



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS



FACULTAD
DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Evaluación genética y morfométrica de *Peromyscus fuvvus* y
Handleyomys chapmani de la Sierra de Otontepec, Veracruz

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

ELSA CLAUDIA MOLINA VALENCIA

CO-DIRECTORAS:

Dra. Elizabeth Arellano Arenas

Dra. Daily Martínez Borrego

CUERNAVACA, MORELOS

SEPTIEMBRE, 2023

DEDICATORIA

A mi madre, Claudia.

Por apoyarme en todo momento durante las diferentes etapas de mi formación profesional, por inculcarme valores que me han permitido ser una persona de bien y resiliente, por su paciencia y gran esfuerzo al brindarme la oportunidad de cumplir mis metas, pero más que nada, por su amor incondicional.

A mi abuela, Clemencia.

Mi segunda madre, a quien agradeceré eternamente por su cariño, sus sabios consejos e impulsos para perseguir mis sueños. Este logro es una muestra de la confianza que tenía en mí y aunque ya no pudo verlo, permanecerá siempre en mi corazón y pensamientos.

A mi familia.

Por su apoyo, sus palabras de aliento que de una u otra forma siempre me acompañan, y por brindarme esa red de protección que nunca me deja sola.

A mi segunda familia.

Nolberto y Faustina, gracias por quererme, cuidarme, guiarme y estar conmigo en cada logro, pero sobre todo agradezco tener la fortuna de considerarme su hija.

A mi pareja, Antonio.

Gracias por ser mi confidente, mi fortaleza y un motor para lograr mis objetivos, eres mi mejor ejemplo de perseverancia y constancia, tu amor me motiva a nunca desistir y superarme cada día.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta tesis ha sido posible gracias al apoyo que he recibido, por eso quiero agradecerles de manera muy especial:

A mi directora de tesis Dra. Elizabeth Arellano Arenas, a quien agradezco el darme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo. No solo ha sido una excelente maestra sino también una amiga a la cual admiro y de quien he aprendido muchas cosas. Gracias por compartir su sabiduría conmigo, por la dedicación, paciencia y apoyo que ha brindado a este proyecto, así como sus consejos y motivación durante mi formación como bióloga.

A mi codirectora Dra. Daily Martínez Borrego, por asesorarme y ofrecerme las herramientas necesarias a lo largo de mi aprendizaje en los métodos morfométricos, explicarme y ayudarme a realizar análisis estadísticos, tener la paciencia y disposición a enseñarme el trabajo en laboratorio, pero especialmente, por acompañarme y motivarme en este periodo, siempre compartiendo sus conocimientos y generando en mí un ambiente de confianza, respeto y admiración, así como un vínculo de amistad.

A los miembros que formaron parte de mi comité sinodal: Dr. Francisco X. González Cózatl, Dra. Elizabeth Nava García, Dr. Daryl D. Cruz Flores y Dr. Lázaro Guevara López, gracias por reconocer mi esfuerzo, motivarme y proporcionar sugerencias con la finalidad de mejorar este proyecto.

A la Dra. Marcia Ramírez y la M. en C. Cirene Gutiérrez, por admitir mi ingreso al curso de Morfometría Geométrica UNAM y siempre estar dispuestas a responder mis dudas.

A los responsables de la Colección de Mamíferos del CIByC, por permitirme trabajar en esta área y por las facilidades otorgadas para la consulta de ejemplares en tiempos de pandemia.

A la Universidad Autónoma del Estado de Morelos por ser mi alma mater, a la Facultad de Ciencias Biológicas por brindarme profesores con gran intelecto que inculcaron en mí amor a esta profesión. Finalmente, gracias al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación por proporcionarme las herramientas y el espacio adecuado en el transcurso de mi preparación profesional.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
2. MARCO TEÓRICO.....	4
2.1. Sierra Madre Oriental y Sierra de Otontepec Veracruz.....	4
2.2. Bosques mesófilos.....	5
2.3. Evaluación de la variación morfométrica.....	6
2.3.1. Morfometría tradicional.....	7
2.3.2. Morfometría geométrica.....	7
2.3.3. Variación morfométrica en roedores.....	8
2.4. Evaluación de la divergencia genética.....	9
2.5. <i>Peromyscus furvus</i>	10
2.6. <i>Handleyomys chapmani</i>	12
3. JUSTIFICACIÓN.....	13
4. HIPÓTESIS.....	14
5. OBJETIVOS.....	14
5.1. Objetivo general.....	14
5.2. Objetivos específicos.....	14
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
6.1. Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.....	14
6.1.1. Morfometría tradicional (MT)	15
6.2.1. Morfometría geométrica (MG).....	17
6.2. Evaluación de la variación y diferenciación genética.....	22
7. RESULTADOS.....	26
7.1. Análisis estadísticos de la MT	26

7.2. Análisis estadísticos de la MG.....	33
7.3. Análisis genéticos.....	46
8. DISCUSIÓN.....	51
9. CONCLUSIÓN.....	62
10. PERSPECTIVAS.....	62
11. LITERATURA CITADA.....	63
12. APÉNDICE.....	78

EVALUACIÓN GENÉTICA Y MORFOMÉTRICA DE *Peromyscus fuvvus* Y *Handleyomys chapmani* DE LA SIERRA DE OTONTEPEC, VERACRUZ

RESUMEN

Peromyscus fuvvus y *Handleyomys chapmani* son roedores de la familia Cricetidae, conocidos por sus amplias distribuciones fragmentadas en la provincia biogeográfica de la Sierra Madre Oriental (SMOr). Recientemente se reportó la presencia de estas especies en una discontinuidad fisiogeográfica de esta provincia en el estado de Veracruz; la Sierra de Otontepec (SO). Debido al aislamiento geográfico de la SO, se analizó el grado de diferenciación de estas poblaciones y para cada una de estas especies con respecto a las poblaciones de la SMOr. Para ello se estimaron los patrones de variación morfométrica y genética de las poblaciones de *P. fuvvus* y *H. chapmani* de ambas zonas, y se determinó su grado de divergencia para sugerir conclusiones taxonómicas de las poblaciones de la SO. Para evaluar las diferencias fenéticas y genéticas entre las poblaciones, se emplearon técnicas de morfometría tradicional y geométrica, y análisis de secuencias de ADN mitocondrial, respectivamente. En la MT, se realizaron diferentes análisis estadísticos con el uso de 25 variables lineales. En cuanto a la MG, se utilizaron tres vistas del cráneo y a partir de las variables de forma y tamaño del centroide se realizaron análisis estadísticos y comparaciones pareadas. En los análisis genéticos, se evaluó la variación haplotípica y nucleotídica, y se emplearon los métodos de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana para obtener las filogenias de cada especie usando el gen Citocromo b. En adición, se utilizó el método de delimitación de especies mPTP, además de calcular las distancias genéticas entre los clados obtenidos en las filogenias de cada especie. Los resultados sugieren para la MT y la MG, diferencias significativas con respecto a la forma del cráneo de las poblaciones de *P. fuvvus* y de *H. chapmani* de la SMOr, de su contraparte de la SO. Por otro lado, los análisis con datos moleculares (árboles filogenéticos, delimitación de especies y distancias genéticas) mostraron una alta similitud genética entre las poblaciones de *H. chapmani* de ambas sierras, en tanto, *P. fuvvus* de la SO mostró mayor similitud con la subespecie *P. f. angustirostris*, localizada en la región central de la SMOr. Los resultados de los análisis de datos morfológicos y genéticos sugieren que las poblaciones de *H. chapmani* y *P. fuvvus* de la SO son conspecíficas con sus iguales de la SMOr.

1. INTRODUCCIÓN

La sistemática es la disciplina biológica dedicada al estudio de la diversidad de los seres vivos (Mayr, 1982) y de los patrones evolutivos que expresan el aparente orden jerárquico de la naturaleza (Eldredge y Cracraft, 1980). Históricamente los datos sobre el número de especies han aumentado el conocimiento sistemático; sin embargo, uno de los principales motivos por el que aún no se tiene un inventario completo de la biodiversidad es que algunas áreas de distribución son de difícil acceso y se dificulta la recolecta de especímenes. De igual forma, la existencia de especies que son difíciles de distinguir morfológicamente (especies crípticas; Bickford *et al.*, 2007) dificulta el completar la descripción de toda la biodiversidad (González-Cózatl *et al.*, 2009).

En los primeros trabajos de sistemática, las comparaciones entre taxones se hicieron a partir de caracteres morfológicos cualitativos y, posteriormente se adicionaron los caracteres cuantitativos (morfométricos). En la actualidad, además de los análisis morfométricos y morfológicos, se emplean análisis de caracteres moleculares, los cuales han permitido hacer aproximaciones más puntuales en la detección de especies (Ávila-Valle *et al.*, 2005). En ese sentido, estos análisis en conjunto acercan a la sistemática a descubrir, identificar y clasificar a la biodiversidad de una manera más precisa, e incluso algunos estudios apoyan la existencia de congruencia entre la diferenciación molecular y la morfológica (Omland, 1997; Polly, 2001; Pavan y Marroig, 2016).

Un grupo altamente diverso es el de los mamíferos, con aproximadamente 6,495 especies actuales (Burgin *et al.*, 2018). Dentro de ellos, el orden Rodentia es de los más diversos, representando en la región Neotropical a más del 50% de los mamíferos (Patton *et al.*, 2015). En América, las ratas y ratones están incluidos principalmente en las familias Cricetidae y Heteromyidae. La primera, cuyos integrantes son conocidos como ratones silvestres del Nuevo Mundo (Wilson y Reeder, 2005) presenta la mayor diversidad ya que contiene aproximadamente 792 especies (Burgin *et al.*, 2018), de las cuales 142 (23 géneros) se encuentran en México (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014).

En México, una de las regiones con mayor diversidad de ratones cricétidos es la Sierra Madre Oriental (SMOr), un área de orografía accidentada que domina el noreste mexicano y en donde se encuentran bosques mesófilos de montaña, que corresponden a uno de los ecosistemas más vulnerables (BMM; Luna-Vega *et al.*, 2001). Este tipo de hábitat se caracteriza por poseer factores abióticos muy representativos, por su alta biodiversidad y número de endemismos, así como por su distribución actualmente fragmentada (Rzedowsky, 1981; 1996). Estas características la convierten en un área de particular interés para realizar estudios filogenéticos de las especies que lo habitan, en especial de las que son exclusivas de este, como es el caso de los roedores cricétidos *Peromyscus fuvvus* (Allen y Chapman, 1897) y *Handleyomys chapmani* (Thomas, 1898).

Recientes observaciones y recolectas de campo, han demostrado la presencia de estas dos especies en la Sierra de Otontepec (SO), Veracruz (Dra. D. Martínez, comunicación personal, 03 noviembre de 2020). Esta formación montañosa, representa una porción aislada al este de la SMOr y se localiza hacia la región norte de Veracruz en la vertiente del Golfo de México (Domínguez-Barradas *et al.*, 2015). Los registros geológicos acerca de la formación de esta estructura geográfica durante la conformación de la SMOr son escasos, lo cual es una limitante para conocer la historia biogeográfica de esta zona (Eguíluz *et al.*, 2000). Esto ha afectado al poco conocimiento sobre el estado actual de las especies distribuidas en dicha región, en especial de los mamíferos (González-Christen *et al.*, 2012).

En el presente trabajo se analiza el grado de diferenciación debido al aislamiento geográfico de las poblaciones de *P. fuvvus* y *H. chapmani* distribuidas en la SMOr y la SO, mediante la evaluación de su variación morfométrica y genética. Para ello, se emplean métodos de análisis de datos morfométricos craneales (tradicionales y geométricos) y de secuencias de ADN. En adición, con los resultados obtenidos, se hacen sugerencias taxonómicas y de relaciones evolutivas sobre las poblaciones de ambas especies en la SO. Esta información ayudará a proponer estrategias de conservación enfocadas en la fauna de esta área.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Sierra Madre Oriental y Sierra de Otontepec, Veracruz.

La SMOr constituye una región de relieve montañoso y de estratos complejos ubicados al noreste de México; la cual abarca 22,015,066 ha (Cervantes *et al.*, 1990), que representan el 11% de la superficie del país (Salinas, 2015). Es una de las regiones orográficas de tipo sedimentario marino más notables y biodiversas de México, compuesta de diferentes geoformas y rocas sedimentarias que han permitido el desarrollo de condiciones climatológicas variadas, que a su vez favorecen el desarrollo de diferentes ecosistemas y una amplia diversidad florística (Luna-Vega *et al.*, 2004). Estudios como el de Halffter (1965), la postulan como uno de los corredores más importantes que vinculan las regiones Neotropical y Neártica, denominándola Área de Transición Centroamérica-México. Estas montañas presentan un alto número de especies de amplia distribución en bosques tropicales y BMM (Salinas, 2015); esta gran biodiversidad se debe a su ubicación como barrera entre el mar y la altiplanicie (Luna-Vega *et al.*, 2004).

Dentro de esta sierra se encuentra La Reserva Ecológica “Sierra de Otontepec”, una porción aislada que se localiza al este de la SMOr y en el norte de Veracruz (Figura 1). Posee un ecosistema con enorme riqueza de flora y fauna, sin embargo, son escasos los reportes de su biodiversidad (Domínguez-Barradas *et al.*, 2015). La superficie abarca 15,152 ha y cubre un gradiente altitudinal que va de los 350 a los 1,320 msnm, por lo que presenta condiciones ambientales variables que permiten el desarrollo de diferentes ecosistemas (Rodríguez-Luna *et al.*, 2011). Por ejemplo, presenta un pequeño relicto de BMM, el cual ha sido impactado por las actividades humanas, aun cuando se reconoce como uno de los mejores conservados del estado de Veracruz (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 1996; SEDESMA, 2007). A pesar de ello, todavía no se tiene considerado en la descripción de los BMM de México elaborada por CONABIO (2010). La riqueza faunística de la región está fuertemente asociada al tipo de vegetación y aunque este componente ha sido poco estudiado dentro de la reserva, el registro histórico sugiere la presencia de 505 especies de vertebrados, pertenecientes a tres grupos principales: 100 especies de

mamíferos, 350 de aves y 55 de reptiles (SEDESMA, 2007). Debido a esto, es importante realizar inventarios biológicos o actualizar los registros publicados para aportar información base sobre la diversidad y conservación de mamíferos terrestres de esta reserva ecológica.

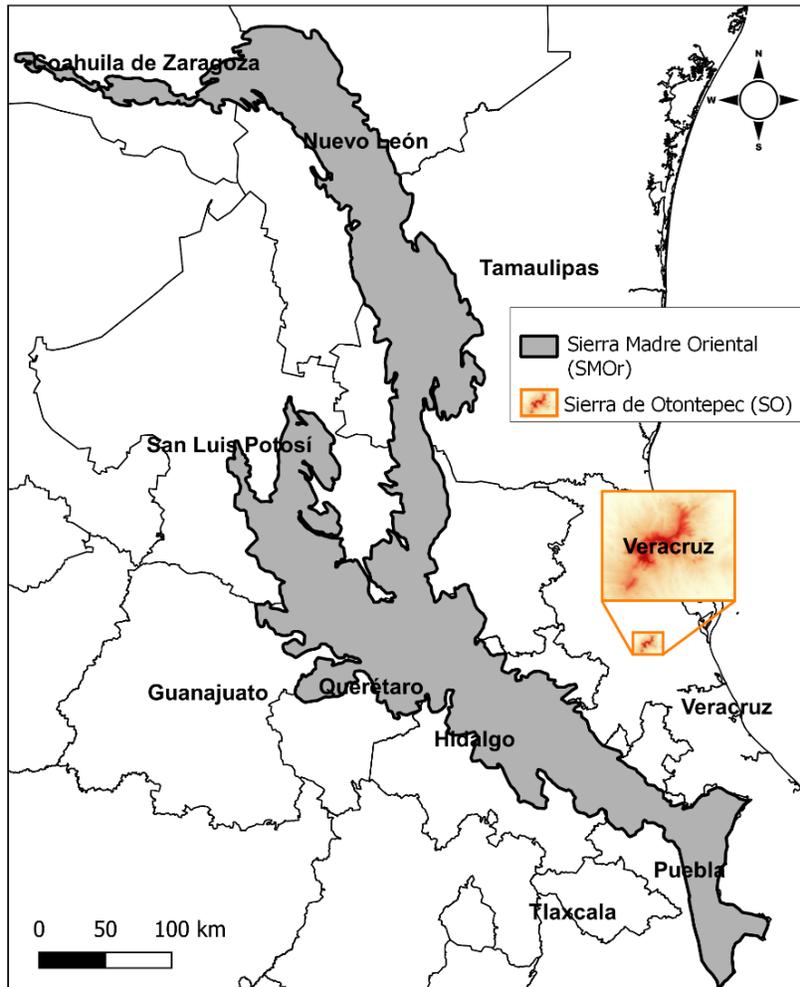


Figura 1. Localización de la Sierra Madre Oriental y la Reserva Ecológica “Sierra de Otontepec”.

2.2. Bosques mesófilos de montaña.

Los BMM (Rzedowski, 1978) se localizan entre los 800 y 2,200 msnm (Challenger y Soberón, 2008), debido a esta posición representan un tipo de vegetación intermedia entre la tropical y la templada (Meave *et al.*, 1992; Challenger, 1998). La posición geográfica de este ecosistema, su aislamiento, orografía, tipo de vegetación, además de su historia geológica y climática, son

variables que favorecen al gran número de especies por unidad de superficie, y la endemidad específica de varios grupos (Hamilton *et al.*, 1995; Carleton *et al.*, 2002; Villaseñor, 2010). Los roedores cricétidos están muy bien representados en estos bosques, con un total de 72 taxones, siendo el género *Peromyscus* el más diverso con 22 especies (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014); mientras que del género *Handleyomys* (Weksler *et al.*, 2006), existen tres especies que conforman el grupo *alfaroi* (González-Ruiz *et al.*, 2014).

Hoy en día, los BMM se encuentran fragmentados en diversas regiones de México, formando islas que en ocasiones se encuentran separadas unas de otras por grandes distancias, en muchos casos infranqueables para las especies (González-Ruiz *et al.*, 2014). Este aislamiento ha brindado un escenario de segmentación de especies que en algún momento durante las glaciaciones pudieron tener una distribución continua y que en ocasiones representan especies crípticas (Sullivan *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2005; González-Cózatl *et al.*, 2009; Almendra *et al.*, 2014; 2018; Cruz-Gómez, 2018; Pérez, 2020). De esta manera, debido a que el flujo de genes entre poblaciones se interrumpe, se diferenciarán debido a las presiones de selección o por los cambios que se produzcan en el fenotipo y/o genotipo de los organismos, potenciando los procesos de especiación (Coyne y Orr, 2004; Nosil, 2008; Smith *et al.*, 2014) y generando historias evolutivas complejas de gran interés para investigaciones (Hooper, 1952; Engstrom *et al.*, 1981; Carleton *et al.*, 2002; Arellano *et al.*, 2005; León-Paniagua *et al.*, 2007).

2.3. Evaluación de la variación morfométrica.

Históricamente, las clasificaciones taxonómicas de los organismos y los estudios evolutivos se han basado en descripciones morfológicas (Van Der Molen *et al.*, 2007). El desarrollo de la teoría y los métodos morfométricos, han proporcionado herramientas para describir y comparar la variación geográfica y no geográfica de la biodiversidad (De Luna, 2020). Tradicionalmente, las aplicaciones de la morfometría en sistemática han sido con el objetivo de agrupar y distinguir fenéticamente grupos taxonómicos (Bezerra y Oliveira, 2010; Canto *et al.*, 2017).

2.3.1. Morfométrica tradicional.

La morfometría tradicional (MT) se basa en la evaluación de variables de distancias lineales entre puntos anatómicos, las cuales son tomadas directa o indirectamente de un organismo o estructura, y en algunos casos emplea ángulos, proporciones y áreas (Katzenberg, 2008). A partir de matrices de varianza - covarianza construidas con distancias convertidas a logaritmos naturales, hace combinaciones lineales de todas las variables, donde cada una de estas representa una porción de la variación original. Para estudiar estas variables, se aplican análisis estadísticos univariados y multivariados (Jaramillo y Dujardin, 2002).

Hasta hace poco, este tipo de análisis morfométrico fue el más utilizado a nivel taxonómico (Rohlf, 1990; Adams *et al.*, 2004), sin embargo, se reconocen algunas problemáticas; la correlación entre las medidas lineales y el tamaño de los especímenes, no tener un método de corrección de tamaño, la pérdida de poder estadístico y la incapacidad de reproducir visualmente en dos o tres dimensiones el patrón de variación de la forma de los objetos (Bookstein, 1991). No obstante, su uso sigue siendo importante al menos para estudios de enfoque taxonómico, ya que las descripciones originales de las especies están basadas principalmente en la MT.

2.3.2. Morfometría geométrica.

Kendall (1977) sentó las bases de la metodología que dieron solución a los vacíos de la MT, definiendo a la forma como “toda información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición, escala y rotación”. Es así como los estudios morfométricos comenzaron a centrarse en la “forma de las estructuras” al adoptar nuevas técnicas adicionales, siendo el enfoque conocido como morfometría geométrica (MG; Villalobos-Leiva y Benítez, 2020). La MG cuantifica la variación morfométrica a través de la interacción entre la biología, la geometría y la estadística (Bookstein, 1996; Rohlf y Corti, 2000; Adams *et al.*, 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009). En ella, “la forma” no se describe en términos de sus dimensiones, sino de la relación espacial entre sus partes (Kendall, 1977; Bookstein, 1996; Toro-Ibacache *et al.*, 2010; Zelditch y Swiderski, 2012).

La principal ventaja que tiene esta técnica radica en que las variables de forma y tamaño se pueden analizar de manera independiente, a partir del desplazamiento en el plano bidimensional (2D) o tridimensional (3D) de un conjunto de puntos o marcas morfométricas (Zelditch *et al.*, 2004). La relación espacial de las marcas se conserva a lo largo de todo el análisis, lo que permite “reconstruir” con tanta precisión como se desee la forma y el tamaño del espécimen estudiado (Mitteroecker y Gunz, 2009). Para la localización de estructuras homólogas, se utilizan principalmente dos variables; los contornos y los puntos anatómicos de referencia (PAR), que son loci anatómicos que no alteran su posición topológica relativamente a otros PAR y proveen una cobertura adecuada de la forma (Zelditch *et al.*, 2004). En ocasiones, las estructuras biológicas son superficies planas o lisas en las que es difícil establecer marcas o éstas no cubren totalmente la forma a analizar, para ello se utilizan semimarcas; puntos distribuidos uniformemente a lo largo de esta superficie (Bookstein, 1991).

2.3.3. Variación morfométrica en roedores.

En los estudios sobre variabilidad morfológica de los mamíferos, suele darse énfasis a cambios fenotípicos centrados en las estructuras esqueléticas, principalmente cráneo y mandíbula (Fornel *et al.*, 2010), por lo que, el cráneo constituye un elemento de gran importancia para la filiación taxonómica (Parés-Casanova, 2014).

Actualmente, los estudios sobre la variación morfométrica aplicados a la sistemática de roedores se centran en el análisis de cráneos a través de la MT y la MG. Son pocos los estudios que evalúan la variación intrapoblacional, tal es el caso de Arellano *et al.* (2012) quienes usaron técnicas morfométricas en 21 medidas externas para describir la variación y la alometría del crecimiento de *Reithrodontomys mexicanus* de la Sierra de Juárez, Oaxaca, a través del cráneo y esqueleto. Por el contrario, los estudios inter - poblacionales o inter - especies son más comunes, por ejemplo, el de Vallejo *et al.* (2017) quienes evaluaron los patrones de variación morfológica y de diferenciación en el cráneo y la mandíbula dentro y entre las especies del género

Megadontomys. En general, sus resultados fueron congruentes con el reconocimiento de tres morfotipos dentro del género, equivalentes a los clados definidos por secuencias de ADN del gen Citocromo b (Vallejo y González-Cózatl, 2012).

Otro ejemplo es el de Lorenzo-Abundez (2015), en el cual utilizó técnicas de morfometría tradicional y geométrica para encontrar los caracteres morfométricos que permitieran diferenciar de manera operativa a las especies simpátricas *Peromyscus levipes* y *P. melanophrys* en el estado de Morelos, siendo la longitud total y longitud de la cola las medidas somáticas identificadas para este fin. De manera similar, López-Arriaga (2019) realizó análisis de morfometría tradicional y geométrica para describir el patrón de variación entre el cráneo de *H. chapmani* y *H. guerrerensis*, con el fin de estimar si existe congruencia entre los datos morfométricos y moleculares. Las conclusiones de su estudio coinciden con los resultados de análisis genéticos reportados por Almendra *et al.* (2014; 2018).

2.4. Evaluación de la divergencia genética.

Las poblaciones de la mayoría de las especies muestran cierta estructuración o diferenciación genética, como resultados de procesos históricos y la formación de barreras ambientales (Hewitt, 2000). Desde la década de los 90's y hasta la actualidad, los caracteres más usados para evaluar el grado de diferenciación o divergencia entre poblaciones o especies son las comparaciones de secuencias de ADN, siendo los genes mitocondriales los más utilizados en vertebrados (Nieto-Montes de Oca y Llorente, 1994).

El ADN mitocondrial (ADNmt) evoluciona más rápido que el nuclear, debido entre otras cosas a su ineficiente mecanismo de reparación durante la replicación, lo cual le confiere ventajas como marcador molecular (Brown, 1985; Castro *et al.*, 1998; Bradley y Baker, 2001). Además, es heredado por vía materna (con algunas excepciones), lo que le confiere una sola historia genealógica a través del linaje materno (Castro *et al.*, 1998). Dentro de este genoma, el gen mitocondrial Citocromo b (Cyt-b) de aproximadamente 1,200 nucleótidos, ha sido extensamente

usado en mamíferos (Tobe *et al.*, 2010), y ha demostrado tener gran utilidad en estudios de taxonomía y sistemática filogenética en ratones (Nava-García, 2004; Arellano *et al.*, 2005; Vallejo y González-Cózatl, 2012; Hardy *et al.*, 2013; Almendra *et al.*, 2014; 2018; Román-Colín, 2015; Nava-García *et al.*, 2016; Vallejo *et al.*, 2017; Martínez-Borrego *et al.*, 2021). Pese a que este gen evoluciona lentamente en términos de sustituciones no sinónimas, la tasa de evolución en posiciones silenciosas es rápida (Irwin *et al.*, 1991), permitiendo su utilidad en el estudio de complejos de especies, grupos evolutivamente cercanos y a veces morfológicamente similares, e incluso al interior de las especies (Meyer 1994).

Los datos moleculares han sido utilizados para determinar niveles de divergencia entre y dentro de especies de roedores (Arellano *et al.*, 2005; Bradley *et al.*, 2007; Almendra *et al.*, 2014; 2018; Martínez-Borrego *et al.*, 2021), o para estimar los patrones de variación y tiempos de divergencia entre poblaciones alopátricas (Vallejo y González-Cózatl, 2012; Hardy *et al.*, 2013; Nava-García *et al.*, 2016; Bradley *et al.*, 2016; León-Tapia *et al.*, 2020; Cruz-Gómez *et al.*, 2021; Martínez-Borrego *et al.*, 2021). En el mismo sentido, los caracteres moleculares a la par con los datos morfométricos han tenido un amplio uso en la reconstrucción de filogenias con roedores (Teta, 2013; Vallejo, 2013; Nava-García, 2016; Brito *et al.*, 2017; Pérez, 2020; Bradley *et al.*, 2022).

2.5. *Peromyscus furvus*.

Peromyscus furvus (Allen y Chapman, 1897) es un roedor cricétido comúnmente llamado ratón ciervo negruzco, debido a su coloración de pelaje característicamente oscura. Es una de las 56 especies del género *Peromyscus*; es de gran tamaño en comparación con la mayoría de sus congéneres (Rogers y Skoy, 2011). Allen y Chapman (1897) la describieron como una especie que se distinguía por un cráneo grande, fuerte y pesado, con pelaje dorsal color marrón - melánico (Huckaby, 1980), manos y pies blancos, partes inferiores gris blanquecino y en ocasiones los adultos poseen la punta de la cola blanca (Rogers y Skoy 2011). En general, todas las

poblaciones conocidas como *P. fuvvus* comparten orejas grandes, una cola larga ligeramente escamosa y un tamaño de mediano a grande (Rogers y Skoy, 2011).

Esta especie es endémica de la SMOr, sus poblaciones están principalmente asociadas a los BMM entre los 1,300 - 2,950 msnm (Musser, 1964; Hall, 1971). Sus representantes exhiben una distribución discontinua desde el sureste de San Luis Potosí, a lo largo de la SMOr, pasando por la Faja Volcánica Transmexicana hacia el sur en la Sierra Norte de Oaxaca (Rogers y Skoy, 2011).

La especie fue originalmente descrita a partir de ejemplares recolectados cerca de Xalapa, Veracruz (Allen y Chapman, 1897; Harris *et al.*, 2000), y su taxonomía ha sido compleja desde mediados del siglo pasado. Con la descripción de nuevas poblaciones relativamente diferentes en su morfología (*P. latirostris* [Dalquest, 1950] y *P. angustirostris* [Hall y Álvarez, 1961]), el estado monotípico de la especie fue cuestionado por varios autores (Musser, 1964; Hall, 1968). Eventualmente, la hipótesis de la existencia de especies crípticas también fue evaluada utilizando datos morfométricos y moleculares (Harris y Rogers, 1999; Harris *et al.*, 2000; Ávila-Valle *et al.*, 2012; Cruz-Gómez *et al.*, 2021), y análisis de modelado de nicho (Martínez-Gordillo *et al.*, 2010). Además, la población de esta especie que se distribuye en el norte de Oaxaca, que es la porción más sureña de su rango geográfico, se ha sugerido como una nueva especie, la cual no ha sido formalmente descrita y nombrada (Harris *et al.*, 2000).

La propuesta más reciente de Cruz-Gómez *et al.* (2021) considera que *P. fuvvus* (*sensu lato*) es un complejo de especies compuesta por tres unidades alopátricas aisladas entre sí por valles fluviales bajos (Carleton, 1989; Harris y Rogers, 1999). La primera comprende a *P. f. latirostris*, distribuida en el norte de la SMOr (San Luis Potosí y Querétaro); la segunda a las subespecies localizadas en el centro: *P. f. angustirostris* (Hidalgo, Puebla y Veracruz) y *P. f. fuvvus* (Xalapa y sus alrededores); y la tercera a la población del Puerto de la Soledad, Oaxaca (Figura 2).

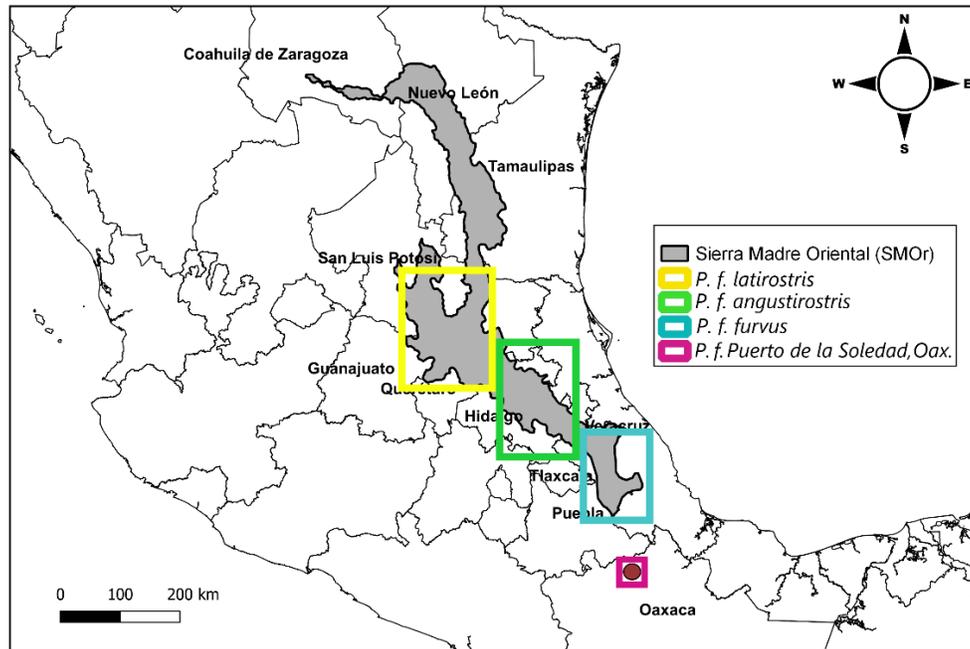


Figura 2. Distribución geográfica de *Peromyscus furvus* en la Sierra Madre Oriental y Puerto de la Soledad, Oaxaca.

2.6. *Handleyomys chapmani*.

El epíteto específico *chapmani* se asignó a los especímenes de *Handleyomys* de Xalapa, Veracruz (Thomas, 1898). De acuerdo con Goldman (1918), en el adulto las partes superiores son casi ocráceas - rojizas, a lo largo de las mejillas y la parte de los costados el pelaje es más leonado, contrario a las partes inferiores donde el tono es blanquecino o beige pálido. Las orejas generalmente son negras con manchas claras, los pies y cola muy parecidos a *H. alfaro*, pero el tono general de las partes superiores de *H. chapmani* es en promedio un poco más leonado. En relación con su forma, tiende a ser relativamente más ancho que *H. alfaro*.

El principal hábitat de esta especie son los BMM de la SMOr (desde Tamaulipas hasta Veracruz) y el Sistema Montañoso en el norte de Oaxaca (OH) (Musser y Carleton, 2005; Figura 3). Anteriormente se consideraba que *H. chapmani* se distribuía en la Sierra Madre del Sur (SMS), contemplando dos subespecies: *H. c. chapmani* y *H. c. guerrerensis*. Sin embargo, estudios moleculares y morfométricos (Almendra *et al.*, 2014; 2018; López-Arriaga, 2019) reconocieron que estas dos subespecies representan especies distintas, *H. chapmani* y *H. guerrerensis*,

respectivamente. Además, Almendra *et al.* (2014) señalaron que a pesar de la distribución de *H. chapmani* (SMOr - OH) en estas dos cadenas montañosas aisladas entre sí, sus análisis filogenéticos no mostraron diferenciación genética entre los individuos de esta especie. En este mismo estudio se sugirió que *H. saturator* representa el grupo hermano de *H. chapmani* (Almendra *et al.*, 2014; 2018).

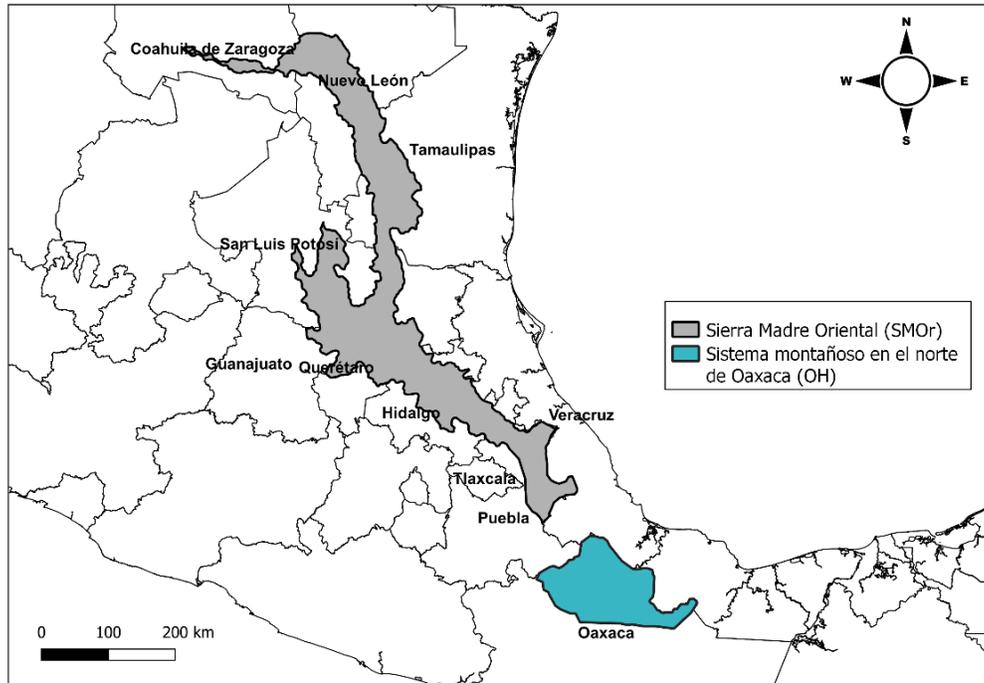


Figura 3. Distribución geográfica de *Handleyomys chapmani* en la Sierra Madre Oriental y Tierras Altas de Oaxaca, México.

3. JUSTIFICACIÓN

La SO, como discontinuidad fisiográfica de la SMOr, representa un potencial modelo de estudio para los procesos que determinan la diversidad de roedores. Esto es debido a que las características climáticas, fisiográficas y geológicas que presenta, pudieran haber favorecido el aislamiento geográfico de sus poblaciones. Por lo tanto, resulta necesario evaluar el posible efecto que tiene dicho aislamiento sobre la variación de las poblaciones de *P. fuvus* y *H. chapmani* distribuidas en ambas regiones. La posible variación se analizará utilizando datos

morfométricos y moleculares. De resultar significativa la variación, se harán las recomendaciones pertinentes sobre el estatus taxonómico de las poblaciones que ocurren en la SO.

4. HIPÓTESIS

Las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* de la SO, presentan niveles significativos de diferenciación morfométrica y/o genética con respecto a las poblaciones de estas especies de la SMOr.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general.

Evaluar el grado de diferenciación morfométrica y genética de las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* de la SO, Veracruz.

5.2. Objetivos específicos.

1. Estimar la variación intraespecífica morfométrica y genética de las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* de la SO y de la SMOr.
2. Determinar el grado de divergencia morfométrica y genética entre las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* de ambas regiones.
3. Hacer recomendaciones taxonómicas de las poblaciones de las dos especies de la SO.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.

Obtención de ejemplares.

Los especímenes utilizados en este trabajo correspondientes a la SO fueron obtenidos en un previo trabajo de campo, mientras que los organismos referibles a la SMOr se encuentran

depositados en la Colección de Mamíferos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CMC) de la UAEM, y fueron clasificados como adultos por el grado de desgaste de los molares y la coloración del pelaje. Como representantes de *Peromyscus fuvvus* fueron utilizados 27 individuos (Apéndice 1). De estos, 10 corresponden a la población *P. fuvvus* de la SO, mientras que, 17 representan a las subespecies *P. f. angustirostris* y *P. f. fuvvus* distribuidas en la SMOr. Lo anterior acorde con su designación taxonómica actual y su procedencia geográfica (Harris *et al.*, 2000; Ávila-Valle *et al.*, 2012; Cruz-Gómez *et al.*, 2021). En cuanto a *H. chapmani*, se emplearon 20 individuos (Apéndice 2), de los cuales 10 forman parte de la SO y 10 de la SMOr.

6.1.1. Morfometría tradicional.

Obtención de datos morfométricos.

Utilizando un vernier marca Neiko (resolución 0,01 mm), se seleccionaron 25 medidas lineales tomadas del cráneo: Longitud de los nasales (LONA), Longitud del rostro (LORO), Máxima longitud del cráneo (MLC), Longitud de los frontales (LOFR), Longitud del parietal (LOPA), Longitud del zigomático (LZ), Ancho del parietal (ANP), Ancho del nasal (ANNA), Ancho del frontal (ANFR), Ancho del escamoso (ANES), Abertura del arco zigomático (AARZ), Longitud del foramen incisivo (LFI), Longitud del puente del paladar (LPL), Longitud cóndilo basal (LCB), Longitud basal (LB), Longitud cóndilo/tercer molar (LC3M), Longitud de la bula timpánica (LOBU), Ancho de la bula timpánica (ANBU), Ancho del foramen magnum (ANFM), Ancho de la placa zigomática (APZ), Ancho escamoso/fosa mesopterigoidea (APEM), Ancho intermastoidal (AM), Ancho del zigomático (AZ), Profundidad del cráneo (PC), y Anchura de la constricción interorbital (ACI) (Figura 4). Estas medidas craneales fueron seleccionadas por su grado de eficacia en estudios previos con roedores (Hooper, 1952; Ramírez-Pulido *et al.*, 1991; Rivas y Péfaur, 1999; Barčiová y Macholán, 2009; Arellano *et al.*, 2012; Mora *et al.*, 2013).

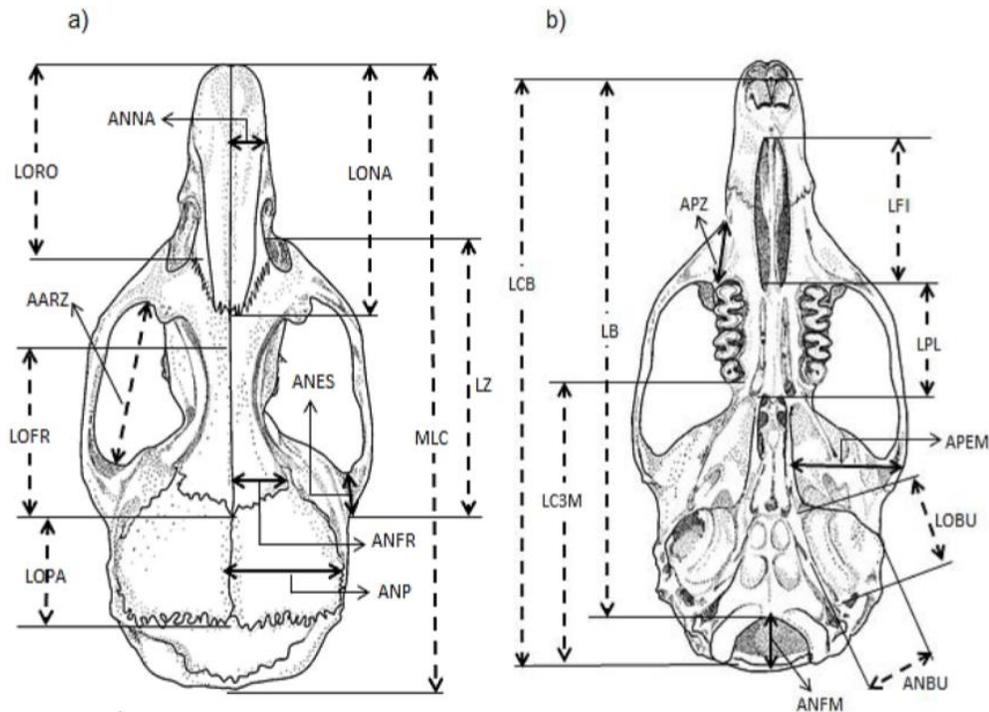


Figura 4. Vista dorsal (a) y vista ventral (b) del cráneo, mostrando las medidas utilizadas en este estudio para *Peromyscus furvus* y *Handleyomys chapmani* (Tomado de Lorenzo-Abundez, 2015).

Análisis Estadísticos de la Morfometría tradicional.

Análisis de correlación.

Previo al análisis de los datos para estimar la variación y diferenciación a partir de las medidas lineales del cráneo, fueron evaluadas las premisas de normalidad y homogeneidad de varianza en el programa Statistica 14.0 (Statsoft, 2020). A partir de ello, se realizó una prueba de correlación de Spearman y fueron eliminadas aquellas variables que se encontraron altamente correlacionadas ($r \leq 0.90$) para proceder con los análisis siguientes.

Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.

Como parte del estudio de la variación morfométrica, en ambas especies se estimaron los estadísticos descriptivos para cada variable, con la finalidad de observar la variación existente entre sus poblaciones. Para evaluar las diferencias morfométricas entre las poblaciones de *P.*

furvus, se realizó un ANOVA o un Kruskal-Wallis, acorde con las variables que cumplieron o no las premisas de normalidad y homogeneidad de varianza, respectivamente.

Seguido de esto, se realizó una prueba de múltiples comparaciones para determinar entre que poblaciones ocurrían las diferencias. En el caso de *H. chapmani*, fue empleada la prueba paramétrica *t* de Student y la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa Statistica 14.0.

6.1.2. Morfometría geométrica.

Obtención de datos morfométricos.

Se fotografiaron las vistas ventral, dorsal y lateral del cráneo de los individuos de ambas especies, con una cámara Canon modelo DS126181. Las estructuras óseas fueron montadas sobre un fondo negro con el objetivo de lograr una mayor fijación y que estuvieran orientadas en el mismo plano. Se utilizó una regla milimétrica como escala comparativa entre cada imagen digital, lo cual permitió minimizar el error durante la toma de fotografías. Todos los cráneos fueron fotografiados por la misma persona con el previo establecimiento de un protocolo para este fin.

Una vez obtenidas las fotografías se procedió a colocar las marcas y semimarcas en las diferentes vistas del cráneo. En la vista ventral se digitalizaron 24 PAR y 20 semimarcas (Tabla 1; Figura 5); en la dorsal 20 PAR y 15 semimarcas (Tabla 2; Figura 6) y en la lateral 11 PAR y 41 semimarcas (Tabla 3; Figura 7). Las configuraciones de PAR que se usaron en este trabajo han sido empleadas en estudios previos de roedores de la familia Cricetidae (Lorenzo-Abundez, 2015; Nava-García, 2016; Vallejo *et al.*, 2017; López-Arriaga, 2019). Para la digitalización de las marcas y semimarcas en las estructuras craneales, se empleó el programa TPSDig de la serie IMP (Sheets, 2019), asumiendo la homología posicional entre individuos (Zelditch *et al.*, 2004). Para evitar la redundancia de datos, los PAR se colocaron en un solo lado del cráneo, debido a que se asume como una estructura con simetría bilateral.

Tabla 1. Número y posición de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas en la vista ventral del cráneo.

PAR (VISTA VENTRAL)	
1	Base de los incisivos
2	Intersección entre el premaxilar y el maxilar
3	Margen entre el maxilar y el zigomático
4	Borde exterior de la placa zigomática
5	Borde interior de la placa zigomática
6-25	Semimarcas
26	Borde interior del escamoso
27	Punto medio del margen posterior de la fosa glenoidea
28	Bula timpánica
29	Saliente del basioccipital
30	Borde superior del foramen magnum
31	Extremo posterior del foramen magnum
32	Extremo anterior del foramen magnum
33	Basiesfenoides
34	Extremo del basiesfenoides
35	Huesecillo de la fosa mesopterigoidea
36	Margen posterior del palatino
37	Proceso pterigoideo externo
38	Unión entre el 2° molar y el 3° molar
39	Unión entre el 1° molar y el 2° molar
40	Punto anterior del alveolo del primer premolar
41	Extremo posterior del lado izquierdo del foramen incisivo
42	Extremo anterior del lado izquierdo del foramen incisivo
43	Extremidad anterior de sutura entre premaxilares
44	Extremo anterior del nasal

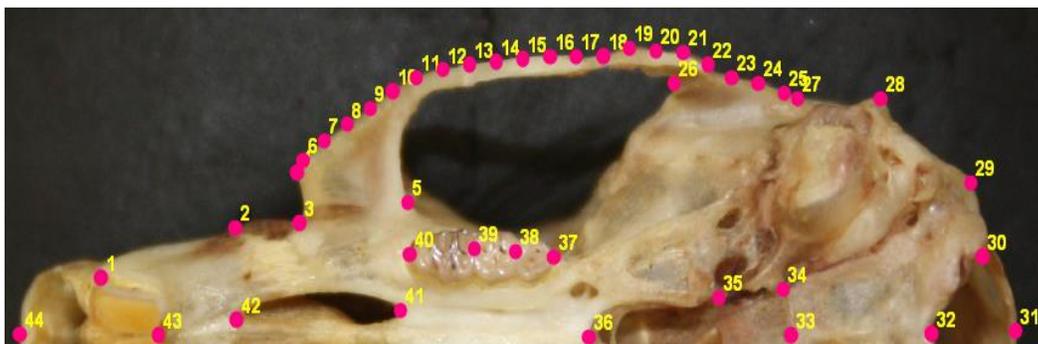


Figura 5. Ubicación de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas en la vista ventral del cráneo. Los números están asociados a la Tabla 1.

Tabla 2. Número y posición de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas en la vista dorsal del cráneo.

PAR (VISTA DORSAL)	
1	Unión entre el nasal y el premaxilar
2	Borde anterior del lagrimal
3	Margen entre el maxilar y el zigomático
4	Borde interior del lagrimal
5	Espina zigomática
6	Borde anterior del proceso supraorbital
7	Borde posterior del proceso supraorbital
8	Punto de unión de la placa y el arco zigomático
9	Margen del frontal
10	Borde interior del escamoso
11	Borde exterior del escamoso
12-26	Semimarcas
27	Occipital
28	Margen posterior del interparietal
29	Unión ente los parietales y el interparietal
30	Unión entre el parietal, interparietal y occipital
31	Unión entre los frontales y los parietales
32	Unión lateral superior del frontal y parietal
33	Constricción interorbital
34	Extremo posterior de los nasales
35	Extremo anterior de los nasales

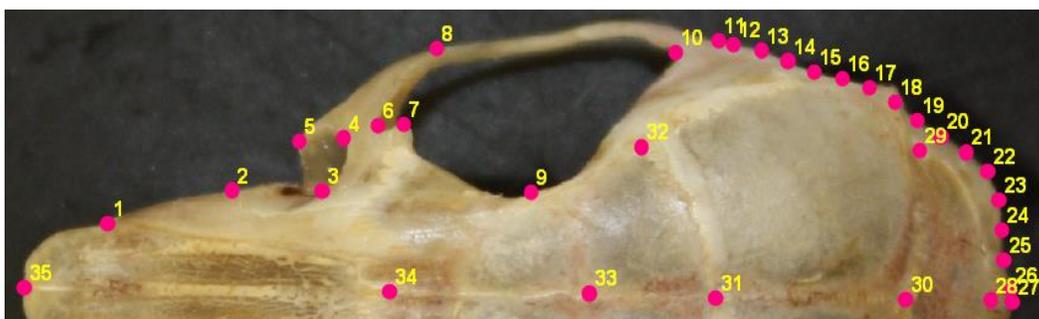


Figura 6. Ubicación de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas en vista dorsal del cráneo. Los números están asociados a la Tabla 2.

Tabla 3. Número y posición de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas para la vista lateral del cráneo.

PAR (VISTA LATERAL)	
1	Punto de unión entre el nasal y el frontal

2-7	Semimarcas
8	Unión entre los frontales y los parietales
9-18	Semimarcas
19	Punto de unión entre el interparietal y el occipital
20-29	Semimarcas
30	Punto de unión entre la bula timpánica y el proceso paramastoideo
31	Alveolo del tercer molar
32	Alveolo del premolar
33	Punto más anterior de unión entre el premaxilar y maxilar
34	Punto más anterior de unión entre el premaxilar y el incisivo
35	Punto más posterior de unión entre el premaxilar y el incisivo
36	Punto más anterior de unión entre el nasal y el premaxilar
37	Punto más anterior del hueso nasal
38-52	Semimarcas

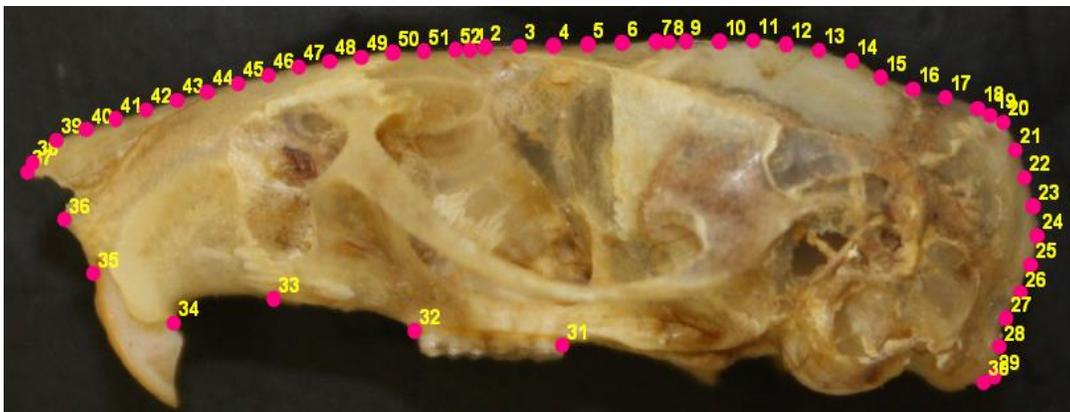


Figura 7. Ubicación de los puntos anatómicos de referencia y semimarcas en vista lateral del cráneo. Los números están asociados a la Tabla 3.

Posteriormente, para cada una de las vistas se eliminó la variación asociada a los efectos de posición, orientación y escala (Rohlf, 1990), mediante un Análisis de Procrustes Generalizado con el paquete geomorph 4.0.1 (Adams *et al.*, 2021) de la librería R (R Core Team, 2020). Durante este proceso, las semimarcas de las estructuras se deslizaron a lo largo de sus vectores tangentes hasta alcanzar el punto mínimo de energía de flexión total. Además, se obtuvieron las variables de forma y tamaño del centroide (TC), utilizadas en los análisis estadísticos posteriores.

Análisis Estadísticos de la Morfometría geométrica.

Dimorfismo sexual y alometría del cráneo.

Para evaluar la presencia de dimorfismo sexual con respecto a la forma de cada vista craneal y determinar si los datos de los sexos se evaluarían juntos o separados, en *P. furvus* y *H. chapmani* se realizó un Procrustes ANOVA (Goodall, 1991; Anderson, 2001) con el paquete geomorph 4.0.1. En cuanto al TC, este análisis se efectuó con el paquete RRPP (Collyer y Adams, 2018). En cada especie, se evaluó el posible efecto alométrico en el paquete geomorph 4.0.1, empleando regresiones multivariadas, donde la forma (Coordenadas Procrustes) constituyó la variable dependiente y el TC la independiente. Este análisis permitió estimar qué porcentaje del cambio en la forma es explicado por el tamaño de las estructuras analizadas.

Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.

Se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) exploratorios tanto en *P. furvus* como en *H. chapmani* con el objetivo de observar los patrones de variación en las tres vistas analizadas. Para la visualización del ordenamiento de los datos en el morfoespacio, se utilizaron los dos primeros componentes de cada vista craneal de *P. furvus* (con casi el 75% de la varianza acumulada) y *H. chapmani* (más del 80% de la varianza), ya que aportaron la mayor varianza explicada. Además, la variación mínima y máxima de la forma a lo largo de los componentes 1 y 2, se representaron usando rejillas de deformación. En el caso de *P. furvus*, para reducir la dimensionalidad de los datos, se extrajeron los primeros seis CP, que fueron posteriormente utilizados en los restantes análisis; para ello se empleó el paquete geomorph 4.0.1.

Para determinar la existencia de diferencias morfométricas intraespecíficas con respecto a la forma de las tres vistas del cráneo, se ejecutó un Procrustes ANOVA en *P. furvus* y *H. chapmani* utilizando geomorph 4.0.1, teniendo como variable dependiente a la forma e independiente a las agrupaciones dentro de cada especie. En especial, para *P. furvus*, una prueba pareada de

permutaciones múltiples fue empleada para cuantificar diferencias en la forma del cráneo entre las poblaciones analizadas, utilizando la función *permudist* del paquete MORPHO 2.9 (Schlager *et al.*, 2021), las cuales fueron posteriormente visualizadas. De igual forma, en *P. furvus* se realizó un Análisis Linear Discriminante con la finalidad de asignar correctamente a los individuos en cada vista del cráneo. Además, para cada vista se obtuvo la tasa de clasificación correcta general y el porcentaje de asignación correcta para cada agrupación. Como parte de este análisis discriminante, las diferencias morfométricas en las vistas craneales analizadas se visualizaron utilizando los datos reducidos del ACP, en un Análisis de Variables Canónicas (AVC). Las agrupaciones representadas fueron delimitadas usando mínimos polígonos convexos (*convex hull*), acorde con las poblaciones que fueron establecidos como los grupos *a priori*. Los cambios en el cráneo para cada vista fueron representados en los ejes canónicos positivos y negativos, a través de rejillas de deformación. Para estos análisis se emplearon los paquetes MASS 7.3 - 51.4 (Ripley *et al.*, 2019) y MORPHO 2.9.

En cuanto a la evaluación del TC en ambas especies, los análisis craneales implementados fueron similares a los descritos previamente para evaluar las diferencias morfométricas en la forma del cráneo. Estos análisis se llevaron a cabo empleando ANOVAs para cada vista, con la función *lm.rppp* del paquete RRPP.

6.2. Evaluación de la variación y diferenciación genética.

Obtención de datos moleculares

Para los análisis moleculares con *P. furvus* fueron empleadas secuencias del gen Cyt-b de 139 especímenes, de las cuales 4 pertenecieron a la SO (obtenidas específicamente para este trabajo). El resto de las secuencias, fueron descargadas de la base de datos *GenBank* (Apéndice 3) y correspondieron a ejemplares provenientes de la SMO_r y a especies que se usaron como grupos externos (GE). La selección de los GE estuvo basada en estudios filogenéticos previos y

su procedencia geográfica (Bradley *et al.*, 2007; Platt *et al.*, 2015; Cruz-Gómez, 2018; Cruz-Gómez *et al.*, 2021).

Para *H. chapmani* se utilizaron 72 secuencias del gen Cyt-b, de estas 5 son de ejemplares distribuidos en la SO (generadas para este trabajo). El resto de las secuencias fueron obtenidas de *GenBank* e incluyó a individuos de *H. chapmani* distribuidos en la SMO y a los GE (Apéndice 4), acorde con la filogenia obtenida por Almendra *et al.* (2014; 2018).

Para la obtención del ADN genómico a partir de tejido hepático, se utilizó el kit de extracción Qiagen DNeasy Blood & Tissue. La amplificación del gen Cyt-b, se realizó con la técnica de PCR (Polymerase Chain Reaction, por sus siglas en inglés) utilizando los iniciadores externos: L14724 (5' - CGA AGC TTG ATA TGA AAA ACC ATC GTT G - 3'; Irwin *et al.*, 1991) y MVZ16-M (5' -TAG GAA RTA TCA YTC TGG TTT RAT - 3'; Smith y Patton, 1993), los cuales sintetizan secuencias con alrededor de 800pb. Se realizaron amplificaciones de reacción completa (50 µl), empleando distintos parámetros en un termociclador Eppendorf Mastercycle. Para ambas especies, se estableció una fase de iniciación a 94° C por tres - cinco minutos, seguida por 37 - 39 ciclos de desnaturalización a una temperatura de 94° C por un minuto, el alineamiento de los cebadores a 43 - 50 °C por un minuto y la extensión a 72° C por un minuto, así como una fase de extensión final a 72° C por cinco - siete minutos, para permitir que la Taq polimerasa terminara de sintetizar todos los fragmentos que pudieran haber quedado incompletos. Los productos obtenidos de la amplificación fueron enviados para su purificación y secuenciación a la compañía MacroGen (www.dna.macrogen.com).

Las secuencias resultantes fueron ensambladas y corregidas visualmente en el programa CodonCode Aligner 9.0 (CodonCode Corporation, 2019), y alineadas con el programa UGENE v.42.0 (Okonechnikov *et al.*, 2012). Para eliminar las discrepancias de longitud entre las secuencias generadas en este estudio y las obtenidas de *Genbank* para ambas especies, fue necesario ajustar el número de bases derivando en una matriz de alineamiento de 719 pb para

P. furvus y de 800 pb para *H. chapmani*. Con estos ajustes, se construyeron las matrices de caracteres moleculares para los análisis filogenéticos posteriores.

Análisis genéticos.

Evaluación de la diversidad genética

Para evaluar la variabilidad genética dentro de las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* definidas *a priori*, se estimó la diversidad haplotípica (h), definido como la probabilidad de que dos secuencias tomadas al azar de una población sean diferentes; y la diversidad nucleotídica (π), que se refiere al promedio de diferencias nucleotídicas por sitio entre dos secuencias elegidas al azar (Nei, 1987). Para ello se utilizó el programa DNAsp v.6.12 (Rozas *et al.*, 2017).

Estimación de las relaciones filogenéticas.

Las relaciones filogenéticas de *P. furvus* y *H. chapmani* fueron estimadas bajo los métodos de Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB), en el servidor CIPRES Science Gateway (Cyber-Infraestructure for Phylogenetic Research, <https://www.phylo.org>; Miller *et al.*, 2010). Primeramente, se evaluó para cada especie el modelo evolutivo que mejor se ajustaba a los datos, de acuerdo con el Criterio Informativo Bayesiano, en el programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017). En ambas especies se estimaron dos particiones como el mejor esquema de partición: posición 1+2 y posición 3 del codón. A partir de este esquema, para *P. furvus* el modelo evolutivo que mejor se ajustó a los datos fue HKY+F+I (1+2) y TIM+F+I (3) mientras que en *H. chapmani* fue HKY+F (1+2) y TN+F (3).

El método de MV, estima el árbol filogenético que mejor se ajusta a los datos dado un modelo evolutivo (Holder y Lewis, 2003). Para realizarlo, se utilizó el programa IQ-Tree v.2.1.2 (Nguyen *et al.*, 2015), en el que se cargaron las matrices de datos obtenidas de UGENE v.42.0 para ambas especies. En estos análisis, se emplearon 1,000 réplicas y se estableció la estrategia de

remuestreo GENESITE que permite muestrear particiones y sitios dentro de estos (Gadagkar *et al.*, 2005), además se calculó el soporte de las ramas utilizando 10,000 réplicas de ultrafast bootstrap (UFBoot; Minh *et al.*, 2013).

En los análisis de Inferencia Bayesiana (IB) se selecciona el árbol con la mayor probabilidad posterior, basado en un modelo específico de sustitución y probabilidades previas para un conjunto de datos (Bromham y Penny, 2003). Para llevarlo a cabo se utilizó el programa MrBayes v.3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012b), empleando 8 cadenas de MCMC con 10 millones de generaciones. Los parámetros predeterminados del modelo no fueron modificados, y los árboles fueron muestreados cada 1,000 generaciones.

En los análisis de MV e IB de *P. furvus*, como parte del ingroup (IG) se empleó a *P. f. latirostris*, *P. f. angustirostris*, *P. f. furvus* y *P. furvus* de Puerto de la Soledad, mientras que, como GE para enraizar y polarizar los árboles, se utilizaron las especies *P. ochraventer*, *P. melanocarpus*, *P. boylii*, *Neotomodon alstoni*, *Habromys ixtlani* y *Onychomys arenícola*. En cuanto a *H. chapmani*, las agrupaciones reconocidas como GI fueron las poblaciones de *H. chapmani* de la SMOr y de la SO. En el análisis de esta especie, fueron usados como GE, *H. saturator*, *H. guerrerensis* y *H. alfaroi*. Los árboles obtenidos por ambos métodos y para ambas especies, se visualizaron en el programa Fig Tree v.1.4.4 (Rambaut, 2018).

Delimitación de especies y distancias genéticas.

Para evaluar la existencia de conespecificidad de las poblaciones de *P. furvus* y *H. chapmani* de la SO y de la SMOr, se empleó el método no coalescente *multi-rate Poisson Tree Processes* (mPTP) (Kaplí *et al.*, 2017). Este método de delimitación de especies modela los procesos de ramificación basándose en el concepto filogenético de especie (Cracraft, 1989; De Queiroz y Donoghue, 1990). Además, utiliza el Criterio Informativo de Akaike para decidir el número de especies resultantes (Zhang *et al.*, 2013), bajo el supuesto de que en las especies monofiléticas

los eventos de ramificación serán más comunes. Este análisis se desarrolló en la plataforma *The Exelixis Lab* (*Scientific Computing Group, Heidelberg Institute for Theoretical Studies*, <https://cme.h-its.org/exelixis/index.html>). Finalmente, para cada especie se estimó el grado de diferenciación mediante el cálculo de las distancias genéticas entre las secuencias de los individuos del GI, utilizando el modelo evolutivo de dos Parámetros de Kimura (K2P; Kimura, 1980). Esto se realizó en el programa MEGA v.11 (Tamura *et al.*, 2021).

7. RESULTADOS

7.1. Análisis estadísticos de la MT.

1. Análisis de Correlación.

Del total de variables lineales medidas en los cráneos de los individuos de ambas especies, fueron eliminadas cuatro, por encontrarse altamente correlacionadas. Las medidas craneales usadas en los restantes análisis de MT para *P. furvus* y *H. chapmani* se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Medidas craneales de *Peromyscus furvus* y *Handleyomys chapmani*. La X denota a las variables no correlacionadas empleadas en los análisis estadísticos.

Medidas	<i>P. furvus</i>	<i>H. chapmani</i>
Ancho intermastoidal (AM)	X	X
Ancho del zigomático (AZ)		X
Anchura de la constricción interorbital (ACI)	X	X
Ancho del nasal (ANNA)	X	X
Longitud de los nasales (LONA)		X
Ancho del escamoso (ANES)	X	X
Longitud de los frontales (LOFR)	X	X
Ancho del frontal (ANFR)	X	X
Ancho del parietal (ANP)	X	X
Ancho de la placa zigomática (APZ)	X	X
Longitud del foramen incisivo (LFI)	X	X
Longitud del puente del paladar (LPL)	X	X
Ancho escamoso/fosa mesopterigoidea (APEM)	X	X
Longitud de la bula timpánica (LOBU)	X	X

Ancho de la bula timpánica (ANBU)	X	X
Ancho del foramen magnum (ANFM)	X	X
Abertura del arco zigomático (AARZ)		X
Longitud del parietal (LOPA)	X	X
Longitud cóndilo basal (LCB)		X
Profundidad del cráneo (PC)	X	
Longitud del zigomático (LZ)	X	

2. Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.

Las comparaciones obtenidas del análisis de varianza en las medidas lineales mostraron que, en promedio *P. f. angustirostris* y *P. f. furvus* presentaron una variación relativamente mayor que *P. furvus* SO. *P. f. angustirostris* mostró los valores más altos de variación en 5 medidas lineales, correspondientes a la zona de los incisivos y a la profundidad y anchura de la caja craneana (LFI, PC, AM, LZ, ANBU; Tabla 5). Así mismo, *P. f. furvus* también mostró mayor variación en 6 variables desde la constricción interorbital hasta la región posterior del cráneo (ACI, LOFR, ANP, LOBU, ANFR, APEM; Tabla 5), respectivamente.

En cuanto a *H. chapmani*, los organismos de la SMO_r en promedio son más grandes en 10 medidas, mostrando que los individuos de la SMO_r tienen nasales más amplias y alargadas, así como una caja craneana con huesos frontales y parietales un poco más anchos (ACI, ANNA, LONA, LFI, AARZ, AM, ANFR, ANP, ANFM, LOPA; Tabla 6).

Tabla 5. Variación de las medidas lineales de *Peromyscus furvus*. N = tamaño de muestra; EE = error estándar; CV = coeficiente de variación.

Poblaciones	N	Media	(Mínimo - Máximo)	EE	CV
1. ACI					
<i>P. furvus</i> SO	10	13,619	13,230 - 14,160	0,119	2,770
<i>P. f. angustirostris</i>	10	14,201	13,770 - 14,720	0,094	2,094
<i>P. f. furvus</i>	7	14,230	13,650 - 14,860	0,146	2,730
2. PC					
<i>P. furvus</i> SO	10	10,252	9,640 - 10,900	0,104	3,217

<i>P. f. angustirostris</i>	10	10,537	9,840 - 10,920	0,116	3,487
<i>P. f. furvus</i>	7	10,405	10,130 - 10,960	0,117	2,981
3. AM					
<i>P. furvus</i> SO	10	5,001	4,810 - 5,220	0,036	2,296
<i>P. f. angustirostris</i>	10	5,191	4,890 - 5,400	0,052	3,195
<i>P. f. furvus</i>	7	5,140	4,970 - 5,300	0,043	2,257
4. ANNA					
<i>P. furvus</i> SO	10	2,358	2,150 - 2,570	0,049	6,602
<i>P. f. angustirostris</i>	10	2,315	2,090 - 2,640	0,054	7,507
<i>P. f. furvus</i>	7	2,355	2,160 - 2,600	0,054	6,146
5. ANES					
<i>P. furvus</i> SO	10	2,507	2,180 - 2,820	0,067	8,530
<i>P. f. angustirostris</i>	10	2,413	2,250 - 2,630	0,041	5,459
<i>P. f. furvus</i>	7	2,300	2,030 - 2,530	0,068	7,866
6. LOFR					
<i>P. furvus</i> SO	10	7,844	7,520 - 8,510	0,100	4,032
<i>P. f. angustirostris</i>	10	8,039	7,440 - 8,500	0,106	4,186
<i>P. f. furvus</i>	7	8,082	7,670 - 8,400	0,098	3,216
7. LOPA					
<i>P. furvus</i> SO	10	6,914	6,450 - 7,360	0,111	5,107
<i>P. f. angustirostris</i>	10	6,796	5,950 - 7,550	0,158	7,357
<i>P. f. furvus</i>	7	6,862	6,580 - 7,350	0,106	4,122
8. ANP					
<i>P. furvus</i> SO	10	6,616	6,430 - 6,840	0,047	2,269
<i>P. f. angustirostris</i>	10	6,970	6,730 - 7,230	0,058	2,671
<i>P. f. furvus</i>	7	7,208	6,840 - 7,730	0,123	4,536
9. LZ					
<i>P. furvus</i> SO	10	13,370	12,110 - 14,500	0,253	5,988
<i>P. f. angustirostris</i>	10	13,697	11,820 - 14,770	0,253	5,853
<i>P. f. furvus</i>	7	13,231	12,070 - 14,110	0,320	6,403
10. APZ					
<i>P. furvus</i> SO	10	2,886	2,530 - 3,240	0,073	8,029
<i>P. f. angustirostris</i>	10	2,780	2,370 - 3,040	0,056	6,401
<i>P. f. furvus</i>	7	2,804	2,610 - 3,150	0,073	6,892
11. LOBU					
<i>P. furvus</i> SO	10	5,352	5,090 - 5,600	0,051	3,052
<i>P. f. angustirostris</i>	10	5,555	5,040 - 5,790	0,074	4,263
<i>P. f. furvus</i>	7	5,634	5,430 - 5,890	0,070	3,312

12. ANBU					
<i>P. furvus</i> SO	10	4,696	4,300 - 4,950	0,061	4,129
<i>P. f. angustirostris</i>	10	4,824	4,640 - 5,090	0,052	3,413
<i>P. f. furvus</i>	7	4,772	4,450 - 5,030	0,071	3,967
13. ANFM					
<i>P. furvus</i> SO	10	5,140	4,880 - 5,400	0,055	3,442
<i>P. f. angustirostris</i>	10	4,796	4,380 - 5,160	0,071	4,723
<i>P. f. furvus</i>	7	4,952	4,720 - 5,250	0,075	4,051
14. ANFR					
<i>P. furvus</i> SO	10	3,783	3,480 - 4,450	0,092	7,710
<i>P. f. angustirostris</i>	10	4,426	3,820 - 4,980	0,129	9,237
<i>P. f. furvus</i>	7	4,540	4,340 - 4,730	0,066	3,873
15. LFI					
<i>P. furvus</i> SO	10	6,628	5,220 - 7,180	0,171	8,189
<i>P. f. angustirostris</i>	10	7,258	6,180 - 7,780	0,145	6,332
<i>P. f. furvus</i>	7	6,431	3,060 - 7,550	0,579	23,852
16. LPL					
<i>P. furvus</i> SO	10	5,278	4,560 - 6,580	0,166	10,001
<i>P. f. angustirostris</i>	10	5,128	4,720 - 5,560	0,089	5,496
<i>P. f. furvus</i>	7	5,001	4,870 - 5,120	0,040	2,157
17. APEM					
<i>P. furvus</i> SO	10	7,428	6,700 - 7,890	0,111	4,757
<i>P. f. angustirostris</i>	10	7,549	6,940 - 7,890	0,082	3,459
<i>P. f. furvus</i>	7	7,670	7,360 - 7,870	0,064	2,232

Tabla 6. Variación de las medidas lineales de *Handleyomys chapmani*. N = tamaño de muestra; EE = error estándar; CV = coeficiente de variación.

Poblaciones	N	Media	(Mínimo - Máximo)	EE	CV
1. ACI					
<i>H. chapmani</i> SO	10	11,370	10,630 - 12,070	0,127	3,555
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	11,486	11,070 - 12,320	0,116	3,194
2. AZ					
<i>H. chapmani</i> SO	10	14,016	13,670 - 14,630	0,106	2,406
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	13,846	12,800 - 14,490	0,169	3,868
3. AM					
<i>H. chapmani</i> SO	10	4,771	4,490 - 5,010	0,057	3,787
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	4,795	4,660 - 5,120	0,044	2,913

4. ANNA

<i>H. chapmani</i> SO	10	2,158	1,920 - 2,600	0,058	8,510
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	2,281	2,100 - 2,420	0,033	4,650

5. LONA

<i>H. chapmani</i> SO	10	10,777	9,460 - 11,630	0,216	6,355
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	10,862	10,310 - 11,660	0,122	3,575

6. ANES

<i>H. chapmani</i> SO	10	2,377	2,000 - 2,660	0,075	10,040
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	2,256	1,970 - 2,800	0,079	11,169

7. LOFR

<i>H. chapmani</i> SO	10	6,976	6,470 - 7,710	0,125	5,675
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	6,881	6,140 - 7,580	0,134	6,184

8. ANFR

<i>H. chapmani</i> SO	10	3,730	3,340 - 3,930	0,053	4,516
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	3,996	3,490 - 4,530	0,113	8,976

9. ANP

<i>H. chapmani</i> SO	10	5,628	5,310 - 6,390	0,104	5,845
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	5,849	5,530 - 6,420	0,081	4,425

10. APZ

<i>H. chapmani</i> SO	10	3,025	2,740 - 3,360	0,070	7,351
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	2,813	2,340 - 3,260	0,082	9,247

11. LFI

<i>H. chapmani</i> SO	10	4,717	4,300 - 5,090	0,082	5,525
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	4,952	4,520 - 5,460	0,082	5,263

12. LPL

<i>H. chapmani</i> SO	10	5,393	4,970 - 6,370	0,129	7,612
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	4,494	3,790 - 5,420	0,193	13,617

13. APEM

<i>H. chapmani</i> SO	10	6,562	6,340 - 6,780	0,047	2,308
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	6,488	6,080 - 6,780	0,079	3,883

14. LOBU

<i>H. chapmani</i> SO	10	3,753	3,540 - 4,090	0,052	4,456
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	3,642	3,380 - 3,800	0,043	3,799

15. ANBU

<i>H. chapmani</i> SO	10	3,911	3,190 - 4,290	0,120	9,703
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	3,607	3,300 - 3,920	0,064	5,618

16. ANFM

<i>H. chapmani</i> SO	10	3,863	3,630 - 4,310	0,063	5,175
-----------------------	----	-------	---------------	-------	-------

<i>H. chapmani</i> SMOr	10	3,920	3,640 - 4,220	0,061	4,955
17. AARZ					
<i>H. chapmani</i> SO	10	9,088	8,630 - 9,350	0,078	2,735
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	9,216	8,530 - 11,200	0,235	8,096
18. LOPA					
<i>H. chapmani</i> SO	10	5,469	4,800 - 6,170	0,105	6,109
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	5,505	4,720 - 6,220	0,143	8,238
19. LCB					
<i>H. chapmani</i> SO	10	26,106	24,540 - 27,470	0,380	4,610
<i>H. chapmani</i> SMOr	10	25,807	21,060 - 27,860	0,597	7,327

Al comparar las tres poblaciones de *P. furvus*, se encontraron diferencias significativas en siete variables craneales: Ancho intermastoidal ($p = 0,001$), Anchura de la constricción interorbital ($p = 0,014$), Ancho del parietal ($p = 0,000$), Longitud de la bula timpánica ($p = 0,018$), Ancho del foramen magnum ($p = 0,003$), Ancho del frontal ($p = 0,001$) y Longitud del foramen incisivo ($p = 0,017$), diferenciando mayormente a los especímenes de la SO de las agrupaciones de la SMOr (Tabla 7).

Tabla 7. Prueba ANOVA / Kruskal-Wallis empleando las medidas lineales craneales de *Peromyscus furvus*. Se muestran las medias / media de rangos de las poblaciones para cada variable. Las abreviaturas de las variables corresponden con las declaradas en la sección de Materiales y Métodos. Asterisco (*) = comparaciones con valores de $p \leq 0,05$; Superíndices = ordenamiento de la prueba de múltiples comparaciones.

Variables	ANOVA (gl); p	Poblaciones		
	K-W (gl); p	<i>P. f. angustirostris</i>	<i>P. furvus</i> SO	<i>P.f. furvus</i>
AM	8,950 (2); 0,001*	14,201 ^a	13,619 ^b	14,230 ^{a c}
PC	1,760 (2); 0,193	10,537	10,405	10,252
ACI	5,110 (2); 0,014*	5,191 ^a	5,000 ^b	5,140 ^{a c}
ANNA	0,217 (2); 0,806	2,315	2,358	2,355
ANES	2,778 (2); 0,082	2,413	2,507	2,300
LOFR	1,520 (2); 0,239	8,039	7,844	8,082
LOPA	0,218 (2); 0,805	6,796	6,911	6,862
ANP	15,790 (2); 0,000*	6,970 ^a	6,616 ^b	7,208 ^c
LZ	0,762 (2); 0,477	13,697	13,370	13,231
APZ	0,731 (2); 0,491	2,780	2,886	2,804
LOBU	4,720 (2); 0,018*	5,555 ^a	5,352 ^b	5,634 ^{a c}

ANBU	1,250 (2); 0,305	4,824	4,696	4,772
ANFM	7,220 (2); 0,003*	4,796 ^a	5,140 ^b	4,952 ^{a b}
ANFR	13,717 (2); 0,001*	17,900 ^a	6,650 ^b	18,928 ^{a c}
LFI	8,107 (2); 0,017*	19,500 ^a	9,650 ^b	12,357 ^{a b}
LPL	3,025 (2); 0,220	14,000	16,800	10,000
APEM	2,451 (2); 0,293	14,050	11,450	17,571

Para *H. chapmani*, las comparaciones estadísticas mostraron diferencias significativas únicamente en tres variables craneales: Ancho del frontal ($p = 0,047$), Longitud del puente del paladar ($p = 0,001$) y Ancho de la bula timpánica ($p = 0,038$) (Tabla 8).

Tabla 8. Prueba t de Student / U de Mann-Whitney empleando las medidas lineales craneales de *Handleyomys chapmani*. Se muestran los valores de medias / suma de rangos de las poblaciones para cada variable. Las abreviaturas de las variables corresponden con las declaradas en la sección de Materiales y Métodos. Asterisco (*) = comparaciones con valores de $p \leq 0,05$.

Variables	t-Student (gl); p U de M (gl); p	Poblaciones	
		<i>H. chapmani</i> SMOr	<i>H. chapmani</i> SO
AM	0,671 (18); 0,510	11,486	11,370
AZ	-0,849 (18); 0,406	13,846	14,016
ACI	0,332 (18); 0,743	4,795	4,771
ANNA	1,833 (18); 0,083	2,281	2,158
LONA	0,341 (18); 0,777	10,862	10,777
ANES	-1,102 (18); 0,284	2,256	2,377
LOFR	-0,516 (18); 0,611	6,881	6,976
ANFR	2,122 (18); 0,047*	3,996	3,730
ANP	1,669 (18); 0,112	5,849	5,628
APZ	-1,958 (18); 0,065	2,813	3,025
LFI	2,016 (18); 0,058	4,952	4,717
LPL	-3,857 (18); 0,001*	4,494	5,393
APEM	-0,795 (18); 0,436	6,488	6,562
LOBU	-1,616 (18); 0,123	3,642	3,753
ANBU	-2,234 (18); 0,038*	3,607	3,911
ANFM	0,651 (18); 0,523	3,920	3,863
AARZ	45,500 (18); 0,762	100,500	109,500
LOPA	34,000 (18); 0,241	121,000	89,000
LCB	49,500 (18); 1,000	105,500	104,500

7.2. Análisis estadísticos de la MG.

1. Análisis de dimorfismo sexual y alometría del cráneo.

Con respecto a la forma en *P. furvus*, no se encontraron diferencias significativas entre sexos para las tres vistas del cráneo analizadas (Tabla 9). Por su parte, *H. chapmani* mostró diferencias significativas entre hembras y machos solo en la vista lateral del cráneo ($p = 0,001$; Tabla 10). A pesar del dimorfismo sexual encontrado para esta vista, se decidió no separar los sexos debido al tamaño de muestra pequeño que pudiera afectar los análisis estadísticos posteriores. En cuanto al TC, no se encontraron diferencias significativas entre los sexos para las tres vistas del cráneo de *P. furvus* (Tabla 9) y *H. chapmani* (Tabla 10).

El análisis de alometría en *P. furvus* mostró que existe una asociación significativa entre el TC y la forma en las tres vistas craneales. Para la vista ventral ($p = 0,001$) el TC explicó el 19,8% de la forma, en la vista dorsal ($p = 0,001$) el 10,8% y en la vista lateral ($p = 0,005$) el 14,4% (Tabla 9). En el caso de *H. chapmani* este análisis encontró una asociación significativa en la vista ventral ($p = 0,042$) con el TC explicando el 8,8% y en la vista dorsal ($p = 0,026$) con un 12,9% explicado (Tabla 10). En ambas especies, el efecto alométrico se consideró relativamente bajo (Dra. S. M. Ospina-Garcés a Dra. D. Martínez-Borrego, comunicación personal, 14 de junio de 2022), por lo que para los restantes análisis morfométricos se emplearon los valores de las Coordenadas Procrustes.

Tabla 9. Resultados de los análisis estadísticos empleando la forma y el TC para las tres vistas del cráneo (ventral, dorsal y lateral) de *Peromyscus furvus*. Asterisco (*) = significancia estadística con valores de $p \leq 0,05$.

	SS	MS	R ²	F	Z	P
<i>Peromyscus furvus</i>						
A. Vista ventral						
Forma x Tamaño centroide	0,005	0,005	0,198	7,805	3,978	0,001*
Forma x Localidad	0,004	0,002	0,172	2,568	2,573	0,001*
Forma x sexo	0,000	0,000	0,032	0,964	0,145	0,102
Tamaño centroide x Localidad	0,205	0,102	0,090	1,195	0,502	0,315

Tamaño centroide x Sexo	0,171	0,171	0,075	2,049	1,025	0,163
B. Vista dorsal						
Forma x Tamaño centroide	0,002	0,002	0,108	3,411	3,191	0,001*
Forma x Localidad	0,002	0,001	0,102	1,618	1,738	0,039*
Forma x sexo	0,001	0,001	0,046	1,457	1,023	0,155
Tamaño centroide x Localidad	0,061	0,030	0,034	0,428	-0,347	0,637
Tamaño centroide x Sexo	0,221	0,221	0,124	3,541	1,460	0,071
C. Vista lateral						
Forma x Tamaño centroide	0,004	0,004	0,144	5,985	2,453	0,005*
Forma x Localidad	0,002	0,001	0,098	2,030	1,500	0,074
Forma x sexo	0,001	0,001	0,058	2,408	1,447	0,083
Tamaño centroide x Localidad	0,186	0,093	0,045	0,565	-0,166	0,565
Tamaño centroide x Sexo	0,178	0,178	0,042	1,122	0,601	0,293

Tabla 10. Resultados de los análisis estadísticos empleando la forma y el TC para las tres vistas del cráneo (ventral, dorsal y lateral) de *Handleyomys chapmani*. Asterisco (*) = significancia estadística con valores de $p \leq 0,05$.

	SS	MS	R²	F	Z	P
<i>Handleyomys chapmani</i>						
A. Vista ventral						
Forma x Tamaño centroide	0,001	0,001	0,088	2,057	1,715	0,042*
Forma x Localidad	0,004	0,004	0,189	4,436	3,005	0,001*
Forma x sexo	0,000	0,000	0,354	0,827	-0,225	0,585
Tamaño centroide x Localidad	0,000	0,000	0,000	0,004	-1,574	0,930
Tamaño centroide x Sexo	0,117	0,117	0,174	3,815	1,450	0,065
B. Vista dorsal						
Forma x Tamaño centroide	0,002	0,002	0,129	2,689	2,026	0,026*
Forma x Localidad	0,001	0,001	0,077	1,619	1,183	0,128
Forma x sexo	0,001	0,001	0,052	1,091	0,388	0,358
Tamaño centroide x Localidad	0,000	0,000	0,000	4e-04	-2,074	0,982
Tamaño centroide x Sexo	0,130	0,130	0,174	3,814	1,478	0,063
C. Vista lateral						
Forma x Tamaño centroide	0,001	0,001	0,071	1,970	1,156	0,138
Forma x Localidad	0,002	0,002	0,107	2,973	1,708	0,039*
Forma x sexo	0,006	0,006	0,260	7,181	2,672	0,001*
Tamaño centroide x Localidad	0,035	0,035	0,021	0,395	-0,037	0,534
Tamaño centroide x Sexo	0,220	0,220	0,134	2,800	1,225	0,119

2. Evaluación de la variación y diferenciación morfométrica.

Con los análisis de componentes principales se obtuvieron los patrones de variación intraespecífica de *P. furvus* y *H. chapmani*. Para la vista ventral (Figura 8) del cráneo de *P. furvus*, las tres poblaciones se solaparon al visualizar los dos primeros componentes, siendo *P. f. furvus* el que tuvo mayor segregación en el CP2. La deformación en el extremo negativo del CP1 se reflejó en la parte anterior de la placa zigomática (semimarcas 6 - 11) con dirección a la región intermedia, en el maxilar y premaxilar (marcas 2 - 4) el cambio fue hacia el extremo anterior de los nasales. Así mismo, se observó una alteración en la zona posterior (semimarcas 24 - 25; marcas 27 - 34) con direcciones hacia dentro y fuera de la estructura. En el CP1+ también se encontró una pequeña variación en la zona anterior de la placa zigomática, pero el sentido de la deformación difiere del CP1-. El extremo negativo del CP2 mostró un ligero cambio en los nasales (marcas 1 - 3 y 42 - 44) con sentido al extremo anterior del cráneo, opuesto al CP2+ donde la variación de los nasales tuvo direcciones alternas hacia la región anterior y/o media del cráneo.

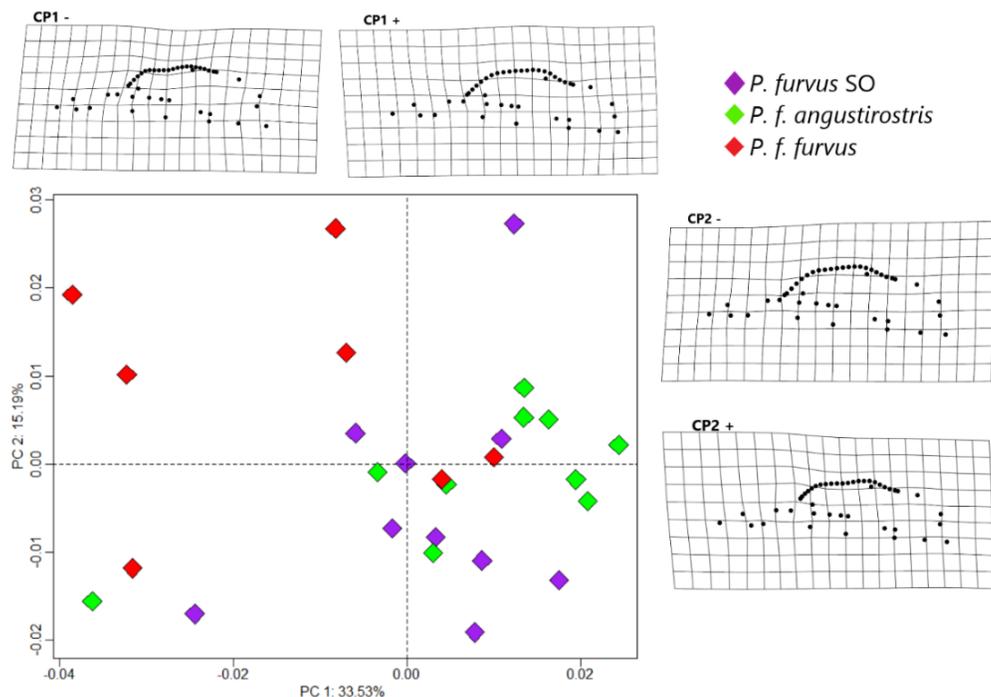


Figura 8. Análisis de componentes principales para la vista ventral del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

Referente a la vista dorsal (Figura 9), los especímenes de las tres agrupaciones mostraron en los dos CP niveles bajos de segregación entre sí. En el extremo negativo del CP1, la deformación se reflejó en la zona correspondiente a los nasales (marcas 1 y 35) con dirección hacia la región interna, en la constricción interorbital y entre los huesos frontales y parietales (marcas 9 y 31 - 34) el cambio fue hacia la zona anterior. De manera similar, en el CP1+ las variaciones fueron encontradas en estas zonas, aunque las orientaciones fueron opuestas al CP1-. Por otra parte, en el extremo negativo del CP2 se visualizó un ligero cambio en los nasales (marcas 1 y 35) con dirección al exterior de la estructura craneana, entre la placa y arco zigomático (marcas 6 - 8) la variación ocurrió hacia la parte posterior del cráneo, en tanto, en las semimarcas de la caja craneana (17 - 23) la deformación se dirigió hacia la bula timpánica. Estas mismas áreas sufrieron variaciones en el CP2+, contrariamente al CP2-, las direcciones del cambio fueron opuestas dirigiéndose las semimarcas hacia el foramen magnum.

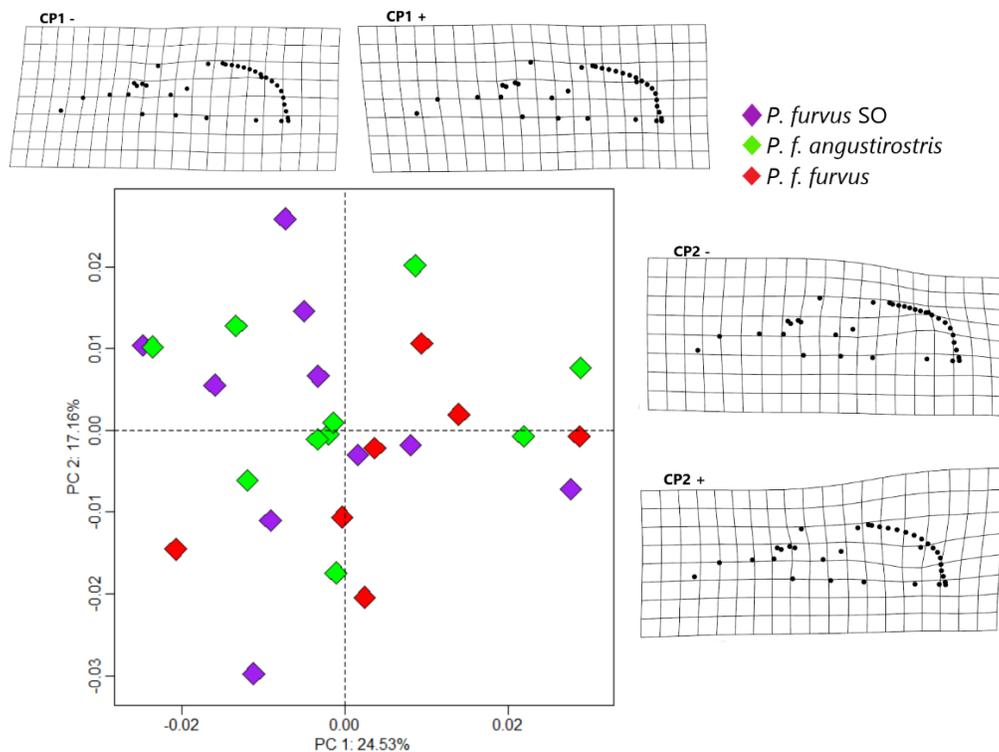


Figura 9. Análisis de componentes principales para la vista dorsal del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

En el caso de la vista lateral (Figura 10), se observó una ligera superposición en las tres poblaciones, donde el CP2 fue el que segregó mejor a *P. furvus* SO. Los cambios observados en el CP1- se encontraron en el extremo anterior del nasal (marcas 35 - 37; semimarcas 38 - 42) con dirección hacia el exterior de la estructura, sin embargo, la mayor deformación se encontró principalmente en la parte superior de la caja craneana (marca 8; semimarcas 2 - 7 y 9 - 13), ya que tendió a contraerse al interior de ésta. Opuesto al CP1-, el extremo positivo de este componente presentó en el nasal un sentido de cambio hacia la zona intermedia, y en las semimarcas de la caja craneana las direcciones fueron alternas con destino el exterior del cráneo. De manera general, el CP2- no presentó variaciones en la forma, no obstante, el CP2+ mostró pequeñas deformaciones en la zona media (semimarcas 2 - 7) y en la curvatura del foramen magnum (semimarcas 20 - 29), dirigiéndose al interior y exterior de la estructura, respectivamente.

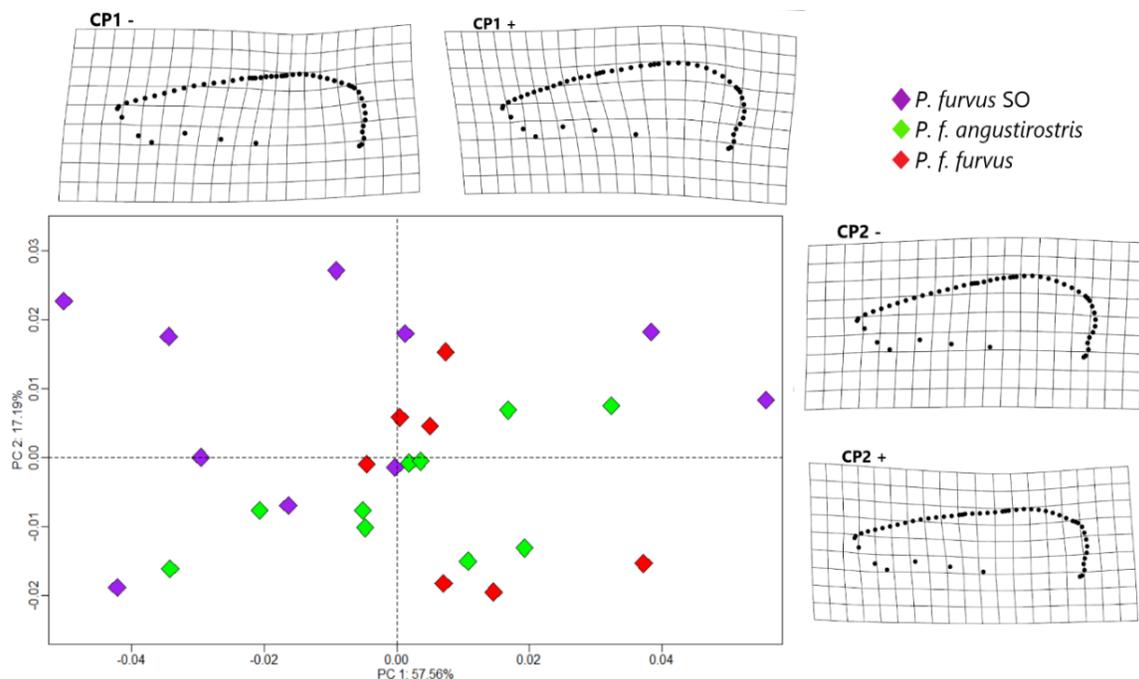


Figura 10. Análisis de componentes principales para la vista lateral del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

En cuanto a *H. chapmani*, la vista ventral (Figura 11) mostró en ambos CP una gran segregación de la forma del cráneo entre las dos especies. En el extremo negativo y positivo del CP1, las gradillas de deformación mostraron un ligero cambio en la zona de los nasales (marcas 2 - 4 y 40 - 42) y en la parte posterior (marcas 29 - 34) del cráneo, con una dirección de variación hacia la región media de la forma. En el extremo negativo del CP2, los vectores señalaron un pequeño desplazamiento en la parte anterior del cráneo (marcas 1, 2 y 44) y en la zona del basiesfenoides (marcas 24 y 33), con dirección al exterior de la caja craneana. Por otra parte, el CP2+ presentó deformación en las mismas zonas que el CP2- aunque en mayor grado, variando en la orientación del cambio ya que estas ocurrieron hacia la región media de la estructura.

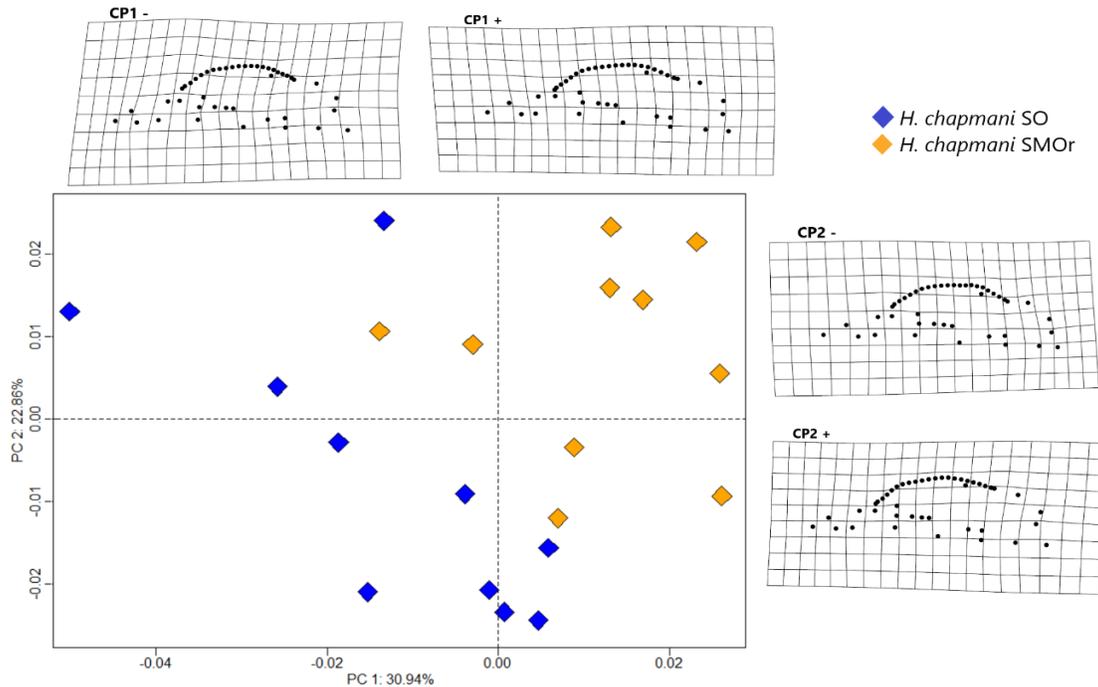


Figura 11. Análisis de componentes principales para la vista ventral del cráneo de *Handleyomys chapmani*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

Respecto a la vista dorsal (Figura 12), los dos CP tuvieron una ligera superposición, siendo el CP2 el que segregó mejor las dos poblaciones. Las rejillas de deformación para ambos componentes, en los sentidos negativo y positivo, mostraron cambios notables en las regiones medio - posteriores del cráneo. Hacia la región negativa del CP1, se observó un ligero

desplazamiento de las marcas de la región media (9 y 31 - 34) con destino a los nasales. De manera general, en la región posterior también se observó un estrechamiento de las semimarcas de la curvatura craneana (12 - 26) contrayéndose hacia la bula timpánica. En el extremo positivo del CP1, la orientación de la deformación ocurrió de forma contraria al CP1-, en los nasales (marcas 1 - 3 y 35) estos se presentaron hasta la región media, mientras que el cambio de mayor magnitud se encontró en la zona posterior con dirección al foramen magnum. En el CP2, hacia el extremo negativo la variación se presentó en la región antero - media del cráneo (marcas 3, 9 y 31 - 34) con destino a los nasales. Por su parte, el CP2+ presentó ligero cambio en la zona media - posterior de la estructura, en la región media (marcas 9 y 31 - 33) este tendió a ser hacia la parte posterior del cráneo, contrario a las semimarcas de la caja craneana que tuvieron dirección hacia la zona interna.

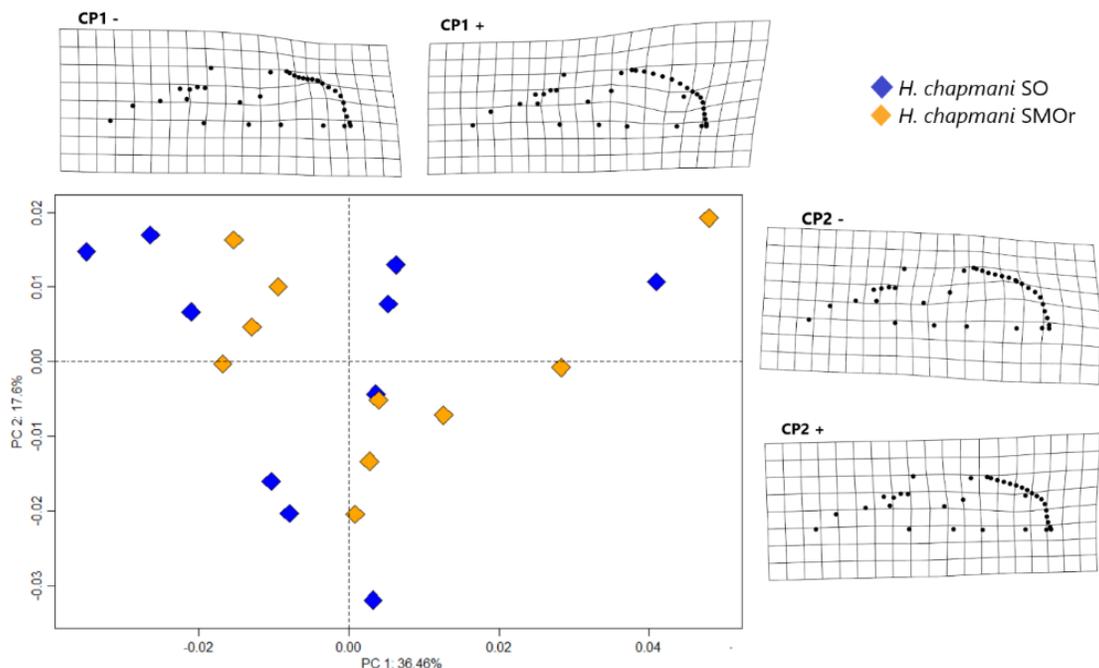


Figura 12. Análisis de componentes principales para la vista dorsal del cráneo de *Handleyomys chapmani*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

Por último, en los dos CP de la vista lateral (Figura 13) no se observó una total segregación entre las poblaciones de *H. chapmani*. La deformación observada en el CP1- se encontró

principalmente en la zona anterior de los nasales (marcas 35 - 37; semimarcas 38 - 41) con dirección a la región media, contrario a los vectores de las semimarcas 43 - 52 con orientación al extremo anterior. En el CP1+, la variación también se mostró en la parte anterior pero la deformación ocurrió en el sentido opuesto a la observada en el CP1-, lo mismo sucedió con las semimarcas que cubren la curvatura craneana, donde se generó una mayor contracción. Por otro lado, en el CP2- la ligera variación encontrada en la curvatura superior del cráneo (marca 8; semimarcas 5 - 7 y 9 - 11) tuvo destino hacia el extremo posterior de la forma, contrario al CP2+ en el cual los vectores generaron una retracción debido a la deformación con sentido a los nasales. Así mismo, en este extremo hubo un ligero desplazamiento de las semimarcas 20 - 29 de la región posterior hacia el exterior de la estructura.

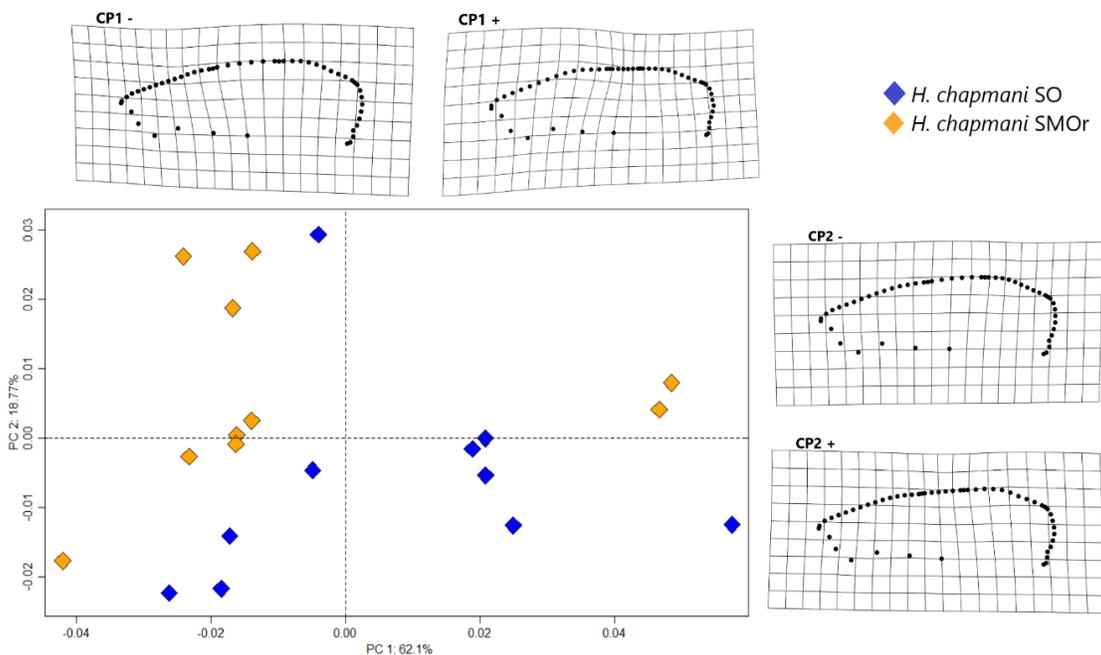


Figura 13. Análisis de componentes principales para la vista lateral del cráneo de *Handleyomys chapmani*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros CP.

Los análisis de Procrustes ANOVA con respecto a la forma, revelaron diferencias significativas entre las poblaciones de *P. furvus* para la vista ventral ($F = 2,568$; $p = 0,001$) y dorsal ($F = 1,618$; $p = 0,039$) (Tabla 9). En la vista ventral, las comparaciones pareadas mostraron estas diferencias

significativas entre *P. f. furvus* y el resto de las agrupaciones, contrario a la vista dorsal, donde las diferencias fueron halladas entre *P. f. angustirostris* y *P. f. furvus*. Entre *P. f. furvus* - *P. furvus* SO, el cráneo de *P. f. furvus* tuvo una forma más amplia, variando principalmente en los nasales, molares e incisivos y el segundo mostró arcos zigomáticos relativamente más anchos (Figura 14c). Algo similar se observó entre *P. f. furvus* - *P. f. angustirostris*, siendo el cráneo de *P. f. furvus* levemente más ancho, difiriendo en la parte posterior de la caja craneana (Figura 14b). De igual manera, en la vista dorsal la diferencia encontrada entre *P. f. angustirostris* - *P. f. furvus*, reveló que *P. f. angustirostris* tuvo una caja craneana más angosta y nasales más altos a diferencia de *P. f. furvus* (Figura 14b).

En *H. chapmani*, las diferencias fueron encontradas en la vista ventral ($F = 4,436$; $p = 0,001$), y lateral ($F = 2,973$; $p = 0,039$) del cráneo (Tabla 10). Las diferencias de la vista ventral se encontraron en la zona de los nasales - incisivos, y en la región posterior del cráneo desde los frontales hasta el foramen magnum, además, en la vista lateral *H. chapmani* SO mostró una forma más alargada del cráneo (Figura 14d).

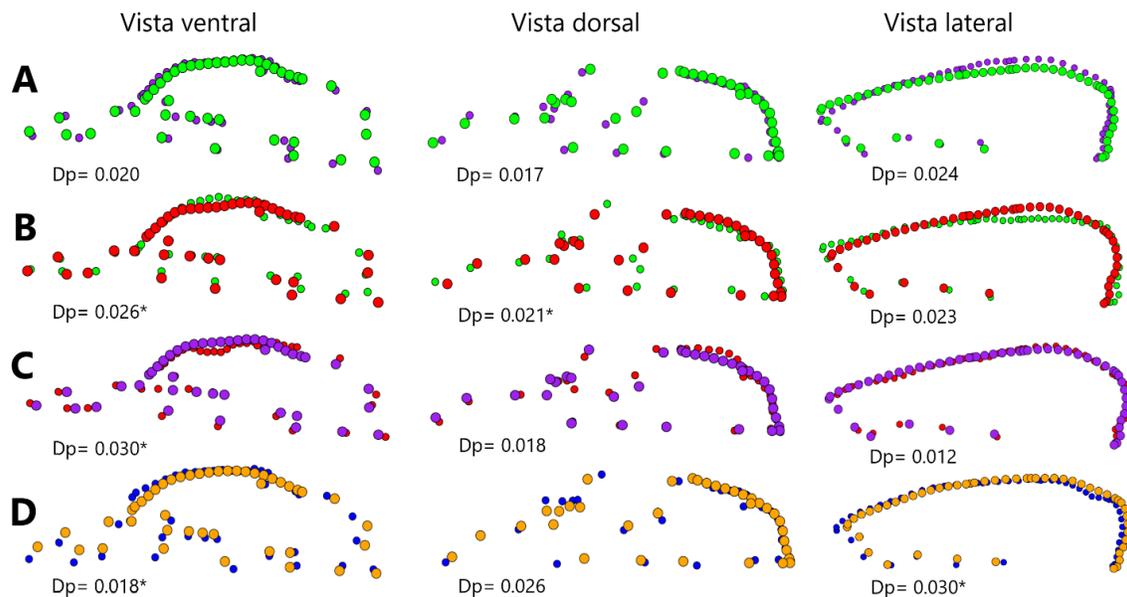


Figura 14. Diferencias en las formas promedios (Distancias Procrustes) de las vistas craneales de (A - C): entre *P. furvus* SO (círculos morados), *P. f. angustirostris* (círculos verdes), *P. f. furvus* (círculos rojos) y (D): *H. chapmani* SO (círculos azules) y *H. chapmani* SMOOr (círculos anaranjados). Dp = Distancia de Procrustes; Asterisco = comparaciones con valores de $p \leq 0,05$.

El análisis discriminante efectuado en las tres vistas del cráneo de *P. furvus* no asignó completamente el 100% de los individuos a las poblaciones. De manera general, la vista dorsal discriminó mejor a los individuos ya que presentó la mejor tasa de clasificación correcta (62,90%), seguida de la vista ventral (59,20%) y la vista lateral (51,80%). Para la vista dorsal, tanto *P. furvus* SO como *P. f. angustirostris* mostraron una tasa de clasificación correcta alta (70%). En la vista ventral y lateral, *P. furvus* SO fue el mejor asignado con 70% y 80%, respectivamente (Tabla 11).

Tabla 11. Número de individuos clasificados correctamente por población para las tres vistas del cráneo de *Peromyscus furvus* en el Análisis Discriminante Linear. N = Número de individuos; TCC = Tasa de clasificación correcta.

Ciados	A	B	C	N
Vista ventral				
A- <i>P. furvus</i> SO	7	3	0	10
B- <i>P. f. angustirostris</i>	3	6	1	10
C- <i>P. f. furvus</i>	1	3	3	7
TCC = 59,25 %				
Vista dorsal				
A- <i>P. furvus</i> SO	7	0	3	10
B- <i>P. f. angustirostris</i>	2	7	1	10
C- <i>P. f. furvus</i>	4	0	3	7
TCC = 62,96 %				
Vista lateral				
A- <i>P. furvus</i> SO	8	0	2	10
B- <i>P. f. angustirostris</i>	1	4	5	10
C- <i>P. f. furvus</i>	3	2	2	7
TCC = 51,85 %				

El AVC realizado en *P. furvus*, indicó para la vista ventral (Figura 15) un ligero solapamiento entre las tres poblaciones, siendo *P. f. angustirostris* y *P. furvus* SO quienes presentaron mayores superposiciones en ambos ejes canónicos; en tanto *P. f. furvus* y *P. furvus* SO fueron los que menos se sobrelaparon. La VC1- evidenció deformaciones en los nasales e incisivos (marcas 1 y 42 - 44), con movimiento de las marcas hacia la región anterior del nasal. Además, en la región del basiesfenoides y foramen magnum (marcas 29 - 35) el desplazamiento de las rejillas ocurrió

en diversas direcciones. Por su parte, la VC1+ mostró similar comportamiento al descrito para el extremo negativo, difiriendo en la magnitud y orientación del cambio ya que se formó una pequeña contracción en la zona de los incisivos (marcas 1, 42 y 43), y las marcas de la zona posterior (29 - 35) tendieron a desplazarse ligeramente hacia el interior de la estructura.

En el eje canónico 2, se mostraron deformaciones en la región antero - media y posterior del cráneo. La rejilla que muestra el extremo negativo de este eje reveló mayor alteración en el maxilar (marcas 2 y 3) y la placa zigomática (semimarcas 6 - 11 y 20 - 25) con dirección a la zona anterior del cráneo, aunado a esto, en el basiesfenoides y foramen magnum el cambio tuvo sentido hacia la región media. En el extremo positivo de la VC2, la contracción de la zona anterior de la placa zigomática tuvo orientación hacia el interior del cráneo, contrario a la VC2-. Las marcas 29 - 35 de la parte posterior, se extendieron en gran magnitud hacia el exterior de la forma craneana (Figura 15).

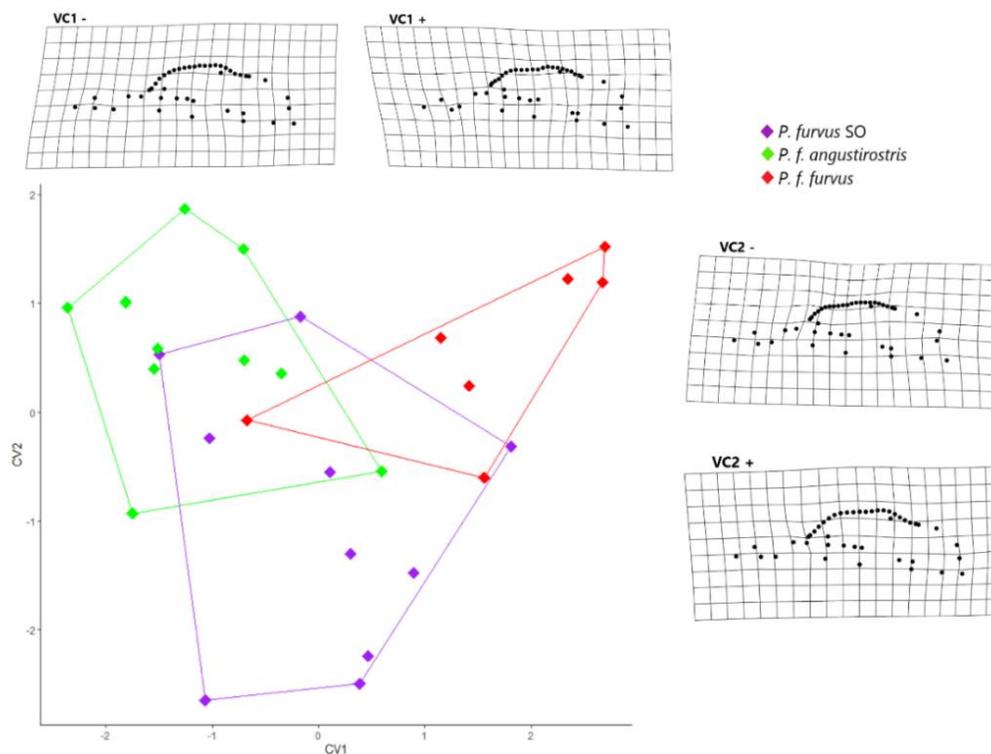


Figura 15. Análisis de variables canónicas para la vista ventral del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros ejes canónicos.

En el caso de la vista dorsal (Figura 16), se encontró una completa segregación de *P. furvus* SO de *P. f. furvus* y *P. f. angustirostris*. Las rejillas de deformación para ambas variables canónicas mostraron variaciones en las diferentes estructuras del cráneo. En la VC1-, el mayor cambio se observó en el borde anterior del arco zigomático (marcas 2 - 7), la región de la constricción interorbital (marcas 9, 33 y 34) y la parte posterior en las semimarcas que cubren la curvatura craneana (12 - 26). De manera general, las deformaciones tuvieron diferentes direcciones, provocando un estrechamiento en la zona anterior de la placa zigomática. Hacia la región positiva de la VC1, se resaltó una mayor deformación en la parte antero - media de la forma, ya que el encogimiento en el borde anterior del zigomático (marcas 2 - 7), la región interorbital (marcas 9, 33 y 34) y los frontales (marcas 31 y 32) fue más pronunciada en la gradilla. En ambos extremos de la VC2, ocurrió un patrón similar al de la VC1, sin embargo, en la VC2- las deformaciones del arco zigomático y la parte posterior de los nasales, tendieron a contraerse hacia la región intermedia, a diferencia del extremo positivo de este eje en el que dichas zonas tuvieron orientación hacia la región anterior del cráneo.

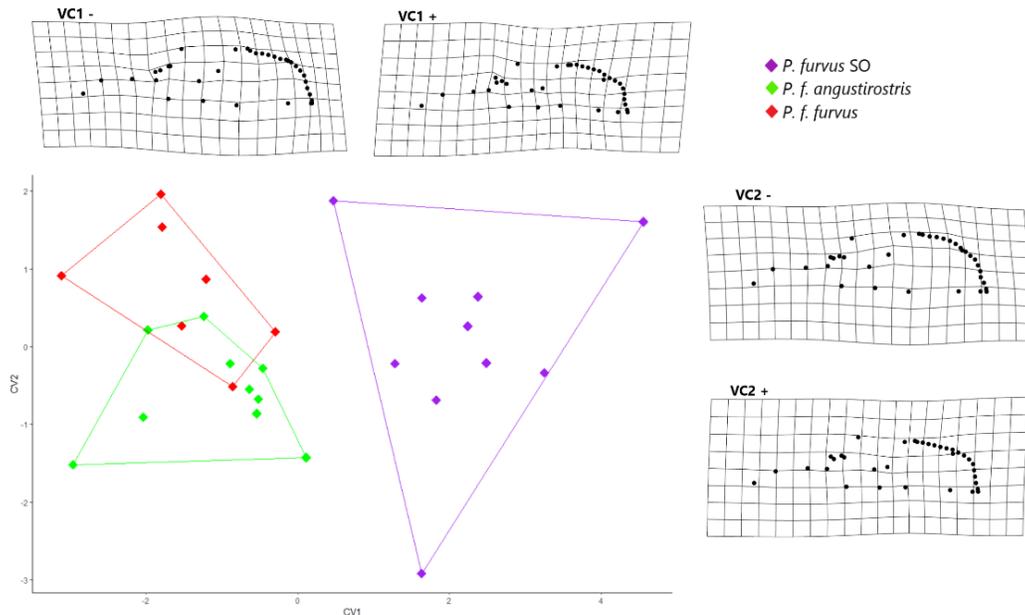


Figura 16. Análisis de variables canónicas para la vista dorsal del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros ejes canónicos.

En la vista lateral, se observó una muy ligera superposición entre *P. f. angustirostris* y *P. f. furvus*, así como de *P. furvus* SO y *P. f. furvus*. Esta vista permitió segregar correctamente a *P. furvus* SO de *P. f. angustirostris*. Los cambios observados en la VC1 son principalmente en el extremo anterior del nasal y la curvatura posterior de la caja craneana. En el extremo negativo, la deformación de las marcas 33 - 37 de los nasales se da de forma ligera con destino al interior del cráneo, en contraste, las semimarcas 2 - 7 y 9 - 18 de la curvatura craneana tienen sentido hacia el exterior de la estructura. Algo semejante ocurrió en la VC1+, ya que el cambio se presentó en las mismas zonas, sin embargo, su orientación fue lo opuesto a la VC1- (Figura 17).

Los extremos negativos y positivos de la VC2 tuvieron la misma tendencia de cambio que la VC1, difiriendo únicamente en la dirección de estos, ya que en la VC2- los desplazamientos de la caja superior craneana (marcas 1, 8, 19; semimarcas 2 - 7, 9 - 18 y 20 - 29) variaron hacia dentro y fuera del cráneo, generando una pequeña extensión de estos puntos anatómicos, en tanto, la región del nasal tuvo sentido hacia el interior del cráneo. En la VC2+, las deformaciones de estas zonas se movieron en sentido contrario al descrito en el extremo negativo de este eje (Figura 17).

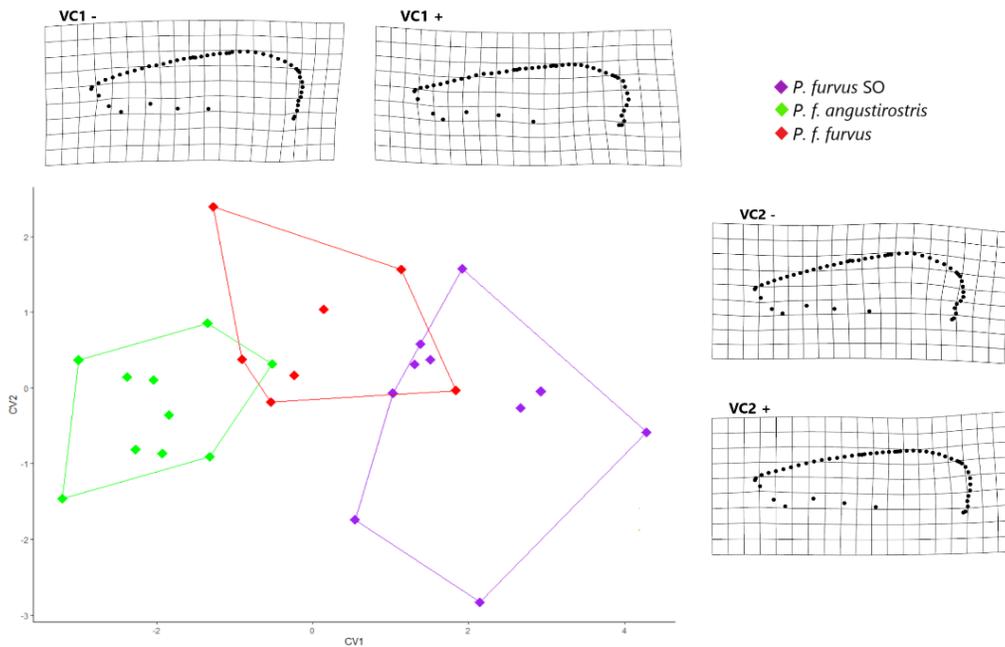


Figura 17. Análisis de variables canónicas para la vista lateral del cráneo de *Peromyscus furvus*. Se muestran las rejillas de deformación para los extremos negativos y positivos de los dos primeros ejes canónicos.

Respecto al TC, al estimar las posibles diferencias morfométricas del cráneo entre las poblaciones de *P. fuvvus* y de *H. chapmani*, no se encontraron valores significativos para ninguna de las tres vistas craneales (Tablas 9 y 10).

7.3. Análisis genéticos.

1. Evaluación de la variación genética

La variabilidad genética dentro de las poblaciones de *P. fuvvus* mostraron una diversidad haplotípica (h) de moderada a alta, y una diversidad nucleotídica (π) baja, con excepción de *P. fuvvus* SO que presentó variación nula. A nivel de población, la h osciló entre 0,0 (*P. fuvvus* SO) a 0,932 (*P. f. angustirostris*), mientras que π varió de 0,0 (*P. fuvvus* SO) a 0,012 (*P. f. angustirostris*), con un total de 128 sitios polimórficos (Tabla 12).

En *H. chapmani*, los individuos de la SMOr presentaron la mayor diversidad haplotípica ($h = 0,950$), y ambas poblaciones presentaron una diversidad nucleotídica baja (0,002 - 0,004), con un total de 66 sitios polimórficos (Tabla 12).

Tabla 12. Variación genética de las poblaciones de *P. fuvvus* / *Hadleyomys chapmani*.

Población	Número de individuos	Número de sitios polimórficos	Diversidad nucleotídica (π)	Número de haplotipos	Diversidad haplotípica
<i>P. f. latirostris</i>	8	5	0,002	4	0,643
<i>P. f. angustirostris</i>	67	43	0,012	22	0,932
<i>P. fuvvus</i> SO	4	0	0,000	1	0,000
<i>P. f. fuvvus</i>	37	19	0,007	12	0,859
<i>P. fuvvus</i> Puerto de la Soledad	12	7	0,002	5	0,576
<i>H. chapmani</i> SMOr	61	29	0,004	27	0,950
<i>H. chapmani</i> SO	5	4	0,002	2	0,400

2. Estimación de las relaciones filogenéticas.

Las topologías de los árboles generados con los métodos de MV y IB fueron congruentes para cada especie, por lo que solo se muestran las filogenias de IB; *P. fuvvus* (Figura 18) y *H. chapmani*

(Figura 19). De forma general se puede apreciar que, el método de IB proporcionó mejores valores de soportes a las ramas, con valores por encima de 0,90 en el caso de *P. furvus* y 0,80 para *H. chapmani*.

En el caso de *P. furvus* (Figura 18), las muestras se agruparon en cuatro clados principales, que parecen corresponder a las subespecies *P. f. latirostris*, *P. f. angustirostris*, *P. f. furvus* y la especie *nova* de Puerto de la Soledad, Oaxaca, respectivamente. Los individuos de *P. furvus* SO se agruparon de forma independiente como un clado monofilético fuertemente apoyado con valores de MV (97) e IB (pP = 0,90). Este clado de *P. furvus* SO está estrechamente relacionado, como grupo hermano, a las muestras de la subespecie *P. f. angustirostris* distribuidas en Hidalgo y Puebla, con un alto valor de soporte en la filogenia de IB (pP = 1). Por otro lado, los individuos de Rancho El Paraíso, Puebla, aunque inicialmente fueron identificados como *P. f. angustirostris*, se ubican como grupo hermano de *P. furvus* SO / *P. f. angustirostris*. No obstante, esta relación hermana no muestra valores de soporte significativos. El resto de los clados que representan a las subespecies *P. f. furvus*, *P. f. latirostris* y a *P. furvus* Norte de Oaxaca se posicionaron de forma parafilética con respecto a *P. f. angustirostris* / *P. furvus* SO / *P. f. angustirostris* de Rancho El Paraíso.

Por otra parte, en la filogenia de las muestras de *Handleyomys* (Figura 19), los individuos de *H. chapmani* SMO_r se agruparon de forma monofilética como un clado independiente, pero con una relación hermana con respecto a *H. saturator*. No obstante, esta relación no muestra valores de apoyo significativos. A su vez *H. chapmani* / *H. saturator* se posicionaron como grupo hermano de *H. guerrerensis* con altos valores de apoyo para MV (93) e IB (pP = 1,0). Las muestras de *H. chapmani* SO no se agruparon de forma monofilética ya que un individuo de esta región mostró una relación más cercana con ejemplares de la SMO_r que con los otros individuos de SO. No obstante, todas las muestras de SO se posicionaron dentro del clado de la SMO_r que incluye representantes distribuidos en Hidalgo, Puebla y Veracruz.

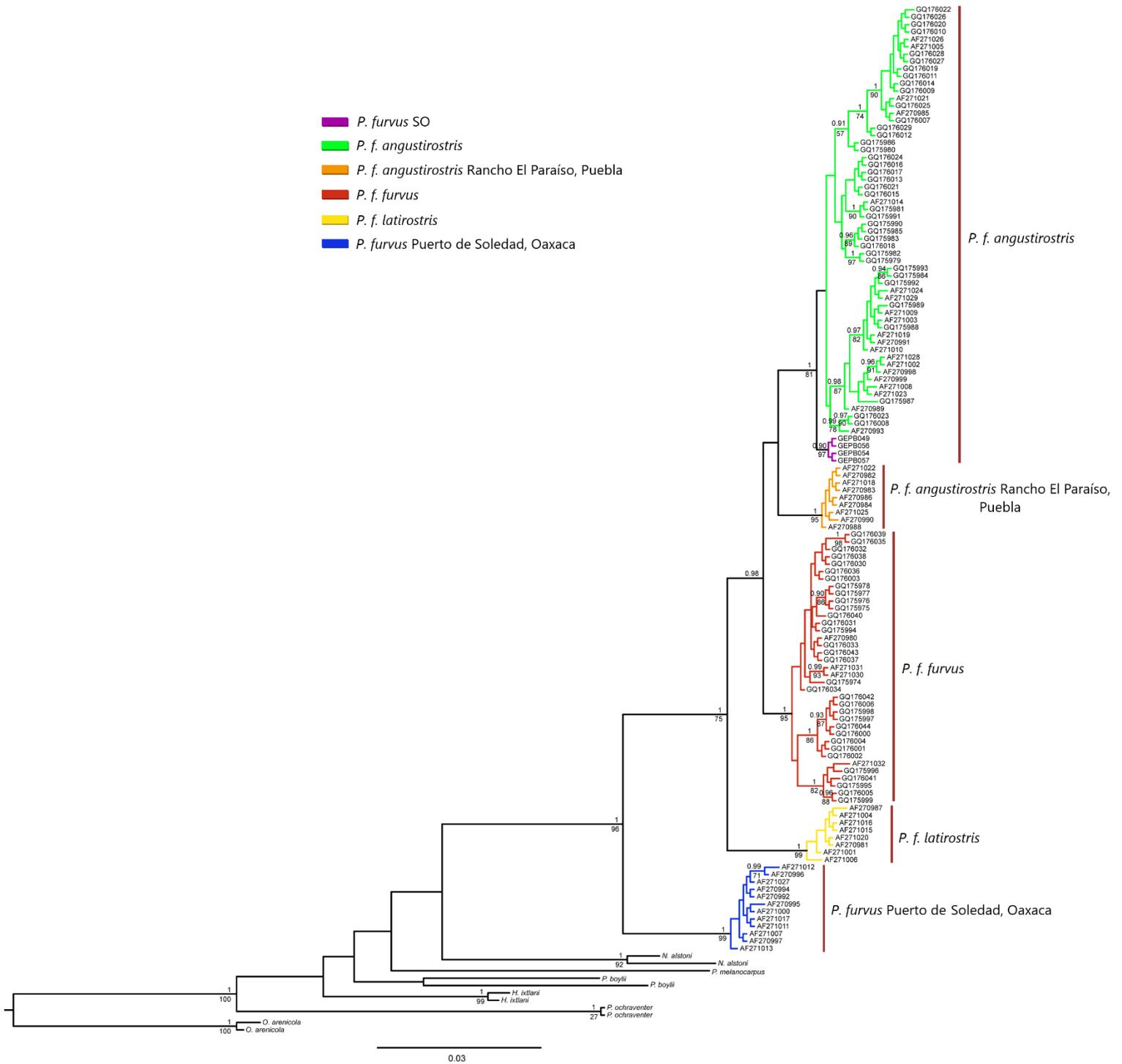


Figura 18. Filograma de *Peromyscus furvus*, obtenido por IB a partir de secuencias del gen Cyt-b. Los números sobre las ramas representan el valor de probabilidad a posteriori (pP) del análisis bayesiano (IB), y por debajo al valor de *Bootstrap* del análisis de máxima verosimilitud (MV). Para la IB solo se muestran los valores de pP $\geq 0,90$. Los colores de las ramas se corresponden con los clados. Las barras color marrón representan las agrupaciones propuestas por el método de delimitación de especies mPTP. Las etiquetas de las terminales se reportan en el Apéndice 3.

3. Delimitación de especies y distancias genéticas.

Dentro de *P. furvus*, el método de delimitación mPTP propone reconocer como especies distintas a cada una de las subespecies, así como los clados de Puerto de la Soledad, Oaxaca y Rancho El Paraíso, Puebla. No obstante, los individuos de *P. furvus* SO fueron reconocidos como el mismo grupo taxonómico, a nivel de especie que representa el clado *P. f. angustirostris* (Figura 18). En el caso de *H. chapmani*, el método mPTP considera a los especímenes de la SO como la misma especie a la que pertenecen los ejemplares de *H. chapmani* SMOr (Figura 19).

Los valores de las distancias genéticas obtenidos entre *P. furvus* SO y las restantes agrupaciones fueron bajos a relativamente altos. La menor divergencia de secuencias fue con *P. f. angustirostris* (0,9%), mientras que divergió en un 2,3%; 4,2%; 6,9% de los clados *P. f. furvus*, *P. f. latirostris* y *Peromyscus* de Puerto de la Soledad, respectivamente. Por otro lado, *Peromyscus* de Puerto de la Soledad fue el clado con mayor valor de divergencia genética, variando desde 6,8 hasta 7% del resto de los clados delimitados como especies (Tabla 13).

En el caso de las distancias genéticas entre *H. chapmani* SO y *H. chapmani* SMOr, el porcentaje de divergencia genética fue muy bajo (0,62%; Tabla 14).

Tabla 13. Matriz de distancias genéticas promedios (%) utilizando el modelo de dos parámetros de Kimura entre los clados de *Peromyscus furvus sensu lato*.

Clados	A	B	C	D
A. <i>P. furvus</i> Puerto de la Soledad	-			
B. <i>P. f. latirostris</i>	6,90	-		
C. <i>P. f. angustirostris</i>	7,00	4,30	-	
D. <i>P. furvus</i> SO	6,90	4,20	0,90	-
E. <i>P. f. furvus</i>	6,80	3,70	2,50	2,30

Tabla 14. Matriz de distancias genéticas promedios (%) utilizando el modelo de dos parámetros de Kimura entre los clados de *Handleyomys chapmani*.

Clados	A
A. <i>H. chapmani</i> SMOr	-
B. <i>H. chapmani</i> SO	0,62

8. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo confirman la importancia del uso de las herramientas morfométricas y moleculares para la delimitación de especies en estudios sobre la sistemática de roedores (Weksler, 2006; Cordero-Estrela *et al.*, 2008; Barčiová y Macholán, 2009; Martínez y Gardenal, 2016; Pérez, 2020). Ambos tipos de herramientas permiten contrastar hipótesis evolutivas al cuantificar la variación entre organismos (Rohlf y Marcus, 1993; Caumul y Polly, 2005; Pavan y Marroig, 2016), y han demostrado ser un componente esencial para evaluar los grados de diferenciación entre especies (Wheeler, 2008). Esto adquiere particular relevancia en poblaciones aisladas geográficamente (p. ej.: Rosa *et al.*, 2012; García y Sánchez-González, 2013; Ledevin y Millien, 2013; Vázquez-Ponce *et al.*, 2021), como las analizadas en el presente estudio, ya que resulta necesario evaluar la posibilidad de que dichos grupos pudieran representar especies distintas (Korshunova *et al.*, 2019; García *et al.*, 2020). Por ello, basados en las recientes propuestas filogenéticas para *P. furvus* y *H. chapmani* en la SMO (Almendra *et al.*, 2014; 2018; Cruz-Gómez *et al.*, 2021), se evaluó la existencia de divergencias morfométricas y/o genéticas de las poblaciones de estas especies en la SO, empleando la morfometría del cráneo y secuencias del gen mitocondrial Cyt-b. La discusión de los resultados del presente trabajo estará enfocada por separado para cada especie, siguiendo en cada caso los objetivos planteados.

Peromyscus furvus

La ausencia de dimorfismo sexual en *P. furvus* coincide con lo reportado previamente en estudios similares para especies de la familia Cricetidae (Rogers y Schmidly, 1981; Cervantes *et al.*, 1993; Rivas y Péfaur, 1999). No obstante, García-Mendoza *et al.* (2018) reportan que, dentro del género *Peromyscus* si existen casos de dimorfismo sexual, como en *P. melanotis* donde se demostraron diferencias entre hembras y machos. En cuanto al efecto alométrico encontrado entre la forma y el tamaño del cráneo de esta especie, resultó similar a lo reportado por Jones y Law (2018) al

evaluar la diferenciación entre dos especies de *Peromyscus*, sin embargo, en sus análisis la vista dorsal no fue incluida, por lo que no es posible comparar nuestros hallazgos para esta vista.

En el morfoespacio, la forma del cráneo de *P. fuvus* SO resultó más parecida a la de las poblaciones de *P. f. angustirostris*, con excepción de la forma de la vista lateral, donde la superposición fue ligeramente menor entre estas. Las rejillas de deformación del ACP mostraron los cambios más notables con respecto a la forma consenso del cráneo en los nasales, la región del maxilar - zigomático, y la región posterior del cráneo. Esto claramente contrasta con lo observado en la morfometría lineal, ya que las menores variaciones ocurrieron entre *P. fuvus* SO - *P. f. fuvus* en zonas similares de la MG. La superposición observada en el morfoespacio de *P. fuvus* podría ser consecuencia de su adaptación a un ambiente similar, lo cual ha sido reportado en otros géneros de roedores, como en *Gerbillus* al evaluar su variación cráneo-mandibular bajo la influencia de factores ecológicos (Alhajeri, 2018). No obstante, también puede resultar de su historia filogenética ya que se conoce la señal evolutiva que guardan las estructuras craneales (Caumul y Polly, 2005; Macholán, 2008).

Por otra parte, la ausencia de diversidad genética (haplotípica y nucleotídica) encontrada en *P. fuvus* SO puede ser un efecto del tamaño de muestra, o deberse al corto tiempo de aislamiento de esta población (Murúa *et al.*, 1986). Esta reducción de la variabilidad genética podría ser consecuencia de procesos de endogamia y deriva génica dentro de esta población (Lacy, 1997; Oostermeijer *et al.*, 2003; Frankhman, 2005), tal y como ha ocurrido con algunas poblaciones de *Tympanoctomys barrerae* debido a las glaciaciones del Pleistoceno y el vulcanismo (Ojeda, 2010). El resto de las poblaciones de *P. fuvus* presentaron una diversidad de haplotipos relativamente alta y diversidad de nucleótidos baja que, de manera general, fue congruente con lo reportado por Harris *et al.* (2000) y Cruz-Gómez *et al.* (2021). Lo anterior puede confirmar que los haplotipos que componen a estas poblaciones están estrechamente relacionados, y son efectos de expansión demográfica poblacional relativamente reciente (Hamilton, 2009).

Con respecto a la comparación entre las poblaciones de *P. fuvvus* SO y muestras de la SMOr, hubo diferencias significativas para la forma de las vistas ventral y dorsal del cráneo, con excepción de la comparación *P. f. angustirostris* - *P. fuvvus* SO. El AVC de ambas vistas craneales mostró las mayores diferencias en la región media - posterior del cráneo entre las dos poblaciones de la SMOr, evidenciando que *P. f. angustirostris* posee un cráneo ligeramente más alargado y arcos zigomáticos anchos, a diferencia de *P. f. fuvvus* que posee una caja craneana más amplia. En la vista ventral también se observó que *P. f. fuvvus* presentaba nasales - incisivos levemente más extensos que los organismos de la SO. Coincidiendo así con lo reflejado en el morfoespacio de la vista ventral, ya que *P. fuvvus* SO - *P. f. angustirostris* mostraron mayor superposición, mientras que *P. f. fuvvus* fue el que menos se sobrelapó, siendo congruente con los porcentajes de clasificación correcta encontrados. Por otro lado, en la vista dorsal *P. fuvvus* SO se segregó completamente de las otras agrupaciones, aun cuando no se encontraron diferencias significativas con *P. f. angustirostris*, y no logró discriminarse completamente. Esta separación de las poblaciones en el morfoespacio del AVC podría ser explicado por la distinción entre grupos que realiza el análisis al maximizar la varianza entre las medias de los grupos, en relación con la varianza dentro de estos (Mitteroecker y Bookstein, 2011).

En general, las diferencias obtenidas de las variables lineales se relacionan con los análisis derivados de la MG, ya que los especímenes de la SO fueron los que presentaron la mayor diferenciación, principalmente en los nasales - incisivos, constricción interorbital y la zona posterior del cráneo. Sin embargo, con respecto a lo observado en la vista dorsal y ventral en la MG, *P. fuvvus* SO fue menos diferente de los organismos de *P. f. fuvvus* en las regiones de los nasales - incisivos, la placa zigomática y la longitud de los parietales.

Este panorama puede deberse a un efecto del tamaño de muestra empleado en este estudio, ya que se conoce que en investigaciones con enfoques taxonómicos es importante poseer un tamaño muestral grande para facilitar la mejor delimitación y diferenciación de las poblaciones o especies (García y Sánchez-González, 2013). No obstante, varios estudios en roedores

empleando la MG con tamaños muestrales pequeños, han logrado delimitar correctamente a organismos de entidades taxonómicas distintas (P. ej.: García y Sánchez-González, 2013; Vallejo *et al.*, 2017; Jones y Law, 2018).

Si bien los patrones de cambios encontrados en el cráneo de esta especie coinciden con lo reportado en otros estudios del género *Peromyscus* (Lorenzo-Abundez, 2015; Cruz-Gómez, 2018; Jones y Law, 2018; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2019; Avigail, 2021), estas frecuentes modificaciones en los nasales - incisivos, la placa zigomática y la región posterior del cráneo, pueden explicarse por: 1) la correlación entre el tamaño del cerebro en relación con la longitud y el ángulo de la base del cráneo (Ross y Ravosa, 1993; Lieberman *et al.*, 2000), y 2) la correlación del alargamiento de las caras con cráneos más extensos debido a la necesidad de acomodar la cara y la faringe (Lieberman *et al.*, 2000). En ese sentido, la segregación de *P. furvus* SO sobre el eje canónico 1 positivo de la vista dorsal, mostró una contracción en la región antero - media del cráneo, lo que puede sugerir un cráneo menos alargado en comparación con el resto de las poblaciones.

A partir de los resultados de nuestro AVC, se observó que la vista dorsal presentó el mejor poder discriminativo, no obstante que, por lo general, la vista ventral del cráneo de roedores cricétidos es más útil para diferenciar grupos (Martínez y Di Cola, 2011; Avigail, 2021; Martínez-Borrego *et al.*, 2022). Este coincide con los hallazgos reportados por García y Sánchez-González (2013), en donde la vista dorsal les permitió diferenciar de forma más eficaz tres especies de roedores arborícolas; *Rhipidomys fulviventris*, *R. venustus* y *R. wetzeli*. Una explicación a esta situación podría ser la diferencia en las configuraciones de marcas empleadas entre los diferentes estudios, por lo que una alternativa sería explorar con diferentes configuraciones y comparar resultados, aunque la presencia de daños físicos en los cráneos puede influir negativamente en la selección de los PAR.

Referente a los análisis correspondientes al tamaño centroide, no se encontraron diferencias significativas entre las agrupaciones de *P. furvus* en ninguna de las vistas craneales analizadas,

por lo que se consideró como un indicio de que los cambios morfológicos vienen dados por la forma y no por el tamaño del cráneo. De manera general, este resultado podría sugerir que el tamaño del cráneo se mantiene relativamente estable entre las especies, reafirmando el alto índice de superposición que presentan las medidas tradicionales relacionadas al tamaño del cráneo reportadas en la literatura (Cervantes *et al.*, 1993; Ávila-Valle *et al.*, 2012; Cruz-Gómez, 2018; López-Arriaga, 2019).

En los análisis genéticos, los resultados preliminares en la filogenia molecular para *P. fuvus*, fueron similares a los reportados por Harris *et al.*, (2000), Ávila-Valle *et al.*, (2012), Cruz-Gómez (2018) y Cruz-Gómez *et al.* (2021), al recuperar a este grupo como monofilético. Nuestros valores de distancias genéticas reafirman la anterior filogenia propuesta por Cruz-Gómez *et al.* (2021) empleando el gen Cyt-b, donde *P. f. latirostris* podría ser reconocida como una especie genéticamente distinta, de acuerdo con el rango de valores de distancia genética (2% - 11%) para separar especies hermanas propuesto por Baker y Bradley (2001; 2006). Sin embargo, se ha sugerido la implementación de otros tipos de evidencia para arribar a conclusiones más certeras en ese sentido. Por otra parte, los valores de distancia genética obtenidos para *P. f. angustirostris* y *P. f. fuvus* confirman su reconocimiento como subespecies de *P. fuvus*. En lo que concierne a los especímenes de *P. fuvus* de la SO, nuestras relaciones evolutivas apoyaron fuertemente su parentesco con individuos de *P. f. angustirostris*, lo que explicaría por qué no se encontraron diferencias significativas entre estas dos especies en los análisis morfogeométricos. La distancia genética con K2P entre estos dos grupos, fue baja (0,90%) e inferior a la empleada para separar especies en roedores (Baker y Bradley, 2001; 2006). La poca diferenciación genética encontrada entre *P. fuvus* SO y *P. f. angustirostris* fue congruente con los resultados del método de delimitación mPTP, lo que reforzó el reconocimiento de estas dos poblaciones como una sola especie. Con estos resultados preliminares, podemos suponer que a pesar de los eventos de expansión y contracción territorial que han sufrido los BMM a lo largo del Pleistoceno tardío (Ornelas *et al.*, 2013), y que han favorecido a la diversificación y aislamiento entre y dentro de las

especies que lo habitan (Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014), el clado de *P. furvus* SO y *P. f. angustirostris* podría no verse afectado debido a un proceso de divergencia reciente o a una conectividad frecuente entre sus poblaciones durante la expansión del BMM en los últimos eventos glaciales (Guevara, 2020).

La posición del Clado el Rancho El Paraíso dentro de la filogenia molecular sugieren que es un linaje más reciente e incluye individuos referibles como *P. f. angustirostris*, sin embargo, análisis de los tiempos de divergencia, así como de la historia espacio-temporal son necesarios para esclarecer la historia evolutiva de este clado.

Handleyomys chapmani

Respecto a *H. chapmani*, de manera general la variación morfométrica en el cráneo de esta especie ha sido poco explorada con técnicas de morfometría (López-Arriaga, 2015), siendo más común estudios sobre variación genética basada en marcadores moleculares (Almendra *et al.*, 2014; 2018). En nuestros análisis de dimorfismo sexual, la asociación entre el sexo y la forma resultó ser significativa para la vista lateral, pudiendo ser resultado del poco número de individuos (Coggon *et al.*, 2003) o de su procedencia geográfica (West-Eberhard, 2003), como indicó Dashti *et al.* (2022) en las poblaciones de *Desmodillus auricularis* distribuidos en el sur de África, al señalar que las diferencias halladas entre los sexos se enmarcan sobre su origen geográfico.

El tamaño del cráneo de *H. chapmani* explicó el mayor porcentaje de la forma de las vistas ventral y dorsal, a pesar de ello estos valores fueron discriminados pues el efecto alométrico se consideró relativamente bajo, de acuerdo con lo reportado por Klingenberg y Marugán-Lobón (2013).

La visualización del morfoespacio en el ACP de las tres vistas craneales mostraron altos niveles de segregación entre ambas poblaciones, los cambios representados en las gradillas de deformación ocurrieron en las zonas correspondientes a los nasales, la placa zigomática, la región superior intermedia y posterior del cráneo, que se correspondieron con las variaciones obtenidas de las medidas lineales, pues la mayoría ocurrieron en zonas similares.

En relación con la variación genética, los resultados para *H. chapmani* de la SMOOr y la SO mostraron diversidad de haplotipos de moderada a alta, y una diversidad nucleotídica baja (p. ej.: Nava-García *et al.*, 2016; Ruiz-Vega *et al.*, 2018), sugiriendo que ambas poblaciones tienen gran acervo genético y un incremento poblacional, permitiéndoles adaptarse a cambios ambientales (Grant y Bowen, 1998; Barrett y Schluter, 2008).

Los análisis con Procrustes ANOVA revelaron diferencias significativas en la forma del cráneo para la vista ventral y lateral entre ambas poblaciones. En la vista ventral los organismos de la SO presentaron nasales más alargados y la zona del foramen magnum más reducida, mientras que, en la vista lateral la región posterior de la caja craneana de *H. chapmani* SMOOr fue más ancha. De cierta forma, esto no se correlacionó con las diferencias obtenidas de la MT ya que estas ocurrieron en el paladar, los frontales y la bula timpánica. No obstante, estas diferencias podrían ser consecuencia de la alta correlación de las medidas lineales y el tamaño del cráneo (De Luna, 2020), o del posible solapamiento de las características craneales debido a la cantidad de muestra. Tal y como ocurrió en el estudio de López-González *et al.* (2013) al evaluar la caracterización morfológica de *Peromyscus schmidlyi*.

Considerando que la vista lateral logró segregar casi en su totalidad a ambas poblaciones de *H. chapmani*, se evidenció el poder resolutivo de esta vista craneal a pesar de que ha sido poco estudiada en roedores (Dos Reis *et al.*, 2002; Camargo *et al.*, 2019; Gómez-García, 2019). Los cambios en esta vista del cráneo podrían estar relacionados con el agrandamiento del cerebelo al desarrollar ciertas habilidades que les permitirían explorar el hábitat (Reeber *et al.*, 2013). Esto explicaría lo observado en el estudio de Quintela *et al.* (2016), al evaluar la variación intraespecífica craneal de poblaciones de *Scapteromys tumidus* distribuidos en el Sur de Brasil y Uruguay, siendo congruente con una marcada variación geográfica en la forma del cráneo. No obstante, todas estas hipótesis sobre las causas de modificación en la vista lateral de *H. chapmani*, se deberían poner a prueba a través de estudios que evalúen las diferencias bajo enfoques funcionales en los hábitos y su relación con la forma.

Por otra parte, en los análisis correspondientes al tamaño centroide de esta especie, no se encontraron diferencias significativas entre sus agrupaciones, confirmando que esta medida geométrica es estable entre las especies (p. ej.: Quintela *et al.*, 2016) y, por ende, contradiciendo lo reportado por Mitteroecker y Schaefer (2022) al afirmar que el tamaño al estar más sujeto a la plasticidad fenotípica suele ser mucho más variable que la forma dentro de las especies.

Las relaciones evolutivas para *H. chapmani* han sido previamente descritas por Almendra *et al.* (2014; 2018), esclareciendo los límites geográficos de esta especie en la SMOr. Los resultados filogenéticos del presente estudio no tuvieron concordancia con nuestros análisis morfométricos, ya que los representantes de la SO se agruparon junto con los especímenes de la SMOr. Este resultado fue soportado, además, por un porcentaje muy bajo de distancia genética (K2P; 0,62%) (Baker y Bradley, 2006) y por el método de delimitación mPTP, que sugirió a los especímenes de *H. chapmani* SO como parte de la misma especie distribuida en la SMOr. Esto resulta interesante, ya que este patrón es similar al obtenido en la filogenia de Almendra *et al.* (2014; 2018) para esta especie, donde las muestras de *H. chapmani* de la SMOr y el OH no se separaron en los análisis filogenéticos. Estas dos poblaciones se encuentran aisladas biogeográficamente por el Río Santo Domingo, Oaxaca, el cual juega un papel importante como barrera geológica en la diversificación de otros grupos de roedores (p. ej.: Carleton *et al.*, 2002; Vallejo y González-Cózatl, 2012; Vallejo *et al.*, 2017; Guevara y Sánchez-Cordero, 2018), sin embargo, parece no haber tenido impacto en *H. chapmani*. Por ello, es de suponerse que los efectos diferenciales entre especies podrían deberse a los atributos de cada taxón, tal como el tamaño corporal, hábitos y vagilidad (Vázquez-Ponce *et al.*, 2021).

Con esto podemos asegurar que, en *H. chapmani* la variación fenotípica a nivel poblacional podría no estar correlacionada con los genes sino con factores externos, apoyando lo reportado por López-Arriaga (2019) al explicar que las incongruencias entre la filogenia y la morfometría de *H. chapmani* y de *H. guerrerensis*, son producto de las características propias del nicho que estas dos especies habitan.

Consideraciones generales

Bajo el contexto del uso de métodos morfométricos para explorar y encontrar las relaciones entre las diferentes variables de *P. fuvvus* y *H. chapmani* de la SO y sus congéneres de la SMOr, los resultados de este trabajo demostraron que las variaciones obtenidas sobre la forma del cráneo se maximizaron considerablemente en la MG. Esta técnica permitió visualizar las regiones y direcciones de cambios en las variables analizadas, con la representación gráfica también se pudo observar el grado de segregación entre las poblaciones de estas dos especies analizadas. Además, a través de sus análisis se estimó el dimorfismo sexual y la alometría entre los organismos de *P. fuvvus* y en los de *H. chapmani*, con el objetivo de comprender mejor los cambios en la morfología del cráneo. En los análisis con el TC, esta técnica reafirmó el índice de superposición que existe entre las medidas tradicionales y el tamaño del cráneo, ya que este se mantuvo estable en las poblaciones de ambas especies. Por su parte, la MT mostró estadísticamente los niveles de variación y diferenciación de cada medida lineal analizada entre las agrupaciones de *P. fuvvus* y de *H. chapmani*. Por todo esto, podríamos considerar a este estudio como otro ejemplo de que el uso de mediciones lineales y de coordenadas no deben verse como alternativas en competencia, sino como complementarias (De Luna, 2020). Lo cual explicaría porqué la MT continúa siendo una metodología utilizada para diferenciar morfológicamente a especies de mamíferos, aun cuando se ha reportado que la MG contiene mayor cantidad de información con significado taxonómico (Rohlf, 1996). Otro punto importante es que, el notable cambio observado entre los resultados de la MG y la MT, puede ser consecuencia de la adaptación al ambiente (Bradshaw, 1965), sin embargo, no podemos afirmar esto ya que no forma parte de los objetivos de este trabajo.

Es conveniente mencionar que, aunque nuestros análisis morfométricos en la especie *P. fuvvus* no incluyeron especímenes referibles como *P. f. latirostris* del norte de la SMOr (San Luís Potosí y Querétaro), nuestros análisis genéticos sugieren un grado de diferenciación importante entre los especímenes de la SO y *P. f. latirostris*, en base a esto y la historia evolutiva de *P. fuvvus*,

consideramos que la alternativa de reevaluar nuestras conclusiones morfométricas resulta innecesaria. En cuanto a la propuesta filogenética obtenida en nuestros análisis para *P. furvus*, los organismos de *P. f. angustirostris* del Rancho El Paraíso, Puebla, fueron recuperados como una posible nueva especie con el análisis mPTP, pero para fines de este proyecto, al no afectar nuestras conclusiones taxonómicas y no ser parte de nuestros objetivos, fueron analizados como una misma especie con los organismos de *P. f. angustirostris* reportados en la literatura (Cruz-Gómez *et al.*, 2021).

En vista de que las interpretaciones filogenéticas propuestas para *P. furvus* y *H. chapmani* mostraron una relación muy estrecha entre los individuos de la SO y los especímenes localizados en el centro de la SMOr, aun cuando estos dos sistemas montañosos se encuentran biogeográficamente aisladas (Eguíluz *et al.*, 2000), podría suponerse la influencia de factores ecológicos, históricos y evolutivos en nuestros resultados obtenidos (Lanteri y Confalonieri, 2003). Como fue demostrado por Vázquez-Ponce *et al.* (2021), al evaluar musarañas del grupo *Cryptotis mexicanus* asociadas al bosque húmedo de montaña, evidenciando que las oscilaciones climáticas y orográficas del Neotrópico pudieron favorecer a los periodos de conectividad y aislamiento entre las poblaciones de la SO y las del norte - centro de la SMOr durante las fases glaciales - interglaciales. Este panorama brinda un enfoque ecológico a nuestros resultados, pues dada la afinidad del BMM, se puede especular que la evolución de nuestras especies analizadas, podrían estar sincronizadas con la intrincada historia de expansión, conectividad y fragmentación de dicho ecosistema (Choate, 1970; Guevara y Sánchez-Cordero, 2018). Precisamente, en un estudio reciente para *H. chapmani*, los cambios previstos en la distribución potencial de esta especie a lo largo del tiempo indicaron que es altamente susceptible al cambio climático (Cano y Guevara, 2021).

En este sentido, y en base a nuestras conclusiones filogenéticas, se refuta la hipótesis planteada en este trabajo ya que contrasta con estudios previos en cricétidos donde se ha encontrado la presencia de procesos de especiación debido a la interrupción del flujo genético (P. ej.: Pérez,

2020; Sánchez, 2017). En realidad, este escenario de comparación entre los roedores de la SMOr y la SO destaca una alta probabilidad de conectividad entre las poblaciones de *P. fuvvus* y en las de *H. chapmani*. Basados en las filogenias obtenidas para cada especie, podríamos suponer que los organismos de la SO presentan un tiempo de divergencia relativamente reciente, y sugiere la existencia de un corredor que les permitía estar en contacto en respuesta al cambio climático durante la última glaciación - deglaciación (p. ej.: Ornelas *et al.*, 2013; Cano y Guevara, 2021). Puntualmente, en el caso de *H. chapmani*, recientemente se ha reportado cambios en su rango altitudinal por efecto de las variaciones climáticas y la pérdida de hábitat, lo que podría tener consecuencias en la conectividad de sus poblaciones e incluso en su persistencia (Cano y Guevara, 2021). Estas predicciones, también causan preocupación en *P. fuvvus*, ya que al estar restringido al BMM y el impacto de la reducción de sus áreas de distribución, se verá fuertemente afectado.

De igual forma, dado que el ambiente podría influir en el desarrollo de estructuras óseas (Johannsen, 1911; Caumul y Polly, 2005), puede conllevar a que el parentesco encontrado a nivel genético no se refleje a nivel fenotípico, lo que explicaría las incongruencias entre la filogenia y los resultados morfológicos de este trabajo. Bajo este escenario y de acuerdo con nuestros datos, con la finalidad de entender el enfoque de la conservación genética y las variaciones morfométricas, podría sugerirse la implementación de análisis ecológicos en los que se evalúen las posibles rutas de conectividad (Noss, 1991). En adición, ya que *P. fuvvus* y *H. chapmani* habitan el mismo ecosistema, análisis de modelado de nicho bajo un enfoque histórico - ecológico tienen el potencial de informar gráficamente los cambios de rango que pudieron ocurrir durante los ciclos glaciales - interglaciales del Cuaternario, y que lograron provocar la separación de las poblaciones. Este análisis, además permitirá predecir las distribuciones potenciales de ambas especies, tomando en cuenta una escala temporal actual y la influencia de la reducción de hábitat (Guevara *et al.*, en prep.).

9. CONCLUSIÓN

Este estudio, representa un ejemplo de la eficacia de implementar conjuntamente las herramientas morfométricas y de análisis genéticos para evaluar grados de diferenciación al nivel intraespecífico. Los objetivos de este trabajo permitieron confirmar que los organismos de *P. furvus* y *H. chapmani* distribuidos en la SO, no son diferentes de sus congéneres de la SMOr centro. Particularmente, existió cierta incongruencia entre los resultados morfométricos y moleculares debido a que la poca diferenciación genética encontrada en las poblaciones de estas dos especies, no se correspondió con la variación morfométrica del cráneo, que podría ser producto de los efectos de adaptaciones ecológicas y sus respectivas historias evolutivas. En base a esto y para fines de este trabajo, nuestras evidencias moleculares tuvieron mayor influencia en las conclusiones taxonómicas.

No obstante, al ser este el primer estudio donde se incluyen individuos de la SO, una alternativa en futuras investigaciones para comprender las variaciones morfométricas encontradas sería obtener un mayor número de muestra y/o aplicar métodos con enfoques ecológicos.

10. PERSPECTIVAS

La expectativa de este trabajo es ayudar a la sistemática filogenética en la identificación del estado taxonómico de los organismos referibles como *P. furvus* y *H. chapmani* de la SO, con la información obtenida del uso de técnicas morfométricas y genéticas. En este contexto, se espera en futuras investigaciones poder implementar análisis que permitan comprender mejor la historia filogenética de estas especies, es decir, las relaciones evolutivas entre sus individuos y su historia biogeográfica. De igual forma, esta información ayudará a proponer estrategias de conservación enfocadas en la fauna de esta área.

11. LITERATURA CITADA

- Adams, D.C., M. Collyer, A. Kaliontzopoulou y E. Baken. 2021. Geomorph: Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data. R-package version 4.0.1.
- Adams, D., F.J. Rohlf y D.E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16.
- Alhajeri, B.H. (2018). Craniomandibular Variation in the Taxonomically Problematic Gerbil Genus *Gerbillus* (Gerbillinae, Rodentia): Assessing the Influence of Climate, Geography, Phylogeny, and Size. *Journal of Mammalian Evolution*, 25: 261-276.
- Allen, J.A. y F.M. Chapman. 1897. On a collection of mammals from Jalapa and Las Vigas, state of Veracruz, Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 9(13): 201-203.
- Almendra, A.L., F.X. González-Cozatl, M.D. Engstrom y D.S. Rogers. 2018. Evolutionary relationships and climatic niche evolution in the genus *Handleyomys* (Sigmodontinae: Oryzomyini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 128: 12-25.
- Almendra, A.L., D.S. Rogers y F.X. González-Cozatl. 2014. Molecular phylogenetics of the *Handleyomys chapmani* complex in Mesoamerica. *Journal of Mammalogy*, 95(1): 26-40.
- Álvarez-Castañeda, S.T., C. Lorenzo, C.A. Segura-Trujillo y S.G. Pérez-Consuegra. 2019. Two new species of *Peromyscus* from Chiapas, Mexico, and Guatemala. En: *From field to laboratory: a memorial volume in honor of Robert J. Baker* (R.D. Bradley, H.H. Genoways, D.J. Schmidly, y L.C. Bradley, eds.). pp. 543–558. Special Publications, Museum of Texas Tech University 71.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1): 32-46.
- Arellano, E., F.X. González-Cozatl, y D.S. Rogers. 2005. Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 529-540.
- Arellano, E., J.A. Guerrero y D.S. Rogers. 2012. Variación morfométrica y alometría del crecimiento de *Reithrodontomys mexicanus* (Rodentia: Muridae) de Oaxaca, México. En: *Estudio Sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos* (F. A. Cervantes y C. Ballesteros-Barrera, eds.). pp. 35-45. Creativa Impresores S. A, Ciudad de México, México.
- Avigail. S.L. 2021. Análisis de la variación morfométrica y límites de especie en el grupo *Peromyscus boylii* (Rodentia: Cricetidae). Tesis presentada para obtener el título de Maestro en Ciencias Naturales. 92 pp. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos.
- Ávila-Valle, Z.A. 2005. Revisión del estado sistemático de *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Muridae), México a partir de los genes mitocondriales ND3-ND4. Tesis presentada para obtener el título de Maestro en Ciencias Naturales. 61 pp. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México.

- Ávila-Valle, Z.A., A. Castro-Campillo, L. León-Paniagua, I.H. Salgado-Ugarte, A.G. Navarro-Sigüenza, E.B. Hernández-Baños y J. Ramírez-Pulido. 2012. Geographic variation and molecular evidence of the Blackish Deer Mouse complex (*Peromyscus fuvvus*, Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology*, 77: 166-177.
- Baker, R.J. y R.D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87(4): 643-662.
- Barčiová, L. y M. Macholán. 2009. Morphometric key for the discrimination of two wood mice species, *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Acta Zoológica, Academia Scientiarum Hungaricae*, 55(1): 31-38.
- Barrett, R.D.H. y D. Schluter. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 38-44.
- Bezerra, A.M.R. y J.A. Oliveira. 2010. Taxonomic implications of cranial morphometric variation in the genus *Clyomys* Thomas 1916 (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, 91: 260-272
- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram y I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 148-155.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press. New York.
- Bookstein, F.L. 1996. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58(2): 313-365.
- Bradley, R.D. y R.J. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: Cytochrome b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82(4): 960-973.
- Bradley, R.D., N.D. Durish, D.S. Rogers, J.R. Miller, M.D. Engstromand y C.W. Kilpatrick. 2007. Toward a molecular phylogeny for *Peromyscus*: evidence from mitochondrial cytochrome b sequences. *Journal of Mammalogy*, 88(5): 1146–1159.
- Bradley, R.D., N. Ordonez, G. Ceballos, D. Rogers y D. Schmidly. 2016. A new species in the *Peromyscus boylii* species group (Cricetidae: Neotominae) from Michoacán, México. *Journal of Mammalogy*, 98(1): 154–165.
- Bradley, R.D., N. Ordonez, C. Thompson, E. Wright, G. Ceballos, C. Kilpatrick y D. Schmidly. 2022. Two new species of *Peromyscus* (Cricetidae: Neotominae) from the Transverse Volcanic Belt of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 103(2): 255–274.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *Advances in Genetics*, 13: 115-153.
- Brito, J.M., N. Tinoco, D. Chávez, P. Moreno-Cárdenas, D. Batallas y R. Ojala-Barbour. 2017. New species of arboreal rat of the genus *Rhipidomys* (Cricetidae, Sigmodontinae) from Sangay National Park, Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 3(1): 65-79.

- Bromham, L. y D. Penny. 2003. The modern molecular clock. *Nature Reviews Genetics*, 4(3): 216-224.
- Brown, W. 1985. Evolution of animal mitochondrial DNA. En: *Evolution of Genes and Proteins* (M. Nei y R. K. Koehn, eds.). pp. 62–88. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Burgin, C.J., J.P. Colella, P.L. Kahn y N.S. Upham. 2018. How many species of mammals are there?. *Journal of Mammalogy*, 99(1): 1-14.
- Camargo. N.F., L.F. Machado, A.F. Mendonça, E.M. Vieira. 2019. Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. *Journal of Zoology*, 308 (2): 128-138.
- Cano, I., y L. Guevara. 2021. Potential distribution of a montane rodent (Cricetidae, *Handleyomys chapmani*) through time in Mexico: the importance of occurrence data. *Journal of Mountain Science*, 18(8): 2024-2033.
- Canto, J.H., M. Saldarriaga y J. Yáñez. 2017. Estudio craneométrico en *Abrothrix hirta* (Thomas, 1895) (Rodentia: Cricetidae): una aproximación desde la morfometría geométrica. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile*, 66: 101-123.
- Carleton, M.D. 1989. Systematics and evolution. En: *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia) (G. L. Kirkland y J. N. Layne, eds.). pp. 7–141. Texas Tech University Press, Lubbock.
- Carleton, M.D., O. Sánchez y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115(3): 488-533.
- Castillo-Campos, G. y M.E. Medina-Abreo. 1996. La vegetación de la Sierra de Tantima Otontepec, Veracruz, México. *La Ciencia y El Hombre*, 24: 45-67.
- Castro, J.A, A. Picornell y M. Ramon. 1998. Mitochondrial DNA: a tool for population genetics studies. *International Microbiology*, 1(4): 327 – 332.
- Caumul, R. y P.D. Polly. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in Marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59: 2460-2472.
- Cervantes, A.F., M.M. Coronel y Y.H. Moncada. 1993. Variación morfométrica intrapoblacional de *Peromyscus melanocarpus* (Rodentia: Muridae) de Oaxaca México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoológica*, 64(2): 153-168.
- Cervantes–Zamora, Y., S. Cornejo–Olguín, R. Lucero–Márquez, J. Espinosa–Rodríguez, E. Miranda–Viquez y A. Pineda–Velázquez. 1990. Clasificación de regiones naturales de México, IV. 10. 2. Atlas nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM/CONABIO, México, D.F.

- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, México, Instituto de Biología de la UNAM y Agrupación Sierra Madre S.C., México.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: *Capital Natural de México, Volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad* México (Conabio, eds.). pp. 87-108. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Choate, J.R. 1970. Systematics and zoogeography of the Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas publications, Museum of Natural History, 19: 195-317.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad México, Distrito Federal, México.
- CodonCode Corporation. 2019. CodonCode Aligner 9.0. CodonCode Corporation, Victoria Street, Centerville.
- Coggon, D., R. Geoffrey y D. Barker. 2003. Measurement error and bias. In: *Epidemiology for the uninitiated*. 5th ed. London: BMJ Books.
- Collyer, M. y D. Adams. 2018. RRPP: An R package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4): 1772-1779.
- Cordero-Estrela, P., M. Baylac, D. Christiane y J. Polop. 2008. Combining geometric morphometrics and pattern recognition to identify interspecific patterns of skull variation: case study in sympatric Argentinian species of the genus *Calomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 365-378.
- Coyne, J. y D. Orr. 2004. *Speciation*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. En: *Speciation and its consequences* (D. Otte y J. A. Endler, eds.). pp. 28-59. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Cruz-Gómez, A. 2018. Filogenia integrada de *Peromyscus fuvvus* con caracteres morfométricos y moleculares. Tesis presentada para obtener el título de Maestro en Ciencias Naturales. 385 pp. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, Ciudad de México.
- Cruz-Gómez, A., A. Castro-Campillo, Z.A. Ávila-Valle, L. León-Paniagua, M. Ramírez-Sánchez y J. Ramírez-Pulido. 2021. Rejection of the monotypic status of *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Cricetidae), with consequences for its species group. *Therya*, 12(2): 347-367.
- Dalquest, W. 1950. Records of mammals from the Mexican state of San Luis Potosí. *Occasional Papers of the Museum of Zoology*, 1(23): 1-15.

- Dashti, Z., H. Alhaddad y B. Alhajeri. 2022. A geometric morphometric analysis of geographic variation in the Cape Short-eared gerbil, *Desmodillus auricularis* (Rodentia: Gerbillinae). *Mammalia*, 86(6): 615-631.
- De Luna, E. 2020. Integrando análisis morfométricos y filogenéticos: de la sistemática fenética a la morfometría filogenética. *Acta botánica mexicana*, (127): 1-50.
- De Queiroz, K. y M.J. Donoghue. 1990. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics?. *Cladistic*, 6(1): 61-75.
- Domínguez-Barradas, C., G. Cruz-Morales y C. González-Gándara. 2015. Plantas de uso medicinal de la Reserva Ecológica "Sierra de Otontepec", municipio de Chontla, Veracruz, México. *Ciencia UAT*, 9(2): 41.
- Dos Reis, S.F., L.C. Duarte, L.R. Monteiro, F.J. Von Zuben. 2002. Variación geográfica en la morfología craneal en *Thrichomys Apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Descriptores geométricos y patrones de variación de la forma. *Journal of Mammalogy*, 83(2): 333-344.
- Eguíluz, S., M. Aranda y R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53(1): 1-26.
- Eldredge, N. y J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: Method and theory in comparative biology*. Columbia University. Press, New York.
- Engstrom, M.D., R.C. Dowler, D.S. Rogers, D.J. Schmidly y J.W. Bickham. 1981. Chromosomal variation within four species of harvest mice (*Reithrodontomys*). *Journal of Mammalogy*, 62: 159-164.
- Frankham, R. 2005. Genetic and Extinction. *Biological Conservation*, 126(2): 131-140.
- Fornel, R., P. Cordeiro-Estrela y T.R.O. De Freitas. 2010. Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental contexts. *Biological Journal of Linnean Society*, 101: 705-720.
- Gadagkar, S.R., M.S. Rosenberg y S. Kumar. 2005. Inferring species phylogenies from multiple genes: concatenated sequence tree versus consensus gene tree. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 304(1): 64-74.
- García, F.J. y E. Sánchez-González. 2013. Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela. *Therya*, 4(1): 157-178.
- García, F.J., E. Sánchez-González y M. Machado. 2020. Morphological variation in the skull of *Nephelomys meridensis* (Rodentia, Cricetidae): evidence for cryptic species in andean populations from northern South America. *Therya*, 11(2): 193-202.
- García-Mendoza, D.F., C. López-González, Y. Hortelano-Moncada, R. López-Wilchis, J. Ortega. 2018. Geographic cranial variation in *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae) is related to primary productivity, *Journal of Mammalogy*, 99(4): 898-905.

- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 53(2): 285-339.
- Goldman, E.A. 1918. The Rice Rats of North America: (genus *Oryzomys*). *North American Fauna*, (43): 1-101.
- Gómez-García, A. 2019. Evaluación de métodos de morfometría geométrica bidimensional y tridimensional en la comparación de cráneos de cuatro especies de jutías cubanas (Rodentia, Capromyidae). Tesis presentada para obtener el título de Licenciado en Ciencias Naturales. 67 pp. Universidad de La Habana, La Habana, Cuba.
- González-Christen, A., N.V. Rodríguez-Santiago y G. Marín-Gómez. 2012. Composición del ensamble de pequeños mamíferos del borde de un bosque mesófilo de montaña en Veracruz, México. En: *Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos* (F. Cervantes y C. Ballesteros-Barrera, eds.). pp. 85-96. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- González-Cózatl, F.X., D.S. Rogers y E. Arellano. 2009. Diversidad críptica en la CNMA: descubriendo nuevas especies de roedores mexicanos. En: *60 años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología UNAM* (F. A. Cervantes, Y. Hortelano y J. Vargas, eds.). pp. 55-64. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- González-Ruíz, N., J. Ramírez-Pulido y M. Gual-Díaz. 2014. Mamíferos del Bosque Mesófilo de Montaña en México. En: *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (M. Gual y F. González-Medrano, eds.). pp. 305-326. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Grant, W.S. y B.W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Genetics*, 89: 415-426.
- Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa. 2014. Bosques Mesófilos de Montaña de México: Diversidad, ecología y manejo. En *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad* (1a ed.).
- Gual-Díaz, M. y F. González-Medrano. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. En: *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (M. Gual-Díaz y A. Rendón-Correa, eds.). pp. 27-67. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Guevara, L. 2020. Altitudinal, latitudinal and longitudinal responses of cloud forest species to Quaternary glaciations in the northern Neotropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 130: 615–625.
- Guevara, L. y V. Sánchez-Cordero. 2018. Patterns of morphological and ecological similarities of small-eared shrews (Soricidae, *Cryptotis*) in tropical montane cloud forests from Mesoamérica. *Systematics and Biodiversity*, 16: 551–564.

- Hafner, M.S., J.E. Light, D.J. Hafner, S.V. Brant, T.A. Spradling, J.W. Demastes. 2005. Cryptic Species in the Mexican Pocket Gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy*, 86(6): 1095–1108.
- Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista Sociedad Mexicana Natural*, 26: 1-16.
- Hall, E. 1968/1971. Variation in the Blackish Deer Mouse, *Peromyscus furvus*. *Anales del Instituto de Biología serie Botánica (Revisar datos y completar referencia)*, 39: 149-154.
- Hall, E. y T. Álvarez. 1961. A new species of mouse (*Peromyscus*) from northwestern Veracruz, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 74: 203-206.
- Hamilton, M. B. 2009. *Populations genetics*. 424pp. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena. 1995. *Tropical Montane Cloud Forest. Series Ecological Studies*. (Vol. 110). Springer Verlag. Nueva York.
- Hardy, D.K., F.X. Gonzalez-Cozatl, E. Arellano y D.S. Rogers. 2013. Molecular phylogeographic structure and phylogenetics of Sumichrast's harvest mouse (*Reithrodontomys sumichrasti*: Family Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(2): 282-292.
- Harris, D. y D.S. Rogers. 1999. Species Limits and Phylogenetic Relationships among Populations of *Peromyscus furvus*. *Journal of Mammalogy*, 80(2): 530-544.
- Harris, D., D.S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Ecology*, 9(12): 2129–2135.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913.
- Holder, M. y P.O. Lewis. 2003. Phylogeny estimation: Traditional and Bayesian approaches. *Nature Reviews Genetics*, 4: 275–284.
- Hooper, E.T. 1952. A systematic review of harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, 77: 1-255.
- Huckaby, D. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia: Muroidea). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 326: 1-24.
- Irwin, D.M., T.D. Kocher y A.C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32(2): 128–144.
- Jaramillo, N. y Dujardin, J.P. 2002. Análisis Morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación. Colombia. Inédito.
- Johannsen, W. 1911. "The Genotype Conception of Heredity". *The American Naturalist*, 45: 129-159.
- Jones, K. y C. Law. 2018. Differentiation of craniomandibular morphology in two sympatric *Peromyscus* mice (Cricetidae: Rodentia). *Mammal Research*, 63: 277-283.

- Kalyaanamoorthy, S., B.Q. Minh, T.K. Wong, A. von Haeseler y L.S. Jermin. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature methods*, 14(6): 587.
- Kapli, P., S. Lutteropp, J. Zhang, K. Kobert, P. Pavlidis, A. Stamatakis, y T. Flouri. 2017. Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 33(11): 1630–1638.
- Katzenberg, M.A. 2008. Stable Isotope Analysis: A tool for studying past diet, demography, and life history. En: *Biological Anthropology of the Human Skeleto* (M. Katzenberg y S. Saunders, eds.). pp. 413-441. Wiley-Liss Inc, Nueva York.
- Kendall, D.G. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9(3): 428-30.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16(2): 111-120.
- Klingenberg, C.P. y J. Marugán-Lobón. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, 62(4): 591-610.
- Korshunova, T., B. Picton, G. Furfaro, P. Mariottini, M. Pontes, J. Prkić, K. Fletcher, K. Malmberg, K. Lundin y A. Martynov. 2019. "Multilevel fine-scale diversity challenges the 'cryptic species' concept". *Scientific Reports*, 9: 1-23.
- Lacy, R.C. 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of mammalogy*, 78: 320-335.
- Laneri, A.A. y V.A. Confalonieri. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. En: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (J. Llorente y J. J. Morrone, eds.). pp. 185-194. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ledevin, R. y V. Millien. 2013. Congruent morphological and genetic differentiation as a signature of range expansion in a fragmented landscape. *Ecology and evolution*, 3: 4172-4182.
- León-Paniagua, L., A. Navarro-Sigüenza, B.E. Hernández-Baños y J. C. Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 653-664.
- León-Tapia, M.A., J.A. Fernández, Y. Rico, F.A. Cervantes y A. Espinosa de los Monteros. 2020. A new mouse of the *Peromyscus maniculatus* species complex (Cricetidae) from the highlands of central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 101(4): 1117–1132.
- Lieberman, D.E., O.M. Pearson y K.M. Mowbray. 2000. Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of human evolution*, 38(2): 291–315.
- López-Arriaga, N. I. 2019. Análisis de la variación morfométrica en *Handleyomys chapmani* (Thomas, 1898) y *H. guerrensis* (goldman, 1915; rodentia: cricetidae). Tesis presentada

para obtener el título de Licenciado en Ciencias Naturales. 76 pp. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos.

- López-González, C., D.F. García-Mendoza y M.M. Correa-Ramírez. 2013. Caracterización morfológica de *Peromyscus schmidlyi* (Rodentia: Cricetidae), una especie endémica de la Sierra Madre Occidental, México. *Journal of Mammalogy*, 94(4): 923–937.
- Lorenzo-Abundez, D. 2015. Variación morfométrica aplicada a la identificación taxonómica de *Peromyscus levipes* y *P. melanophrys* en el estado de Morelos. Tesis presentada para obtener el título de Licenciado en Ciencias Naturales. 76 pp. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos.
- Luna-Vega, I., J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa-Organista. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution*, 228(3): 229-239.
- Luna-Vega, I., J. Morrone y D. Espinosa-Organista. 2004. Introducción. En: Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental (I. Luna y D. Espinosa, eds.). pp. 1-527. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Macholán, M. 2008. The mouse skull as a source of morphometric data for phylogeny inference. *Zoologischer Anzeiger*, 247: 315-327
- Martínez, J.J. y C.N. Gardenal. 2016. Phylogenetic relationships among species of the Neotropical genus *Graomys* (Rodentia: Cricetidae): contrasting patterns of skull morphometric variation and genetic divergence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(3): 648–667.
- Martínez, J.J. y V. Di Cola. 2011. Distribución geográfica y variación fenética del cráneo en dos especies cercanas de *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger*, 250(3): 175-194.
- Martínez-Borrego, D., E. Arellano, D.D. Cruz, F.X. González-Cózatl, I. Castro-Arellano, L. León-Paniagua y D.S. Rogers. 2021. Molecular systematics of the *Reithrodontomys tenuirostris* group (Rodentia: Cricetidae) highlighting the *Reithrodontomys microdon* species complex. *Journal of Mammalogy*, 103(1): 29-44.
- Martínez-Borrego, D., E. Arellano, D.D. Cruz, F.X. González-Cózatl, E. Nava-García y D.S. Rogers. 2022. Morphological and ecological data confirm *Reithrodontomys cherrii* as a distinct species from *Reithrodontomys mexicanus*. *Therya*, 13(1): 115-128.
- Martínez-Gordillo, D., O. Rojas-Soto y A. Espinosa de los Monteros. 2010. Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(2): 259-70.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press. Cambridge, Mas.

- Meave, J., M.A. Soto, L.M. Calvo-Irabién, H. Paz-Hernández y S. Valencia-Avalos. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 52: 31-77.
- Meyer, A. 1994. Shortcomings of the Cytochrome b gene as a molecular marker. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 278-280.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer y T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop*: 1-8.
- Minh, B., M.A. Nguyen y A. Von Haeseler. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic Bootstrap. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5): 1188–1195.
- Mitteroecker, P. y F. Bookstein. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evolutionary Biology*, 38: 100-114.
- Mitteroecker, P. y K. Schaefer. 2022. Thirty years of geometric morphometrics: Achievements, challenges, and the ongoing quest for biological meaningfulness. *American journal of biological anthropology*, 178(74): 181–210.
- Mitteroecker, P. y P. Gunz. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2): 235-247.
- Mora, M.S., M.J. Kittlein, A. Vassallo y F. Mapelli. 2013. Diferenciación geográfica en caracteres de la morfología craneana en el roedor subterráneo *Ctenomys australis* (Rodentia: Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical*, 20(1):75-96.
- Murúa, R., L.A. González y P.L. Meserve. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, 55: 281-293.
- Musser, G.G. 1964. Notes on geographic distribution, habitat, and taxonomy of some Mexican mammals. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 636: 1-22.
- Musser, G.G. y M.D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. En: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (3rd ed.) (D. Wilson y D. Reeder, eds.). pp. 894-1531. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Nava-García, E. 2004. Filogeografía del ratón de los volcanes *Neotomodon alstoni*. Tesis presentada para obtener el título de Licenciado en Ciencias Naturales. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos.
- Nava-García, E. 2016. Sistemática de *Reithrodontomys megalotis* a partir de datos moleculares y morfométricos. Tesis presentada para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales. 164 pp. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.
- Nava-García, E., J.A. Guerrero-Enríquez y E. Arellano. 2016. Molecular phylogeography of harvest mice (*Reithrodontomys megalotis*) based on cytochrome b DNA sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(3): 297–307.

- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Nguyen, L.T., H.A. Schmidt, A. Von Haeseler y B.Q. Minh. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1): 268–274.
- Nieto-Montes de Oca, A. y J. Llorente. 1994. Caracteres moleculares en los métodos de la sistemática moderna. En: *Taxonomía biológica* (J. Llorente y I. Luna, eds.). pp. 157-205. Fondo de Cultura Económica-Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Nosil, P. 2008. Ernst Mayr and the integration of geographic and ecological factors in speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(1): 26–46.
- Noss, R.F. 1991. *Landscape connectivity: different functions at different scales*. En *Landscape linkages and biodiversity* (W. E. Hudson, eds.). pp. 23–39. Defenders of Wildlife, Washington, D.C.
- Ojeda, A.A. 2010. Phylogeography and genetic variation in the South American rodent *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia: Octodontidae), *Journal of Mammalogy*, 91(2): 302–313.
- Okonechnikov, K., O. Golosova, M. Fursov y the UGENE team. 2012. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*, 28: 1166-1167.
- Omland, K.E. 1997. Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution*, 51(5): 1381-1393.
- Oostermeijer, J., S. Luijten y J.C.M. Nijs. 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation*, 113(3): 389-398.
- Ornelas, J.F., V. Sosa, D.E. Soltis, J.M. Daza, C. González, P.S. Soltis, C. GutiérrezRodríguez, A.E. de los Monteros, T. A. Castoe, C. Bell y E. Ruiz-Sanchez. 2013. Comparative Phylogeographic Analyses Illustrate the Complex Evolutionary History of Threatened Cloud Forests of Northern Mesoamerica. *PLoS ONE*, 8(2): 56283.
- Parés-Casanova, P.M. 2014. Evaluación morfométrica del cráneo de diversas razas bovinas actuales: análisis geométrico según perfiles. *CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 9(1): 58-67.
- Patton, J.L., U.F. Pardiñas y G. D'Elía (eds). 2015. *Mammals of South America*, vol. 2: Rodents. The University of Chicago Press. Chicago, Illionis.
- Pavan, A.C. y G. Marroig. 2016. Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: *Pteronotus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103: 184–198.
- Pérez, L.E. 2020. Revisión de la sistemática molecular y variación de la morfología craneal de *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae) de Alta montaña en el Sur de México. Tesis

presentada para obtener el título de Maestro en Ciencias Naturales. 69 pp. Centro de investigaciones biológicas del noreste, S. C., La Paz, Baja California Sur.

- Platt, R.N., B.R. Amman, M.S. Keith, C.W. Thompson y R.D. Bradley. 2015. What is *Peromyscus*? Evidence from nuclear and mitochondrial DNA sequences suggests the need for a new classification. *Journal of Mammalogy*, 96: 708–719.
- Polly, P.D. 2001. Paleontology and the comparative method: Ancestral node reconstructins versus observed node values. *The American Naturalist*, 157(6): 596-609.
- Quintela, F.M., R. Fornel y T.R. Freitas. 2016. Geographic variation in skull shape of the water rat *Scapteromys tumidus* (Cricetidae, Sigmodontinae): isolation-by-distance plus environmental and geographic barrier effects?. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88: 451-466.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Rambaut, A. 2018. FigTree v.1.4.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo y M. Martínez. 1991. Variación no geográfica de *Microtus quasiater* (Rodentia: Arvicolidae) con notas sobre su ecología y reproducción. *Anales Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 62(2): 341-364.
- Ramírez-Pulido, J., N. González-Ruiz, A.L. Gardner y J. Arroyo-Cabrales. 2014. A list of recent land mammals of Mexico. *Special Publications of the Museum of Texas Tech University*, (63): 1-69.
- Reeber, S.L., T.S. Otis y R.V. Sillitoe. 2013. New roles for the cerebellum in health and disease. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 7: 1-11.
- Ripley, B., B. Venables, D.M. Bates, K. Hornik, A. Gebhardt y D. Firth. 2019. MASS: Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS. R-package version 7.3-54.
- Rivas, B.A. y J.E. Péfaur. 1999. Variación geográfica en poblaciones venezolanas de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae). *Mastozoología Neotropical* 6: 47–59.
- Rodríguez-Luna, E., A. Gómez-Pompa, J.C. López-Acosta, N. Velázquez-Rosas, Y. Aguilar-Domínguez y M. Vázquez-Torres. 2011. Atlas de los espacios naturales protegidos de Veracruz (1ª ed.). Universidad Veracruzana, México. 352 pp.
- Rogers, D.S. y D.J. Schmidly. 1981. Geographic variation in the white-throated woodrat (*Neotoma albigula*) from New Mexico, Texas, and Northern Mexico. *Southwestern Natural*, 26: 167-181.
- Rogers, D.S. y J.A. Skoy. 2011. *Peromyscus furvus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 43(888): 209-215.
- Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:299-316.

- Rohlf, F.J. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. *Advances in morphometrics*: 117-129.
- Rohlf, F.J. 2000. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix*, 11: 9-25.
- Rohlf, F.J. y M. Corti. 2000. Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology*, 49(4): 740-753.
- Rohlf, F.J. y L.F. Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4): 129-132.
- Román-Colín, C.L. 2015. Estructura y variación genética en poblaciones de *Neotomodon alstoni*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. UAEM. México.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard y J.P. Huelsenbeck. 2012b. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3): 539-542.
- Rosa, C.C., T. Flores, J.C. Pieczarka, R.V. Rossi, M.I. Sampaio, J.D. Rissino, P.J. Amaral y C.Y. Nagamachi. 2012. Genetic and morphological variability in South American rodent *Oecomys* (Sigmodontinae, Rodentia): evidence for a complex of species. *Journal of Genetics*, 91(3): 265-77.
- Ross, C.F. y M.J. Ravosa. 1993. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(3): 305-324.
- Rozas, J., A. Ferrer-Mata, J.C. Sánchez-Del Barrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, S.E. Ramos-Onsins y A. Sánchez-Gracia. 2017. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular biology and evolution*, 34(12): 3299–3302.
- Ruiz-Vega, M., G. Hernández-Canchola y L. León-Paniagua. 2018. Molecular systematics and phylogeography of the endemic Osgood's deermouse *Osgoodomys banderanus* (Rodentia: Cricetidae) in the lowlands of western Mexico. *Molecular phylogenetics and evolution*, 127: 867-877.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. México: Limusa.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. México: Limusa.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, (35): 25-44.
- Salinas, M.M. 2015. Conocimiento, manejo y conservación de la diversidad florística de la sierra madre oriental, México. Tesis presentada para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales. 243 pp. Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León.

- Sánchez, P.P. 2017. Variación demográfica y morfológica de especies de roedores cricétidos en ecosistemas altoandinos de la cordillera oriental Colombiana. Tesis presentada para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales. 210 pp. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Schlager, S., G. Jefferis y D. Ian. 2021. Morpho: calculations and visualizations related to Geometric Morphometrics. R-package version 2.9.
- Secretaría de Desarrollo Social y Medio Ambiente (SEDESMA). 2007. Programa de Manejo de la Reserva Ecológica Sierra de Otontepec. México: Gobierno de Estado de Veracruz.
- Sheets, D. 2019. Integrated Morphometrics Package IMP 8.
- Smith, B.T, J.E. McCormack, A.M. Cuervo, M.J. Hickerson, A. Aleixo, C.D. Cadena, J. Pérez-Emán, C.W. Burney, X. Xie, M.G. Harvey, B.C. Faircloth, T.C. Glenn, E.P. Derryberry, J. Prejean, S. Fields y R.T. Brumfield. 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(7527): 406-409.
- Smith, M.F. y J.L. Patton. 1993. The Diversification of South American murid Rodents: Evidence from mitochondrial DNA sequence data for the Akodontine Tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50(3): 149-177.
- Statsoft. 2020. Statistica; TIBCO Statistica.
- Sullivan, J., E. Arellano y D.S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist*, 155: 755-768.
- Tamura, K., G. Stecher y S. Kumar. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular biology and evolution*, 38(7): 3022–3027.
- Teta, P.V. 2013. Relaciones filogenéticas de la Tribu *Abrotrichini* (Rodentia, Cricetidae): análisis separados y combinados de evidencias morfológicas y moleculares. Tesis presentada para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales. 184 pp. Universidad Nacional de La Plata, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
- Thomas, O. 1898. On indigenous Muridae in the West Indies; with the description of a new Mexican *Oryzomys*. *Annals and Magazine of Natural History*, 1(7): 176–180.
- Tobe, S.S., A.C. Kitchener y A.M. Linacre. 2010. Reconstructing mammalian phylogenies: a detailed comparison of the cytochrome B and cytochrome oxidase subunit I mitochondrial genes. *PloS one*, 5(11): e14156.
- Toro-Ibacache, M.V, G. Manriquez-Soto y I. Suazo-Galdames. 2010. Geometric morphometry and the biologic shapes study: from the descriptive morphology to the quantitative morphology. *International Journal of Morphology*, 28(4): 977-990.
- Vallejo, R. 2013. Filogenia y límites de especie en el género *Megadontomys* (Rodentia: Sigmodontinae) utilizando datos morfométricos y moleculares. Tesis presentada para obtener el título de Doctor en Ciencias Naturales. Instituto de Ecología A. C.

- Vallejo, R. y F.X. González-Cózatl. 2012. Phylogenetic affinities and species limits within the genus *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae) based on mitochondrial sequence data. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50(1): 67-75.
- Vallejo, R., J.A. Guerrero y F.X. González-Cózatl. 2017. Patterns of Differentiation and Disparity in Cranial Morphology in Rodent Species of the genus *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae). *Zoological Studies*, 56: 1-15.
- Van der Molen, S., N. Martínez-Abadía y R. González-José. 2007. Introducción a la morfometría geométrica: curso teórico práctico. Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- Vázquez-Ponce, F.J., G. Hernández-Canchola, A.R. Jiménez-Marín y L. Guevara. 2021. Divergencia genética en musarañas (Mammalia: Soricidae) de los bosques húmedos de montaña al norte del Neotrópico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92: e923781.
- Villalobos-Leiva, A. y H.A. Benítez. 2020. Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva Parte 2. *International Journal of Morphology*, 38(6): 1818-1836.
- Villaseñor, J.L. 2010. El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus plantas vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico. Instituto de biología, UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México
- Weksler, M. 2006. Phylogenetic Relationships of *Oryzomine* Rodents (Muroidea: Sigmodontinae): Separate and Combined Analyses of Morphological and Molecular Data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (296): 1-149.
- Weksler, M., A. Reis y R.S. Voss. 2006. Ten New Genera of *Oryzomyine* Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, (3537): 1-29.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Wheeler, Q.D. 2008. Undisciplined thinking: morphology and Hennig's unfinished revolution. *Systematic Entomology*, 33(1): 2-7.
- Wilson, D. y D. Reeder (eds). 2005. *Mammals species of the World: A taxonomic and geographic reference* (3ª ed.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Zelditch, M. y D. Swiderski. 2012. *A Practical Companion to Geometric Morphometrics for Biologists: Running analyses in freely-available software*, (2ª ed.). Amsterdam: Elsevier.
- Zelditch, M., D. Swiderski y H. Sheets. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: A primer* (1ª ed.). San Diego, California, USA: Elsevier Academic Press.
- Zhang, J., P. Kapli, P. Pavlidis y A. Stamatakis. 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29(22): 2869-2876.

12. APÉNDICE

Apéndice 1. Lista de especímenes de *Peromyscus fuvvus* empleados en los análisis de Morfometría Geométrica y Morfometría Tradicional. CMC = Colección de Mamíferos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la UAEM; GEPB = Gonzalo Enrique Pinilla Buitrago (colector de muestra).

N _o	Número de catálogo	Localidad	Sexo	Poblaciones
1.	CMC810	1.9 km N Las Cañadas (Eco Reserva), Huatusco, Veracruz.	Macho	
2.	CMC811	1.9 km N Las Cañadas (Eco Reserva), Huatusco, Veracruz.	Hembra	
3.	CMC812	1.9 km N Las Cañadas (Eco Reserva), Huatusco, Veracruz.	Macho	<i>P. f. fuvvus</i>
4.	CMC813	1.9 km N Las Cañadas (Eco Reserva), Huatusco, Veracruz.	Macho	
5.	CMC1456	Matlalapa, Xico, Veracruz.	Hembra	
6.	CMC1457	Matlalapa, Xico, Veracruz.	Macho	
7.	CMC1460	Matlalapa, Xico, Veracruz.	Hembra	
8.	CMC1926	Potrero de Monroy 8.3 Km ENE Crucero los Tules, camino a Zacualpan, Agua Blanca de Iturbide, Hidalgo.	Macho	
9.	CMC1927	Potrero de Monroy 8.3 Km ENE Crucero los Tules, camino a Zacualpan, Agua Blanca de Iturbide, Hidalgo.	Hembra	
10.	CMC1933	Rio Chiflón 9.7 Km ENE Crucero los Tules, camino a Zacualpan, Agua Blanca de Iturbide, Hidalgo.	Hembra	
11.	CMC1937	Rio Chiflón 9.7 Km ENE Crucero los Tules, camino a Zacualpan, Agua Blanca de Iturbide, Hidalgo.	Macho	
12.	CMC1052	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Hembra	<i>P. f. angustirostris</i>
13.	CMC1053	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Hembra	
14.	CMC1054	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Macho	
15.	CMC1055	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Macho	
16.	CMC1058	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Hembra	
17.	CMC1044	21 km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Macho	
18.	GEPB052	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
19.	GEPB054	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
20.	GEPB056	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
21.	GEPB057	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Macho	
22.	GEPB066	Sierra de Otontepec; 5.6 km SE Chontla, Veracruz.	Macho	<i>P. f. fuvvus</i> Otontepec
23.	GEPB067	Sierra de Otontepec; 5.6 km SE Chontla, Veracruz.	Macho	
24.	GEPB073	Sierra de Otontepec; 7.6 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
25.	GEPB077	Sierra de Otontepec; 7.6 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
26.	GEPB078	Sierra de Otontepec; 7.9 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
27.	GEPB079	Sierra de Otontepec; 7.9 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Hembra	

Apéndice 2. Lista de especímenes de *Handleyomys chapmani* empleados en los análisis de Morfometría Geométrica y Morfometría Tradicional. CMC = Colección de Mamíferos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la UAEM; GEPB = Gonzalo Enrique Pinilla Buitrago (colector de muestra).

Nº	Número de catálogo	Localidad	Sexo	Poblaciones
1.	CMC739	3.5 Km N 3 Km O Maguey de Oriente, El Naranjo, San Luis Potosí.	Hembra	
2.	CMC740	3.5 Km N 3 Km O Maguey de Oriente, El Naranjo, San Luis Potosí.	Hembra	
3.	CMC772	1.2 Km SE Xochititla, Texhuacán, Veracruz.	Macho	
4.	CMC773	1.2 Km SE Xochititla, Texhuacán, Veracruz.	Hembra	
5.	CMC775	1.2 Km SE Xochititla, Texhuacán, Veracruz.	Macho	
6.	CMC779	1.9 Km N Las Cañadas (Eco Reserva), Huatusco, Veracruz.	Hembra	<i>H. chapmani</i> SMOr
7.	CMC1078	22 Km NE Metepec (por carretera), Tenango de Doria, Hidalgo.	Hembra	
8.	CMC1085	4.7 Km NE Teziutlan (por carretera), Tezuitlán, Puebla.	Macho	
9.	CMC1088	4.7 Km NE Teziutlan (por carretera), Tezuitlán, Puebla.	Macho	
10.	CMC1390	Mesa de la Yerba, 3.4 Km SW de la desviación a Mazatepec (carretera Xalapa-Perote), Acajete, Veracruz.	Macho	
11.	GEPB043	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
12.	GEPB045	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
13.	GEPB047	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Macho	
14.	GEPB048	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Macho	<i>H. chapmani</i>
15.	GEPB061	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	Otontepec
16.	GEPB062	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	Hembra	
17.	GEPB069	Sierra de Otontepec; 7.9 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
18.	GEPB072	Sierra de Otontepec; 7.6 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
19.	GEPB075	Sierra de Otontepec; 7.7 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Macho	
20.	GEPB076	Sierra de Otontepec; 7.6 km SE Citlaltépec, Veracruz.	Hembra	

Apéndice 3. Lista de los ejemplares incluidos en el Grupo Interno (GI) y Grupo externo (GE) en la reconstrucción filogenética de *Peromyscus fuvvus*, mostrando su designación taxonómica, ubicación geográfica, código de acceso de *GenBank* y el número de secuencias en el gen utilizado. Las siglas delante del código del espécimen se corresponden con el nombre del colector y/o la Institución donde están depositados: GEPB, Gonzalo Enrique Pinilla Buitrago; EAA, Elizabeth Arellano Arenas; CWK, C. William Kilpatrick; FXG, Francisco Xavier González Cózatl; YHM, Yolanda Hortelano Moncada; RMV, Rachel Mercado Vallejo; DSR, Duke S. Rogers; JMV, Jesús Martínez Vázquez; TTU, Texas Tech University, USA; TK, Texas Tech University, USA; CMNH, Cleveland Museum of Natural History; ASNHC, Angelo State Natural History Collections; MSB, Museum of Southwestern Biology; Brigham Young University; ROM, Royal Ontario Museum. SMOr = Sierra Madre Oriental; SO = Sierra de Otontepec; Asterisco (*) = Poblaciones de SO con código de campo.

Nº	Especie	Localidad	Núm. de catálogo	GenBank acceso
1.	<i>P. fuvvus</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz	GEPB049	*

2.	<i>P. furvus</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz	GEPB054	*
3.	<i>P. furvus</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz	GEPB056	*
4.	<i>P. furvus</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz	GEPB057	*
5.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA689	AF271020
6.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA691	AF271016
7.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA684	AF271015
8.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA686	AF271006
9.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA687	AF271004
10.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA692	AF271001
11.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA682	AF270987
12.	<i>P. f. latirostris</i>	México, San Louis Potosí, Ejido Aguayo. 6.2 km N Xilitla.	EAA679	AF270981
13.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA297	AF271029
14.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA277	AF271028
15.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 21.8 km NE Metepec.	CWK913	AF271026
16.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA299	AF271024
17.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA281	AF271023
18.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Veracruz, La Colonia, 6.5 km W Zacualpan.	EAA656	AF271021
19.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA304	AF271019
20.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 21.8 km NE Metepec.	CWK914	AF271014
21.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA295	AF271010
22.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA307	AF271009
23.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA276	AF271008
24.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA298	AF271005
25.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA296	AF271003
26.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA274	AF271002
27.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA273	AF270999
28.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA275	AF270998
29.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Veracruz, La Colonia, 6.5 km W Zacualpan.	EAA672	AF270993
30.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, El Portero, 10 km SW Tenango de Doria.	EAA300	AF270991
31.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Hidalgo, 3 km E Tlanchinol.	EAA279	AF270989

32.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Veracruz, La Colonia, 6.5 km W Zacualpan.	EAA671	AF270985
33.	<i>P. f. angustirostris</i>	5 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Xuchitl, Mpio. Agua Blanca, 20 23.004' N, 98 21.884' W, 2070 m, Hidalgo.	FXG1169	GQ176029
34.	<i>P. f. angustirostris</i>	5 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Xuchitl, Mpio. Agua Blanca, 20 23.004' N, 98 21.884' W, 2070 m, Hidalgo.	FXG1168	GQ176028
35.	<i>P. f. angustirostris</i>	5 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Xuchitl, Mpio. Agua Blanca, 20 23.004' N, 98 21.884' W, 2070 m, Hidalgo.	FXG1167	GQ176027
36.	<i>P. f. angustirostris</i>	5 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Xuchitl, Mpio. Agua Blanca, 20 23.004' N, 98 21.884' W, 2070 m, Hidalgo.	FXG1166	GQ176026
37.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1145	GQ176025
38.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio Chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1144	GQ176024
39.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1143	GQ176023
40.	<i>P. f. angustirostris</i>	Potrero de Monroy, 8.3 km ENE Crucero Los Tules, camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 23.405' N, 98 2329' W, 1830 m, Hidalgo.	FXG1142	GQ176022
41.	<i>P. f. angustirostris</i>	Potrero de Monroy, 8.3 km ENE Crucero Los Tules, camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 23.405' N, 98 2329' W, 1830 m, Hidalgo.	FXG1139	GQ176021
42.	<i>P. f. angustirostris</i>	Potrero de Monroy, 8.3 km ENE Crucero Los Tules, camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 23.405' N, 98 2329' W, 1830 m, Hidalgo.	FXG1138	GQ176020
43.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio Chiflon, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1137	GQ176019
44.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1136	GQ176018
45.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1135	GQ176017
46.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1134	GQ176016
47.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1133	GQ176015
48.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1132	GQ176014
49.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1131	GQ176013

50.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1130	GQ176012
51.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1129	GQ176011
52.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1128	GQ176010
53.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1127	GQ176009
54.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1125	GQ176008
55.	<i>P. f. angustirostris</i>	Rio chiflón, 9.7 km ENE Crucero Los Tules, Camino a Zacualpan, Mpio. Agua Blanca, 20 24.080' N, 98 23.045' W, 1750 m, Hidalgo.	FXG1124	GQ176007
56.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG820	GQ175993
57.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG819	GQ175992
58.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG818	GQ175991
59.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG817	GQ175990
60.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG816	GQ175989
61.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG815	GQ175988
62.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG814	GQ175987
63.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG813	GQ175986
64.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG812	GQ175985
65.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG811	GQ175984
66.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG810	GQ175983
67.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG809	GQ175982
68.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG808	GQ175981
69.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG807	GQ175980
70.	<i>P. f. angustirostris</i>	21 km NE Metepec (por carretera), Municipio Tenango de Doria, 2200 m, Hidalgo.	FXG806	GQ175979
71.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA650	AF271018
72.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA647	AF270990
73.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA651	AF270988
74.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA655	AF271025

75.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA648	AF271022
76.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA652	AF270986
77.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA653	AF270984
78.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA645	AF270983
79.	<i>P. f. angustirostris</i>	México, Puebla, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huachinango.	EAA654	AF270982
80.	<i>P. f. furvus</i>	México, Veracruz, Banderillas, 6 km NW Jalapa.	YHM298	AF271032
81.	<i>P. f. furvus</i>	México, Veracruz, Banderillas, 6 km NW Jalapa.	YHM293	AF271031
82.	<i>P. f. furvus</i>	México, Veracruz, Banderillas, 6 km NW Jalapa.	YHM291	AF271030
83.	<i>P. f. furvus</i>	México, Veracruz, Banderillas, 6 km NW Jalapa.	YHM244	AF270980
84.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	RMV72	GQ176044
85.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	RMV71	GQ176043
86.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	RMV70	GQ176042
87.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	RMV69	GQ176041
88.	<i>P. f. furvus</i>	Xico Viejo, 1756 m, Veracruz.	RMV57	GQ176040
89.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV52	GQ176039
90.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV45	GQ176038
91.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV44	GQ176037
92.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV40	GQ176036
93.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV38	GQ176035
94.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV37	GQ176034
95.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV36	GQ176033
96.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV35	GQ176032
97.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV34	GQ176031
98.	<i>P. f. furvus</i>	Matlalapa, 2070 m, Veracruz.	RMV33	GQ176030
99.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG882	GQ176006
100.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG880	GQ176005
101.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG879	GQ176004

102.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG877	GQ176003
103.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG876	GQ176002
104.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG875	GQ176001
105.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG867	GQ176000
106.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG866	GQ175999
107.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG865	GQ175998
108.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG864	GQ175997
109.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG863	GQ175996
110.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG862	GQ175995
111.	<i>P. f. furvus</i>	Mesa de la yerba, 3.4 km. De la desviación a Mazatepec (carr Xalapa-Perote), 2040 m, Veracruz.	FXG861	GQ175994
112.	<i>P. f. furvus</i>	1.9 Km al N Las Cañadas (Eco Reserva), 1340 m, Veracruz.	FXG637	GQ175978
113.	<i>P. f. furvus</i>	1.9 Km al N Las Cañadas (Eco Reserva), 1340 m, Veracruz.	FXG635	GQ175977
114.	<i>P. f. furvus</i>	1.9 Km al N Las Cañadas (Eco Reserva), 1340 m, Veracruz.	FXG634	GQ175976
115.	<i>P. f. furvus</i>	1.9 Km al N Las Cañadas (Eco Reserva), 1340 m, Veracruz.	FXG636	GQ175975
116.	<i>P. f. furvus</i>	1.9 Km al N Las Cañadas (Eco Reserva), 1340 m, Veracruz.	FXG633	GQ175974
117.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA321	AF271027
118.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA335	AF271017
119.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA341	AF271013
120.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	DSR4931	AF271012
121.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA338	AF271011
122.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	DSR4928	AF271007
123.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA336	AF271000
124.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA337	AF270997

125.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	EAA340	AF270996
126.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	DSR4927	AF270995
127.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	DSR4926	AF270994
128.	<i>P. furvus Puerto Soledad</i>	México, Oaxaca, 1.5 km S Puerto de la Soledad.	DSR4930	AF270992
129.	<i>P. ochraventer</i>	San Luis Potosí, Las Abritas.	TTU104930	JX910119
130.	<i>P. ochraventer</i>	San Luis Potosí, 2.7KM W Las Abritas.	TK150027	FJ214689
131.	<i>P. melanocarpus</i>	Oaxaca; Municipio Santiago Comaltepec, La Esperanza, 11 km SW Hacienda San Isidro.	JMV767	EF028173
132.	<i>P. boylii</i>	Colima; Hacienda San Antonio.	CMNH103724	EF989971
133.	<i>P. boylii</i>	USA: Arizona.	CC3_Cyt-b	OK205192
134.	<i>N. alstoni</i>	Distrito Federal; 3 km S de Parres.	ASNHC1595	EF989950
135.	<i>N. alstoni</i>	México: 17.5 km S, 7 km W Toluca, Nevado de Toluca.	MSB418171	KY754065
136.	<i>H. ixtlani</i>	2.2 km N Llano de las Flores, UTM 14-764396E-1931268N.	TTU82703	DQ973099
137.	<i>H. ixtlani</i>	Distrito de Ixtlani, 28 km SW La Esperanza, 2,950 m.	BYU15271	DQ861395
138.	<i>O. arenícola</i>	Texas; Presidio County, Hip O Ranch, 5 miles W of Marfa.	ROM114894	EF989955
139.	<i>O. arenícola</i>	Texas; Presidio County, Hip O Ranch, 5 miles W of Marfa.	ROM114904	EF989954

Apéndice 4. Lista de los ejemplares incluidos en el Grupo Interno (GI) y Grupo externo (GE) en la reconstrucción filogenética de *Handleyomys chapmani*, mostrando su designación taxonómica, ubicación geográfica, código de acceso de *GenBank* y el número de secuencias en el gen utilizado. Las siglas delante del código del espécimen se corresponden con el nombre del colector y/o la Institución donde están depositados: GEPB, Gonzalo Enrique Pinilla Buitrago; YHM, Yolanda Hortelano Moncada; CMC, Colección de Mamíferos, CIByC; MZFC, Museo de Zoología Facultad de Ciencias, UNAM; TCWC, Texas Cooperative Wildlife Collection; BYU, Brigham Young University; ROM, Royal Ontario Museum; TTU, Texas Tech University, USA; ECOSCM, El Colegio de la Frontera Sur Unidad San Cristóbal. SMOr = Sierra Madre Oriental; SO = Sierra de Otontepec; Asterisco (*) = Poblaciones de SO sin código de acceso, pero si con código de campo.

Nº.	Especie	Localidad	Núm. de catálogo	GenBank acceso
1.	<i>H. chapmani</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	GEPB043	*
2.	<i>H. chapmani</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	GEPB044	*
3.	<i>H. chapmani</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	GEPB045	*
4.	<i>H. chapmani</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	GEPB046	*
5.	<i>H. chapmani</i> SO	Sierra de Otontepec; 6.1 km SE Chontla, Veracruz.	GEPB047	*

6.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Santa María Tlahuitoltepec, Santa María Yacochi, 2,400m.	CMC117	KF658382
7.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Concepción Pápalo, 14.4 km NE Santa Flor, 2,600 m.	CMC1352	KF658381
8.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Acajete, Mesa de la Yerba, 3.4 km inserción a Mazatepec 2,004 m.	CMC1490	KF658380
9.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Zacualpan.	MZFC8304	KF658379
10.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xico, Matlalapa, 2,070 m.	CMC1497	KF658378
11.	<i>H. chapmani</i> SMOr	San Luis Potosí, El Naranjo, 3.5 km N 3 km W, Maguey de Oriente.	CMC741	KF658377
12.	<i>H. chapmani</i> SMOr	San Luis Potosí, El Naranjo, 3.5 km N 3 km W, Maguey de Oriente.	CMC739	KF658376
13.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José, 1,329 m.	TCWC59289	KF658375
14.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oax., Ixtlán, 11 km SW La Esperanza, 2,400 m.	CMC113	KF658374
15.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José, 1,329 m.	TCWC59294	KF658373
16.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Texhuacán, 1.2 km SE Xochititla, 1,670 m.	CMC774	KF658372
17.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oax., Ixtlán, 11 km SW La Esperanza, 2,400 m.	CMC115	KF658371
18.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Concepción Pápalo, 14.4 km NE Santa Flor, 2,600 m.	CMC1382	KF658370
19.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Concepción Pápalo, 14.4 km NE Santa Flor, 2,600 m.	CMC1389	KF658369
20.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Santa María Tlahuitoltepec, Santa María Yacochi, 2,400 m.	CMC114	KF658368
21.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Concepción Pápalo, 14.4 km NE Santa Flor, 2,600 m.	CMC1347	KF658367
22.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Acajete, Mesa de la Yerba, 3.4 km inserción a Mazatepec 2,004m.	CMC1353	KF658366
23.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José, 1,329 m.	TCWC59291	KF658365
24.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Puerto de la Soledad, 2,600 m.	BYU15303	KF658364
25.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Puerto de la Soledad, 2,600 m.	BYU15304	KF658363
26.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, Huauchinango, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huahuchinango, 2000 m.	BYU15801	KF658362
27.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Hidalgo, 26.5 km NE Metepec, 2,210 m.	CMC1044	KF658361
28.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Huatusco, Las Cañadas, 1,340 m.	CMC780	KF658360
29.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Oaxaca, Santa María Tlahuitoltepec, Santa María Yacochi, 2,400 m.	CMC119	KF658359
30.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Texhuacán, 1.2 km SE Xochititla, 1,670 m.	CMC772	KF658358
31.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Texhuacán, 1.2 km SE Xochititla, 1,670 m.	CMC773	KF658357
32.	<i>H. chapmani</i> SMOr	San Luis Potosí, El Naranjo, 3.5 km N 3 km W, Maguey de Oriente.	CMC740	KF658356
33.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xico, Matlalapa, 2,070 m.	CMC1495	KF658355
34.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, Huauchinango, Rancho El Paraíso, 6 km SW Huahuchinango, 2000 m.	BYU15802	KF658354
35.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Hidalgo, 26.5 km NE Metepec, 2,210 m.	CMC1043	KF658353
36.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Hidalgo, Tlanchinol, 3 km E Tlanchinol, 1,451 m.	BYU15300	KF658352

37.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Huatusco, Las Cañadas, 1,340 m.	CMC782	KF658351
38.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Huatusco, Las Cañadas, 1,340 m.	CMC779	KF658350
39.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, 4.7 km NE Teziutlán, 1,750 m.	CMC1052	KF658349
40.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Hidalgo, 26.5 km NE Metepec, 2,210 m.	CMC1042	KF658348
41.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Texhuacán, 1.2 km SE Xochititla, 1,670 m.	CMC775	KF658347
42.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, 4.7 km NE Teziutlán, 1,750 m.	CMC1054	KF658346
43.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, 4.7 km NE Teziutlán, 1,750 m.	CMC1049	KF658345
44.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, La Gloria Falls, Río Apulco, 10 km N Zacapoaxtla, 1,500 m.	BYU15803	KF658344
45.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, El Haya, Coatepec km25 (Jardín botánico Francisco Javier Clavijero) 1,235m.	CMC1450	KF658343
46.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM191	KP778464
47.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, Zacapoaxtla, 5 Km NE de Unión a Nexpanateno.	CIBYC1712	KP778452
48.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, Banderillas, 6 Km NW de Xalapa.	ROM:YHM239	KP778450
49.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM221	KP778410
50.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, Banderillas, 6 Km NW de Xalapa.	ROM:YHM238	KP778391
51.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM192	KP778378
52.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Acajete, Mesa De La Yerba, 3.4 Km SW de desviación a Mazatepec (Xalapa-Perote).	CIBYC1390	KP778375
53.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, Banderillas, 6 Km NW de Xalapa.	ROM:YHM237	KP778365
54.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xico, Matlalapa.	CIBYC1499	KP778349
55.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Teocelo, 18 Km NW de Teocelo.	ROM:YHM234	KP778342
56.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM223	KP778338
57.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Puebla, Zacatlan, Tlatempa 2Km NE (Por Terraceria).	CIBYC1679	KP778327
58.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José.	TCWC59294	KP778318
59.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xico, Xico Viejo.	CIBYC1503	KP778317
60.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM222	KP778307
61.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José.	TCWC59291	KP778274
62.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM187	KP778259
63.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, Banderillas, 6 Km NW de Xalapa.	ROM:YHM241	KP778234
64.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, 300 M NW de Cascadas De Texolo, 1.5 Km SE de Xico.	ROM:YHM132	KP778233
65.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Veracruz, Xalapa, Banderillas, 6 Km NW de Xalapa.	ROM:YHM240	KP778225
66.	<i>H. chapmani</i> SMOr	Tamaulipas, El Cielo, San José.	TCWC59289	KP778219
67.	<i>H. alfaroi</i>	Honduras, Comayagua, Parque Nacional Cerro Azul Meambar.	TTU136066	KY753996

67.	<i>H. alfaroi</i>	Chiapas, Berriozabal, 12 Km N Berriozabal.	CIBYC2691	KP778437
68.	<i>H. guerrerensis</i>	Guerrero, Leonardo Bravo, Carrizal.	ROM:ASK0897	KP778291
69.	<i>H. guerrerensis</i>	Guerrero, Chilpancingo De Los Bravo, 6.1 Km SW Omiltem.	ROM:ASK0729	KP778221
70.	<i>H. saturator</i>	Chiapas, La Trinitaria, Lagos de Montebello.	ECOSCM1228	KF658384
71.	<i>H. saturator</i>	El Salvador, Santa Ana, PN Montecristo.	ROM101537	EU579494



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Licenciatura en Biología

Programa Educativo de Calidad *Acreditado* por el CACEB 2018-

2023

Cuernavaca, Morelos a 20 de junio de 2023

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES
PRESENTE.

Por este conducto, los catedráticos suscritos comunicamos a Usted, que hemos revisado el documento que presenta la Pasante de Biólogo: **ELSA CLAUDIA MOLINA VALENCIA**, con el título del trabajo: **Evaluación genética y morfométrica de *Peromyscus furvus* y *Handleyomys chapmani* de la Sierra de Otontepec, Veracruz**

En calidad de miembros de la comisión revisora, consideramos que el trabajo reúne los requisitos para optar por la Modalidad de Titulación por Tesis como lo marca el artículo 6° del Reglamento de Titulación Profesional vigente de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

ATENTAMENTE
Por una humanidad culta

JURADO REVISOR

FIRMA

PRESIDENTE: DR. FRANCISCO XAVIER GONZÁLEZ CÓZATL

SECRETARIO: DRA. ELIZABETH NAVA GARCÍA

VOCAL: DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS

SUPLENTE: DR. DARYL DAVID CRUZ FLORES

SUPLENTE: DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ELIZABETH ARELLANO ARENAS | Fecha:2023-06-20 16:58:37 | Firmante

Y/VwdhPF7Y3zFwUvThSeNfmJpO1F0G9DPj1K7w0gYkXJZryOKQpT518b6eskfXI5RRc3sbtjT1tCGW9DP8NGspuobYZUXvHJF38v3RyXPI17fr3t64T91ZBBced2itumPji7ZPRSvf/cB9C6axvRHar1miVO7QGP6nvwYAxwuW7h9SF/lzuZCTDyInft1dF+Zppp2ox0kfdTjoEUg1RlyzAhRrA+njwlhclO4nuiqTsCRCLaTpxLYLCo4WlVvEBGiBe12V//n1n66eKH LWQM8v8SfizRym+UoAbZMx4b6V5UBAQ8wOGA48fW3p5nhIPxCYgKNHRpx12ig==

DARYL DAVID CRUZ FLORES | Fecha:2023-06-20 16:58:48 | Firmante

VlriV/dt1Puy6uM3WxRTI6i8NyoG8qouvb3MmsZFWhd4uEEBX38VOTdsYYW2RJVQ0TmzuCfFSNKFX7OSThh8yroOn+fs4tzUemlh4r+ARX1xyvcAp0ISWpUNHOuMOEt4qSQDyunrvYAMmLHPTGk2JN94/llHUmbrfHl2kccqensKqeOGAoBk0PThDtV4VO+BLgftDj3k2KhWD4GTS4nFwcc//I9T3d0e4EpPHS5mJSrK9FetP3pv1iMjDwU608eH+pBDno+ttLS4z5IdaWXp6/ufbBfZQKp3kq7vQBqVijAt9PoUYQFdrhDzDDMgJRMpbNYbsmfbsToQ5xlw==

ELIZABETH NAVA GARCIA | Fecha:2023-06-20 17:43:00 | Firmante

glW1P9LAdJxUZBCQJgorImzlfGMBMflwKeq3wcnuly5CDzNGyG60B5/9j3vmnc9ZGQN2odwRzAxFe046guYTVapocy0UqSYpL9r54ZGBd50g3t64lftcl5mKF6fsDkVXuRZ5kiwaLF72Wwo2wYo2BMXha4ONze4b9Ffbu01jqkOZ2/TdY13PTTAj2tAyr22ni3tcUW7hcoqboaLoL/mtbM0JaRmmapz7KuNVxDEek2QWaeBz2BSvjTux59Rgof7l0Btm8O/VHqtLQZ31h0L4RkVlaZGGKmtYox3B2Cu4Jya1KmVsVpyw9a4ur1PGTTh5fS7RHUqTA+mrsE1mJUR4g==

LAZARO GUEVARA LÓPEZ | Fecha:2023-06-20 19:57:35 | Firmante

GRUoi9Tk4JGK7/OlwaV3g1wQ0dl6rrDFbvqVjdzVb0g8l1H/AsTt7dWXSoEARl+2AqHNv18pFseTudPF19Qf+JZAhraBxxPtQQB1Ve+FHB+bZ+o+LeuxxTeLo7nmHf7Mvs7vDftfGDLAWaDvGc5MFxwkJAphjEqrAlTxmSsMt3oajXwjjgsQ3cmM/D5GveC38gZtiU++EwJWKL010f9L2ubplzRHuBFwPQYjwB0QXRnA7N3nP0kcGOg2Z49uG2mL1pdR+xVurzaTqfyOVMIak/MtrJ/DkHZZSTII8Q0U3HpV1HZY8zHZi0tCrZDjAD3u8JR2Su5nnxA6ZQZnFTLg==

FRANCISCO XAVIER GONZALEZ COZATL | Fecha:2023-06-21 14:34:26 | Firmante

QU48W34kJYhXnyjGwBb4KRQPL/xizt5m+DeAmitf2S3GNJvRXHyU882sQtXn0Pq6/amIR/m1cvMDzap2oC0Tslvg184V1uTmGrPCXfTz46KwnhZB1B1/6jw0R0WFIIEz4StB8ZR9S3nLgDfC6iBd24rRnfwR7p5TJLHTyEERwmWICvz6kSPffHuQ1K38NjPmXZQV7ML91WzPC7CI+6ATkzFXdkEVH3vKpaphHeyg22KcHcRkaUa2ZcIcnJ0TGz91yrgw8RuiMAYnPYM/HjClNqDsbcc/spD9RraliDwzm6X6CK4wchStl6PamUvfAlpmfCZB1aD7WxgUOjH4t6g==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



Cch04PUgT

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/Zpe7dla4cv8fbhbCxpKHpzTKQsCFfGIO>

