



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Análisis morfogeométrico craneal de *Habromys lepturus*  
(Merriam, 1898) y *H. ixtlani* (Goodwin, 1964), dos especies con  
bajos niveles de diferenciación genética.**

**TESIS PROFESIONAL**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I Ó L O G O**

P R E S E N T A:

**KAREN FLORES SOLÍS**

**DIRECTOR**

Dr. Francisco Xavier González Cózatl



CUERNAVACA, MORELOS

Octubre, 2023

FACULTAD  
DE CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

## ÍNDICE

## PÁGINAS

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	3
<b>1. Introducción</b> .....	5
1.1 Descubrir, describir y comprender las especies de la Tierra .....	5
1.2 Estatus taxonómico de <i>Habromys ixtlani</i> y <i>Habromys lepturus</i> .....	7
1.3 Morfometría geométrica.....	15
1.3.1 Morfometría geométrica en roedores.....	16
<b>2. Justificación</b> .....	18
<b>3. Hipótesis</b> .....	18
<b>4. Objetivos</b> .....	18
4.1 Objetivo general .....	18
4.2 Objetivo particular.....	18
<b>5. Material y métodos</b> .....	19
5.1 Ejemplares.....	19
5.2 Fotografías .....	19
5.3 Configuración de marcas y semimarcas.....	19
5.4 Superposición Procrustes .....	25
5.5 Dimorfismo sexual .....	25
5.6 Alometría .....	25
5.7 Análisis de Componentes Principales (PCA).....	26
5.8 <i>Outliers</i> .....	26
5.9 Análisis morfométrico de la diferenciación de la forma entre <i>H. lepturus</i> y <i>H. ixtlani</i> .....	26

<b>6. Resultados</b> .....	27
6.1 Dimorfismo sexual .....	27
6.2 Alometría .....	29
6.3 Análisis de Componentes Principales (PCA) .....	30
6.4 <i>Outliers</i> .....	42
6.5 Análisis morfométrico de la diferenciación de la forma entre <i>H. lepturus</i> y <i>H. ixtlani</i> .....	42
<b>7. Discusión</b> .....	51
<b>8. Conclusiones</b> .....	56
<b>9. Perspectivas</b> .....	57
<b>Referencias</b> .....	58
<b>Apéndice</b> .....	65

## Resumen

*Habromys lepturus* y *H. ixtlani* son dos especies endémicas de México con distribución limitada en el Norte de Oaxaca. El estatus taxonómico de estos grupos como especies diferentes ha sido objeto de debate desde su descripción (Goodwin, 1964; Musser, 1969; Carleton et al., 2002) ya que presentan una morfología muy similar. Estos grupos fueron originalmente clasificados como parte del género *Peromyscus* como especies distintas (*P. lepturus* y *P. ixtlani*; Merriam, 1898; Goodwin, 1964), pero posteriormente, se reconocieron como subespecies de *P. lepturus* (*P. l. lepturus* y *P. l. ixtlani*; Musser, 1969).

Más tarde, con base en el análisis de atributos morfológicos, se volvieron a reconocer como especies diferentes (Carleton et al., 2002). No obstante, en un estudio reciente basado en datos de secuencias de ADN del gen citocromo-b, se reportó que el nivel de diferenciación genética entre *H. ixtlani* y *H. lepturus* es de 3.4% (Rogers et al., 2007), un valor relativamente bajo para entidades a nivel de especie (Bradley y Baker, 2001).

En este sentido el objetivo de este trabajo fue evaluar la variación morfológica en el cráneo de *H. lepturus* y *H. ixtlani* por medio de morfometría geométrica, para validar si estos grupos representan especies distintas como lo sugieren los datos de morfometría tradicional (Carleton et al., 2002), y así contribuir a una mejor comprensión de la sistemática del género *Habromys*.

Para ello se fotografiaron cráneos de 28 ejemplares de *H. lepturus* y 20 ejemplares de *H. ixtlani*. Posteriormente se digitalizaron un total de 50 marcas en vista ventral, lateral y dorsal y semimarcas en estructuras como la vista ventral del arco cigomático y la vista lateral de la caja del cráneo. Se realizaron análisis de regresión y una prueba F de Goodall para evaluar alometría y dimorfismo sexual respectivamente. Adicionalmente, se implementaron análisis de componentes principales y una prueba de F de Goodall para evaluar si existe una diferenciación

morfométrica significativa en la forma del cráneo entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Los resultados fueron consistentes en respaldar a *H. lepturus* y *H. ixtlani* como especies distintas. Las estructuras que mostraron mayor diferenciación en la forma del cráneo entre ambas especies fueron el largo de los nasales, la curva que define la caja del cráneo, el ancho del foramen magnum, el ancho del arco cigomático y la posición de los molares.

## Abstract

*Habromys lepturus* and *H. ixtlani* are two species endemics to Mexico limited distribution in noryherm Oaxaca. The taxonomic status of these groups as different species has been the subject of debate since their description (Goodwin, 1964; Musser, 1969; Carleton et al., 2002) because they present very similar morphology. These groups were originally classified as part of the genus *Peromyscus* as distinct species (*P. lepturus* y *P. ixtlani*; Merriam, 1898; Goodwin, 1964), but later they were recognized as subspecies of *P. lepturus* (*P. l. lepturus* and *P. l. ixtlani*; Musser, 1969).

More recently, based on the analysis of morphological attributes, they were again recognized as different species (Carleton et al., 2002). However, in a recent study based on DNA sequence data of the cytochrome-b gene, the level of genetic differentiation between *H. ixtlani* and *H. lepturus* was reported to be 3.4% (Rogers et al., 2007), a relatively low value for species-level entities (Bradley and Baker, 2001).

In this context, the objective of this work was to evaluate the morphological variation in the skull of *H. lepturus* and *H. ixtlani* employing of geometric morphometrics to validate if they represent different species as suggested by traditional morphometrics (Carleton et al., 2002), and thus contribute to a better understanding of the systematics of the genus *Habromys*.

For this purpose, skulls of 28 specimens of *H. lepturus* and 20 of *H. ixtlani* were photographed. Subsequently, a total of 50 marks of the ventral, lateral and dorsal view, and semi-marks in structures such as the ventral view of the zygomatic arch and lateral view of the braincase were digitized. Regression analyzes and Goodall's F test were performed to assess allometry and sexual dimorphism, respectively. Additionally, principal component analysis and a Goodall's F test were implemented to assess whether there is a significant morphometric differentiation in skull shape

between *H. lepturus* and *H. ixtlani*. The results were consistent in supporting *H. lepturus* and *H. ixtlani* as distinct species. The structures that showed the greatest differentiation in the shape of the skull between both species were the length of the nasals, the curve that defines the braincase, the width of the foramen magnum, the width of the zygomatic arch, and the position of the molars.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Descubrir, describir y comprender las especies de la Tierra

El objetivo central de la sistemática, como lo establecen la Agenda Sistemática 2000 (Systematics Agenda 2000, 1994) y la Agenda Sistemática 2020 (Daly et al. 2012), es descubrir, describir y clasificar las especies del mundo. Aunque se han hecho avances importantes para cumplir con este objetivo, aún falta generar conocimiento que permita delimitar claramente a las especies, que son las unidades básicas en la naturaleza (Daly et al., 2012).

El hombre (*Homo sapiens*) que se podría decir ha sido la especie que ha logrado dominar el planeta con su “inteligencia” es quien ha acelerado la tasa de extinción de especies tanto de animales como de plantas, debido a factores como: 1) La pérdida o fragmentación del hábitat de numerosas especies; 2) La sobreexplotación de los recursos naturales; 3) La invasión de especies introducidas; 4) La contaminación del agua, suelo y atmósfera y 5) El cambio climático global (Crisci, 2001). En conjunto, estos factores han deteriorado su “propio hogar” del cual obtiene todos los recursos necesarios para sobrevivir e incluso poniendo en peligro de extinción a su misma especie (Ceballos y Ehrlich, 2018).

El buen funcionamiento de los ecosistemas se debe a la variedad y variabilidad de los seres vivos, es decir a la biodiversidad (Flores et al., 2011), debido a las interacciones que hay entre ellos y su entorno. Estas interacciones permiten la regulación de los ciclos geoquímicos de la Tierra, la protección y fertilidad de los suelos, la garantía del aire y agua limpios; incluso, algunas interacciones contribuyen en la polinización y otras en el control biológico de plagas (Crisci, 2006; Systematics Agenda 2000, 1994). Por lo tanto, la pérdida de especies altera los ecosistemas causando una transformación e impacto en el medio ambiente (Nuñez, et al., 2003).



A pesar de que el ser humano ha sido el principal causante del deterioro de la naturaleza también se ha dado a la tarea de buscar estrategias para tener un conocimiento más completo de la biodiversidad (Moreno, 2019; Nuñez, et al., 2003). En este contexto una de las disciplinas de la biología que contribuye a este objetivo es la sistemática, que compara las distintas formas que integran la diversidad biológica y las ordena en un sistema de clasificación que refleje su historia evolutiva (Contreras-Ramos, 2014). Como parte de este proceso, la taxonomía contribuye particularmente en la identificación, descripción y clasificación de las especies (Contreras-Ramos y Goyenechea, 2007). Por lo tanto, por medio de la ciencia de la sistemática podemos descubrir, describir y comprender las especies de la Tierra (Systematics Agenda 2000,1994; Lanteri y Cigliano, 2006).

Recientemente se ha logrado un gran progreso en el conocimiento de la biodiversidad gracias a que en 1994 la comunidad mundial de sistemáticos reconociera la urgencia de descubrir y describir la riqueza de la diversidad biológica del planeta a partir de las misiones establecidas en la Agenda Sistemática 2000 (Systematics Agenda 2000, 1994). Casi 20 años después de haber iniciado con este programa se mostró un avance importante en el conocimiento de la biodiversidad en la Agenda Sistemática 2020 (Daly et al., 2012), pero al mismo tiempo se destaca la necesidad de evaluar los procesos evolutivos que han generado la diversidad de las formas de vida.

Aunque se ha obtenido un considerado avance en el descubrimiento y descripción de la biodiversidad (Daly et al., 2012), aún queda mucho trabajo por realizar, ya que se estima que solo se ha descrito el 34% de las especies, considerando que un total aproximado de especies en la Tierra de 5 millones (Flores et al., 2011). Sin embargo, algunos expertos calculan que el número total de especies podría ser de hasta 30 millones y de ser así, apenas conocemos el 5.6% (Crisci, 2006; Flores et al., 2011; Mora, 2011).

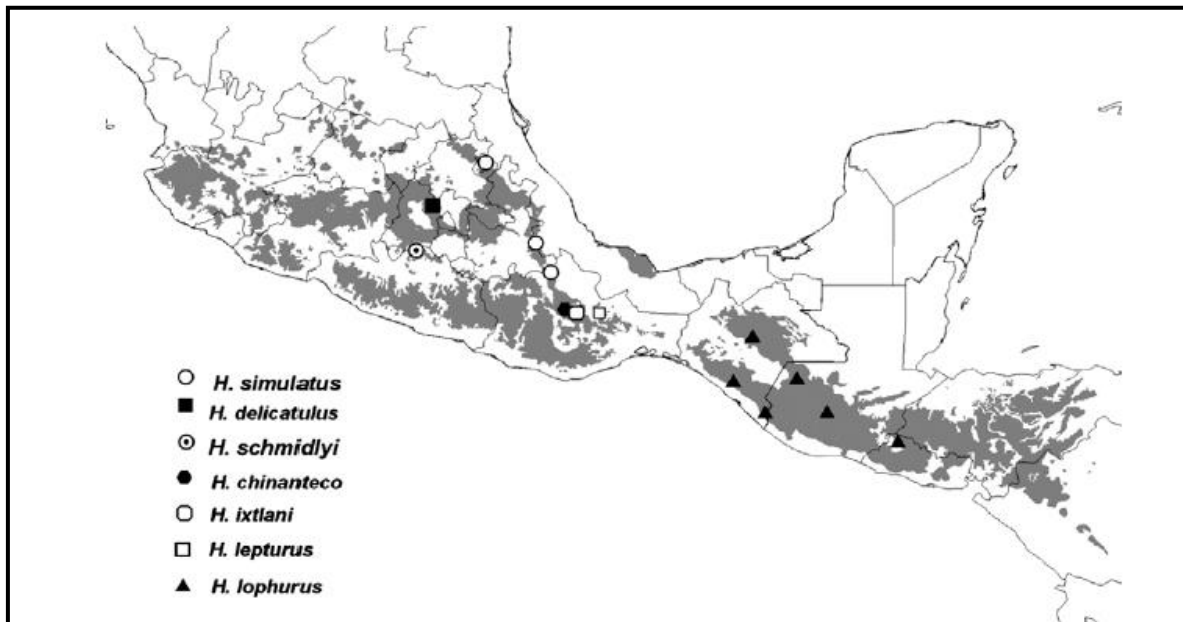
Entre los factores que han limitado el trabajo de la sistemática está la falta de financiamiento a la ciencia y educación, el difícil acceso a sitios inexplorados y la falta de más personas interesadas en dedicarse a la sistemática (Eliosa León y Navarro Carvajal, 2005). En este último aspecto se hace evidente la necesidad de invitar y motivar a las futuras generaciones a dedicarse a esta disciplina y seguir contribuyendo a las misiones establecidas en las Agendas Sistemáticas mencionadas (Eliosa León y Navarro Carvajal, 2005; Crisci, 2006; Daly et al., 2012).

### **1.2 Estatus taxonómico de *Habromys lepturus* y *H. ixtlani***

México es uno de los países con mayor diversidad de mamíferos en el mundo ya que posee alrededor del 13% de la diversidad que existe en nuestro planeta (Sánchez-Cordero et al., 2014). En este taxón los órdenes Rodentia y Chiroptera son los más diversos (Sánchez-Cordero et al., 2014). Dentro de los roedores, uno de los grupos en donde es necesario reevaluar aspectos de su sistemática es el género *Habromys* (Carleton et al., 2002; Rogers et al., 2007). En este grupo, originalmente clasificado como parte del género *Peromyscus*, se reconocen actualmente siete especies: *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus*, *H. chinanteco*, *H. simulatus*, *H. delicatulus* y *H. schmidly* (Carleton et al., 2002; Romo-Vázquez et al., 2005; Rogers et al., 2007). El género *Habromys* forma parte de la familia Cricetidae (Tabla 1), la más diversa de los roedores. La distribución geográfica de este género es disyunta y abarca desde el centro y sur de México hasta Guatemala y El Salvador (Figura 1). Los registros de recolecta van desde los 1830 hasta los 3150 metros de altitud y su hábitat comprende bosques mesófilos y bosques de pino encino (Carleton et al., 2002; León-Paniagua et al., 2007).

**Tabla 1.** Clasificación de *Habromys*. Tomada de Don y Dee Ann, (2005).

<b>Clase</b>	Mammalia
<b>Orden</b>	Rodentia
<b>Suborden</b>	Myomorpha
<b>Superfamilia</b>	Muroidea
<b>Familia</b>	Cricetidae
<b>Subfamilia</b>	Neotominae
<b>Género</b>	<i>Habromys</i>



**Figura 1.** Distribución geográfica de las especies del género *Habromys*. Tomada de León-Paniagua et al., (2007).

Las especies que se evalúan en este trabajo *H. lepturus* y *H. ixtlani* son endémicas de la Sierra Norte Oaxaca, México, cuya vegetación incluye bosques de coníferas y bosques mesófilos de montaña y se encuentran a una altitud que van de los 1001 a los 3500 metros (Briones-Salas et al., 2015). *H. ixtlani* y *H. lepturus* son individuos muy similares morfológicamente (Figura 2a y 2b), pero destaca el mayor tamaño de *H. ixtlani* y algunas diferencias en ciertas estructuras óseas y rasgos de pelaje

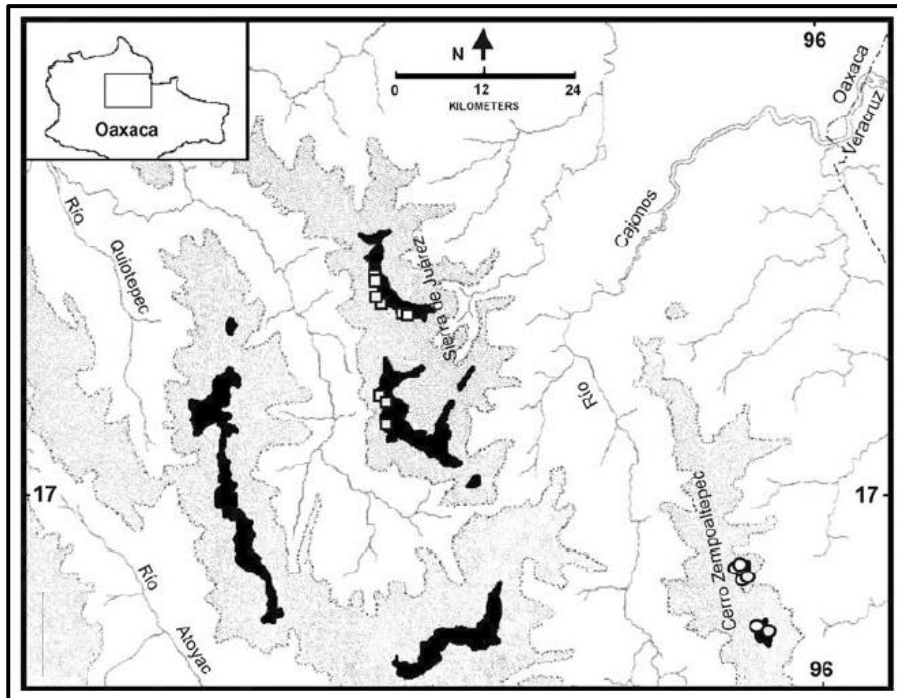
(Goodwin, 1964; Musser, 1969; Carleton et al., 2002). Aunque se conoce muy poco de la biología de ambas especies, se ha señalado que tienen hábitos semi-arborícolas y que habitan en bosques húmedos con denso sotobosque (León-Paniagua et al., 2007; Ceballos, 2014). La distribución de *H. lepturus* se encuentra restringida al Cerro Zempoaltepec y la de *H. ixtlani* a la Sierra de Juárez (Figura 3; Merriam, 1898; Goodwin, 1964; Rogers et al., 2007). Ambas especies se encuentran en peligro crítico de acuerdo con la lista roja de la IUCN, esto debido a la reducción de su hábitat por la tala y recolección de madera (Álvarez-Castañeda, 2018a; Álvarez-Castañeda, 2018b).



**Figura 2a.** Vista lateral de individuos representantes de *H. ixtlani* (A) y *H. lepturus* (B) de la Colección de Mamíferos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (CMC).



**Figura 2b.** Vista dorsal de individuos representantes de *H. ixtlani* (A) y *H. lepturus* (B) de la CMC.



**Figura 3.** Mapa dónde se observan sitios de colecta de *H. lepturus* (círculos) en el Cerro de Zempoaltepec y de *H. ixtlani* (cuadros) en la Sierra de Juárez. Las áreas grises representan altitudes por encima de los 2000 m y las de negro por encima de los 3000 m. Tomado de Rogers et al., (2007).

El estatus taxonómico de estos grupos ha sufrido cambios a lo largo de la historia (Tabla 2). Originalmente *H. lepturus* y *H. ixtlani* fueron descritas como especies distintas (Merriam, 1898; Goodwin, 1964), pero posteriormente, se consideraron como subespecies de *P. lepturus* (*P. l. lepturus* y *P. l. ixtlani*, Musser, 1969). Actualmente, con base en diferentes atributos morfológicos, se han vuelto a reconocer como especies distintas. Particularmente, se ha señalado que existen diferencias en tamaño en diferentes estructuras craneales entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* (Carleton et al., 2002). Sin embargo, no se ha probado si existen también diferencias en la forma del cráneo, que pudieran apoyar su distinción como especies diferentes.

**Tabla 2.** Relación de trabajos que han abordado aspectos de la taxonomía de *H. lepturus* y *H. ixtlani*.

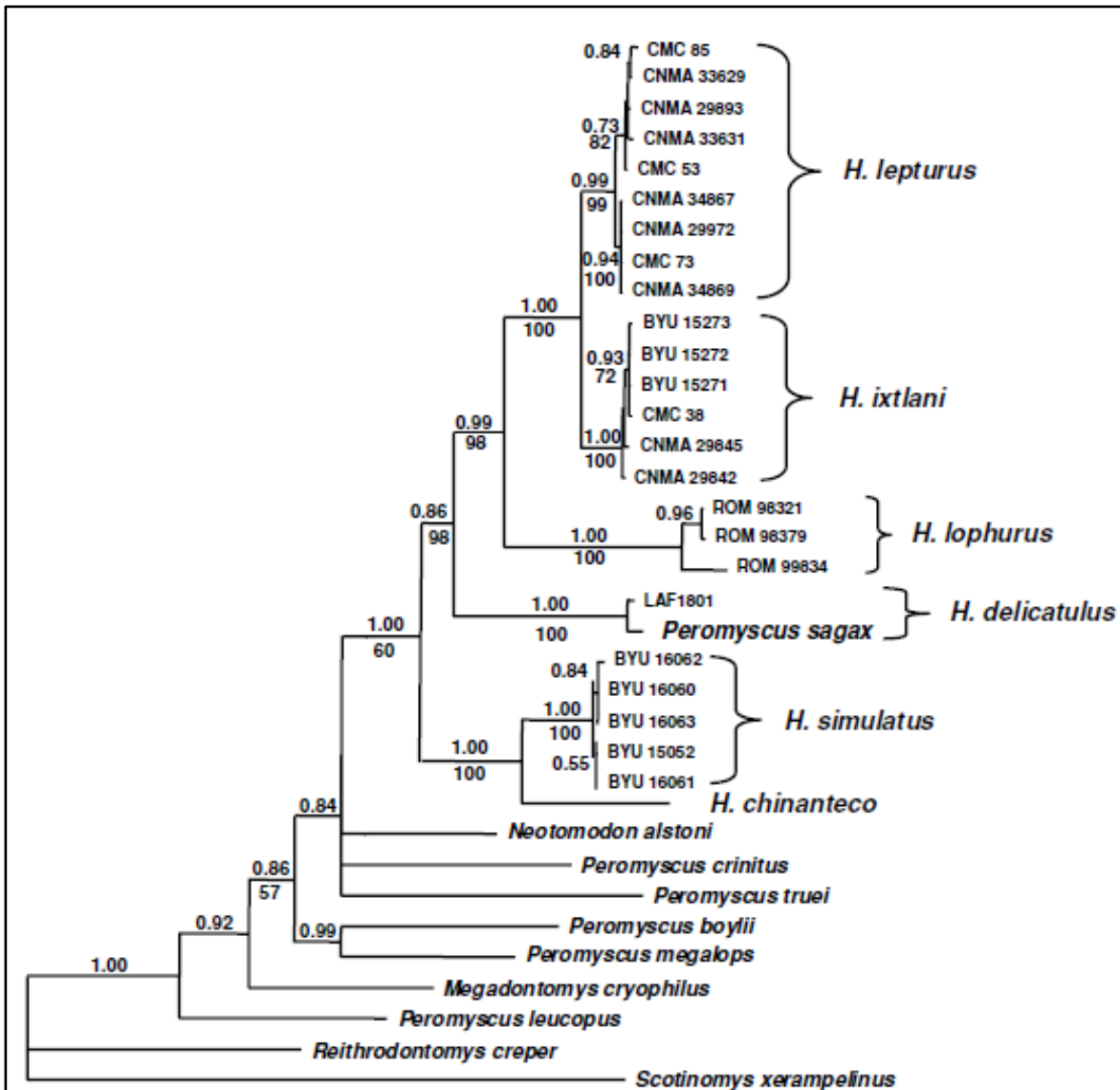
<b>Merriam, 1898</b>	Se hace la descripción de <i>Peromyscus lepturus</i> , en la cual se señalan semejanzas con una cría de <i>Peromyscus mexicanus totontepecus</i> colectada en la misma localidad.
<b>Osgood, 1909</b>	Se indican similitudes morfológicas entre <i>P. lepturus</i> , <i>P. lophurus</i> y <i>P. simulatus</i> , resaltando el tamaño más grande de <i>P. lepturus</i> a diferencia de los dos restantes, así como el pelo de la cola más grueso y cráneo menos arqueado.
<b>Hooper y Musser, 1964</b>	Se propone clasificar a <i>P. lepturus</i> en el subgénero <i>Habromys</i> considerando las diferencias bien marcadas en características del glande, meato urinario y báculo en comparación con especímenes de <i>Peromyscus</i> .
<b>Goodwin, 1964</b>	Se realiza la descripción de <i>P. ixtlani</i> . Aunque se señala un gran parecido con <i>P. lepturus</i> , <i>P. ixtlani</i> muestra un tamaño más grande y posee diferencias

	craneales y externas que son suficientes para clasificarla como especie distinta.
<b>Musser, 1969</b>	Se resaltan las diferencias entre <i>P. lepturus</i> y <i>P. ixtlani</i> , pero establece que son ecológicamente similares. En este estudio se señala que, a diferencia del trabajo de Goodwin (1964), se cuenta con un mayor número de especímenes y el material examinado es una clara representación de una sola especie compuesta por dos grupos insulares que están aislados por el valle del Río Cajonos.
<b>Carleton, 1980</b>	Describe similitudes entre los géneros <i>Habromys</i> , <i>Podomys</i> y <i>Neotomodon</i> y sugiere que los 3 grupos descienden de un ancestro en común, pero que cada uno está bien diferenciado y posee características particulares que permiten el reconocimiento de su divergencia a un nivel genérico.
<b>Carleton et al., 2002</b>	Se muestra por medio de herramientas de morfometría tradicional, que existen diferencias entre <i>H. lepturus</i> y <i>P. ixtlani</i> . Por lo tanto, se recomienda considerar a <i>P. ixtlani</i> como especie distinta de <i>H. lepturus</i> . Similarmente se aconseja reconocer a todas las formas nombradas de <i>Habromys</i> como especies válidas.
<b>Rogers et al., 2007</b>	Se evalúan las relaciones filogenéticas de 6 de las 7 especies del género <i>Habromys</i> utilizando secuencias de ADN del gen citocromo-b (cyt-b). Se destaca la relación hermana entre <i>H. lepturus</i> y <i>H. ixtlani</i> , lo cual es congruente con el trabajo de Carleton et al., (2002). Sin embargo, se indica que entre estos grupos existe una distancia genética máxima de 3.4 %.

Por otro lado, en un estudio reciente basado en datos de secuencias de ADN del gen citocromo-b, se reportó que el nivel de diferenciación genética entre *H. ixtlani* y *H. lepturus* es de 3.4% (Rogers et al., 2007), un valor relativamente bajo entre entidades a nivel de especie (Bradley y Baker, 2001). En el estudio de Rogers et al. (2007), también se evaluaron las relaciones filogenéticas entre seis de las siete especies del género *Habromys* (Figura 4) y se apoyó la propuesta de Carleton et al. (2002), basada en características morfológicas, que sugiere que *H. lepturus* y *H. ixtlani* representan grupos hermanos.

Ciertamente, aunque en el estudio de Rogers et al. (2007) no se cuestiona la validez de *H. lepturus* y *H. ixtlani* como especies distintas, el bajo nivel de diferenciación genética entre estos grupos es un elemento que podría poner en duda su reconocimiento como dos grupos diferentes a nivel especie. Como ya se indicó, estos dos taxa ocurren en sistemas montañosos distintos, pero solo están separados por el Río Cajonos (aproximadamente 70 km en línea recta; Musser, 1898; Goodwin, 1964; Rogers et al., 2007).





**Figura 4.** Filograma que representa las relaciones filogenéticas entre los miembros del género *Habromys*. Tomado de Rogers et al., (2007).

### 1.3 Morfometría geométrica

Una de las herramientas utilizadas actualmente dentro del campo de la sistemática y la biología comparada, para evaluar la variabilidad morfológica y reconocer diferencias entre grupos biológicos, es la morfometría geométrica (MG) bajo el enfoque de análisis de formas (Zelditch et al., 2012; De Luna, 2020). Con esta herramienta es posible realizar el análisis estadístico de la variación de la forma y su covariación con otras variables (Bookstein, 1991 citado en Adams et al., 2013). En términos de MG, en la literatura en inglés la forma (*form*) de un objeto está definida por el tamaño (*size*) y la forma (*shape*). En la literatura en español la forma se refiere simplemente al termino “*shape*” (Van Der Molen et al., 2007). Entonces se puede definir el tamaño como una cantidad escalar, que es uno de los efectos a filtrar para obtener la forma. Por otro lado, se define como las propiedades geométricas de un objeto tras remover los efectos de la escala, la rotación y traslación (Mitteroecker y Gunz, 2009; Zelditch et al., 2012; Benítez y Püschel, 2014; De Luna, 2020). La MG utiliza diferentes tipos de datos para cuantificar la forma como coordenadas de marcas, curvas de contorno y superficies (Adams et al., 2013).

Una ventaja importante de la morfometría geométrica es que, a través de un análisis matemático y estadístico, se puede visualizar y comprender qué factores tienen efectos en la variación de la forma, para posteriormente poder interpretar esta transformación morfológica (Zelditch et al., 2012).

### 1.3.1 Morfometría geométrica en roedores

En el orden Rodentia, que es el grupo más diverso de mamíferos (Sánchez-Cordero et al., 2014; Maestri et al., 2016), se han realizado diversos estudios dónde se ha utilizado la MG para evaluar la sistemática de diferentes grupos taxonómicos de roedores (García y Sánchez-González, 2013; Lu et al., 2014b; Gutiérrez-Blando, 2015; Vallejo et al., 2017; García et al., 2020; Sarmiento et al., 2020; León-Tapia et al., 2022; Martínez-Borrego et al., 2022). Principalmente se han empleado diversas estructuras del cráneo y la mandíbula para analizar la variación de la forma en estos grupos.

Por ejemplo, García y Sánchez-González, (2013) utilizaron MG para comparar una nueva población de *Rhipidomys* de Venezuela con tres especies del mismo género (*R. venustus*, *R. fulvivente* y *R. wetzeli*). Sus resultados derivados del análisis con MG fueron consistentes con los generados con morfometría tradicional. Sin embargo, sus datos también sugirieron que la nueva población de *Rhipidomys* de Venezuela podría representar un taxón distinto a nivel de especie o subespecie.

Asimismo, Vallejo et al., (2017) revaluaron los patrones de diferenciación morfométrica dentro del género *Megadontomys* para ver si eran congruentes con los patrones de diferenciación molecular basados en el análisis de datos de secuencias del citocromo-b (Vallejo y González-Cózatl, 2012). Los análisis morfogeométricos del cráneo y la mandíbula fueron consistentes con el reconocimiento de las tres formas categorizadas a nivel de especie (*M. cryophilus*, *M. nelsoni* y *M. thomas*).

Por otro lado, García et al., (2020) también emplearon MG con el objetivo de contribuir a la identificación y delimitación de nuevos taxones potencialmente diferentes incluidos dentro de *Nephelomys meridensis* de Venezuela. Los análisis de estructuras del cráneo y mandíbula demostraron una clara separación y diferenciación de las poblaciones reconocidas dentro *N. meridensis*, lo cual sugiere la existencia de al menos una nueva especie y dos nuevas subespecies. En su

discusión también destacan la gran utilidad que la MG representa para estudios taxonómicos en general y, particularmente para la identificación o detección de especies crípticas.

En otros grupos de roedores, la MG ha permitido discriminar especies para identificar actividad arbórea y terrestre en roedores Sigmodontinos (Camargo et al., 2019). Así como también en el grupo de Sciuridae (Lu et al., 2014b), el estilo de vida de estos individuos tiene efecto en la variación de la forma del cráneo, diferenciando especies planeadoras, arbóreas, terrestres y semi-terrestres.

## **2. Justificación**

Como ya se mencionó anteriormente, aunque se ha señalado que existen algunas diferencias morfológicas entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*, también se ha indicado que el nivel máximo de diferenciación genética entre estos grupos es de 3.4%, el cual es un valor relativamente bajo entre entidades a nivel de especie. Por lo tanto, es deseable determinar si el nivel de diferenciación en la forma del cráneo entre estas identidades taxonómicas es congruente con el patrón observado con datos moleculares. Esta evaluación permitirá contar con nuevos elementos taxonómicos para validar desde una perspectiva morfogeométrica si existe un nivel de diferenciación significativo en la forma del cráneo para seguir las considerando como especies distintas. Similarmente, es importante recordar que ambas especies están catalogadas como estado de peligro crítico por la pérdida de su hábitat, por lo que el definir con más elementos su estatus taxonómico permitirá tomar mejores decisiones con respecto a su conservación.

## **3. Hipótesis**

Considerando el bajo nivel de diferenciación genética entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* y que ocurren en áreas de distribución relativamente cercanas, se espera que el grado de diferenciación morfológica en la forma del cráneo sea comparativamente bajo.

## **4. Objetivos**

### **4.1 Objetivo general**

Evaluar si el grado de diferenciación en la forma del cráneo entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* apoya o no su reconocimiento como especies distintas.

### **4.2 Objetivos particulares**

- Analizar la variación de la forma entre los cráneos de *H. lepturus* y *H. ixtlani* utilizando herramientas de morfometría geométrica.
- Evaluar por medio de análisis estadísticos si existen diferencias significativas o no en la forma del cráneo entre las especies en estudio.

## **5. Material y métodos**

### **5.1 Ejemplares**

Se revisaron cráneos de ejemplares de *H. lepturus* y *H. ixtlani* que se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CMC) de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) (Apéndice1). En primer lugar, se revisó que el material óseo se encontrara en buenas condiciones. Los ejemplares con estructuras rotas como las fosas nasales y/o el arco cigomático no se consideraron en el estudio ya que la integridad de estas estructuras es fundamental en los análisis. Aún, cuando lo ideal en este tipo de estudios es incluir solo material óseo de ejemplares adultos, debido al bajo número de especímenes disponibles, se emplearon todos aquellos con estructuras intactas y que presentaran un grado de moderado a significativo en el desgaste en los molares, lo que asegura la no inclusión de ejemplares jóvenes. El número de muestra total fue de 20 ejemplares para *H. ixtlani* y 28 ejemplares para *H. lepturus*.

### **5.2 Fotografías**

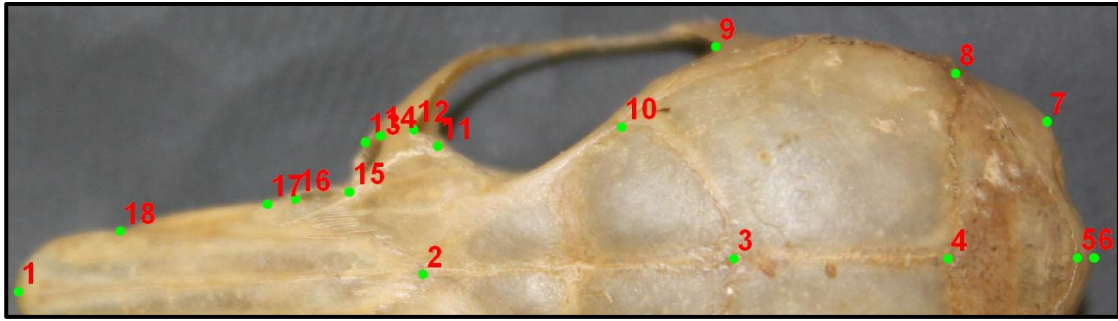
La toma de fotografías se llevó a cabo con una cámara digital Canon modelo DS126181. Se fotografiaron las vistas dorsal, lateral y ventral de cada uno de los cráneos de la muestra. Para mantener la orientación entre el plano de la foto y el plano del objeto se utilizó una base de plastilina dónde se montaron los cráneos. A su vez, la base de plastilina se colocó sobre una plataforma de madera rotulada métricamente para mantener la misma escala en todas las fotos. La plataforma cuenta con un soporte para la cámara que permite ajustar y mantener la misma distancia desde la cámara hacia el objeto.

### **5.3 Configuración de marcas y semimarcas**

Para el establecimiento de la configuración de marcas y semimarcas se utilizaron como referencia los trabajos de García y Sánchez-González, (2013); Gutiérrez-Blando, (2015); Vallejo et al., (2017 ) y López, (2019). El objetivo de este proceso es identificar marcas o puntos anatómicos de referencia que se puedan reconocer

en los cráneos de cada uno de los especímenes de la muestra bajo un criterio de homología (Van Der Molen, 2007). En el caso de las vistas dorsal y ventral solo se colocaron marcas de un solo lado ya que estos organismos presentan simetría bilateral.

La digitalización de las marcas se llevó a cabo con los programas tpsUtil32 y tpsDig232 (Rohlf, 2015). Para la vista dorsal se colocaron 18 marcas (Figura 5 y Tabla 3); para la vista lateral 11 marcas y 14 semimarcas (Figura 6 y Tabla 4); y para la vista ventral 14 marcas (Figura 7 y Tabla 5). Adicionalmente se colocaron 7 marcas y 14 semimarcas para la vista ventral del arco cigomático y los molares (Figura 8 y Tabla 6). El uso de semimarcas nos permite obtener la información matemática de un contorno (De Luna, 2020). Para poder colocarlas se utilizaron abanicos (plantillas de guía o ayuda visual) por medio del programa Makefan 8 de la serie IMP (Sheets, 2014).

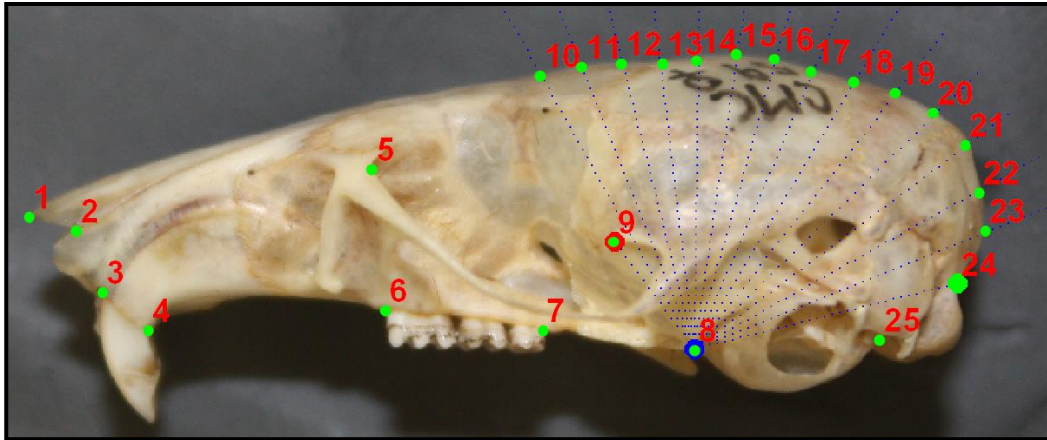


**Figura 5.** Posición de marcas en la vista dorsal del cráneo.

**Tabla 3.** Número y descripción de cada marca para la vista dorsal.

Vista	Número de marca	Descripción
Dorsal	1	Extremo anterior de los nasales
	2	Extremo posterior de los nasales
	3	Unión entre los frontales y los parietales
	4	Unión entre los parietales y el interparietal
	5	Margen posterior del interparietal
	6	Occipital
	7	Borde superior del occipital
	8	Unión entre el parietal, interparietal y occipital
	9	Borde interior del escamoso
	10	Unión lateral superior del frontal y parietal
	11	Borde posterior del proceso supraorbital
	12	Borde anterior del proceso supraorbital
	13	Espina cigomática
	14	Borde interior del lagrimal
	15	Margen entre el maxilar y el cigomático
	16	Borde anterior del lagrimal
	17	Unión entre el premaxilar y el maxilar
	18	Unión entre el nasal y el premaxilar

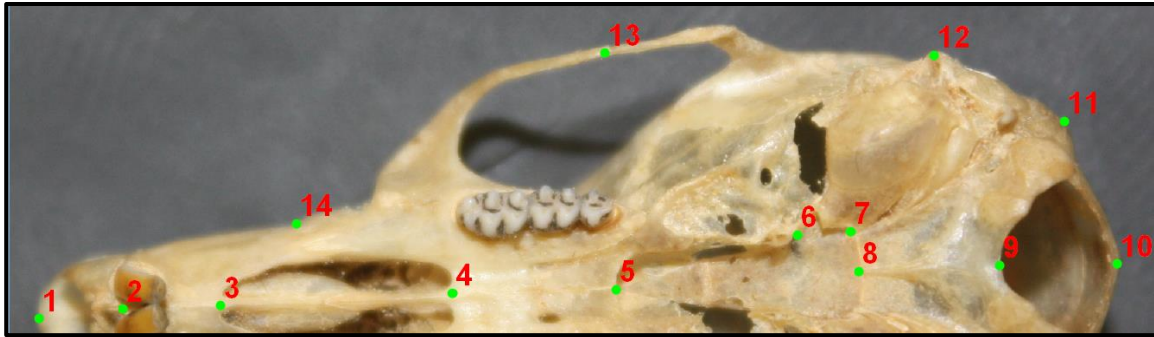




**Figura 6.** Posición de marcas en la vista lateral del cráneo.

**Tabla 4.** Número y descripción de cada marca para la vista lateral.

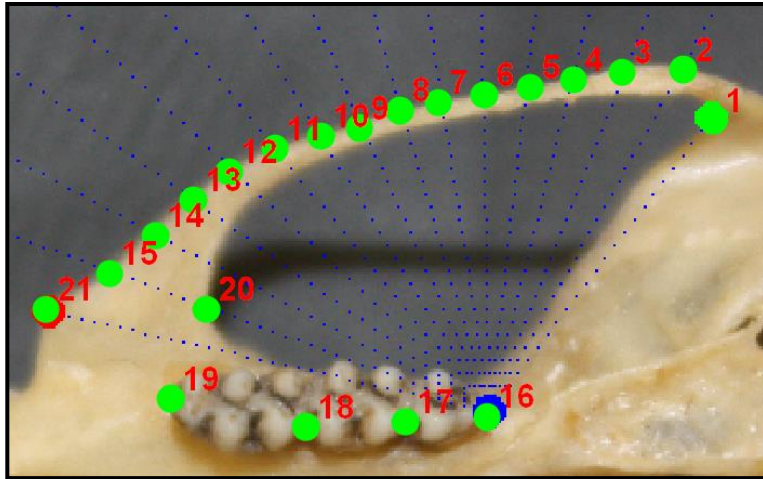
Vista	Número de marca	Descripción
Lateral	1	Extremo anterior de los nasales
	2	Sutura entre nasal y premaxilar
	3	Anterior del alveolo incisivo superior
	4	Posterior del alveolo incisivo superior
	5	Anterior de la órbita
	6	Extremo anterior de la hilera molar
	7	Extremo posterior de la hilera molar
	8	Límite inferior entre la bula auditiva y aliesfenoides
	9	Anterior de la fosa glenoidea en la barra cigomática
	10-23	Semimarcas en el margen de la caja craneal
	24	Límite entre el cóndilo occipital y el hueso occipital
	25	Extremo inferior del límite entre el cóndilo occipital y la bula auditiva



**Figura 7.** Posición de marcas en la vista ventral del cráneo.

**Tabla 5.** Número y descripción de cada marca para la vista ventral.

Vista	Número de marca	Descripción
Ventral	1	Extremo anterior del nasal
	2	Base de los incisivos
	3	Extremo anterior del foramen incisivo
	4	Extremo posterior del foramen incisivo
	5	Margen posterior del palatino
	6	Punto posterior del proceso pterigoideo interno
	7	Punta lateral de la bula timpánica
	8	Punto más posterior del paladar
	9	Extremo anterior del foramen magnum
	10	Extremo posterior del foramen magnum
	11	Saliente del basioccipital
	12	Punto más distal del proceso mastoideo
	13	Punto de unión entre el yugal y el cigomático
	14	Intersección entre el premaxilar y el maxilar



**Figura 8.** Posición de marcas en la vista ventral del arco cigomático y molares del cráneo.

**Tabla 6.** Número y descripción de cada marca y semimarcas para la vista ventral del arco cigomático y molares.

Vista	Número de marca	Descripción
Arco cigomático	1	Borde interior del escamoso
	2-15	Semimarcas a lo largo el margen arco cigomático
	16	Posterior del foramen molar
	17	Unión entre el segundo molar y el tercer molar
	18	Unión entre el primer molar y el segundo molar
	19	Anterior del foramen molar
	20	Borde interior del arco cigomático
	21	Extremo rostral de la placa cigomática

#### **5.4 Superposición *Procrustes***

Para obtener la información geométrica de la forma de cada vista fue necesario eliminar los efectos de traslación, escala y rotación. Esto se logró por medio de la Superposición *Procrustes* que permite superponer las configuraciones de marcas de cada espécimen para que se encuentren en un sistema de coordenadas común y obtener una forma de referencia o consenso que es un promedio de la forma de toda la muestra. Con esto se generan nuevas variables de la forma (*partial warp scores*) que son los datos que se analizan estadísticamente (Adams et al., 2013; Jaramillo-Ocampo, 2014). La superposición *Procrustes* se llevó a cabo en el programa CoorGen8 de la serie IMP (Sheets, 2014). Para las estructuras dónde se utilizaron semimarcas, una vez que se realizó la superposición se ejecutó un deslizamiento de semimarcas en el mismo programa de Coorgen8, con el fin de que fueran reconocidas, como tales, en los programas utilizados para los análisis estadísticos.

#### **5.5 Dimorfismo sexual**

Para determinar si existe dimorfismo sexual y si es necesario realizar análisis por separado de los machos y las hembras, de cada especie, se realizó una prueba F de Goodall para cada especie. Para esto se utilizó el programa twogroup8 (Sheets, 2014). Este procedimiento permite comparar las medias de dos grupos (hembras y machos de la misma especie, en este caso) y evalúa la significancia entre la forma media de las configuraciones.

#### **5.6 Alometría**

Considerando que pudiera existir una asociación entre el tamaño y la forma en la muestra de especímenes analizados (alometría), se realizó un análisis de regresión. El objetivo fue determinar qué porcentaje de variación en la forma es explicado por el tamaño de las estructuras evaluadas. Para este análisis se utilizó el programa Regress8 de la serie IMP (Sheets, 2014).

## **5.7 Análisis de Componentes Principales**

Para evaluar la variación de la forma entre los especímenes y determinar donde se encuentra la mayor variación, así como para reducir la dimensionalidad de los datos se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP se basa en rotar los datos sobre nuevas variables para maximizar la variación. A través de este análisis se obtuvieron gradillas de deformación para visualizar los cambios en la forma entre los cráneos de las dos especies (Jaramillo-Ocampo, 2014). Estas gradillas describen gráficamente la variación de la forma mediante deformaciones de rejillas o desplazamientos de vectores. En este sentido, una configuración geométrica se deforma a lo largo de la gradilla, al hacer coincidir cada uno de sus puntos anatómicos con los de la forma consenso (Jaramillo-Ocampo, 2014). El ACP y las gradillas de deformación se generaron con la función tps en el programa PCAGen8win de la serie IMP (Sheets, 2014).

## **5.8 Outliers**

Para identificar valores fuera del promedio de la forma que pudieran deberse a una incorrecta digitalización de la configuración en algunos de los especímenes, o una identificación errónea de un ejemplar, o simplemente a un ejemplar con datos muy diferentes a los demás de la muestra, se buscaron valores atípicos (*outliers*) por medio del programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

## **5.9 Análisis morfométrico de la diferenciación de la forma entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*.**

Para evaluar si existe una diferenciación morfométrica significativa en la forma del cráneo entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*, se realizó un análisis de F de Goodall donde se obtuvieron gradillas de deformación que comparan la forma promedio de una especie con respecto a la otra para cada una de las vistas analizadas. Sin embargo, tomando en cuenta que esta prueba asume distribución de la variación alrededor de la media, fue necesario hacer un análisis de Bootstrap con 900 permutaciones de los datos (Vásquez y Liria, 2012). Para este procedimiento se utilizó el programa twogroups8 de la serie IMP (Sheets, 2014).

## 6. Resultados

### 6.1 Dimorfismo sexual

Los resultados del análisis de la prueba de F de Goodall para evaluar el dimorfismo sexual de *H. lepturus* mostraron que solo existen diferencias significativas en la vista lateral (Tabla 7). En el caso de *H. ixtlani* solo se presentan diferencias significativas en la vista ventral del arco cigomático y molares (Tabla 8).

De acuerdo con estos resultados, aunque lo conveniente hubiera sido realizar análisis por separado entre machos y hembras para las vistas con dimorfismo sexual significativo, se decidió realizar los siguientes análisis de forma conjunta (machos y hembras) considerando el tamaño de muestra tan reducido que se obtuvo para las dos especies. Además, solo una de las vistas de cada especie fue significativamente diferente entre los sexos.

**Tabla 7.** Valores de la prueba de F de Goodall para evaluar dimorfismo sexual de la forma para cada vista en *H. lepturus*. Los valores en rojo resultaron estadísticamente significativos.

<b>Dimorfismo sexual <i>H. lepturus</i></b>	
<b>Prueba F de Goodall (<math>p &lt; 0.05</math>)</b>	
<b>Vista dorsal</b>	0.380
<b>Vista lateral</b>	<b>0.050</b>
<b>Vista ventral del arco cigomático</b>	0.460
<b>Vista ventral</b>	0.370

**Tabla 8.** Valores de la prueba de F de Goodall para evaluar dimorfismo sexual de la forma para cada vista en *H. ixtlani*. Los valores en rojo resultaron estadísticamente significativos.

<b>Dimorfismo sexual <i>H. ixtlani</i></b>	
<b>Prueba F de Goodall (p&lt;0.05)</b>	
<b>Vista dorsal</b>	0.470
<b>Vista lateral</b>	0.120
<b>Vista ventral del arco cigomático</b>	<b>0.010</b>
<b>Vista ventral</b>	0.470

## 6.2 Alometría

Los resultados del análisis de regresión en el caso de *H. ixtlani* mostraron que no hay una correlación significativa entre el tamaño del centroide y la forma para ninguna de las vistas analizadas (Tabla 9). En general, el porcentaje explicado es menor del 10% para cada vista (Tabla 9). Por otro lado, en *H. lepturus* si se presentó una correlación significativa entre el tamaño del centroide y la forma en todas las vistas analizadas (Tabla 10). El porcentaje explicado es menor al 20% en la vista dorsal, vista ventral y vista ventral del arco cigomático y molares. Solo para la vista lateral el porcentaje fue de 27.85% (Tabla 10).

**Tabla 9.** Valores del análisis de regresión para cada una de las vistas craneal de *H. ixtlani*

<b>Alometría <i>H. ixtlani</i></b>		
	<b>Tamaño centroide vs forma (<math>p &lt; 0.05</math>)</b>	<b>Porcentaje %</b>
<b>Vista dorsal</b>	0.07	8.94
<b>Vista lateral</b>	0.13	9.35
<b>Vista ventral del arco cigomático</b>	0.15	8.36
<b>Vista ventral</b>	0.26	7.90

**Tabla 10.** Valores del análisis de regresión y porcentaje asociado para cada una de las vistas craneal de *H. lepturus* Los valores en rojo resultaron estadísticamente significativos.

<b>Alometría <i>H. lepturus</i></b>		
	<b>Tamaño centroide vs forma (<math>p &lt; 0.05</math>)</b>	<b>Porcentaje %</b>
<b>Vista dorsal</b>	0.01	17.27
<b>Vista lateral</b>	0.01	27.85
<b>Vista ventral del arco cigomático</b>	0.03	11.50
<b>Vista ventral</b>	0.01	15.10



### 6.3. Análisis de Componentes Principales

El ACP permitió observar la variación de la forma del cráneo de forma interespecífica, entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* en cada una de las vistas analizadas, así como también mostró dónde se encuentra la mayor variación a través de las gradillas de deformación.

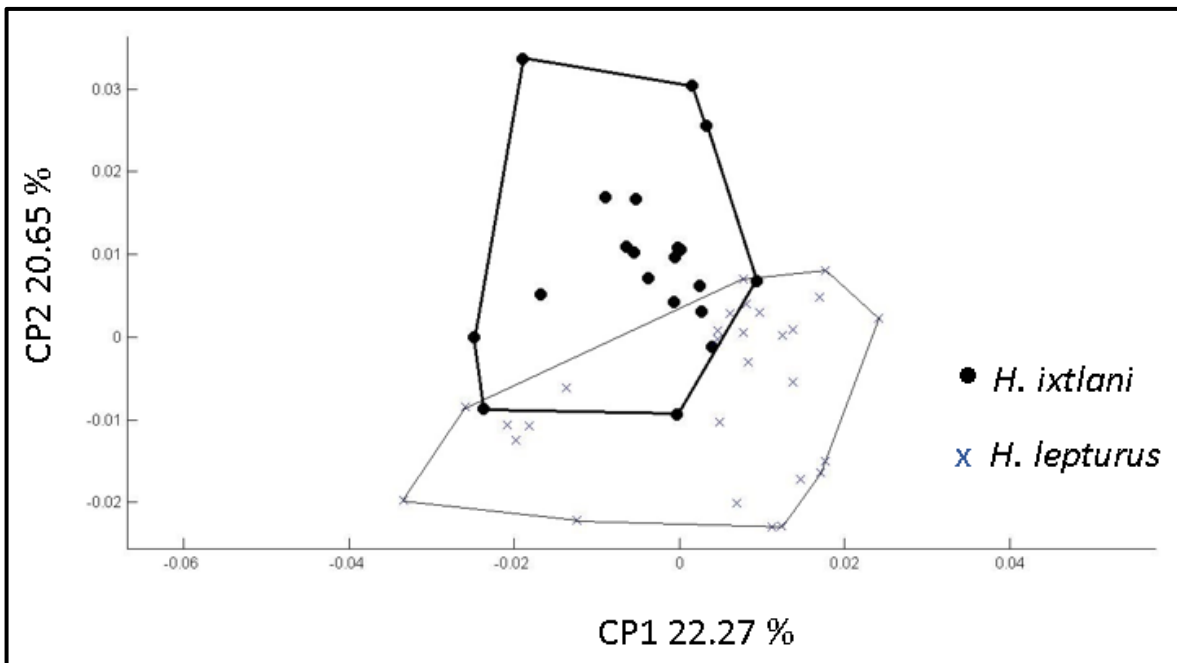
Para la vista dorsal se observa que los dos primeros Componentes Principales (CP) explican el 42.92% de la variación para las especies en estudio (Tabla 11). El CP1 explica el 22.27% de la variación total, mientras que el CP2 explica el 20.65%.

**Tabla 11.** Valores de los primeros doce componentes principales de la vista dorsal, el porcentaje de variación explicada por cada componente y el porcentaje acumulado.

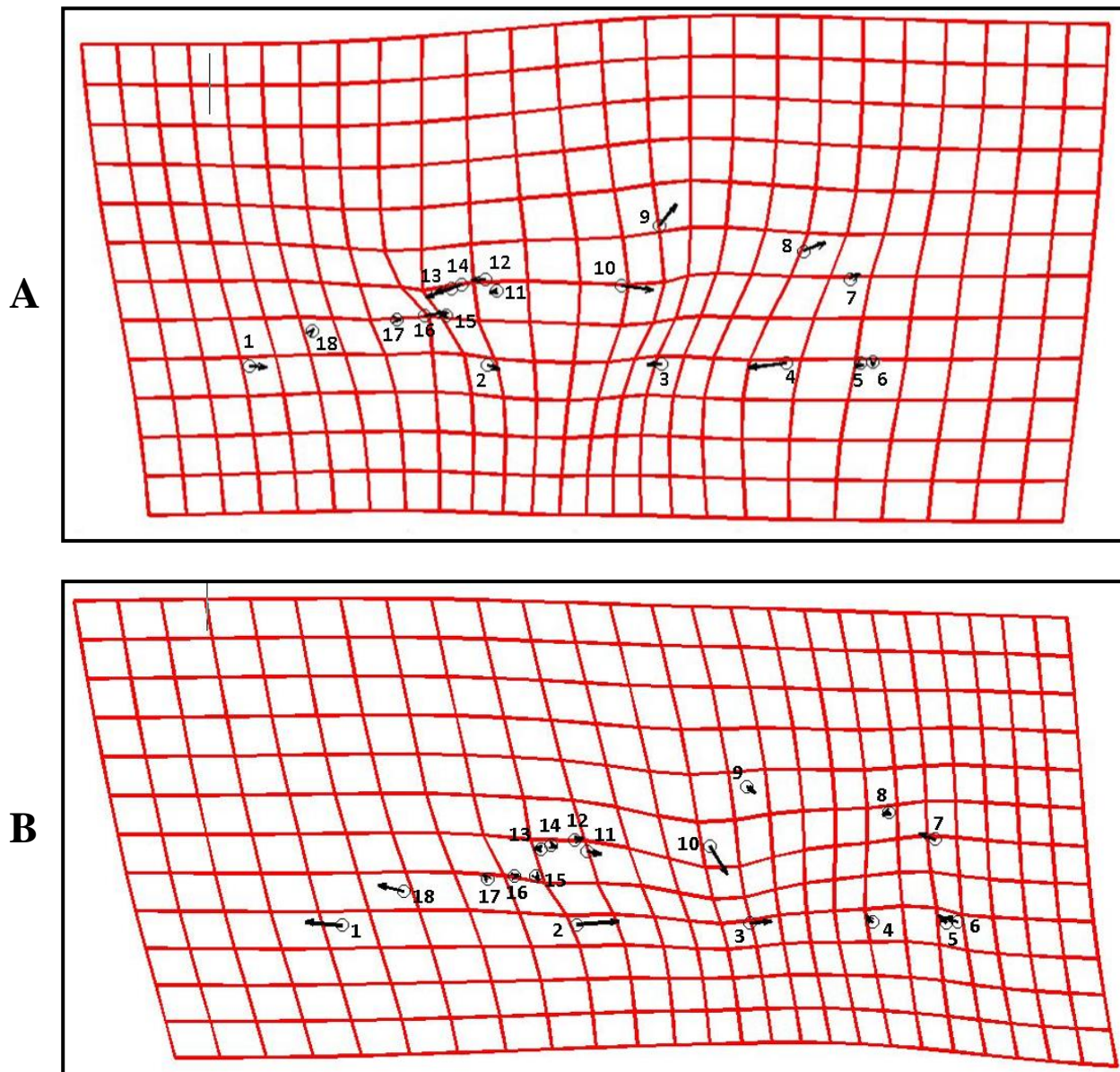
<b>Análisis de Componentes Principales</b>		
<b>Componente principal</b>	<b>Porcentaje de variación explicada</b>	<b>Porcentaje acumulado</b>
CP1	22.27	22.27
CP2	20.65	42.92
CP3	10.21	53.13
CP 4	8.75	61.88
CP5	6.70	68.58
CP6	4.39	72.97
CP7	4.12	77.09
CP8	3.12	80.21
CP9	2.80	83.01
CP10	2.58	85.59
CP11	2.45	88.04
CP12	1.96	90.00

En la Figura 9 se muestra cómo se disponen los datos de los ejemplares en una gráfica de acuerdo con su variación de la forma. Aunque se observa cierto solapamiento de los puntos hacia el centro de la gráfica, en general se puede

apreciar la separación de las especies. En la gradilla de deformación del CP1 (Figura 10 A) se observa que el mayor grado de deformación se encuentra en la parte posterior de la caja craneal y del arco cigomático, así como en la zona de la espina cigomática. Por otro lado, en la gradilla de deformación del CP2 (Figura 10 B) se muestra que la mayor variación se encuentra en los nasales seguido de la parte media de la estructura.



**Figura 9.** Gráfica de la dispersión de los datos de los individuos de *H. lepturus* y *H. ixtlani* con base en la variación de la forma entre ambas especies para la vista dorsal utilizando los dos primeros componentes.



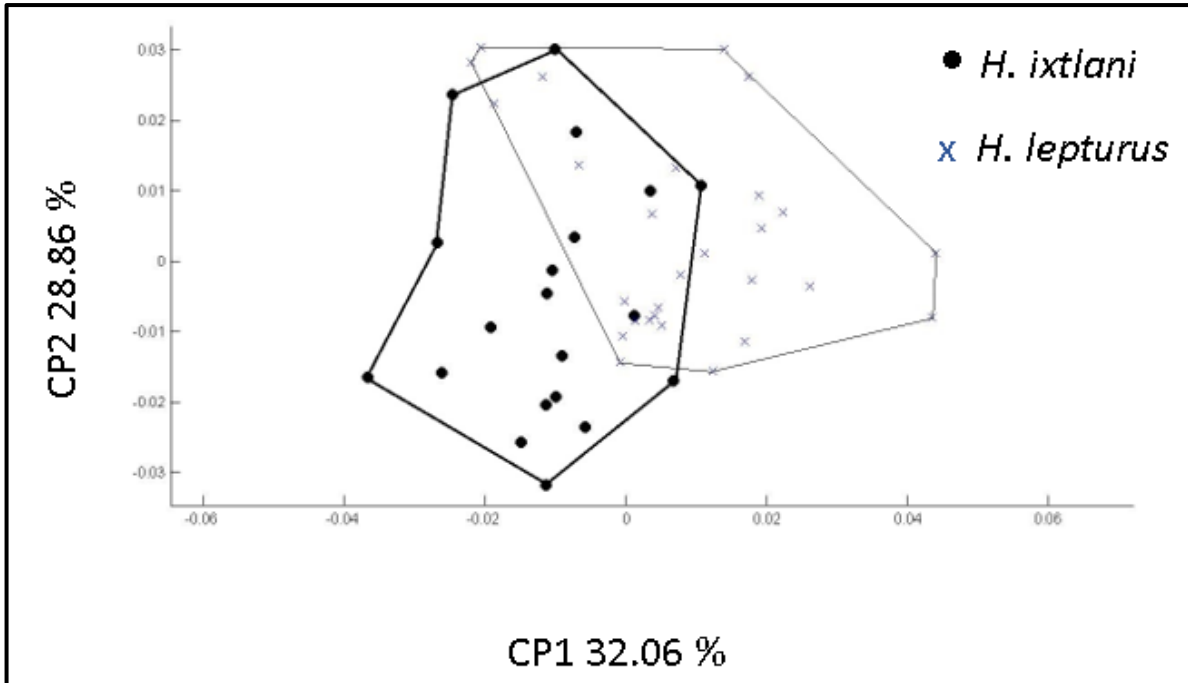
**Figura 10.** Gradillas de deformación del ACP de la vista dorsal con 1 grado de exageración.  
**A.** Gradilla de deformación para el CP1. **B.** Gradilla de deformación para el CP2.

En el caso de la vista lateral los primeros dos CP explican el 60.92% de la variación de la forma (Tabla 12). El CP1 explica el 32.06% de la variación total y el CP2 explica el 28.86% de la variación.

**Tabla 12.** Valores de los primeros ocho componentes principales de la vista lateral, el porcentaje de variación explicada por cada componente y el porcentaje acumulado.

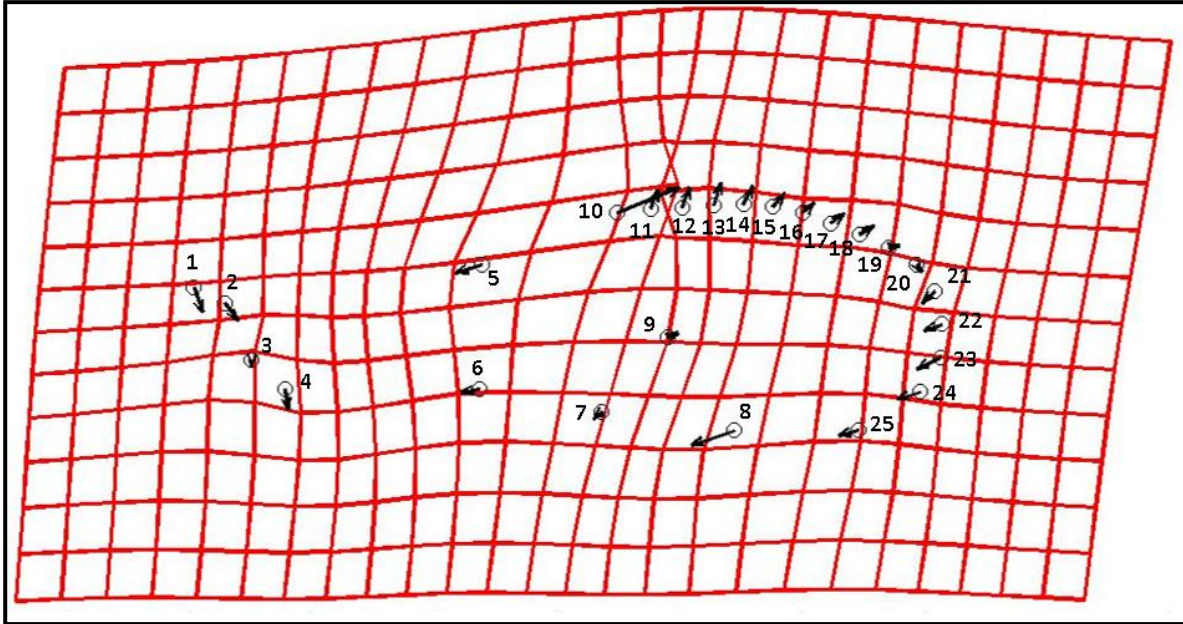
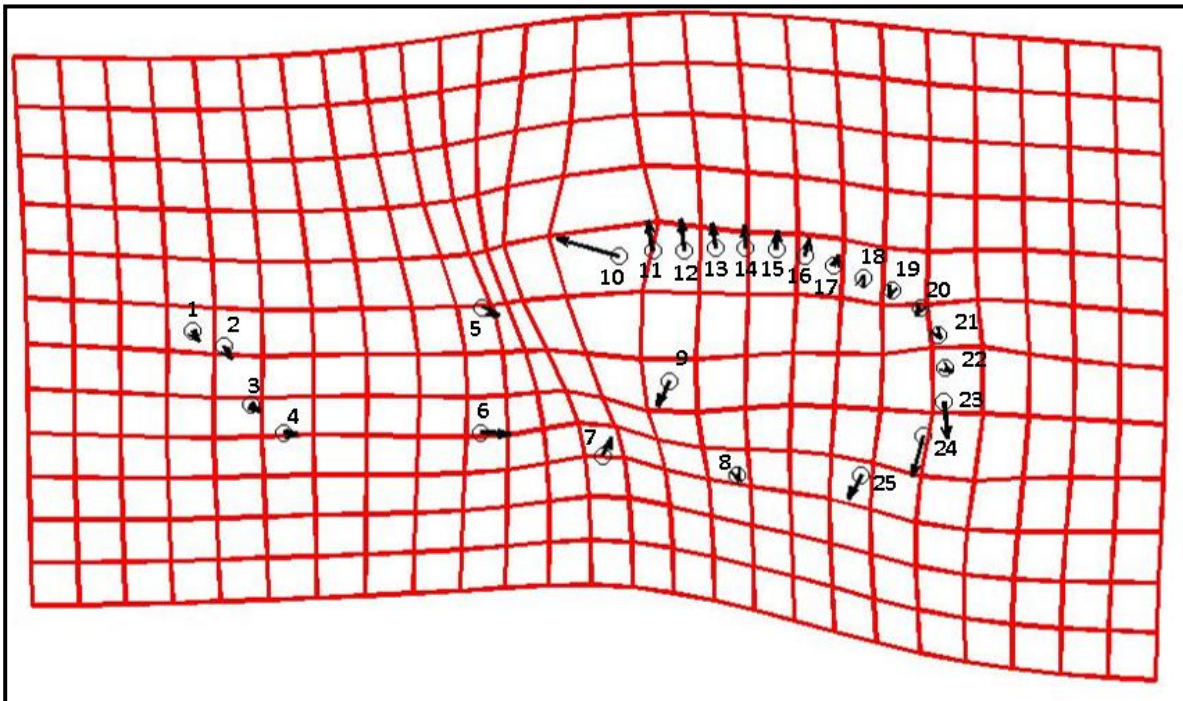
<b>Análisis de Componentes Principales</b>		
<b>Componente principal</b>	<b>Porcentaje de variación explicada</b>	<b>Porcentaje acumulado</b>
CP1	32.06	36.06
CP2	28.86	60.92
CP3	10.33	71.25
CP 4	9.51	80.76
CP5	3.44	84.20
CP6	3.13	87.64
CP7	2.33	89.97
CP8	1.85	91.82

En la Figura 11 se muestra la gráfica de cómo se dispersan los datos de los ejemplares de acuerdo con su variación de la forma para la vista lateral. Para esta vista se presenta un solapamiento en la parte central de la gráfica, pero si existen áreas de clara separación entre las especies. En esta vista las gradillas de deformación del CP1 y CP2 (Figura12) indican que la mayor variación está dada principalmente por el inicio de la curva que describe la caja craneal, siendo la zona posterior media la que representa mayor deformación tanto en el CP1 como en el CP2. Otro vector que indica un mayor grado de variación es el límite inferior entre la bula auditiva y aliesfenoides en el CP1, que se desplaza ligeramente hacia la parte anterior y exterior de la estructura. En el CP2 la zona posterior inferior tiene un desplazamiento hacia la parte inferior del cráneo.



**Figura 11.** Gráfica de la dispersión de los datos de los individuos de *H. lepturus* y *H. ixtlani* con base en la variación de la forma entre ambas especies para la vista lateral utilizando los dos primeros componentes.



**A****B**

**Figura 12.** Gradillas de deformación del ACP de la vista lateral con 1 grado de exageración.  
**A.** Gradilla de deformación para el CP1. **B.** Gradilla de deformación para el CP2.

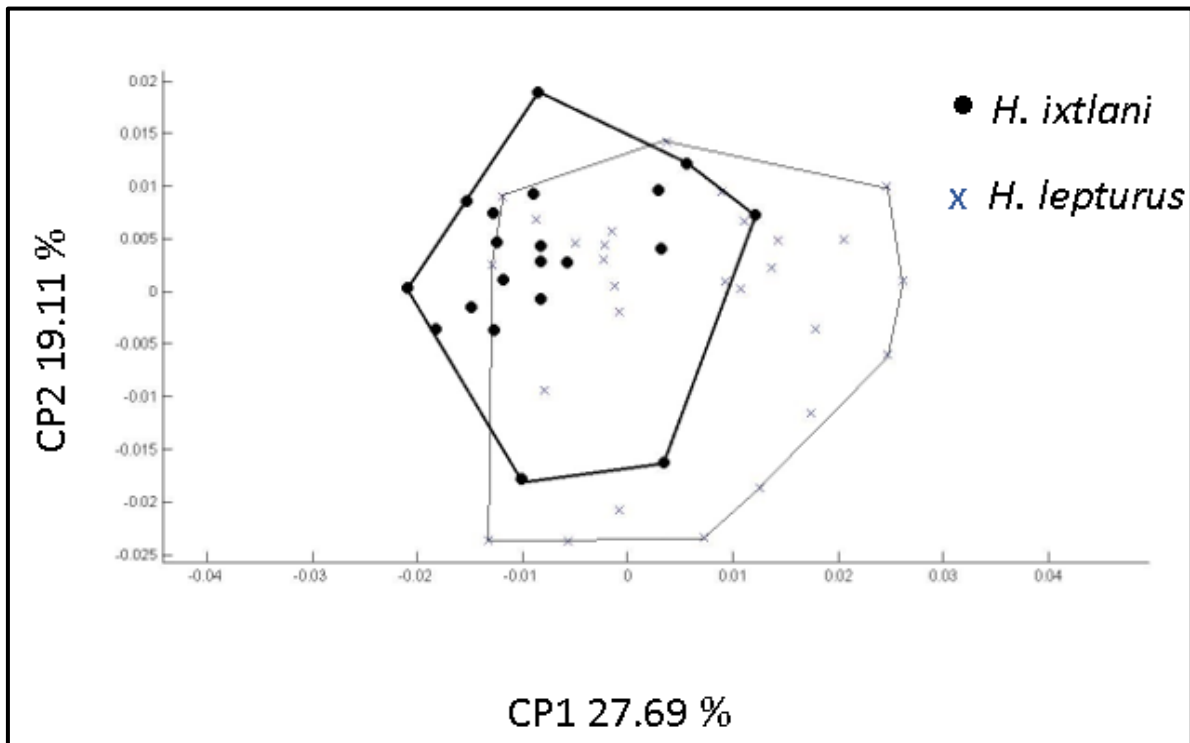
En el caso de la vista ventral, los primeros dos CP explican el 46.80% de la variación (Tabla 13), siendo el CP1 el que explica el 27.69% de la variación total y el CP2 el 19.11% de la variación.

**Tabla 13.** Valores de los primeros once componentes principales de la vista ventral, el porcentaje de variación explicada por cada componente y el porcentaje acumulado.

<b>Análisis de Componentes Principales</b>		
<b>Componente principal</b>	<b>Porcentaje de variación explicada</b>	<b>Porcentaje acumulado</b>
CP1	27.69	27.69
CP2	19.11	46.80
CP3	11.28	58.08
CP 4	9.52	67.60
CP5	5.95	73.55
CP6	4.89	78.44
CP7	3.49	81.93
CP8	3.17	85.10
CP9	2.36	87.46
CP10	2.19	89.65
CP11	1.90	91.55

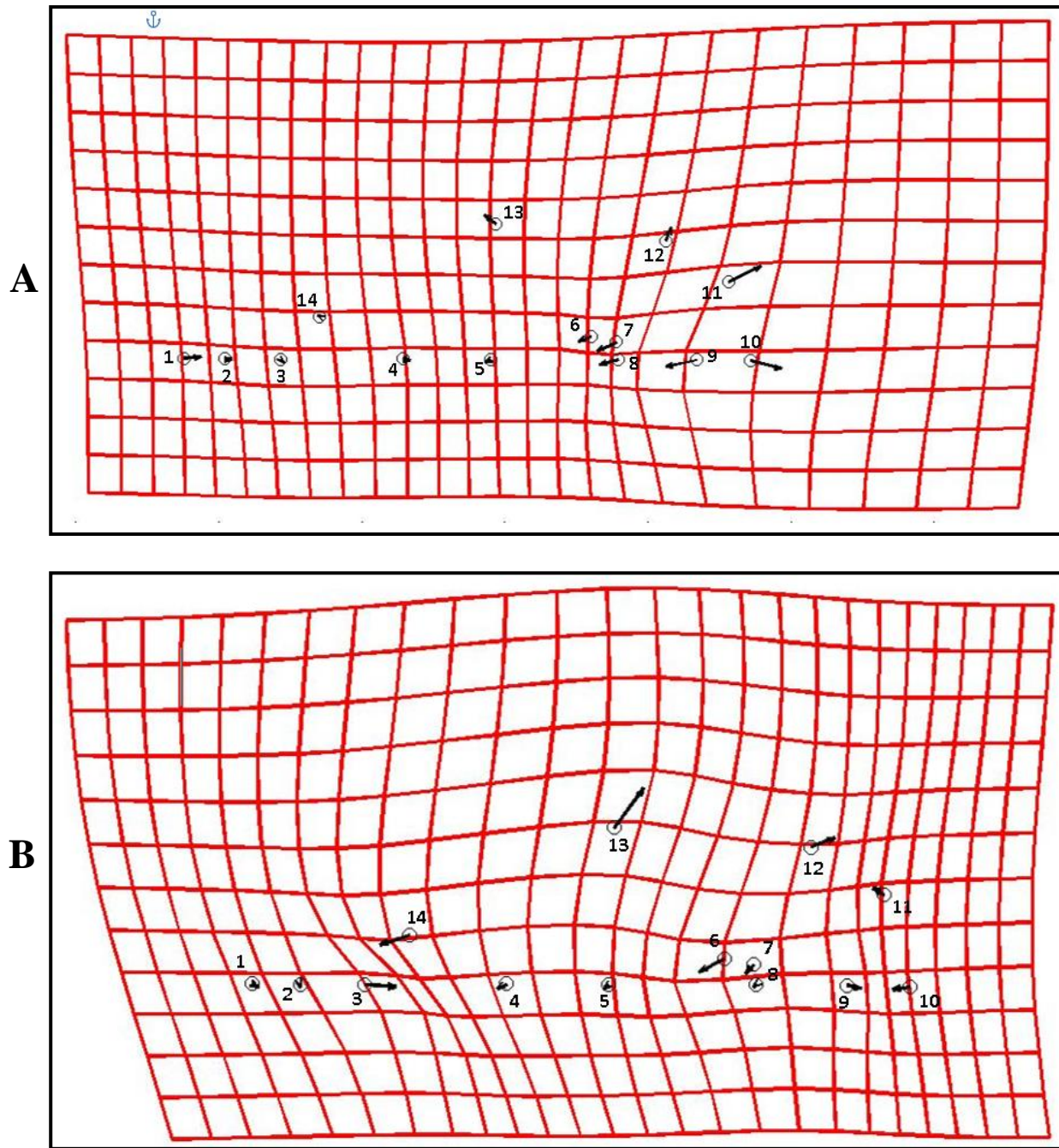
En la figura 13 se observa cómo se dispersan los datos de los ejemplares de acuerdo con su variación de la forma para la vista ventral. Para esta vista se observa un gran solapamiento entre las dos especies. El CP1 de la vista ventral (Figura 14) muestra que la mayor variación se presenta en el saliente del basioccipital desplazándose hacia el exterior de la estructura y en el extremo anterior y posterior de *foramen magnum* desplazándose estos dos últimos en sentidos opuestos entre ellos. El punto posterior del proceso pterigoideo interno, la punta lateral de la bula timpánica y el punto más posterior del paladar también muestran variación y los vectores se desplazan ligeramente hacia la parte anterior y exterior de la estructura.

El punto de unión entre el yugal y el cigomático, es el que muestra mayor variación en el CP2 de la vista ventral, que se desplaza hacia el exterior del cráneo. Otros puntos que muestran gran variación son el extremo anterior del foramen incisivo, la intersección entre el premaxilar y el maxilar, el punto posterior del proceso pterigoideo interno y el punto más distal del proceso mastoideo.



**Figura 13.** Gráfica de la dispersión de los datos de los individuos de *H. lepturus* y *H. ixtlani* con base en la variación de la forma entre ambas especies para la vista ventral utilizando los dos primeros componentes.





**Figura 14.** Gradillas de deformación del ACP de la vista ventral con 1 grado de exageración.

**A.** Gradilla de deformación para el CP1. **B.** Gradilla de deformación para el CP2.

Para la vista ventral del arco cigomático y molares los primeros dos CP explican el 54.65% de la variación de la forma (Tabla 14). El CP1 explica el 34.49% de la variación total, mientras que en el CP2 se explica el 20.16%.

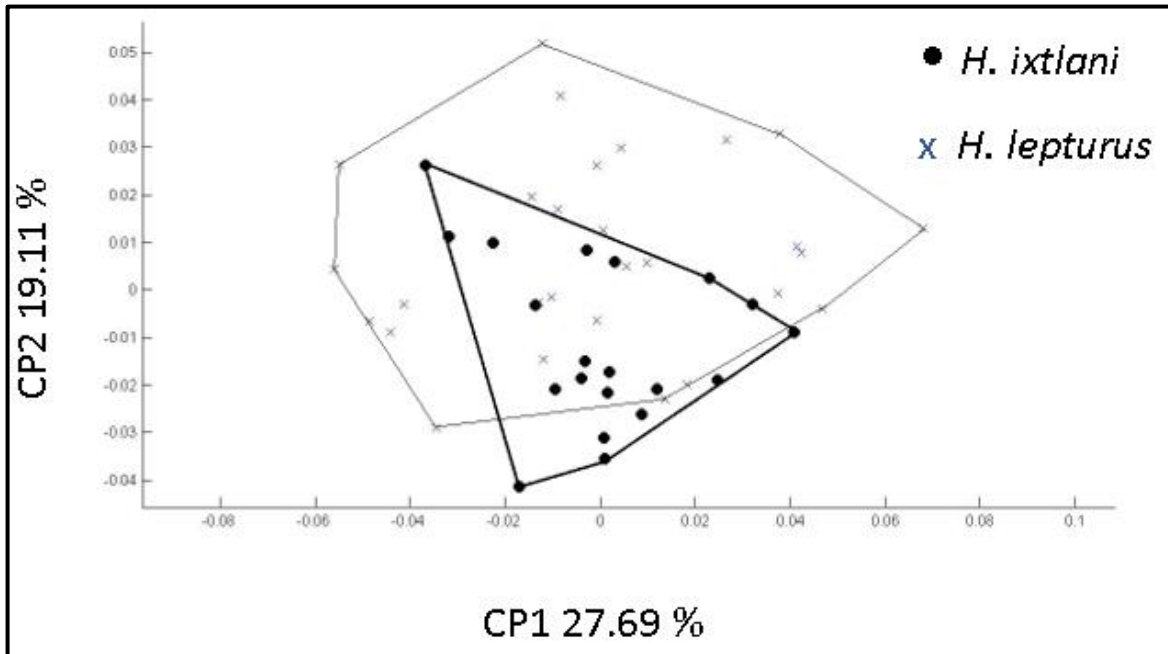
**Tabla 14.** Valores de los primeros ocho componentes principales de la vista ventral del arco cigomático, el porcentaje de variación explicada por cada componente y el porcentaje acumulado.

<b>Análisis de Componentes Principales</b>		
<b>Componente principal</b>	<b>Porcentaje de variación explicada</b>	<b>Porcentaje acumulado</b>
CP1	34.49	34.49
CP2	20.16	54.65
CP3	16.45	71.10
CP 4	6.08	77.18
CP5	5.63	82.81
CP6	3.84	86.65
CP7	2.80	89.45
CP8	2.44	91.89

La figura 15 muestra cómo se dispersan los datos de los ejemplares de acuerdo con su variación de la forma para la vista ventral del arco cigomático y los molares. En general se aprecia un solapamiento amplio de las dos especies. La gradilla de deformación para el CP1 y CP2 (Figura 16) muestra que la mayor variación se presenta en la parte anterior del arco cigomático, así como en el posterior y anterior del foramen molar, la unión entre el segundo molar y el tercer molar y la unión entre el primer molar y el segundo molar.

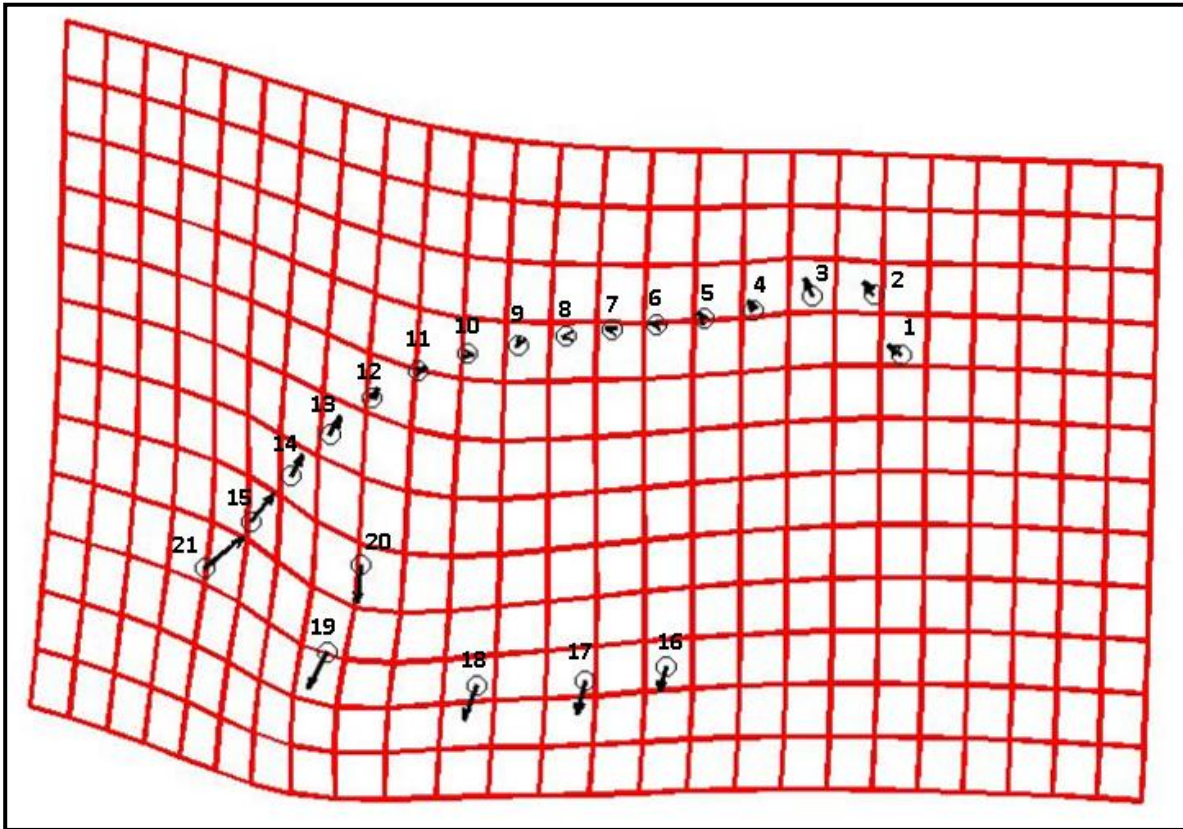
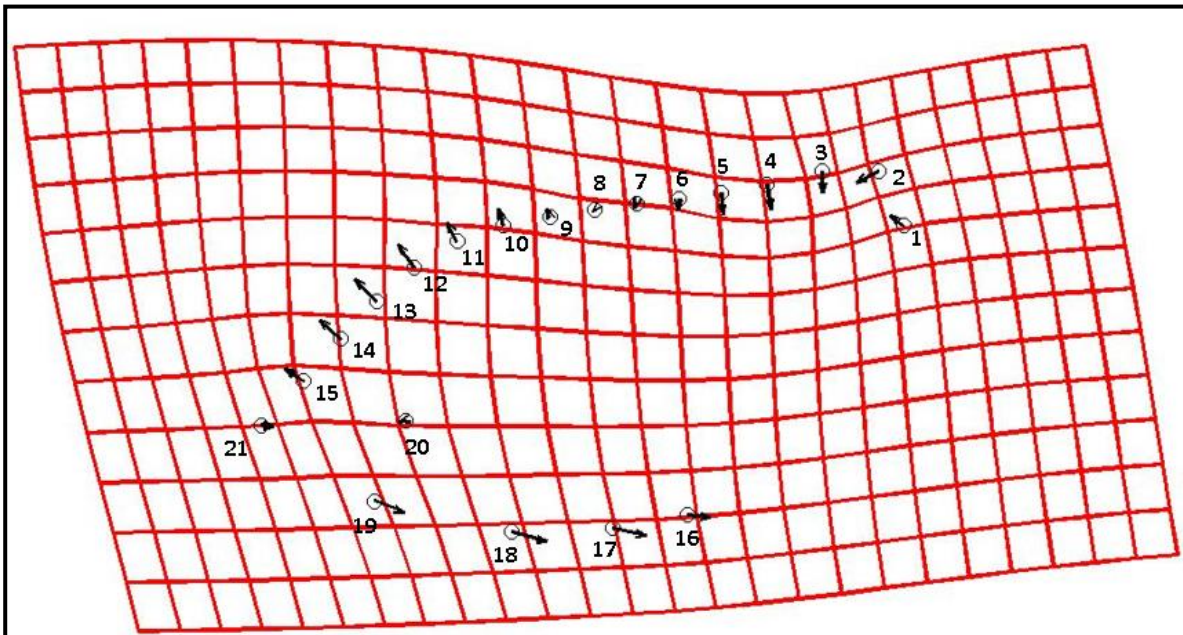
Por si solo en el CP1 también se presenta variación en el borde interior del arco cigomático que se desplaza hacia el interior del cráneo, así como en el extremo

rostral de la placa cigomática. En el CP2 la parte posterior del arco cigomático se desplaza hacia el interior de esta misma estructura.



**Figura 15.** Gráfica de la dispersión de los datos de los individuos de *H. lepturus* y *H. ixtlani* con base en la variación de la forma entre ambas especies para la vista ventral del arco cigomático y molares utilizando los dos primeros componentes.



**A****B**

**Figura 16.** Gradillas de deformación del ACP de la vista ventral del arco cigomático con 1 grado de exageración. **A.** Gradilla de deformación para el CP1. **B.** Gradilla de deformación para el CP2.

#### 6.4 Outliers

La búsqueda de *outliers* en el programa MorphoJ nos indicó que no hay valores atípicos en la muestra de ninguno de los dos grupos en estudio. Esta información también se pudo corroborar con las gráficas de dispersión de los datos en los ACP ya que ningún ejemplar se encontró significativamente distante de otros ejemplares, por lo que no se descartó ningún espécimen de la muestra.

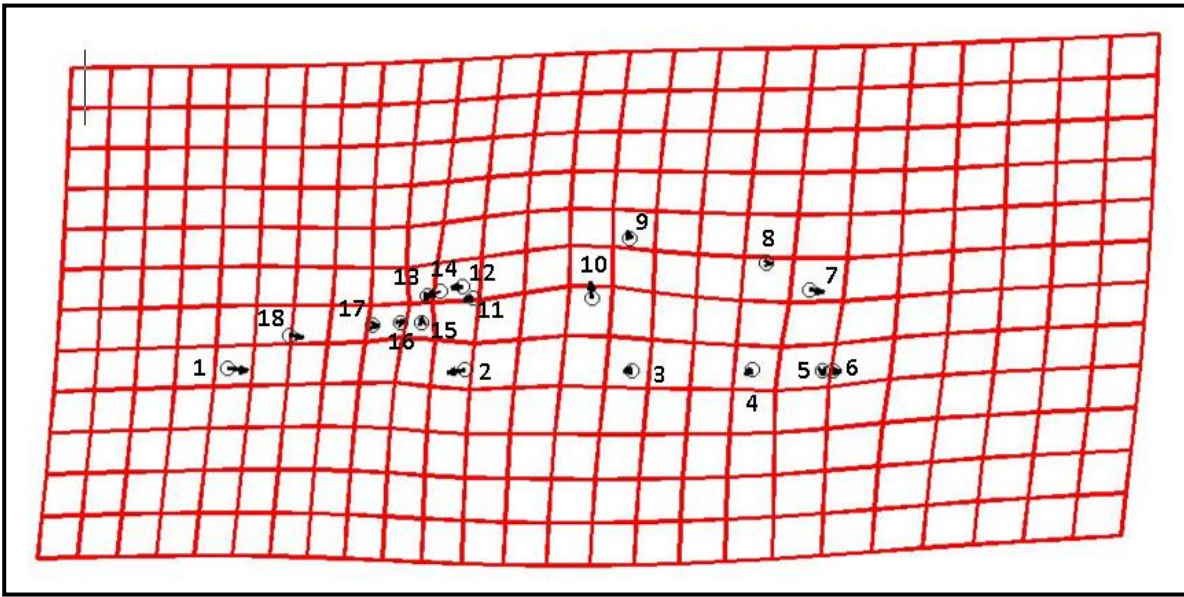
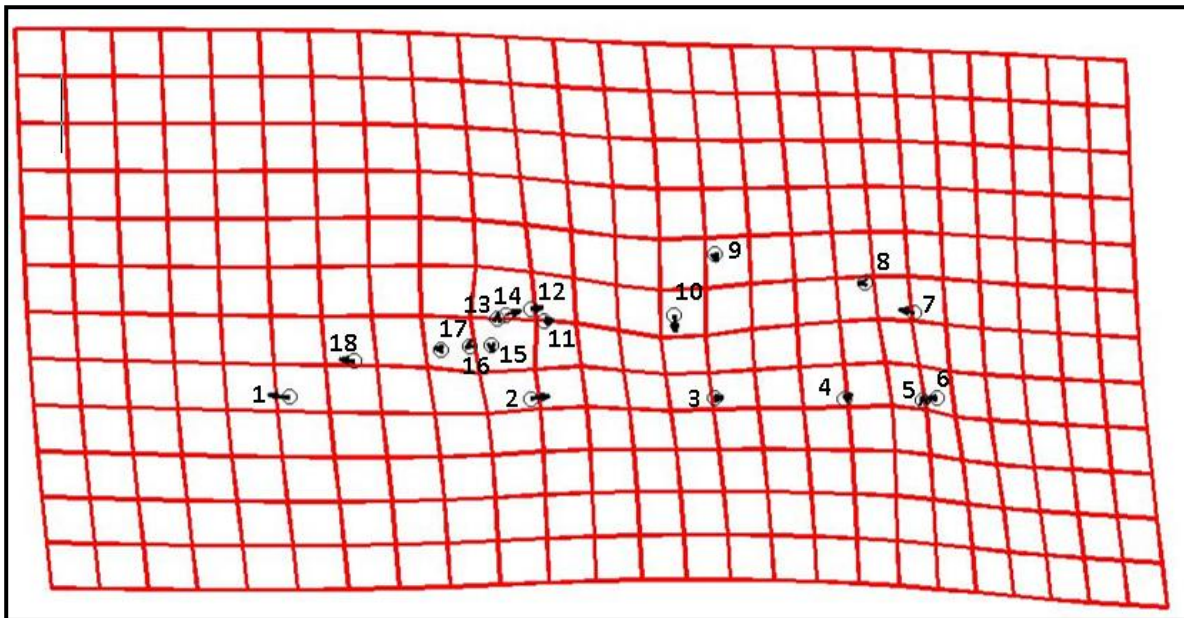
#### 6.5 Análisis morfométrico de la diferenciación de la forma entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*.

Los valores obtenidos con la prueba de F de Goodall en el programa Twogroups indican que el grado de la diferenciación en la forma entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* es significativo para todas las vistas analizadas (Tabla 15).

**Tabla 15.** Valores obtenidos de la prueba de F de Goodall de cada vista para el análisis de la diferenciación entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Los valores en rojo resultaron estadísticamente significativos.

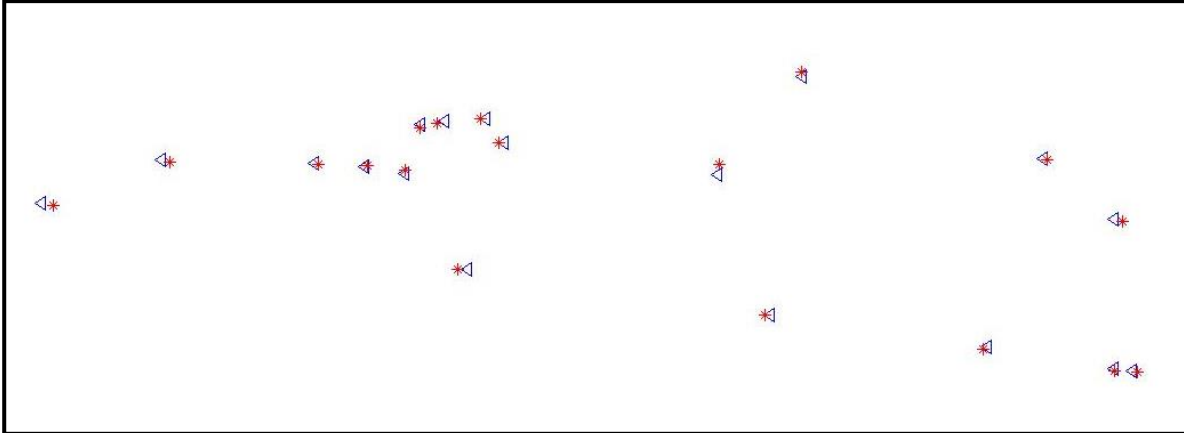
No. De permutaciones de Bootstrap	900
Vista dorsal	0.0011
Vista lateral	0.0011
Vista arco cigomático	0.0156
Vista ventral	0.0011

Las gradillas de deformación para la vista dorsal de la prueba F de Goodall (Figura 17), muestran que la mayor diferenciación entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* está dada por el extremo anterior de los nasales, el extremo posterior de los nasales y la unión entre el nasal y el premaxilar. Estos puntos nos indican que la estructura de los nasales es más larga en *H. ixtlani* que en *H. lepturus*. Estas diferencias se aprecian mejor en la Figura 18 donde se muestra una comparación pareada entre las dos especies.

**A****B**

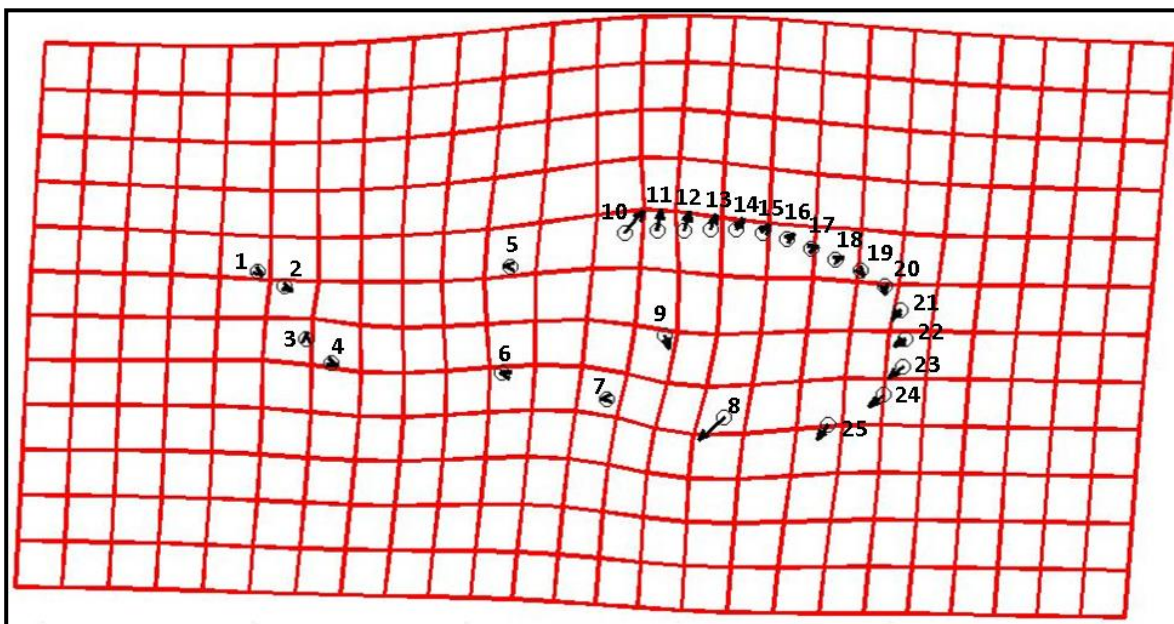
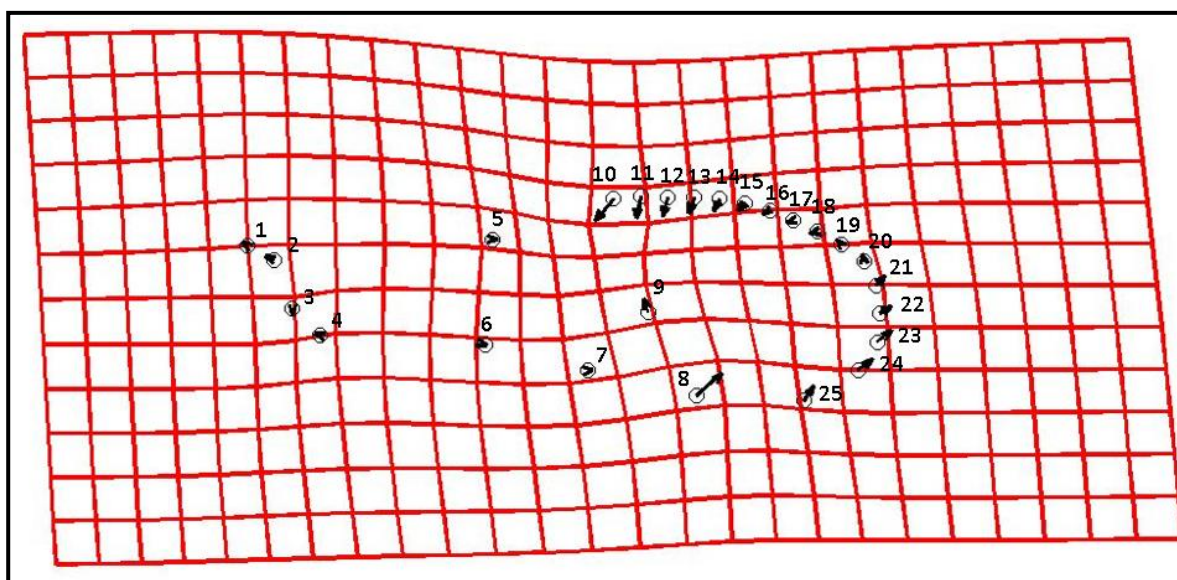
**Figura 17.** Gradillas de deformación de la prueba F de Goodall con 3 grados de exageración de la vista dorsal. **A.** Comparación entre *H. ixtlani* contra *H. lepturus*. **B.** Comparación entre *H. lepturus* contra *H. ixtlani*.





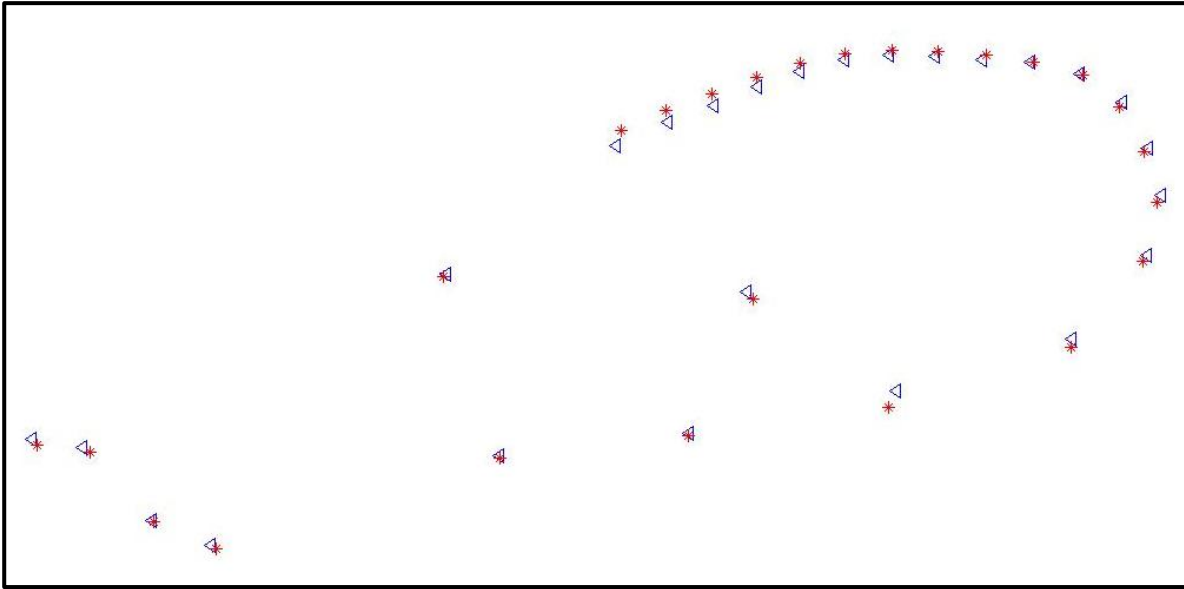
**Figura 18.** Comparación pareada de la vista dorsal entre *H. lepturus* (estrella roja) y *H. ixtlani* (triángulo azul).

En el caso de la vista lateral, en las gradillas de deformación (Figura 19) se observa que la caja craneal, es más alta en *H. lepturus*, ya que la curva que describe la parte superior de la caja craneal tiene un desplazamiento hacia la región superior del cráneo en *H. ixtlani*, mientras que esta misma curva se desplaza hacia la parte posterior en *H. lepturus* indicando que la caja craneal es más larga en *H. ixtlani*. Estas diferencias también se muestran en la Figura 20 con una comparación pareada. Otro punto con mayor desplazamiento es el límite inferior entre la bula auditiva y aliesfenoides que se desplaza hacia la parte inferior del cráneo en *H. ixtlani* y hacia la parte posterior en *H. lepturus*.

**A****B**

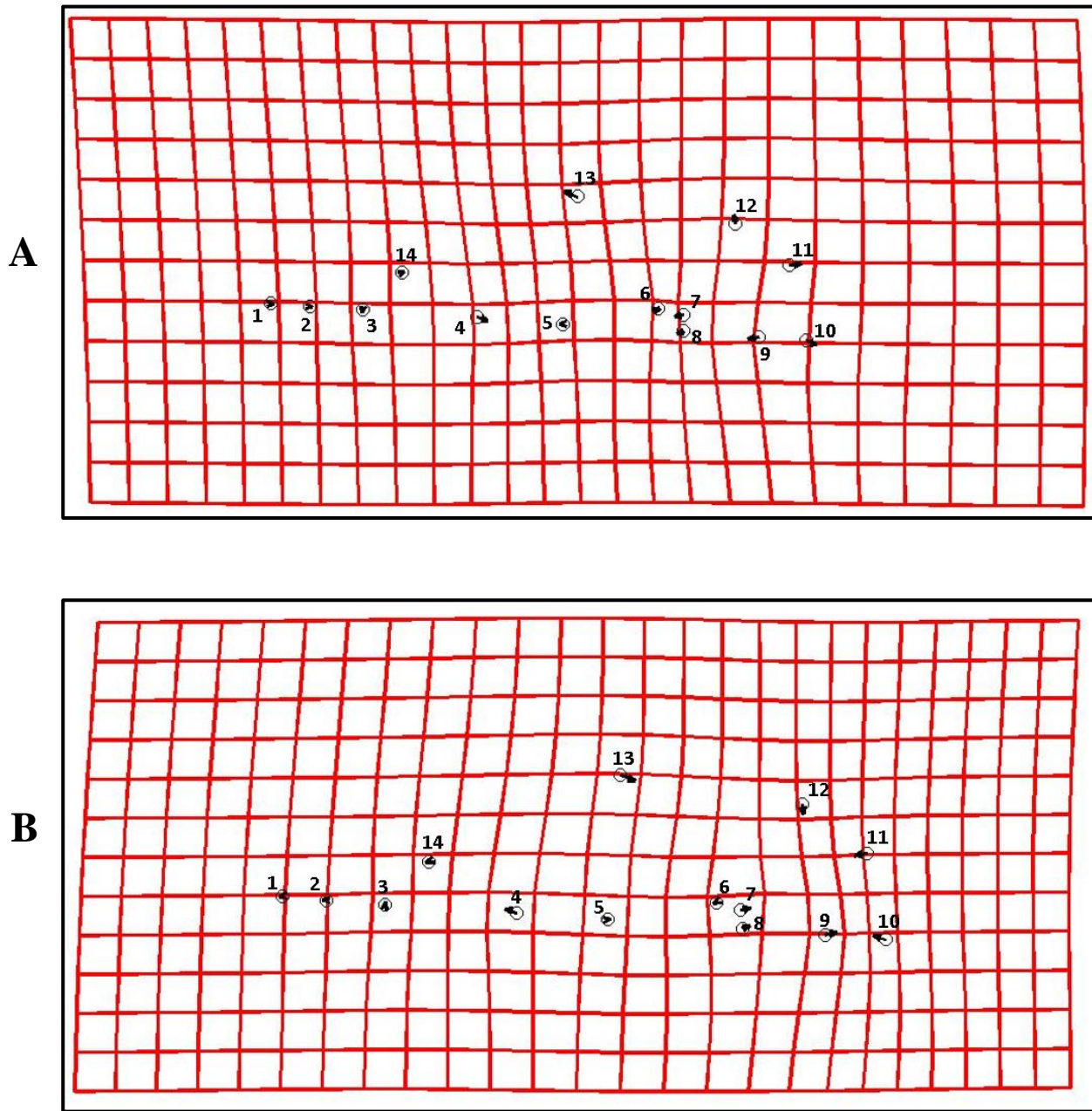
**Figura 19.** Gradillas de deformación de la prueba F de Goodall con 3 grados de exageración de la vista lateral. **A.** Comparación entre *H. ixtlani* contra *H. lepturus*. **B.** Comparación entre *H. lepturus* contra *H. ixtlani*.



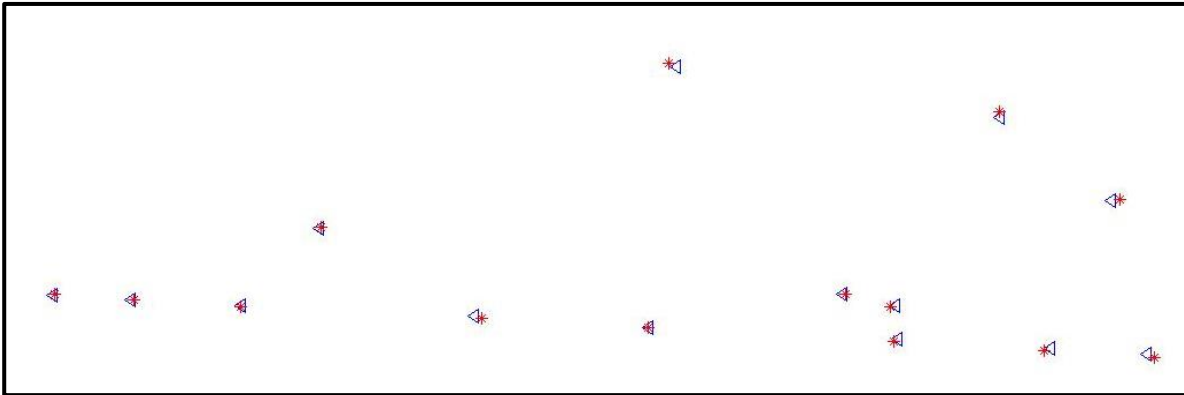


**Figura 20.** Comparación pareada de la vista lateral entre *H. lepturus* (estrella roja) y *H. ixtlani* (triángulo azul).

En la vista ventral (Figura 21 y 22) el extremo anterior y posterior del foramen magnum nos permite observar que esta estructura es estrecha en *H. ixtlani* y ancho en *H. lepturus*. La punta lateral de la bula timpánica y el punto más posterior del paladar, se desplazan hacia la parte anterior en *H. ixtlani* y hacia la parte posterior en *H. lepturus*. El punto de unión entre el yugal y el cigomático tiene un desplazamiento hacia la parte exterior de la estructura en *H. ixtlani* sucediendo lo contrario en *H. lepturus*.

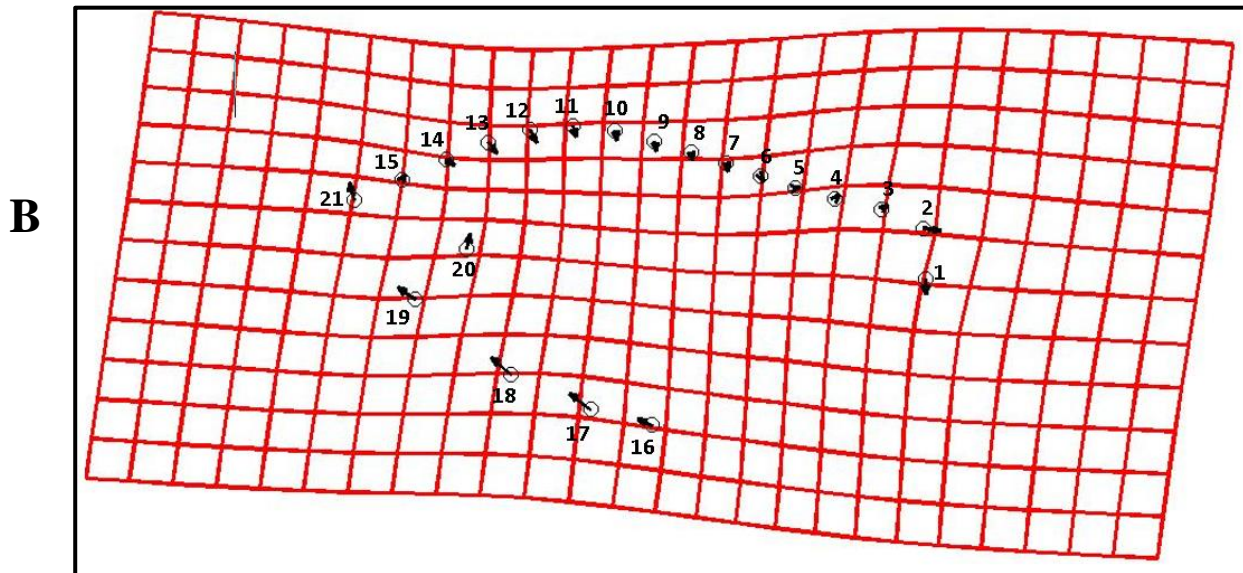
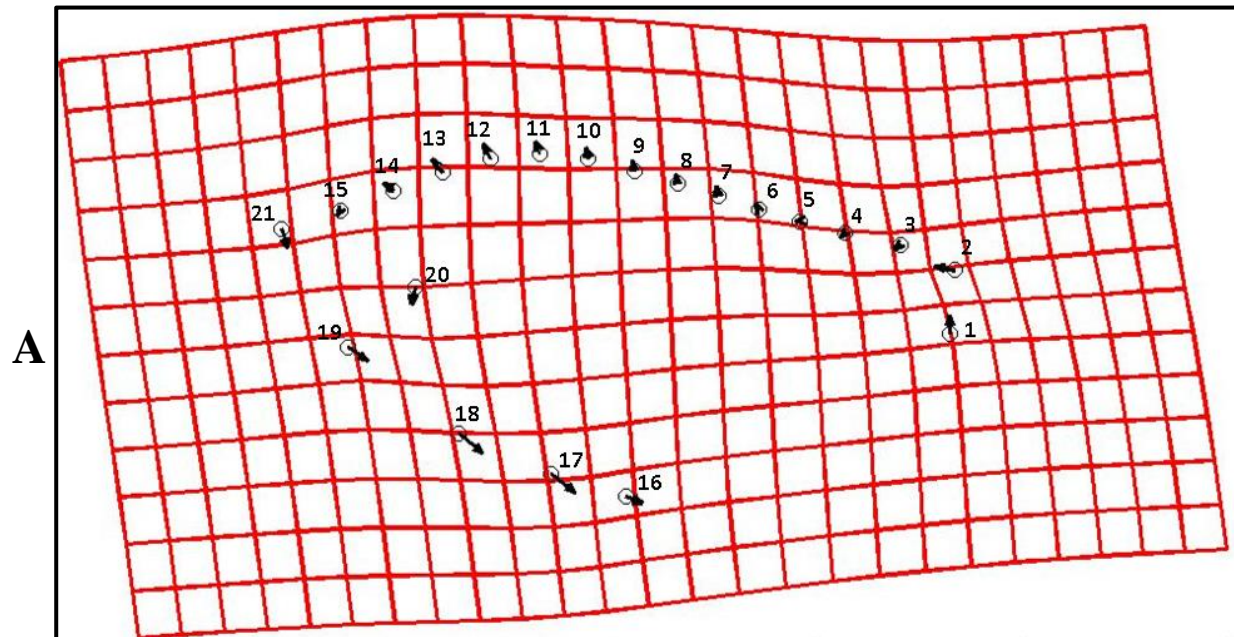


**Figura 21.** Gradillas de deformación de la prueba F de Goodall con 3 grados de exageración de la vista ventral. **A.** Comparación entre *H. ixtlani* contra *H. lepturus*. **B.** Comparación entre *H. lepturus* contra *H. ixtlani*.

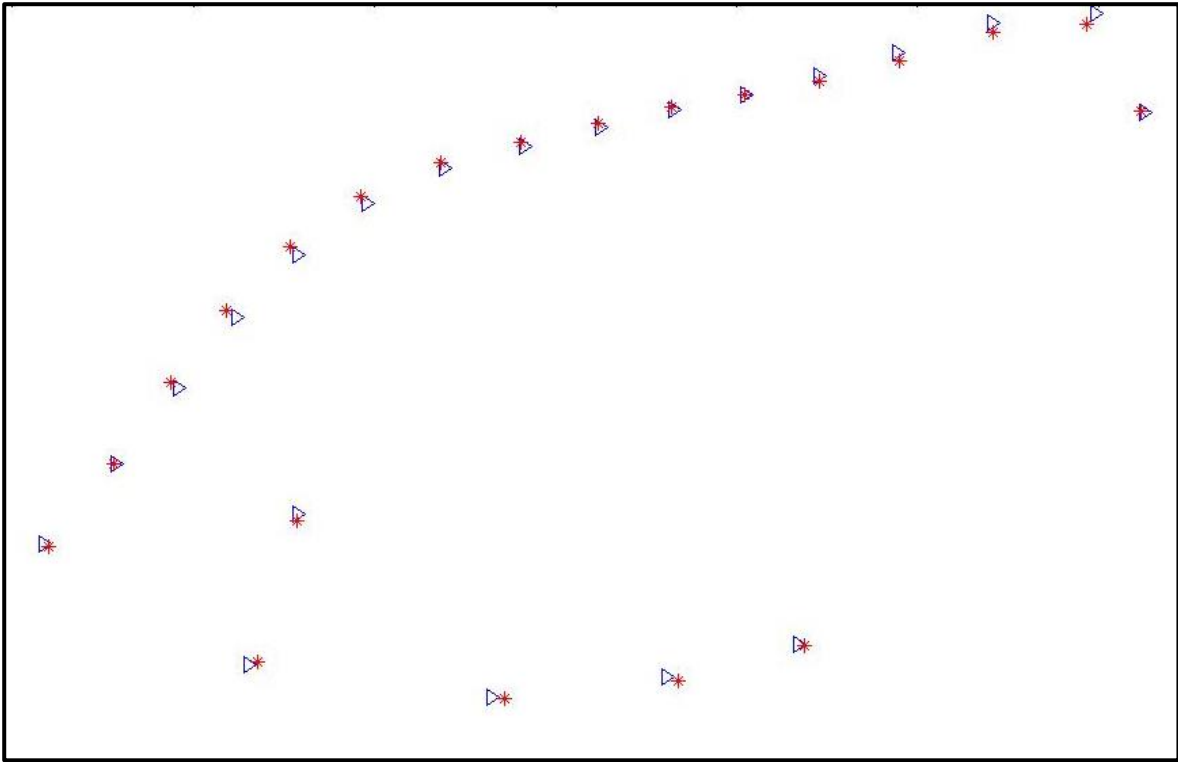


**Figura 22.** Comparación pareada de la vista ventral entre *H. lepturus* (estrella roja) y *H. ixtlani* (triángulo azul).

Para la vista ventral del arco cigomático y los molares, la región anterior de la curva que define el arco cigomático de la vista ventral se desplaza hacia el exterior en *H. ixtlani* y hacia el interior en *H. lepturus*. La posición de los molares se muestra más hacia adelante en *H. ixtlani* a diferencia de *H. lepturus* (Figura 23 y 24).



**Figura 23.** Gradillas de deformación de la prueba F de Goodall con 3 grados de exageración de la vista ventral del arco cigomático y los molares. **A.** Comparación entre *H. ixtlani* contra *H. lepturus*. **B.** Comparación entre *H. lepturus* contra *H. ixtlani*.



**Figura 24.** Comparación pareada de la vista ventral del arco cigomático y los molares entre *H. lepturus* (estrella roja) y *H. ixtlani* (triángulo azul).

## 7. Discusión

### Alometría

Este estudio se centra en aportar nueva información que permita apoyar o no la validez de *H. lepturus* y *H. ixtlani* como especies distintas, empleando atributos morfológicos analizados bajo una perspectiva de la MG. Aunque al trabajar con MG se requiere analizar un tamaño de muestra adecuado (Cardini y Elton, 2007; Cardini et al., 2015), es importante señalar que, por cuestiones del confinamiento por la pandemia de SARS-Cov-2, el material revisado se limitó al depositado en la CMC y que, ciertamente, representa un tamaño de muestra reducido. Por lo tanto, es importante considerar esta situación en la interpretación de los resultados.

Inicialmente, se evaluó una posible asociación entre la forma del cráneo con el tamaño de los ejemplares utilizados (alometría). Los resultados obtenidos permitieron en primera instancia, valorar el porcentaje de la variación en la forma en función del tamaño, el cual, en la mayoría de las vistas analizadas para las dos especies, no fue significativo. La excepción fue la vista lateral de *H. lepturus* que obtuvo un porcentaje de más del 20%, que resulta significativo.

En trabajos previos en donde se evaluó la alometría en otros grupos de roedores, se ha reportado que este parámetro es estadísticamente significativo para la vista lateral y el porcentaje de variación explicada por el tamaño es del 38.88 % para el grupo de la familia Sciuridae (Lu et al., 2014b). Asimismo, también se encontró un fuerte efecto alométrico para la vista lateral con un porcentaje del 40% de variación explicada en el grupo Sigmodontinae (Camargo et al., 2019).

Por otro lado, evaluaciones del efecto alométrico en la vista lateral (y otras vistas analizadas) en diferentes grupos de roedores fue nulo (García et al., 2020; Martínez-Borrego et al., 2022). Cabe destacar que, en los trabajos de Lu et al., (2014b) y Camargo et al., (2019) se utilizaron más de 200 ejemplares para los análisis alométricos, mientras que en los de García et al., (2020) y Martínez-Borrego et al., (2022) se utilizaron menos de 65 ejemplares. No obstante, al ser una sola vista la



que presentó un valor significativo se decidió proceder de la misma manera que en el resto de las vistas para los análisis posteriores. Llama la atención el hecho de que solo en un caso se obtuvo un valor que indica una relación alométrica. Sin embargo, como se menciona arriba, el tamaño de muestra fue muy reducido, lo que podría explicar este resultado. Sin duda, sería importante que en un futuro se pueda validar si este patrón de alometría en la vista lateral de *H. lepturus* es real o es resultado del reducido tamaño de muestra.

### Dimorfismo sexual

Con respecto a la evaluación del dimorfismo sexual, en la mayoría de las configuraciones para las dos especies no se obtuvieron valores significativos, lo que indica que la forma media tanto de machos como hembras es muy similar. No obstante, la vista lateral en *H. lepturus* y en la vista ventral del arco cigomático y molares en *H. ixtlani* si se obtuvieron valores significativos, lo que implicaría analizar por separado hembras y machos. Sin embargo, al igual que en el caso de la evaluación de la alometría, al ser en una sola vista en cada especie y considerando el tamaño de muestra reducido, se tomó la decisión de realizar los análisis posteriores sin separar a hembras y machos.

El hecho de que en la mayoría de las configuraciones no se haya demostrado dimorfismo sexual, coincide con lo reportado para muchas especies de pequeños mamíferos que muestran una ausencia de dimorfismo sexual o reducción de éste (Corti et al., 2001; Mullin et al., 2004; Lu et al., 2014a; García et al., 2020; Alahajeri, 2021; Martínez-Borrego et al., 2022).

### Análisis de variación

Con relación al análisis de la variación de la forma entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*, los resultados del ACP permitieron visualizar qué estructuras del cráneo tienen mayor variación de forma en las vistas del cráneo, analizadas en este trabajo. Asimismo, al graficar los componentes principales, se puede apreciar que existe una separación de los ejemplares de cada taxón, particularmente para la vista dorsal y

la vista lateral del cráneo, aunque también es cierto que se observa un solapamiento menor de algunos puntos.

A pesar de que se ha reportado que las estructuras de la vista ventral del cráneo son más útiles para diferenciar especies en comparación con las estructuras de las vistas dorsal y lateral (Martínez-Borrego et al., 2022) y que ésta suele ser más informativa, ya que cuenta con mayor número de puntos de referencia anatómicos (Cardini y O'higgins, 2004; Gutiérrez-Blando, 2015), en este trabajo se pudo observar un mayor solapamiento en las estructuras de la vista ventral, lo que sugiere que las estructuras en esta vista son más conservadas a diferencia de las estructuras de la vista dorsal y lateral entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Estos resultados son similares con lo reportado en Lu et al. (2014b) donde se obtuvo que el grado de variación en la vista ventral fue menor en comparación de las demás vistas argumentando que la base del cráneo en diferentes mamíferos es una estructura conservativa ya que esta alcanza su tamaño y forma de un adulto en una etapa temprana durante la ontogenia y además soporta pasajes de nervios y vasos vitales.

Estos análisis, preliminarmente sugieren que *H. lepturus* y *H. ixtlani*, son morfológicamente diferentes en la forma del cráneo. Asimismo, en el caso de la prueba de F de Goodall, todas las comparaciones en las diferentes vistas indican que existen diferencias significativas entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Lo que refuerza el hecho de que estos dos grupos taxonómicos son diferentes en la forma general del cráneo. Desafortunadamente, no existe información sobre la historia natural de estos dos grupos que nos permita interpretar el porqué de las diferencias encontradas entre ellos.

Las gradillas de deformación del ACP y de la prueba de F de Goodall son consistentes en señalar que la mayor variación de la forma del cráneo entre *H. lepturus* y *H. ixtlani* en el caso de la vista lateral, se encuentra en la curva que define la caja craneal, que es más plana en *H. ixtlani* y más arqueada en *H. lepturus*. De acuerdo con Ceballos (2014), tanto *H. ixtlani* y *H. lepturus* tienen hábitos semi-



arborícolas. Aunque no se ha estudiado que atributos morfológicos pudieran ser característicos de este tipo de habitat en ratones, Lu et al., (2014b) sugieren que la caja craneana más redondeada es un carácter conservador en los grupos arbóreos de la familia de roedores Scuridae.

Por otro lado, Dumont et al., (2016) señala que se pueden diferenciar a los miembros del grupo de Musteloidea por su tipo de locomoción de acuerdo con la forma del cráneo. Esto coincide con lo mencionado anteriormente, en el sentido que los individuos arbóreos presentan una caja craneal más redondeada y corta a comparación de los individuos semi-arborícolas. Asimismo, estudios adicionales sugieren que un cráneo más redondeado alberga un cerebro de mayor tamaño, algo que es distintivo de especies arbóreas (Lemen, 1980; Camargo et al., 2019).

En este sentido, el hecho de que el cráneo de *H. lepturus* sea más abovedado (redondeado) y corto podría sugerir que esta especie está más asociada al dosel y por lo tanto a tener hábitos más arborícolas en comparación con *H. ixtlani*. Por otro lado, el resto de las estructuras craneales que mostraron variación de la forma para diferenciar a *H. lepturus* de *H. ixtlani*, coinciden a las descritas en estudios con diferentes grupos de roedores, donde también se identificaron diferencias en el ancho del foramen magnum (Mullin et al., 2004; Sarmiento-Pérez, 2020; Martínez-Borrego et al., 2022), el largo de los nasales (Lu et al., 2014; Camargo et al., 2019; García et al., 2020; Martínez-Borrego et al., 2022), en la vista ventral del arco cigomático (Mullin et al., 2004; Lu et al., 2014b; García et al., 2020; Sarmiento-Pérez, 2020) y molares (Lu et al., 2014b; Sarmiento-Pérez, 2020).

En términos generales los resultados obtenidos en este trabajo coinciden con los resultados de morfometría tradicional del trabajo de Carleton et al., (2002), donde se señala que el cráneo es más largo y los molares más grandes en *H. ixtlani* en comparación con *H. lepturus*. Así como también un perfil craneal más abovedado en *H. lepturus*.

Es posible que el tipo de dieta de *H. ixtlani* y *H. lepturus* puede tener efecto en las diferencias de la forma del cráneo. Particularmente, estructuras como el arco cigomático, el largo de los nasales y los molares que participan en la obtención de alimento, así como en la masticación (Dumont et al., 2016). Sin embargo, no se conocen aspectos sobre la alimentación de este grupo de ratones.

Asimismo, la información sobre la historia natural de estos grupos es prácticamente nula, ya que solo se conoce por medio de observaciones que los miembros de *H. lepturus* son omnívoros (comen frutas, semillas e insectos) y aparentemente utilizan las bromelias como refugio, mientras que de *H. ixtlani* su biología aún no es bien conocida (Ceballos, 2014). En consecuencia, no es posible determinar si el grado de diferenciación en la forma craneal entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*, puede ser explicada por adaptaciones ecológicas o alternativamente es el resultado de restricciones evolutivas. La única información que se conoce es que sus hábitats son muy similares ya que, ambos grupos ocurren en bosques mesófilos de montaña con suelos herbáceos llenos de musgos y líquenes, abundantes bromelias y otras epífitas (Carleton et al., 2002; Ceballos, 2014). En este sentido, sería deseable realizar un estudio detallado sobre los diferentes aspectos de la biología de ambas especies para tener un panorama más completo de cómo influyen aspectos como el tipo de dieta, uso del dosel, nicho ecológico, etc., en la forma de las distintas estructuras del cráneo que diferencian a *H. lepturus* y *H. ixtlani*.

Finalmente, como se indicó, aunque estas dos especies se distribuyen en áreas geográficas relativamente cercanas y en ambientes aparentemente similares, existe un elemento geológico que parece contribuir de forma eficiente en el aislamiento geográfico de estos grupos. Este elemento es el Río Cajonos, que llega a ubicarse por debajo de los 600 metros de altitud y es la principal barrera geográfica que mantiene separadas a las dos especies, impidiendo el flujo genético entre ellas. Por lo tanto, se puede sugerir que estos grupos se han diferenciado debido a un proceso de especiación alopátrica.

## 8. Conclusiones

Considerando que la morfometría tradicional no genera información sobre la estructura geométrica de la forma (Zelditch et al., 2004) y que los valores de divergencia genética solo deben usarse como fuente adicional de datos para evaluar rangos taxonómicos (Bradley y Baker, 2001), este trabajo permitió identificar desde una perspectiva de la MG, cuáles estructuras están involucradas en la diferenciación de la forma del cráneo y en qué dirección se dan estos cambios, por lo que se concluye que:

- *H. ixtlani* no presenta valores significativos alométricos y los porcentajes son bajos en cada vista. Por otro lado, *H. lepturus* muestra significancia en todas las vistas y un porcentaje alto solo en la vista lateral.
- Solo existe dimorfismo sexual significativo en la vista lateral en *H. lepturus* y en la vista ventral del arco cigomático de *H. ixtlani*.
- La mayor variación en la forma del cráneo entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*, se encuentra en el largo de los nasales, en el caso de la vista dorsal. Para la vista lateral, la curva que define la caja craneal es más plana en *H. ixtlani* y más arqueada en *H. lepturus*. Con respecto a la vista ventral, el *foramen magnum* de *H. ixtlani* es más estrecho que el de *H. lepturus*. En el caso de la vista ventral del arco cigomático y molares, primero es más ancho en la parte anterior en *H. lepturus* y los molares se encuentran más hacia la región anterior en *H. ixtlani*.
- *Habromys lepturus* y *H. ixtlani* son dos especies claramente diferenciadas por la forma del cráneo, lo que respalda la propuesta de reconocer a estos dos grupos como dos especies distintas (Carleton et al., 2002 y Rogers et al. 2007).

## 9. Perspectivas

A pesar de que los resultados de este trabajo son valiosos para identificar qué estructuras craneales permiten diferenciar a *H. lepturus* y a *H. ixtlani*, sería deseable hacer un análisis con un mayor tamaño de muestra. Esto permitirá tener información más clara sobre aspectos de dimorfismo sexual y alometría en estas dos especies de *Habromys*.

Por otro lado, también sería importante hacer un análisis para estimar diferencias de tamaño entre *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Finalmente, es necesario realizar estudios sobre la historia natural de ambas especies que permitan tener un panorama más completo sobre qué factores podrían estar influyendo en la diferenciación de la forma craneal de estos dos grupos.

## Referencias

- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2013). A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24(1), 1-8.
- Alhajeri, B. H. (2021). Cranial variation in allactagine jerboas (Allactaginae, Dipodidae, Rodentia): a geometric morphometric study. *Zoological research*, 42(2), 182-194.
- Álvarez-Castañeda, S. T., Lacher, T., Castro-Arellano, I. y Vázquez, E. (2018a). *Habromys lepturus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T9609A22376889*.
- Álvarez-Castañeda, S. T., Vázquez, E., Castro-Arellano, I. y Lacher, T. (2018b). *Habromys ixtlani*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T136582A22376638*.
- Benítez, H. A., y Püschel, T. A. (2014). Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32(3), 998–1008.
- Bradley, R. D. y Baker R. J. (2001). A test of the genetic species concept: cytochrome-*b* sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 960-973.
- Briones-Salas, M., Cortes-Marcial, M., y Lavariega, M. C. (2015). Diversity and geographical distribution of the terrestrial mammals of the state of Oaxaca, Mexico TT - Diversidad y distribución geográfica de los mamíferos terrestres del estado de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 685–710.
- Camargo, N. F., Machado, L. F., Mendonça, A. F., y Vieira, E. M. (2019). Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. *Journal of Zoology*, 308(2), 128–138.
- Cardini, A. y Elton, S. (2007). Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*, 126, 121-134.
- Cardini, A. y O'higgins, P. (2004). Patterns of morphological evolution in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of

- marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 385-407.
- Cardini, A., Seetah, K. y Barker, G. (2015). How many specimens do I need? Sampling error in geometric morphometrics: testing the sensitivity of means and variances in simple randomized selection experiments. *Zoomorphology*, 134, 149-163.
- Carleton, M. D. (1980). Phylogenetic Relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muroidea) and a Reappraisal of the Dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 157, 123-125.
- Carleton, M. D., Sanchez, O., y Vidales, G. U. (2002). A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from México, 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.
- Ceballos, G. (2014). *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R. (2018). The misunderstood sixth mass extinction. *Science* 360 (6393) 1080 – 1081.
- Contreras-Ramos, A. y Goyenechea, I. (2007). La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad. En Contreras-Ramos, A., Cuevas Cardona, C., Goyenechea I. y Iturbe, U. (Eds.), *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad* (1ra ed. pp. 11- 21). México DF: Universidad Autónoma del estado de Hidalgo.
- Contreras-Ramos, A. (2014). La sistemática: ruta histórica para conocer la biodiversidad. *Revista Digital Universitaria*, 15 (4), 2 – 11.
- Corti, M., Aguilera, M. y Capanna, E. (2001). Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South America spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *The Zoological Society of London*,. 253, 537-547.
- Crisci, J. V. (2001). La biodiversidad como recurso vital de la Humanidad. *Anales de La Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria*, LV(Enero), 256–268.
- Crisci, J. V. (2006). Espejos de nuestra época: Biodiversidad, sistemática y

- educacion. *Gayana - Botanica*, 63(1), 106–114.
- Daly, M., Herendeen, P. S., Guralnick, R. P., Westneat, M. W., y McDade, L. (2012). Systematics agenda 2020: The mission evolves. *Systematic Biology*, 61(4), 549–552.
- De Luna, E. (2020). Integrando análisis morfométricos y filogenéticos: de la sistemática fenética a la morfometría filogenética. *Acta Botánica Mexicana*. 127e1640.
- Don E. Wilson y DeeAnn M. Reeder. (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp.
- Dumont, M., Wall, C. E., Botton-Divet, L., Goswami, A., Peigné, S., y Fabre, A. C. (2016). Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(4), 858–878.
- Eliosa-León, H., y Navarro-Carbajal, M. del C. (2005). La sistemática en México. *Elementos*, 57, 13–19.
- Flores, M. A., Rodríguez, O. C. E., Solares, R. V. E., González, R. T. y García, C. M. A. (2011). *Serie ¿Y el medio ambiente? Biodiversidad Conocer para conservar*. (1ra ed.). Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- García, F. J. y Sánchez-González, E. (2013). Morfometría geométrica craneal en tres especies de roedores arborícolas neotropicales (Rodentia: Cricetidae: *Rhipidomys*) en Venezuela. *Therya*, 4(1), 157–178.
- García, F. J., Sánchez-González, E., y Machado, M. (2020). Morphological variation in the skull of *nephelomys meridensis* (Rodentia, cricetidae): Evidence for cryptic species in andean populations from northern south America. *Therya*, 11(2), 193–202.
- Goodwin, G. G. (1964). A New Species and a New Subspecies of *Peromyscus* from Oaxaca, Mexico. *American Museum Novitates*, 2183, 1-8.
- Gutiérrez-Blando, C. (2015). Análisis Morfogeométrico Craneal de la Variación Geográfica en *Ototylomys phyllotis* (Rodentia, Muridae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Hopper, E. T. y Musser, G. G. (1964). Notes on Classification of the Rodent Genus *Peromyscus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, 635, 1-13.
- Jaramillo-Ocampo, N. (2014). Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. En: Triana Chávez, O., A. M. Mejía Jaramillo y A. M. Gómez Palacio (Eds.). *Fronteras de investigación en enfermedades infecciosas. Modelo de enfermedad de Chagas*. Universidad de Antioquia. Antioquia, Colombia. pp. 69 – 87.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (2006). Sistemática biológica: generalidades y conceptos básicos. En A. Lanteri y M. Cigliano (Eds.). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*. Argentina Buenos Aires (3ra ed., pp. 5 – 19). Universidad de La Plata.
- Lemen, C. (1980). Relationship between Relative Brain Size and Climbing Ability in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*. 61(2), 360-364.
- León-Paniagua, L., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E., y Morales, J. C. (2007). Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(3), 653–664.
- León-Tapia, M. A., Rico, Y., Fernández, J. A. y Espinosa, D. A. (2022). Molecular, morphometric, and spatial data analyses provide new insights into the evolutionary history of the *Peromyscus boylii* species complex (Rodentia: Cricetidae) in the mountains of Mexico. *Systematics and Biodiversity*, 20(1), 1-19.
- López, A. N. I. (2019). Análisis de la variación morfométrica en *Handleyomys chapmani* (Thomas, 1898) y *H. guerrerensis* (Goldman, 1915; Rodentia: Cricetidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Lu, D., Zhou, C. Q., y Liao, W. B. (2014a). Sexual size dimorphism lacking in small mammals. *North-Western Journal of Zoology*, 10(1), 53-59.



- Lu, X., Ge, D., Xia, L., Huang, C., & Yang, Q. (2014b). Geometric morphometric study of the skull shape diversification in Sciuridae (Mammalia, Rodentia). *Integrative Zoology*, 9(3), 231–245.
- Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R. y De Freitas, T. R. O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *J Evol Biol* 29(11), 2191-2204.
- Martínez-Borrego, D., Arellano, E., Cruz, D. D., González-Cózatl, F. X., Nava-García, E. y Rogers, D. S. (2022). Morphological and ecological data confirm *Reithrodontomys cherril* as a distinct species from *Reithrodontomys mexicanus*. *Therya*, 13(1), 115-128.
- Merriam, C. H. (1898). Descriptions of twenty new species and a new subgenus of *Peromyscus* from Mexico and Guatemala. *Proceedings of the BIOLOGICAL SOCIETY OF WASHINGTON* (pp.115-125). Washington D. C.: Judd & Detweller, Printers.
- Mitteroecker, P., y Gunz, P. (2009). Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36, 235–247.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson A. G. B., y Worm B. (2011). How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol*, 9(8), 1 – 8.
- Moreno, C. E. (2019). Prefacio: Estudiar la biodiversidad en un mundo cambiante. En C. E. Moreno (Ed.) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (1ra ed., pp. 11 – 18). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex Ciudad de México.
- Mullin, S. K., Pillay, N. y Taylor, P. J. (2004). Cranial variation and geographic patterns within the *Dasymys rufulus* complex (Rodentia: Muridae). *Journal of Mammalogy*, 85(5), 911-923.
- Musser, G.G. (1969). Notes on *Peromyscus* (Muridae) of Mexico and Central America. *American Museum Novitates*, 2357, 1-23.
- Núñez, I., González-Gaudiano, E., y Barahona, A. (2003). La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia*, 28(7), 387 – 393.
- Osgood, W. H. (1909). North American Fauna, Revision of the Mice of the American Genus *Peromyscus*. *U. S. Department of Agriculture Bureau of Biological*

- Survey*, 28, 190-192.
- Rogers, D. S., Funk, C. C., Miller, J. R., y Engstrom, M. D. (2007). Molecular phylogenetic relationships among crested-tailed mice (Genus *Habromys*). *Journal of Mammalian Evolution*, 14(1), 37–55.
- Rohlf, F. J. (2015). The tps series of software. *Hystrix*, 26(1), 1-4.
- Romo-Vázquez, E., León-Paniagua, L. y Sánchez, O. (2005). A new species of *Habromys* (Rodentia: Neotominae) from Mexico. *Proc Biol Soc Wash*, 118, 606-618.
- Sánchez-Cordero, V., Botello, F., Flores-Martínez, J.J., Gómez-Rodríguez, R.A., Guevara, L., Gutiérrez-Granados, G. y Rodríguez-Moreno, A. (2014). Biodiversidad de Chordata (Mammalia) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 496-504.
- Sarmiento-Pérez, J. C., Lorenzo, C., González-Díaz, A. A. y Hernández-Betancour, S. F. (2020). Variación morfológica craneal en un roedor tropical (Rodentia: Heteromyidae): implicaciones taxonómicas. *Mastozoología Neotropical*, 27(2), 349-363.
- Sheets, H. D. (2014). Integrated Morphometrics Package (IMP) 8, 2014.
- Systematics Agenda 2000. (1994). Systematics Agenda 2000. Charting the biosphere. Technical Report. New York Society of Systematic Biologists, American Society of Plant Taxonomists. Willi Hennig Society. Association of Systematics Collections.
- Vallejo, R. M., González-Cózatl, F. X. (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. M., Guerrero, J. A. y González-Cózatl, F. X. (2017). Patterns of Differentiation and Disparity in Cranial Morphology in Rodent Species of the genus *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae). *Zoological Studies*, 56, 14.
- Van Der Molen, S., Martínez, A. N. y González-José, R. (2007). Introducción a la morfometría geométrica: curso teórico práctico. *Universitat de Barcelona*. Barcelona España.

Vásquez, M. y Liria, J. Morfometría geométrica alar para la identificación de *Chrysomya albiceps* y *C. megacephala* (Diptera: Calliphoridae) de Venezuela.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L. y Sheets, H. D. (2012). Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press.

**Apéndice 1.** Lista de ejemplares utilizados en donde se indica la especie, número de catálogo, sexo, localidad de colecta y altitud.

<b>ESPECIE</b>	<b>NÚMERO DE COLECCIÓN</b>	<b>SEXO</b>	<b>ESTADO</b>	<b>LOCALIDAD</b>	<b>ALTITUD</b>
<i>H. ixtlani</i>	CMC 27	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 28	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 29	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 30	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 32	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 33	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 34	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 35	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 36	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 37	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 38	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 39	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 42	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 43	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 44	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 45	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 46	Hembra	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 47	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 48	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. ixtlani</i>	CMC 49	Macho	Oaxaca	28 Km SW (by road) La Esperanza	2950 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 51	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 52	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 53	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 54	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 55	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 56	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 58	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 59	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 61	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 62	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 63	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 64	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 65	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 66	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 67	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 69	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300m

<i>H. leptutus</i>	CMC 70	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 71	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 73	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 74	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 77	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 79	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2300 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 81	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 83	Hembra	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 84	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 85	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 87	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m
<i>H. leptutus</i>	CMC 88	Macho	Oaxaca	Alrededores de Sta. Ma. Yacochi	2400 m



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 2 de octubre de 2023

**DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE**  
**DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES**  
**P R E S E N T E.**

Por este conducto, los catedráticos suscritos comunicamos a Usted, que hemos revisado el documento que presenta la Pasante de Biólogo: **KAREN FLORES SOLÍS**, con el título del trabajo: **Análisis morfogeométrico craneal de *Habromys lepturus* (Merriam, 1898) y *H. ixtlani* (Goodwin, 1964), dos especies con bajos niveles de diferenciación genética.**

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.

**A T E N T A M E N T E**  
*Por una humanidad culta*

**JURADO REVISOR**

**FIRMA**

PRESIDENTE: DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS

\_\_\_\_\_

SECRETARIO: DRA. ELIZABETH NAVA GARCÍA

\_\_\_\_\_

VOCAL: DR. FRANCISCO XAVIER GONZÁLEZ CÓZATL

\_\_\_\_\_

SUPLENTE: DRA. DAILY MARTÍNEZ BORREGO

\_\_\_\_\_

SUPLENTE: M. EN C. CIRENE GUTIÉRREZ BLANDO

\_\_\_\_\_



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:2023-10-05 16:02:40 | Firmante**

Du5FsXlmgSBI+D5elo1BTCCmXpb+XuGrElunZCKLB1fTH0aYDTPdmkatug5Tc8vzzk5CsOZNoSeycvUBBeHQ+knIhe6Q2k5HXsV9VeWzmA/RgSkVbf7pINH27ArVjKx409zv2AO87oMKT0+wBjQWCSqa3f48aj077vqy3uTpsHMyVQXc7vnnFnsJYwM9FApBXwk5vVjcByx4lZzI5YhyNw/69bhedG/otW2XQRor/Pgv+5MUdrqau5ZNBpkw8PAI2vTNBelbgM+cpOfTe6aDuus+8WGPYRFRzqb0LaBzosYo+IET2zhIL3QdWf58T+MeabUfO26FrhNWG7GJIUQ==

**ELIZABETH NAVA GARCIA | Fecha:2023-10-05 16:46:23 | Firmante**

s6LkgsEyNS6htmTqvAbAGkmarKxf87+lx9FoPIO7DnVUpN7ltU7TdR2x5191Kw05GnUQMUAq+2V6PU7S9ew+zHCUP7ZTtNFQS29Ux7qFh5bSKXU+bsX00qDuQdb/nRVwoifxdX7QxExukBgYDzuzxqJlnXRvqUpEjxT6eJGxMhfaYdX3+y83MKyDuv6qmD63E/6VWVr0gCZ1w1v9ZM3ZB1USOGAxKxsXNOE3263/2IOG51Y/H3rW7/sR5oQ7k8X/aAi9ryo50/UoJd89iq2/LWh2pK2QK/ZIRPjy2HIPRUZEo+4xHCMfEm5dNg6wKtxLNYGh6gMM9ITZpe9REfw==

**FRANCISCO XAVIER GONZALEZ COZATL | Fecha:2023-10-06 15:33:11 | Firmante**

jelCgDjgK6u5SxktjGjQyHDz8N4q75AGAU70ShV1w++8Dmxdk+VytKd/KFzldMI2MtNgJkKU/NObsHjZecFTHv03F0Ub1ZPB1FDUuW+DLAFj4ZE8hkTDD92KNSZbh1y8Bw6V0bqI+5MPX+9FD3Wl+QKMGVNzev/a/4v/s0eGR6ITC9/P5Kbqi+XIHRAZTley+f1gPujBz3I+PbaQ8OSHG3ZHFkIojqey31YGsey6ReNE1StriXIL3x9ysmOhsCnUXsa3eolPdMiu83rC0wAfoarJ9oDM7j8Tf3nqIUCsYnyYSxBKGN6BdmN8n21f7OING1xYPFVquk+2gScTg==

**DAILY MARTÍNEZ BORREGO | Fecha:2023-10-11 18:10:25 | Firmante**

PMoey06ApVVTJauetz5jhm4muGL4PpXjWTHty98zN+dkq6QVNHMo27srjLglQVg6OAG69NC9AOWxamsILKYyMK/EDp6diLVhd7E8dFrsDkc/mf2/AiG2s/Ctc9r5KayFON5S+CN AEICVh1TW3BhxweHAFTAp46atu1oAEqvOU/cHezRH8RempxXbu1jA1lQqby24bukhd3qjrlbkk3FAc0thYzm8LlbN3HAtchJ38MkkpwS/x4z5R8eTt8L3Tx+L3tKBrrCHOJblwhMHBFOljeZ+27iHZo5fIhKsv6rJ3Ni8tSfyzqsG4Jn0YTYTC5nt2U1rWuydC9r1Tlwg==

**CIRENE GUTIÉRREZ BLANDO | Fecha:2023-10-15 19:08:00 | Firmante**

ATNSQvcUI4ahVgTLzhuGQCnVRPHqj9rRhbRiLIACeu21nDR5cAAP35TYBDsBg00YV+WDYXN5Ni8Sh4FMtRBAQztGEp9JtQ7+uHB4dY3ad9w59DiYnmgyTCcw9R7xbE+VcY5ijg9Jfz2z538cWl6SQyQF0JF3JlmsxgNmhW5zQDH7g1y7LMeGSNzohUBLkzJ7Uf/IOXC6T4hNtqYm7DWuPwfcxR+j/OQRLbIK8/1KVGd3FTzfPS3M7qdScQiPD7HooTikVfC73erfD/yA8rBWBQqZTlv+nl0fior7EOT3jPFLJ3wQLZpeWUBeBMr6AtqQIHBAjzTWdg7PsNtkCcQ==

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



**c9nDNQqhS**

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/7BGwc1jbPrIkhS6N/EXTjhWIS6sH9bbh>

