

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

IZTAPALAPA

Comparación morfológica entre Peromyscus melanotis y

Peromyscus labecula (Rodentia: Cricetidae) del centro de México.

TESIS

Que para obtener el grado de Maestro en Biología

PRESENTA

Biól. César Cisneros Moreno

13 de enero de 2023

La Maestría en Biología de la

Universidad Autónoma Metropolitana

pertenece al Padrón de

Posgrados de Calidad del CONACyT.

Declaración de originalidad

El que suscribe César Cisneros Moreno, alumno del posgrado Maestría en Biología, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: "Comparación morfológica entre *Peromyscus melanotis* y *Peromyscus labecula* (Rodentia: Cricetidae) del centro de México."

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el H. Jurado para lo obtención del grado de Maestro en Biología es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los creditos autorales.

2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.

3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 13 de enero de 2023.

Atentamente

Biól. César Cisneros Moreno

El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

De la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biól. César Cisneros Moreno

El día 13 de enero del año 2023

Comité Tutoral y Jurado

Tutor: M. en C. Matías Martínez Coronel

Cotutora: Dra. Cynthia Elizalde Arellano

Asesora: Dra. Ma. del Rocío Zárate Hernández

Sinodal: Dra. Yolanda Hortelano Moncada

Sinodal: Dra. Claudia Ballesteros Barrera

Sinodal: Dra. Bárbara Vargas Miranda

Dedicatorias

A mi madre y a mi padre por todo el cariño y apoyo que me han brindado. La confianza depositada en mí ha logrado impulsarme a superarme profesional y personalmente y por esa razón, les estaré eternamente agradecido.

A mi hija Dánae Cisneros Uribe por ser una motivación y mi motor para no rendirme. A Yazmín Uribe Salazar por ser la madre de mi hija y por brindarme su apoyo y cariño incondicional.

A mis hermanos, Jesús, Perla y Esther que siempre me han apoyado e incentivado para salir adelante.

A mis amigos, Daniel Perea y Miguel Aguilera por acompañarnos y por apoyarnos durante nuestra formación como biólogos, por compartir tantas risas, momentos y emociones.

Al Dr. Juan Carlos López Vidal *†* por haberme aceptado como director de tesis y apoyarme durante el tiempo que nos conocimos.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca número 1080458 otorgada para el desarrollo de mis estudios en la Maestría en Biología y la realización del presente proyecto de investigación y a la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, por haber sido mi casa y brindarme todas las herramientas necesarias durante mi formación como biólogo y ahora como Maestro.

A mi Director de Tesis, M. en C. Matías Martínez Coronel, quien fue mi Maestro, Guía y Timonel, por brindarme tantos consejos, además por dedicarme tiempo y apoyo durante la licenciatura, y ahora guiarme durante la Maestría y por el tiempo brindado durante las correciones y comentarios para mejorar el presente escrito.

A mi Directora, Dra. Cynthia Elizalde Arellano por su tiempo y asesoría durante el proceso de la elaboración de la tesis.

A mi asesora, Dra. Rocío Zárate por haberme apoyado y formar parte de mi comité tutoral.

A Benjamín Vieyra, por acompañarme desde la licenciatura y ahora, apoyarme con infinidad de consejos brindados y herramientas para concluir la Maestría.

A la Dra. Yolanda Hortelano Moncada, por haberme otorgado su apoyado con la revisión del material para llevar a cabo la versión final de la tesis.

Al coordinador de la Maestría en Biología por estar siempre al pendiente y apoyarme con todas las dudas que me surguieron durante esta etapa.

A los sinodales, Dra. Claudia Ballesteros, Dra. Bárbara Vargas y Dra. Yolanda Hortelano por haber aceptado ser parte de este proceso esencial para mi formación como Maestro.

vi

Resumen

Se comparó la morfología craneana y mandibular de Peromyscus labecula con P. melanotis en poblaciones simpátricas y alopátricas del centro de México, donde su identidad taxonómica no siempre es evidente, por lo que se investigó por medio de un análisis de morfometría lineal y geométrica si existen diferencias significativas en el tamaño y la forma cráneo-mandibular entre las especies. Los ejemplares examinados se encuentran depositados en La Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología (CNMA), de los cuales se digitalizaron 157 cráneos y mandíbulas de individuos adultos (edad 4) de ambos sexos de P. labecula y P. melanotis. Para la condición simpátrica se digitalizaron 31 P. labecula y 17 P. melanotis, mientras que para la condición alopátrica fueron 27 P. labecula y 82 P. melanotis. De cada uno de los 157 individuos se obtuvieron 20 medidas lineales del cráneo y mandíbula, mismas que se sometieron a un análisis estadístico multivariante. Para la morfometría geométrica se consideraron 72 landmarks, en el cráneo se seleccionaron 61 landmarks (27 en vista dorsal, 20 en vista ventral y 14 en vista lateral) y 11 en la mandíbula. Se analizó y observó la ausencia dimorfismo sexual secundario en la forma y tamaño de los cráneos y mandíbulas de *P. melanotis* y de *P. labecula* bajo las dos condiciones, por lo que en los análisis posteriores los sexos se agruparon. En la morfometría lineal se encontró una segregación morfológica entre las especies que se acentúa en las poblaciones que se encuentran en alopatría. Del mismo modo, al analizar los 72 landmarks mediante la morfometría geométrica se obtuvo una separación estadísticamente significativa entre las especies, en particular en los caracteres asociados al largo y ancho de los huesos nasales y a la forma del arco zigomático. Los resultados mostraron una separación en los rasgos morfológicos que distingue a las dos especies bajo ambas condiciones, sin embargo, cuando se encuentran en alopatría dicha separación se encuentra mayormente acentuada, así que el parecido morfológico entre *P. labecula* y *P. melanotis* puede ser consecuencia de la estrecha relación filogenética y que se trata de especies con morfologías conservadoras, o que no ha pasado suficiente tiempo, desde su separación, para divergir morfológicamente.

Abstract

The morphology of the skull and jaw of *P. labecula* was compared with *P. melanotis* in sympatric and allopatric populations of central Mexico, where its taxonomic identity is not always evident, so it was investigated if there are significant differences in the size of the skull and jaw shape between the species, by means of an analysis of linear and geometric morphometry. The specimens measured are deposited in the National Collection of Mammals of the Institute of Biology (CNMA), of which 157 skulls and jaws of adult individuals (age 4) of both sexes of *P. labecula* and *P. melanotis* were digitized. For the sympatric condition, 31 P. labecula and 17 P. melanotis were digitized, while for the allopatric condition they were 27 P. labecula and 82 P. melanotis. From each of the 157 individuals, 20 linear measurements of the skull and jaw were obtained, which were subjected to a multivariate statistical analysis. For geometric morphometry 72 landmarks were considered, in the skull 61 landmarks were selected (27 in dorsal view, 20 in ventral view and 14 in lateral view) and 11 in the mandible. Was determined and observed the absence of secondary sexual dimorphism in the shape and size of the skulls and jaws of *P. melanotis* and *P. labecula* under both conditions, so in subsequent

viii

analyses the sexes were grouped. In linear morphometry se found a morphological segregation between species that is accentuated in populations found in allopatric. Similarly, when analyzing the 72 landmarks using geometric morphometry, a statistically significant separation between the species was obtained, particularly in the characters associated with the length and width of the nasals and the shape of the zygomatic arch. The results showed a separation in the morphological features that distinguishes the two species under both conditions, however, when they are in allopatric this separation is mostly accentuated, so the morphological similarity between *P. labecula* and *P. melanotis* It may be a consequence of the close phylogenetic relationship and that these are species with conservative morphologies, or that not enough time has passed, since their separation, to diverge morphologically.

CONTENIDO

RESUMEN	VII
Abstract	VIII
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN	6
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	9
HIPÓTESIS	9
OBJETIVO	10
MATERIALES Y MÉTODOS	10
RESULTADOS	22
CONCLUSIONES	49
LITERATURA CITADA	50

Introducción

Los roedores son el grupo más exitoso de mamíferos con 2623 especies existentes (Burgin *et al.,* 2018; American Society of Mammalogists, 2022). En comparación con otros grupos de mamíferos, los roedores han desarrollado una amplia gama trófica que ha influido en la diferenciación morfológica del aparato masticatorio: cráneo, mandíbula, dientes y músculos asociados (Hildebrand, 1988; Walker y Liem, 1994). Debido a su alta diversidad, ha sido usado con fines taxonómicos para determinar las relaciones entre los diferentes grupos de roedores (Hautier *et al.*, 2012).

Peromyscus (Gloger, 1841), es un género de roedores con amplia distribución en Norte América, se distribuye desde Alaska, en Estados Unidos, hasta Oaxaca, en México (Platt *et al.*, 2015). En esta área, el género *Peromyscus* forma parte de todos los ecosistemas de la región, donde normalmente es abundante y habita desde las regiones frías hasta las selvas lluviosas tropicales, y desde las zonas montañosas hasta el nivel del mar (Bedford y Hoestra, 2015; Carleton, 1980; Hooper y Musser, 1964; Osgood, 1909).

La historia taxonómica del género ha tenido cambios importantes, desde que Osgood (1909) abordó la sistemática y biogeografía del grupo, con base en caracteres morfológicos, originalmente este autor dividió al género en seis subgéneros, algunos de los cuales posteriormente fueron elevados a nivel de género por Hooper (1963), como *Baiomys*; *Ochrotomys* y *Podomys*. Posteriormente otros subgéneros, algunos propuestos por Hooper (1963) fueron elevados a nivel de género por Carleton (1989) como *Habromys, Isthmomys, Megadontomys* y *Osgoodomys*. Al mismo tiempo,

nuevas especies se han agregado al género, las más recientes son *P. carolpattonae, P. bakeri* y *P. kilpatricki* (Álvarez-Castañeda *et al.,* 2019: Bradley *et al.,* 2017). Actualmente el género *Peromyscus* consta de dos subgéneros: *Haplomylomys* y *Peromyscus*, y 66 especies (Pardiñas *et al.,* 2017).

Dentro de la taxonomía de roedores ha sido tradición reconocer "grupos de especies" dentro de cada género o subgénero, las que marcan discontinuidades morfológicas evidentes. Los "grupos" carecen de un reconocimiento taxonómico formal, pero agrupan a especies con una morfología similar. Por ejemplo, dentro del subgénero *Peromyscus* se reconocen 12 grupos de especies (Musser y Carleton, 2005), de los cuales el grupo *maniculatus*, incluye a nueve especies *y* se caracteriza por incluir a ratones con cola bicolor y con una línea dorsal oscura ocupando solo la región vertebral y con una longitud de la cola menor al tamaño del cuerpo.

Originalmente el grupo *maniculatus* fue descrito por Osgood (1909) con las siguientes especies: *P. maniculatus, P. sitkensis, P. polionotus y P. melanotis,* pero como resultado de análisis morfológicos y moleculares actualmente el grupo está compuesto por *P. articus, P. gambeli, P. keenii, P. labecula, P. maniculatus, P. melanotis, P. polionotus, P. sejugis y P. sonoriensis* (Greenbaum *et al.,* 2019). De estas especies, solo *P. labecula, P. melanotis y P. sonoriensis* se distribuyen en México. La primera ocupa todo el Altiplano Mexicano desde Chihuahua y Nuevo León y llega hasta el centro de Oaxaca; la segunda especie ocupa ambas Sierras Madres hasta el Eje Neovolcánico y la tercera se restringe a la península de Baja California (Greenbaum *et al.,* 2019).

Desde la revisión de Osgood (1909), en áreas donde *P. melanotis* y *P. labecula* son simpátricos, con frecuencia han sido confundidos, y la asignación de un ejemplar a una de estas dos especies se torna problemática debido al gran parecido morfológico (Fig. 1). No obstante, evidencias de incompatibilidad reproductiva, diferencias alélicas y morfología cariológica han corroborado que se trata de especies diferentes. Esta similitud morfológica probablemente es consecuencia de la evolución convergente resultado de adaptaciones a hábitat similares (Bowers *et al.*, 1973; Bowers, 1974).



Figura 1. A. *P. melanotis, (*fotografía: Alejandro Gómez Nísino, en Naturalista, 2019, B. *P. labecula* (fotografía: Emily M. Ahtúnan, Naturalista 2021).

Tradicionalmente la morfología craneal se ha usado en roedores con fines taxonómicos a nivel específico, sobresaliendo la topografía dental, tamaño y forma del cráneo y mandíbula (Cardini y Elton, 2007, López-González *et al.*, 2019). En las últimas décadas la aplicación de la morfometría geométrica ha sido una herramienta útil para resolver algunos problemas taxonómicos, donde la morfometría tradicional no es sensible, ya que no logra diferenciar cambios de forma. Por lo cual, el presente estudio utilizará la morfometría lineal y la morfometría geométrica como técnicas para evaluar las diferencias en tamaño y forma del cráneo y mandíbula de *P. labecula* y *P. melanotis*, especies en las cuales existe confusión en la identidad específica en donde las poblaciones son simpátricas.

La morfometría lineal o tradicional se basa en el estudio de variables lineales cuantitativas, tales como longitudes, anchuras y alturas sobre las cuales se aplican análisis estadísticos analizando la covarianza y finalmente se traduce a parámetros que expliquen la variación (Bookstein, 1997; Adams *et al.*, 2004).

Por su parte, la morfometría geométrica permite una descripción más clara y precisa, acompañada de una visualización gráfica de la forma y los cambios ocurridos entre los organismos, estudia la variación del tamaño y forma de las estructuras complejas como el cráneo y la mandíbula de los organismos (López, 2016). Esta técnica se basa en el análisis de coordenadas geométricas cartesianas bi o tridimensionales de puntos anatómicos homólogos en estructuras morfológicas llamados "landmarks", y analiza la forma de diversas estructuras biológicas para encontrar diferencias y similitudes (Dujardin, 2001; Lawing y Polly, 2011). Estos marcadores deben ser fácilmente identificables en las distintas unidades de estudio. Por lo general, las variables que utiliza esta técnica son distancias entre puntos (landmarks) las cuales se miden directamente en la especie estudiada. Para lograr lo anterior, es necesario tener imágenes digitales del organismo para examinar los caracteres de interés, de este modo, se pueden marcar tantos puntos como sean necesarios para observar alguna variación sobre la forma del organismo (Zelditch *et al.*, 2004).

La morfometría geométrica ha sido aplicada para resolver diferentes problemas tanto taxonómicos como evolutivos, donde la morfología tradicional no es útil. Por ejemplo, Ríos-Rodas *et al.* (2013) realizaron un estudio para determinar si la altitud tenía algún efecto sobre la morfología del corazón en *Hyla plicata*. Los resultados mostraron que, a mayor elevación, las aurículas y ventrículos se encuentran más ensanchados,

mostrando evidencia de adaptación a los ambientes de alta montaña donde es necesario un bombeo de sangre más eficaz que a menor elevación. Del mismo modo, Parés-Casanova (2019) comparó la morfología craneal de dos especies del género *Sylvilagus* (Gray, 1867) empleando la técnica de morfometría geométrica, logrando descartar un dimorfismo sexual secundario, pero si encontrando diferencias entre especies tanto en tamaño como en la forma del cráneo.

En otros estudios, la morfología tradicional y la geométrica son complementarias como se pretende hacer en este estudio, con el objetivo de visualizar las diferencias no solo en la forma, sino también en el tamaño de las estructuras analizadas. Por ejemplo, García y Sánchez-Gonzáles (2013), compararon la variación morfológica del cráneo y mandíbula entre poblaciones de tres especies de ratones cricétidos del género Rhipidomys y encontraron que dos pertenecen al arreglo taxonómico actual, sin embargo, la tercera mostró diferencias significativas quedando en un grupo distinto. Del mismo modo, Salas et al. (2012) complementaron la morfometría geométrica con la lineal para comparar cinco especies de peces dulceacuícolas del género Cheirodon, logrando reconocer relaciones morfológicas que las diferencian. Finalmente, Vallejo et al., (2017), evaluaron los patrones de variación morfológica y diferenciación en el cráneo y mandíbula intra e interespecífica en individuos de ratones cricétidos del género Megadontomys, y encontraron dimorfismo sexual secundario en la forma de los cráneos. Asimismo, pudieron reconocer tres morfotipos en el género estudiado y dos grupos filogenéticos dentro de *M. thomasi.*

Antecedentes y Justificación

Según Osgood (1909) *Peromyscus melanotis* se distingue de las demás especies del grupo *maniculatus* por su coloración más oscura y porque vive en ambientes de alta montaña, pero, llega a confundirse tanto en la coloración como en el tamaño del cráneo con *P. labecula* en algunas áreas donde son simpátricos, lo que a menudo causa confusión taxonómica (Avise *et al.*, 1979). Aunque Osgood (1909) indica que en áreas donde *P. labecula* y *P. melanotis* son simpátricos, este último se puede diferenciar porque presenta un mechón negro en la base de las orejas, la caja craneal es más ancha y redondeada, el espacio interorbital es estrecho y la bulla auditiva es ligeramente más pequeña que en *P. labecula*. Sin embargo, estos rasgos no siempre son perceptibles por todos, tal como comenta Ramírez-Pulido (1969) que no encontró una medida o característica bien definida que pueda usarse consistentemente para distinguir a *P. labecula* de *P. melanotis*. Asimismo, Bowers *et al.* (1973) afirman que la morfología espermática no ayudó a diferenciar estas dos especies.

Debido a que los ratones del género *Peromyscus* son los más abundantes en América del Norte, han sido modelo de estudio desde hace varios años para estudiar la morfología craneal, genética de poblaciones, ecología, etología, etc. (Rickart y Robertson, 1985; Toro-Ibacache *et al.*, 2010). Sin embargo, la taxonomía y las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Peromyscus* permanecen sin estar completamente claras y sigue habiendo cambios en el género, por ejemplo, Greenbaum *et al.* (2017) realizaron estudios morfométricos y moleculares con individuos del grupo *P. maniculatus* y concluyeron que los individuos de la subespecie

P. maniculatus gambelii del sur de San Francisco deben ser reconocidos como *P. gambelli*.

Existen algunos trabajos con *P. labecula* y *P. melanotis* que solo han utilizado la morfología tradicional, basándose en el estudio de variables lineales cuantitativas (anchura, longitud y altura), pero solo han analizado poblaciones de cada una de las especies por separado. Por ejemplo, García-Mendoza *et al.* (2018) y Martínez-Coronel *et al.* (1991) revisaron la variación craneal en *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae) y encontraron que la especie es monotípica. Asimismo, Náñez-Jiménez y Martínez-Coronel (1996) analizaron la variación geográfica de *Peromyscus labecula* en el centro de México y confirmaron la presencia de dos subespecies. Sin embargo, estos autores no comentaron nada sobre la dificultad de separar estas especies.

Se han realizado trabajos que emplean la morfometría geométrica para separar taxa cuando existe confusión morfológica, por ejemplo, Cordeiro-Estrela *et al.* (2008) emplearon a la morfometría geométrica para comparar a los roedores de las especies *Calomys laucha, Calomys musculinus y Calomys venustus*, ya que, es común confundirlos debido a su gran parecido morfológico. El análisis solo considero poblaciones donde las especies son simpátricas. La técnica empleada discriminó correctamente las tres especies que fueron obtenidas de colecciones científicas. Se determinó que las diferencias entre *C. venustus, C. laucha y C. musculinus* fueron de forma y no de tamaño, las cuales estaban definidas por tres puntos de referencia: 1. las suturas entre los huesos pre maxilares, huesos nasales y frontales; 2. las suturas entre los parietales, los frontales y los escamosos; y 3. la sutura entre los parietales.

Otro estudio realizado por García *et al.* (2020), compararon la variación morfológica del cráneo en especies de roedores del género *Nephelomys* en el Norte de América del Sur mediante la morfometría geométrica. De esta manera, demostraron que se trataba de especies crípticas. En la zona de estudio se tenía reportado tres especies de las 13 descritas en el género, sin embargo, algunos autores sugieren que hay dos más, no obstante, con base en los resultados los autores consideran a *Nephelomys meridensis* como un complejo de especies que comprende al menos tres especies no descritas en la zona.

En otro caso que se demostró un posible complejo de especies empleando la misma metodología fue el análisis que realizaron Hulme-Beaman *et al.* (2018). Ellos analizaron especies del género *Rattus,* ya que, los autores están convencidos de que el género contiene una serie de especies crípticas. Revisaron la variación mandibular de diferentes poblaciones de la especie *R. praetor* y encontraron diferencias significativas, por lo cual, concluyeron con la existencia de una serie de taxa evolutivamente distintos dentro de "*Rattus praetor*", por lo tanto, sugieren que es un complejo de especies.

Finalmente, Light *et al.* (2021) realizaron un estudio empleando la misma metodología con ejemplares de *P. leucopus* y *P. maniculatus* en el Este de Texas, teniendo como hipótesis que estas especies son simpátricas para la zona, pero los ejemplares consultados en las colecciones indican que *P. maniculatus* no es común en la región. Sin embargo, los resultados demostraron que los ejemplares de *P. maniculatus* estaban mal identificados, por lo tanto, se descarta en la zona la presencia de esta especie.

El presente trabajo pretende abordar un problema no resuelto hasta ahora, usando como modelo a dos especies con un alto parecido morfológico: *P. labecula* y *P. melanotis* en el centro de México, donde se han encontrado problemas con su determinación taxonómica, particularmente en áreas de simpatría, , utilizando análisis de la morfometría lineal y geométrica.

Pregunta de investigación

¿Es posible diferenciar por el tamaño y forma de sus cráneos y mandíbulas a *Peromyscus labecula* de *Peromyscus melanotis* mediante el uso de la morfometría lineal y geométrica bajo condición simpátrica y alopátrica?

Hipótesis

La similitud morfológica entre *P. melanotis* y *P. labecula* puede ser resultado de la convergencia evolutiva debido al uso de recursos y ambientes similares. Sin embargo, el principio de exclusión competitiva predice que dos especies no pueden usar los mismos recursos en el mismo ambiente, a menos que una de ellas use recursos diferentes, de lo contrario la menos competitiva será excluida. Por lo tanto, se espera los cráneos y mandíbulas de las poblaciones simpátricas de los individuos de *P. melanotis* y de *P. labecula* deben presentar un fenotipo significativamente diferente en contraste con las poblaciones alopátricas.

Objetivo General

Determinar si existen diferencias en la morfología cráneo-mandibular de *P. melanotis* y *P. labecula* mediante un análisis de morfometría lineal y geométrica bajo condición simpátrica y alopátrica.

Específicos

- Determinar si existe dimorfismo sexual secundario en la forma y tamaño del cráneo y mandíbula de *P. melanotis* y de *P. labecula*.
- Determinar si existen diferencias significativas a nivel interespecífico en el tamaño y forma del cráneo y mandíbula en las poblaciones alopátricas y simpátricas de *P. melanotis* y de *P. labecula*.
- Evaluar las variaciones de tamaño y forma del cráneo y mandíbula entre *P. melanotis* y *P. labecula* en poblaciones simpátricas y alopátricas.

Materiales y Métodos

Obtención de los datos biológicos

Se seleccionaron ejemplares de *P. labecula* y de *P. melanotis* de ambos sexos colectados en condiciones de simpatría y alopatría, las localidades de colecta se encuentran ubicadas en la Ciudad de México, Estado de México, Puebla y Tlaxcala (Fig. 2). Los ejemplares estudiados se encuentran depositados en La Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Hortelano-Moncada *et al.*, 2006). Los 48 ejemplares de ambas especies de poblaciones simpátricas provienen del Campo Experimental Forestal (C.E.F.), San

Juan Tetla, 10 km W San Martín Texmelucan, Puebla (19.1238° N, 98.3613° W),3500 msnm.

Peromyscus labecula, (31 individuos): CNMA 23116 (♂), 23117 (♂), 23118 (♂), 23134
(♂), 23135 (♀), 23136 (♀), 23138 (♂), 23139 (♀), 23140 (♀), 23147 (♂), 23149 (♂),
23156 (♀), 23159 (♂), 23163 (♀), 23168 (♂), 23170 (♀), 23171 (♂), 23172 (♂), 23174
(♂), 23175 (♀), 23181 (♂), 23183 (♀), 23200 (♀), 23209 (♂), 23211 (♂), 23213 (♂),
23214 (♂), 23217 (♀), 23223 (♀), 23225 (♀), 23232 (♂).

 Peromyscus melanotis (17 individuos): CNMA 23239 (♀), 23253 (♀), 23255 (♂), 23256

 (♀), 23260 (♀), 23262 (♂), 23264 (♂), 23265 (♂), 23266 (♀), 23271 (♀), 23281 (♂),

 23283 (♂), 23296 (♂), 23302 (♂), 23304 (♂), 23325 (♀), 23341 (♂).

Mientras que los ejemplares de *P. labecula* bajo condición alopátrica provienen de la Ciudad de México: 3 km N Xochimilco (19.1809° N, 99.0532° W), 2236 msnm (3 individuos): CNMA 632 (♀), 633 (♂), 751 (♀). 12 km S Tlalpan (19.1035° N, 99.1258° W), 3248 msnm (16 individuos): CNMA 643 (♀), 647 (♂), 651 (♀), 652 (♀), 653 (♂), 654 (♀), 655 (♂), 656 (♂), 657 (♀), 658 (♂), 659 (♀), 661 (♀), 663 (♀), 684 (♂), 685 (♂), 19655 (♀). 1 km N Parres (19.0841° N, 99.1029° W), 3000 msnm (1 individuo): CNMA 15604 (♂).

Puebla: 1 km S Coyotepec, San Juan Atenco (19.00325° N, 97.33213° W), 435 msnm (2 individuos): CNMA 44355 (♂), 44356 (♀). 3 km S Ciudad Serdán, Chalchicomula de Sesma (18.55565° N, 97.2516° W), 2536 msnm (2 individuos): CNMA 44361 (♀), 44362 (♀).

Tlaxcala: 7.5 km NNW Tequexquitla (19.52917° N, 98.49278° W), 3250 msnm (3 individuos): CNMA 44312 (♂), 44313 (♂), 44314 (♂).

Los ejemplares de *P. melanotis* provienen de CDMX: 3 km N Xochimilco (19.0841° N, 99.1029° W), 2236 msnm (3 individuos): CNMA 637 ($\overset{\circ}{\circ}$), 638 ($\overset{\circ}{\circ}$), 639 ($\overset{\circ}{\circ}$). 5 km W, Ajusco (19.1255° N, 99.1509° W), 3500 msnm (5 individuos): CNMA 1114 ($\overset{\circ}{\circ}$), 10712 ($\overset{\circ}{\circ}$), 10716 ($\overset{\circ}{\circ}$), 10717 ($\overset{\circ}{\circ}$), 10743 ($\overset{\circ}{\circ}$). 1 km N, Parres (19.0841° N, 99.1029° W), 3000 msnm (5 individuos): CNMA 15423 ($\overset{\circ}{\circ}$), 15425 ($\overset{\circ}{\circ}$), 15426 ($\overset{\circ}{\circ}$), 15428 ($\overset{\circ}{\circ}$), 15601 ($\overset{\circ}{\circ}$). Parque Cultural y Recreativo Desierto de los Leones, Cuajimalpa (19.310647° N, 99.310647° W), 2982 msnm (28 individuos): CNMA 24249 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24251 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24252 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24255 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24261 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24263 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24265 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24271 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24274 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24275 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24277 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24281 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24317 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24319 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24322 ($\overset{\circ}{\circ}$), 24293 ($\overset{\circ}{\circ}$), 31937 ($\overset{\circ}{\circ}$), 31938. 5 km SW, Magdalena Contreras (19.1639° N, 99.1706° W), 2940 msnm (9 individuos): CNMA 30927 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30928 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30930 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30931 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30939 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30940 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30942 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30943 ($\overset{\circ}{\circ}$), 30945 ($\overset{\circ}{\circ}$).

Estado de México: 10 km W México, Amecameca (19.120005° N, 98.552811° W), 3140 msnm (9 individuos): CNMA 770 (\mathcal{C}), 774 (\mathcal{C}), 775 (\mathcal{C}), 44452 (\mathcal{C}), 44453 (\mathcal{Q}), 44454 (\mathcal{C}), 44460 (\mathcal{Q}), 46511 (\mathcal{Q}), 46513 (\mathcal{Q}). 40 km W México, Amecameca (19.431824° N, 98.751627° W), 3416 msnm (2 individuos): CNMA 778 (\mathcal{C}), 784 (\mathcal{C}). 20 km S Zinacantepec (19.0827° N, 98.4540° W), 3800 msnm (9 individuos): CNMA 46514 (\mathcal{Q}), 46516 (\mathcal{Q}), 46520 (\mathcal{Q}), 46521 (\mathcal{C}), 46707 (\mathcal{C}), 46713 (\mathcal{C}), 46720 (\mathcal{Q}), 46725 (\mathcal{Q}), 46728 (\mathcal{C}). 10 km N Nevado de Toluca (19.1159° N, 99.4456° W), 3240 msnm (6 individuos): CNMA 46735 (\mathcal{C}), 46737 (\mathcal{Q}), 46738 (\mathcal{C}), 46740 (\mathcal{C}), 49582 (\mathcal{C}), 49583 (\mathcal{Q}).

Tlaxcala: 18 km N, 10 km W Tlaxco (19.57944° N, 98.24084° W), 2800 msnm (2 individuos): CNMA 34017 (♀), 34019 (♀). La Malinche., 8 km S, 7 km W, Tlaxco

(19.2475° N, 98.03444° W), 3800 msnm (3 individuos): CNMA 34021 (♂), 34022 (♀), 34023 (♀). 7.5 km NNW Tlaxco (19.67694° N, 98.1475° W), 3250 msnm (1 individuo): CNMA 45647 (♂).



Figura 2. Ubicación de las localidades de recolecta de ejemplares de *P. labecula* y *P. melanotis* analizados en el presente estudio.

Selección de individuos

Para este estudio, solo fueron considerados individuos adultos de la categoría de edad 4, dicha categoría es la representante del estadio adulto para estas especies en otras regiones (Koh y Peterson, 1983), así como en otras especies del género (Williams y Ramírez-Pulido, 1984). Se determinaron cinco categorías de edad de acuerdo con Hoffmeister (1951), quien tomó como carácter diagnóstico la erupción y desgaste de la superficie oclusal de los molares: 1. individuos en los que el tercer molar superior empieza a hacer erupción o con ningún diente gastado; 2. el tercer molar superior con desgaste del lado lingual, mientras que el primer y segundo molar con o sin desgaste; 3. el tercer molar superior con desgaste uniforme, el primero y segundo molar superior con mayor desgaste del lado lingual; 4. las cúspides linguales de todos los molares con desgaste y; 5. todas las cúspides uniformemente desgastadas, los ángulos reentrantes han desaparecido. Siendo los individuos más jóvenes los que se les asignó en la categoría 1 y los más viejos en la 5 (Fig. 3).



Figura 3. Se muestran las diferentes categorías de edades consideradas para este estudio con base en el desgate de los molares, de acuerdo con Hoffmeister (1951).

Morfometría lineal

De cada ejemplar se obtuvieron 19 medidas lineales del cráneo y mandíbula (Fig. 4), que son consideradas de valor taxonómico para este grupo (Martínez-Coronel et al., 1991). Las medidas fueron registradas en milímetros y fueron tomadas con el programa de medición de fotografías KLONK versión 3.2.1.2 (2015) y posteriormente digitalizadas. Las medidas fueron: longitud total del cráneo (LC), longitud de los huesos nasales (LN), anchura de los huesos nasales (AN), anchura interorbital (AI), anchura de la caja craneana (AC) y anchura del hueso occipital (AO); longitud del foramen palatino anterior (LFPA), longitud de la hilera maxilar de dientes (LHMD), anchura de la bulla auditiva (ABA), longitud del basiesfenoide (LBE), anchura del basiesfenoide (ABE) y anchura del foramen magnum (AFM); altura del rostro (AR), altura del cráneo detrás del tercer molar superior (ACM3) y altura del cráneo en la bulla auditiva (ACBA); longitud total de la mandíbula (LTM), profundidad de la mandíbula a través del primer molar (PM1), profundidad de la mandíbula a través del tercer molar (PM3) y altura a través del proceso coronoides (APC). Para evitar los efectos de asimetría, en estructuras bilaterales siempre se midió el lado izquierdo (Coda et al., 2017).



Figura 4. Medidas lineales tomadas para este estudio en las diferentes vistas del cráneo y mandíbula de un *P. melanotis* obtenida de CONABIO (Saldaña Sánchez, 2018). A. vista dorsal. B. vista ventral. C. Vista lateral, y D. Mandíbula.

Análisis estadísticos

La variación debida al sexo se evaluó por especie, bajo la condición de simpatría y alopatría, la hipótesis nula fue la "ausencia de dimorfismo sexual secundario", para lo

cual se aplicó una prueba de t de Student utilizando el programa Past ver. 4.04 (Hammer *et al.*, 2001), para esta prueba las medidas originales fueron transformadas a logaritmos naturales con el objeto de linealizar los datos y mejorar la distribución multinormal (Zar, 2010).

Posteriormente se evaluaron las diferencias interespecíficas con base en la hipótesis de "no diferencias morfométricas en el cráneo y mandíbula entre *P. labecula* y *P. melanotis*" bajo la condición de simpatría y alopatría. Para lo cual se aplicó un análisis de varianza de una sola vía (ANOVA) para cada una de las 19 variables por medio del programa estadístico Past 4.04 (Hammer *et al.*, 2001).

Como técnica exploratoria multivariante se aplicó un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) para evaluar el comportamiento entre ambas especies, tanto en condición de simpatría como en alopatría. Para este análisis las medidas originales fueron transformadas a logaritmos naturales con el objeto de linealizar los datos y mejorar la distribución multinormal (Zar, 2010). Los componentes principales se extrajeron de una matriz de covarianza y los resultados de los primeros dos componentes se presentan en diagramas de dispersión (Manly y Navarro, 2016). Como técnica estadística confirmatoria multivariante aplicamos un análisis discriminante lineal (LDA por sus siglas en inglés) para determinar la significancia estadística de las diferencias entre los grupos comparados, para este análisis solo se utilizaron 10 de las 19 variables craneales; ya que fueron eliminadas LC, AC, AO, LFPA, LHMD, ABE. ACBA, ACM3 y LTM. Debido a su elevado coeficiente de correlación (Mendenhall *et al.*, 2012), por lo tanto, solo fueron consideradas, LN, AN,

AI, ABA, LBE, AFM, AR, PM1, PM3 y APC. Tanto el PCA como el LDA fueron realizados con el programa estadístico Past 4.04 (Hammer *et al.*, 2001).

Se consideraron como diferencias estadísticamente significativas un valor umbral de p ≤ 0.05.

Morfometría geométrica

Obtención de fotografías

Para los cráneos se tomaron tres vistas dorsal, ventral y lateral y vista lateral de la mandíbula, con una Cámara Canon EOS Rebel T7 digital equipada con un lente EF-S 18-55mm. Todos los cráneos y mandíbulas se colocaron en el centro del campo óptico a 25 cm distancia del lente, con el objetivo de evitar distorsiones de las posiciones relativas de los ángulos debido a un efecto parallax "de profundidad" (Webster y Sheets, 2010). En cada fotografía se incluyó un patrón milimétrico para considerar las medidas longitudinales de los cráneos. Las imágenes obtenidas fueron almacenadas en extensión jpg y a cada fotografía se le asignó una clave con localidad, sexo y especie.

Selección de puntos de referencia (landmarks)

Para este estudio se consideraron landmarks tipo 1, que corresponden a puntos anatómicamente homólogos, de acuerdo con Bookstein (1997). Con base en la información disponible se consideraron 72 landmarks (Fig. 5), 61 del cráneo (27 en vista dorsal, 20 en vista ventral y 14 en vista lateral) y 11 en la mandíbula. Esta selección abarcó las zonas con puntos anatómicos de valor taxonómico para este grupo (Martínez-Coronel *et al.*, 1991).

Digitalización de fotografías y landmarks

Todas las fotografías fueron digitalizadas utilizando el programa tpsUtil v.1.50 (Rohlf, 2012). Para la digitalización de los landmarks, primero se generó una matriz de coordenadas (X, Y) en forma bidimensional que representan las configuraciones geométricas de cada cráneo y mandíbula por especie (morfocoordenadas). Esta matriz sirvió de base para evaluar la diversidad en la forma de las estructuras craneales entre *P. melanotis* y *P. labecula*. Después se utilizó el programa tpsDig 2.16 (Rohlf, 2010) para colocar y digitalizar los landmarks seleccionados en cada fotografía (Fig. 5). Una vez que se obtuvieron las morfocoordenadas de ambas especies, la información de la forma se extrajo con un procedimiento generalizado de Procrustes utilizando el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011), que elimina las variaciones de tamaño debidas a la posición, orientación y escala de cada imagen de acuerdo con el tamaño del centroide.

Análisis estadístico

Para explorar la posible existencia del dimorfismo sexual secundario y con la finalidad de reducir la dimensionalidad de los datos, para cada especie se aplicó un Análisis de Componentes Principales (PCA), se utilizó la matriz de covarianza para generar los componentes de la forma (López, 2016; Slice, 2007). Para visualizar los cambios se utilizaron las gradillas de deformación de cada especie al realizar un análisis de función de placa delgada (thin plate spline). El PCA y las gradillas de deformación se generaron con el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

Para cada vista del cráneo (dorsal, ventral, lateral) y mandíbula se generó una matriz de coordenadas (x-y) que representan las configuraciones geométricas de cada estructura por individuo de cada especie. Cada matríz fue sometida a un Análisis

Generalizado de Procrustes con el programa MorphoJ, donde fue eliminada la variación debido a la posición, orientación y escala, mediante la sobreposición Procustes, a través de la estimación de mínimos cuadrados.

Para visualizar los patrones de variación morfológica entre las especies bajo las condiciones de simpatría y alopatría, aplicamos otro PCA entre grupos.

Para determinar las diferencias por pares en la forma media entre las especies utilizamos el procedimiento permutacional basado en las distancias de Procrustes implementadas en MorphoJ (10,000 permutaciones). Las diferencias entre especies se visualizaron a través de gráficos de la forma promedio de cada especie.

Con el resultado de los Análisis Generalizados de Procrustes se generaron dos nuevas matrices, una que corresponde a las Desviaciones Parciales y la otra que corresponde al estimador del tamaño del centroide. A la primera matriz se aplicó un análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés) por medio del programa MophoJ. Este método extrae nuevas variables (variables canónicas) de un espacio multidimensional, donde se calculan las distancias de Mahalanobis para obtener la proporción de grupos por especies (Klingenberg *et al.*, 2003).

A estas variables se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) para evaluar las diferencias entre grupos.



Figura 5. Posición de los landmarks seleccionados para este estudio en las diferentes vistas del cráneo y mandíbula de un *P. melanotis* obtenida de conabio (Saldaña Sánchez, 2018). A. vista dorsal. B. vista ventral. C. Vista lateral, y D. Mandíbula.

Resultados

Se midieron 157 cráneos y mandíbulas de individuos adultos (edad 4) de ambos sexos de *P. labecula y P. melanotis*. De la condición simpátrica fueron 31 *P. labecula* y 17 *P. melanotis*, mientras que para la condición alopátrica fueron 27 *P. labecula* y 82 *P. melanotis*.

MORFOMETRÍA LINEAL

Dimorfismo sexual secundario por especie

Las pruebas de *t* de Student indican que no existe evidencia estadística de que machos y hembras difieran morfométricamente (Tabla 1), excepto en la variable PM1 bajo condición simpátrica en *P. melanotis* y LBE bajo condición alopátrica que mostró diferencias significativas en *P. labecula y P. melanotis*.

No obstante, lo anterior, y por tratarse de una sola variable, consideramos que ambas especies son monomórficas, por lo tanto, en los estudios siguientes no se consideró el sexo como un factor más.

Tabla 1. Resultados de una prueba de t de Student entre sexos de P. labecula y P.
melanotis adultos bajo la condición simpátrica y alopátrica. De cada variable se da el
valor obtenido del estadístico t y P respectivamente y se indica con * los valores que
resultaron estadísticamente significativos (≤ 0.05).

Simpatría				Alopatría				
	P. labecula P. melanotis			P. labecula		P. melanotis		
	Hembra	as (n=13),	Hembras (n=7)		Hembras (n=17)		Machos (n=48)	
	Machos (n=18)		Machos (n=10)		Machos (n=16)		Hembras (n=36)	
Variable	t	Р	t	Р	Т	Р	t	Р
LC	0.23	0.81	1.06	0.30	0.61	0.54	1.10	0.27
LN	0.61	0.54	0.99	0.33	1.09	0.28	0.90	0.36
AN	0.96	0.34	0.28	0.78	0.16	0.87	0.31	0.75
AI	0.50	0.61	0.97	0.34	0.59	0.55	0.57	0.56
AC	0.64	0.52	0.31	0.75	1.08	0.28	0.23	0.81
AO	0.91	0.36	0.00	0.49	1.16	0.25	0.01	0.98
LFPA	1.58	0.12	0.37	0.70	0.54	0.59	1.06	0.28
LHMD	0.49	0.62	1.32	0.20	1.08	0.28	0.42	0.67
LBE	1.46	0.15	0.32	0.74	2.16	*0.03	2.12	*0.03
ABE	1.52	0.13	0.73	0.47	1.14	0.26	0.01	0.98
ABA	1.39	0.17	0.10	0.91	1.14	0.26	0.01	0.98
AFM	0.36	0.71	1.59	0.13	0.61	0.54	0.72	0.47
AR	0.95	0.34	0.44	0.65	0.97	0.33	0.13	0.89
ACM3	1.13	0.26	0.54	0.59	0.23	0.81	1.08	0.27
ACBA	0.33	0.74	1.41	0.17	0.34	0.73	0.84	0.40
LTM	0.16	0.86	1.43	0.17	0.01	0.99	0.87	0.38
PM1	0.44	0.65	2.62	*0.01	0.22	0.82	0.84	0.40
PM3	0.72	0.47	1.67	0.11	0.75	0.45	1.19	0.23
APC	0.64	0.52	0.36	0.71	0.86	0.39	0.50	0.61

Análisis morfométrico entre especies

Bajo condición simpátrica los resultados del ANOVA mostraron que *P. melanotis* es más grande que *P. labecula* en 15 variables, de las cuales 9 mostraron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 2). En cambio *P. labecula* fue más grande en 4 variables, aunque las diferencias no fueron significativas. Nuestros resultados mostraron que la longitud del cráneo, la anchura de la caja craneana y el ancho del

hueso occipital fue mayor en *P. melanotis* que en *P. labecula*, del mismo modo, los huesos nasales resultaron ser más largos, pero más delgados en *P. melanotis*. *P. labecula* presentó huesos nasales más anchos y mayor anchura interorbital.

En la vista ventral, todas las variables fueron más grandes en *P. melanotis* excepto la longitud de la hilera maxilar de dientes. Asimismo, *P. melanotis* fue más grande en las tres variables (AR, ACM3 y ACBA) analizadas en la vista lateral del cráneo.

El mismo patrón se observó en la mandíbula, *P. melanotis* presentó una mayor longitud total de la mandíbula, mayor altura en el proceso coronoides y mayor profundidad de la mandíbula a través del primer molar, por otro lado, *P. labecula* tuvo mayor profundidad de la mandíbula a través del tercer molar.

Bajo la condición alopátrica *P. melanotis* fue más grande que *P. labecula* en 14 de las 19 variables analizadas, de las cuales 11 mostraron diferencias estadísticamente significativas. En cambio, *P. labecula* fue mayor en el ancho de los huesos nasales, anchura del basiesfenoide, profundidad de la mandíbula a través del primer y del tercer molar, altura de la mandíbula a través del proceso coronoides, solo en las cuatro primeras variables las diferencias fueron estadísticamente significativas (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del análisis de varianza de 19 Medidas lineales del cráneo y mandíbula de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición simpátrica y alopátrica. De cada variable se da la Media ± Desviación estándar, el valor mínimo-máximo y el valor de F y P estimado (* representa los valores que resultaron ser estadísticamente significativos).

	Simpratría							
Medidas	IS			L. 46	GL. 110			
lineales								
	P. labecula	P. melanotis	F	Р	P. labecula	P. melanotis	F	Р
Dorsal	n= 31	n= 17			n= 33	n= 82		
LC	26.5 ± 0.39	27.86 ± 0.86	54.2	*<0.001	26.75 ± 0.75	27.73 ± 0.73	35.5	*<0.001
	25.9 – 27.1	26.5 – 29.8			24 – 27.9	26.1 – 29.9		
LN	10.06 ± 0.14	11.02 ± 0.41	161.4	*<0.001	10.29 ± 0.52	10. 89 ± 0.48	31.51	*<0.001
	9.8 – 10.4	10 – 11.9			9 – 11.9	10 – 12		
AN	2.86 ± 0.19	2.86 ± 0.09	0.37	0.54	3.01 ± 0.14	2.74 ± 0.17	47.65	*<0.001
	2.5 – 3.2	2.7 – 3			2.5 – 3.2	2.2 – 3		
AI	4.18 ± 0.17	4.16 ± 0.13	0.09	0.76	4.18 ± 0.15	4.27 ± 0.17	7.23	*0.00
	4 – 4.5	4 – 4.4			4 – 4.6	4 – 4.6		
AC	11.43 ± 0.27	11.77 ± 0.24	26.76	*<0.001	11.55 ± 0.37	12.23 ± 0.31	92.99	*<0.001
	9.9 – 10.8	11 – 12			10.9 – 12.5	11 – 13		
AO	10.26 ± 0.2	10.74 ± 0.44	22.09	*<0.001	10.59 ± 0.37	11.19 ± 0.29	77.33	*<0.001
	9.9 – 10.8	9.9 – 11.8			9.9 – 11	10.3 – 12		
Ventral				_				
LFPA	5.82 ± 0.20	6.02 ± 0.20	11	*0.001	5.9 ± 0.16	6.09 ± 0.17	11.39	*0.00
	5.3 – 6.1	5.6 – 6.4	0.00		5.6 – 6.4	5.8 - 6.5	0.00	0.40
LHMD	4.01 ± 0.25	4 ± 0.16	0.88	0.35	4.01 ±0.18	4.06 ± 0.15	2.32	0.13
	3.6 – 4.8	3.6 – 4.3	o	0.70	3.4 – 4.6	3.4 – 4.4		-k
ABA	3.08 ± 0.13	3.09 ± 0.09	0.11	0.73	3.26 ± 0.30	3.31 ± 0.30	9.84	*0.00
	2.8 - 3.5	3 - 3.3	40.00	.	3 - 4.1	3 - 4.2	0.07	0.40
LBE	2.02 ± 0.09	2.10 ± 0.10	13.30	*<0.001	1.97 ± 0.07	2.14 ± 0.20	0.67	0.43
	1.9 - 2.2	1.9 - 2.3	0 50	0.49	1.8 - 2.1	1.8 - 2.8	24.20	* • • • • •
ADE	4.74 ± 0.24	4.00 ± 0.17	0.50	0.46	4.90 ± 0.13	4.07 ± 0.34	21.29	*<0.001
	4.1 - 5.1	4.4 - 0	2.61	0.11	4.0 - 5.2	3.3 - 5.1	<u></u>	* 0.004
AFIVI	4.07 ± 0.12	4.10 ± 0.20	2.01	0.11	4.01 ±0.31	4.32 ± 0.30	23.02	~<0.001
	3.9 - 4.3	4 = 5.2			3.5 - 4.0	3.0 - 5		
	4.05 ± 0.12	4 09 + 0 09	1 10	0.20	4.02 ± 0.12	1 02 + 1 01	0 1 2	0.72
AN	4.05 ± 0.12	4.00 ± 0.00	1.19	0.30	4.03 ± 0.13	4.03 ± 4.04	0.12	0.72
	3.9 - 4.3 7 10 \pm 0 10	4 - 4.2 7 10 + 0 18	0.34	0.55	5.0 - 4.4 7 32 ± 0.20	3.0 = 4.3 7 57 ± 0.32	12 7/	*0.00
ACINIS	69 - 73	69 - 77	0.54	0.00	7.52 ± 0.23	69 - 8	12.74	0.00
ACBA	8 42 + 0 35	8 93 + 0 23	28 15	* -0 001	8 37 + 0 28	8 86 + 0 24	76 47	* -0.001
AODA	8 _ 9	81_91	20.10	<0.001	8_9	81_92	10.41	<0.001
Mandíbula	0 0	0.1 0.1			0 0	0.1 0.2		
ITM	15 18 + 0 60	15 75 + 0 65	9 10	*0.00	15 04 + 0 32	15 77 + 0 51	49 27	* -0.001
L 1 101	14 - 16 9	14.5 - 17.1	0.10	0.00	14 - 15 9	14 - 16.9	10.27	<0.001
PM1	3.98 + 0.15	3.99 ± 0.11	0.52	0.47	3.94 ± 0.20	3.79 + 0.26	6.52	*0 01
	3.5 – 4.4	3.8 – 4.2	0.02	0.17	3.2 – 4.2	3.1 – 4.5	0.02	0.01
PM3	2.94 ± 0.11	2.93 ± 0.13	0.37	0.54	3.05 ± 0.21	2.96 ± 0.10	9.24	*0 00
	2.6 – 3.1	2.6 – 3.2			2.8 – 3.2	2.8 – 3.2		0.00
APC	5.09 ± 0.18	5.19 ± 0.17	4	*0.05	4.99 ± 0.14	4.98 ± 0.23	0.04	0.82
-	4.9 – 5.5	4.9 – 5.5		0.00	4.5 – 5.2	4.2 – 5-5		

Los tres primeros componentes del PCA explican el 53.07% de la varianza total contenida en 19 variables (PC1 =27.15%, PC2 = 14.04%, PC3 = 11.88%; Tabla 3). Estos componentes pueden interpretarse como componentes de forma, debido a que la carga de algunas variables tiene signo positivo y otras negativo. En el CP1 las variables que más aportaron a este componente, debido a su mayor carga, fueron LN, AO, LBE, ABE y AFM, mientras que en el CP2 fueron AN, LFPA, ABE, ABA y PM1. En el gráfico de dispersión de los componentes 1 vs 2 se observa, tanto en la condición de alopatría como de simpatría, la segregación de dos grupos sobre el CP2 (Figs. 6,7 y 8). En la parte derecha del CP2 se ubicaron principalmente ejemplares de cráneo más ancho, huesos nasales alargados y delgados y mandíbula más grande, representantes de *P. melanotis*, mientras que en la parte izquierda se encuentran los ejemplares de cráneo ligeramente más pequeño, huesos nasales más cortos y anchos y mandíbula ligeramente más pequeña pertenecientes a *P. labecula*.
	CP 1	CP 2	CP 3
Eigenvalores	0.01	0.00	0.00
% de varianza	27.15	14.04	11.88
Eigenvectores			
LC	0.18	0.12	0.08
LN	0.30	0.24	0.13
AN	-0.21	0.33	0.41
AI	0.09	-0.01	-0.01
AC	0.27	0.04	-0.04
AO	0.30	-0.03	-0.04
LFPA	0.15	0.06	0.14
LHMD	0.14	0.03	0.17
LBE	0.32	-0.43	0.71
ABE	0.41	0.54	-0.16
ABA	-0.13	0.37	0.16
AFM	0.37	-0.04	-0.23
AR	0.00	0.08	0.03
ACM3	0.23	0.01	0.11
ACBA	0.21	-0.00	-0.11
LTM	0.18	0.08	0.06
PM1	-0.18	0.33	0.23
PM3	-0.04	0.09	0.14
APC	-0.05	0.19	0.14

Tabla 3. Eigenvalores y eigenvectores de los tres primeros componentes principales de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición de simpatría y alopatría. Los componentes de derivaron de una matriz de covarianza a partir de 19 variables.



Figura 6. Diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales derivados de una matriz de covarianza de 19 variables morfométricas de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición de simpatría.



Figura 7. Diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales derivados de una matriz de covarianza de 19 variables morfométricas de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición alopátrica.



Figura 8. Diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales derivados de una matriz de covarianza de 19 variables morfométricas de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición de simpatría y alopatría.

Análisis Discriminante

En este análisis se usaron 10 de las 19 variables originales, el resto fueron excluidas debido a que presentaron un coeficiente de correlación alto. Los resultados de este análisis son muy similares a los del ACP (Tablas 4, 5) en el sentido que se segregan las dos especies tanto en la condición simpátrica como alopátrica. En el diagrama de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (EC), *P. melanotis* queda segregado de *P. labecula* (Fig. 9). Sobre el EC 1 en la parte superior se ubicaron los ejemplares con mayor longitud y anchura de los huesos nasales, y con menor altura del rostro, mientras que abajo quedaron los ejemplares con mayor longitud del basiesfenoide y

mayor profundidad de la mandíbula. Mientras que sobre el EC2 en el lado izquierdo se ubicaron los ejemplares con mayor anchura interorbital y menor tamaño de la bulla auditiva, y en el lado derecho los ejemplares con los rasgos opuestos.

Tabla 4. Resultados del análisis discriminante canónico aplicado a *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición simpátrica y alopátrica.

Eje	Eigenvalo res	Porcentaje total	Correlación canónica	Correlación canónica2	F	Numerador de G.L.	Denominador de G.L.	Lambda de Wilk´s
1	2.44	80.7	0.84	0.70	11.5	30	426.3	0.17
2	0.43	94.9	0.54	0.30	4.6	18	292	0.60
3	0.15	100	0.36	0.13	2.8	8	147	0.86

Tabla 5. Coeficientes canónicos

Variable	Variable canónica 1	Variable canónica 2	Variable canónica 3
LN	-22.50	-2.04	15.96
AN	13.55	6.15	6.57
AI	-7.30	4.15	-10.71
LBE	-1.33	6.56	-0.89
ABA	1.57	3.29	3.88
AFM	-4.23	-0.56	-3.88
AR	-0.86	-7.34	0.56
PM1	5.60	-6.98	-0.42
PM3	-2.33	17.37	1.94
APC	1.85	-13.21	-0.96

La matriz de clasificación obtenida del análisis discriminante (Tabla 6) mostró que, de los 157 individuos de los cuatro grupos, la mayoría fueron clasificados en su respectivo grupo. De los 31 ejemplares de *P. labecula* bajo condición simpátrica, el 90% de los ejemplares fue clasificado correctamente, solo uno fue ubicado como *P. melanotis* y

dos fueron ubicados como *P. labecula* de la condición alopátrica. Asimismo, de los 17 ejemplares de *P. melanotis* el 88% de los individuos fueron clasificados correctamente, solo uno fue ubicado como *P. labecula* y uno fue ubicado como *P. melanotis* de la condición alopátrica.

En la condición de alopatría, de los 27 individuos de *P. labecula* 88 % fueron clasificados correctamente, solo dos de ellos fueron clasificados como *P. labecula* de la condición simpátrica, al igual que un individuo en *P. melanotis*. En el caso de *P. melanotis*, de los 82 individuos, 82% fueron clasidicados correctamente, solo dos fueron ubicados como *P. labecula* y 12 como *P. melanotis* pero de la condición simpátrica.

Simpatría					Alopatría	
	Total		P. labecula	P. melanotis	P. labecula	P. melanotis
Simpatría	31	P. labecula	28	1	2	0
	17	P. melanotis	1	15	0	1
Alopatría	27	P. labecula	2	1	24	0
	82	P. melanotis	1	12	2	67
Total	157		32	29	28	68

Tabla 6. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante lineal aplicado a *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición de simpatría y alopatría.



Figura 9. Diagrama de dispersión de la primera y segunda variables canónicas derivadas de 157 individuos de *P. labecula* y *P. melanotis* de ambos sexos, 48 de la condición simpátrica y 115 de la condición alopátrica.

Morfometría geométrica

Dimorfismo sexual secundario

El análisis del PCA no mostró la segregación de sexos en el morfoespacio del cráneo entre machos y hembras en *P. labecula* ($F_{GL=28} = 0.57$, P = 0.9936) ni en *P. melanotis* ($F_{GL=14} = 0.95$, P = 0.5676) bajo la condición de simpatría (Fig. 10), ni bajo la condición de alopatría (*P. labecula*, $F_{GL=23} = 0.39$, P = 1.000; *P. melanotis*, $F_{GL=74} = 0.51$, P = 1.000)

(Fig. 11). Asimismo, el PCA tampoco mostró diferencias en el morfoespacio de la mandíbula entre machos y hembras de *P. labecula* ($F_{GL=24}$ = 1.55, P= 0.069) y *P. melanotis* ($F_{GL=13}$ = 0.71, P=8019) bajo la condición de simpatría (Fig. 12), tampoco bajo la de alopatría en *P. labecula* ($F_{GL=32}$ = 1.26, P= 0.206) y *P. melanotis* ($F_{GL=77}$ = 0.85 y P= 0.6394; Fig. 13). Estos resultados concuerdan con los obtenidos en la morfometría lineal. Por lo panto, al no haber evidencia de dimorfismo sexual secundario en estas dos especies, para el resto de los análisis ambos sexos fueron agrupados.



Figura 10. Diagrama de dispersión de los dos primeros componentes principales del morfomespacio del cráneo de machos y hembras, derivados de una matríz de covarianza de *P. labecula* y *P. melanotis* en condición simpátrica.



Figura 11. Diagrama de dispersión los dos primeros componentes principales del morfomespacio del cráneo de machos y hembras, derivados de una matríz de covarianza de *P. labecula* y *P. melanotis* en condición alopátrica.



Figura 12. Diagrama de dispersión los dos primeros componentes principales del morfomespacio de la mandíbula de machos y hembras, derivados de una matríz de covarianza de *P. labecula* y *P. melanotis* en condición simpátrica.



Figura 13. Diagrama de dispersión los dos primeros componentes principales del morfomespacio de la mandíbula de machos y hembras, derivados de una matríz de covarianza de *P. labecula* y *P. melanotis* en condición alopátrica.

Morfología del cráneo en poblaciones simpátricas de *P. labecula* y *P. melanotis* Los tres primeros componentes explican el 57.87% de la varianza total (PC1= 33.51%, PC2=15.51%, PC3=8.85%), El diagrama de dispersión resultante de los dos primeros componentes de la forma del cráneo entre *P. labecula* y *P. melanotis* (Fig. 14a) muestra una tendencia a formar grupos. El ANOVA mostró que las diferencias son estadísticamente significativas ($F_{GL=47}$ = 16.72 y P<0.001) entre los ejemplares analizados bajo la condición simpátrica, las cuales se deben principalmente a la forma del arco zigomático entre *P. labecula* y *P. melanotis*, y se pueden visualizar en el plano dorsal en los landmarks 5, 6, 7, 8, 9 y 10, así como también en el largo y ancho de los huesos nasales en los landmarks 1,2,3 y 4 (Fig. 16, 17). **Morfología del cráneo en poblaciones alopátricas de** *P. labecula* y *P. melanotis* Los tres primeros componentes explican el 57.1% de la varianza total (PC1= 36.26%, PC2=11.57%, PC3=9.27%), el diagrama de dispersión de la forma del cráneo entre *P. labecula* y *P. melanotis* (Fig. 14b) muestra una tendencia de segregación de las especies en el morfoespacio bajo la condición de alopatría, debido a existen diferencias en la forma y tamaño de los huesos nasales y el arco zigomático entre ambas especies, estas diferencias son apreciables en los lardmarks del 1 al 10, como se aprecia en los gráficos de la forma promedio de la vista dorsal del cráneo (Fig. 18,19). Estas diferencias son estadísticamente significativas (F _{GL=108}= 50.66 y P<0.001).



Figura 14. Diagrama de dispersión los dos primeros componentes principales del morfomespacio del cráneo *de P. labecula* y *P. melanotis*, derivados de una matríz de covarianza en condición simpátrica y alopátrica con elipses de 95% de confianza.



Figura 15: Se muestra la forma promedio de la vista dorsal del craneo de *Peromyscus labecula y Peromyscus melanotis* bajo condición de simpatría.



Figura 16: Forma promedio de la vista dorsal del cráneo sobrepuestos de ambas especies cuando se encuentran en simpatría.



Figura 17: Se muestra la forma promedio de la vista dorsal del craneo de *Peromyscus labecula y Peromyscus melanotis* bajo condición de alopatría.



Figura 18: Forma promedio de la vista dorsal del cráneo sobrepuestos de ambas especies cuando se encuentran en alopatría.

Morfología de la mandíbula en poblaciones simpátricas de *P. labecula* y *P. melanotis*

En los gráficos de dispersión del PCA de la forma de la mandíbula no se observan diferencias entre *P. labecula* y *P. melanotis.* Los tres primeros componentes explican el 56.64% de la varianza total (PC1= 27.38%, PC2= 19.01%, PC3= 10.24%). Del mismo modo, el ANOVA de la forma de la mandíbula entre las especies reveló que las diferencias no son estadísticamente significativas ($F_{GL=41}$ = 0.05 y P 0.82). Las diferencias entre *P. labecula* y *P. melanotis* bajo la condición de simpátría (Fig. 19 a) se visualizaron a través de gráficos de la forma promedio de cada especie (Fig. 20), así como también se visualiza la forma promedio de la vista dorsal del cráneo sobrepuestos (Fig. 21).

Morfología de la mandíbula en poblaciones alopátricas de *P. labecula* y *P. melanotis*

En los gráficos de dispersión del PCA de la forma de la mandíbula (Fig. 19 b) se observan diferencias entre *P. labecula* y *P. melanotis*. Los primeros componentes explican el 51.72% de la varianza total (PC1= 26.29%, PC2= 13.32%, PC3= 12.11%). Las diferencias entre ambas especies se visualizan en la forma promedio de la mandíbula bajo la condición de alopatría (Fig. 22) y la forma promedio de la mandíbula sobrepuestos (Fig. 23). Asimismo, El ANOVA mostró que existen diferencias significativas ($F_{GL=112}$ = 13.31 y P<0.001) entre las especies.



Figura 19. Diagrama de dispersión los dos primeros componentes principales del morfoespacio de la mandíbula de *P. labecula* y *P. melanotis*, derivados de una matríz de covarianza en condición simpátrica y alopátrica.



Figura 20. Se muestra la forma promedio de la mandíbula de ambas especies cuando se encuentran en simpatría.



Figura 21. Forma promedio de la forma de la mandíbula sobrepuestas de ambas especies cuando se encuentran en simpatría.



Figura 22. Se muestra la forma promedio de la mandíbula de ambas especies cuando se encuentran en alopatría.



Figura 23. Forma promedio de la forma de la mandíbula sobrepuestas de ambas especies cuando se encuentran en alopatría.

Discusión

No se encontró evidencia de dimorfismo sexual secundario en el tamaño y forma del cráneo y mandíbula de *P. labecula* y *P. melanotis* bajo ninguna de las dos condiciones, simpátrica y alopátrica. Estos resultados son similares al de otros roedores cricétidos como Oecomys bicolor (Menajovsky y Pacheco, 2017), Eremoryzomys polius (Uturuncu, 2015), Aegialomys xanthaeolus (Prado y Percequillo, 2011), Rhipidomys latimanus venezuelae (Lopez-Fuster, 2001), Microryzomys minutus (Carleton y Musser, 1989), P. melanocarpus (Martínez-Coronel et al., 1993), P. melanocarpus y P. mexicanus (Rickart, 1977), P. maniculatus (Koh y Peterson, 1983) y P. alstoni (Williams y Ramírez-Pulido, 1984), que son monomórficos. Resultados que concuerdan con el argumento de Ralls (1977) y Schulte-Hostedde (2007) quienes señalan que el dimorfismo sexual secundario es común en los mamíferos, sin embargo, en los roedores las diferencias sexuales están ausentes o bien, van de leve a moderado. En este sentido nuestras especies de estudio pudieran ser polígamos de acuerdo con García-Navas (2017), quien sugiere que la ausencia de dimorfismo sexual secundario en la forma del cráneo de los roedores puede deberse a que la selección natural actúa de forma independiente en ambos sexos a lo largo de su crecimiento, lo que produce efectos opuestos y no se puede predecir de acuerdo con su estructura social, pues las hembras tienden a estar agrupadas y podrían estar compitiendo por los recursos necesarios para sostener las demandas energéticas del embarazo y la lactancia, mientras que los machos podrían estar compitiendo entre sí por los territorios de reproducción y por las hembras (Bronson, 1989; Zelditch et al., 1992; Wickens, 1998), basado en esta premisa los machos deberían de ser más grandes. Por lo tanto, el monomorfismo en roedores pueden ser resultado de las limitaciones ambientales, esto es, la dureza del medio ambiente y el alto nivel de competencia por los recursos como son el alimento, material para construcción de madrigueras ya que machos y hembras deben competir por el mismo recurso.

Sin embargo, los resultados del presente estudio difieren del estudio de Martínez-Coronel *et al.* (1991), quienes reportaron diferencias en 14 de 25 variables analizadas en *P. melanotis.* Esta discrepancia puede deberse a que en el presente estudio unicamente se evaluaron medidas craneales y mandíbulares en contraste con Martínez-Coronel *et al.* (1991), quiénes usaron medidas tanto externas como craneales, aunado a esto, el tamaño de muestra de nuestro análisis es menor comparado con el de Martínez-Coronel *et al.* (1991), además de que ellos solo consideraron individuos del volcán "La Malinche" en un gradiente altitudinal que va desde los 2500 msnm hasta los 3600 msnm, asimismo, nuestra población de estudio fue más reducida y se localizaba en un gradiente altitudinal que va desde los 2200 msnm hasta los 4200 msnm, consideramos que dichas diferencias pudieran ser los factores causantes de encontrar resultados distintos.

En relación con el patrón de variación morfológica esperado, de acuerdo con la hipótesis de trabajo planteada con base en el Principio de Exclusión Competitiva no se cumplió. Esto, debido a que las dos especies resultaron ser más similares morfométricamente en simpatría que en alopatría. Entonces, la dificultad en la asignación a *P. labecula* o *P. melanotis*, de un ejemplar colectado en simpatría, es una duda razonable para las personas que trabajan con ejemplares de museo. Pues, los

análisis mostraron que ambas especies son más fácilmente diferenciables morfológicamente en alopatría, no así en simpatría.

De acuerdo con la hipótesis planteada, se esperaba que la convivencia en simpatría de estas especies, que son morfológicamente similares, fuera explicada por el desplazamiento de caracteres (Brown y Wilson, 1956). Esto es, que por ser especies morfológicamente similares suponíamos que usaran recursos similares (alimento, pareja, refugios, etc), pero que en simpatría y como resultado de la competencia interespecífica, hubiese algunos rasgos que exhibieran diferencias mayores (desplazamiento de caracteres) en simpatría que en alopatría, debido al uso diferencial en la explotación de recursos diferentes (Grant y Grant, 2006). Sin embargo, los análisis indican que las diferencias son mayores en alopatría que en simpatría.

Entonces el parecido morfológico entre *P. labecula* y *P. melanotis* puede ser consecuencia de la estrecha relación filogenética y que se trata de especies con morfologías conservadoras, o que no ha pasado suficiente tiempo, desde su separación, para divergir morfológicamente (León-Tapia *et al.*, 2021). De acuerdo con Greenbaum *et al.* (2019), del "stock" *maniculatus*, *P. melanotis* es la especie que primero se separó hace 1.28 m.a., mientras que *P. labecula* lo hizo apenas hace 1.28 m.a. Este fenómeno de especiación, se considera resultado de los efectos de la glaciación del Pleistoceno tardío y como consecuencia se pudieron haber aislado poblaciones ancestrales, de las cuales surgió *P. melanotis* y *P. labecula* en el centro de México (Greenbaum *et al.*, 2019).

Las poblaciones de *P. melanotis* y *P. labecula* tienen distribuciones separadas, y solo en ciertas áreas son simpátricas. Por lo tanto, estas especies solo bajo condiciones

simpátricas la competencia influiría en su morfología, sin embargo, los resultados indican que no es así. Y por lo tanto su mayor divergencia morfológica en alopatría debe ser resultado de otras variables, y pueden ser las mismas que afectan su distribución, entre las que suponemos pueden estar los factores climáticos como precipitación, temperatura, altitud, entre otros, como ocurre en otras especies.

Por ejemplo, Patton y Brylsky (1987) mostraron en un análisis morfométrico realizado en tuzas de la especie *Thomomys bottae* que los individuos que habitaban zonas donde el alimento abundaba como lo son los campos de alfalfa presentaron diferencias estadísticas significativamente más grandes en el tamaño corporal, en contraste con las que habitan en zonas donde el alimento escaseaba y era de menor calidad. La variación en el tamaño corporal debido al uso de diferentes hábitat tienen importantes consecuencias sobre la dinámica evolutiva de las poblaciones de las tuzas a través de su influencia directa sobre los parámetros ecológicos. En este sentido, las respuestas plásticas al ambiente pueden influenciar fuertemente la divergencia entre poblaciones locales que varían en las características de su hábitat (Patton y Yang, 1977).

La divergencia de nicho ecológico también puede promover la diversificación a escala local, donde las especies competidoras estrechamente relacionadas divergen a lo largo de ciertos ejes de nicho, como la dieta o el sustrato (Delaval *et al.*, 2005; Ackerly *et al.*, 2006). Esto facilitará la coexistencia a través de la partición ecológica de nichos y promoverá la coexistencia de especies estrechamente relacionadas dentro de una región (Losos, 2009). La diversificación también puede ocurrir a través de la diversificación parapátrica y el conservadurismo filogenético del nicho (Wiens, 2004; Li *et al.*, 2018), donde las poblaciones que ocupan nichos similares están separadas

por condiciones inadecuadas, lo que lleva a la especiación sin divergencia de nichos (Wiens, 2004). Asimismo, la divergencia de nicho ecológico es un potente mecanismo de diversificación, en el que las poblaciones de una especie se adaptan a nuevas condiciones ambientales, se extienden a través de paisajes geográficos y, finalmente, evolucionan a nuevas especies (Pyron y Burbrink, 2009; Nosil, 2012).

Los cambios que se presentan en *P. labecula* y *P. melanotis*, son diferencias en tamaño y forma del cráneo y mandíbula, *P. melanotis* presenta unos huesos nasales más largos y delgados, además de un espacio interorbital más estrecho en contraste con *P. labecula*, que presentó unos huesos nasales de longitud menor y más anchos y un espacio interorbital ligeramente más ancho y la abertura del foramen zigomático es mayor en *P. labecula*, mientras que en *P. melanotis* es más estrecha. Estos cambios deben estar relacionado con los hábitos alimenticios, la posición más anterior de las hileras de dientes molares sugiere que *P. melanotis* tenga un espacio en las mejillas más grande para acumular una variedad más amplia de semillas y tipo de alimento (Long, 1996). Sin embargo, es dudoso que esta diferencia sea lo suficientemente significativa como para que ambas especies coexistan dividiendo su dieta (Wolff *et al.*, 1985).

Por otro lado, el arco zigomático en los mamíferos actúa como un accesorio para la inserción del músculo masetero lateral y mediales zigomatico mandibulares, que son de los más importantes en la musculatura masticatoria de roedores (Cox *et al.*, 2012). Las diferencias en la morfología muscular, las estructuras del cráneo y la dorsalización del arco cigomático se relaciona con la generación de espacio para acomodar masas musculares más grandes y componentes látero-mediales importantes, de gran

importancia en la aducción mandibular vinculando a la generación de mayores fuerzas oclusales para masticar dependiendo del tipo de alimento procesado durante la masticación en roedores (Cox *et al.*, 2012). Esto tiene una fuerte relación con la zona donde habítan estas dos especies de *Peromyscus*, por ejemplo, en la Faja Neovolcánica Transmexicana, *P. melanotis* solo se encuentra presente en altas montañas con bosque de coníferas (Musser y Carleton, 2005; Fa *et al.*, 1990). En altitudes más bajas, *P. melanotis* es reemplazada por *P. labecula* (García-Mendoza et al., 2018). Las dos especies son generalmente alopátricas, pero también se encuentran en simpatría en bosques de pinos que dan paso a llanuras cubiertas de hierba (Álvarez-Castañeda, 2005). *P. labecula* y *P. melanotis* usan tipos similares de cobertura vegetal. *Peromyscus melanotis* se encuentra predominantemente en bosques de coníferas, praderas de alta montaña y áreas cubiertas de hierba y *P. labecula* se encuentra en las partes bajas de las zonas de abetos y pinos, campos de cultivo, áreas abiertas y curbiertas de hierba (Fa *et al.*, 1990).

Por otro lado, en un experimento, Myers *et al.* (1996) encontraron que los individuos alimentados con elementos de dieta blanda mostraban un estrechamiento de la placa zigomática y una reducción en el tamaño de la fosa masetérica. Estas dos estructuras del cráneo también proporcionan anclaje para partes del músculo masetero. *Peromyscus maniculatus* muestra preferencia por la vegetación verde, los frutos secos e inmaduros, en cambio *P. melanotis* muestra preferencia por zonas rocosas y se alimenta principalmemte de semillas e insectos (Álvarez-Castañeda, 2005).

Otro factor más que debemos considerar es el clima así como lo demostraron Camul y Polly (2005), quienes reportaron que el clima afecta a la morfología craneal de las

marmotas a través de cambios en la vegetación y los cambios en la dieta. Del mismo modo, Millien *et al.* (2017) en un estudio reciente de divergencia morfológica de ratones del género *Peromyscus*, indican que dos poblaciones contemporáneas presentan diferencias morfológicas como reflejo de la partición de los recursos, observando cambios grandes en un periodo corto de tiempo y concluyendo que existe diferenciación morfológica en dos especies de roedores en simpatría, que fueron acompañados por cambios en la distribución y abundancia local en potencial respuesta al rápido cambio climático.

Lo anterior sugiere que podrían establecerse cambios morfológicos producidos en consecuencia del cambio climático. Por lo tanto, los cambios en la morfología que observamos en *P. labecula* y *P. melanotis* también pueden estar relacionados directamente con los cambios en las condiciones ambientales, especialmente la temperatura y la humedad relativa. En los mamíferos, el balance hídrico es realizado principalmente por los riñones (excresión de orina y heces) y también por medio de la respiración. En este sentido, los huesos turbinales ubicados dentro de las fosas nasales ayudan a la regulación de la temperatura interna y la pérdida de agua (VanValkenburgh *et al.,* 2004). Por lo tanto, un aumento en la longitud de los huesos nasales puede mejorar la eficiencia de este sistema regulador, en respuesta a los cambios en las condiciones microclimáticas externas, lo cual concuerda con la morfología de *P. melanotis*, que presenta unos huesos nasales más largos y delgados en contraste con *P. labecula*, que tiene unos huesos nasales de longitud menor y más anchos.

Conclusiones

Por medio de un análisis morfométrico clásico y uno de morfología geométrica, se comparó la morfología craneal y mandibular de Peromyscus labecula y P. melanotis, especies fenotípicamente similares. La comparación se llevó a cabo en muestras de poblaciones simpátricas y alopátricas. Se encontró que ambas especies pueden diferenciarse con la ayuda de ambas técnicas morfométricas, ya que las diferencias entre especies fueron estadísticamente significativas en ambas condiciones, siendo las diferencias mayormente acentuadas en alopatría que en simpatría. El gran parecido morfológico entre P. labecula y P. melanotis se debe a que son especies de reciente separación (hace 1.28 m.a.), con morfología conservadora, aunado a esto, posiblemente las diferencias fenotípicas también se estén conduciendo a un aumento de divergencia morfológica debido a los cambios climáticos provocados por el calentamiento global o cambios provocados por el gradiente altitudinal, por un lado, y una posible competencia interespecífica, por el otro lado. Sin embargo, para dilucidar esta hipótesis, es necesario llevar a cabo estudios de campo para evaluar si en las zonas de simpatría se ofrece refugio y alimento a ambas especies durante el año, lo que permitiría evitar la competencia por los recursos disponibles.

Literatura citada

- Ackerly, D. D., Schwilk, D. W. y Webb, C. O. (2006). Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, *87*, 50–61.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. y Slice, D. E. (2004). Geometrics morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71, 5–16.
- Álvarez-Castañeda, S. T. (2005). Peromyscus melanotis. Mammalian Species, 764, 1-4.
- Álvarez-Castañeda, S. T., C. Lorenzo, C. A. Segura-Trujillo y Pérez-Consuegra, S. G. (2019). Two new species of *Peromyscus* from Chiapas, Mexico, and Guatemala.
 Pp. 543-558 in From field to laboratory: a memorial volume in honor of Robert J.
 Baker (R. D. Bradley, H. H. Genoways, D. J. Schmidly, and L. C. Bradley, eds.).
 Special Publications, Museum of Texas Tech University 71:xi+1-911.
- ASM Mammal Diversity Database. (n.d.). Revisado el 30 de septiembre de 2022, de https://www.mammaldiversity.org/taxa.html.
- Avise, J. C., Smith, M. H., y Selander, R. K. (1979). Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. VII. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species groups. *Journal of Mammalogy*, 60, 177-192.
- Bedford, N. L., y Hoekstra, H. E. (2015). *Peromyscus* mice as model for studying natural variation. *eLife*, 4, 1-13.
- Bookstein, F. L. (1997). Morphometric tools for landmark data. Cambridge University Press, Cambridge.

- Bowers, J. H. (1974). Genetic compatibility of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus melanotis*, as indicated by breeding studies and morphometrics. *Journal of Mammalogy*, 55, 720-737.
- Bowers, J. H., Baker, R. J. y Smith, M. H. (1973). Chromosomal, electrophoretic, and breeding studies of selected populations of deer mice (*P. melanotis*). *Evolution*, 27, 378-386.
- Bradley, R. D., N. Ordóñez-Garza, G. Ceballos, D. S. Rogers y Schmidly, D. J. (2017). A new species in the *Peromyscus boylii* species group (Cricetidae: Neotominae) from Michoacán, México. *Journal of Mammalogy, 98*, 154–165.
- Bronson, F. H. (1989). Mammalian Reproductive Biology. University of Chicago Press, Chicago, and London.
- Brown, W.L. y Wilson, E. O. (1956). Character displacement. Systematic Zoology, 5, 49-64.
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., y Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, *99*, 1-14
- Camul, R., y Polly, P. D. (2005). Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in Marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59, 2460-2472.
- Cardini, A. y S. Elton (2007). Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomophology*, *126*, 121-134.
- Carleton, M. D. (1980). Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 57*, 1–146.

- Carleton, M. D. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 191, 1-83.
- Caumul, R. y Polly, P. D. (2005). Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). *Evolution, 59*, 2460–2472.
- Ceballos, G. y Galindo, C. (1985). Mamíferos de la cuenca de México. Limusa, México City, México.
- Chappell, M. A. (1978). Behavioral factors in the altitudinal zonation of chipmunks (Eutamias). *Ecology*, *59*, 565-579.
- Coda, J. A., Martínez, J. J., Steinmann, A. R., Priotto, J. W. y Gomez, M. D. (2017).
 Fluctuating asymmetry as an indicator of environmental stress in small mammals.
 Mastozoología Neotropical, *24*, 313-321.
- Collar, D. C., Near, T. J. y Wainwright, P. C. (2005). Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes?. *Evolution*, *59*, 1783-1794.
- Cordeiro-Estrela, P., Baylac, M., Christiane, D. y Polop, J. (2008). Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *94*, 365-378.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Saldaña, S. (2018). LESS 0430 *Peromyscus melanotis*.

- Cox, P.G., Rayfield, E.J., Fagan, M.J., Herrel, A., Pataky, T.C., y Jeffery, N. (2012).
 Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS One*, *7*, 1-14.
- Delaval, M., Henry, M. y Charles-Dominique, P. (2005). Interspecific competition and niche partitioning: example of a neotropical rainforest bat community. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie), 60,149–165.
- Dujardin, J. P. (2001). Introducción a la Morfometría, con énfasis en Triatominae y Phlebotominae. Science Open.
- Engstrom, M. D., Genoways, H. H., y Tucker, P. K. (1987). Morphological variation, karyology, and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae). *Mammalogy Papers: University of Nebraska State Museum, 264*, 289-303.
- Fa, J. E., J. López-Paniagua, F. J. Romero, J. I. Gómez, y López, J. C. (1990).
 Influence of habitat characteristics on small mammals in a Mexican high-altitude grassland. *Journal of Zoology*, 221, 275–292.
- Fuster, M. J. L., Hernández, R. P., y Ventura, J. (2001). Variación craneométrica de Rhipidomys latimanus venezuelae (Muridae, Sigmodontinae). Orsis: organismes i sistemes, 111-120.
- López, G, A. (2016). Morfometría geométrica: el estudio de la forma y su aplicación en biología. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 19, 53-59.
- García-Navas, V. (2017). Lack of evolution of sexual size dimorphism in Heteromyidae (Rodentia): the influence of resource defense and trade-off between pre-and-post-copulatory trait investment. *Evolutionary Biology*, *44*, 56-68.

- García, F. J., y Sánchez-González, E. (2013). Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela. *Therya*, *4*,157-178.
- García, F. J., E. Sánchez-González y Machado, M. (2020). Morphological Variation in the Skull of *Nephelomys meridensis* (Rodentia, Cricetidae): Evidence for Cryptic Species in Andean Populations from Northern South America. *Therya, 11, 193-202.*
- García-Mendoza, D. F., López-González, C., Hortelano-Moncada, Y., López-Wilchis, R. y Ortega, J. (2018). Geographic cranial variation in *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae) is related to primary productivity. *Journal of Mammalogy, 99*, 898–905.
- Gause, G. F. (1934). The Struggle for Existente. Williams and Wilkins, Baltimore.
- GBIF.org (02 octubre 2021) Descarga de Registros de GBIF https://www.gbif.org/es/country/MX/summary
- Gilbert, S. F. (2003). Biología del Desarrollo. 7^a ed. Buenos Aires, Médica Panamericana.
- Grant, P. R. y Grant, B. R. (2006). Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, *313*, 224-226.
- Greenbaum, I. F., S. E. Chirhart, M. L. Walker, y Honeycutt, R. L. (2017). Molecular phylogenetics of western deer mice (*Peromyscus*): taxonomic and biogeographic implications. *The Southwestern Naturalist, 62*, 126–134.
- Greenbaum, I. F., R. L. Honeycutt, y S. E. Chirhart. (2019). Taxonomy and phylogenetics of the *Peromyscus maniculatus* species group. Pp. 559-575, in From field to laboratory: a memorial volume in honor of Robert J. Baker (Bradley, R. D.,

H. H. Genoways, D. J. Schmidly, and L. C. Bradley, eds.). Special Publications, Museum of Texas Tech University, 71,559-575.

- Gnanadesikan, R. (1977). Methods for statistical data analysis of multivariate observations. John Wiley y Sons.
- Hammer, Ø., D. A. Harper, D. A. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statisctis software package for education and data analysis. *Palaeontología Electronica 4*, 1-9.
- Hautier, L., R. Lebrun, , y Cox, P. G. (2012). Patterns of covariation in the masticatory apparatus of hystricognathous rodents: implications for evolution and diversification. *Journal of Morphology*, 273, 1319-1337.
- Hildebrand, M. (1988). Analysis of Vertebrate Structure. New York: John Wiley y Sons, Inc.
- Hoffmeister, D. F. (1951). A taxonomic and evolutionary study of the Pinon mouse, Peromyscus truei. Illinois Biological Monographs, 21:1-104.
- Hooper, E. T. (1957). Records of Mexican mammals. Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan, 586, 1–9.
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. (1964). Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. Occasional Papers of the Museum of *Zoology University of Michigan*, 635:1-13.
- Hortelano-Moncada, Y., Cervantes, F. A., y Vargas-Cuenca, J. (2006). La Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM. Pp: 301- 310 en: Colecciones Mastozoológicas de México, Lorenzo C., E. Espinosa, M. A. Briones-

Salas y F. A. Cervantes R. eds. Instituto de Biología UNAM y Asociación Mexicana de Mastozoología A.C.

- Hulme-Beaman, A., T. Cucchi, A., Evin, J. B. Searle, y Dobney, K. (2018). Exploring Rattus praetor (Rodentia, Muridae) as a possible species complex using geometric morphometrics on dental morphology. *Mammalian Biology, 92*, 62–67.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology. Resources*, *11*, 353-7.
- Klingenberg, C. P., Mebus, K. y Auffray, J. C. (2003). Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible?. *Evolution y Development, 5*, 522–531.
- Klonk Image Measurement. (2015). Sofwarw versión 3.2.1.2 (en línea). Disponible en: https://klonk-image-measurement.softonic.com (consultado el 26 de septiembre de 2021).
- Koh, H. S., y Peterson, R. L. (1983). Systematic studies of deer mice, *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia): analysis of age and secondary sexual variation in morphometric characters. *Canadian Journal of Zoology*, *61*, 2618-2628.
- Lawing, A. M. y Polly, P. D. (2011). Geometric morphometrics: recent applications to study of evolution and development. *Journal Zoology*, 280, 1-7.
- León-Tapia, M. Á., Rico, Y., Fernández, J. A., Arellano, E., y Espinosa de los Monteros, A. (2021). Role of Pleistocene climatic oscillations on genetic differentiation and evolutionary history of the Transvolcanic deer mouse *Peromyscus hylocetes* (Rodentia: Cricetidae) throughout the Mexican central

highlands. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 59, 2481– 2499.

- Li, Q., Grossenbacher, D. L. y Angert, A. L. (2018). The effect of range overlap on ecological niche divergence depends on spatial scale in monkeyflowers. *Evolution; International Journal of Organic Evolution, 72*, 2100–2113.
- Light, J. E., Siciliano-Martina, L., Dohlanik, E. G., Vielleux, G., Hafner, D. J., Lawing,
 A. M. y Greenbaum, I. F. (2021). Morphological diferentiation of *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* in East Texas, *Therya*, *12*, 369-387.
- Long, C.A. (1996). Ecological replacement of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, by the white-footed mouse, *P. leucopus*, in the Great Lakes Region.
 Canadia Field Naturalist, 110, 271–277.
- Losos, J. (2009). Lizards in an evolutionary tree. Berkeley (CA): University of California Press.
- Manly, B. F. J. y Navarro, J. A. (2016). Multivariate Statistical Methods: A Primer, Fourth Edition (4th ed.). Capman and Hall/CRC.
- Martínez-Coronel, M., J. Ramírez-Pulido y Álvarez, T. (1991). Variación intrapoblacional e interpoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae) en el Eje Volcánico Transverso, México. *Acta Zool. Mex*icana, *47*, 1-51.
- Menajovsky, M. F., y Pacheco, V. (2017). Variación ontogénica y sexual de Oecomys bicolor (Rodentia, Cricetidae) de Perú y Ecuador. *Revista peruana de biología*, 24, 383-390.
- Mendenhall, W., Beaver, R. J. y Beaver, B. M. (2012). Introduction to probability and statistics. Cengage Learning.

- Millien, V., Ledevin, R., Boué, C., y Gonzalez, A. (2017). Rapid morphological divergence in two closely related and co-occurring species over the last 50 years. *Evolutionary Ecology*, *31*, 847–864.
- Musser, G. G. y Carleton, M. D. (2005). Superfamily Muroidae. Pp. 895-1532, *in Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Third edition (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University press, Baltimore, USA.
- Myers, P., Lundrigan, B. L., Gillespie, B. W. y Zelditch, M. L. (1996). Phenotypic plasticity in skull and dental morphology in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus bairdii*). *Journal Morphology*, 229, 229–237.
- Naturalistaa. (2019). Ratón Orejas Negras (*Peromyscus melanotis*). (en línea).
 Naturalista, Ciudad de México. Disponible en: https://www.naturalista.mx/photos/38961355-Peromyscus-melanotis (consultado el 26 de septiembre de 2021).
- Naturalistab. (2021). Ratón Norteamericano (*Peromyscus maniculatus labecula*). (en línea). Naturalista, Ciudad de México. Disponible en: <<u>https://colombia.inaturalist.org/taxa/44396-Peromyscus-maniculatus</u>> (consultado el 26 de septiembre de 2021).
- Náñez-jimenez, S. y Martínez-Coronel, M. (1996). Análisis morfométrico entre las dos subespecies de *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Muridae) de la región central de México. In *Anales de la Escuela nacional de ciencias biológicas* (Vol. 41, p. 197). Secretaria de educación publica, Instituto politecnico nacional.
- Nosil, P. (2012). Ecological speciation. New York: Oxford University Press Inc.

- Osgood, W. H. (1909). Revision of the mice of the genus *Peromyscus*. North American Fauna 28:1-285. Washington D.C., E.U.A.
- Pardiñas, U., Myers, P., León-Paniagua, L., Ordóñez-Garza, N., Cook, J., Kryštufek, B., Haslauer, R., Bradley, R. D., Shenbrot, G., y Patton, J. (2017). Family Cricetidae (true hamsters, voles, lemmings and new world rats and mice). In: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., and Lacher, T.E. (Eds.), Handbook of the mammals of the world. Volume 7 Rodents II. Barcelona: Lynx Edicions.
- Parés-Casanova, P. M. (2019). Estudio del cráneo mediante morfometría geométrica en dos especies de *Sylvilagus* Gray, 1867 (Mammalia: zagomorpha).
 Graellsia, 75, 1-9.
- Patton, J. L. y Brylsky, P. V. (1987). Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *American Naturalist*, 130, 493-506.
- Patton, J. L y Yang, S. Y. (1977). Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution*, *31*, 697-720.
- Platt II, R. N., Amman, B. R., Keith, M. S., Thompson, C. W. y Bradley, R. D. (2015).
 What is *Peromyscus*? Evidence from nuclear and mitochondrial DNA sequences suggests the need for a new classification. *Journal of Mammalogy*, *96*, 708-719.
- Prado, J. R., y Percequillo, A. R. (2011). Ontogenetic and sexual variation in cranial characters of Aegialomys xanthaeolus (Thomas, 1894) (Cricetidae: Sigmodontinae) from Ecuador and Peru. *Papéis Avulsos de Zoologia*, *51(9)*, *155-177*.

- Pyron, A. R. y Burbrink, F. T. (2009). Lineage diversification in a widespread species: roles for niche divergence and conservatism in the common kingsnake, Lampropeltis getula. *Molecular Ecology, 18*, 3443–3457.
- Ralls, K. (1977). Sexual dimorphism in mammls: avian models and unansweres questions. *American Naturalist*, *111*, 917-938.
- Rickart, E. A. (1977). Reproduction, growth and development in two species of cloud forest *Peromyscus* form southern Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas, 67*,1-22.
- Rickart, E. A. y P. B., Robertson. (1985). Peromyscus melanocarpus. Mammalian Species, 241, 1-3.
- Ríos, R. L., de Rodriguez, R. F. J., Velazquez, R. A. S., y Hernández, F. A. (2013). Morfometría geométrica del corazón de *Hyla plicata* a través de un gradiente altitudinal en el eje Neovolcánico Mexicano. *International Journal of Morphology*, 3, 905–910.
- Rohlf. (2010). *tpsDIG*, version 2.16. Stony Brook, NY: State University of New York at Stony Brook. Disponible en: Http://life.bio.sunysb.edu/morph/.
- Rohlf. (2012). *Tpsutil*, version 1.50. Stony Brook, NY: State University of New York at Stony Brook. Disponible en: <u>Http://life.bio.sunysb.edu/morph/</u>.
- Salas, D., Véliz, D, y Scott, S. (2012). Morphological differentiation in the genus Cheirodon (Ostariophysi: Characidae) using both traditional and geometric morphometrics. *Gayana (Concepción)*, 76, 142-152.

- Schulte-Hostedde, A. I. (2007). Sexual Size Dimorphism in Rodents. Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective, edited by Jerry O. Wolff and Paul W. Sherman, Chicago: University of Chicago Press, 2008.
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. Annual Review of Anthropology, 36, 261-281.
- Stalkin, M. (1980). Ecological carácter displacement. *Ecology*, 61, 163-177.
- Stoecker, R. E. 1972. Competitive relations between sympatric populations of
- Toro-Ibacache, M. V., Manriquez-Soto, G. y Suazo-Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal Morphology, 28*, 977-990.
- Uturunco, A. C. J. (2015). Estudio morfológico y morfométrico de *Emoryzomys* polius (Rodentia: cricetidae) del valle del Alto Marañón, Perú (Tesis de Licenciatura)
 Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- Vallejo, R. M. Guerrero, J. A. y González, F. X. (2017). Patterns of differentiation and disparity in cranial morphology in rodent species of the genus Megadontomys (Rodentia: cricetidae). *Zoological Studies*, *56*, 1-15.
- Van Valkenburgh, B., Theodor, J., Friscia, A., Pollack, A. y Rowe, T. (2004). Respiratory turbinates of canids and felids: a quan- titative comparison. *Journal of Zoology, 264*, 281–293.
- Villalobos-Leiva, A. y Benítez, H. A. (2020). Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva. Parte 2. *International Journal of Morphology, 38*, 1818-1836.

- Walker, W. F. y Liem, K. F. (1994). Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective. Saunders College Publishing.
- Webster, M. y H. D. Sheets. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The Palaeontological Society Papers*, *16*, 163–188.
- Wickens, A.P. (1998). The Causes of Aging. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Wiens, J.J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. Evolution; *International Journal of Organic Evolution, 58*,193–197.
- Williams, S. L. y Ramírez-Pulído, J. (1984). Morphometric variation in the volcano mouse, *Peromyscus* (Neotomodon) alstoni (Mammalian: Cricetidae). *Ann. Carnegie Museum of Natural History*, 53, 163-183.
- Wolff, J. O., Dueser, R. D. y Berry, K. S. (1985). Food habits of sympatric Peromyscus leucopus and Peromyscus maniculatus. Journal of Mammalogy, 66, 795–798.
- Zar, J. H. (2010). Biostatistical Analysis. 5th Ed., Prentice-Hall, Pearson.
- Zelditch, M. L., Bookstien, F. L. y Lundrigan, B. L. (1992). Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, *46*, 1164-1180.
- Zelditch, L. M., Swederrski, D. L., Sheets, H. D. y Fink, W. L. (2004). Geometric morphometrics for biologist: a primer, Nueva York, Elservier Academic Press.
