4	6.5	7.7	5.8		19	7.5	0.6	6.7	9.2	7.9		17.3	0.8	16.3	18.6	4.4		16.9	0.7	16.0	18.6	4.0
5	4	7.4	0.6	6.6	8.0	8.0		6	7.3	0.6	6.7	8.1	8.3		17.2	0.7	16.2	17.7	3.8		17.0	0.6	16.0	17.8	3.4
ANCI														HMAD											
3	5	16.9	0.4	16.4	17.4	2.2		4	16.8	1.1	15.5	17.9	6.7		5.4	0.1	5.3	5.5	1.9		5.1	0.1	5.0	5.2	2.0
4	10	17.0	0.4	16.5	17.5	2.2		19	16.4	0.9	14.6	18.3	5.8		5.2	0.2	5.0	5.8	4.7		5.2	0.2	4.9	5.5	3.1
5	4	16.8	1.1	15.5	17.9	6.7		6	17.3	0.5	16.7	18.0	3.2		5.1	0.1	5.0	5.2	2.0		5.1	0.3	4.8	5.4	5.4
ANCC														ALMA											
3	5	15.3	0.3	15.0	15.7	1.9		4	14.9	0.1	14.9	15.1	0.7		8.4	0.3	8.1	8.9	3.4		8.5	0.3	8.2	8.9	3.7
4	10	14.8	0.5	14.0	15.7	3.1		19	15.0	1.0	13.6	17.3	6.9		8.0	0.9	5.4	8.7	11.9		8.1	0.6	7.4	9.2	7.1
5	4	14.9	0.1	14.9	15.1	0.7		6	15.1	0.8	14.5	16.6	5.3		8.5	0.3	8.2	8.9	3.7		8.0	0.6	6.8	8.4	7.4
Hembras							Machos							Hembras					Machos						
EDAD	N	X̄	DE	Min	Max	CV		N	X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV
GG2, angustirostris																									
LOCR														HMXD											
3	57	33.6	1.1	30.7	35.8	3.3		81	33.8	1.2	29.0	35.8	3.5		5.1	0.3	4.4	5.8	5.7		5.2	0.3	4.3	5.9	5.5
4	35	34.4	1.1	31.8	36.1	3.1		44	34.5	1.1	31.5	36.3	3.1		5.1	0.3	4.7	6.1	5.5		5.1	0.3	4.4	5.6	5.2
5	15	34.9	1.2	32.7	37.2	3.5		24	34.7	1.2	32.2	37.0	3.5		5.0	0.2	4.6	5.5	4.6		5.1	0.3	4.5	5.8	6.0
LONA														ALAR											
3	57	13.7	0.9	10.7	15.6	6.3		81	13.9	0.8	12.0	15.7	5.9		6.3	0.4	5.5	7.1	5.9		6.4	0.3	5.1	7.2	5.4
4	35	14.2	0.7	12.6	15.6	4.9		44	14.2	0.7	12.2	15.6	5.2		6.4	0.4	5.7	7.2	5.6		6.6	0.4	5.8	7.4	6.4
5	15	14.3	0.8	13.1	15.8	5.9		24	14.2	0.8	12.7	15.5	5.6		6.8	0.3	6.2	7.4	4.9		6.6	0.5	5.7	7.7	7.5
LOFR														ALMR											
3	57	9.2	0.6	7.9	10.3	6.3		81	9.0	0.6	7.5	10.4	6.7		5.5	0.3	4.9	6.2	5.4		5.6	0.3	5.0	6.3	4.5
4	35	9.1	0.6	7.7	10.3	6.2		44	9.1	0.6	7.8	10.5	7.4		5.6	0.3	5.0	6.2	5.1		5.7	0.4	4.9	6.8	6.8
5	15	9.4	0.5	8.5	10.3	5.7		24	9.1	0.6	8.0	10.3	7.1		5.7	0.3	5.0	6.3	5.9		5.7	0.4	5.2	6.5	6.5
AANA														ALCR											
3	57	3.7	0.3	3.1	4.5	8.8		81	3.7	0.2	3.3	4.4	7.0		11.2	0.5	10.3	12.7	4.3		11.1	0.4	9.9	12.7	3.9
4	35	3.9	0.4	3.1	4.5	9.3		44	4.0	0.3	3.2	4.9	9.7		11.4	0.5	10.4	12.7	4.3		11.5	0.5	10.6	13.0	4.7
5	15	4.03	0.3	3.5	4.9	8.8		24	3.9	0.4	3.4	5.1	11.3		11.4	0.5	10.7	12.4	4.8		11.6	0.5	10.5	12.5	4.4

APNA														LOBU										
3	57	2.6	0.3	2.0	3.3	10.6		81	2.6	0.3	2.2	3.6	10.1	5.6	0.4	4.4	6.5	7.4		5.6	0.4	4.8	6.7	6.6
4	35	2.7	0.3	2.2	3.4	10.4		44	2.6	0.3	2.2	3.6	11.2	5.6	0.4	4.8	6.5	7.5		5.6	0.4	4.8	6.4	7.3
5	15	2.6	0.3	2.1	3.0	11.2		24	2.9	0.3	2.3	3.4	11.8	5.6	0.5	4.5	6.4	9.0		5.6	0.4	5.0	6.5	8.0
ANIN														ANBU										
3	57	4.9	0.3	4.2	6.0	6.8		81	5.0	0.3	4.3	5.8	6.4	4.5	0.4	3.5	5.2	8.4		4.5	0.3	3.5	5.2	7.6
4	35	4.9	0.3	4.3	5.6	5.9		44	4.9	0.3	4.5	5.8	6.4	4.4	0.3	3.5	5.0	7.4		4.4	0.4	3.4	5.2	9.7
5	15	5.0	0.3	4.6	5.5	5.7		24	4.8	0.3	4.4	5.6	6.0	4.3	0.4	3.4	5.0	10.4		4.3	0.4	3.7	4.9	8.7
ANFO														LOMA										
3	57	7.3	0.5	6.3	8.7	7.1		81	7.4	0.6	6.2	8.6	7.8	16.0	0.6	15.0	17.3	3.6		16.3	0.6	14.4	18.0	3.9
4	35	7.1	0.4	6.1	8.1	5.5		44	7.1	0.5	6.3	8.7	7.5	16.4	0.7	15.0	17.8	4.3		16.6	0.7	15.0	17.9	4.4
5	15	7.3	0.7	6.4	9.0	9.0		24	7.3	0.3	6.3	7.9	4.8	16.8	0.7	15.4	18.3	4.2		16.6	0.8	15.2	18.3	4.6
ANCI														HMAD										
3	57	15.7	0.8	14.0	17.2	5.2		81	15.7	0.8	13.9	17.3	5.2	5.2	0.3	4.4	5.8	5.9		5.2	0.3	4.4	6.7	6.4
4	35	15.8	1.1	13.8	17.8	6.7		44	15.8	1.0	14.1	17.3	6.3	5.2	0.3	4.6	5.7	5.6		5.2	0.3	4.4	5.8	5.2
5	15	16.1	0.9	14.6	17.5	5.6		24	16.0	1.0	14.5	17.4	6.5	5.2	0.3	4.6	5.7	5.2		5.1	0.3	4.6	5.8	6.5
ANCC														ALMA										
3	57	14.9	0.9	13.5	17.2	6.1		81	14.9	1.0	12.8	17.4	7.0	7.7	0.5	6.8	8.8	6.3		7.8	0.4	6.6	8.8	5.1
4	35	15.4	1.3	13.5	17.3	8.3		44	15.3	1.1	13.4	17.7	7.1	8.0	0.5	6.9	9.2	6.2		8.1	0.4	7.1	9.1	5.3
5	15	15.3	1.2	14.1	17.8	7.6		24	15.5	1.1	14.1	17.7	7.4	8.0	0.3	7.5	8.5	3.4		8.2	0.4	7.4	8.9	5.4
Hembras							Machos							Hembras					Machos					
EDAD	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV
GG3, furvus																								
LOCR														HMXD										
EDAD	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV
3	45	33.1	1.5	27.4	35.6	4.5		48	33.6	0.9	31.7	35.7	2.8	5.1	0.2	4.5	5.6	4.7		5.1	0.2	4.7	5.5	4.1
4	33	33.9	1.0	31.0	36.4	3.1		27	34.0	1.1	31.7	35.6	3.2	5.1	0.2	4.5	5.5	4.8		5.2	0.2	4.7	5.8	4.8
5	9	34.6	1.1	33.0	35.9	3.1		17	34.6	1.0	32.5	36.0	2.8	5.2	0.2	5.0	5.4	3.1		5.3	0.4	4.8	6.3	8.4
LONA														ALAR										
3	45	13.5	0.8	10.9	15.1	6.1		48	13.6	0.7	12.2	14.8	4.8	6.3	0.5	5.1	7.4	7.5		6.4	0.4	5.5	7.0	6.0
4	33	13.9	0.8	12.6	15.5	5.4		27	13.9	0.8	12.2	15.4	5.7	6.5	0.4	5.5	7.3	6.8		6.5	0.4	5.6	7.1	6.1
5	9	14.2	0.6	13.3	15.0	4.4		17	13.9	1.0	10.6	15.0	7.5	6.7	0.3	6.2	7.1	4.0		6.9	0.4	5.9	7.3	6.4

LOFR													ALMR											
3	45	9.3	0.7	8.0	10.7	7.2		48	9.3	0.5	8.4	10.8	5.5	5.5	0.4	4.4	6.6	7.5		5.6	0.3	5.0	6.1	4.7
4	33	9.2	0.6	7.5	10.3	6.6		27	9.4	0.6	8.4	10.8	6.1	5.8	0.4	5.0	6.5	6.3		5.7	0.3	4.8	6.1	5.0
5	9	9.8	0.7	8.6	11.0	6.9		17	9.8	0.6	8.7	10.7	6.0	6.0	0.2	5.6	6.2	3.7		5.9	0.4	5.2	6.4	6.4
AANA													ALCR											
3	45	4.0	0.4	3.2	5.0	9.1		48	4.1	0.3	3.5	4.9	7.1	11.1	0.6	9.8	12.5	5.2		11.3	0.6	10.3	12.7	4.9
4	33	4.2	0.4	3.3	4.9	8.9		27	4.2	0.3	3.5	4.7	7.7	11.2	0.4	10.5	12.3	3.8		11.3	0.4	10.2	12.4	3.9
5	9	4.3	0.2	3.9	4.4	3.9		17	4.4	0.3	4.0	5.4	7.8	11.3	0.4	10.8	11.7	3.1		11.6	0.5	10.9	12.8	4.3
APNA													LOBU											
3	45	2.5	0.2	2.1	3.0	9.0		48	2.5	0.2	2.0	2.9	8.0	5.5	0.4	4.7	6.5	6.6		5.5	0.3	4.9	6.1	4.8
4	33	2.6	0.2	2.2	3.2	9.3		27	2.5	0.2	2.2	2.9	6.7	5.6	0.4	5.0	6.5	6.8		5.5	0.4	4.3	6.4	8.0
5	9	2.5	0.2	2.1	2.8	8.6		17	2.6	0.2	2.2	2.8	7.8	5.5	0.2	5.3	5.9	4.0		5.6	0.3	4.9	6.2	5.9
ANIN													ANBU											
3	45	5.0	0.3	4.2	5.6	6.0		48	5.0	0.3	4.4	5.5	5.5	4.6	0.3	3.7	5.6	7.5		4.5	0.3	3.7	5.0	6.8
4	33	5.1	0.3	4.6	5.6	5.5		27	5.0	0.2	4.5	5.4	4.7	4.5	0.3	4.0	5.0	5.6		4.4	0.5	3.3	5.0	10.8
5	9	5.1	0.3	4.7	5.6	5.8		17	5.2	0.3	4.6	5.8	6.4	4.6	0.1	4.4	4.8	2.8		4.6	0.3	4.2	5.1	5.5
ANFO													LOMA											
3	45	7.7	0.6	6.3	8.9	8.1		48	7.6	0.6	5.6	9.1	7.9	16.0	0.7	13.4	17.2	4.6		16.2	0.5	15.1	17.5	3.4
4	33	7.6	0.6	6.3	8.7	7.7		27	7.6	0.6	6.3	9.0	8.5	16.5	0.5	14.8	17.3	3.2		16.4	0.6	15.1	17.3	3.7
5	9	7.9	0.6	6.9	8.8	7.3		17	7.7	0.6	6.9	9.1	7.6	16.6	0.5	15.9	17.1	2.7		16.8	0.6	15.7	17.5	3.6
ANCI													HMAD											
3	45	15.5	1.0	13.0	17.4	6.3		48	15.5	1.0	13.8	17.0	6.2	5.1	0.3	4.5	5.6	5.3		5.2	0.2	4.5	5.8	4.7
4	33	15.9	1.1	13.5	17.4	6.7		27	7.6	0.6	6.3	9.0	8.5	5.2	0.2	4.8	5.5	3.8		5.2	0.2	4.7	5.7	4.5
5	9	7.9	0.6	6.9	8.8	7.3		17	16.2	1.1	14.2	17.9	6.9	5.3	0.2	5.0	5.6	3.3		5.2	0.4	4.4	6.3	8.6
ANCC													ALMA											
3	45	14.8	0.9	12.6	17.4	6.2		48	15.1	0.9	13.6	17.0	6.1	7.7	0.5	6.4	8.7	6.1		7.8	0.4	6.6	8.8	5.0
4	33	14.9	0.8	14.0	16.8	5.4		27	15.0	0.8	13.3	16.3	5.6	8.0	0.4	6.7	8.7	5.1		7.9	0.4	7.1	8.6	5.4
5	9	15.0	0.9	14.1	16.6	6.3		17	15.2	1.0	13.9	17.8	6.4	8.1	0.3	7.8	8.5	3.4		8.4	0.4	7.3	9.1	5.0
Hembras						Machos						Hembras					Machos							
EDAD	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV
GG4, Oax18													HMXD											
LOCR													HMXD											

3	16	32.7	1.0	31.4	34.9	3.0		12	33.0	0.7	31.5	34.0	2.3		4.8	0.2	4.4	5.2	4.7		4.8	0.2	4.3	5.2	4.9
4	9	33.3	0.7	31.8	34.4	2.2		12	33.3	0.9	31.4	34.7	2.6		4.8	0.3	4.4	5.2	6.1		4.7	0.3	4.3	5.3	7.0
5	7	33.9	0.7	32.8	34.8	2.0		9	33.6	0.5	33.2	34.6	1.4		4.9	0.2	4.7	5.2	3.4		4.7	0.2	4.5	5.0	3.7
LONA														ALAR											
3	16	13.3	0.7	11.8	14.4	5.4		12	13.3	0.9	12.2	15.5	6.8		6.1	0.4	5.1	6.6	6.5		6.1	0.4	5.6	6.7	5.8
4	9	13.8	0.7	13.0	14.8	5.2		12	13.5	0.8	12.2	15.2	6.3		6.5	0.3	6.0	6.9	5.1		6.3	0.3	5.6	6.9	5.5
5	7	14.2	1.0	12.9	15.0	6.7		9	13.7	0.8	12.9	15.2	6.1		6.6	0.2	6.3	6.9	3.2		6.5	0.3	6.2	6.9	4.0
LOFR														ALMR											
3	16	9.0	0.6	8.2	10.4	6.2		12	9.0	0.6	8.1	9.9	6.5		5.3	0.3	4.7	5.8	5.5		5.2	0.4	4.6	5.7	7.2
4	9	9.1	0.3	8.7	9.5	3.3		12	8.8	0.8	7.3	10.3	9.0		5.6	0.3	5.2	6.0	5.4		5.4	0.3	4.8	5.8	5.8
5	7	9.3	0.9	7.9	10.4	9.6		9	9.3	0.7	8.5	10.5	7.2		5.7	0.2	5.4	6.0	3.6		5.6	0.2	5.2	5.8	3.5
AANA														ALCR											
3	16	3.6	0.2	3.2	3.9	5.5		12	3.7	0.4	3.3	4.8	10.6		11.2	0.5	10.3	11.9	4.6		11.2	0.6	10.4	12.4	5.3
4	9	3.9	0.3	3.4	4.5	8.6		12	3.7	0.3	3.3	4.2	8.1		11.0	0.5	10.2	11.7	4.3		11.4	0.5	10.4	12.0	4.8
5	7	3.9	0.3	3.5	4.3	6.8		9	3.7	0.2	3.5	3.9	4.2		11.0	0.3	10.7	11.7	3.2		11.4	0.6	10.7	12.7	5.4
APNA														LOBU											
3	16	2.6	0.3	2.3	3.2	11.3		12	2.6	0.4	2.2	3.3	14.0		5.1	0.4	4.5	6.1	7.5		5.1	0.2	4.9	5.6	3.5
4	9	2.6	0.3	2.2	3.0	10.0		12	2.6	0.3	2.1	3.1	12.1		5.1	0.4	4.5	5.7	7.4		5.2	0.3	4.8	6.0	5.7
5	7	2.5	0.2	2.1	2.8	9.3		9	2.6	0.3	2.3	3.2	10.5		5.3	0.3	4.9	5.7	4.9		5.1	0.2	4.7	5.4	4.2
ANIN														ANBU											
3	16	5.0	0.3	4.5	5.4	5.7		12	5.0	0.2	4.6	5.3	3.8		4.3	0.3	3.7	4.7	7.3		4.3	0.3	3.8	4.6	7.1
4	9	5.1	0.2	4.8	5.4	4.5		12	4.9	0.2	4.5	5.2	4.3		4.5	0.4	3.8	4.9	8.3		4.2	0.3	3.6	4.6	7.9
5	7	5.2	0.1	5.0	5.3	2.4		9	5.2	0.2	5.0	5.6	3.2		4.4	0.3	3.9	4.7	6.2		4.4	0.3	3.9	4.8	6.8
ANFO														LOMA											
3	16	7.3	0.4	6.4	7.9	5.2		12	7.9	0.7	6.3	8.8	8.7		15.5	0.5	14.9	16.4	3.3		15.5	0.7	14.0	16.3	4.3
4	9	7.5	0.7	6.4	8.4	9.4		12	7.4	0.4	6.6	8.0	5.3		15.8	0.9	13.7	16.6	5.6		15.7	0.4	14.9	16.4	2.7
5	7	7.6	0.5	6.5	8.0	6.5		9	7.8	0.9	6.3	9.2	11.9		16.5	0.4	16.1	17.2	2.7		15.9	0.5	15.2	16.5	3.4
ANCI														HMAD											
3	16	15.7	0.4	15.2	16.5	2.6		12	15.8	0.5	15.0	16.6	3.4		5.0	0.1	4.8	5.2	2.9		4.9	0.3	4.5	5.5	6.1
4	9	16.2	0.7	15.3	17.3	4.0		12	15.9	0.6	14.9	16.6	3.5		4.9	0.5	4.0	5.5	9.3		4.9	0.2	4.6	5.4	4.9
5	7	16.2	0.5	15.8	17.2	3.1		9	15.8	0.6	14.7	16.8	3.5		5.1	0.2	4.7	5.3	4.2		4.9	0.2	4.6	5.2	4.2
ANCC														ALMA											
3	16	14.3	0.3	13.8	15.2	2.4		12	14.4	0.3	13.9	14.9	2.2		7.6	0.3	7.2	8.2	3.5		7.5	0.4	6.8	8.1	5.6

4	9	14.5	0.4	14.0	15.2	2.9		12	14.3	0.4	13.8	14.9	2.7		7.7	0.5	7.1	8.5	6.0		7.8	0.3	7.4	8.4	3.6		
5	7	14.2	0.2	14.0	14.4	1.2		9	14.5	0.7	14.0	16.3	5.0		8.0	0.6	7.3	8.9	7.3		7.8	0.3	7.4	8.3	3.2		
		Hembras							Machos							Hembras							Machos				
EDAD	N	X̄	DE	Min	Max	CV		N	X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV		
GG5, Oax19																											
LOCR													HMXD														
3	9	33.2	1.0	31.2	34.5	3.1		5	33.3	0.1	33.2	33.4	0.3		5.0	0.2	4.8	5.4	4.3		5.2	0.2	5.0	5.6	4.7		
4	7	33.6	1.0	32.0	34.9	2.9		6	33.9	0.3	33.5	34.3	0.9		5.0	0.2	4.7	5.3	4.3		5.0	0.2	4.7	5.2	3.5		
5	4	33.4	0.6	32.7	34.2	1.9		2	34.2	0.1	34.1	34.3	0.4		4.9	0.2	4.7	5.2	4.5		5.2	0.0	5.2	5.2	0.0		
LONA													ALAR														
3	9	13.5	0.9	11.6	14.4	6.4		5	13.7	0.2	13.5	13.9	1.3		6.2	0.4	5.7	7.0	6.8		6.3	0.1	6.2	6.4	1.1		
4	7	13.5	0.6	12.3	14.0	4.2		6	13.9	0.2	13.6	14.2	1.6		6.2	0.4	5.6	6.8	5.8		6.4	0.3	6.0	6.7	4.1		
5	4	13.5	0.3	13.3	13.9	2.0		2	13.2	0.6	12.7	13.6	4.8		6.4	0.1	6.3	6.5	1.5		6.5	0.0	6.5	6.5	0.0		
LOFR													ALMR														
3	9	9.6	0.4	8.9	10.4	4.6		5	9.6	0.6	8.7	10.2	6.0		5.5	0.3	5.2	6.2	5.5		5.5	0.1	5.3	5.6	2.0		
4	7	9.6	0.6	8.8	10.6	6.1		6	9.8	0.6	8.8	10.5	6.2		5.4	0.3	5.0	5.9	5.2		5.6	0.2	5.4	5.9	3.1		
5	4	9.9	0.4	9.5	10.3	3.8		2	10.4	0.2	10.2	10.5	2.0		5.7	0.2	5.5	5.9	3.0		5.7	0.1	5.6	5.8	2.5		
AANA													ALCR														
3	9	3.6	0.3	3.0	3.9	8.0		5	3.5	0.3	3.1	3.7	7.3		10.8	0.4	9.7	11.2	4.2		11.2	0.1	11.0	11.3	1.2		
4	7	3.6	0.4	3.3	4.3	10.8		6	3.8	0.2	3.5	3.9	4.0		11.1	0.3	10.7	11.6	2.4		11.1	0.3	10.9	11.6	2.5		
5	4	3.9	0.4	3.5	4.4	11.3		2	4.2	0.4	3.9	4.4	8.5		11.1	0.2	11.0	11.3	1.3		10.9	1.1	10.1	11.7	10.4		
APNA													LOBU														
3	9	2.5	0.2	2.1	2.8	8.1		5	2.7	0.1	2.5	2.8	5.0		5.6	0.2	5.2	5.8	3.3		5.6	0.3	5.4	5.9	4.6		
4	7	2.5	0.1	2.2	2.6	5.9		6	2.6	0.2	2.3	2.9	9.0		5.6	0.3	5.4	6.2	5.3		5.5	0.4	5.0	6.0	7.5		
5	4	2.5	0.2	2.2	2.7	9.0		2	2.6	0.2	2.4	2.7	8.3		5.5	0.3	5.1	5.7	4.6		5.2	0.3	5.0	5.4	5.4		
ANIN													ANBU														
3	9	5.2	0.4	4.3	5.7	7.5		5	5.4	0.2	5.1	5.6	3.3		4.7	0.1	4.4	4.9	3.1		5.1	0.8	4.5	6.4	15.4		
4	7	5.2	0.2	4.7	5.4	4.7		6	5.3	0.2	5.1	5.5	3.1		4.6	0.3	4.1	5.0	6.7		4.8	0.2	4.5	5.2	4.6		
5	4	5.3	0.2	5.1	5.5	3.9		2	5.4	0.2	5.2	5.5	4.0		4.6	0.2	4.4	4.9	4.8		4.7	0.4	4.4	5.0	9.0		
ANFO													LOMA														
3	9	7.5	0.4	6.9	8.3	5.7		5	8.1	0.4	7.5	8.4	4.7		16.3	0.6	15.6	17.3	3.4		16.2	0.3	15.8	16.7	2.1		
4	7	7.4	0.3	7.1	7.8	3.9		6	7.5	0.2	7.2	7.7	2.4		16.3	0.7	15.1	17.2	4.0		16.5	0.3	16.2	16.9	1.5		

5	4	8.0	0.3	7.7	8.4	3.6		2	7.7	0.0	7.7	7.7	0.0	16.6	0.2	16.3	16.7	1.1		17.2	0.4	16.9	17.4	2.1	
ANCI														HMAD											
3	9	15.7	0.9	13.6	16.8	6.0		5	15.7	0.2	15.5	16.1	1.5	5.0	0.1	4.8	5.2	2.6		5.0	0.1	4.9	5.2	2.6	
4	7	15.6	0.9	14.2	16.4	5.8		6	16.0	0.4	15.4	16.7	2.7	4.9	0.1	4.7	5.1	3.0		5.0	0.2	4.9	5.3	3.5	
5	4	15.3	0.5	14.8	16.0	3.4		2	15.7	0.8	15.1	16.2	5.0	4.9	0.1	4.8	5.0	1.9		5.1	0.1	5.0	5.1	1.4	
ANCC														ALMA											
3	9	14.6	0.4	14.3	15.6	2.7		5	14.6	0.2	14.4	14.9	1.3	7.5	0.2	7.2	7.8	2.5		7.4	0.2	7.2	7.7	2.4	
4	7	15.0	0.6	14.5	16.3	4.1		6	14.6	0.3	14.2	14.9	1.8	7.5	0.2	7.3	7.9	2.8		7.5	0.1	7.3	7.6	1.6	
5	4	14.9	1.1	13.9	16.4	7.1		2	15.4	1.1	14.6	16.2	7.3	7.6	0.3	7.4	8.1	4.4		7.6	0.1	7.5	7.6	0.9	
Hembras							Machos							Hembras					Machos						
EDAD	N	X̄	DE	Min	Max	CV		N	X̄	DE	Min	Max	CV	X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV	
Peromyscus melanocarpus																									
LOCR														HMxD											
3	4	32.4	0.6	31.7	33.1	1.7		4	32.4	1.2	30.7	33.3	3.7	4.8	0.2	4.6	5.0	3.6		4.7	0.2	4.4	4.9	4.6	
4	4	32.9	1.8	30.3	34.3	5.4		3	33.2	0.7	32.5	33.8	2.0	4.7	0.3	4.2	4.9	6.7		4.6	0.2	4.4	4.8	4.5	
5	3	33.1	0.5	32.7	33.7	1.5		4	33.4	0.7	32.5	34.3	2.2	4.7	0.1	4.6	4.8	2.1		4.7	0.1	4.5	4.8	2.8	
LONA														ALAR											
3	4	12.2	0.2	11.8	12.3	2.0		4	12.2	0.8	10.9	12.8	7.0	5.7	0.1	5.5	5.8	2.5		5.6	0.4	5.0	5.9	7.3	
4	4	12.9	0.5	12.1	13.3	4.2		3	12.4	0.4	12.0	12.8	3.2	6.0	0.2	5.8	6.3	4.0		5.9	0.2	5.7	6.1	3.5	
5	3	13.1	0.1	13.0	13.1	0.4		4	12.6	0.3	12.2	12.8	2.4	6.2	0.1	6.0	6.3	2.2		6.1	0.2	5.9	6.3	3.0	
LOFR														ALMR											
3	4	9.3	0.6	8.6	10.0	6.2		4	9.3	0.5	8.8	9.8	4.9	5.0	0.2	4.8	5.2	3.7		4.9	0.3	4.6	5.2	5.1	
4	4	9.1	0.3	8.8	9.5	3.3		3	9.3	0.5	8.9	9.8	5.2	5.4	0.3	5.0	5.7	5.7		5.1	0.2	5.0	5.3	3.4	
5	3	9.0	0.5	8.5	9.3	5.1		4	9.4	0.3	9.2	9.9	3.6	5.4	0.2	5.2	5.6	3.7		5.1	0.2	4.9	5.4	4.3	
AANA														ALCR											
3	4	3.2	0.3	2.9	3.5	8.5		4	3.2	0.2	2.9	3.4	7.6	12.2	0.1	12.1	12.2	0.5		12.2	0.1	12.0	12.3	1.1	
4	4	3.3	0.3	3.0	3.6	7.5		3	3.2	0.2	3.0	3.3	4.8	12.2	0.5	11.6	12.7	3.8		12.3	0.3	12.0	12.5	2.1	
5	3	3.3	0.2	3.1	3.4	5.5		4	3.2	0.2	3.0	3.3	5.5	12.1	0.3	11.8	12.3	2.1		12.3	0.1	12.2	12.4	0.7	
APNA														LOBU											
3	4	2.9	0.3	2.5	3.2	10.9		4	2.9	0.1	2.7	2.9	3.5	4.9	0.1	4.8	5.1	2.2		5.0	0.2	4.7	5.2	4.3	
4	4	2.9	0.4	2.4	3.3	12.7		3	2.9	0.3	2.7	3.2	10.1	4.9	0.1	4.8	5.0	1.9		5.1	0.1	5.0	5.2	2.3	
5	3	2.9	0.3	2.7	3.2	9.1		4	3.0	0.3	2.6	3.2	9.0	4.7	0.3	4.4	5.0	6.0		4.8	0.3	4.5	5.1	5.2	

ANIN							ANBU																				
3	4	4.9	0.2	4.7	5.1	3.5	4	5.0	0.3	4.7	5.3	5.0	3.8	0.2	3.5	4.0	5.6	3.7	0.3	3.3	3.9	7.3					
4	4	5.0	0.2	4.7	5.2	4.5	3	5.0	0.1	4.9	5.0	1.2	3.9	0.1	3.7	4.0	3.4	3.6	0.2	3.4	3.8	6.5					
5	3	5.2	0.4	5.0	5.7	7.7	4	5.1	0.2	4.8	5.3	4.2	3.9	0.1	3.8	3.9	1.5	3.7	0.2	3.4	3.9	6.5					
ANFO							LOMA																				
3	4	7.2	0.2	6.9	7.4	3.4	4	7.6	0.4	7.2	8.3	5.8	15.1	0.5	14.3	15.5	3.6	14.8	0.4	14.2	15.1	2.8					
4	4	7.6	0.1	7.5	7.7	1.3	3	7.6	0.2	7.4	7.8	2.6	15.2	0.4	14.7	15.5	2.4	15.1	0.4	14.8	15.5	2.4					
5	3	7.2	0.1	7.1	7.3	1.6	4	7.4	0.2	7.1	7.5	2.6	15.4	0.2	15.3	15.7	1.5	15.3	0.5	14.6	15.7	3.3					
ANCI							HMAD																				
3	4	15.3	0.2	15.0	15.5	1.4	4	15.4	0.2	15.2	15.6	1.1	4.7	0.2	4.4	4.9	4.7	4.7	0.1	4.6	4.8	2.2					
4	4	15.9	0.9	15.1	17.0	5.4	3	15.7	0.5	15.3	16.2	3.0	4.7	0.2	4.5	5.0	4.6	4.6	0.2	4.4	4.8	4.5					
5	3	15.5	0.4	15.1	15.8	2.3	4	15.6	0.2	15.4	15.8	1.3	4.9	0.1	4.8	5.0	2.4	4.7	0.1	4.5	4.8	2.7					
ANCC							ALMA																				
3	4	14.3	0.4	13.8	14.8	3.0	4	14.3	0.2	14.1	14.5	1.3	7.4	0.3	7.1	7.8	3.6	7.2	0.4	6.7	7.6	5.0					
4	4	13.8	1.1	12.3	14.7	8.0	3	14.6	0.5	14.2	15.2	3.6	7.4	0.4	6.9	7.8	5.7	7.4	0.2	7.2	7.6	3.1					
5	3	14.3	0.4	13.8	14.6	3.0	4	14.3	0.2	14.2	14.6	1.4	7.3	0.4	7.0	7.7	4.9	7.4	0.2	7.1	7.6	2.9					
Hembras							Machos							Hembras							Machos						
EDAD	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV					
Peromyscus ochraverter																											
LOCR							HMXD																				
4	3	30.8	0.8	29.8	31.3	2.7	8	30.2	0.7	29.2	31.6	2.4	4.3	0.1	4.2	4.4	2.3	4.4	0.1	4.3	4.5	2.2					
5	8	30.4	0.6	29.3	31.5	2.1	6	29.9	1.5	27.0	31.0	5.1	4.4	0.1	4.2	4.6	3.3	4.3	0.1	4.2	4.4	1.9					
LONA							LONA																				
4	3	11.0	0.2	10.8	11.2	1.8	8	10.8	0.3	10.2	11.2	2.9	5.6	0.4	5.2	5.9	6.7	5.5	0.2	5.3	5.7	2.6					
5	8	10.9	0.4	10.2	11.7	4.0	6	10.9	0.3	10.4	11.3	3.1	5.5	0.7	3.8	6.0	12.6	5.4	0.5	4.4	5.9	9.6					
LOFR							ALMR																				
4	3	9.1	0.5	8.6	9.4	5.1	8	8.8	0.3	8.3	9.4	3.8	5.1	0.3	4.7	5.3	6.3	5.0	0.2	4.6	5.2	4.0					
5	8	9.0	0.2	8.5	9.3	2.7	6	8.9	0.7	7.8	9.5	7.3	5.0	0.2	4.8	5.3	3.2	4.9	0.4	4.2	5.3	7.6					
AANA							ALCR																				
4	3	3.2	0.2	3.0	3.4	6.4	8	3.1	0.2	2.8	3.4	6.7	11.5	0.2	11.3	11.6	1.5	11.3	0.2	11.0	11.5	1.5					
5	8	3.2	0.2	2.9	3.4	5.8	6	3.1	0.3	2.8	3.4	8.5	11.2	0.3	10.9	11.6	2.3	11.3	0.5	10.5	11.9	4.2					

APNA														LOBU											
4	3	2.6	0.3	2.2	2.8	12.5		8	2.5	0.2	2.2	2.8	8.2	4.8	0.1	4.7	4.9	2.4		4.8	0.1	4.6	5.0	2.9	
5	8	2.5	0.2	2.3	2.8	7.1		6	2.6	0.2	2.4	3.0	8.5	4.6	0.4	3.6	5.1	9.6		4.7	0.3	4.4	5.0	5.5	
ANIN														ANBU											
4	3	4.4	0.0	4.4	4.4	4.4		8	4.4	0.2	4.2	4.6	3.6	3.7	0.3	3.5	4.0	6.7		3.8	0.3	3.4	4.3	7.6	
5	8	4.5	0.2	4.2	4.8	4.5		6	4.5	0.2	4.2	4.7	4.3	3.7	0.3	3.3	4.2	7.9		3.7	0.2	3.4	3.9	5.7	
ANFO														LOMA											
4	3	7.2	1.1	6.0	8.2	15.6		8	7.3	0.5	6.4	8.0	7.3	14.5	0.2	14.3	14.7	1.4		13.9	0.3	13.4	14.4	2.1	
5	8	7.4	0.9	6.2	8.8	12.1		6	7.6	0.7	6.9	9.0	9.4	14.2	0.4	13.6	15.0	2.9		14.0	0.5	13.2	14.5	3.3	
ANCI														HMAD											
4	3	14.9	0.3	14.6	15.20	2.0		8	14.6	0.3	14.3	15.0	1.8	4.4	0.1	4.4	4.5	1.7		4.4	0.1	4.3	4.5	2.4	
5	8	14.7	0.3	14.2	15.25	2.1		6	14.6	0.5	13.7	15.0	3.3	4.4	0.1	4.2	4.5	2.6		4.3	0.1	4.2	4.5	2.8	
ANCC														ALMA											
4	3	14.0	0.2	13.7	14.2	1.6		8	13.5	0.2	13.2	13.8	1.6	7.2	0.2	7.0	7.3	2.4		6.9	0.3	6.4	7.2	3.8	
5	8	13.5	0.3	13.2	14.1	2.3		6	13.6	0.6	12.4	14.0	4.4	7.0	0.2	6.7	7.3	3.1		6.8	0.4	6.0	7.2	6.5	
Hembras							Machos							Hembras					Machos						
EDAD	N	X̄	DE	Min	Max	CV		N	X̄	DE	Min	Max	CV	X̄	DE	Min	Max	CV		X̄	DE	Min	Max	CV	
Peromyscus mexicanus tontotepecus																									
LOCR														HMXD											
3	5	32.6	0.4	32.0	33.0	1.4								4.5	0.2	4.4	4.8	4.3							
4	4	33.3	0.7	32.5	34.1	2.1		10	33.0	1.1	31.3	35.1	3.4	4.5	0.1	4.3	4.6	2.8		4.5	0.2	4.3	4.9	4.0	
5	10	33.4	0.8	32.2	34.7	2.5		6	33.4	0.4	33.0	34.0	1.1	4.4	0.1	4.2	4.7	3.2		4.4	0.2	4.2	4.7	4.2	
LONA														LONA											
3	5	12.8	0.8	11.7	13.7	6.3								6.0	0.2	5.7	6.3	3.5							
4	4	13.1	0.2	12.9	13.2	1.3		10	13.1	0.4	12.5	13.7	3.3	6.3	0.2	6.1	6.5	2.7		6.3	0.4	5.6	6.8	6.3	
5	10	13.1	0.4	12.5	13.5	3.0		6	13.3	0.6	12.6	14.3	4.4	6.4	0.2	6.1	6.7	3.6		6.3	0.2	6.5	6.6	3.34	
LOFR														ALMR											
3	5	9.5	0.5	8.7	10.0	5.5								5.4	0.1	5.3	5.5	2.0							
4	4	9.6	0.3	9.3	10.0	3.0		10	9.8	0.5	9.0	10.5	4.7	5.5	0.2	5.3	5.8	3.7		5.5	0.2	5.2	5.8	3.8	
5	10	9.8	0.4	9.0	10.4	4.4		6	9.4	0.3	9.1	9.7	3.0	5.6	0.3	5.3	6.2	5.3		5.3	0.7	3.9	5.8	13.6	

AANA														ALCR											
3	5	3.0	0.1	2.8	3.1	4.4								11.8	0.2	11.5	12.1	1.9							
4	4	3.3	0.1	3.1	3.4	4.0		10	3.3	0.1	3.0	3.5	4.4	11.8	0.3	11.5	12.1	2.2		12.1	0.5	11.0	12.7	4.2	
5	10	3.3	0.2	3.1	3.7	5.7		6	3.3	0.2	2.9	3.5	5.9	11.8	0.2	11.6	12.1	1.3		12.0	0.4	11.4	12.4	3.1	
APNA														LOBU											
3	5	2.8	0.1	2.7	2.9	3.9								5.0	0.2	4.8	5.4	4.6							
4	4	3.0	0.2	2.8	3.3	8.4		10	2.9	0.2	2.4	3.2	8.0	4.9	0.1	4.9	5.0	1.0		4.8	0.2	4.5	5.3	4.6	
5	10	2.9	0.3	2.3	3.3	10.6		6	2.9	0.3	2.5	3.3	11.9	5.0	0.2	4.7	5.2	3.4		4.8	0.2	4.5	5.0	3.6	
ANIN														ANBU											
3	5	4.8	0.2	4.5	5.1	4.6								4.0	0.3	3.5	4.2	7.3							
4	4	4.7	0.2	4.5	4.9	3.6		10	4.9	0.4	4.4	5.9	8.5	4.1	0.3	3.6	4.4	8.4		3.8	0.3	3.4	4.2	8.6	
5	10	4.8	0.2	4.6	5.2	4.4		6	4.8	0.1	4.6	4.9	2.9	4.0	0.3	3.5	4.4	7.2		4.0	0.3	3.5	4.4	7.6	
ANFO														LOMA											
3	5	8.4	0.3	8.0	8.9	4.0								15.2	0.5	14.5	15.7	3.1							
4	4	8.5	0.3	8.2	8.8	3.3		10	8.6	0.5	8.0	9.4	5.8	15.7	0.6	14.9	16.3	3.9		15.5	0.4	14.9	16.2	2.3	
5	10	8.7	0.4	8.2	9.2	4.3		6	8.6	0.5	8.1	9.4	5.5	15.5	0.3	15.1	16.0	2.0		15.5	0.4	15.0	16.2	2.6	
ANCI														HMAD											
3	5	15.7	0.1	15.6	15.9	0.8								4.6	0.1	4.5	4.8	3.1							
4	4	16.3	0.2	16.0	16.5	1.3		10	16.1	0.4	15.6	16.7	2.4	4.4	0.1	4.3	4.4	1.1		4.5	0.2	4.1	4.8	5.0	
5	10	16.2	0.3	15.6	16.6	2.1		6	16.3	0.5	15.4	16.7	3.1	4.5	0.1	4.3	4.7	3.1		4.5	0.1	4.3	4.6	2.4	
ANCC														ALMA											
3	5	14.1	0.2	13.9	14.3	1.4								7.6	0.3	7.3	7.9	3.7							
4	4	13.9	0.4	13.4	14.3	2.8		10	14.1	0.5	13.4	14.9	3.4	8.4	0.1	8.2	8.5	1.7		7.7	0.2	7.4	8.1	2.6	
5	10	14.0	0.3	13.4	14.5	2.3		6	14.0	0.5	13.2	14.5	3.3	8.1	0.2	7.9	8.6	2.8		7.9	0.3	7.6	8.5	4.2	
Hembras							Machos							Hembras					Machos						
EDAD	N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		N	\bar{X}	DE	Min	Max	CV	\bar{X}	DE	Min	Max	CV		\bar{X}	DE	Min	Max	CV	
<i>Megadonthomys cryophilus</i>																									
LOCR														HMXD											
								4	34.6	0.9	33.8	35.9	2.7								6.0	0.1	5.8	6.1	2.2
4	3	36.5	0.2	36.3	36.7	0.5		3	36.3	0.2	36.2	36.5	0.5	5.9	0.2	5.7	6.2	4.2		6.3	0.4	6.0	6.7	5.7	
								2	36.2	0.6	35.7	36.6	1.8								6.6	0.4	6.3	6.9	6.4
LONA														ALAR											

								4	13.5	0.5	13.1	14.2	3.7							6.0	0.2	5.7	6.2	3.5
4	3	14.5	0.3	14.1	14.7	2.4		3	14.4	0.4	14.1	14.9	3.0	6.9	0.1	6.7	7	2.5		6.8	0.1	6.7	6.8	0.9
								2	14.5	0.2	14.4	14.7	1.7							6.8	0.2	6.6	6.9	3.1
LOFR													ALMR											
								4	9.8	0.4	9.4	10.4	4.5							5.3	0.3	5.1	5.6	4.9
4	3	10.6	0.9	10.0	11.8	9.2		3	9.9	0.6	9.3	10.5	6.1	5.8	0.1	5.7	6.0	2.6		5.8	0.3	5.6	6.2	5.5
								2	10.1	0.1	10.0	10.2	1.4							5.8	0.1	5.7	5.9	2.4
AANA													ALCR											
								4	3.4	0.2	3.2	3.6	6.0							12.3	0.2	12.1	12.5	1.6
4	3	3.9	0.1	3.8	4.0	2.5		3	3.8	0.3	3.5	4.0	7.0	12.7	0.0	12.7	12.7	0.0		12.5	0.2	12.4	12.7	1.2
								2	4.1	0.6	3.6	4.5	15.7							12.6	0.1	12.5	12.7	1.1
APNA													LOBU											
								4.0	3.2	0.2	2.9	3.3	6.3							5.0	0.1	4.9	5.1	1.6
4	3	3.3	0.1	3.2	3.3	1.8		3.0	3.3	0.2	3.0	3.4	7.1	5.3	0.2	5.2	5.5	2.9		5.2	0.4	4.9	5.6	6.7
								2.0	3.6	0.3	3.4	3.8	7.9							4.3	1.7	3.1	5.5	39.5
ANIN													ANBU											
								4	5.2	0.1	5.0	5.3	2.5							3.8	0.4	3.3	4.2	9.8
4	3	5.1	0.1	5.0	5.2	2.3		3	5.1	0.1	5.0	5.2	2.0	3.6	0.1	3.5	3.7	2.8		4.2	0.2	3.9	4.3	5.5
								2	5.1	0.1	5.1	5.2	2.1							4.0	0.3	3.8	4.2	7.1
ANFO													LOMA											
								4	8.1	0.4	7.7	8.5	5.1							16.8	0.8	16.1	17.8	4.5
4	3	8.3	0.2	8.1	8.4	2.1		3	8.3	0.2	8.2	8.5	2.1	17.6	0.4	17.3	18.0	2.0		17.5	0.1	17.4	17.6	0.6
								2	7.9	0.1	7.8	7.9	0.9							17.4	0.7	17.0	17.9	3.9
ANCI													HMAD											
								4	17.1	0.4	16.6	17.6	2.4							5.6	0.2	5.5	5.9	3.3
4	3	18.3	0.1	18.2	18.4	0.6		3	18.3	0.2	18.1	18.5	1.1	5.7	0.4	5.3	6.0	6.2		5.8	0.1	5.7	6.0	2.5
								2	18.0	0.0	18.0	18.0	0.0							5.6	0.1	5.5	5.6	1.3
ANCC													ALMA											
								4	15.0	0.5	14.6	15.6	3.2							8.3	0.4	7.9	8.8	4.7
4	3	15.3	0.3	15.1	15.6	1.9		3	14.9	0.2	14.8	15.2	1.5	8.8	0.2	8.5	8.9	2.6		9.0	0.1	8.9	9.1	1.2
								2	14.8	0.7	14.3	15.4	5.0							8.9	0.1	8.8	8.9	0.8
Hembras							Machos							Hembras					Machos					
EDAD	N	X	DE	Min	Max	CV		N	X	DE	Min	Max	CV	X	DE	Min	Max	CV		X	DE	Min	Max	CV

<i>Osgoodomys banderanus</i>																								
LOCR												HMXD												
3	2	30.2	0.9	29.6	30.9	2.9		2	31.0	0.6	30.6	31.4	1.8	3.9	0.0	3.9	3.9	0.0		4.2	0.1	4.1	4.2	1.7
4	3	31.7	1.4	30.3	33.1	4.4		2	31.4	0.4	31.1	31.7	1.4	4.0	0.1	3.9	4.1	2.5		4.1	0.1	4.0	4.2	3.4
5	5	31.9	0.9	30.7	32.9	2.9		4	31.7	1.1	30.2	32.8	3.4	3.9	0.2	3.7	4.2	5.3		4.1	0.1	3.9	4.2	2.7
LONA												ALAR												
3	2	10.8	0.9	10.2	11.5	8.2		2	11.5	0.3	11.3	11.7	2.5	5.4	0.2	5.2	5.5	4.0		5.5	0.1	5.4	5.6	2.6
4	3	10.7	0.8	9.8	11.2	7.3		2	12.0	0.2	11.8	12.1	1.8	5.9	0.3	5.6	6.1	4.3		5.7	0.1	5.6	5.7	1.3
5	5	11.3	0.7	10.7	12.5	6.0		4	11.6	0.6	11.1	12.2	4.8	6.0	0.5	5.5	6.7	8.1		5.8	0.4	5.5	6.2	6.5
LOFR												ALMR												
3	2	9.1	0.6	8.6	9.5	7.0		2	8.9	0.4	8.6	9.1	4.0	5.0	0.2	4.8	5.1	4.3		5.2	0.2	5.0	5.3	4.1
4	3	10.3	0.9	9.5	11.2	8.3		2	9.1	0.1	9.0	9.2	1.6	5.3	0.2	5.2	5.5	5.9		5.1	0.1	5.0	5.1	1.1
5	5	10.0	0.5	9.4	10.5	4.5		4	9.7	0.7	8.8	10.5	7.2	5.3	0.3	5.0	5.7	5.6		5.2	0.2	5.0	5.3	3.4
AANA												ALCR												
3	2	3.4	0.7	2.9	4.0	21.7		2	2.7	0.2	2.5	2.8	8.0	11.2	0.3	11.0	11.4	2.5		11.0	0.4	10.7	11.2	3.2
4	3	3.0	0.5	2.4	3.3	16.6		2	2.9	0.1	2.8	3.0	3.7	11.1	0.2	11.0	11.3	1.6		11.7	0.1	11.6	11.7	0.6
5	5	3.1	0.4	2.6	3.6	12.5		4	3.0	0.1	2.9	3.2	4.2	11.2	0.3	10.8	11.5	2.6		11.2	0.3	10.9	11.7	3.1
APNA												LOBU												
3	2	2.6	0.1	2.5	2.6	2.8		2	2.6	0.1	2.5	2.7	5.4	4.7	0.1	4.6	4.8	3.0		4.7	0.1	4.6	4.8	3.0
4	3	2.8	0.2	2.6	3.0	7.1		2	3.0	0.0	3.0	3.1	1.2	4.8	0.2	4.6	5.0	4.4		4.7	0.6	4.3	5.1	12.0
5	5	3.0	0.3	2.6	3.5	11.5		4	2.9	0.1	2.9	3.0	1.7	4.8	0.1	4.7	5.0	2.6		4.8	0.2	4.5	5.0	4.5
ANIN												ANBU												
3	2	4.7	0.0	4.7	4.7	0.0		2	4.6	0.0	4.6	4.6	0.0	3.7	0.2	3.5	3.8	5.8		4.0	0.1	3.9	4.1	3.5
4	3	4.5	0.3	4.3	4.8	5.7		2	4.9	0.2	4.7	5.0	0.0	4.1	0.1	4.0	4.2	2.8		4.1	0.1	4.0	4.1	1.7
5	5	4.8	0.4	4.4	5.4	7.7		4	4.6	0.5	4.2	5.4	11.5	4.0	0.1	3.8	4.1	3.1		4.1	0.2	3.9	4.3	4.0
ANFO												LOMA												
3	2	8.6	0.1	8.5	8.7	1.6		2	8.5	0.3	8.3	8.7	3.8	14.2	0.2	14.1	14.3	1.2		14.3	0.1	14.2	14.4	1.0
4	3	8.3	0.1	8.2	8.5	1.5		2	8.4	0.1	8.3	8.5	1.7	15.2	0.3	14.9	15.4	1.9		14.1	1.1	13.3	14.8	7.5
5	5	8.3	0.3	8.0	8.6	3.1		4	8.4	0.3	8.2	8.8	3.5	15.2	0.5	14.4	15.6	3.2		15.2	0.3	14.8	15.5	2.1
ANCI												HMAD												
3	2	14.4	0.1	14.3	14.4	0.5		2	14.7	0.4	14.4	15.0	2.9	3.8	0.3	3.6	4.0	8.4		4.2	0.1	4.1	4.2	1.7
4	3	15.0	0.5	14.4	15.4	3.4		2	14.9	0.2	14.7	15.0	1.4	4.1	0.0	4.1	4.1	0.0		4.2	0.3	4.0	4.4	6.7

5	5	15.0	0.5	14.2	15.5	3.4		4	15.1	0.3	14.8	15.4	2.0		4.0	0.1	3.9	4.2	2.8		4.3	0.1	4.2	4.4	2.4
ANCC														ALMA											
3	2	13.6	0.2	13.4	13.7	1.6		2	13.8	0.4	13.5	14.0	2.6		7.3	0.2	7.1	7.4	2.9		7.2	0.1	7.1	7.2	1.0
4	3	13.9	0.4	13.4	14.2	3.0		2	14.3	0.1	14.2	14.4	1.0		7.4	0.3	7.1	7.6	3.4		6.8	0.6	6.3	7.2	9.4
5	5	13.8	0.4	13.2	14.3	3.0		4	14.3	0.5	14.0	15.0	3.5		7.5	0.4	7.0	8.1	5.7		7.7	0.3	7.3	7.9	3.7

Anexo 2.3.

Estadística descriptiva de 18 variables lineales (VAR) para analizar el tamaño craneal en diez OTUs en las que los taxa del Grupo Interno se arreglan dentro de Grupos Genéticos (GG1-5).

VAR*	<i>Osgoodomys banderanus, Oba</i>						<i>Peromyscus ochraventer, Poc</i>						<i>P. melanocarpus, Pml</i>					
	n	Media	DE	Min	Max	CV	n	Media	DE	Min	Max	CV	n	Media	DE	Min	Max	CV
<u>Longitudes craneales</u>																		
LOCR	18	31.48	1.00	29.60	33.10	3.18	26	30.25	0.92	27.00	31.60	3.04	22	32.88	1.01	30.30	34.30	3.06
LOMA	18	14.85	0.63	13.30	15.60	4.27	26	14.09	0.38	13.20	15.00	2.73	22	15.14	0.43	14.20	15.70	2.86
LONA	18	11.32	0.68	9.80	12.45	5.99	26	10.83	0.38	10.00	11.70	3.48	22	12.52	0.55	10.90	13.30	4.39
LOFR	18	9.64	0.72	8.60	11.20	7.43	26	8.97	0.44	7.80	9.70	4.86	22	9.24	0.40	8.50	10.00	4.37
LOBU	18	4.76	0.20	4.30	5.10	4.21	26	4.73	0.29	3.60	5.10	6.11	22	4.90	0.21	4.40	5.20	4.25
HMAD	18	4.10	0.19	3.55	4.40	4.63	26	4.39	0.11	4.20	4.50	2.46	22	4.70	0.17	4.40	5.00	3.57
HMXD	18	4.01	0.15	3.70	4.20	3.70	26	4.36	0.11	4.20	4.60	2.54	22	4.68	0.18	4.20	5.00	3.93
<u>Anchuras craneales</u>																		
ANCI	18	14.88	0.41	14.20	15.50	2.78	26	14.66	0.35	13.70	15.25	2.40	22	15.56	0.45	15.00	17.00	2.87
ANCC	18	13.95	0.43	13.20	15.00	3.06	26	13.59	0.38	12.40	14.20	2.79	22	14.25	0.56	12.25	15.20	3.90
ANFO	18	8.39	0.22	8.00	8.80	2.65	26	7.38	0.72	6.00	8.95	9.80	22	7.44	0.28	6.90	8.25	3.81
ANIN	18	4.67	0.33	4.20	5.40	7.04	26	4.45	0.18	4.15	4.80	4.00	22	5.03	0.23	4.70	5.70	4.56
ANBU	18	4.00	0.18	3.50	4.30	4.46	26	3.73	0.30	3.30	4.50	7.94	22	3.74	0.20	3.30	4.00	5.44
AANA	18	3.02	0.38	2.40	3.95	12.47	26	3.14	0.20	2.80	3.40	6.49	22	3.20	0.20	2.85	3.60	6.38
APNA	18	2.87	0.26	2.50	3.45	9.09	26	2.53	0.20	2.20	3.00	8.06	22	2.90	0.25	2.40	3.25	8.55
<u>Alturas craneales</u>																		
ALCR	18	11.21	0.30	10.70	11.70	2.68	26	11.27	0.29	10.50	11.90	2.57	22	12.20	0.23	11.60	12.70	1.88
ALMA	18	7.37	0.42	6.30	8.10	5.64	26	6.92	0.30	5.95	7.30	4.40	22	7.35	0.29	6.70	7.80	3.96
ALAR	18	5.77	0.38	5.20	6.70	6.50	26	5.49	0.46	3.80	6.00	8.35	22	5.90	0.30	5.00	6.30	5.06
ALMR	18	5.18	0.22	4.80	5.70	4.30	26	5.00	0.24	4.20	5.30	4.79	22	5.15	0.28	4.60	5.70	5.45

<i>P. mexicanus totontepecus, Pmt</i>							GG4 (Oax18)					GG5 (Puerto de la Soledad, Oax.)							
VAR**	n	Media	DE	Min	Max	CV	N	Media	DE	Min	Max	CV	VAR	n	Media	DE	Min	Max	CV
<u>Longitudes craneales</u>																			
LOCR	36	33.28	0.88	31.30	35.10	2.66	65	33.20	0.86	31.40	34.90	2.58		33	33.53	0.76	31.20	34.90	2.28
LOMA	36	15.42	0.42	14.50	16.30	2.73	65	15.76	0.64	13.70	17.20	4.05		33	16.43	0.49	15.10	17.40	2.96
LONA	36	13.03	0.54	11.60	14.30	4.15	65	13.58	0.85	11.80	15.50	6.23		33	13.56	0.56	11.60	14.40	4.13
LOFR	36	9.66	0.43	8.70	10.50	4.43	65	9.07	0.64	7.30	10.50	7.05		33	9.71	0.51	8.70	10.60	5.29
LOBU	36	4.90	0.19	4.50	5.35	3.79	65	5.15	0.30	4.50	6.10	5.74		33	5.55	0.28	5.00	6.20	5.10
HMAD	36	4.49	0.16	4.10	4.80	3.61	65	4.95	0.26	4.00	5.50	5.31	HMXD	33	5.06	0.21	4.70	5.60	4.17
HMXD	36	4.47	0.17	4.20	4.85	3.70	65	4.80	0.25	4.30	5.30	5.19	HMAD	33	4.99	0.14	4.70	5.30	2.73
<u>Anchuras craneales</u>																			
ANCI	36	16.11	0.37	15.40	16.70	2.30	65	15.90	0.54	14.70	17.30	3.40		33	15.68	0.71	13.60	16.80	4.50
ANCC	36	14.06	0.38	13.20	14.90	2.71	65	14.37	0.41	13.75	16.30	2.85		33	14.79	0.57	13.90	16.40	3.87
ANFO	36	8.61	0.41	7.95	9.40	4.71	65	7.55	0.62	6.30	9.20	8.22		33	7.67	0.39	6.90	8.40	5.14
ANIN	36	4.83	0.28	4.40	5.90	5.71	65	5.03	0.23	4.50	5.60	4.66		33	5.26	0.26	4.30	5.70	5.01
ANBU	36	3.96	0.30	3.35	4.40	7.60	65	4.30	0.32	3.60	4.90	7.38		33	4.75	0.38	4.10	6.40	8.06
AANA	36	3.25	0.19	2.80	3.70	5.88	65	3.71	0.30	3.20	4.80	8.04		33	3.66	0.34	3.00	4.40	9.19
APNA	36	2.88	0.25	2.30	3.30	8.74	65	2.58	0.29	2.10	3.30	11.17		33	2.55	0.19	2.10	2.90	7.35
<u>Alturas craneales</u>																			
ALCR	36	11.94	0.35	11.00	12.70	2.94	65	11.22	0.53	10.20	12.70	4.72		33	11.02	0.39	9.70	11.70	3.52
ALMA	36	7.90	0.34	7.30	8.60	4.28	65	7.69	0.39	6.80	8.90	5.01		33	7.51	0.19	7.20	8.10	2.54
ALAR	36	6.27	0.31	5.60	6.80	4.95	65	6.31	0.37	5.10	6.90	5.93		33	6.31	0.30	5.60	7.00	4.76
ALMR	36	5.50	0.35	3.90	6.20	6.40	65	5.43	0.32	4.60	6.00	5.95		33	5.53	0.24	5.00	6.20	4.30

VAR**	GG3 (<i>furvus</i>)						GG2 (<i>angustirostris</i>)						
	N	X	DE	Min	Max	CV	VAR	N	X	DE	Min	Max	CV
<u>Longitudes craneales</u>													
LOCR	179	33.73	1.23	27.40	36.40	3.65		256	34.10	1.21	29.00	37.20	3.56
LOMA	179	16.33	0.65	13.40	17.50	3.97		256	16.37	0.70	14.40	18.30	4.27
LONA	179	13.76	0.80	10.60	15.50	5.79		256	14.01	0.82	10.70	15.80	5.82
LOFR	179	9.37	0.61	7.50	11.00	6.55		256	9.15	0.61	7.50	10.50	6.68
LOBU	179	5.51	0.35	4.30	6.50	6.32		256	5.59	0.40	4.40	6.70	7.23
HMAD	179	5.18	0.27	4.40	6.30	5.12		256	5.18	0.31	4.40	6.70	5.94
HMXD	179	5.14	0.26	4.50	6.30	5.03		256	5.11	0.28	4.30	6.10	5.49
<u>Anchuras craneales</u>													
ANCI	179	15.69	1.04	13.00	17.90	6.62		256	15.77	0.91	13.80	17.80	5.78
ANCC	179	14.98	0.90	12.60	17.80	5.98		256	15.07	1.26	5.00	17.75	8.37
ANFO	179	7.65	0.60	5.60	9.10	7.88		256	7.26	0.53	6.10	9.00	7.25
ANIN	179	5.05	0.29	4.20	5.80	5.64		256	4.92	0.31	4.20	5.95	6.33
ANBU	179	4.52	0.33	3.30	5.60	7.25		256	4.43	0.37	3.40	5.20	8.41
AANA	179	4.16	0.35	3.20	5.40	8.50		256	3.85	0.35	3.10	5.10	9.21
APNA	179	2.52	0.21	2.00	3.20	8.38		256	2.65	0.29	2.00	3.60	11.03
<u>Alturas craneales</u>													
ALCR	179	11.24	0.52	9.80	12.80	4.66		256	11.29	0.51	9.90	13.00	4.49
ALMA	179	7.91	0.46	6.40	9.10	5.78		256	7.89	0.46	6.60	9.20	5.85
ALAR	179	6.49	0.45	5.10	7.40	6.89		256	6.44	0.40	5.10	7.70	6.17
ALMR	179	5.66	0.37	4.40	6.60	6.45		256	5.60	0.32	4.90	6.80	5.74

VAR**	GG1 (<i>Iatirostris</i>)						<i>Megadontomys cryophilus</i> , <i>Mcr</i>						
	N	Media	DE	Min	Max	CV	VAR	N	Media	DE	Min	Max	CV
<u>Longitudes craneales</u>													
LOCR	60	35.25	1.11	32.50	37.40	3.14		14	35.69	1.11	33.80	36.80	3.10
LOMA	60	17.01	0.70	15.30	18.60	4.09		14	17.25	0.61	16.10	18.00	3.53
LONA	60	14.85	0.89	12.00	16.80	6.00		14	14.14	0.67	13.05	15.10	4.73
LOFR	60	9.68	0.58	8.50	11.40	6.02		14	10.04	0.64	9.30	11.80	6.33
LOBU	60	5.75	0.38	5.10	6.70	6.54	HMXD	14	6.14	0.32	5.70	6.90	5.25
HMAD	60	5.21	0.21	4.80	5.80	3.97	HMAD	14	5.66	0.19	5.30	6.00	3.38
HMXD	60	5.10	0.21	4.70	5.60	4.19	LOBU	14	5.10	0.65	3.10	6.00	12.80
<u>Anchuras craneales</u>													
ANCI	60	16.74	0.77	14.60	18.30	4.59		14	17.79	0.66	16.60	18.50	3.70
ANCC	60	14.92	0.70	13.60	17.30	4.67		14	14.95	0.41	14.30	15.60	2.73
ANFO	60	7.34	0.47	6.50	9.20	6.45		14	8.07	0.34	7.40	8.50	4.25
ANIN	60	5.20	0.23	4.80	5.70	4.40		14	5.14	0.20	4.90	5.70	3.82
ANBU	60	4.56	0.39	3.70	5.40	8.60		14	3.90	0.31	3.30	4.30	8.05
AANA	60	4.28	0.36	3.50	5.20	8.49		14	3.74	0.40	3.10	4.50	10.74
APNA	60	2.78	0.30	2.30	3.40	10.79		14	3.28	0.22	2.90	3.80	6.68
<u>Alturas craneales</u>													
ALCR	60	11.53	0.45	10.30	12.80	3.87		14	12.46	0.23	12.10	12.70	1.83
ALMA	60	8.06	0.61	5.40	9.20	7.51		14	8.64	0.38	7.90	9.10	4.45
ALAR	60	6.88	0.47	5.80	7.80	6.76		14	6.50	0.43	5.70	7.00	6.64
ALMR	60	5.93	0.39	5.00	6.80	6.56		14	5.66	0.31	5.10	6.20	5.53

* = Las variables (**VAR**) se ordenan de mayor a menor magnitud como en *Osgoodomys banderanus*, la OTU más ancestral. Cuando cambia ese orden dentro de alguna OTU, se repite la lista original, seguida de las variables involucradas. Las variables en *italicas* tuvieron pesos altos con mayor frecuencia en el primer componente principal entre las OTUs. Ver Anexo 3.1 para las abreviaturas de las variables.

Anexo 3.1. Marcas y Semimarcas

Descripción de las marcas y semimarcas usadas en las configuraciones de cinco caracteres morfogeométricos para el análisis de la conformación de estructuras cráneoventrales en diez OTUs. Se indica en negritas el número consecutivo de las marcas/semimarcas en cada carácter, conforme a la figura 3.3, seguido por la descripción su ubicación y el tipo entre paréntesis *sensu* Bookstein (1991).

A. Basicráneo rostral (BCRL, Fig. 3.3A): **1.** Punto terminal anterior de la sutura nasonasal (1); **2.** Punto en el borde del foramen nasal en donde se unen las caras interna del nasal y externa del premaxilar (2); **3.** Punto anterior de la sutura premaxilar-premaxilar (1); **4.** Punto distal inferior de la sutura maxilar-premaxilar en el alveolo del incisivo (1); **5.** Punto más distal anterior del foramen palatino anterior (2); **6.** Punto distal anterior medio sobre el proceso palatino anterior (2); **7.** Punto sobre el contorno lateral exterior de la sutura maxilar-palatina (1); **8.** Punto sobre el contorno del foramen palatino anterior de la sutura maxilar maxilar-palatina (1); **9.** Punto sobre la máxima curvatura en el ensanchamiento de la maxila en el borde exterior del morro (2); **10.** Punto de inflexión para el nacimiento anterior del cigomático maxilar (CM, 2); **11.** Punto más posterior del foramen palatino anterior (2); **12.** Punto sobre el margen anterior del alveolo para el primer molar (2); **13.** Punto de inflexión para el nacimiento posterior del CM (2); **14.** Punto medio sobre el paracono del M2 (1); **15.** Punto sobre el margen anterior del foramen palatino posterior (2); **16.** Punto medio sobre el margen posterior del alveolo para el M3 (.2); **17.** Punto medio, distal posterior de la sutura ente los huesos palatinos, sobre el borde la fosa pterigoidea (1); **18.** Punto sobre la sutura palatina-aliesfenoides y en contacto con el proceso pterigoideo exterior (1); **19.** Punto más lateral exterior de la sutura presfenoide-basiesfenoide (1); **20.** Punto medio interno de la sutura presfenoide-basiesfenoide (1).

B. Contorno Anterior del Arco Cigomático (CAAC, Fig. 3.3B): 1. Punto sobre el contorno lateral exterior de la sutura maxilar-palatina (1); 2. Punto sobre la máxima curvatura en el ensanchamiento de la maxila en el borde exterior del morro (2); 3. Marca 10 en **A** (aquí anclaje izquierdo de un abanico transformado en marca 2); 4-9. Semimarcas (ver abajo) para el contorno externo anterior del cigomático sobre los rayos 2-6 de un abanico de 15 (3); 10-13. Semimarcas (ver abajo) para el contorno interno anterior del cigomático sobre los rayos 2-6 de un abanico de 15 (3); 14. Marca 13 en **A** (2); 15. Punto en línea recta del paracono del M1 en el borde lateral del maxilar (2); 17. Intersección labial de los Molares 1 y 2 (1); 18. Intersección labial de los Molares 2 y 3 (1); 19. Punto lateral de la sutura maxilar-palatina, posterior a la hilera dental (centro del abanico, 1). Se sobrepuso un abanico de 16 rayos, centrado en la marca 19B y anclado en sus rayos externos a las marcas 3B (izquierda, Fig. 4.3B) y 17C (derecha, Fig. 4.3C); las semimarcas se colocaron en los rayos 2 a 6 desde la marca 3B.

C. Contorno Posterior del Arco Cigomático (CPAC, Fig. 3.3C): 1. Marca 16 en **A** (2); 2-7. Semimarcas para el contorno del hueso escamoso con un peine de 12 rayos (ver abajo 3); 8. Punto de máxima curvatura donde nace el borde interno de la barra cigomática posterior (BCP, 2); 9-11. Semimarcas para el contorno interno de la BCP sobre los rayos 11-16 de un abanico de 16 rayos (ver abajo 3); 12-16. Semimarcas para el contorno externo de la BCP, usando el mismo abanico (3); 17. Punto de inflexión en entre el nacimiento posterior de la BCP y el hueso escamoso (2); 18. Intersección del hueso escamoso con el borde interno del meato auditivo (1). Se usaron un abanico y un peine (Fig. 4.3C): el abanico de 16 rayos fue semejante al anterior para el contorno posterior del cigomático, pero con el centro desplazado a la inflexión del proceso pterigoideo exterior, las semimarcas se colocaron sobre los rayos 11 y 16; el peine para el contorno del

escamoso fue de 12 rayos, se ancló de la marca 20A (izquierda, Fig. 4.3A) a la marca 18C (derecha) y las semimarcas o marcas se colocaron sobre los rayos 2-6 desde 20A.

Contorno Posterior de la Caja Craneal (CPCC, Fig.3.3D): 1. Punto medio de la sutura basiesfenoides-basioccipital (1); 4, 14. Marca 18 en C (1); 5, 13. Intersección entre borde posterior externo del meato auditivo y el hueso occipital (2); 7, 11. Punto sobre el vértice de una saliente angular en los procesos paraoccipitales a ambos lados del foramen magnum sobre el rayo 8 del peine (ver abajo); 9. Punto en la máxima curvatura externa del foramen magnum sobre la línea media (2); 2, 16. Semimarcas en ambos lados del cráneo sobre el primer radio del peine (ver abajo); 3, 15. Semimarcas en ambos lados del cráneo a la mitad del par anterior y que sigue, entre los rayos 2 y 3 del peine (3); 6, 12. Semimarcas en ambos lados del cráneo en el punto de curvatura máxima del borde óseo, entre los pares 5-13 y 7-11 (3); 8, 10. Semimarcas después de ambos lados de la marca 9 sobre el punto de inflexión previo a los procesos paraoccipitales (3). Se usó un peine de diez rayos (Fig. 4.3D) anclado en las marcas 1D y 9D; las marcas y semimarcas se colocaron desde el rayo 1 al 9 como se ya se dijo.

Basicráneo Neural (BCNL, Fig. 3.3E): 1. Punto más lateral de la sutura presfenoides-basiesfenoides (2); 2. Marca 1 en C (1); 3. Marca 8 en C (2); 4. Margen anterior del foramen oval (2); 5. Marca 17 en C (2); 6. Punto lateral de la sutura basiesfenoides-basioccipital (1); 7. Marca 1 en D (1); 8. Marca 18 en C (1); 9. Máxima curvatura en el borde inferior (basioccipital) del foramen magnum sobre la línea media (2); 10. Punto medio en el borde superior del cóndilo occipital (2); 11. Marca 7 en D (2); 12. Marca 9 en D (2).

Anexo 2.2. Filogenia con caracteres sin transformar para obtener estados de carácter, *i. e.*, coordenadas Procrustes de las configuraciones correspondientes por OTU para la forma cráneoventral.

Descripción de los cambios apomórficos notorios en la filogenia simple de forma con cinco caracteres cráneoventrales sin transformar. Ver figura 3.11.

Nodos	Intensidad^a	Descripción
A. Basicráneo rostral (BCRL):		
10-15	***	Acortamiento del morro; ensanchamiento de fosa nasal; aplanamiento de la protuberancia en la sutura premaxilar-maxilar; alargamiento anterior del foramen palatino anterior; desplazamiento posterior del nacimiento del arco cigomático maxilar; ensanchamiento de la hilera maxilar de dientes.
14-15	*	Adelgazamiento del morro; desplazamiento posterior de la protuberancia sutura-premaxilar-maxilar; ensanchamiento del límite anterior del foramen palatino anterior.
15-Pml	**	Alargamiento anterior del foramen palatino anterior con desplazamiento posterior de la sutura premaxilar-maxilar, lo que produce adelgazamiento; desplazamiento posterior del nacimiento del arco cigomático maxilar.
13-Poc	**	Crecimiento anterior de placa palatina que produce desplazamiento anterior de la hilera maxilar de dientes y mayor curvatura en la protuberancia premaxilar-maxilar.
12-Pmt	**	Alargamiento y ensanchamiento de la fosa nasal; desplazamiento posterior del borde anterior del foramen palatino anterior; estrechamiento y acortamiento de la hilera maxilar de dientes; alargamiento anterior del borde de la fosa pterigoidea junto con desplazamiento en esa misma dirección del foramen palatino posterior.
11-Mcr	***	Acortamiento del morro. Alargamiento anterior y ensanchamiento medio del foramen palatino anterior; ensanchamiento posterior de la placa palatina que produce un desplazamiento de la hilera maxilar de dientes, la cual a su vez, se alarga anteriormente; desplazamiento oblicuo (antero-medial) del foramen palatino posterior.
18-GG4	**	Adelgazamiento del morro; desplazamiento posterior de la protuberancia premaxilar-maxilar que la enfatiza; ensanchamiento del foramen palatino anterior; el desplazamiento convergente de los puntos en el nacimiento del arco cigomático maxilar produce mayor una pendiente más pronunciada.
B. Contorno Anterior del Arco Cigomático (CAAC):		
10-14	**	La protuberancia premaxilar-maxilar es más conspicua y el

contorno anterior del arco cigomático maxilar se adelgaza.

11-Mcr

**

Engrosamiento de la base anterior del arco cigomático maxilar con una mayor curvatura de su nacimiento posterior, lo que ocasiona que se adelgace hacia su extremo distal; en conjunto, el arco se vuelve más paralelo al contorno lateral del maxilar.

C. Contorno Posterior del Arco Cigomático (CPAC):

10-14

El contorno del escamoso se adelgaza anteriormente y se ensancha posteriormente, mientras que el contorno lateral del occipital se curva hacia adentro; en consecuencia el nacimiento del arco cigomático escamoso se adelgaza; además el ángulo del arco se abre y se separa.

14-15

**

El borde del escamoso se curva hacia afuera, dejando el alveolo del M3 hacia adentro; el contorno del occipital se ensancha; el nacimiento anterior del arco cigomático escamoso se desplaza posteriormente, lo que en conjunto hace más delgado la base del arco; la curvatura del arco se cierra hacia el cráneo.

15-Pml

**

El contorno del escamoso se curva y ensancha, pero el nacimiento anterior del arco escamoso se desplaza anteriormente lo que amplía la base del arco; el occipital se ensancha hacia atrás.

13-Poc

**

El alveolo del M3 se alinea con el contorno del escamoso; el nacimiento posterior del arco escamoso se desplaza posteriormente sobre el borde del cráneo.

11-Mcr

**

El alveolo del M3 se desplaza hacia adentro; las curvaturas anterior y posterior del nacimiento del arco escamoso se enfatizan, adelgazando la base del mismo.

16-GG1

**

El alveolo se desplaza por fuera del contorno del escamoso; el contorno del escamoso se desplaza hacia adentro, volviéndose más recto.

18-GG4

**

El alveolo se interna y el contorno del escamoso se abulta y redondea; el contorno del occipital se desplaza hacia atrás; el brazo del arco se curva hacia el contorno del cráneo.

D. Contorno Posterior de la Caja Craneal (CPCC):

10-14

**

El contorno latero-posterior del escamoso se desplaza hacia atrás lo que acorta el área del Basicráneo; el contorno posterior del occipital se abulta.

E. Basicráneo Neural (BCNL):

10-14

**

El basiesfenoides se acorta posteriormente; la superficie del Basicráneo se ensancha; se acorta la distancia entre los procesos en el borde foramen magno.

15-GG5

**

El basiesfenoides se ensancha anteriormente y el borde anterior del nacimiento del arco escamoso se proyecta hacia afuera; El

borde del occipital se acorta; el borde del foramen magno se ensancha y se vuelve más recto; la amplitud de la abertura del foramen magno se acorta.

13-Poc	**	El basiesfenoides se estrecha lateralmente; el nacimiento del arco escamoso se desplaza posteriormente; se reduce longitudinalmente el contorno del escamoso, pero se ensancha lateralmente; se alarga el contorno occipital; el proceso paraoccipital se proyecta posteriormente, lo que alarga e inclina el borde del foramen magno; el foramen magno se amplía lateral y longitudinalmente.
12-11	**	El nacimiento anterior del arco escamoso se desplaza anteriormente y el posterior hacia atrás, lo que lo ensancha; el proceso paraoccipital se acorta, lo que lo alinea con el borde posterior del cóndilo; el foramen magno se amplía anteriormente.
11-Mcr	**	La superficie del basicráneo se alarga anteriormente; el basiesfenoides se alarga y ensancha; todo el contorno lateral del basicráneo se adelgaza; el foramen magno se acorta longitudinalmente.
16-18	**	El canal aliesfenoides se desplaza postero-lateralmente.
18-GG4	**	Se acorta el basiesfenoides; el proceso paraoccipital se proyecta hacia afuera y el borde exterior del cóndilo se desplaza hacia adentro, lo que amplía el borde del foramen magno; el punto medio exterior del foramen se proyecta hacia atrás, lo que alarga el foramen magno.

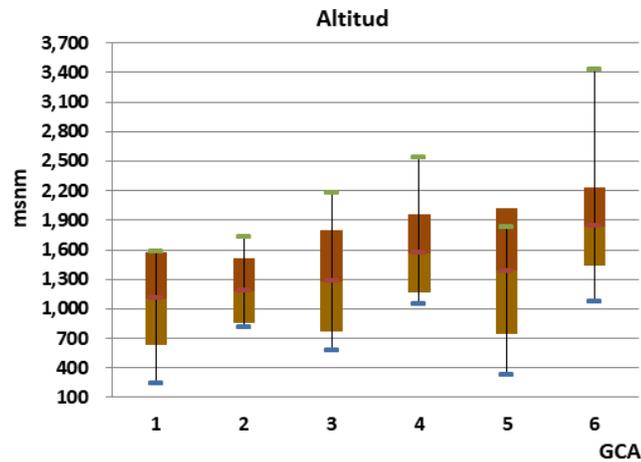
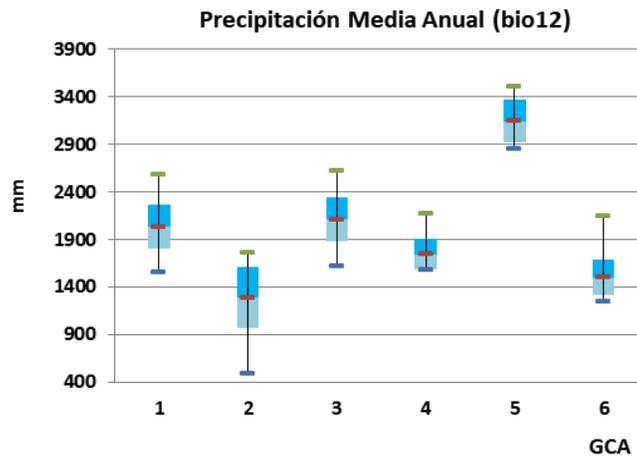
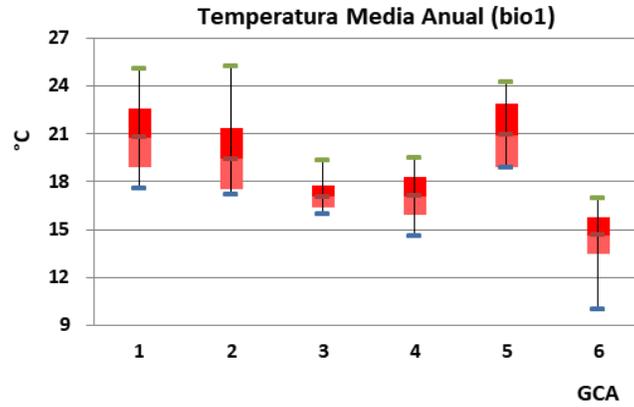
^a, > número de asteriscos, > la intensidad del cambio: * leve, ** moderado, *** notorio. Ver Metodología).

Anexo 5.1

Estadística descriptiva de los Grupos de Condiciones Ambientales (GCA). Para cada una de las 19 variables climáticas y altitud se da el Promedio (\bar{X}), Desviación Estándar (DE), el valor mínimo y el valor máximo (Min, Max), y el coeficiente de Variación (CV).

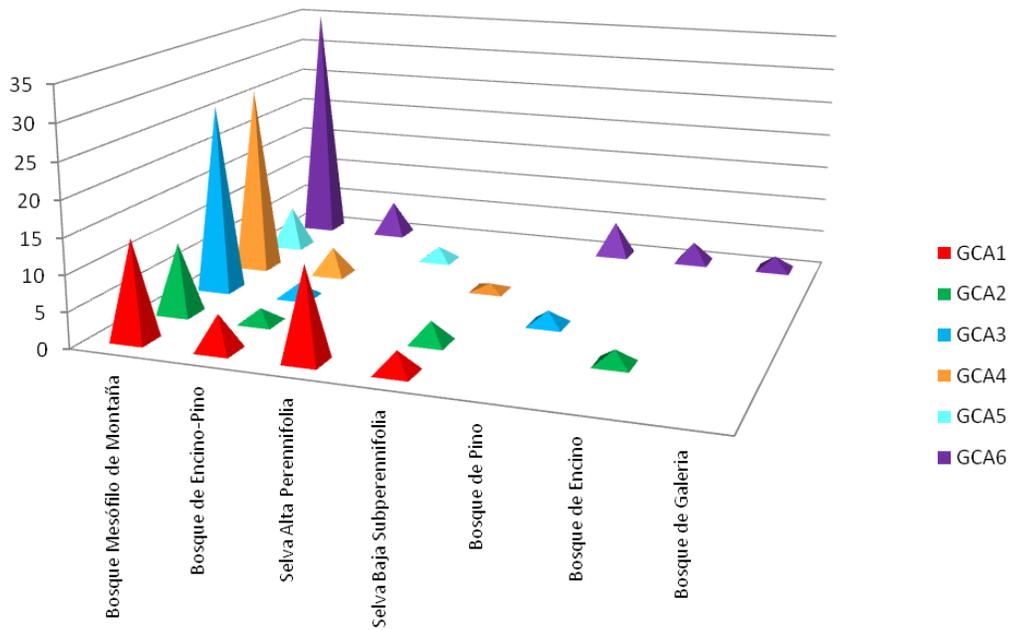
GCA	Variables ambientales									
GCA1	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	20.77	13.39	58.91	2983.20	31.50	8.98	22.51	23.10	17.32	23.86
DE	1.84	0.55	1.58	256.62	1.99	1.55	0.79	2.12	1.57	2.09
Min	17.60	11.90	55.00	2595.00	27.70	6.70	20.90	19.50	14.80	20.30
Max	25.10	14.40	61.00	3516.00	35.70	12.80	23.80	28.00	21.40	28.70
CV	8.84	4.08	2.68	8.60	6.31	17.29	3.52	9.16	9.08	8.76
GCA1	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt
\bar{X}	16.51	2027.89	421.20	46.09	75.69	1021.60	149.09	745.03	152.63	1105.81
DE	1.47	232.44	47.02	7.96	5.26	138.83	23.73	100.32	22.83	475.56
Min	14.00	1549.00	313.00	36.00	57.00	746.00	116.00	574.00	122.00	247.00
Max	20.00	2574.00	496.00	65.00	82.00	1319.00	199.00	971.00	209.00	1578.00
CV	8.91	11.46	11.16	17.27	6.95	13.59	15.92	13.47	14.96	43.01
GCA2	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	19.45	14.07	61.65	2660.12	30.36	7.76	22.60	21.41	16.52	22.24
DE	1.91	1.00	1.17	209.16	1.96	2.23	1.46	1.90	1.86	2.00
Min	17.20	10.30	59.00	2266.00	28.20	5.60	17.20	19.00	14.20	19.90
Max	25.20	14.60	63.00	3231.00	36.20	13.90	24.30	26.80	21.80	28.10
CV	9.83	7.12	1.90	7.86	6.46	28.72	6.46	8.88	11.24	9.00
	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt
\bar{X}	15.70	1286.18	302.00	24.18	81.82	665.24	82.41	424.06	88.35	1182.18
DE	1.90	316.01	78.35	8.13	6.03	158.91	26.17	133.76	29.26	330.93
Min	13.80	480.00	108.00	2.00	76.00	289.00	9.00	144.00	9.00	818.00
Max	21.80	1751.00	438.00	35.00	101.00	919.00	116.00	651.00	138.00	1729.00
CV	12.12	24.57	25.94	33.61	7.37	23.89	31.76	31.54	33.11	27.99
GCA3	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	17.08	12.83	62.42	2307.90	27.05	6.61	20.44	18.66	14.85	19.53
DE	0.71	0.68	2.14	317.47	0.89	1.22	1.54	0.70	0.87	0.68
Min	16.00	11.00	59.00	1752.00	25.30	5.40	17.10	17.20	13.50	18.10
Max	19.30	13.80	67.00	2605.00	28.60	9.90	22.30	20.10	17.80	21.40
CV	4.16	5.27	3.43	13.76	3.30	18.42	7.52	3.73	5.87	3.50
	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt
\bar{X}	13.84	2108.97	443.84	46.10	78.13	1088.68	149.19	538.81	166.23	1283.58
DE	0.93	230.71	75.13	5.61	2.14	127.12	16.20	114.05	21.42	513.97
Min	12.60	1619.00	321.00	32.00	74.00	837.00	102.00	378.00	124.00	580.00
Max	16.90	2617.00	566.00	54.00	83.00	1384.00	168.00	895.00	212.00	2180.00
CV	6.68	10.94	16.93	12.16	2.74	11.68	10.86	21.17	12.88	40.04
GCA4	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	17.11	10.26	59.69	2087.38	25.47	8.42	17.05	18.40	14.99	19.38
DE	1.18	0.66	1.40	119.28	1.04	1.39	0.88	1.30	1.02	1.16
Min	14.60	9.40	57.00	1912.00	23.70	5.50	16.00	15.70	13.00	16.80
Max	19.50	11.70	64.00	2433.00	28.00	10.90	19.20	21.30	17.10	21.70
CV	6.88	6.43	2.35	5.71	4.10	16.53	5.18	7.06	6.84	5.97
	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt

\bar{X}	14.16	1739.50	336.28	51.16	67.75	812.41	161.72	443.25	181.78	1564.41
DE	1.10	158.19	43.38	2.81	3.50	91.63	10.89	37.65	20.90	394.69
Min	11.90	1575.00	292.00	44.00	57.00	687.00	136.00	394.00	153.00	1052.00
Max	16.40	2163.00	463.00	56.00	73.00	1009.00	188.00	535.00	223.00	2540.00
CV	7.75	9.09	12.90	5.49	5.17	11.28	6.73	8.49	11.50	25.23
GCA5	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	20.91	11.90	64.38	1828.88	30.16	11.80	18.36	21.79	20.15	23.11
DE	1.97	1.17	3.78	166.00	1.88	2.41	0.87	2.18	2.81	2.08
Min	18.90	9.20	56.00	1714.00	28.40	9.50	16.30	19.60	17.50	21.10
Max	24.20	12.70	67.00	2132.00	33.80	15.90	18.90	25.30	25.10	26.60
CV	9.40	9.83	5.87	9.08	6.23	20.45	4.76	10.02	13.96	9.00
	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt
\bar{X}	18.39	3142.75	633.88	55.63	79.13	1668.38	189.88	672.63	290.38	1384.88
DE	1.74	222.53	47.43	6.19	6.15	113.81	22.22	79.57	80.25	642.72
Min	16.50	2848.00	546.00	44.00	65.00	1538.00	152.00	503.00	228.00	325.00
Max	21.30	3503.00	699.00	63.00	85.00	1874.00	220.00	765.00	478.00	1824.00
CV	9.44	7.08	7.48	11.12	7.77	6.82	11.70	11.83	27.64	46.41
GCA6	bio_1	bio_2	bio_3	bio_4	bio_5	bio_6	bio_7	bio_8	bio_9	bio_10
\bar{X}	14.63	13.39	65.98	1801.70	24.72	4.55	20.17	15.51	13.81	16.77
DE	1.12	0.61	2.39	292.48	1.24	1.04	0.89	1.28	1.28	1.26
Min	10.00	12.20	61.00	1061.00	19.20	0.90	17.90	10.60	9.00	11.70
Max	17.00	14.40	72.00	2341.00	27.00	6.90	21.40	17.80	15.80	19.10
CV	7.67	4.58	3.62	16.23	5.02	22.87	4.39	8.24	9.26	7.53
	bio_11	bio_12	bio_13	bio_14	bio_15	bio_16	bio_17	bio_18	bio_19	Alt
\bar{X}	12.14	1497.80	308.94	24.50	81.20	797.98	87.64	344.30	145.88	1838.24
DE	1.02	185.92	33.62	8.52	4.69	92.69	23.91	45.63	25.19	400.06
Min	7.90	1246.00	248.00	14.00	73.00	630.00	59.00	201.00	106.00	1070.00
Max	14.50	2144.00	383.00	43.00	89.00	1099.00	144.00	510.00	214.00	3427.00
CV	8.44	12.41	10.88	34.78	5.78	11.62	27.28	13.25	17.27	21.76

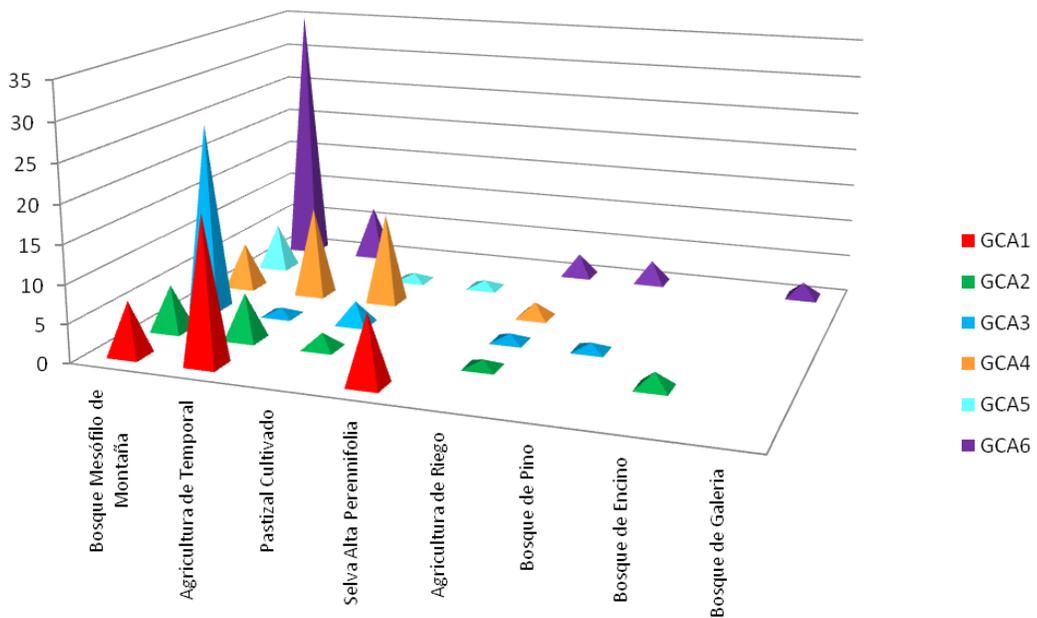


Diagramas de caja de las condiciones de Temperatura media Anual, Precipitación Media Anual y Altitud. Las cajas representan la Desviación Estándar por arriba y debajo de la media. Las líneas por debajo de la DE, valor mínimo y por arriba de la DE, el valor máximo.

Frecuencia del Tipo Vegetación Original



Frecuencia del Tipo de Vegetación Modificada



Frecuencia de los Tipos de Vegetación Original (1979) y Modificada (1999) de los Grupos de Condiciones Ambientales

Anexo 6

Lista de Abreviaturas

Todas las abreviaturas que aparecen en el texto se explican *in situ*; sin embargo, para facilitar que el lector encuentre su significado, aquí se arreglan por temas. Asimismo, se incluyen abreviaturas y el significado de los latinismos usados. Cuando se indica (ing.), la abreviatura está por sus siglas en el idioma inglés; asimismo, solo se indica el significado de la abreviatura si se deriva del inglés.

Acrónimos de colecciones mastozoológicas científicas:

Abreviatura	Significado
AMNH	American Museum of Natural History. CM, Carnegie Museum of Natural History
CM	Carnegie Museum of Natural History
CNM	Colección Nacional de Mamíferos, Universidad Nacional Autónoma de México
COL	Colección
ENCB	Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional
KU	Museum of Natural History, University of Kansas
MVZ	Museum of Vertebrate Zoology, University of California at Berkeley
MZFC-M	Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
LSUMZ	Louisiana State University, Museum of Zoology,
TCWC	Texas Cooperative Wildlife Collection, Texas A&M University.
TTU	The Museum, Texas Tech University
UAMI	Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
UMMZ	Museum of Zoology, University of Michigan
USNM	United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution and Biological Resources
UV	Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana

Ambientales:

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
Alt	Altitud	bio_06	Temperatura mínima del mes más frío (°C).
AR	Agricultura de Riego.	bio_07	Rango de temperatura anual (°C).
AT	Agricultura de Temporal	bio_08	Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C).
BE	Bosque de Encino	bio_09	Temperatura promedio del trimestre más seco (°C).
BEP	Bosque de Encino-Pino	bio_10	Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C).
BG	Bosque de Galería	bio_11	Temperatura promedio del trimestre más frío (°C).
bio_01	Temperatura media anual (°C)	bio_12	Precipitación media anual (mm).
bio_02	Rango de temperatura media diaria.	bio_13	Precipitación del mes más lluvioso (mm).
bio_03	Isotermalidad. Índice de variabilidad de la temperatura.	bio_14	Precipitación del mes más seco (mm).
bio_04	Estacionalidad de la temperatura.	bio_15	Estacionalidad de la precipitación.
bio_05	Temperatura máxima del mes más cálido (°C).	bio_16	Precipitación del trimestre más lluvioso (mm).
bio_17	Precipitación del trimestre más seco (mm).	SAP	Selva Alta Perennifolia

bio_18	Precipitación del trimestre más cálido (mm).	SBP	Selva Baja Perennifolia.
bio_19	Precipitación del trimestre más frío (mm).	SBS	Selva Baja Subperennifolia
BMM	Bosque Mesófilo de Montaña.	T°	Temperatura
BP	Bosque de Pino	TV	Tipo de Vegetación
BTSC	Bosque Tropical Subcaducifolio.	TVM	Tipo de Vegetación Modificada por el uso de suelo
C°	Grados Celsius	TVO	Tipos de Vegetación Original
GCA	Grupos de Condiciones Ambientales	ZURB	Zonas Urbanizadas.
PAST	Pastizal Cultivado.		

Anatomía, medidas somáticas, estructuras y medidas somáticas:

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
AANA	Anchura Anterior Nasal.	HMXD	Longitud de la Hileras Maxilar Dental.
ACP	Arco Cigomático Posterior.	LOCV	Longitud de la cola vertebral
ALAR	Altura Anterior Rostral.	LOBU	Longitud de la bula.
ALCR	Altura Craneal.	LOCR	Longitud Craneal
ALMA	Altura Mandibular.	LOFR	Longitud Frontal.
ALMR	Anchura media Rostral.	LOMA	Longitud Mandibular.
ANBU	Anchura de la bula.	LONA	Longitud Nasal.
ANCC	Anchura de Caja Craneana.	LOPA	Longitud de la pata trasera
ANCI	Anchura Cigomática.	LOOR	Longitud de la oreja
ANFO	Anchura Frontal.	LOTO	Longitud total
ANIN	Anchura Interorbitaria.	M1	Primer molar maxilar.
APNA	Anchura posterior nasal.	M2	Segundo molar maxilar.
BCNL	Basicráneo Neural.	M3	Tercer molar maxilar.
BCRL	Basicráneo Rostral.	m1	Primer molar mandibular
CAAC	Contorno Anterior del Arco Cigomático.	m2	Segundo molar mandibular
CPAC	Contorno Posterior del Arco Cigomático.	mm	Milímetros
CPCC	Contorno Posterior de la Caja Craneal.	NACA	Nacimiento del Arco Cigomático Anterior.
g	Gramos	NACP	Nacimiento del Arco Cigomático Posterior.
HMAD	Longitud de la Hileras Mandibular Dental.	PESO	Peso del ejemplar

Cómputo, Estadísticos, Morfometría Geométrica y Morfometría Tradicional,

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
AA-UPGMA	Análisis de Agrupamiento-Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages.	c	Columnas.
ACP	Análisis de Componentes Principales.	CV	Coefficiente de variación.
AIC	Criterio de Información Akaike (ing.)	CV	Variante Canónicas
ANOVA	Análisis de varianza.	CV	Componentes de la varianza.
ASCII	American Standard Code for Information Interchange, lenguaje para almacenar datos.	CVA	Análisis de Variantes Canónicas (ing)..
BIC	Criterio de Información Bayesiana.	cc	Coefficiente cofenético.
CP	Componentes principales.	NM	Número de ejemplares machos

CS	Tamaño del Centroide.	OTUs	Unidades Taxonómicas Operativas (ing.).
DE	Desviación estándar.	ρ	Probabilidad, valor de
F	Estadístico F de Fisher.	PAST	PAleontological STatistics
f	Filas	Pobl	Población
<i>g. l.</i>	Grados de libertad.	% AD	Porcentaje Discriminatorio Acumulado (ing).
IB	Inferencia Bayesiana	% ID	Porcentaje discriminatorio individual (ing).
IC95%	Intervalo de Confianza del 95%.	% V	Porcentaje de Variación.
IMP	Integrated Morphometric Package.	SAS	Statistical Analysis System
JMP	John's Macintosh Project	SC	Suma de Cuadrados
JPEG	Joint Photographic Experts Group, formato para almacenamiento de imágenes	TGD	total por grupo y designación
λ	Lambda, es el eigenvalor.	TH	Total hembras.
LEC	Localidad Específica de Colecta.	TIFF	Tagged Image File Format, formato para almacenamiento de imágenes
LG	Localidad Grupo.	TM	Total Machos
MANOVA	Análisis de Varianza Múltiple.	TSE	Total por Sexo y Edad
MG	Morfometría Geométrica	Var.	Variables
MV	Máxima Verosimilitud.	Ver.	Versión.
NH	Número de Ejemplares Hembras.	X	Media o valor promedio.

Instituciones y otras abreviaturas oficiales

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad	NIH	National Institutes of Health
DOF	Diario Oficial de la Federación	NOM-059-Ecol-2010	Norma Oficial Mexicana-059-Ecología-2010
GE-Hgo	Gobierno del Estado de Hidalgo	SAGDRPA	Secretaría de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación
GE-Oax	Gobierno del Estado de Oaxaca	SEMARNAT	Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales
INECOL	Instituto de Ecología.	UAEMor	Universidad Autónoma del Estado de Morelos
INEGI	Instituto Nacional de Estadística y Geografía.	UNAM	Universidad Nacional Autónoma de México
NCBI	National Center of Biotechnology Information.		

Geográficos

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
CDMX	Ciudad de México.	NJ	New Jersey
COD	Código	NW-SE	Dirección Noroeste-Sureste
Cosc	Coscomatepec, Veracruz.	NY	New York.
E	Este.	OAX	Oaxaca
EDO	Estado.	Oton	Otongo, Hidalgo.
EUA	Estados Unidos de América.	PtSo	Puerto de la Soledad, Oaxaca
ft	Feet, pies (ing.).	PUE	Puebla.
HGO	Hidalgo.	QRO	Querétaro
Huau	Huauclilla, Puebla.	S	Sur.
IxRy	Ixhuacán de los Reyes, Veracruz.	SLP	San Luis Potosí

Km	Kilómetros.	StIn	Santa Inés, Querétaro.
LaEs	La Esperanza, Oaxaca.	TAM	Tamaulipas
m	Metros, abreviando metros sobre el nivel del mar.	TeDo	Tenango de Doria, Hidalgo
Metp	Metepec, Hidalgo	Tlan	Tlanchinol, Hidalgo
MICH	Michoacán.	VER	Veracruz
Mola	Molango, Hidalgo.	W	Oeste.
Mpio	Municipio.	XiJu	Xicotepc de Juárez, Puebla
N	Norte.	Xlpa	Xalapa, Veracruz.
Naol	Naolinco, Veracruz.	Zaca	Zacapoaxtla, Puebla.
NC	North Carolina, en inglés	Zacu	Zacualpan, Veracruz.

Genéticos, incluye estadísticos

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
AMOVA	Análisis de la Varianza Molecular (ing.).	IF	Índice de Fijación.
<i>Cyt-b</i>	Citocromo- <i>b</i> .	in	Indels, número de.
DNA	Ácido Desoxirribonucleico, en inglés.	NADH+	Nicotinamida Adenina Dinucleótido Deshidrogenasa.
DNAm	Ácido Desoxirribonucleico Mitocondrial Ing.).	ND3	NADH deshidrogenasa, subunidad 3.
FCT	Índice de heterocigosidad entre grupos	ND4	NADH deshidrogenasa, subunidad 3L.
FSC	Índice de heterocigosidad entre poblaciones	ND4L	NADH deshidrogenasa, subunidad 4L.
FST	Índice de heterocigosidad dentro de poblaciones	nb	Numero de bases.
G	Distribución Gamma.	NGB	Número de GenBank.
GG	Grupo Genético.	Pi	Índice de Diversidad Genética
GenBank	Genetic Sequence Database.	sb	Substituciones, número de.
GTR	General de Tiempo Reversible, modelo de evolución genética.	ts	Transiciones, número de.
H#	Número de haplotipos.	TPM	3 -Parameter Model-
I	Sitios Invariables, número de.	tv	Transversiones, número de.

Sistemáticos y cladísticos

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
A	Apomórfico	MP	Máxima Parsimonia.
GE	Grupos Externos.	N#	Número de nodo.
GEC	Grupos Externos Cercanos.	NA	No Autoapomorfias.
GEH	Grupos Externos Hermanos.	NS	Numero de sinapomorfias.
GEL	Grupos Externos Lejanos.	NTS	New Technology Search
GI	Grupo Interno.	P	Plesiomórfico.
IC	Índice de Consistencia	TBR	Tree Bisection Reconnection.
IR	Índice de Retención.	TPS	Thin Plate Spline
L	Longitud del árbol por número de pasos.	TNT	Tree analysis using New Technology.

Taxonómicos

Abreviatura	Significado	Abreviatura	Significado
<i>Bty</i>	<i>Baiomys taylori</i> .	<i>Pby</i>	<i>Peromyscus boyllii</i> .
DT	Designación taxonómica.	<i>Pl</i>	<i>latirostris</i> .
<i>Hix</i>	<i>Habromys ixtlani</i> .	<i>Pml</i>	<i>Peromyscus melanocarpus</i>
<i>Hlo</i>	<i>Habromys lophurus</i> .	<i>Pmn</i>	<i>Peromyscus maniculatus</i> .
LT	Localidad Tipo	<i>Pmt</i>	<i>Peromyscus mexicanus totontepecus</i>
<i>Mcr</i>	<i>Megadontomys cryophilus</i>	<i>Pmy</i>	<i>Peromyscus mayensis</i> .
<i>Nal</i>	<i>Neotomodon alstoni</i> .	<i>Poc</i>	<i>Peromyscus ochraventer</i>
<i>Oba</i>	<i>Osgoodomys baderanus</i> .	<i>Pof</i>	<i>Podomys floridanus</i> .
Oax18	<i>Peromyscus</i> de la Localidad Grupo 18, Puerto de la Soledad, Oaxaca	<i>Ps</i>	<i>Peromyscus solitudinem</i>
Oax19	<i>Peromyscus</i> de la Localidad Grupo 19, La esperanza, Oaxaca	<i>Pzr1</i>	<i>Peromyscus zarhynchus</i> .
<i>Pa</i>	<i>angustirostris</i>	<i>Sp.</i>	Species, especie
<i>Per</i>	<i>Peromyscus eremicus</i> .	<i>Ssp.</i>	Subspecies, subespecie
<i>Pf</i>	<i>furvus</i>		

Latinismos

Abreviatura	Expresión	Significado	Abreviatura	Expresión	Significado
	<i>ad hoc</i>	Adecuado a cierto fin		<i>sensu</i>	En el sentido de.
<i>ca.</i>	<i>circa</i>	Cercano a; alrededor de		<i>sensu lato</i>	En sentido amplio
<i>et al.</i>	<i>et alii</i>	Y aliados; y colaboradores.		<i>sensu stricto</i>	En sentido estricto
<i>e. g.</i>	<i>Exempli gratia</i>	Dado como ejemplo		<i>SIC</i>	Así, literalmente
<i>i. e.</i>	<i>id est</i>	Esto es.	<i>Spec. nov</i>	<i>species novo</i>	Especie nueva.
	<i>post hoc</i>	Después de esto	<i>v. g.r</i>	<i>Verbi gratia</i>	Por gracia de la palabra
	<i>secundum</i>	Secundando a	<i>vs.</i>	<i>versus</i>	En contra de



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00171

Matricula: 2153803986

FILOGENIA INTEGRADA DE
Peromyscus furvus CON
CARACTERES MORFOMÉTRICOS Y
MOLECULARES.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 15:00 horas del día 6 del mes de julio del año 2018 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DRA. ZAMIRA ANAHI AVILA VALLE
DRA. MARCIA RAMIREZ SANCHEZ
M.EN C. CIRENE GUTIERREZ BLANDO
DR. NOE GONZALEZ RUIZ

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

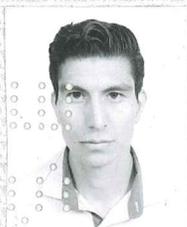
MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: ALEJANDRO CRUZ GOMEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



Alejandro Cruz Gomez
ALEJANDRO CRUZ GOMEZ
ALUMNO

REVISÓ

Julio Cesar de Lara Isassi
LIC. JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

Sara Lucia Camargo Ricalde
DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA

Zamira Anahi Avila Valle
DRA. ZAMIRA ANAHI AVILA VALLE

VOCAL

Marcia Ramirez Sanchez
DRA. MARCIA RAMIREZ SANCHEZ

VOCAL

M. En C. Cirene Gutierrez Blando
M.EN C. CIRENE GUTIERREZ BLANDO

SECRETARIO

Noe Gonzalez Ruiz
DR. NOE GONZALEZ RUIZ