



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Relaciones filogenéticas entre musarañas del
grupo de especies *Cryptotis mexicana*
(Mammalia: Soricomorpha)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

PRESENTA

LÁZARO GUEVARA LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO A. CERVANTES REZA

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

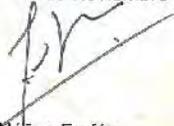
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **GUEVARA LOPEZ LAZARO** con número de cuenta **507019459** con la tesis titulada "**Relaciones filogenéticas entre musarañas del grupo de especies *Cryptotis mexicana* (Mammalia: Soricomorpha)**", realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA:**

Presidente: DR. ADRIAN NIETO MONTES DE OCA
Vocal: DRA. LIVIA SOCORRO LEON PANIAGUA
Secretario: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Suplente: DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES
Suplente: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de Noviembre de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Posgrado en Ciencias Biológicas de nuestra Universidad Nacional Autónoma de México.

UNAM. La máxima casa de estudios, la de más prestigio, la de mayor reconocimiento en Iberoamérica. El espacio más importante de nuestro país.

CONACyT por otorgar la beca para los estudios de posgrado, la beca mixta para una estancia de investigación en Suramérica y la beca de fomento a la graduación. Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo PAEP para la estancia de investigación en 2008.

Miembros del Comité tutorial y Jurado: Dra. Helga Ochoterena Booth, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, Dra. Livia León Paniagua, Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y Dr. Fernando A. Cervantes por sus contribuciones valiosas al escrito y en mi formación académica.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Fernando A. Cervantes por ser el maestro durante más de seis años; por esa confianza, esos consejos, esas discusiones y esa libertad.

Helga Ochoterena Booth, una persona increíble, admirable y muy querida. ¡GRACIAS!

Rocío González por ser parte de cada uno de nuestros proyectos.

Lilia Jiménez por la amabilidad y el buen humor al tratar con un alumno muy descuidado.

Moisés Martínez por no dejarme echar a perder todas las reacciones en el laboratorio, sólo las necesarias. Pero, sobre todo, gracias por ser uno de mis amigos.

Laura Márquez por compartir los conocimientos de biología molecular y la gran ayuda en la secuenciación en el Laboratorio de Biología Molecular de nuestro posgrado.

Curadores y personal de las Colecciones Biológicas Nacionales: Fernando A. Cervantes, Julieta Vargas y Yolanda Hortelano (CNMA, D.F.); Livia León Paniagua y Zamira A. Ávila (MZFC, D.F.); Silvia H. Betancourt y Juan Chablé (UADY, Mérida); Consuelo Lorenzo y Jorge Bolaños (ECOSUR, San Cristóbal de las Casas). Por permitirme revisar los ejemplares de musarañas, por participar en el trabajo de campo, por darme acceso a las muestras para la extracción de DNA, por sugerirme excelentes ideas para este trabajo.

Curadores y personal de las Colecciones Biológicas durante la estancia en Colombia y Ecuador, porque son parte de este proyecto, en particular a: Sergio Solari, David Marín, Jineth Berrío y JP Hurtado (CTUA, Medellín); Yaneth Muñoz Saba y Ébersol Estupiñan (ICN, Bogotá); Javier A. Maldonado (IAvH, Villa de Leyva); Jairo P-Torres (MUJ, Bogotá); Pilar R-Pava (MHNUC, Popayán); Arturo Rodríguez (MLS, Bogotá); Oscar Murillo (UV, Cali); Santiago Burneo, Carlos Boada y Alejandra Camacho (QCAZ, Quito); Pablo A. Moreno (MECN, Quito) y Diego Tirira (Quito).

Héctor Ramírez del INC (Bogotá), gracias por tus lecciones, eres un monstruo muchacho.

Personal de la Comisión Natural de Áreas Naturales Protegidas, en especial a: Juan Carlos Castro Hernández (Reserva de la Biosfera El Triunfo) y Raymundo Omar Maldonado (Parque Nacional Izta-Popo-Zoquiapan).

Luis Reyes, porque has sido la persona más valiosa durante mis estudios de posgrado. Por soportar todos y cada uno de mis pinches malos ratos. Como siempre lo he pensado: eres fuera de serie. Gracias chavito.

Julieta Vargas por su apoyo, lecciones, sonrisas, salidas al campo tan agradables y una amistad adorable.

Yolanda Hortelano por su linda amistad, paciencia y mucha confianza durante tanto tiempo.

Carmen Loyola por sus consejos tan oportunos, por los buenos momentos y por hacer algunas fotografías de musarañas.

Los que ya trascendieron: Brenda Díaz, la amiga. Helxine Fuentes, Aida Trejo, Cecilia Arana y José A. Campillo, por el cariño. Mis chicas: Karina Ramos y Mariela López. A mi hermanito: Cecilia Salinas. Fernando Alzate, por tu apoyo en Medellín, gracias Mr. Delicadito. Bere García porque eres una amiga -y no sólo la novia de mi amigo-. Miriam Erandi, por los buenos momentos, muy agradecido. Mirza Ortega, Manuel Rosado, Tania G., Oscar Méndez, Paty Hernández, Martín Zurita, Francisco Botello y Sandra Ospina, por contribuir a hacer una estancia realmente agradable en la Universidad. Ana A. por estar conmigo en el cielo y en el infierno, siempre te recuerdo.

Personal, amigos y/o asociados a la Colección Nacional de Mamíferos: Maribel González, Joel Quijano (¡felicidades!), Jéssica Arcangeli (por tus clases, te admiro), Xóchitl Isidro, Jesús A.

Fernández, Jonathan Romero, Salvador y Nahú Ramírez-Vite, Eduardo Solano (por tu gran disponibilidad y entusiasmo), Valeria Cruz (buenos consejos, buenas regañadas), Berenice Brito, Luis Juárez, Raúl Martínez, Laura Ruíz, Paula Vargas, Susana Hernández, Fabiola Espitia y Odilón Salinas. Perdón, me faltan nombres, pero a cada uno tengo algo que agradecerle. Martha Esteva, por enseñarme a ser un poco paciente y muchas otras cosas de muchas cosas. Mis compañeros del posgrado: Tania Garrido, los "acarólogos", Jorgito, Christopher, Ileri, Andrés.

Familia Reyes Alcaraz, por tratarme con lujos, mil, mil gracias.

Por supuesto, a las personas más importantes del proyecto: a los que nos dieron techo, agua, comida, sonrisas, seguridad, reflexiones y un sinfín de lecciones durante el trabajo de campo en San Juan Lachao, Tlaxiaco, Acultzingo, Amecameca, San Andrés Tuxtla y Jaltenango.

Mi hermano Fernando, porque eres extremadamente bien chido conmigo. Por invitarme a conciertos y vacaciones, por prestarme tu computadora en el momento crítico, y sobre todo por hacerme tú compadre. A mi cuñada Caro, gracias por todo.

Mi hermana Eliane, por ser, no tan chida a veces, pero, ¡cómo te quiero! Porque, aunque no lo creas, eres el mejor ejemplo que tengo en este camino que decidimos andar.

Mamá y Papá. Por tolerar mis descuidos, enojos, metidas de pata, caras y gestos. Pero, por eso y otros detalles, ¡NADA NI NADIE LOS SUPERA! Esto es gracias a ustedes, LOS AMO.

DEDICATORIA

- Cada encuentro de dos seres en el mundo es un desgarrarse-
ITALO CALVINO. El Vizconde demediado.

Por hacernos correr, llorar, saltar, sonreír, suspirar, gatear, morder, gritar, rezar, soñar; por unirnos un poco más.

Al bebé Nano.



-Like most of the other species, it makes trails or runways under the shelter of roots and logs -.

-Como la mayoría de las especies, construye senderos o caminos bajo el refugio de las raíces y los troncos -.

Descripción original de *Cryptotis nelsoni* (Merriam 1895:27).

ÍNDICE

Resumen	A
Resumen en inglés (Abstract)	B
Introducción general	1
Capítulo I. La Familia Soricidae (Musarañas)	1
Introducción	1
Acerca del grupo hermano de las musarañas	1
La Familia Soricidae: ¿grupo natural?	2
Subfamilias de Soricidae	3
Tribu Blarinini Stirton, 1930	6
Contribución de la sistemática molecular	8
Hipótesis	9
Objetivos	9
Materiales y método	9
Taxones	9
Datos	12
Análisis filogenético	13
Parsimonia	13
Morfología	15
Resultados	16
Discusión	19
Grupo hermano y monofilia de Soricidae	19
Subfamilias de Soricidae y tribus de Soricinae	20
Tribu Blarinini	21
Valores de apoyo para los clados	22

Evolución de caracteres morfológicos	23
Caracter: Número de dientes unicuspides superiores	23
Caracter: Pigmentación de dientes	24
Caracter: Cresta del entocónido en molares inferiores	25
Conclusiones	26
Literatura citada	27
Capítulo II. Historia evolutiva del grupo de especies <i>Cryptotis mexicana</i> (Soricidae)	31
Introducción	31
Género <i>Cryptotis</i> y los grupos de especies	31
Historia natural y distribución geográfica	33
Taxonomía del grupo <i>Cryptotis mexicana</i>	33
Estado actual del conocimiento taxonómico	36
Conflicto entre hipótesis filogenéticas	38
Hipótesis	39
Objetivos	39
Materiales y método	39
Muestreo y grupos externos	39
Morfología	40
Análisis filogenético	42
Parsimonia	42
Inferencia Bayesiana	42
Partición I: Posiciones en el codón (ADN)	42
Partición II: ADN y Morfología	43
Gen completo (Cyt b)	43
Opciones del análisis	43
Resultados	44
Análisis filogenético	44

Parsimonia	44
Inferencia Bayesiana	45
Discusión	49
Métodos filogenéticos	49
Valores de apoyo para los clados	49
Homoplasia en caracteres morfológicos y moleculares	50
Implicaciones taxonómicas para el género <i>Cryptotis</i>	51
Grupos de especies del género <i>Cryptotis</i>	51
Relaciones dentro de cada grupo de especies	52
Grupo <i>Cryptotis parva</i>	52
Grupo <i>Cryptotis goldmani</i>	53
Especies de los grupos <i>Cryptotis nigrescens</i> - <i>C. thomasi</i>	54
Grupo <i>Cryptotis mexicana</i>	56
Evolución de caracteres morfológicos	59
Caracteres: Longitud y anchura relativa de las garras delanteras	59
Caracter: Posición del borde posterior de la placa cigomática con respecto a los molares superiores	61
Caracter: Foramen del borde posterior del proceso timpánico del petromastoideo	62
Caracter: Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100)	62
Caracter: Distancia entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial del húmero	63
Caracter: Extensión del proceso cigomático en vista ventral con respecto al tercer molar	64
Historia biogeografía del complejo <i>Cryptotis mexicana</i>	65
Implicaciones para la conservación de los bosques montañosos	67
Conclusiones	67
Recomendaciones	68
Literatura citada	68
Conclusiones finales	v

Apéndice I. Especie, región geográfica de la muestra y número de catálogo de los ejemplares (Voucher) procesados en el presente estudio para la obtención de la secuencia del gen mitocondrial Citocromo b	vi
Apéndice II. Especie, familia, región geográfica de la muestra, clave de acceso de GenBank y referencia de las secuencias empleadas en el presente estudio	vii
Apéndice III. Descripción, distribución y ejemplares examinados de especies de los géneros <i>Cryptotis</i> y <i>Blarina</i> (Hutterer 2005)	xiv
Apéndice IV. Lista de caracteres morfológicos	xxix

RESUMEN

Las musarañas (Familia Soricidae) están cercanamente relacionadas a los mamíferos tradicionalmente conocidos como insectívoros: topos, erizos, tenrecs, topos dorados y solenodontes. Dentro de este grupo (Insectivora), las musarañas son el grupo más diverso con más de 330 especies. A pesar del avance en el estudio de las musarañas, las controversias sobre su clasificación en varios niveles taxonómicos se han incrementado recientemente. El problema principal con estos estudios ha sido la falta de muestreo. Por lo tanto, la integración de la información disponible podría contribuir a generar hipótesis mejor fundamentadas. Para lograr comprender las relaciones evolutivas en diversos niveles taxonómicos de Soricidae, se realizó un análisis filogenético con base en el gen mitocondrial Citocromo b y 11 caracteres morfológicos por medio de Parsimonia e Inferencia Bayesiana. Los datos morfológicos y moleculares se obtuvieron de colectas científicas, revisión de 13 colecciones biológicas y de secuencias de ADN en bases de datos. Los resultados demuestran que el grupo hermano de las musarañas son los topos y la monofilia de Soricidae no es apoyada. *Blarinella* debe ser considerada parte de la tribu Blarinellini, en consecuencia, la tribu Blarinini está conformada por *Blarina* y *Cryptotis*, en congruencia con la clasificación actual. Se encontró que el género *Cryptotis* está conformado por cuatro grupos de especies. Uno de ellos, el grupo *C. mexicana*, es parafilético, contrastando con estudios basados en morfología. Por lo tanto, se redefine a dicho grupo, quedando: *C. magna*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* y *C. phillipsii*, todas endémicas de México. Este estudio apoya que el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares incrementa la resolución filogenética. Cabe resaltar, que el reconocimiento de estos grupos de especies y sus historias evolutivas son evidencias que deben ser herramientas para identificar prioridades de conservación en México y en el mundo.

ABSTRACT

Shrews (Soricidae) are closely related to insectivores mammals: moles, hedgehogs, tenrecs, golden moles and solenodonts. Within this group (Insectivora), shrews are the largest clade with more than 330 species. Despite of the advances in the studies of shrews, the controversies about its classification on several taxonomic levels have taken place in the last few years. The main problem of such studies has been the lack of samples. Therefore, the integration of available information up to now could contribute to make hypothesis better documented. In order to understand the phylogenetic relationship in several taxonomic levels respect to Soricidae, a phylogenetic analysis based on mitochondrial DNA sequences and 11 morphological characters was inferred by Parsimony and Bayesian Inference. Molecular and morphological data were obtained through scientific collecting, reviewing specimens shrews deposited in 13 biological collections and some from DNA database. Results show that the Sister group of Soricidae appeared to be moles and the monophyly of shrews was not confirmed. *Blarinella* should be considered part of tribe Blarinellini. In consequence, tribe Blarinini is composed to *Blarina* and *Cryptotis* genera as the current taxonomic classification. In this study we suggest genus *Cryptotis* is composed by four species-groups. One of them is the *Cryptotis mexicana* - group, which is paraphyletic, contrasting with previous hypothesis based on morphology. Therefore, we redefined this group as it follows: *C. magna*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* and *C. phillipsii*; all are endemic species of México. This study support that combined analyses from molecular and morphological data sets increases phylogenetic resolution. It is important to mention that the biological distinction of each species group and the recognition of their evolutionary history are evidences that could be a tool to identify priorities of conservation in the world.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las musarañas (Mammalia: Soricidae) son mamíferos pequeños y habitan en casi todo el planeta (Wolsan y Hutterer 1998; Vaughan et al. 2000). A pesar de esto, son animales poco conocidos (Reumer 1998; Figura 1). Sin embargo, la falta de estudios, las recolectas recientes y la riqueza de ejemplares depositados en Colecciones Biológicas Nacionales han estimulado una nueva línea de investigación dirigida a estudiar la biología de estos pequeños mamíferos.



Figura 1. Musarañas del género *Cryptotis* (Familia Soricidae; Fotografías: Nahú Ramírez-Vite y Luis Reyes).

Tradicionalmente se han empleado caracteres craneales y dentales para definir a los grupos taxonómicos de la familia Soricidae (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967). La evidencia molecular reciente ha dado nuevas pistas sobre el origen evolutivo y la dispersión geográfica de la familia a través del mundo. Actualmente, la familia Soricidae incluye a tres subfamilias, que albergan a su vez a seis tribus y 26 géneros (Hutterer 2005). Cabe destacar que aún está abierta la discusión acerca de cuál es el grupo hermano de las musarañas, la delimitación de la familia Soricidae, las subfamilias y algunas tribus de la subfamilia Soricinae (Reumer 1998).

En México se distribuyen cuatro géneros (30 spp): *Cryptotis*, *Megasorex*, *Notiosorex* y *Sorex*, de los cuales se conoce poco, incluso sobre aspectos básicos como su distribución, taxonomía y sistemática. El género *Cryptotis* junto con su grupo hermano, el género *Blarina* (Norteamérica), pertenecen a la tribu Blarinini y existe controversia sobre la inclusión del un género *Blarinella* en dicha tribu (Cuadro 1). El género *Cryptotis* se distribuye desde el sureste de Canadá hasta el norte de la Cordillera de Los Andes en Suramérica. La historia geológica y climática del sureste de México pudo haber sido trascendental en la evolución de este género, influyendo en la

delimitación de varios grupos de especies. En la actualidad, México alberga el mayor número de especies del género *Cryptotis* (14 especies; Carraway 2007) y muchas de ellas están protegidas por el Gobierno Federal Mexicano pues están incluidas en alguna categoría de riesgo (Luiselli Fernández 2002).

Cuadro 1. Clasificación de las tribus Blarinini y Blarinellini (Hutterer 2005).

FAMILIA	SUBFAMILIA	TRIBU	GÉNERO
Soricidae	Soricinae	Blarinini	<i>Cryptotis</i>
			<i>Blarina</i>
		Blarinellini	<i>Blarinella</i>

El género *Cryptotis* se ha dividido en cuatro grupos de especies (Choate 1970; Woodman y Timm 1993, 1999; Woodman 2005). En nuestro país, el grupo de especies *Cryptotis mexicana* es el más diverso con nueve especies, siete de las cuales especies son endémicas a México y casi todas tienen una distribución restringida a los bosques mesófilos de montaña, hábitats altamente amenazados en la actualidad. Con los estudios morfológicos recientes del grupo *C. mexicana* se han propuesto hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies. Sin embargo, la falta de rigor en algunos análisis, debido al muestreo de grupo externo, ha impedido la generación de hipótesis bien fundamentadas. Nuevas fuentes de evidencia y un muestreo de especies más representativo podrían ayudar a comprender mejor la historia evolutiva del grupo *Cryptotis mexicana*.

Por lo anterior, esta tesis pretende brindar nueva evidencia sobre la evolución del grupo *Cryptotis mexicana*. Para lograr dicho objetivo, el trabajo se divide en dos capítulos. En el capítulo I se reúne la información sobre el gen mitocondrial Citocromo b (*Cyt b*) de la familia Soricidae, disponible en la base de datos de secuencias genéticas de GenBank, Asimismo, se generaron e incluyeron secuencias para especies del género *Cryptotis* que nunca habían sido estudiadas (247 terminales en total, incluido el grupo externo). El objetivo es comprender las relaciones a distintos niveles jerárquicos (Familia, subfamilias, tribus y géneros). Este ejercicio trasciende directamente en el estudio de las especies de la tribu Blarinini y el género *Cryptotis*. La integración de la información disponible permite obtener una hipótesis más robusta sobre la historia evolutiva de dicho género, ya que permite evaluar en conjunto especies potencialmente cercanas. Esto es un antecedente sólido y un paso indispensable para el diseño del segundo capítulo de esta tesis.

El capítulo II se enfoca al género *Cryptotis* y particularmente a la historia evolutiva del grupo *Cryptotis mexicana*. Se analizan 11 caracteres morfológicos y 1140 caracteres moleculares del gen *Cyt b* de representantes de los cuatro grupos de especies del género (*C. mexicana*, *C. nigrescens*, *C. parva* y *C. thomasi*), una "especie relicto" y grupo externo (55 terminales en total). La discusión de las relaciones filogenéticas dentro del género incorpora evidencia morfológica y morfométrica obtenida a partir de la revisión de ejemplares de museo. Sobre la hipótesis se interpretan (optimizan) caracteres morfológicos con el propósito de comprender mejor la evolución morfológica del género.

En los apéndices se encuentran: (I) los datos de los ejemplares de musarañas de los cuales se obtuvo la secuencia del gen *Cyt b*, (II) los datos de las secuencias depositadas en GenBank, (III) la descripción morfológica y los ejemplares examinados en las 13 Colecciones Biológicas, y (IV) una descripción de los caracteres morfológicos. Los alineamientos de las secuencias se encuentran disponibles por el autor.

Es importante mencionar que la calidad de cualquier análisis de la biodiversidad así como su impacto directo en las medidas de conservación en los países en desarrollo depende de los datos básicos de las especies. Estos datos esenciales sobre las especies provienen principalmente de la taxonomía y sistemática (Dubois 2003; Valdecasas y Camacho 2003). Es común la falta de conocimiento en torno a ciertos grupos como las musarañas lo cual conduce a la subestimación de la importancia que tienen en la naturaleza. Este estudio morfológico, morfométrico y molecular es un aporte al conocimiento de musarañas que habitan zonas prioritarias de conservación en México.

LITERATURA CITADA

- Carraway, L. 2007. Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the Western North American Naturalist*. 3: 1 - 91.
- Choate, J. 1970. Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. *University of Kansas Publications. Museum of Natural History*. 19 (3): 195 - 317.
- Dubois, A. 2003. The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *Comptes Rendus Biologies*. 326: S9 - S21.
- Ellerman, J. y T. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. 1758 to 1946. *British Museum (Natural History)*. London.
- Hutterer, R. 2005. Order Soricomorpha. En: D. Wilson y D. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Third edition. *Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.* 220 - 311.
- Luiselli Fernández, C. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001 Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, miércoles 6 de marzo de 2002. México.
- Repenning, C. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. Classification, historical zoogeography, and temporal correlation of the shrews. *Geological Survey Professional Paper*. 565: 1 - 74.

- Reumer, J. 1998. Classification of the fossil and recent shrews. En: Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). Evolution of Shrews. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 5 - 22.
- Valdecasas, A. y A. Camacho. 2003. Conservation to the rescue of taxonomy. Biodiversity and Conservation. 12: 1113 - 1117.
- Vaughan, A., M. Ryan y N. Czaplewski. 2000. Mammalogy. Fourth Edition. Thompson Learning. USA. 565 pp.
- Wolsan, M. y R. Hutterer. 1998. A list of the living species of shrews. En Wójcik, J. y M. Wolsan (Eds.). Evolution of Shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. Białowieża. 425 - 448.
- Woodman, N y R. Timm. 1993. Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. Fieldiana: Zoology (New Series) 74: 1 - 30.
- Woodman, N. y R. Timm. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Fieldiana. Zoology. 91: 1 - 35.
- Woodman, N. 2005. Evolution and biogeography of mexican small-eared shrews of the *Cryptotis mexicana*-group (Insectivora: Soricidae), Cap. 42. 523 - 534. En: Sánchez-Cordero V. y Medellín R. A. (Eds.). Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa, 706 p. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México. 2005. ISBN 970-32-2603-5.

CAPÍTULO I

La Familia Soricidae (Musarañas)

INTRODUCCIÓN

Entre los mamíferos placentarios menos estudiados se encuentran las musarañas (Familia Soricidae); esto se refleja en una representación escasa del grupo en colecciones biológicas, así como en un muestreo escaso a través de sus áreas de distribución (Reumer 1998; Villa y Cervantes 2003).

Las musarañas se caracterizan por su tamaño relativamente pequeño con respecto al resto de los mamíferos (hasta 150 mm de longitud y 45 g de peso). Son animales plantígrados y pentadáctilos, los dedos poseen garras, el hocico es largo, los ojos y las orejas son, en general, de tamaño pequeño (Figura 1). El pelaje es aterciopelado y corto, con una coloración que, por lo general, va del gris al negro (Vaughan et al. 2000). El cráneo es estrecho y alargado, aplanado dorso-ventralmente. Las musarañas tienen dientes incisivos grandes que se proyectan al frente de la mandíbula y de dos a cinco dientes unicuspides entre el incisivo y el premolar (Reumer 1998; Dannelid 1998). La dieta de estos animales se basa en artrópodos y pequeños vertebrados (Dannelid 1998; Vaughan et al. 2000).

El éxito evolutivo de las musarañas se hace evidente por el gran número de especies conocidas (> 330) y por la variedad de hábitats que ocupan: desde bosques lluviosos hasta zonas áridas e incluso hábitats semiacuáticos (Vaughan et al. 2000; Villa y Cervantes 2003). Se distribuyen en casi todo el mundo, excepto en las zonas polares, Oceanía y el sur de Sudamérica (Repenning 1967; Wolsan y Hutterer 1998; Woodman y Péfaur 2008). Las aportaciones del estudio de su morfología, paleontología, bioquímica y biología molecular han reforzado la hipótesis de que la familia tuvo su origen en Eurasia (Repenning 1967; George 1986; Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007).

Acerca del grupo hermano de las musarañas

Tradicionalmente se había considerado que el Orden Insectivora estaba integrado por topos (Talpidae), erizos (Erinaceidae), musarañas (Soricidae), tenrecs (Tenrecidae), topos dorados (Chrysochloridae) y los solenodontes (Solenodontidae; Symonds 2005). Sin embargo, actualmente hay un consenso para apoyar a las familias Tenrecidae y Chrysochloridae como parte del orden Afrosoricida; Solenodontidae, Soricidae y Talpidae como parte del Orden Soricomorpha y Erinaceidae dentro del Orden Erinaceomorpha (Bedford et al. 2004; Hutterer 2005; Honeycutt 2008).



Figura 1. Hocico, cráneo y mandíbula de una musaraña (Soricidae). Fotografías: Lázaro Guevara y (Izquierda) y Carmen Loyola (Derecha).

Con estudios morfológicos y moleculares se había considerado a los topos como grupo hermano de las musarañas (Stanhope et al. 1998; Nikaido et al. 2003), lo cual ha sido bien aceptado (Shinohara et al. 2003). Sin embargo, análisis con caracteres moleculares, empleando genes mitocondriales y nucleares han encontrado que la Familia Erinaceidae (Erizos) es el grupo hermano de las musarañas (McKenna y Bell 1997; Douady et al. 2002; Symonds 2005; Dubey et al. 2007). Dicha hipótesis es más robusta debido al mayor número de caracteres y terminales incluidos. No obstante, la falta de inclusión en los estudios de representantes de otras familias potencialmente cercanas y la constante discrepancia entre estudios morfológicos y moleculares advierte que el estudio de las relaciones filogenéticas entre estas familias seguirá en proceso (Stanhope et al. 1998; Douady et al. 2002; Symonds 2005).

La Familia Soricidae: ¿grupo natural?

Las musarañas son uno de los grupos más problemáticos para los taxónomos dedicados al estudio de los mamíferos (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Reumer 1998). Las primeras clasificaciones de la familia Soricidae se basaron en la estructura del cuarto premolar superior, en la pigmentación de la cúspide de los dientes y en la forma del cóndilo mandibular (Repenning 1967; Reumer 1998). Las hipótesis filogenéticas a cualquier nivel taxonómico basadas en caracteres morfológicos han sido cuestionadas debido a la complejidad de la interpretación de la morfología externa y las características craneales del grupo (Carraway 1995; Fumagalli et al. 1999).

La monofilia de la Familia Soricidae está apoyada por dos sinapomorfías: los arcos cigomáticos del cráneo ausentes y la fosa temporal interna de la mandíbula muy

profunda (Reumer 1998). Sin embargo, aún hay controversias al respecto (Mckenna y Bell 1997; Wolsan y Hutterer 1998; Ohdachi et al. 2006), y los estudios cladísticos dirigidos a corroborar la monofilia de la familia han sido escasos. Recientemente, se ha reevaluado con la adición de evidencia molecular abriendo nuevos puntos de debate (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007).

Dentro de Soricidae, el género *Anourosorex* ha tenido una posición controversial (4 especies reconocidas en la actualidad; Repenning 1967; Hutterer 1993; Hutterer 2005), debido a sus características dentales y craneales, lo cual ha propiciado que algunos autores lo incluyan dentro de Soricinae o Crocidurinae (Mckenna y Bell 1997; Wolsan y Hutterer 1998; Hutterer 2005). Ohdachi et al. (2006) evaluaron las relaciones dentro de la familia Soricidae con base en secuencias del gen mitocondrial Citocromo b y propusieron que el género *Anourosorex* debe clasificarse en una tribu o subfamilia nueva, por su posición fuera de Crocidurinae y Soricinae (Figura 2). Es probable que la falta de un muestreo de grupo externo riguroso haya determinado la ubicación de *Anourosorex*, ya que sólo incluyeron como grupo externo a dos géneros de topos (*Mogera* y *Talpa*). El resultado de Ohdachi et al. (2006) y las discusiones en torno a la morfología del género *Anourosorex* ponen en duda la monofilia de las musarañas (Soricidae).

Recientemente, Dubey et al. (2007) utilizaron una estrategia de búsqueda diferente, con un muestreo de terminales distinto e incluyendo más marcadores moleculares (dos genes mitocondriales y dos genes nucleares; Figura 3), con lo que sugirieron que *Anourosorex* se clasifica en la subfamilia Soricinae, proponiéndolo como una nueva tribu (*Anourosoricini*). El muestreo de grupo externo en este estudio fue más escrupuloso, incluyendo a erizos (*Erinaceidae*), topos (*Talpidae*) y un murciélago como grupo externo funcional (*Vespertilionidae*).

La inclusión de las familias potencialmente cercanas, podría contribuir a esclarecer dudas sobre la hipótesis de monofilia de las musarañas u originar nuevas pistas para el diseño de estudios futuros y así comprender la historia de la familia Soricidae con el fin de proponer una clasificación estable.

Subfamilias de Soricidae

Las musarañas se clasifican en tres subfamilias: Crocidurinae, Myosoricinae y Soricinae (Hutterer 2005). La subfamilia Crocidurinae contiene a nueve géneros que se distribuyen en Eurasia y África, con más de 200 especies descritas. La subfamilia Myosoricinae con tres géneros: *Congosorex*, *Myosorex* y *Surdisorex* (Maddalena y Bronner 1992; Querouil et al. 2001) y con 18 especies. Esta subfamilia se caracteriza por

poseer una serie de caracteres “ancestrales”, lo que ha sido corroborado por estudios de aloenzimas (Maddalena y Bronner 1992). Myosoricinae es endémica de África, aunque es controversial el descubrimiento de fósiles de este grupo en Europa (Furió et al. 2007).

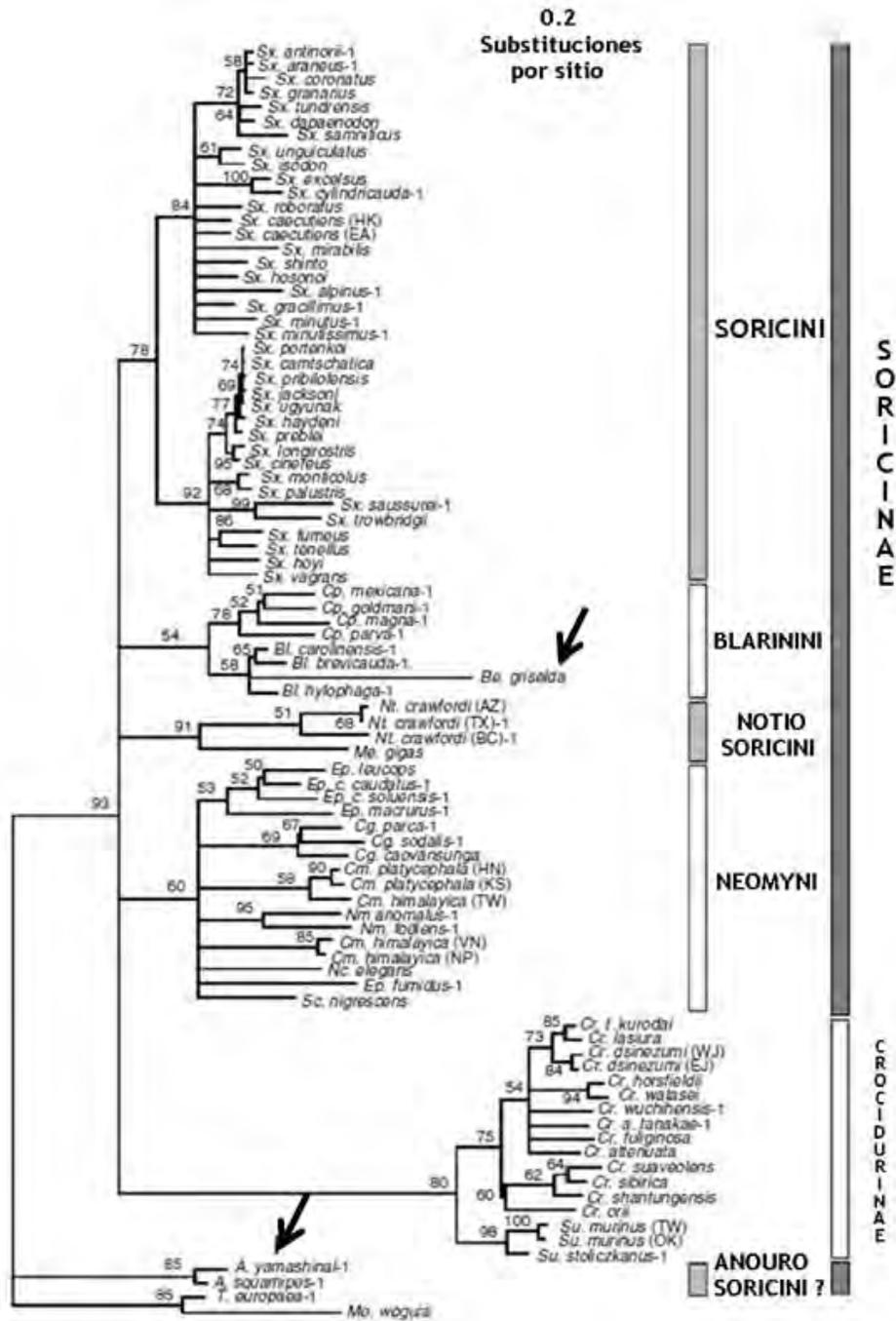


Figura 2. Árbol de máxima verosimilitud basado en el gen mitocondrial Cyt b (1140 pb). Las flechas indican la posición de los géneros Blarinella (arriba) y Anurosorex (abajo; Ohdachi et al. 2006).

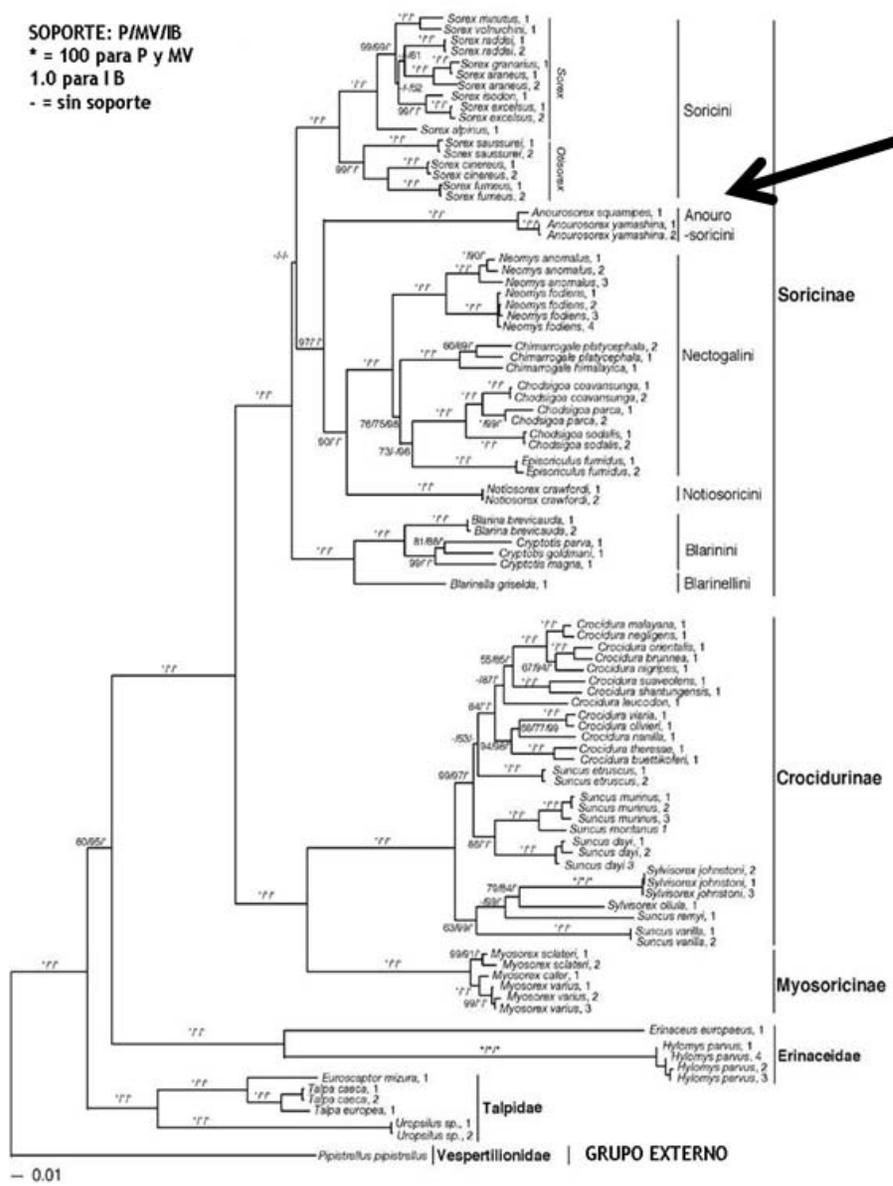


Figura 3. Árbol de máxima verosimilitud propuesto con base en dos genes mitocondriales y dos genes nucleares (3314 pb). La flecha indica al género Anourosorex, dentro de la subfamilia Soricinae (Dubey et al. 2007).

Por último, la subfamilia Soricinae, con más de 140 especies clasificadas en 13 géneros, tiene una distribución casi exclusiva de la región Holártica. Los géneros vivientes se agrupan en seis tribus: Anourosoricini, Blarinellini, Blarinini, Nectogalini, Notiosoricini y Soricini (Hutterer 2005). Todas las especies de musarañas que se distribuyen en América pertenecen a esta subfamilia. La clasificación al nivel de subfamilias continúa en espera de estudios diseñados con este propósito. Un ejemplo de

esto es la reciente adición de evidencia molecular que cuestionada la validez de la subfamilia Myosoricinae (Dubey et al. 2007).

Tribu Blarinini Stirton, 1930

Aún está en debate si la tribu Blarinini alberga a dos o tres géneros: *Blarina*, *Blarinella* y *Cryptotis* (Brant y Ortí 2002; Hutterer 2005, Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007). El género *Blarina* se halla restringido geográficamente a Norteamérica; otro linaje se distribuye en menores latitudes y está representado por el actual género *Cryptotis*, distribuyéndose desde el este de Norteamérica, a través de México y Centroamérica, hasta la región más norteña de Los Andes en Suramérica (Repenning 1967; Choate 1970; Woodman y Péfaur 2008). El género *Blarinella* se distribuye en Asia (Dubey et al. 2007).

Una evaluación de distancias genéticas basadas en la variación en aloenzimas apoyó a *Sorex* como grupo hermano de los géneros *Blarina* y *Cryptotis* (Ruedi 1998). Sin embargo, dicho estudio sólo incluyó a seis géneros de la subfamilia Soricinae (*Blarina*, *Cryptotis*, *Notiosorex*, *Megasorex*, *Neomys* y *Sorex*). La hipótesis de *Sorex* como grupo hermano de *Blarina* - *Cryptotis* también ha sido apoyada por estudios de aloenzimas y de las estrategias energéticas de algunos géneros de musarañas (George 1986; Taylor 1998; Figura 4). La ausencia de otros géneros potencialmente hermanos a *Blarina* y *Cryptotis* en los análisis previos (por ejemplo *Blarinella* y otros géneros de la tribu Nectogalini), ha sido una constante en análisis previos y esto puede propiciar hipótesis con un bajo apoyo.

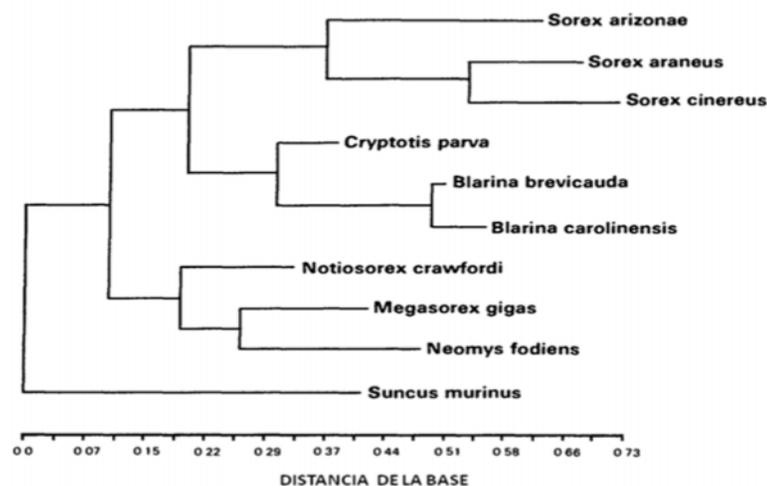


Figura 4. Propuesta de relaciones intergenéricas dentro de la subfamilia Soricinae (Árbol de Wagner; George 1986).

La agrupación de Blarina y Cryptotis ha sido apoyada por datos morfológicos y moleculares (Repenning 1967; Reumer 1998; Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007; Figura 5). Sin embargo, la inclusión de Blarinella como parte de la tribu Blarinini se ha reavivado en la actualidad, debido a que el incremento en el muestreo ha originado otras hipótesis (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007).

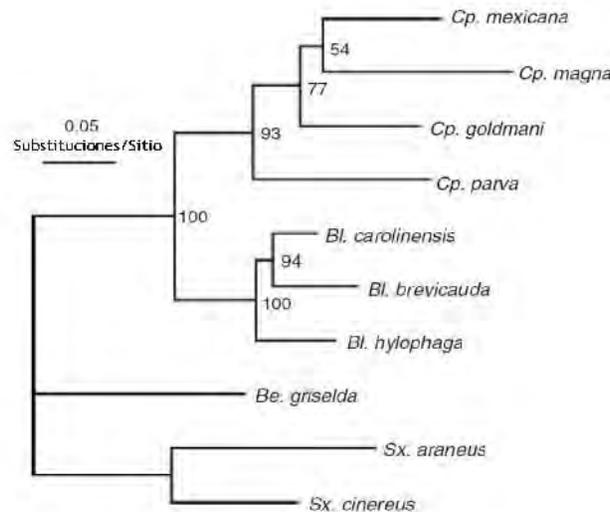


Figura 5. Árbol de máxima verosimilitud para la tribu Blarinini basado en la secuencia del gen mitocondrial Citocromo b (Ohdachi et al. 2006), con sólo cuatro especies del género *Cryptotis*.

Sx: *Sorex*, Be: *Blarinella*, Bl: *Blarina*, Cp: *Cryptotis*.

Los caracteres morfológicos que apoyan a *Blarina* y a *Cryptotis* como los únicos representantes de la tribu Blarinini son: la fosa temporal interna de tamaño moderado; el cóndilo mandibular con las facetas articulares separadas y área articular amplia, con la faceta interior localizada más cerca a la parte anterior y lingual que en la tribu Soricini; los molares inferiores carentes de la cresta del entocónido (sinapomorfía potencial). En *Blarinella* (tribu Blarinellini; Reumer 1998), la cresta del entocónido en los molares inferiores está presente, es corta y alta, y se observa cerca del metacónido (Repenning 1967; Reumer 1998).

En la historia evolutiva de la tribu Blarinini, el género *Paracryptotis* ahora extinto, tuvo una historia breve, lo cual es demostrado por el registro de estructuras óseas fosilizadas que se remontan al Plioceno. *Cryptotis* y *Paracryptotis* pueden ser taxones hermanos que se caracterizan por un menor número de dientes unicúspides con respecto a *Blarina* (cinco en *Blarina*; cuatro en *Cryptotis* y *Paracryptotis*), lo cual es considerado como una condición derivada (reducción del número de dientes unicúspides, Choate 1968; Choate 1970; Dannelid 1998). *Paracryptotis* presenta más

caracteres en común con *Cryptotis* que con *Blarina*, lo que originó que *Paracryptotis* haya sido ubicado como un subgénero de *Cryptotis* (Choate 1970).

La gran variedad de formas y tamaños de sus especies, su historia taxonómica controversial y los avances metodológicos contribuyen a que la historia filogenética sea interesante. Existen caracteres que han sido empleados desde hace varias décadas y que han permitido un avance importante en la taxonomía de la tribu, en especial las articulaciones mandibulares y las crestas de dientes molariformes (Repenning 1967; Reumer 1998; Choate 1970). Sin embargo, la pobreza de material fósil y la escasa representación de ejemplares en colecciones biológicas han complicado la adición de nueva evidencia morfológica que genere hipótesis robustas sobre la delimitación de la tribu *Blarinini* (Dubey et al. 2007).

Contribución de la sistemática molecular

Cabe señalar que para las musarañas, así como roedores y murciélagos, es difícil elaborar claves de identificación basadas solamente en morfología que permitan discernir entre especies hermanas (Bradley y Baker 2001; Baker et al. 2003; Baker y Bradley 2006). Por lo tanto, es necesario considerar la historia biogeográfica, conocer el registro fósil, interpretar las observaciones en campo y procurar la adición de nueva evidencia que ayude a comprender los patrones evolutivos de estos pequeños mamíferos. Por lo tanto, es atractivo poner a prueba hipótesis basadas en estructuras óseas con la incorporación de datos provenientes de otras fuentes de evidencia como la molecular y así proponer nuevas hipótesis, como se ha hecho recientemente (para ejemplos ver a Ohdachi et al. 2006 y Dubey et al. 2007; 2008).

La sistemática molecular ha brindado una nueva aproximación metodológica y cada vez es más justificado el uso de marcadores moleculares (Avice 1994), para intentar conocer la historia evolutiva de mamíferos pequeños como musarañas, roedores y murciélagos (Baker y Bradley 2006). Entre los marcadores más empleados para la reconstrucción de filogenias se encuentran los genes mitocondriales (Vawter y Brown 1986; Irwin et al. 1991; Avice 1994; Farías et al. 2001; Caccone et al. 2004; Galtier et al. 2009). A la fecha, el gen Citocromo b (*Cyt b*) es uno de los genes más usados en estudios filogenéticos con mamíferos y en la práctica ha resultado ser relativamente fácil de amplificar y secuenciar (Irwin et al. 1991; Hausser et al. 1998; Prychitko y Moore 2000; Galtier et al. 2009).

La historia evolutiva acerca de las musarañas está comenzando a comprenderse mejor. La integración de toda la información disponible en bases de datos de secuencias genéticas, la adición de nueva información, el uso de nuevas estrategias de búsqueda y

el incremento de grupo externo deben crear una prueba más robusta en el contexto filogenético (Nixon y Carpenter 1993; Goloboff 1998; Wiens 2006), con el objetivo de comprender mejor la historia evolutiva de las musarañas. Aún está abierta la discusión sobre la delimitación de la familia Soricidae, de las subfamilias y algunas tribus de las subfamilias Soricinae (Reumer 1998). Por lo tanto, este estudio plantea las siguientes hipótesis y objetivos.

HIPÓTESIS

La familia Soricidae (musarañas) es un grupo monofilético.

El grupo hermano de las musarañas (Soricidae) son los erizos (Erinaceidae).

Las musarañas se clasifican en tres subfamilias: Crocidurinae, Myosoricinae y Soricinae.

La tribu Blarinini es un grupo conformado por los géneros Blarina y Cryptotis.

OBJETIVOS

Poner a prueba las hipótesis de grupo hermano y monofilia de las musarañas (Familias Soricidae) con la información integrada de estudios pasados y la generada en el presente estudio.

Generar una hipótesis de relaciones filogenéticas para la familia Soricidae con base en el gen mitocondrial Citocromo b.

Poner a prueba la validez de la tribu Blarinellini, incluyendo a los tres géneros: Blarina, Blarinella y Cryptotis.

Analizar la evolución de los caracteres morfológicos para discutir posturas sobre las tendencias evolutivas, según algunos autores, en la familia Soricidae.

MATERIALES Y MÉTODO

Taxones

La colecta de musarañas se realizó con botes de plástico de un litro de capacidad enterrados con la boca al nivel del suelo (trampas de caída o pitfall), y trampas tipo Sherman (Figura 6), utilizadas comúnmente para colectar roedores. La colecta científica se realizó bajo el amparo del permiso de colector FAUT-0002 expedido por la Dirección General de Vida Silvestre, SEMARNAT, a Fernando A. Cervantes.

Para el presente estudio, se colectaron nueve especies del género *Cryptotis*: *C. alticola*, *C. goldmani*, *C. goodwini*, *C. mayensis*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. parva*, *C. peregrina* y *C. phillipsii* (Figuras 7 y 8), con el objetivo de contar con tejido fresco y un mayor número de muestra para la revisión de caracteres morfológicos. Los especímenes

colectados se prepararon como ejemplares de museo. Todos los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) que resguarda el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), en la Ciudad de México.



Figura 6. Trampas para la colecta de musarañas. a) y b) Trampas de caída. c) Trampa Sherman.
Fotografías: Lázaro Guevara.

Se incluyeron 209 secuencias del gen mitocondrial Cyt b depositadas en la base de datos de secuencias genéticas (Apéndice II): GenBank (<http://www.ncbi.nih.gov/Genbank/index.html>). De los 26 géneros descritos de la Familia Soricidae, 18 estuvieron representados, que a su vez representan a sus tres subfamilias (Cuadro 1; Hutterer 2005). Todas las tribus de la subfamilia Soricinae fueron incluidas en el análisis: Anourosoricini, Blarinellini, Blarinini, Nectogalini, Notiosoricini y Soricini. Las familias Erinaceidae (tres especies), Talpidae (12 especies) y Tenrecidae (una especie) se incluyeron para poner a prueba la hipótesis de monofilia de las musarañas (Soricidae) y discutir acerca del grupo hermano. Como grupo externo funcional se eligió al murciélago *Myotis formosus flavus* (Chiroptera: Vespertilionidae).



Figura 7. Ejemplares de musarañas colectadas. a). *Cryptotis phillipsii*, Sierra Sur de Oaxaca, México. b). *C. parva*. Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México (Fotografías: Luis Reyes).

Las secuencias de las musarañas *Diplomesodon pulchellum* (EF524689 y EF524581) y *Sylvisorex johnstoni* (EF524774 y EF524666) se editaron para tener sólo una para cada taxón, ya que en ambos casos una de las secuencias contenía la parte inicial del gen y la segunda secuencia la parte final. Es probable que el autor haya incluido ambas secuencias separadas pero que pertenezcan al mismo individuo.

De las 209 secuencias de GenBank, 118 son secuencias completas (1140 pb), que representan a 15 géneros de Soricidae: *Sorex*, *Soriculus*, *Suncus*, *Chimarrogale*, *Chodsigoa*, *Anourosorex*, *Blarina*, *Blarinella*, *Crocidura*, *Cryptotis*, *Episoriculus*, *Megasorex*, *Nectogale*, *Neomys* y *Notiosorex*. Asimismo, todas las secuencias de las Familias Erinaceidae, Talpidae, Tenrecidae y Vespertilionidae contienen el gen completo. Sólo los géneros *Myosorex* (menos del 10% de datos faltantes), *Sylvisorex* (*S. ollula* con 1121 pb y *S. johnstoni* con 778 pb) y *Diplomesodon* (599 pb) no contienen al gen completo. De las 67 secuencias restantes, 17 tienen menos del 10% de datos faltantes y 50 secuencias tienen entre 20% y 50% de datos faltantes. Con lo descrito anteriormente, se generó una matriz de datos con 247 terminales, incluido el grupo externo funcional (Cuadro 1). Se calcularon distancias genéticas no corregidas en PAUP 4.0B10 (Swofford 2001).

El objetivo de incluir todos los representantes disponibles de la familia Soricidae en la base de datos (GenBank) fue dar mayor rigor a la prueba de monofilia a distintos niveles taxonómicos (Nixon y Carpenter 1993; Goloboff 1998; Wiens 2006), en particular de la tribu Blarinini. Por lo tanto, la discusión de los resultados concernientes a las relaciones entre otras categorías taxonómicas es somera, por ejemplo: Grupo hermano de Soricidae, subfamilia Crocidurinae, relaciones intergenéricas de otras tribus de la subfamilia Soricinae).

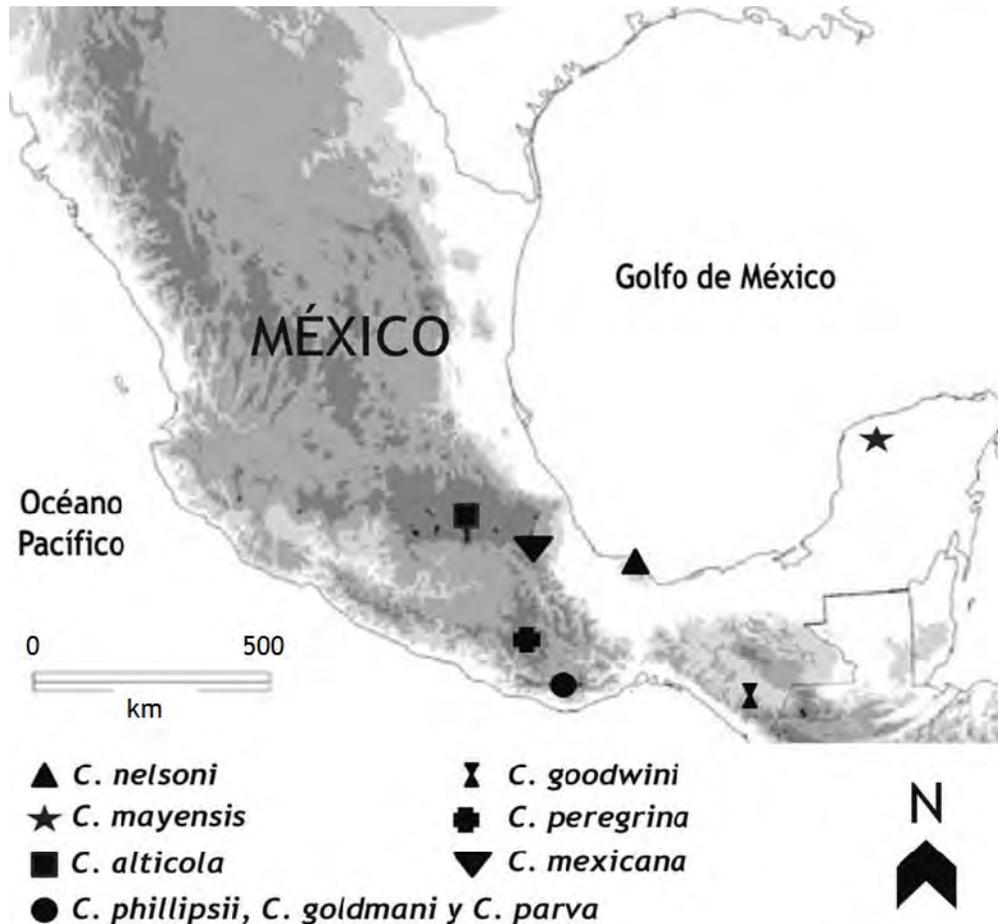


Figura 8. Sitios de colecta de muestras de musarañas del género *Cryptotis* en México para el desarrollo del presente estudio. La intensidad distinta de sombreado (de pálido a oscuro) indica elevaciones de 300 a 900, de 901 a 2100 y mayores de 2100 msnm (Modificado de Mulcahy et al. 2006).

Datos

Se almacenó el tejido fresco (hígado, corazón y riñones) en un ultracongelador a $-74\text{ }^{\circ}\text{C}$ para posteriormente extraer el ADN. La extracción de ADN se hizo a partir de tejido fresco por medio del kit de extracción comercial DNeasy® Tissue Qiagen®. Para la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR; siglas en inglés) se utilizó un par de primers o iniciadores con el objetivo de amplificar el gen mitocondrial Cyt b, con una longitud de 1140 pares de bases (pb): MVZ05 (5´ - CGA AGC TTG ATA TGA AAA ACC ATC GTT G; Smith y Patton 1993) y H15915 (5´ - AAC TGC AGT CAT CTC CGG TTT ACA AGA C; Irwin et al. 1991). Las condiciones para la PCR fueron: 1 ciclo a 94° por 1 min (desnaturalización); 27 ciclos por 1 min a 50°C (alineamiento) y 2 min a 72°C (extensión), más un ciclo final de 7 min a 72°C (Carroll y Bradley 2005). Todos los

fragmentos amplificados del gen se visualizaron por medio de electroforesis en gel de agarosa al 1.5 % (Figura 9).

La purificación del ADN amplificado se hizo con el kit de purificación QIAquick de Qiagen® para su posterior secuenciación en el Laboratorio de Biología Molecular del Posgrado en Ciencias Biológicas del IBUNAM. Se generaron 37 secuencias para el género *Cryptotis* y tres para el género *Sorex* (Apéndice I).

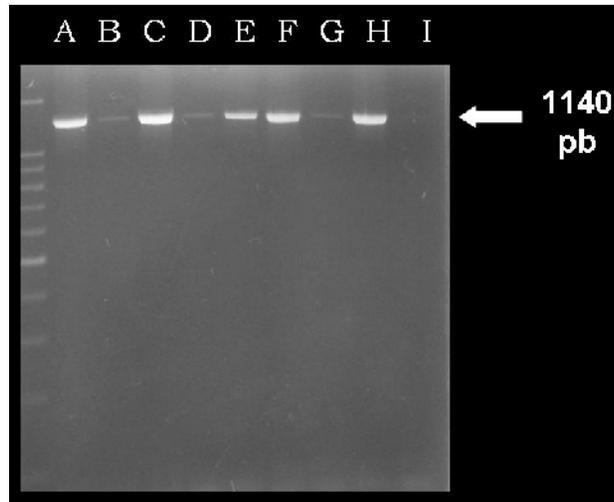


Figura 9. Electroforesis en gel de agarosa. A-H: Bandas de ADN correspondiente a ejemplares de la musaraña *Cryptotis nelsoni*. I: Control negativo. A la izquierda se muestra la escalera (100 pb).

Análisis filogenético

Parsimonia

El análisis de los datos incluyó la edición y alineamiento de las secuencias de ADN con los programas Bioedit 7.0.7.0 (Hall 1999) y Winclada (Nixon 1999 - 2002), así como la elaboración de una matriz de datos, eliminando los caracteres no informativos y convirtiéndolos a modo numérico. El alineamiento de las secuencias no contiene gaps y se hizo a ojo visualizándolo en el programa Winclada (Nixon 1999 - 2002). De los 1140 caracteres, 575 fueron potencialmente informativos. La matriz se analizó con el programa TNT (Tree Analysis Using New Technology; Goloboff et al. 2008). El alineamiento de las secuencias se encuentra disponible en el disco compacto anexo a la versión escrita de esta tesis.

Cuadro 1. Listado de géneros de las Familias Erinaceidae (Erizos), Talpidae (Topos), Soricidae (Musarañas), Afrosoricida (Tenrecs) y Vespertilionidae (Murciélago) incluidos en el análisis filogenético (Clasificación según Hutterer 2005). * = Grupo externo funcional.

ORDEN	FAMILIA	SUBFAMILIA	GÉNERO	
ERINACEOMORPHA	ERINACEIDAE	Erinaceinae	Erinaceus	
		Galericinae	Echinosorex Hylomys	
SORICOMORPHA	SORICIDAE	Crocidurinae	Crocidura	
			Suncus	
			Sylvisorex	
		Myosoricinae	Diplomesodon	
			Myosorex	
			Soricinae	Blarina
				Blarinella
				Cryptotis
				Chimarrigale
				Chodsigoa
		Episoriculus		
		Megasorex		
		Nectogale		
	Neomys			
	Notiosorex			
	Sorex			
	Soriculus			
	Anourosorex			
	TALPIDAE	Scalopinae	Scalopus	
			Condylura	
Scapanus				
Talpinae		Urotrichus		
		Talpa		
		Mogera		
		Desmana		
Uropsilinae	Euroscaptor			
	Scaptochirus			
AFROSORICIDA	TENRECIDAE	Tenrecinae	Echinops	
CHIROPTERA*	VESPERTILIONIDAE	Myotinae	Myotis	

Para incrementar la confianza de encontrar la longitud mínima y explorar mejor el espacio de árboles, se hicieron ensayos con diferentes combinaciones de las estrategias de búsqueda disponibles en TNT (Goloboff 1999a; Nixon 1999), modificando a su vez el número de secuencias de adición al azar (Cuadro 2). Por ser la más eficiente se eligió la que combina las cuatro estrategias usando un número intermedio de secuencias de adición al azar (Cuadro 2, ***). Esta estrategia se repitió nueve veces más.

Cuadro 2. Diferentes estrategias de búsqueda. SECT: Sectorial, RAT: Ratchet, DRIFT: Deriva, TREE: Fusión, H: Horas, M: Minutos, S: Segundos.

Estrategia de búsqueda	Réplicas	Pasos	Tiempo (H:M:S)	Rearreglos
SECT + RAT + DRIFT	100	12380	0:11:51	7,878,482,551
	1000	12380	1:58:53	78,007,962,264
SECT + DRIFT + TREE	100	12380	0:07:52	4,820,456,940
	1000	12378	14:17:02	48,186,711,038
RAT + DRIFT + TREE	100	12380	0:08:32	7,067,429,866
	1000	12378	2:04:56	69,957,872,666
SECT + RAT + TREE	100	12379	0:08:31	4,991,129,021
	1000	12378	1:25:48	48,659,536,142
4 ESTRATEGIAS	100	12379	0:11:39	7,775,758,220
	1000	12377	14:14:57	643,817,597,227 ***
	5000	12377	70:30:40	3,214,320,687,813

Sobre los árboles más parsimoniosos se hizo una búsqueda más completa con TBR (Tree Bisection and Reconnection) hasta completar la memoria con 10,000 árboles usando Nona (Goloboff 1999b). Los árboles recolectados sirvieron para generar un árbol de consenso con la opción Nelsen (colapso y consenso). El apoyo de los clados se estimó usando valores de Jackknife y Bootstrap con 1000 réplicas en el programa TNT, siguiendo la estrategia de búsqueda más eficiente en los ensayos (Cuadro 2). Los valores se calcularon sobre el consenso de los árboles más parsimoniosos.

Morfología

Sobre el árbol de consenso basado en la evidencia molecular bajo el criterio de Parsimonia se optimizaron tres caracteres morfológicos usando el programa Winclada (Nixon 1999 - 2002; Apéndice IV). El objetivo fue analizar preliminarmente la evolución de los caracteres para discutir posturas sobre las tendencias evolutivas, según algunos autores, en la familia. Los caracteres se seleccionaron con base en el valor que han tenido históricamente en la taxonomía de la familia (Apéndice IV): el número de dientes

unicúspides superiores; la cresta del entocónido en molares y la pigmentación de dientes (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Reumer 1998). Para los géneros *Blarina*, *Cryptotis* y *Sorex*, la codificación se hizo de las observaciones del material depositado en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA). Los caracteres para los géneros *Anourosorex*, *Blarinella*, *Crocidura*, *Chodsigoa*, *Chimarroale*, *Diplomesodon*, *Episorculus*, *Nectogale*, *Neomys*, *Soriculus*, *Suncus* y *Sylvisorex* se codificaron con base en la literatura (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Reumer 1998) y por medio de la consulta del material fotográfico disponible por el American Museum of Natural History (Lawrence 1993; <http://research.amnh.org/mammalogy/types/index.php>, 2009; Apéndice III).

RESULTADOS

En total se encontraron 22 árboles más parsimoniosos de 12377 pasos (CI: 0.15; RI: 0.66). El árbol de consenso producto de estos árboles más parsimoniosos se presenta en las Figuras 10 y 11 (12416 pasos; CI: 0.9; RI: 0.64).

Los tenreos (*Tenrecidae*) son el grupo hermano al clado que agrupa a los erizos, topos y musarañas (*Familias Erinaceidae*, *Talpidae* y *Soricidae*). Los topos (*Talpidae*) son el grupo hermano de las musarañas (sin apoyo significativo de *Jackknife* y *Bootstrap*). El género *Anourosorex* se ubicó fuera de la familia *Soricidae*, en la que tradicionalmente se ha incluido. Dentro de *Soricidae*, se observan dos clados que corresponden con las subfamilias *Crocidurinae* y *Soricinae*. El género *Myosorex* se ubicó como el primer linaje dentro de *Crocidurinae*, como el grupo hermano del clado que contiene a los géneros: *Crocidura*, *Diplomesodon*, *Suncus* y *Sylvisorex*. No se corroboró la monofilia de ningún género representado de *Crocidurinae*. *Crocidura* no es monofilético por la interdigitación de especies de los géneros *Suncus*, *Sylvisorex* y *Diplomesodon*.

En la subfamilia *Soricinae*, las tribus *Soricini* (*Sorex*), *Notiosoricini* (*Megasorex* y *Notiosorex*), *Blarinellini* (*Blarinella*), *Blarinini* (*Blarina* y *Cryptotis*) y *Nectogalini* (*Chimarroale*, *Chodsigoa*, *Episorculus*, *Nectogale*, *Neomys* y *Soriculus*) son monofiléticas. Dentro del género *Sorex*, se forman dos clados que corresponden con los subgéneros previamente sugeridos: *Otisororex* y *Sorex*. Dentro de la tribu *Nectogalini*, se corroboró la monofilia de los géneros *Neomys* y *Chimarroale*. Los tres géneros reconocidos por sus hábitos semiacuáticos (*Neomys*, *Nectogale* y *Chimarroale*) no formaron un grupo natural. Por su parte, *Blarinella* (tribu *Blarinellini*) es el grupo hermano de la tribu *Blarinini* (*Blarina* y *Cryptotis*).

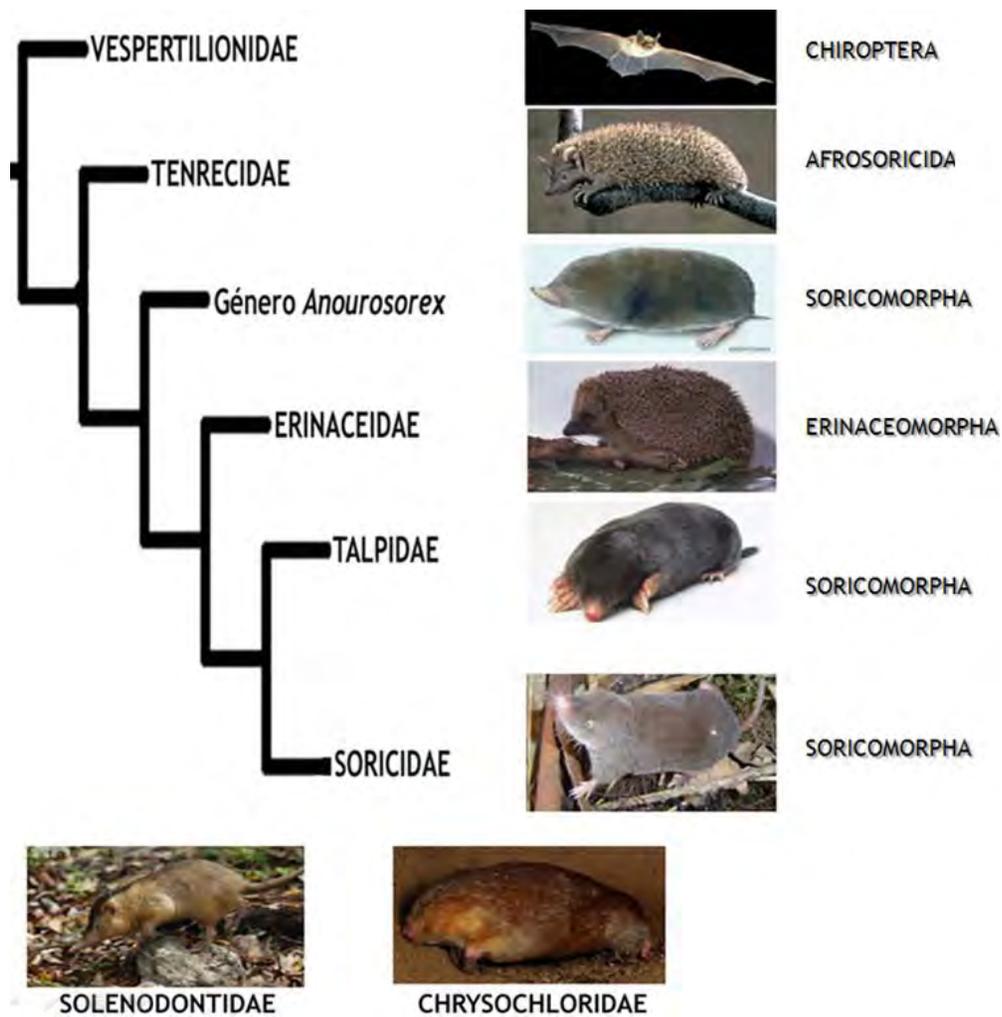


Figura 10. Árbol de consenso resultado del análisis de Parsimonia con las familias Erinaceidae, Soricidae, Talpidae, Tenrecidae y el grupo externo (Vespertilionidae). El género *Anourosorex* se considera parte de Soricidae (Hutterer 2005). Las familias Solenodontidae y Chrysochloridae no han sido analizadas hasta la fecha. A la derecha se muestra el Orden al que pertenecen las Familias (Fotografías de: Vespertilionidae: S. Altenbach; Tenrecidae: F. Eisenberg; Anourosorex: Michigan Science Art; Erinaceidae: F. Greenaway; Talpidae: N. Fletcher; Soricidae: L. Guevara; Solenodontidae: E. Fernandez; Chrysochloridae: T. Jackson).

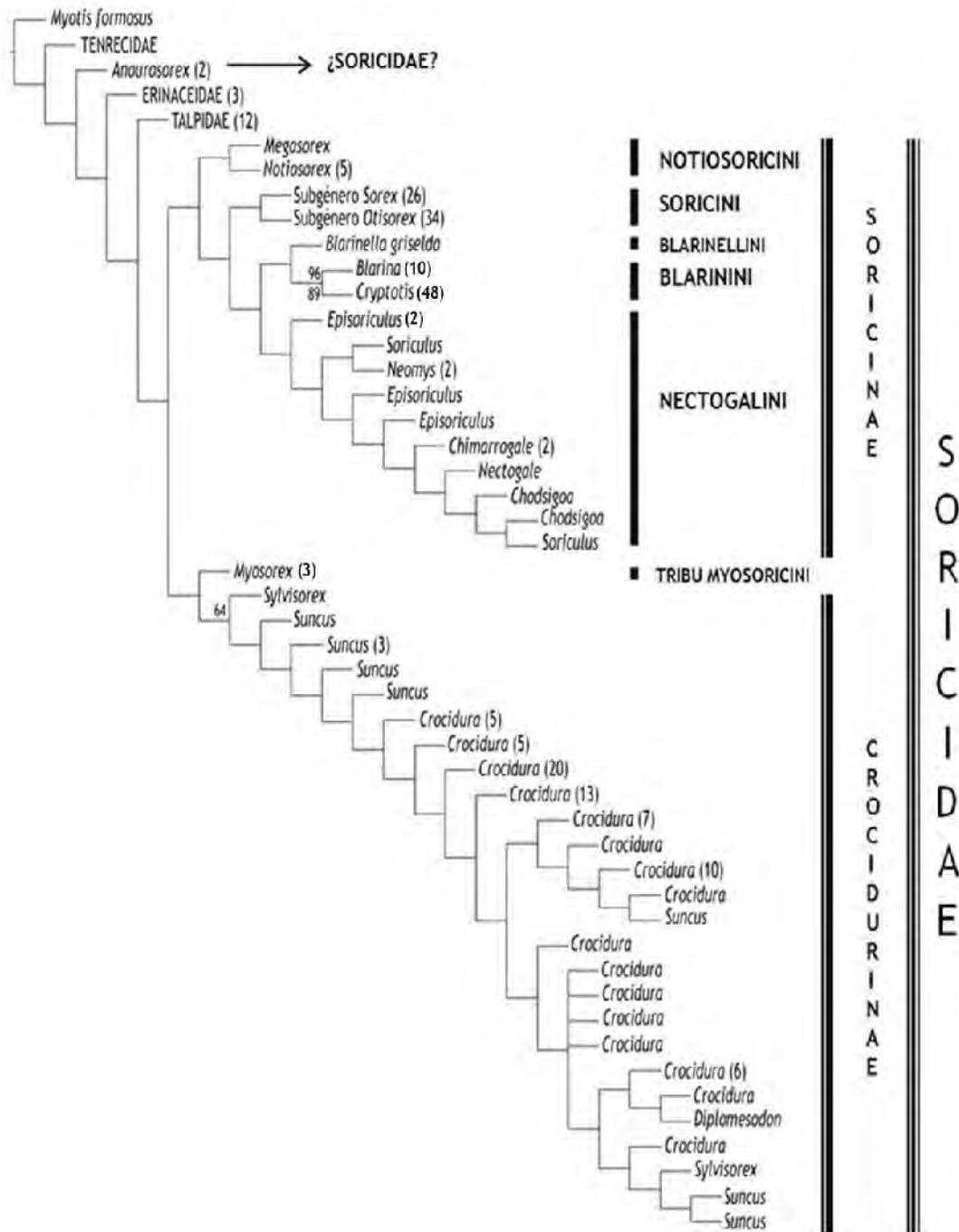


Figura 11. Árbol de consenso para la Familia Soricidae con base en el Cyt b (247 terminales y 575 caracteres potencialmente informativos; 12416 pasos; CI: 0.09; RI: 0.64). El número sobre las ramas indica el valor de Jackknife y el número debajo el Bootstrap. En paréntesis se muestra el número de secuencias en esa rama, indicando el taxón al que pertenecen.

La monofilia de la tribu Blarinini es apoyada por altos valores de apoyo de los cladogramas (Jackknife, 96%; Bootstrap, 89%). *Cryptotis* es monofilético con base en las 14 especies (37 secuencias) incluidas en el presente estudio, que representan a los cuatro grupos de especies descritos (*C. mexicana*, *C. nigrescens*, *C. parva* y *C. thomasi*), aunque los valores de soporte son bajos (<64% y <50% en jackknife y bootstrap, respectivamente).

DISCUSIÓN

Grupo hermano y monofilia de Soricidae

Con base en el gen mitocondrial Citocromo b y al muestreo diseñado, los topos son el grupo hermano de las musarañas. Los estudios morfológicos, bioquímicos y moleculares han apoyado que los topos son el grupo hermano de las musarañas (Stanhope et al. 1998; Nikaido et al. 2001; Arnason et al. 2002; Nikaido et al. 2003); apoyado también por el estudio del aparato reproductivo (Bedford et al. 2004). Sin embargo, estudios bioquímicos y moleculares recientes basados en secuencias de ADN de distintas regiones del genoma, han propuesto que los erizos son el grupo hermano de las musarañas (McKenna y Bell 1997; Malia et al. 2002; Douady et al. 2002; Waddell y Shelley 2003; Dubey et al. 2007; Figura 3). Por lo anterior, la propuesta del grupo hermano de las musarañas seguirá en debate, y está en espera de la adición de muestras de dos familias que aún no han sido estudiadas en este contexto: Chrysochloridae y Solenodontidae, las cuales están relacionadas a las musarañas.

Por otro lado, la ubicación de *Anourosorex* fuera de la familia Soricidae, aunado a la historia en el estudio de sus relaciones filogenéticas, nos sugiere que se trata de un grupo controversial para la delimitación de la familia Soricidae. Su ubicación en el presente estudio muestra a la familia Soricidae como parafilética. Los terceros molares superiores generalmente ausentes, la presencia de dos dientes unicuspides superiores y sus hábitos fosoriales son características que han originado las dudas taxonómicas en torno a la posición del género con respecto a la familia Soricidae (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Reumer 1998).

Cabe señalar que ambos resultados están estrechamente relacionados. La monofilia de las musarañas (Familia Soricidae) no es apoyada, pero dicho resultado debe ser tomado con cautela e invitarnos a incluir a las otras dos familias señaladas anteriormente en los análisis filogenéticos siguientes (Chrysochloridae y Solenodontidae; Figura 10).

Subfamilias de Soricidae y tribus de Soricinae

Los dos clados más inclusivos que se observan dentro de Soricidae corresponden a las Subfamilias Crocidurinae y Soricinae. La clasificación de Myosoricinae como grupo hermano a las especies de la subfamilia Crocidurinae y los caracteres morfológicos sugieren que puede tratarse como una tribu de Crocidurinae o como una subfamilia (Myosoricinae). Debido a que sólo se han analizado secuencias del género *Myosorex*, de los tres géneros reconocidos, su ubicación dentro de Crocidurinae, formando una tribu (Myosoricini), parece ser más apropiado, en espera de más evidencia.

La monofilia de los géneros *Crocidura*, *Suncus* y *Sylvisorex* (Subfamilia Crocidurinae) no fue corroborada. La ubicación de las dos especies de *Sylvisorex* en clados distintos puede ser explicada por la falta de caracteres en *S. johnstoni* (ver Materiales y Método). El mismo caso ocurre con *Diplomesodon pulchellum*, género monotípico que se caracteriza por un menor número de dientes unicúspides superiores (dos pares) y por sus hábitos fosoriales. *Diplomesodon* se ubicó dentro del género *Crocidura* (sensu Hutterer 2005), el cual posee tres pares de este tipo de dientes, corroborando resultados recientes (Dubey et al. 2007; 2008). El número o la calidad de los datos faltantes de estos taxones pueden ser cruciales para su ubicación en el árbol (Wiens 2006).

La ubicación de algunas especies del género *Suncus* dentro de *Crocidura* (sensu Hutterer 2005), contradice lo encontrado en estudios previos (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007, 2008). Por lo tanto, esta discrepancia sugiere la necesidad de una revisión taxonómica de los géneros *Suncus* y *Sylvisorex*. La amplia distribución de la subfamilia Crocidurinae, que comprende diversas zonas biogeográficas en África, Asia y Europa, revela que se trata de un grupo complejo taxonómicamente y la comprensión de su historia evolutiva es inadecuada por un muestreo insuficiente y la falta de registro fósil. Cabe destacar que *Crocidura* es el género que contiene al mayor número de especies dentro de los mamíferos (>170; Hutterer 2005) e históricamente ha sido objeto de debates taxonómicos con respecto a su clasificación.

Recientemente se ha evaluado la historia evolutiva de Crocidurinae (Dubey et al. 2008), confirmando la monofilia de las especies de *Crocidura* de África y Eurasia. No obstante, un problema en el presente estudio al interior de Crocidurinae puede hallarse en los caracteres moleculares, ya que la mayoría de los datos faltantes en la matriz de datos se encuentra en los géneros *Crocidura*, *Diplomesodon*, *Suncus* y *Sylvisorex*. Es probable que esos caracteres faltantes sean cruciales para resolver las relaciones al interior.

El otro clado que se observa dentro de la familia Soricidae corrobora la monofilia de la subfamilia Soricinae (Repenning 1967; Reumer 1998; Ohdachi et al. 2006) así como la monofilia de las tribus Soricini, Notiosoricini, Blarinellini, Blarinini y Nectogalini. Dentro de Soricini se observan dos clados, que apoyan hipótesis basadas en evidencia morfológica y molecular (Findley 1955; Hutterer 1993; Fumagalli et al. 1999; Ohdachi et al. 2006). Un clado representa al subgénero *Otisoorex*, distribuido en el continente Americano, incluyendo a *S. saussurei* y *S. trowbrigdi*, especies con una relación filogenética incierta (George 1988). El segundo clado representa al subgénero *Sorex*, con representantes distribuidos en Eurasia. Destaca la inclusión de *S. mirabilis* y *S. minutissimus* al subgénero *Sorex*, dichas especies tienen poca información de parentesco hasta la fecha (Hutterer 2005; Dubey et al. 2007).

Megasorex y *Notiosorex* (Tribu Notiosoricini) son grupos hermanos, como ha sido sugerido con base en datos de morfología externa (Ducommun et al. 1994). Sólo los géneros *Chimarrocale* y *Neomys* resultaron monofiléticos dentro de Nectogalini, pero no como grupos hermanos. Aún no se tiene evidencia suficiente para postular un origen común de los tres géneros con hábitos semiacuáticos: *Neomys*, *Chimarrocale* y *Nectogale* (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007). Tampoco se confirmó la monofilia de *Episorculus* ni *Chodsigoa*. La ubicación de *Soriculus*, género monotípico, como grupo hermano del género *Neomys*, sugiere la revisión del género y cuestionar su validez taxonómica, como ya se ha sugerido, ya que anteriormente era considerado parte del género *Neomys* (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Hoffmann 1985; Reumer 1998).

Tribu Blarinini

Como grupo hermano a la tribu Nectogalini se encuentra el clado que forman *Blarinella* griselda (Blarinellini; Hutterer 2005) y la tribu Blarinini, lo cual no había sido registrado hasta la fecha con base en un análisis cladístico, a pesar de que había sido sugerido por compartir similitudes en caracteres dentales y mandibulares (Stirton 1930; George 1986; Woodman y Morgan 2006). La ubicación de *Blarinella* griselda como grupo hermano a la tribu Blarinini (*Cryptotis* y *Blarina*) ha sido corroborado recientemente por estudios de secuencias de ADN (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007). No obstante, incluir a las otras dos especies del género *Blarinella* (*B. quadraticauda* y *B. wardi*) podría ayudar a dar un mayor apoyo a esta hipótesis. La falta de más géneros potencialmente hermanos a *Blarina* y *Cryptotis* en los análisis previos (George 1986; Ruedi 1998; Taylor 1998; Figuras 4 y 5), por ejemplo *Blarinella* y otros géneros de la tribu Nectogalini, podrían explicar las discrepancias con el presente resultado.

Dubey et al. (2007), basados en evidencia molecular, propusieron que Blarinini debería agrupar a Blarinella, Blarina y Cryptotis debido a que forman un grupo monofilético con altos valores de apoyo análisis de parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, cuestionando la validez de la tribu Blarinellini. Los valores de Bootstrap y Probabilidad Posterior pudieron ser sobreestimados como resultado de un pobre muestreo de especies dentro del grupo interno (una especie de Blarina, una especie de Blarinella y tres especies de Cryptotis).

La inclusión de Blarinella en la tribu Blarinini es una propuesta que merece ser analizada con cautela y reforzarse con mayor evidencia morfológica, análisis de géneros extintos y argumentos biogeográficos. La carencia de las crestas del entocónido en los molares inferiores es una de las características que sustenta a la tribu Blarinini (Blarina y Cryptotis; Reumer 1998), siendo un carácter de gran peso en la taxonomía de la familia Soricidae (Repenning 1967; Reumer 1998; Harris 1998). Es indispensable resaltar que este análisis molecular es exclusivo para taxones vivientes; por lo tanto, se pueden refutar ideas previas basadas en fuerte evidencia morfológica, subestimando a su vez información valiosa del registro fósil (Reumer 1998). Por lo tanto, se apoya la validez de la tribu Blarinellini, sin importar que en la actualidad sólo cuente con un género.

Para distinguir morfológicamente entre Blarina y Cryptotis se requiere de una combinación de caracteres externos y craneales (Repenning 1967). La presencia de cuatro dientes unicuspides superiores en Cryptotis y de cinco en Blarina es una distinción característica entre ambos grupos (Merriam 1895; Repenning 1967). Los estudios filogenéticos previos habían incluido pocas especies del género Cryptotis (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007), sólo tres o cuatro especies de las 30 reconocidas actualmente. La monofilia del género, por lo tanto, no había sido evaluada rigurosamente. De los cuatro grupos de especies sugeridos dentro del género (Choate 1970), sólo dos han formado parte de los análisis previos: grupo C. parva y grupo C. mexicana. Sin embargo, la monofilia del género Cryptotis ha sido apoyada por los datos moleculares disponibles.

Valores de apoyo para los clados

Los bajos valores apoyo para los clados pueden ser resultado de dos factores, que no necesariamente son excluyentes uno de otro. El primero puede ser debido a las características del gen utilizado (Citocromo b). Este gen contiene regiones que evolucionan a distinta tasa (lenta o rápida), con regiones más conservadas o variables (Irvin et al 1991; Farías et al. 2001). A pesar de que ha sido muy útil para inferir filogenias en muchos grupos de vertebrados (Irwin et al. 1991; Hausser et al. 1998;

Lovejoy y de Araújo 2000; Prychitko y Moore 2000), se han reconocido algunos problemas, como distintas tasas de sustitución entre linajes cercanos, saturación en la tercera posición del codón, resultando en poco contenido de información en los grupos que divergieron tempranamente (Swofford et al. 1996; Brandley et al. 2005), aunque se ha comprobado que esto no es una generalización, incluso puede contener más estructura y contenido filogenético, siendo muy útil para inferir filogenias en nodos más viejos (Björklund 1999; Källersjö et al. 1999). En algunos casos, excluir la tercera posición del codón en los análisis ha cambiado la topología, pero con resultados incongruentes al compararlos con otro tipo de datos (Fariás et al. 2001).

Otra explicación es el amplio muestro de grupo externo, que origina una relación cercana a 2:1 entre caracteres por terminal (247 terminales y 575 caracteres), lo cual repercute en el muestreo para calcular los valores de apoyo de los clados (Felsenstein 1985; Sanderson 1995). Se puede predecir que al reducir los terminales o incrementar el número de caracteres, el valor de apoyo aumentará.

Evolución de caracteres morfológicos

Diversos supuestos sobre la evolución de caracteres morfológicos en la Familia Soricidae han conducido a propuestas taxonómicas que repercuten a estudios de otros temas como biogeografía, ecología, etología, medicina, paleontología, entre otros (Symmonds 2005). Las clasificaciones más inclusivas a lo largo de la historia de la familia Soricidae se han basado en atributos morfológicos que siguen siendo punto de debate entre los taxónomos y sistematistas (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Choate 1970; Ducommun et al. 1994; Reumer 1998; Fumagalli et al. 1999; Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007). La optimización de caracteres morfológicos sobre el árbol de consenso basado en evidencia molecular nos permite comprender la evolución y la información filogenética contenida en dichos caracteres (Apéndice IV).

Caracter: Número de dientes unicúspides superiores

La optimización del carácter no apoya el argumento que la reducción en el número de dientes unicúspides superiores es una tendencia evolutiva dentro de la familia Soricidae, como lo han sugerido otros autores (Butler 1998; Dannelid 1998). No obstante, este carácter es importante para la diagnosis de los géneros (Figura 12). Debido que es un carácter no aplicable para el resto de las familias (Tenrecidae, Erinaceidae y Talpidae), no podemos postular el estado ancestral, sin embargo, vale la pena destacar que no se comporta de una manera aditiva.

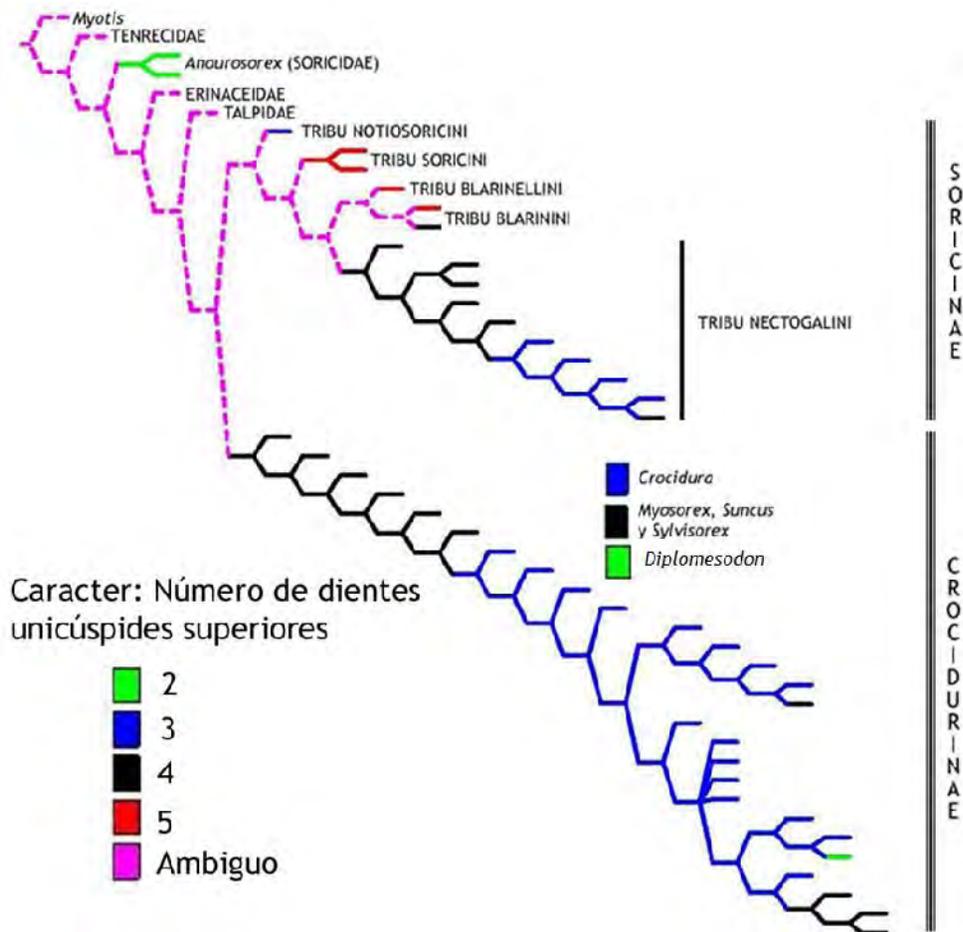


Figura 12. Optimización del carácter (Aditivo): Número de dientes unicuspides superiores, sobre el análisis basado en secuencias del gen mitocondrial Citocromo b.

Caracter: Pigmentación de dientes

La pigmentación de los dientes ha sido un carácter clave para el reconocimiento de las subfamilias de Soricidae (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Dannelid 1998). El desacuerdo en la interpretación de este carácter ha ocasionado constantes discrepancias en la clasificación dentro de la familia, sobre todo en aquellos géneros en los que la pigmentación sólo es visible bajo la luz ultravioleta (Repenning 1967; Dannelid 1998).

El análisis apoya la información filogenética contenida en dicho carácter y su contribución para la clasificación de las subfamilias Crocidurinae y Soricinae (ci: 0.75). La pigmentación es una sinapomorfía potencial para la subfamilia Soricinae (Figura 13). Se sugiere que existe una tendencia a la reducción en la pigmentación dentro de la subfamilia Soricinae.

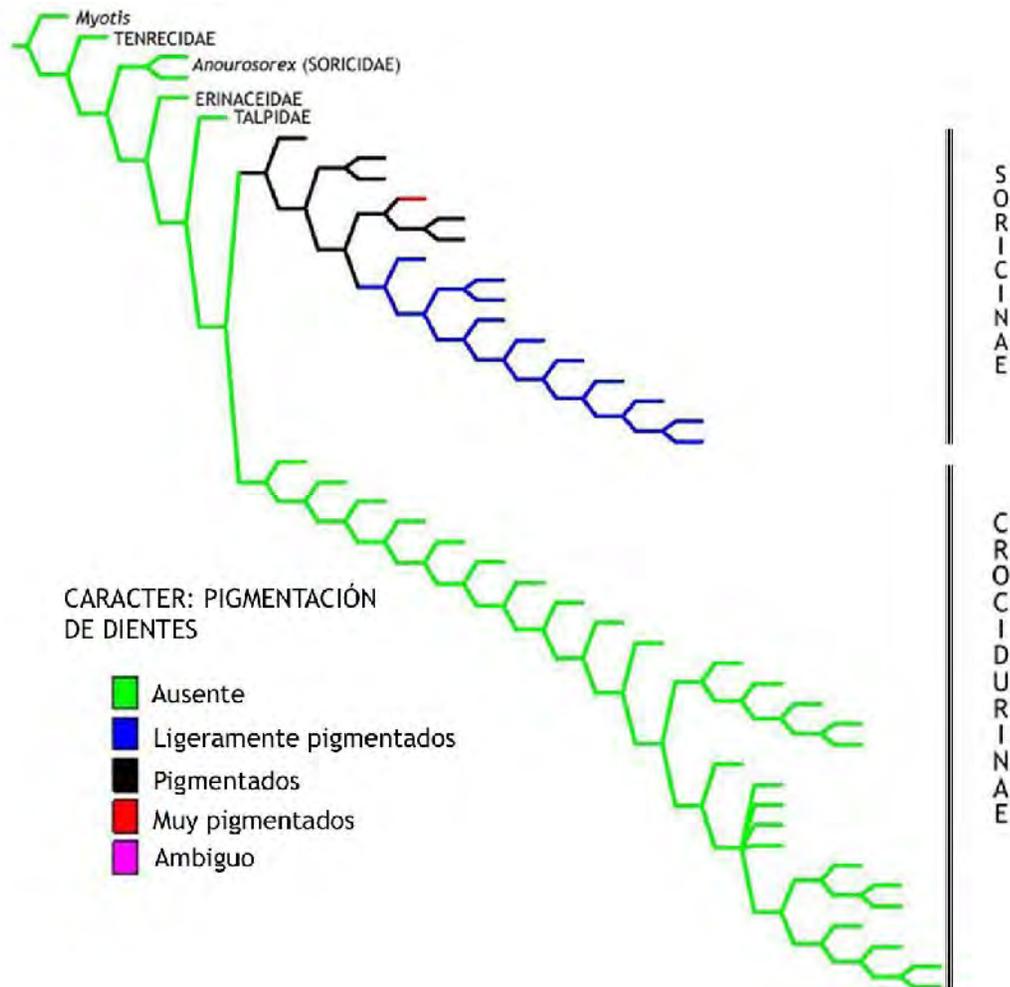


Figura 13. Optimización del carácter: Pigmentación de dientes, sobre el análisis basado en secuencias del gen mitocondrial Citocromo b.

Caracter: Cresta del entocónido en molares inferiores

La cresta del entocónido conecta al metacónido con el entocónido en los molares inferiores (Reppening 1967; Choate 1970; Dannelid 1998). Se cree que la reducción o ausencia de la cresta del entocónido es característica en Crocidurinae (Dannelid 1998). Con el muestreo del presente estudio, no podemos apoyar dicha hipótesis debido a la falta de resolución dentro del clado. Dentro de Soricinae la condición ancestral es la presencia de la cresta, con una tendencia a la reducción (Figura 14). La ausencia de la cresta en la tribu Blarinini es una sinapomorfía potencial, apoyando a Blarina y Cryptotis como representantes de la tribu. La optimización de este carácter resalta la necesidad de la reevaluación taxonómica del género Anourosorex.

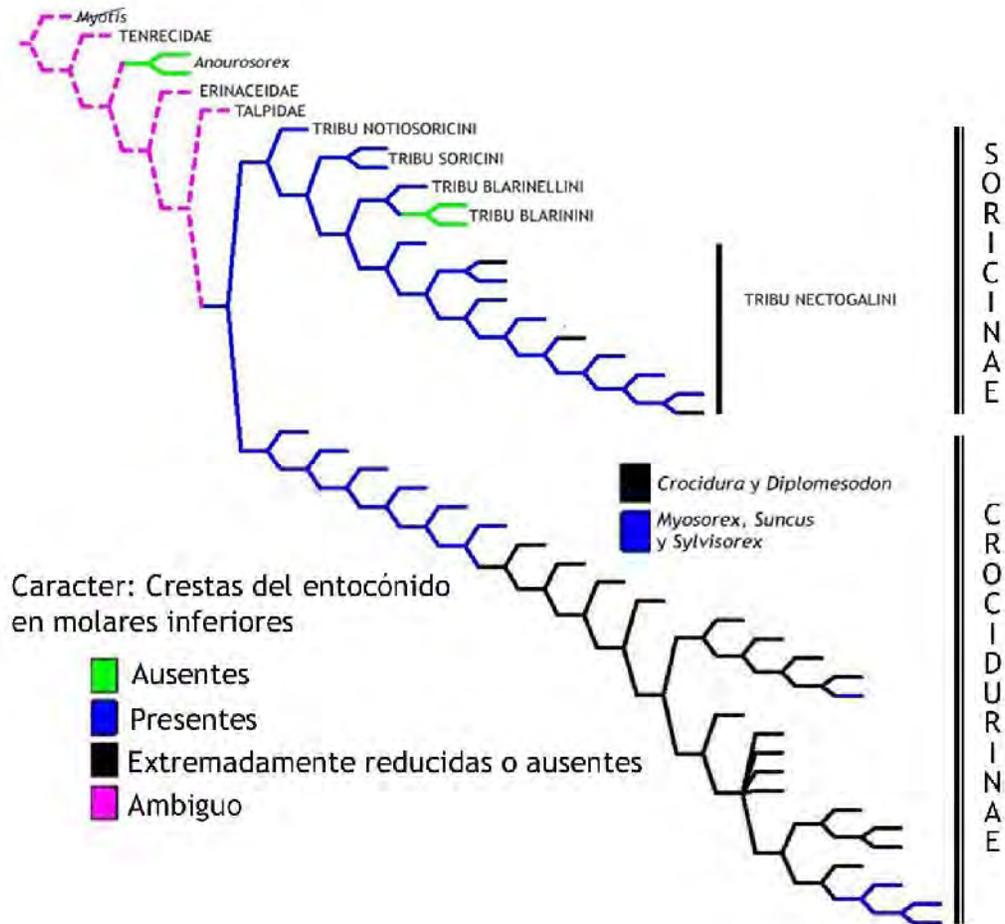


Figura 14. Optimización del carácter: Presencia - ausencia de la crestas del entocónido de los molares inferiores, sobre el análisis basado en secuencias del gen mitocondrial Citocromo b.

CONCLUSIONES

No se apoya que los erizos (*Erinaceidae*) son el grupo hermano de las musarañas (*Soricidae*).

La Familia *Soricidae* es parafilética, por no incluir al género *Anourosorex*.

Se sugiere la clasificación de las especies vivientes en dos subfamilias: *Crocidurinae* y *Soricinae*.

El análisis molecular y morfológico apoya a la tribu *Blarinellini* conformada por el género *Blarinellini*, por lo tanto, la tribu *Blarinini* clasifica a los géneros *Blarina* y *Cryptotis*.

La optimización de caracteres morfológicos nos indica la información de dichos caracteres en la taxonomía de la familia.

LITERATURA CITADA

- Arnason, U., J. Adegoke, K. Bodin, E. Born, Y. Esa, A. Gullberg, M. Nilsson, R. Short, X. Xu y A. Janke. 2002. Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 99: 8151 - 8156.
- Avise, J. 1994. *Molecular markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman y Hall.
- Baker, R. y R. Bradley. 2006. Speciation in mammals and genetic species concept. *Journal of Mammalogy*. 87 (4): 643 - 662.
- Baker, R., M. O'Neill y R. McAliley. 2003. A new species of desert shrew, *Notiosorex*, based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Occasional Papers. Museum of Texas Tech University*. 222: 1 + 1 - 12.
- Bedford, J., B., Orin, Mock y G. Steven. 2004. Novelities of conception in insectivorous mammals (Lipotyphla), particularly shrews. *Biological Reviews*. 79: 891 - 909.
- Björklund, M. 1999. Are third positions really that bad? A test using vertebrate Cytochrome b. *Cladistics*. 15 (2): 191 - 197.
- Bradley, R. y R. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: Cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*. 82 (4): 960 - 973.
- Brandley, M., A. Schmitz y T. Reeder. 2005. Partitioned bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology*. 54 (3): 373 - 390.
- Brant, S. y G. Ortí. 2002. Molecular phylogeny of short-tailed shrews, *Blarina* (Insectivora: Soricidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 22 (2): 163 - 173.
- Buttler, P. 1998. Fossil history of shrews in Africa. En Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 121 -132.
- Caccone, A., G. Gentile, C. Burns, E. Sezzi, W. Bergman, M. Ruelle, K. Saltonstall y J. Powell. 2004. Extreme difference in rate of mitochondrial and nuclear DNA evolution in a large ectotherm, Galápagos tortoises. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 794 - 798.
- Carraway, L. 1995. A key to the recent Soricidae of the western United States and Canada based primarily on dentaries. *The University of Kansas Natural History Museum. Occasional Papers*. 175: 1- 49.
- Carroll, D. y R. Bradley. 2005. Systematics of the genus *Sigmodon*: DNA sequences from Beta-Fibrinogen and Cytochrome b. *The Southwestern Naturalist* 50 (3): 342 - 349.
- Choate, J. 1968. Dental abnormalities in the short-tailed shrew, *Blarina brevicauda*. *Journal of Mammalogy*. 49: 251 - 258.
- Choate, J. 1970. Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. *University of Kansas Publications. Museum of Natural History*. 19 (3): 195 - 317.
- Dannelid, E. 1998. Dental adaptations in shrews. En Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 157 - 174.
- Douady, C., P. Chatelier, O. Madsen, W. de Jong, F. Catzeflis, M. Springer y M. Stanhope. 2002. Molecular phylogenetic evidence confirming the Eulipotyphla concept and in support of hedgehogs as the sister group to shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 25: 200 - 209.
- Ducommun, M., F. Jeanmaire-Besancon y P. Vogel. 1994. Shield morphology of curly overhair in 22 genera of Soricidae (Insectivora, Mammalia). *Revue suisse de Zoologie*. 101: 623 - 643.
- Dubey, S., N. Salamin, S. Ohdachi, P. Barrière y P. Vogel. 2007. Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonizations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 44 (1): 126 - 137.

- Dubey, S., N. Salamin, M. Ruedi, P. Barrière, M. Colyn y P. Vogel. 2008. Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48 (3): 953 - 963.
- Ellerman, J. y T. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. 1758 to 1946. British Musseum (Natural History). London.
- Fariás, I., G. Ortí, I. Sampaio, H. Schneider y A. Meyer. 2001. The Cytochrome b gene as a phylogenetic marker: the limits of resolution for analyzing among Cichlid fishes. *Journal of Molecular Evolution*. 53: 89 - 103.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*. 39: 783 - 791.
- Findley, J. 1955. Taxonomy and distribution of some American shrews. University of Kansas Publications. Museum of Natural History. 7: 613 - 618.
- Furió, A., Santos-Cubedo, R. Raef y J. Agustí. 2007. Evolutionary history of the African soricid *Myosorex* (Insectivora, Mammalia) out of Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 27 (4): 1018 - 1032.
- Fumagalli, L., P. Taberlet, D. Stewart, L. Gielly, J. Hausser y P. Vogel. 1999. Molecular phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 11 (2): 222 - 235.
- Galtier, N., B. Nabholz, S. Glèmin y G. Hurts. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*. 18: 4541 - 4550.
- George, S. 1986. Evolution and historical biogeography of soricine shrews. *Systematic Zoology*. 35 (2): 153 - 162.
- George, S. 1988. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex*. *Journal of Mammalogy*. 69: 443 - 461.
- Goloboff, P. 1998. *Principios Básicos de Cladística*. Buenos Aires. Sociedad Argentina de Botánica. 81 pp.
- Goloboff, P. 1999a. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*. 15 (4): 415 - 428.
- Goloboff, P. 1999b. *NONA (NO NAME) Versión 2*. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P., F. Farris y K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774 - 786.
- Hall, T. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 41: 95 - 98.
- Harris, A. 1998. Fossil history of shrews in North America. En Wójcik, J. y M. Wolsan (Eds.). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 133 - 156.
- Hausser, J., L. Fumagalli y P. Taberlet. 1998. Mitochondrial DNA evolution in shrews. En Wójcik, J. y M. Wolsan (Eds.). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 295 - 308.
- Hoffmann, R. 1985. A review of the genus *Soriculus* (Mammalia: Insectivora). *Journal of the Bombay Natural History Society* 82: 459 - 481.
- Honeycutt, R. 2008. Small changes, big results: evolution of morphological discontinuity in mammals. *Journal of Biology*. 7: 9.1 - 9.4.
- Hutterer, R. 1993. Order Insectivora. En: D. Wilson y D. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 69 - 130.
- Hutterer, R. 2005. Order Soricomorpha. En: D. Wilson y D. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*, third ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 220 - 311.
- Källersjö, M., V. Albert y J. Farris. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics*. 15: 91 - 93.

- Lovejoy, N. y M. de Araújo. 2000. Molecular systematics, biogeography, and population structure of Neotropical freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis*. *Molecular Ecology*. 9 (3): 259 - 268.
- Maddalena, T. y N. Bronner. 1992. Biological systematics of the endemic African genus *Myosorex* Gray, 1838 (Mammalia: Soricidae). *Israel Journal of Zoology*. 38: 245 - 252.
- Malia, M., R. Adkins, y M. Allard. 2002. Molecular support for Afrotheria and the polyphyly of Lipotyphla based on analyses of the growth hormone receptor gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 24: 91 - 101.
- Merriam, C. 1895. Revision of the shrews of the American genera *Blarina* and *Notiosorex*. *North American Fauna*. 10: 1 - 34
- McKenna, M. y S. Bell. 1997. Classification of mammals above species level. Columbia University Press, New York. XIII. 631.
- Mulcahy, D., B. Morrill y J. Mendelson. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography*. 33 (11): 1889 - 1904.
- Nikaido, M., K. Kawai, Y. Cao, M. Harada, S. Tomita, N. Okada y M. Hasegawa. 2001. Maximum likelihood analysis of the complete mitochondrial genomes of Eutherians and a reevaluation of the phylogeny of bats and insectivores. *Journal of Molecular Evolution*. 53: 508 - 516.
- Nikaido, M., Y. Cao, M. Harada, N. Okada y M. Hasegawa. 2003. Mitochondrial phylogeny of hedgehogs and monophyly of Eulipotyphla. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 28: 276 - 284.
- Nixon, K. 1999 - 2002. WinClada Versión. 1.0000. Publicado por el autor. Ithaca, NY, USA.
- Nixon, K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15 (4): 407 - 414.
- Nixon, K. y Carpenter, J. 1993. On outgroups. *Cladistics*. 9 (4): 413 - 426.
- Irwin, D., T. Kocher y A. Wilson. 1991. Evolution of the Cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*. 32 (2): 128 - 144.
- Ohdachi S., M. Hasegawa, M. Iwasa, P. Vogel, T. Oshida, L.-K. Lin y H. Abe. 2006. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology*. 270 (1): 177 - 191. Erratum: *Journal of Zoology*. 270 (1): 199 - 200.
- Prychitko, T y W. Moore. 2000. Comparative evolution of the mitochondrial cytochrome b gene and nuclear α -fibrinogen intron 7 in woodpeckers. *Molecular Biology and Evolution*. 17 (7): 1101 - 1111.
- Quérouil, S., R. Hutterer, P. Barrière, M. Colyn, J. Peterhans y E. Verheyen. 2001. Phylogeny and evolution of African shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from 16s rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 20: 185 - 195.
- Repenning, C. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. Classification, historical zoogeography, and temporal correlation of the shrews. Geological Survey Professional Paper. 565: 1 - 74.
- Reumer, J. 1998. Classification of the fossil and recent shrews. En: Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 5 - 22.
- Ruedi, M. 1998. Protein evolution in shrews. En Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 269 - 294.
- Sanderson, M. 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: a critique. *Systematic Biology*. 44: 299 - 320.
- Shinohara, A., K. Campbell y H. Susuki. 2003. Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew moles, and desmans from the new and old worlds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 247-258

- Smith, M. y J. 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.
- Stanhope, M., V. Waddell, O. Madsen, W. de Jong, S. Hedges, G. Cleven, D. Kao y M. Springer. 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 95 (17): 9967 - 9972.
- Stirton, R. 1930. A new genus of Soricidae from the Barstow Miocene of California. *University of California Publications. Bulletin of the Department of Geological Sciences*. 19 (8): 217 - 228.
- Swofford, D., G. Olsen, P. Waddell y D. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. En: *Molecular Systematics*. D. M. Hillis, C. Morowitz y B. K. Mable. Eds. 2nd ed. pp. 407 - 514. Sinauer Sunderland. MA.
- Swofford, D. 2001. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Versión 4. Sunderland. MA: Sinauer Associates Inc.
- Symonds, M. 2005. Phylogeny and life histories of the 'Insectivora': controversies and consequences. *Biological Reviews*. 80 (1): 93-128.
- Taylor, J. 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. En: Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 309 - 346.
- Vaughan, A., M. Ryan y N. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*. Fourth Edition. Thompson Learning. USA. 565.
- Vawter, L. y Brown W. 1986. Nuclear and mitochondrial DNA comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clocks. *Science*. 234 (4773): 194 - 196.
- Villa, B. y F. Cervantes. 2003. *Los Mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamérica S.A. de C.V. Instituto de Biología. UNAM. México. 140 pp + Disco Compacto.
- Waddell, P. y S. Shelley. 2003. Evaluating placental interordinal phylogenies with novel sequences including RAG1, cfibrinogen, ND6, and mt-tRNA, plus MCMC-driven nucleotide, amino acid, and codon models. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 28: 197 - 224.
- Wiens, J. 2006. Missing data and the design of the phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics*. 39 (1): 34 - 42.
- Wolsan, M. y R. Hutterer. 1998. A list of the living species of shrews. En: Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. Białowieża. 425 - 448.
- Woodman, N. y Péfaur, J. 2008. "Order Soricomorpha Gregory, 1910". Pp. 177-187 En: *Mammals of South America. Volume I: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. (Ed. Gardner, A.L.). University of Chicago Press.

CAPÍTULO II

Historia evolutiva del grupo de especies *Cryptotis mexicana* (Soricidae)

INTRODUCCIÓN

Género *Cryptotis* y los grupos de especies

El género *Cryptotis* posee 30 especies y su distribución se restringe al continente Americano (Hall 1981; Reumer 1998; Hutterer 2005). En México se distribuye el mayor número de especies del género: 14 (Hutterer 2005; Carraway 2007). La baja capacidad de dispersión de estos pequeños mamíferos, así como una estrecha relación con su hábitat, se reflejan en un alto número de endemismos y en distribuciones geográficas muy restringidas. Dichas características invitan a estudiar este grupo taxonómico para comprender los patrones de diferenciación de la biodiversidad mexicana que habita ecosistemas amenazados. Desafortunadamente, en México, existen pocos estudios enfocados a conocer la historia evolutiva de este grupo de mamíferos.

Estos estudios se han orientado a comprender los límites de especie y sus relaciones filogenéticas con base en caracteres morfológicos (Choate 1970; Woodman y Timm 1993, 1999, 2000; Woodman 2005a; Woodman y Morgan 2005; Carraway 2007). Como resultado de esto, se ha agrupado a los taxones en cuatro grupos de especies (Cuadro 1): el grupo *C. mexicana* con nueve especies; el grupo *C. thomasi* con ocho; el grupo *C. parva* que contiene a tres, y por último, el grupo *C. nigrescens* con siete (Woodman et al. 2003). Otras tres especies, *C. endersi*, *C. gracilis* y *C. magna* permanecen en una ubicación incierta y se conocen como “especies relicto” (Choate 1970), ya que se cree poseen caracteres primitivos.

No obstante la carencia de validez taxonómica de los grupos de especies dentro del género (Choate 1970), éstos han servido como hipótesis filogenéticas basadas en caracteres morfológicos y afinidades geográficas que pueden ponerse a prueba con nueva evidencia y material biológico recientemente colectado (Woodman y Timm 1993, 1999, 2000; Woodman et al. 2003). A la fecha, las evaluaciones filogenéticas en torno a los grupos de especies se han basado en morfología, sin embargo el muestro de los grupos ha sido escaso (Woodman y Timm 1999; 2000; Woodman 2005a) y por lo tanto las inferencias filogenéticas y la circunscripción de los grupos siguen siendo preliminares.

Cuadro 1. Especies y grupos de especies de musarañas de cola corta del género *Cryptotis*, y los países en donde se distribuyen (Choate 1970; Hutterer 2005; Ramírez-Pulido et al. 2005; Carraway 2007; Woodman y Péfaur 2008).

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN
Grupo <i>Cryptotis mexicana</i>	
<i>C. alticola</i>	México
<i>C. goldmani</i>	México
<i>C. goodwini</i>	México, Guatemala, El Salvador y Honduras
<i>C. griseoventris</i>	México y Guatemala
<i>C. mexicana</i>	México
<i>C. nelsoni</i>	México
<i>C. obscura</i>	México
<i>C. peregrina</i>	México
<i>C. phillipsii</i>	México
Grupo <i>Cryptotis thomasi</i>	
<i>C. equatoris</i>	Ecuador
<i>C. medellinia</i>	Colombia
<i>C. meridensis</i>	Venezuela
<i>C. montivaga</i>	Ecuador
<i>C. peruviansis</i>	Perú
<i>C. squamipes</i>	Colombia
<i>C. tamensis</i>	Colombia
<i>C. thomasi</i>	Colombia
Grupo <i>Cryptotis parva</i>	
<i>C. orophila</i>	Honduras, El Salvador y Costa Rica
<i>C. parva</i>	Canadá, EUA y México
<i>C. tropicalis</i>	México, Belice y Guatemala
Grupo <i>Cryptotis nigrescens</i>	
<i>C. brachyonyx</i>	Colombia
<i>C. colombiana</i>	Colombia
<i>C. hondurensis</i>	Honduras, Guatemala, El Salvador y Nicaragua
<i>C. mayensis</i>	México, Belice y Guatemala
<i>C. mera</i>	Colombia y Panamá
<i>C. merriami</i>	México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua y Costa Rica
<i>C. nigrescens</i>	Costa Rica y Panamá
"Especies relicto"	
<i>C. endersi</i>	Panamá
<i>C. gracilis</i>	Costa Rica y Panamá
<i>C. magna</i>	México

Historia natural y distribución geográfica

El grupo *Cryptotis mexicana* es el más diverso de los cuatro grupos de especies del género, con nueve especies, siete de las cuales son endémicas de México (Woodman et al. 2003; Woodman 2005a; Ramírez-Pulido et al. 2005; Carraway 2007). Se ha sugerido que el centro de origen y diversificación del grupo es el sureste de México; en particular, el Istmo de Tehuantepec puede haber sido trascendental en la historia biogeográfica de estos mamíferos (Duellman 1960; Choate 1970; Woodman y Timm 1999). Un aumento de la aridez durante el Pleistoceno en el Istmo pudo haber sido un evento vicariante que explicaría la radiación del grupo (Choate 1970; Woodman y Timm 1999).

Hoy en día, las especies del grupo *Cryptotis mexicana* están asociadas a los bosques mesófilos de montaña, bosques templados y selvas tropicales. La distribución de este grupo de musarañas es fragmentada, como la de los bosques montañosos, análoga a un archipiélago (Foster 2001; Luna-Vega et al. 2001; García-Moreno et al. 2004). Varias especies del grupo *Cryptotis mexicana* se encuentra en Oaxaca: *C. goldmani*, *C. mexicana*, *C. phillipsii* y *C. peregrina*, las dos últimas endémicas del estado. *C. obscura* y *C. alticola* se distribuyen alopátricamente en el noreste y en el centro del país, respectivamente. *Cryptotis goodwini* y *C. griseoventris* presentan la distribución más oriental al este del Istmo de Tehuantepec. Por último, *C. nelsoni*, endémica de la Sierra de Los Tuxtlas, se encuentra aislada geográficamente del resto de las especies (Merriam 1895; Choate 1970; Figura 1).

Taxonomía del grupo *Cryptotis mexicana*

Inicialmente el grupo *Cryptotis mexicana* se conformaba por cuatro subespecies de *C. mexicana* (*C. m. mexicana*, *C. m. nelsoni*, *C. m. peregrina* y *C. m. obscura*), dos subespecies de *C. goldmani* (*C. g. alticola* y *C. g. goldmani*) y *C. goodwini*. Sin embargo, los caracteres externos y del cráneo son insuficientes para lograr diferencias entre varias especies (Choate 1970; Guevara 2005). Recientemente, con base en análisis morfológicos y morfométricos se elevó a cada una de las subespecies a nivel específico y se incorporó a *C. griseoventris* como parte de este grupo (Woodman y Timm 1999).

Posteriormente, al comparar el esqueleto poscranial de las poblaciones de *Cryptotis peregrina* en el estado de Oaxaca, se encontraron diferencias significativas en la forma del húmero entre dos poblaciones, y se reconoció a una especie más que se distribuye en la Sierra Sur de Oaxaca: *C. phillipsii* (Woodman y Timm 2000). Dicha especie se caracteriza por un desarrollo del húmero considerado como el plesiomórfico

del grupo. Así, el grupo *C. mexicana* se encuentra conformado en la actualidad por nueve especies.

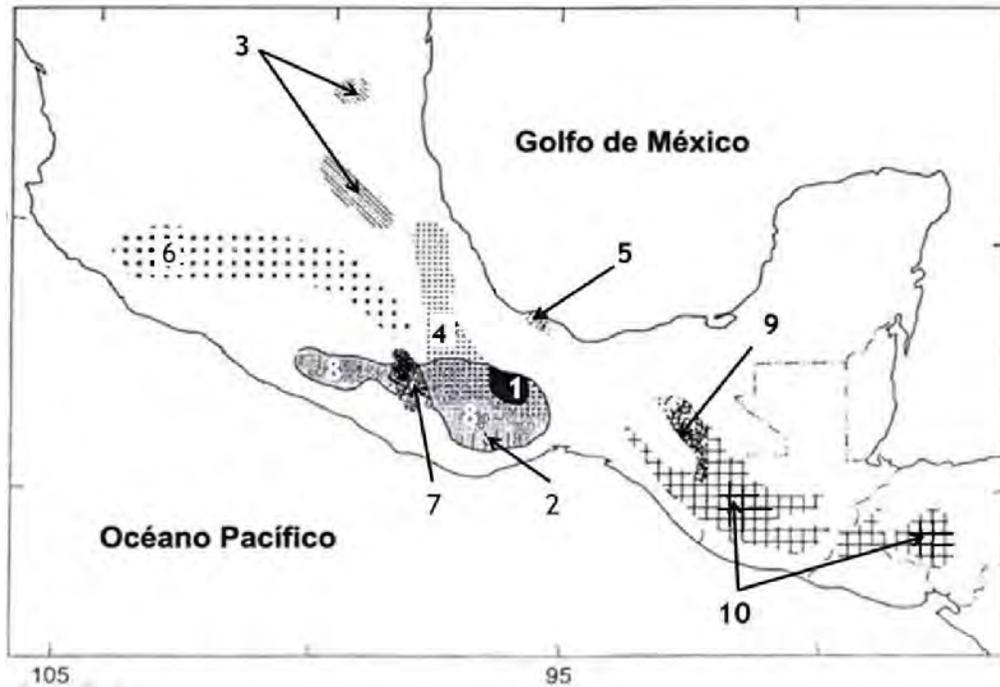


Figura 1. Áreas de distribución de *Cryptotis magna* (1) y las especies del grupo *C. mexicana*). 2, *C. phillipsi*. 3, *C. obscura*. 4, *C. mexicana*. 5, *C. nelsoni*. 6, *C. alticola*. 7, *C. peregrina*. 8, *C. goldmani*. 9, *C. griseoventris*. 10, *C. goodwini* (Modificado de Woodman 2005a).

Cabe destacar que todos los taxones del grupo *Cryptotis mexicana* se caracterizan por el cambio en el tamaño de las patas y en la forma del húmero (Choate 1970; Woodman y Timm 1999, 2000; Woodman et al. 2003; Woodman 2005a; Figura 2); por la posición inclinada del borde anterior del proceso coronoide de la mandíbula, formando un ángulo recto; por la presencia de su cóndilo articular alto y por la posición de la placa cigomática con respecto a los dientes superiores (Choate 1970; Woodman 2005a; Figura 3).

Sin embargo, dentro del grupo *Cryptotis mexicana* se han reconocido a dos subgrupos o complejos de especies. El primero de ellos es el complejo *C. mexicana* que agrupa a *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* y *C. phillipsi*; el segundo es el complejo *C. goldmani* con *C. alticola*, *C. goldmani*, *C. goodwini*, *C. griseoventris* y *C. peregrina*. La separación entre ambos grupos se debe a que el complejo *C. goldmani* presenta un mayor desarrollo de las extremidades delanteras, mostrando garras y húmeros más anchos y largos que el complejo *C. mexicana* (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a). El aumento en tamaño de las extremidades delanteras es clave para sugerir que el grupo

C. thomasi, distribuido en el norte de Los Andes en Suramérica, es hermano del grupo *C. mexicana* (complejos *C. goldmani* y *C. mexicana*; Woodman et al. 2003; Woodman y Morgan 2005).

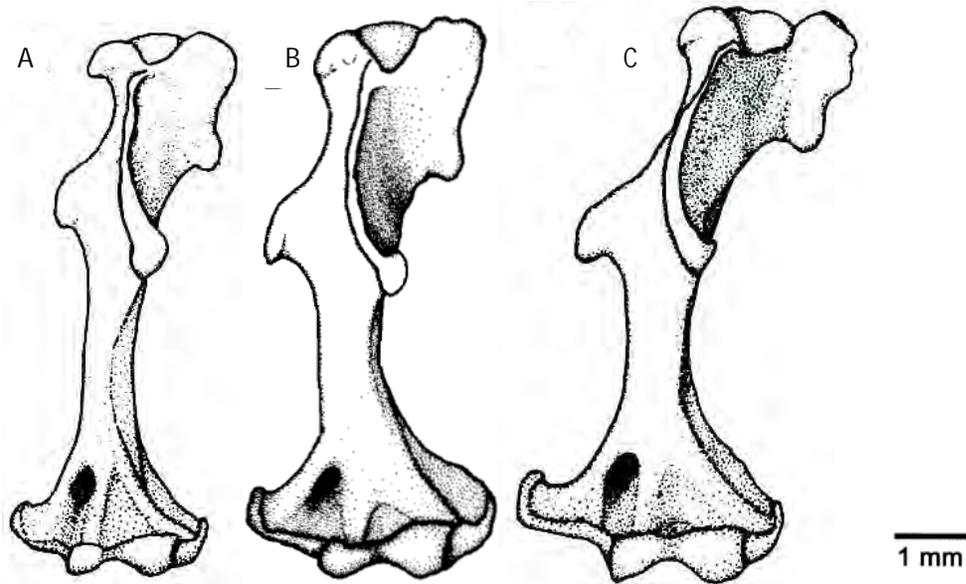


Figura 2. Variación en la forma del húmero entre tres grupos de especies del género *Cryptotis*. (A) *C. nigrescens*. (B) *C. thomasi*. (C) *C. mexicana* (Woodman 2002; Woodman et al. 2003).

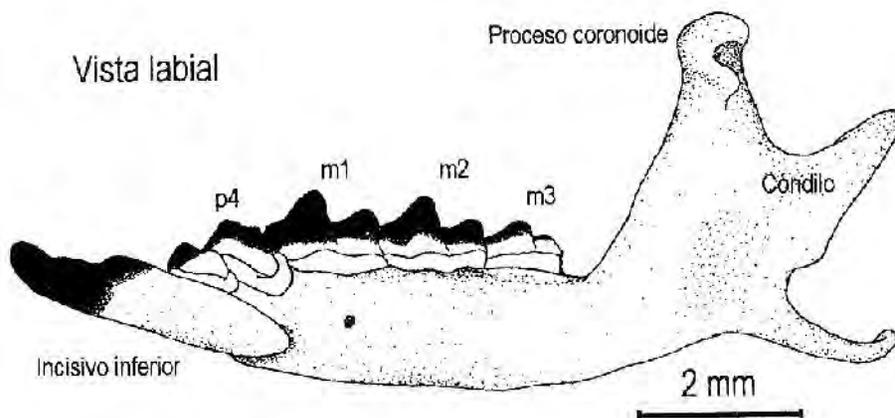


Figura 3. Mandíbula de una musaraña del género *Cryptotis* (p: premolar; m: molar; Figura: Lázaro Guevara).

Cabe señalar que una de las especies interesante por su historia taxonómica es *Cryptotis magna*. Esta musaraña tiene una distribución muy restringida y es endémica del norte de Oaxaca, México (Robertson y Rickart 1975). Se ha propuesto una relación

cercana con el grupo *C. mexicana* (Woodman 2005a); sin embargo, faltan análisis rigurosos que apoyen esta hipótesis. *Cryptotis magna* es la musaraña de mayor tamaño en México y el norte de Centro América, y ha sido clasificada como una “especie relicto” dentro de un grupo polifilético (Choate 1970).

Estado actual del conocimiento taxonómico

A pesar del avance logrado con las reconstrucciones filogenéticas dentro del grupo *Cryptotis mexicana* (complejos *C. goldmani* y *C. mexicana*), existe discrepancia sobre algunas de las relaciones interespecíficas (Figuras 4 y 5). El análisis de los caracteres del esqueleto poscranial y el análisis morfométrico han aportado mayor evidencia para evaluar los límites entre especies y sus relaciones filogenéticas (Woodman y Timm 1999, 2000; Woodman 2005a; Woodman y Morgan 2005; Guevara 2005; Guevara et al. 2009).

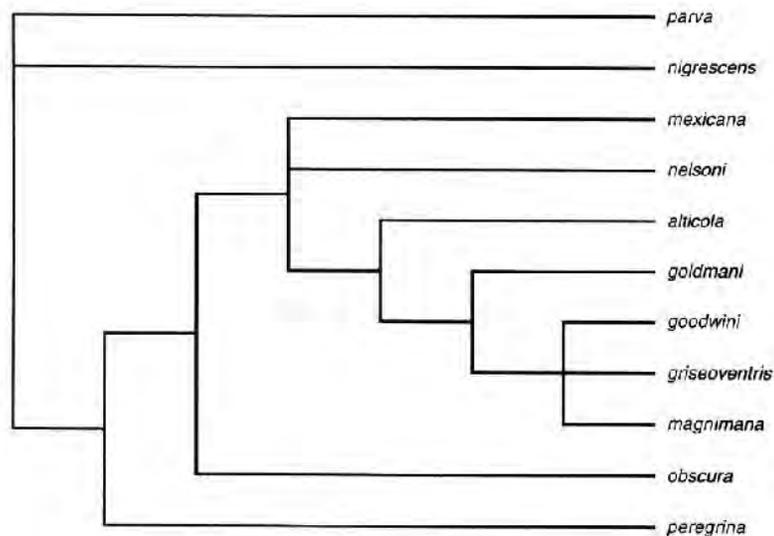


Figura 4. Árbol de consenso del primer análisis filogenético del grupo de especies *Cryptotis mexicana* basado en caracteres de cráneo y esqueleto poscranial. Todos los terminales, incluidos el grupo externo, son del género *Cryptotis*; *magnimana* = *C. goodwini magnimana* (Woodman y Timm 1999).

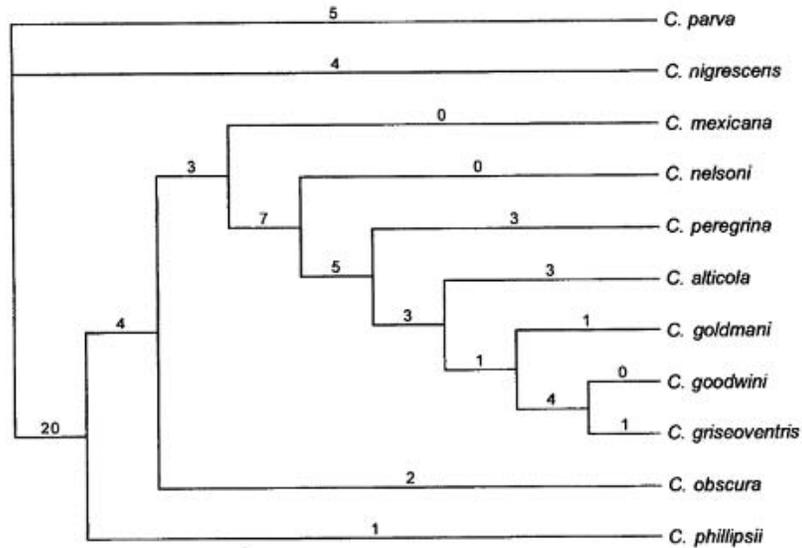


Figura 5. Hipótesis filogenética del grupo de especies *Cryptotis mexicana* basada en caracteres morfológicos, con *C. parva* y *C. nigrescens* como grupos externos (Woodman y Timm 2000).

Con la inclusión de *Cryptotis magna* y dos caracteres más en los análisis, para un total de 34, se encontró apoyo para las nueve especies dentro del grupo de especies *C. mexicana* (Woodman 2005a), siendo una agrupación natural de especies (Figura 6). Sin embargo, los análisis siguen empleando como grupo externo a especies del mismo género, con lo cual podemos afirmar que la monofilia del grupo *C. mexicana* no se ha evaluado con rigurosidad. La politomía al interior del grupo *C. mexicana* involucra a muchas especies, lo cual puede ser resultado de la falta de caracteres, el conflicto entre los caracteres o el escaso muestreo de grupo externo.

Al analizar la matriz de los datos morfológicos del último estudio en el que se apoya la monofilia del grupo *Cryptotis mexicana* (Woodman 2005a), se puede observar que seis de los 34 caracteres incluidos no son informativos bajo el criterio de parsimonia. Por lo tanto, los valores reportados por Woodman (2005a; L=124; CI=0.78; RI=0.82) son distintos a los del reanálisis en este estudio (L=111; CI=0.75; RI=0.82; reanálisis).

Dichos caracteres podrían resultar informativos si se amplía el muestreo de las especies y se observa variación interespecífica. Los caracteres sin información para la parsimonia son: la disposición de la muesca sigmoidea inferior, la forma del tercer premolar inferior, la longitud de los pelos de guardia dorsales, la posición del ectolofo en el primer molar superior, el tipo de dentición y el tamaño del proceso troclear del calcáneo (ver apéndice en Woodman 2005a).

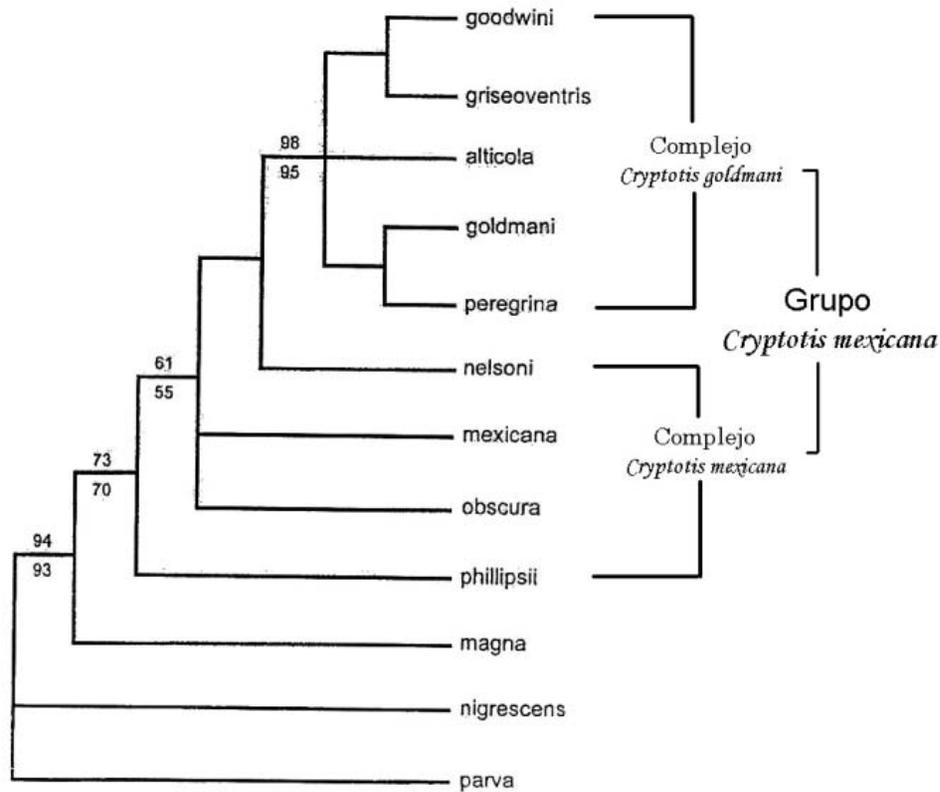


Figura 6. Árbol de consenso que muestra las relaciones de las nueve especies del grupo *Cryptotis mexicana* y a la circunscripción del grupo *Cryptotis mexicana* con sus dos complejos: *C. goldmani* y *C. mexicana* (Modificado de Woodman 2005a).

Conflicto entre hipótesis filogenéticas

Entre las musarañas, al igual que otros mamíferos pequeños como roedores y murciélagos, es complicado distinguir especies hermanas si solo recurrimos a la evidencia morfológica. Existe un patrón de similitud o identidad morfológica en donde la primera diferencia se observa en cambios de tamaño y después o en menor grado en atributos morfológicos como la "aparición" o "desaparición" de estructuras (Bradley y Baker 2001; Baker y Bradley 2006). Desafortunadamente, tamaños de muestra inapropiados, la falta de material óseo en buen estado y sobre todo la falta de rigor en el muestreo de grupo externo y grupo interno ha impedido la generación de hipótesis robustas sobre los grupos de especies en el género, en particular sobre el grupo *Cryptotis mexicana*. Por lo tanto, las fuentes de evidencia alternas como las moleculares, y un muestreo de especies más amplio dentro y fuera del género *Cryptotis* pueden fortalecer el conocimiento sobre la taxonomía y sistemática del grupo.

A pesar del avance generado por los estudios morfológicos recientes, la delimitación de los grupos de especies del género *Cryptotis* sigue en espera de la adición de más evidencia, como los datos moleculares combinados con los datos

morfológicos. Es importante resaltar, que la distinción taxonómica de cada grupo de especies es una evidencia evolutiva que puede ser una herramienta para identificar las prioridades de conservación en el país.

HIPÓTESIS

El género *Cryptotis* se conforma por varios grupos de especies.

El grupo de especies *Cryptotis mexicana* es monofilético y está comprendido por 9 especies: *C. alticola*, *C. goldmani*, *C. goodwini*, *C. griseoventris*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura*, *C. peregrina* y *C. phillipsii*.

Los caracteres morfológicos empleados tradicionalmente apoyarán a los grupos de especies del género *Cryptotis*.

OBJETIVOS

Poner a prueba la monofilia del grupo de especies *Cryptotis mexicana*.

Generar una hipótesis acerca de la historia evolutiva del grupo *C. mexicana*.

Analizar la contribución de caracteres morfológicos y moleculares en la sistemática del género *Cryptotis*.

MATERIALES Y MÉTODO

Muestreo y grupos externos

Se construyó una matriz con base en el resultado del análisis presentado en el Capítulo I, el cual incluyó a todos los representantes disponibles de la Familia Soricidae (Capítulo I). El objetivo fue reducir la matriz para reducir el tiempo de análisis al implementar la Inferencia Bayesiana e incorporar caracteres morfológicos a los moleculares.

Dicha matriz incluyó a representantes de la tribu Blarinini con *Blarina brevicauda* y *B. hylophaga*, más las especies del grupo *Cryptotis mexicana* (sensu Woodman 2005a): complejo *Cryptotis goldmani* (*C. goldmani*, *C. peregrina*, *C. goodwini*, *C. griseoventris* y *C. alticola*); complejo *C. mexicana* (*C. nelsoni*, *C. mexicana*, *C. obscura* y *C. phillipsii*); taxones de los grupos *C. thomasi* (*C. squamipes* y *C. thomasi*); *C. parva* (*C. parva*); *C. nigrescens* (*C. colombiana* y *C. mayensis*); y *C. magna* considerada dentro del grupo de “especies relicto” (Cuadro 1). Se incluyeron una especie de cada uno de los géneros del resto de las tribus de la subfamilia Soricinae (Blarinellini, Notiosoricini, Nectogalini y Soricini). Como grupo externo funcional se eligió a *Crocidura fuliginosa* (Subfamilia Crocidurinae). Se calcularon distancias genéticas no corregidas en PAUP 4.0B10 (Kimura-2 parámetros; Swofford 2001).

Morfología

Se examinaron 21 de las 30 especies del género *Cryptotis* (*C. alticola*, *C. brachyonyx*, *C. colombiana*, *C. equatoris*, *C. goldmani*, *C. goodwini*, *C. griseoventris*, *C. magna*, *C. mayensis*, *C. medellinia*, *C. mexicana*, *C. montivaga*, *C. nelsoni*, *C. nigrescens*, *C. obscura*, *C. parva*, *C. peregrina*, *C. phillipsii*, *C. squamipes*, *C. tamensis* y *C. thomasi*), a *Blarina brevicauda* y *Sorex saussurei* (Hutterer 2005). De las 21 especies de *Cryptotis* revisadas, 14 se incluyeron en el análisis molecular ya que se logró acceder a muestras para la secuenciación del gen *Cyt b*. La revisión de todas las especies posibles contribuyó a un mejor entendimiento de la variación en caracteres morfológicos dentro y entre las especies.

En total se examinaron 466 ejemplares preservados en líquido o en piel y esqueleto de los géneros *Cryptotis* y *Blarina* depositados en 13 colecciones biológicas (Cuadro 2). Se midieron 20 variables de los 327 individuos para los cuales hubo esqueleto disponible con ayuda de un estereoscopio con ocular micrométrico o con un calibrador electrónico marca Mitutoyo con precisión de 0.01 mm, según fue el caso (Apéndice III).

Los 11 caracteres codificados se seleccionaron con base en el valor que han tenido en la taxonomía del grupo y en la baja variación intraespecífica observada en la muestra examinada. El objetivo fue analizar la evolución de los caracteres. Los caracteres para los géneros *Blarinella*, *Crocidura*, *Chodsigoa*, *Chimarrogale*, *Episoriculus*, *Nectogale*, *Neomys* y *Soriculus* se codificaron con base en la literatura (Ellerman y Morrison-Scott 1951; Repenning 1967; Reumer 1998) y por medio de la consulta del material fotográfico hecho disponible por el American Museum of Natural History (Lawrence 1993; <http://research.amnh.org/mammalogy/types/index.php>, 2009; Apéndice III).

Cuadro 2. Colecciones biológicas nacionales y extranjeras consultadas para la revisión morfológica de ejemplares de musarañas (Familia Soricidae).

Colección Biológica	Institución	Ciudad y País	Acrónimo
Colección Nacional de Mamíferos	Instituto de Biología, UNAM	D.F., México	CNMA
Museo de Zoología Alfonso L. Herrera	Facultad de Ciencias, UNAM	D.F., México	MZFC
Museo de Vertebrados	Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán	Mérida, México	UADY
Colección Mastozoológica	Colegio de la Frontera Sur Unidad San Cristóbal de las Casas	San Cristóbal de las Casas, México	ECOSUR
Colección de Mamíferos	Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia	Bogotá, Colombia	ICN
Colección Teriológica	Instituto de Biología, Universidad de Antioquia	Medellín, Colombia	CTUA
Colección de Vertebrados	Instituto Alexander von Humboldt	Villa de Leyva, Colombia	IAvH
Colección de Mamíferos	Universidad del Valle	Cali, Colombia	UV
Colección Mastozoológica	Universidad del Cauca	Popayán, Colombia	MHNUC
Museo de La Salle	Universidad de La Salle	Bogotá, Colombia	MLS
Museo Javeriano de Historia Natural "Lorenzo Uribe Uribe"	Pontificia Universidad Javeriana	Bogotá, Colombia	MUJ
Museo de Zoología	Pontificia Universidad Católica del Ecuador	Quito, Ecuador	QCAZ
Colección de Mamíferos	Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales	Quito, Ecuador	MECN

Análisis filogenético

Parsimonia

Para la matriz analizada bajo el criterio de parsimonia se eliminaron los caracteres no informativos, con lo que ésta quedó constituida por 58 terminales y 459 caracteres potencialmente informativos. Para la explicación sobre edición y alineamiento de secuencias ver Capítulo I. El alineamiento de las secuencias está disponible a los interesados que lo soliciten al autor. Los 11 caracteres morfológicos se agregaron a la matriz de datos moleculares en el programa Winclada (Nixon 1999 - 2002). La matriz fusionada quedó constituida por 470 caracteres y 58 terminales, para poder realizar un análisis combinado (Nixon y Carpenter 1996; Luckow y Bruneau 1997).

Dicha matriz se analizó por parsimonia con el programa TNT (Tree Analysis Using New Technology; Goloboff et al. 2008) combinando las estrategias: parsimonia Ratchet (Nixon 1999), búsqueda sectorial, deriva de árboles y fusión de árboles (Goloboff 1999a). Sobre los árboles más parsimoniosos se hizo una búsqueda más completa con TBR (Tree Bisection and Reconnection) hasta completar la memoria con 10,000 árboles usando Nona (Goloboff 1999b), colapsando las ramas con soporte ambiguo. Los árboles más parsimoniosos se utilizaron para generar un árbol de consenso con la opción Nelsen (colapso y consenso). El soporte de las ramas se estimó por medio análisis de jackknife y bootstrap con 1,000 réplicas en el programa TNT, siguiendo la misma estrategia de búsqueda. Los valores se calcularon sobre el consenso de los árboles más parsimoniosos.

Inferencia Bayesiana

Se realizaron tres tipos de análisis, dos con particiones de los datos (Análisis bayesiano por particiones) y uno con el gen completo. A pesar de las controversias sobre cómo analizar los datos heterogéneos (Sánchez-Villagra y Williams 1998; Marshall et al. 2006), las particiones fueron elegidas a priori con base en las características de los datos, considerándolos estimados independientes (Nixon y Carpenter 1996; Brandley et al. 2005). A continuación se describen la selección del modelo y los priors para cada uno de los análisis y, al final, las opciones para la Inferencia Bayesiana, compartidas por los tres análisis. Los análisis se llevaron a cabo en el programa Mr. Bayes v. 3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist 2001; Ronquist y Huelsenbeck 2003).

Partición I: Posiciones en el codón (ADN)

El segundo análisis se realizó por posiciones del codón, debido a las limitantes o características bioquímicas y evolutivas de las tres posiciones en el gen Citocromo b (Irvin et al. 1991; Meyer 1994; Farías et al. 2001). El modelo de sustitución para las tres posiciones del codón seleccionado por el Criterio de Información de Akaike en Modeltest

3.7 fue el modelo GTR+I+G (AIC; Posada and Crandall 1998). A pesar de que se emplea el mismo modelo para cada una de las posiciones, los parámetros son distintos.

Se independizaron los parámetros entre las posiciones del codón, es decir, cada una tiene su propio grupo de parámetros (parámetros: topología, longitud de las ramas, frecuencias de los nucleótidos, tasas de sustitución, proporción de sitios invariables y la distribución gamma). Debido a que los valores predeterminados asumen que todos los caracteres evolucionan bajo la misma tasa (cambios esperados por sitio a lo largo del árbol), se cambió esta opción establecida, lo cual permitió que cada una de las particiones tuviera distinta tasa de sustitución

Partición II: ADN y Morfología

Este análisis se hizo al dividir el gen Citocromo b (ADN) y los datos morfológicos (Standard). La partición de los datos moleculares incluyó a los 1140 caracteres (1-1140) y los 11 caracteres morfológicos (1141-1151). Para los datos moleculares el modelo de sustitución seleccionado por el Criterio de Información de Akaike en Modeltest 3.7 fue el modelo GTR+I+G (AIC; Posada and Crandall 1998). Para los datos morfológicos se cambió la forma de la tasa de variación a la opción gamma. De manera similar que en el análisis por posiciones del codón, se permitió que las dos particiones cambiaran bajo distintas tasas. Debido a que el programa asume que todos los caracteres morfológicos son desordenados, se eligió cambiar a la opción de ordenado o aditivo cuando es posible postular una secuencia lógica de la evolución del carácter (caracteres: 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 10 y 11; Apéndice IV).

Gen completo (Cyt b)

El modelo de sustitución seleccionado por el Criterio de Información de Akaike en Modeltest 3.7 fue el modelo GTR+I+G (AIC; Posada and Crandall 1998). Los parámetros para este modelo fueron la proporción de sitios invariables (0.4729), la forma de la distribución gamma (0.8543) y la composición de las bases estimadas de la matriz de datos (A: 0.3665, C: 0.3175, G: 0.0573 y T: 0.2587).

Opciones del análisis

La Inferencia Bayesiana se basó en dos análisis para cada una de las tres estrategias, cada análisis con 5,000,000 de generaciones. Estos análisis inician de manera independiente desde distintos árboles al azar, en espera de que no alcancen una estacionalidad en un óptimo local. Cada análisis estuvo conformado por cuatro cadenas de Markov muestreadas cada 1000 generaciones. Se descartó el primer 25% de los árboles (burnin). Los árboles restantes y sus parámetros estimados se guardaron, los cuales sirvieron para generar un árbol de consenso por mayoría (50%).

RESULTADOS

Análisis filogenético

Parsimonia

Se obtuvieron 69 árboles igualmente parsimoniosos (L: 2975; CI: 0.27; RI: 0.64), con los cuales se obtuvo el árbol de consenso (Figura 7). Al explorar los 69 árboles más parsimoniosos, se observa que en 47 hipótesis *Blarinella griselda* es el grupo hermano de la tribu Blarinini. En el resto (22 hipótesis), las especies del género *Sorex* son el grupo hermano de la tribu Blarinini, y *Blarinella griselda* aparece más cercana a la tribu Nectogalini. Estas alternativas se reflejan en el árbol de consenso como una politomía que involucra a todas las tribus.

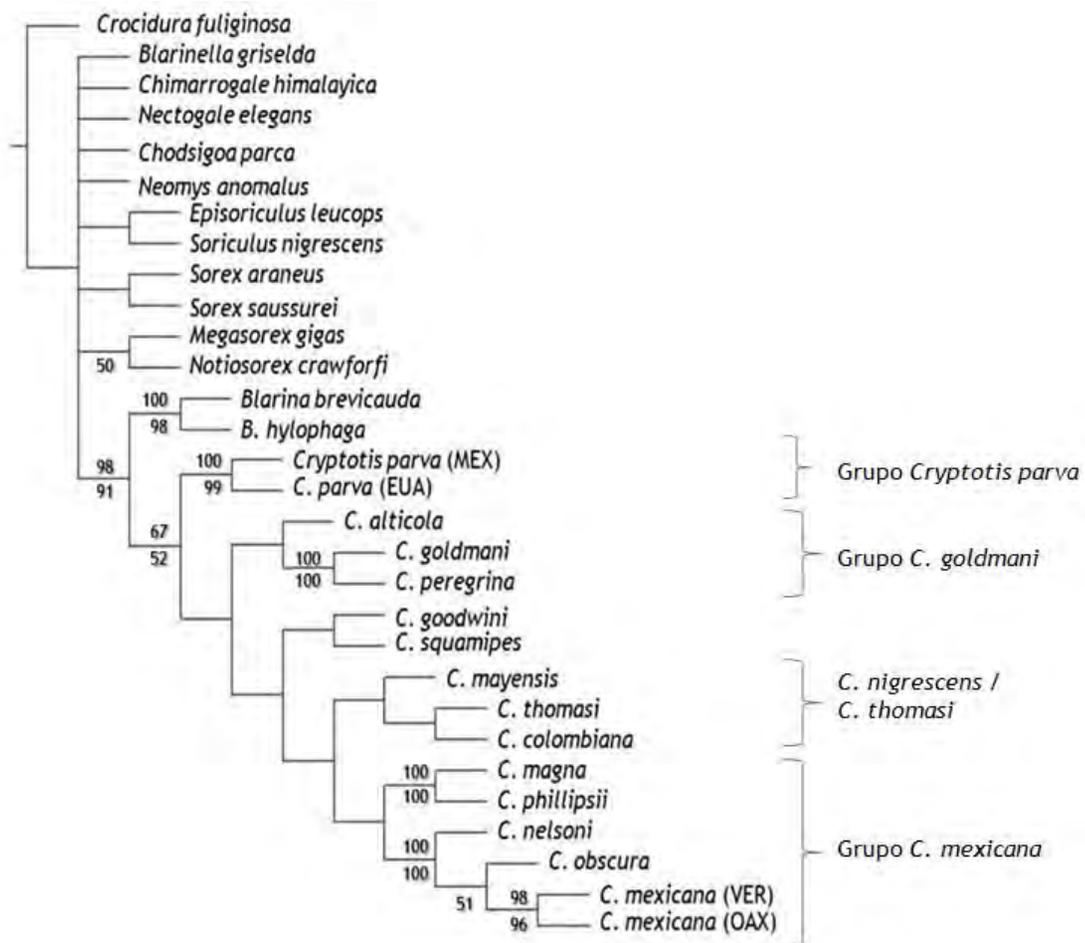


Figura 7. Hipótesis filogenética de las relaciones entre musarañas del género *Cryptotis*, con base en el criterio de parsimonia. Árbol de consenso de 69 hipótesis alternativas (10 nodos colapsados; L: 3172. CI: 0.25; RI: 0.60). El valor sobre la rama indica el valor de jackknife y el valor debajo indica el de bootstrap. MEX: Muestras de México, EUA: Muestras de EUA; VER: Muestra de Veracruz, Méx. OAX: Muestras de Oaxaca, Méx.

Se recupera la tribu Blarinini con los géneros *Blarina* y *Cryptotis* con valores altos de apoyo (98% y 91%). Se apoya la monofilia del género *Cryptotis* (67% y 52%). *Cryptotis parva* es el primer linaje que se desprende dentro del género y se forman dos grupos en la especie. Un clado agrupa a las muestras del centro y sur de EUA y el otro clado se conforma por las muestras del norte y sureste de México. *Cryptotis alticola*, *C. goldmani* y *C. peregrina* con distribución al oeste del Istmo de Tehuantepec forman un grupo monofilético (Grupo *C. goldmani*). Este grupo es hermano de *C. goodwini* y *C. squamipes*. *Cryptotis magna* se agrupa con las cuatro especies consideradas como parte del complejo *C. mexicana*. Otro clado agrupa a especies de los grupos *C. nigrescens* (*C. colombiana* y *C. mayensis*) y *C. thomasi* (*C. thomasi*).

Inferencia Bayesiana

Las tribus Nectogalini y Notiosoricini forman un clado como grupo hermano a las tribus Blarinellini y Blarinini, esto es consistente en los tres análisis (Figuras 8, 9 y 10). Se recupera a la tribu Blarinini (*Blarina* y *Cryptotis*) y se apoya la monofilia del género *Cryptotis*. De la misma manera, *Blarinella griselda* tiene bajo apoyo como grupo hermano de la tribu Blarinini (0.77). La tribu Blarinini y sus géneros (*Blarina* y *Cryptotis*) se corroboran con alto valor de apoyo (1). Dentro del género *Cryptotis*, las hipótesis de los tres análisis son distintas. Sin embargo, en los tres análisis, la posición de *C. parva* es consistente, como el primer linaje dentro del género.

En el análisis por posiciones en el codón (Figura 8), se observa una politomía que involucra a todos los clados (excepto *C. parva*). Se recupera a los grupos *C. goldmani* (0.85) y *C. mexicana* (0.63), así como al clado que agrupa *C. colombiana*, *C. mayensis* y *C. thomasi* (0.95). Dentro del grupo *C. mexicana*, *C. nelsoni* es hermana de *C. obscura* (0.51). El análisis con datos morfológicos y moleculares da una mayor resolución, pues se resuelve la politomía (Figura 9) recuperando a los grupos *C. mexicana* (0.87) y a su grupo hermano, el clado con *C. colombiana*, *C. mayensis* y *C. thomasi* (0.64). Se recupera al grupo *C. goldmani* (0.72), pero con *C. goodwini* y *C. squamipes* (0.98). Dentro del grupo *C. mexicana*, *C. obscura* es hermana de *C. mexicana* (0.71). Por último, el análisis con el gen completo también origina una politomía (Figura 10), que involucra a todos los clados, excepto al grupo *Cryptotis parva*. Se recupera al grupo *C. goldmani* (0.81), al grupo *C. mexicana* (0.66) y a su grupo hermano, el clado conformado por *C. colombiana*, *C. mayensis* y *C. thomasi* (0.57). Dentro del grupo *C. mexicana*, *C. obscura* es hermana de *C. mexicana* (0.64).

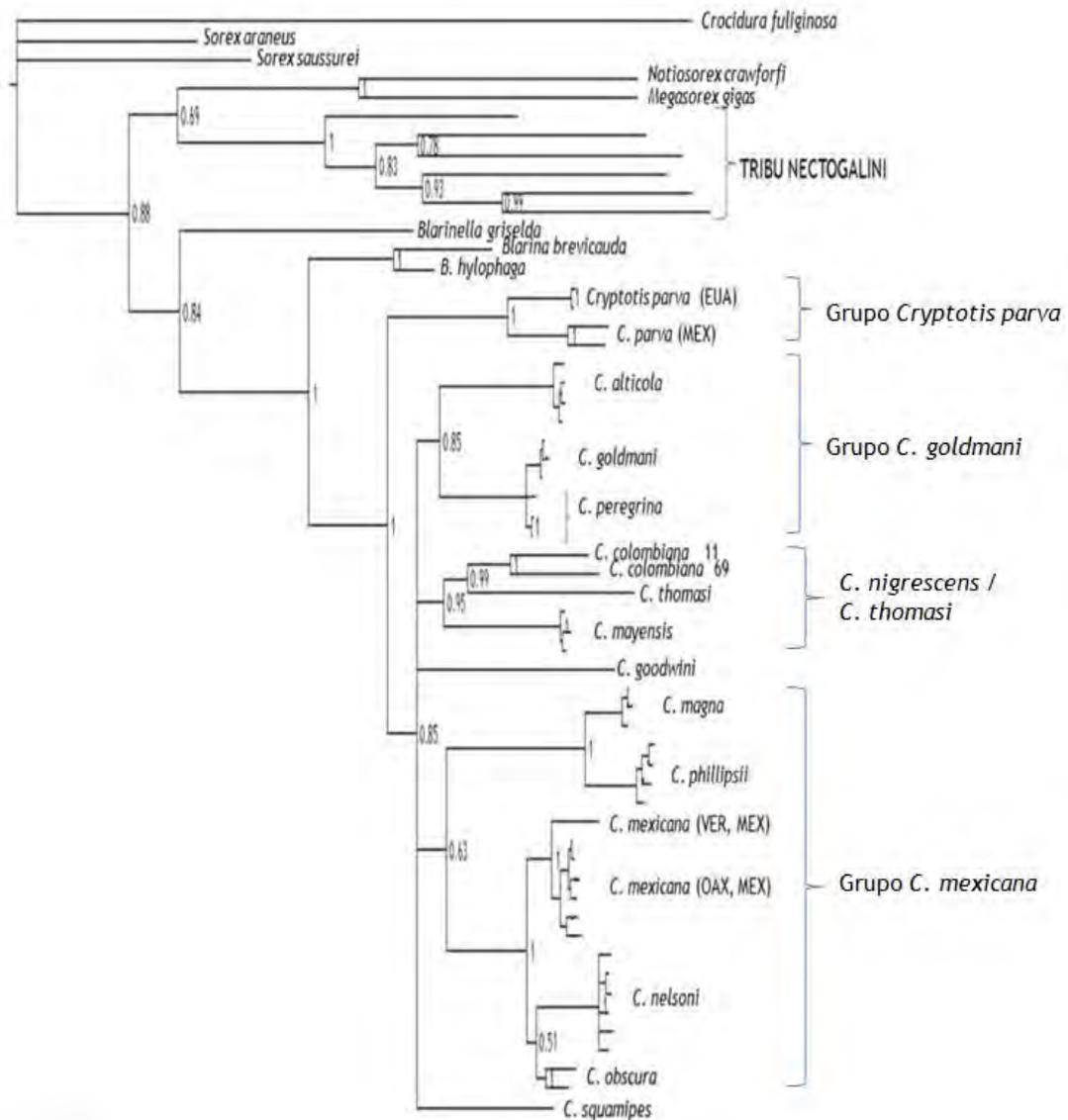


Figura 8. Inferencia Bayesiana con 5,000,000 de generaciones basada en el gen mitocondrial Citocromo b, por posición en el codón (Partición I). Los valores indican la probabilidad posterior para el clado. *Cryptotis parva*: muestras de EUA y México; *Cryptotis mexicana*: muestras de Veracruz y Oaxaca, México.

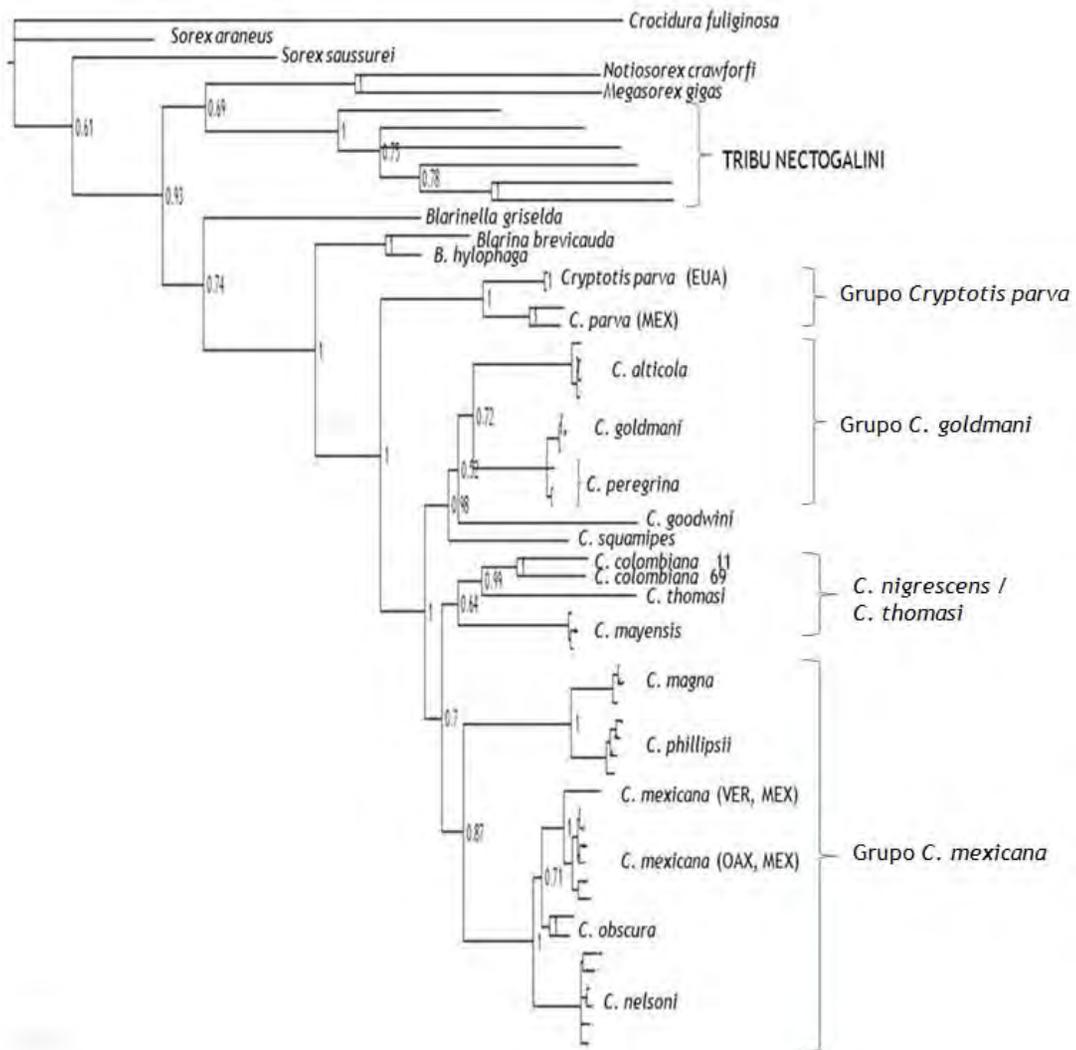


Figura 9. Inferencia Bayesiana con 5,000,000 de generaciones basada en 1140 pb del gen mitocondrial Citocromo b y 11 caracteres morfológicos (Partición II). Los valores indican la probabilidad posterior para el clado. *Cryptotis parva*: muestras de EUA y México; *Cryptotis mexicana*: muestras de Veracruz y Oaxaca, México.

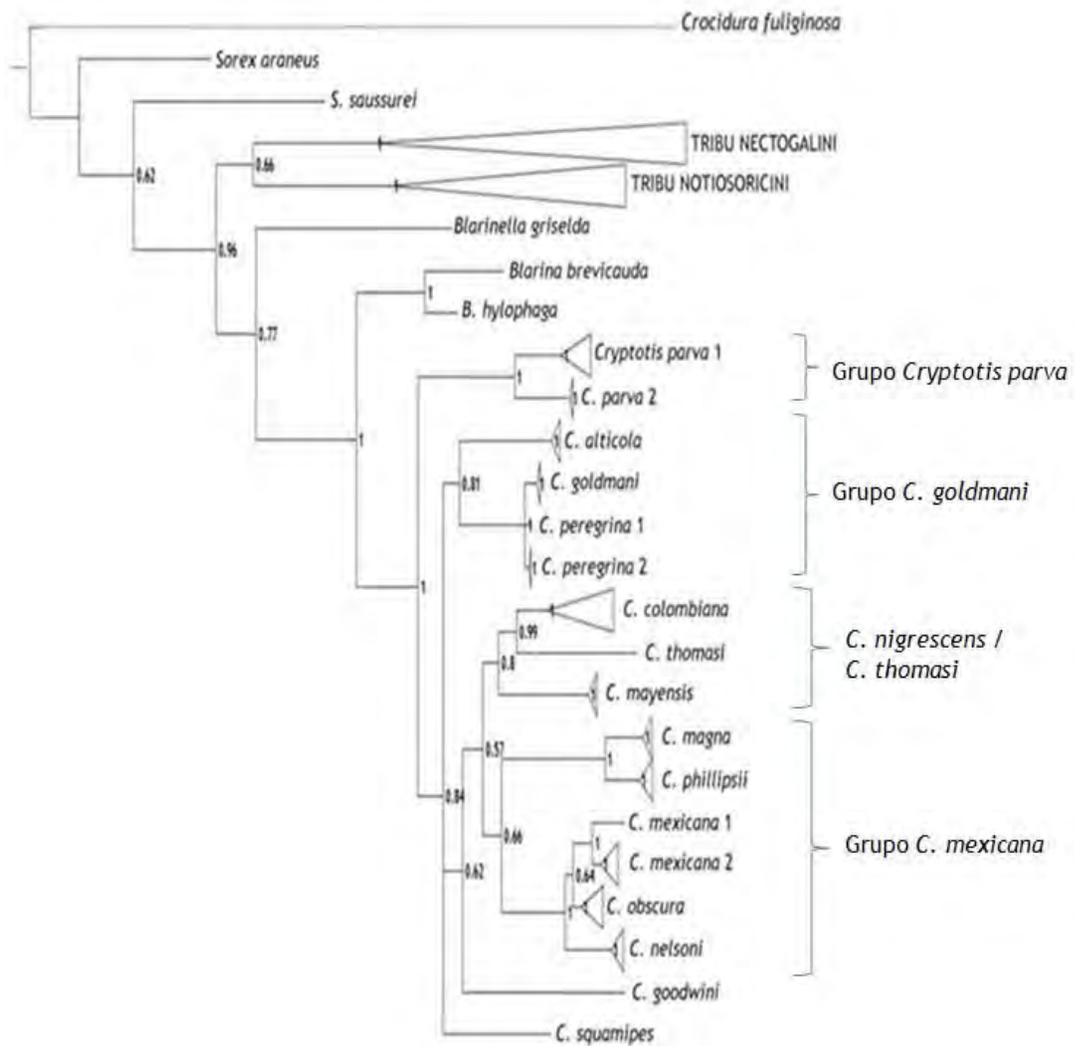


Figura 10. Inferencia Bayesiana con 5,000,000 de generaciones basada en el gen mitocondrial Citocromo b (Gen completo). Los triángulos al final de algunas ramas significan que hay más de una secuencia analizada para ese taxón. Los valores indican la probabilidad posterior para el clado. *Cryptotis parva* 1: Muestras de México; *C. parva* 2: Muestras de EUA. *C. mexicana* 1: Muestras de Veracruz; *C. mexicana*: Muestras de Oaxaca.

DISCUSIÓN

Métodos filogenéticos

La elección de un método para inferir filogenias, ya sea por consideraciones filosóficas o metodológicas, es un tema que ha sido controversial (Sanderson 1995; Steel y Penny 2000; Caujape-Castells et al. 2003; Goloboff 2003; Brandley et al. 2005; Goloboff y Pol 2005). Los que defienden a los métodos probabilísticos afirman que los métodos para la inferencia filogenética sólo pueden ser justificados por los razonamientos o argumentos estadísticos explícitos (Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana). Sin embargo, esto puede ser debido a que los argumentos lógicos y filosóficos casi siempre están a favor de la Parsimonia (Farris 1986; Steel y Penny 2000; Goloboff 2003). En el presente trabajo, se trata de obtener el beneficio de dos métodos (Parsimonia e Inferencia Bayesiana), combinando los datos, combinando las estrategias de búsqueda, separando los datos, y comparando los resultados.

Valores de apoyo para los clados

Existen muchas interpretaciones de los valores de apoyo de jackknife y bootstrap, como un valor de repetitividad al aumentar el muestreo de caracteres o como la confianza de acercarnos a la filogenia o al árbol verdadero (Felsenstein 1985; Sanderson 1989; Sanderson 1995; Soltis y Soltis 2003; Goloboff et al. 2003; Kopuchian y Ramírez 2010). Por el lado de las probabilidades posteriores también existen posturas controversiales, como una sobreestimación de éstas en internodos cortos (Alfaro et al. 2003; Brandley et al. 2005); críticas acerca de la asignación de los priors (en particular la longitud de las ramas), tan determinantes en la Inferencia Bayesiana o sobre cuántas generaciones de deben realizar (Steel y Pickett 2006; Brown et al. 2009; Marshall 2010; Randle y Pickett 2010). Asimismo, se ha sugerido que los valores de bootstrap y las probabilidades posteriores son incomparables ya que miden cualidades distintas de los datos (Alfaro et al. 2003).

Al comparar los resultados del Capítulo I y Capítulo II del presente estudio, basados solamente en evidencia molecular (datos no presentados para el Capítulo II, ya que se presenta el resultado del análisis combinado), la hipótesis sobre la monofilia de la tribu Blarinini no cambia, pero los valores de bootstrap y jackknife sí cambian. Los valores de apoyo son bajos en el primer Capítulo, por lo tanto, la robustez de los resultados es baja, debido a la estructura de la matriz de datos moleculares (robustez de los datos a la perturbación o interacción; Sanderson 1989). Sin embargo, la robustez del análisis del primer capítulo es mayor que la del segundo debido al mayor muestreo de terminales, lo cual da mayor rigor a la prueba de monofilia. Una conclusión más

medida que podemos obtener sobre los valores bajos de apoyo es que se necesitan más datos de diferente tipo para incrementar la robustez de los resultados, por ejemplo, más genes mitocondriales, genes nucleares, más caracteres morfológicos (no se puede asumir que el universo de datos es consistente; Sanderson 1995).

El alto valor de apoyo de los clados no es un sinónimo de estabilidad (Sanderson 1995; Goloboff et al. 2003), y tampoco de tener confianza de acercarse a la filogenia o al árbol verdadero. Un grupo o clado puede ser estable si se adicionan caracteres, pero puede volverse inestable si se adicionan taxones o si se recodifican los caracteres. El apoyo depende, exclusivamente, de la evidencia disponible (la matriz de datos), y de las suposiciones para interpretar esa evidencia (Goloboff et al. 2003). Por lo tanto, estos valores son el apoyo fiel de la robustez de la matriz de datos para inferir la filogenia, lo cual no es indicativo del nivel de confianza que tenemos de acercarnos a la filogenia de los organismos (Sanderson 1995), por lo tanto, los términos de realidad o irrealdad son inaplicables.

Cabe resaltar que la robustez del análisis (no de los resultados), puede ser visto desde otro punto de vista, no sólo por el valor de apoyo de los clados. La robustez del análisis es dada por un cuidadoso diseño del muestreo, tanto del grupo interno como del grupo externo (Matthews y Rosenberger 2008; Albert et al. 2009); por las estrategias de búsqueda de los árboles más parsimoniosos; por la incorporación de evidencia morfológica y morfométrica como resultado de la revisión de ejemplares de museo, la combinación de datos morfológicos y moleculares (ver Farris et al. 1994; Nixon y Carpenter 1996). Por último, el trabajo de campo y la comparación con otros grupos taxonómicos también nos permite obtener más evidencia importante para la discusión en torno al género *Cryptotis*.

Homoplasia en caracteres morfológicos y moleculares

Comúnmente se afirma que los caracteres morfológicos y la tercera posición del codón en las secuencias de genes codificantes contienen demasiada homoplasia (similitud que no se debe a la ancestría en común), por lo tanto, las inferencias generadas deberían ser tomadas con cautela (Bortiri et al. 2006), o incluso este tipo de caracteres deben excluirse de los análisis (Swofford 1996; Ilves y Taylor 2009). Sin embargo, hay evidencia que demuestra que la homoplasia puede contribuir a resolver relaciones en distintos niveles, dependiendo del tipo de matriz de datos (Farías et al. 2001; Källersjö et al. 1999; Björklund 1999; Broughton et al. 2000; Simmons et al. 2001; Lee y Camens 2009).

En este trabajo, los caracteres morfológicos son altamente informativos cuando los combinamos con datos moleculares, sin importar que sean pocos caracteres morfológicos (1140 caracteres moleculares, 11 caracteres morfológicos). La morfología, combinada con datos moleculares, puede incrementar la resolución o el apoyo de los clados (Jackman et al. 1997; Wiens 2004; Wahlberg et al. 2005; Wortley y Scotland 2006), lo cual está siendo corroborado en estudios con mamíferos placentarios (Asher et al. 2003; Asher y Lehmann 2008; Lee y Camens 2009).

Como lo sugieren Baker y Gatesy (2005), la exclusión de datos morfológicos con el fin de evitar sus problemas, como la homoplasia debida a evolución convergente a este nivel, no es una estrategia justificada; la propuesta es recopilar datos adicionales y heterogéneos, explorar la adición de más taxones, y poner a prueba las interacciones de este conjunto de datos, en lugar de ejecutar supuestos a priori. Este mismo caso se aplica para la tercera posición en el codón (Björklund 1999).

Implicaciones taxonómicas para el género *Cryptotis*

Grupos de especies del género *Cryptotis*

El género *Cryptotis* se conforma por distintos linajes que representan a grupos de especies, como se ha sugerido anteriormente (Choate 1970; Woodman y Timm 1993, 1999; Woodman et al. 2003; Woodman 2005a; Woodman y Morgan 2005; Woodman y 2008). El grupo *Cryptotis parva* es el primer linaje que se desprende dentro del género (Ohdachi et al. 2006). El grupo *C. nigrescens* representado por *C. colombiana* (Colombia) y *C. mayensis* (México) se agrupa con una especie del grupo *C. thomasi* (*C. thomasi*, Colombia). Los grupos de especies *Cryptotis nigrescens* y *C. thomasi* están en espera de la adición de más especies; por lo tanto, es predecible el cambio en la delimitación de los grupos *C. nigrescens* y *C. thomasi*.

La relación de *Cryptotis goodwini* y *C. squamipes* no es consistente en los análisis de Parsimonia y la Inferencia Bayesiana. En el análisis de Parsimonia se mantienen como grupos hermanos, y cada uno de los tres análisis por Inferencia Bayesiana arroja distintas hipótesis. Por lo tanto, debido a estas discrepancias, la discusión sobre sus relaciones filogenéticas es irrelevante.

Morfológicamente ambas especies comparten características craneales y postcraneales. Las dos especies son de talla grande y con húmeros largos, ensanchados y curvados (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a, Woodman y Péfaur 2008). Estas características también son compartidas con la única especie del complejo *C. goldmani* que no fue incluida en el análisis por no contar con secuencias de ADN (*C. griseoventris*). *Cryptotis griseoventris* se distribuye en el sur de México y en parte de

Guatemala, al este del Istmo de Tehuantepec (Woodman y Timm 1999). La futura inclusión de *Cryptotis griseoventris* en el análisis molecular podría contribuir a resolver el conflicto entre *C. goodwini* y *C. squamipes*. Cabe destacar que con base en evidencia morfológica, se sospecha que *C. goodwini* y *C. griseoventris* son grupos hermanos dentro del complejo *C. goldmani* (Woodman y Timm 2000; Woodman 2005a; Woodman y Stephens 2010).

La adición de datos moleculares no encontró apoyo para el grupo *Cryptotis mexicana* como una agrupación natural conformado por los complejos *C. goldmani* y *C. mexicana* (9 especies; Woodman 2005a). La especies del complejo *C. goldmani* son un grupo natural con la exclusión de *C. goodwini*, pero en espera de la adición de *C. griseoventris* en los análisis posteriores. Por lo tanto, en adelante, se referirá al grupo *C. goldmani* con las especies: *C. alticola*, *C. goldmani* y *C. peregrina*. Por otro lado, el grupo *C. mexicana* se redefine con cinco especies: *C. magna*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* y *C. phillipsii*.

Relaciones dentro de cada grupo de especies.

Grupo *Cryptotis parva*

Este grupo de especies lo conforman tres especies: *Cryptotis orophila*, *C. tropicalis* y *C. parva* (Carraway 2007). De las dos primeras especies no se logró obtener muestras para la presente investigación. *Cryptotis parva* se mantiene como el primer linaje dentro del género (Figura 9). En el presente estudio las muestras de *C. parva* no son analizadas como grupo externo, como en Woodman (2005a). Por lo tanto, su posición con base en la evidencia molecular está mejor fundamentada y es apoyada por un estudio molecular previo (Ohdachi et al. 2006).

Entre las muestras de Estados Unidos de América (Nebraska y Texas), las distancias genéticas son cortas (0.35%), mientras que entre las muestras de México (Nuevo León y Oaxaca), las distancias genéticas son mayores (4.52%). Las muestras de Nebraska y Texas corresponden a la subespecie *C. p. parva*, la de Oaxaca a *C. p. pueblensis* y la de Nuevo León a *C. p. berlandieri* (Hall 1981).

La variedad de tipos de hábitat y el aislamiento geográfico que existe a lo largo de la distribución de *Cryptotis parva* en México pueden ser factores que expliquen el alto valor de divergencia entre las muestras de Nuevo León y Oaxaca, sobre todo en un grupo taxonómico con baja capacidad de dispersión (Baker et al. 2003; Baker y Bradley 2006). Los valores de distancia altos entre las muestras de EUA y México (hasta de 9.29%), son similares a los encontrados en especies de murciélagos o roedores, menores al 10% (Bradley y Baker 2001; Carroll y Bradley 2005).

Un estudio reciente encontró valores de divergencia en el Cyt b de 12.96% entre dos poblaciones de musarañas norteamericanas en el sur de EUA y el noroeste de México, reconociendo a una nueva especie: *Notiosorex cockrumi* (Baker et al. 2003). Estos resultados indican que se debe realizar una revisión taxonómica detallada de *Cryptotis parva*. Los análisis posteriores deben enfocarse en obtener muestras a lo largo de su distribución, ya que al parecer se trata de un complejo de especies crípticas.

Grupo *Cryptotis goldmani*

Estas especies han sido ubicadas como parte del complejo *Cryptotis goldmani*, con base en evidencia morfológica y, en particular, por caracteres del esqueleto postcraneal (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a). Dichas especies se caracterizan por su gran talla, por modificaciones considerables en la forma del húmero y por poseer garras delanteras anchas y largas (Woodman y Timm 1999). El proceso cigomático en vista ventral se proyecta posteriormente más allá del borde posterior del tercer molar superior, carácter que comparten con *C. goodwini* y *C. griseoventris*, especies tratadas como parte del complejo *C. goldmani* (Woodman y Timm 1999). Las tres especies se distribuyen al oeste del Istmo de Tehuantepec.

Cryptotis alticola se restringe a la Faja Transvolcánica Mexicana y no habita en simpatria con las otras dos especies, debido, tal vez, a la influencia de la Depresión del Balsas, que podría actuar como una barrera geográfica entre las especies, separando a las poblaciones que habitan la Faja Transvolcánica Mexicana de aquellas de la Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca 1998; Zaldívar-Riverón et al. 2004). La altitud por debajo de los 1000 msnm en esta zona parece que no es propicia para la sobrevivencia de especies montañosas como las del grupo *C. mexicana* (Woodman y Timm 1999).

Por otro lado, la relación entre *Cryptotis goldmani* y *C. peregrina* se mantiene con altos valores de apoyo en todos los análisis. A la fecha, poco se ha discutido sobre el estado taxonómico de ambas especies (Woodman 2005a). La distancia genética entre ambas especies es tan corta (1.49% a 2.01%), que sugiere que pueden ser la misma especie. Esta distancia genética es similar a la que existe intraespecíficamente en *C. alticola* en el centro de México (1.24%) y menores que las observadas entre *C. mexicana* de Veracruz y *C. mexicana* de Oaxaca (3.83% a 4.47%). Lo cual también ha sido encontrado intraespecíficamente con el mismo marcador molecular en otras especies de musarañas o roedores (Bradley y Baker 2001; Baker et al. 2003).

En congruencia con lo anterior, con base en caracteres craneales, mandibulares y postcraneales, también es complicado distinguir entre *Cryptotis goldmani* y *C. peregrina*. La presencia de forámenes en la parte posterior a la faceta dorsal articular

asociados con la extensión ventral del canal del sinus es un atributo compartido entre ambas especies (Woodman y Timm 1999), y no la comparten con otra especie cercana filogenéticamente. Las medidas tampoco fueron útiles para poder diferenciar a *C. goldmani* de *C. peregrina* (Apéndice III). Aunado a esto, ambas especies viven en simpatría en alguna parte de sus distribuciones (Carraway 2007), por lo tanto, parece no existir algún argumento sólido para separar a ambas especies.

Por la dificultad en la identificación taxonómica, cabe resaltar que la asignación de los ejemplares examinados morfológicamente a dichas especies (*Cryptotis goldmani* o *C. peregrina*) no fue arbitraria, sino basada en los registros de localidades en las que no hay simpatría. Asimismo, las muestras de ADN incluidas también corresponden a localidades en las que sólo hay registros de una u otra especie (ver Woodman y Timm 1999). Con lo anterior, parece adecuado sugerir que *Cryptotis goldmani* y *C. peregrina* son sinónimos.

Especies de los grupos *Cryptotis nigrescens* - *C. thomasi*

Cryptotis mayensis y *C. colombiana* pertenecen al grupo *C. nigrescens* (Choate 1970; Woodman y Timm 1993; Woodman y Morgan 2005) y *C. thomasi*, endémica de Colombia, es parte del grupo *C. thomasi* (Choate 1970; Woodman et al. 2003; Woodman y Morgan 2005). La agrupación de estas tres especies puede ser producto de la falta de especies de ambos grupos en el muestreo. El grupo *C. nigrescens* se distribuye principalmente en Centroamérica y en el presente estudio sólo se incluyeron las especies con las distribuciones más aisladas, *C. mayensis* con la distribución más boreal y *C. colombiana* con la distribución más austral. *C. mayensis* y *C. colombiana* son fácilmente distinguibles entre sí con caracteres de morfología externa como la coloración y la talla, los caracteres del cráneo, la forma del húmero y la morfometría (Guevara et al. 2009).

El caso particular de *Cryptotis mayensis* es interesante debido a la distribución disyunta que presenta, con aproximadamente 1,000 km lineales de separación entre sus poblaciones (Figura 11). Los restos óseos de Guerrero en el sur de México referidos como *C. mayensis* han sido punto de debate (Choate 1970; Woodman y Timm 1993). Estos registros son restos de egagrópilas de las regurgitaciones de la lechuza *Tyto alba* encontrados en el sitio de percha (Woodman y Timm 1993), y sólo se cuenta con cráneos y dentarios en mal estado de preservación. Los hábitos alimentarios, la dispersión del sitio de percha al sitio de alimentación y el ámbito hogareño de *T. alba* (Martí 1992), sugieren que la localización exacta y la distribución de la especie de musaraña de la que proviene es desconocida.

En lechuzas norteamericanas, el intervalo entre el instante de la alimentación y la regurgitación es de aproximadamente 6.5 horas (Marti 1992), por lo tanto, el desplazamiento después de la alimentación hace difícil predecir la distribución de la musaraña. Otro dato interesante es que basados en estudios de radiotelemetría, la distancia máxima entre el sitio de percha y el sitio de caza de *Tyto alba* es de 5.6 km (Hedgal y Blaskiewicz 1984; Marti 1992).

El análisis morfológico de las muestras de Yucatán y Guerrero muestra que son similares y difíciles de distinguir (Guevara et al. 2009). Asimismo, morfométricamente es complicado separar a los dos grupos como ya lo habían sugerido Woodman y Timm (1993). La posición de la placa cigomática con respecto a los molares superiores y la inclinación del proceso coronoide son características que comparten ambas poblaciones (Apéndice III). Parece razonable pensar que la población de Guerrero representa una especie no descrita, que probablemente es parte del grupo al que pertenece *Cryptotis mayensis* (Woodman y Timm 1993). Sin embargo, las colectas recientes de mamíferos en el Estado de Guerrero no han resultado en el hallazgo de ejemplares (Cervantes et al. 2004; Almazán et al. 2005; F. Botello com. pers. 2009).

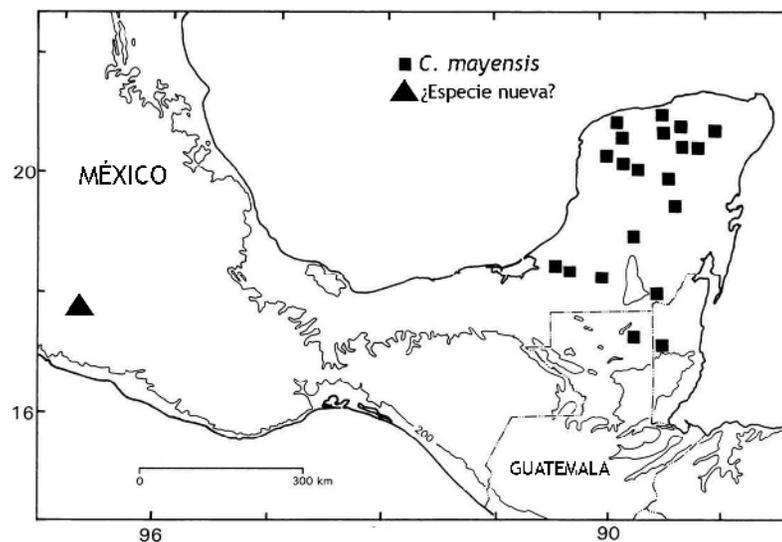


Figura 11. Los cuadrados representan los registros de *Cryptotis mayensis*. El triángulo muestra la localización de los registros provenientes de las regurgitaciones de la lechuza *Tyto alba* en Guerrero, México (Modificado de Woodman y Timm 1993).

Lo anterior estimula a enfocar colectas científicas dirigidas sólo a musarañas en esta zona para poder contar con pieles, cráneos, dentarios, esqueleto postcraneal y tejidos para identificar o describir a este taxón. De la misma manera, es factible

realizar extracciones de ADN de las muestras óseas de Guerrero y analizarlas en conjunto con las secuencias obtenidas a la fecha.

La distribución de especies del grupo *Cryptotis nigrescens* en Colombia es controversial (Vivar et al. 1997; Woodman 2002; Woodman et al. 2003; Marín 2009). Los conflictos en la interpretación de caracteres del húmero y cráneo (Vivar et al. 1997; Woodman 2002), y sobre todo la incertidumbre acerca de la identidad y la localización de los ejemplares reportados en la literatura depositados en las Colecciones Biológicas son la evidencia de que se conoce poco sobre varias especies de musarañas suramericanas.

Por su parte, *Cryptotis thomasi* parece ser un representante con las características típicas del grupo *C. thomasi* (Woodman et al. 2003; Woodman y Morgan 2005). El clado que agrupa a las tres especies (*C. mayensis*, *C. colombiana* y *C. thomasi*) podría cambiar si se incorporan más ejemplares de los grupos *C. nigrescens* y *C. thomasi*. Los análisis filogenéticos, la discusión sobre la interpretación de caracteres morfológicos, la identificación de los ejemplares reportados en la literatura contrastan con la idea de Woodman et al. (2003), al afirmar que los grupos *C. nigrescens* y *C. thomasi* están bien definidos.

Grupo *Cryptotis mexicana*

Un resultado relevante de este análisis es que se redefine al grupo de especies *Cryptotis mexicana* (Choate 1970), clasificando a las especies: *C. magna*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* y *C. phillipsii* (Choate 1970; Woodman y Timm 2000; Woodman 2005a). Es decir, el grupo *C. mexicana* (sensu Woodman 2005a), con nueve especies, es parafilético. Se destaca que el presente estudio ubica por primera vez a *C. magna* dentro de este grupo de especies, una especie de la que se desconocía su relación en el resto de las especies. Cabe mencionar que todas las especies de este clado se distribuyen al oeste del Istmo de Tehuantepec.

Cryptotis mexicana es la especie con más amplia distribución del grupo *Cryptotis mexicana*. La distancia genética entre las muestras de Veracruz (Faja Volcánica Transmexicana) y la Sierra Norte de Oaxaca son relativamente largas (3.83% a 4.47%); y esto sugiere que es probable que se trate de poblaciones en un proceso de divergencia incipiente. Los únicos registros de *C. mexicana* al este del Istmo son del norte de Chiapas y del límite sur entre los estados de Oaxaca y Chiapas (Choate 1970, 1973), sin embargo, estos registros son controversiales. Los ejemplares a los que Choate (1970) hace referencia podrían ser parte de poblaciones no estudiadas, errores en la identificación taxonómica o en los datos de la localidad de procedencia (Choate 1970;

Ejemplares: KU 83942, Museum of Natural History, University of Kansas; CAS 14636, California Academy of Sciences). Es necesaria la identificación de estos registros y fomentar la colecta científica en ambas zonas.

La relación entre *Cryptotis mexicana* y *C. obscura* es recuperada en todos los análisis (excepto en la partición por posición en el codón), a pesar de los bajos valores de apoyo y probabilidad posterior. Se apoya esta relación, a pesar del resultado por partición en el codón, debido a la evidencia previa y por la preferencia del resultado del análisis combinado de caracteres moleculares y morfológicos. Por lo tanto, *C. mexicana* y *C. obscura* son grupos hermanos como resultado, probablemente, de una divergencia reciente, evidenciado por la distancia genética y la similitud morfológica.

Entre las dos muestras de *C. obscura* existe 3.53% de divergencia (Tlaxcala y Tamaulipas); mientras que entre *C. obscura* (Tlaxcala) y *C. mexicana* (Veracruz) es mayor, 5.76%. Según Carraway (2007), la disposición del proceso cigomático con respecto al tercer molar superior es un carácter para distinguir entre ambas especies. Sin embargo, en los ejemplares examinados de *C. mexicana* y *C. obscura* del presente estudio se observa una gran variación en dicho atributo, el cual es compartido entre ambas especies. El proceso cigomático en vista ventral se proyecta hasta el borde del tercer molar superior en la mayoría de los individuos de ambas especies.

A pesar de que Woodman (2005a) sugiere una distribución alopátrica entre ambas especies, los registros históricos y actuales demuestran que *C. mexicana* y *C. obscura* son simpátricas en el centro y este de México (Carraway 2007). Las medidas utilizadas en el presente estudio y un análisis morfométrico anterior muestran que es difícil distinguir una de otra (Ramírez-Pulido et al. 2004). Asimismo, la coloración de ambas especies no es útil para separarlas, sobre todo en poblaciones cercanas del centro del país (Choate 1970; Ramírez-Pulido et al. 2004).

Un ejemplo de la problemática de la distinción de ambas especies, basada en morfología, es el ejemplar CNMA 42285 proveniente de Tlaxcala, México, identificado como *Cryptotis mexicana* (Fernández et al. 2007). En el presente estudio, esta muestra se agrupa con la muestra de *C. obscura* de Tamaulipas. Un muestreo detallado de las poblaciones de ambas especies que se distribuyen en la Faja Transvolcánica Mexicana y el aporte de más evidencia morfológica y molecular en conjunto, contribuiría a un mejor entendimiento de la delimitación de *C. mexicana* y *C. obscura*.

El grupo hermano de *Cryptotis mexicana* - *C. obscura* es una especie endémica del Volcán San Martín en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas en Veracruz: *C. nelsoni*. Esta especie es poco conocida y recientemente ha sido redescubierta (Cervantes y Guevara 2009), ya que sólo se le conocía de la serie tipo colectada hace casi de 115

años (Merriam 1895; Choate 1970). Las hipótesis previas sugerían una relación incierta entre estas tres especies debido a la falta de material postcraneal de *C. nelsoni* para ser evaluado. Las colectas recientes han permitido analizar una serie de más de 40 ejemplares de esta especie y estudiar su morfología postcraneal, hasta entonces desconocida (Guevara 2005).

Las características craneales, la morfometría y la forma del húmero apoyan que *Cryptotis mexicana*, *C. nelsoni* y *C. obscura* son especies cercanas (Woodman 2005a). Las relaciones filogenéticas sugieren una distribución ancestral continua entre la Sierra Madre Oriental, la Faja Transvolcánica Mexicana y la Sierra de Los Tuxtlas. Un proceso de fragmentación de los bosques montañosos como resultado de las últimas glaciaciones del Pleistoceno pudo haber separado a las tres poblaciones, restringiendo actualmente a *Cryptotis nelsoni* a una zona pequeña cercana al Golfo de México, evitando el contacto con otras poblaciones (Duellman 1960; Choate 1970; Graham 1998; Ferrisquía-Villafranca 1998; Mulcahy y Mendelson 2000; Woodman 2005a).

Por otro lado, se propone por primera vez la relación de especies hermanas entre dos musarañas que se distribuyen alopatricamente, *Cryptotis magna* y *C. phillipsii* (Robertson y Rickart 1975; Woodman 2005a). La primera se distribuye en la Sierra Norte de Oaxaca y la segunda en la Sierra Madre del Sur. Su valor de divergencia es cercano al 6.0%. A pesar de que se diferencian claramente por la talla corporal, ya que *C. magna* es la especie de mayor tamaño del género en México y *C. phillipsii* es una de las más pequeñas, se caracterizan por la posición de la placa cigomática con respecto a los molares superiores y por la forma del húmero compartida.

Las distribuciones alopatricas entre las especies del complejo *Cryptotis mexicana*, con el apunte del caso ya mencionado entre *C. mexicana* y *C. obscura*, apoya la hipótesis de grupos hermanos que no comparten el microhábitat debido a que la morfológica similar podría ser una restricción (Choate 1970; Woodman 2005a y 2005b). Por otro lado, *C. mexicana* y *C. magna* también son simpátricas y han sido colectadas en la misma línea de trampas en las tierras altas del norte de Oaxaca. La diferencia en talla corporal entre ambas especies es un caso similar a lo observado en los roedores del género *Habromys* y otras especies del género *Cryptotis* en Suramérica, lo que puede ser atribuido al desplazamiento de carácter entre grupos hermanos permitiendo su coexistencia (Woodman 2000; Woodman et al. 2003; León-Paniagua et al. 2007).

La colecta de especies, en el presente estudio, pertenecientes a distintos grupos en la misma localidad de la Sierra Sur en Oaxaca (*C. goldmani*, *C. parva* y *C. phillipsii*), también apoya el argumento de que sutiles diferencias en la forma de los miembros anteriores como las garras y el húmero, permiten la coexistencia de las especies lejanas

filogenéticamente (Woodman 2005b). Estas hipótesis están en espera de ser evaluadas con estudios más detallados.

Evolución de caracteres morfológicos

Caracteres: Longitud y anchura relativa de las garras delanteras

Se ha sugerido que las garras largas y anchas son características de los grupos *Cryptotis mexicana* (Complejos *C. mexicana* y *C. goldmani*; Woodman 2005a) y *C. thomasi*, por lo que se propuso que son grupos cercanamente relacionados (Woodman et al. 2003; Woodman y Morgan 2005). La optimización de estos caracteres indica que el incremento en la longitud de las garras delanteras, aunque es exclusiva de dichos taxones no es una sinapomorfía que apoye la hermandad entre ambos (Figuras 12). Esto se corrobora por la anchura de las garras de *C. thomasi* que es compartida por las especies del grupo *C. goldmani* (Figura 13). El mayor tamaño de las garras de estos grupos podría ser explicado por sus afinidades en el tipo de hábitat u otras variables ecológicas (Churchfield 1991; Churchfield y Sheftel 1994; Woodman 2005b).

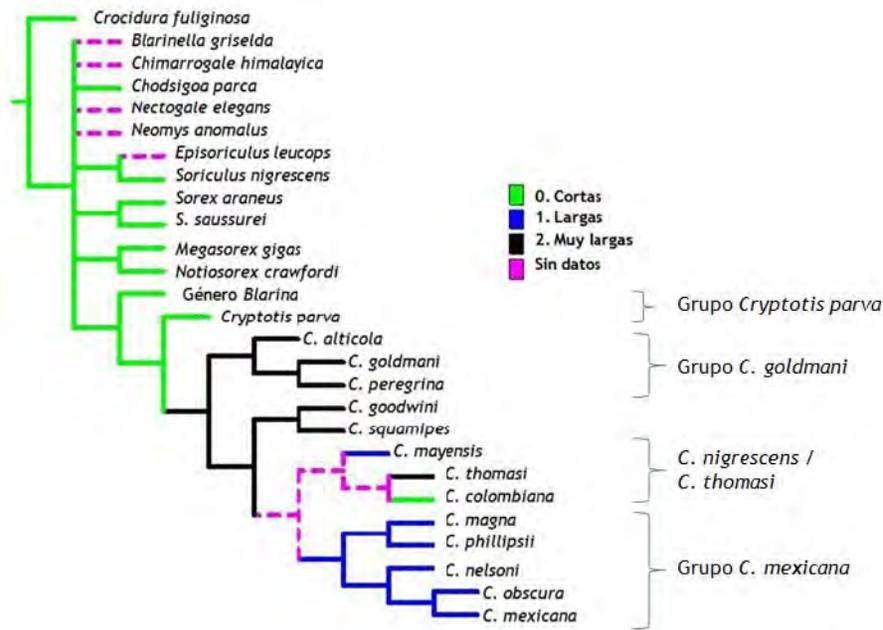


Figura 12. Longitud relativa de las garras delanteras (Ci: 0.50; Ri: 0.92).

Aunque la mayoría de las especies del género incluidas en el análisis tienen mayor tamaño de las garras delanteras con respecto a otros géneros, la condición ancestral son las garras delgadas y cortas. El cladograma indica que no hay un incremento gradual en estos caracteres por lo que no se comporta de manera aditiva (Figuras 12 y 13). El incremento en tamaño de las extremidades delanteras parece estar presente en especies que habitan zonas altas (1000 msnm) y húmedas, y con hábitos

fosoriales, lo cual también se refleja en el aumento en la talla corporal (Nevo 1979; Choate 1970; Woodman y Timm 1999; Díaz De Pascual y De Ascenção 2000; Churchfield 2002; Woodman y Díaz De Pascual 2004; Woodman 2005b). Se ha propuesto que la talla corporal grande, las garras largas y anchas podrían contribuir a excavar la tierra en busca de otras fuentes de alimento, como los anélidos (Churchfield 1991; Churchfield 2002; Woodman 2005b). Sin embargo, esta hipótesis aún carece de estudios dentro del género *Cryptotis* que la fundamenten adecuadamente.

Los mamíferos con hábitos subterráneos (fosoriales o semifosoriales) son altamente especializados y con adaptaciones que pueden ser convergentes (Nevo 1979). Los cambios estructurales pueden ser producto de la selección natural direccional, lo cual se observa en el desarrollo de la cola, los ojos, las orejas y los miembros delanteros, como las garras y el húmero, y posiblemente en otras estructuras correlacionadas como los huesos de las manos (Nevo 1979; Churchfield 1990; Churchfield 1991; Swiderski 1991; Churchfield y Sheftel 1994; Hanski 1994; Woodman 2005b; Sánchez-Villagra y Menke 2005; Woodman y Stephens 2010).

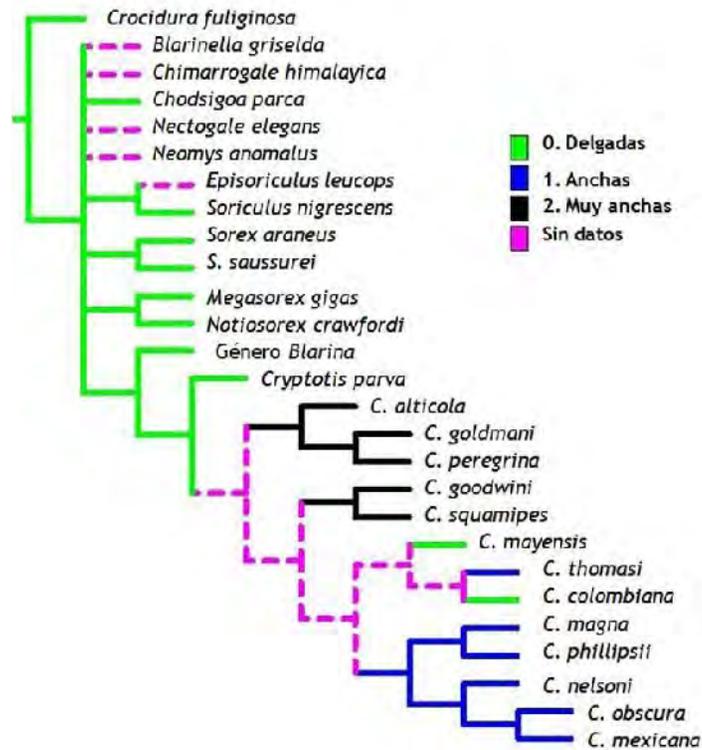


Figura 13. Anchura relativa de las garras delanteras (Ci: 0.50; Ri: 0.92).

Caracter: Posición del borde posterior de la placa cigomática con respecto a los molares superiores.

Un atributo importante en la taxonomía de las especies del género *Cryptotis* es la posición del borde posterior de la placa cigomática con respecto a los molares superiores (Choate 1970; Woodman y Timm 1993; 1999). Dicho carácter ha sido empleado desde la primera revisión del género por Choate (1970) y a partir de ella se propusieron algunos grupos de especies y en particular que los grupos *C. goldmani* y *C. mexicana* son cercanos.

Con el carácter optimizado sobre el árbol de consenso se observa que este carácter no constituye una sinapomorfía que apoye la unión de ambos grupos (Figura 14). Aunque hay una tendencia al desplazamiento de la placa cigomática hacia la parte posterior de la caja craneal, lo cual ocasiona el aumento en la longitud de la placa, este cambio no es gradual o aditivo. Además, este desplazamiento anterior de la placa cigomática no es exclusivo de las especies de los grupos *Cryptotis mexicana* y *C. goldmani*, ya que también se observa en las especies que habitan en Suramérica.

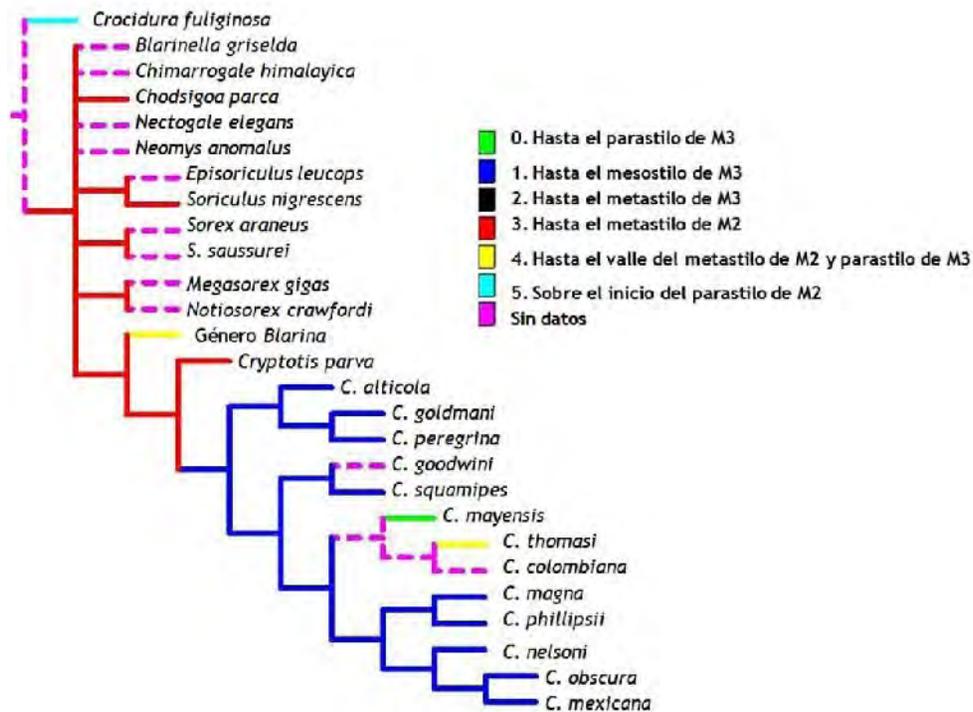


Figura 14. Posición del borde posterior de la placa cigomática con respecto a los molares superiores (Ci: 0.66; Ri: 0.80).

Caracter: Foramen del borde posterior del proceso timpánico del petromastoideo.

La presencia de forámenes obvios o grandes sólo ha sido registrada en algunas especies que se distribuyen en Suramérica, de los grupos *Cryptotis nigrescens* y *C. thomasi* (Vivar et al. 1997; Woodman 2002; Woodman 2003; Woodman et al. 2003; Woodman y Péfaur 2008; Marín 2009). A la fecha, este carácter no se había empleado para reconstruir filogenias dentro de este grupo taxonómico. La ausencia de los forámenes es plesiomórfica. No se tiene evidencia de que su presencia sea una sinapomorfía para el grupo *C. thomasi* (Figura 15), ya que también está presente *C. colombiana*, una especie del grupo *C. nigrescens* (Woodman et al. 2003). Sin embargo, hay que destacar que aún está en espera la redefinición de estos dos grupos de especies.

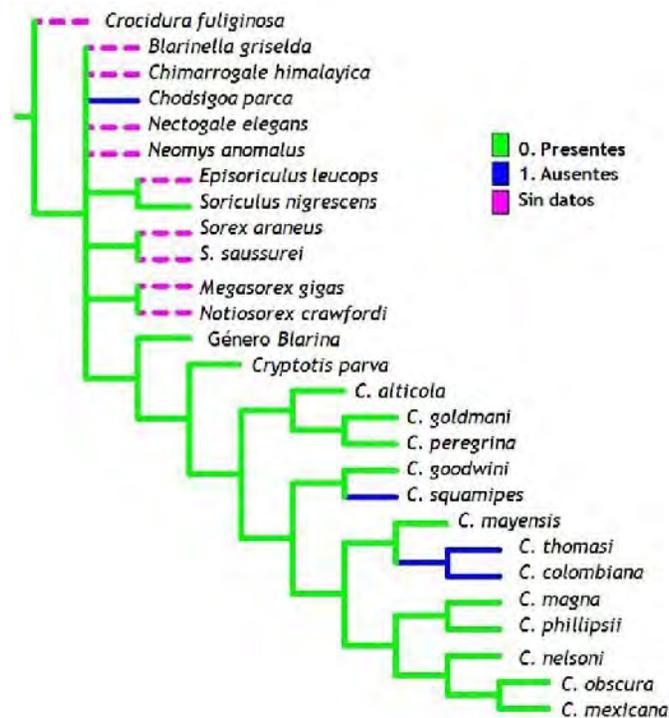


Figura 15. Foramen del borde posterior del proceso timpánico del petromastoideo (Ci: 0.33; Ri: 0.50).

Caracter: Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100).

El proceso coronoide de la mandíbula es una de las estructuras que mayor apoyo ha otorgado a la definición de los grupos de especies (Choate 1970; Woodman y Timm 1999; 2000). La disposición del proceso coronoide con respecto al cóndilo articular es un atributo que se ha usado para proponer que el grupo *Cryptotis thomasi* es hermano de *C. mexicana*. En las especies de los grupos *C. mexicana* y *C. goldmani* se forma un ángulo recto con respecto al cóndilo articular, lo cual ocasiona que el proceso coronoide

sea largo. Esta característica no es única para estos grupos, ya que se observa en representantes del resto de los grupos de especies.

Sin embargo, este carácter tradicionalmente utilizado dentro del género, podría contener mayor información filogenética si se codifica de una manera alternativa. La altura relativa, con respecto al cóndilo articular, nos da una medida de la longitud del proceso coronoide, pero no describe la inclinación del borde anterior de dicho proceso, la cual es el atributo que merece ser evaluado, debido a la importancia en la descripción de los taxones. A pesar de ello, es un carácter que si proporciona estructura filogenética, a pesar de que no se comporta como sinapomorfía (Figura 16).

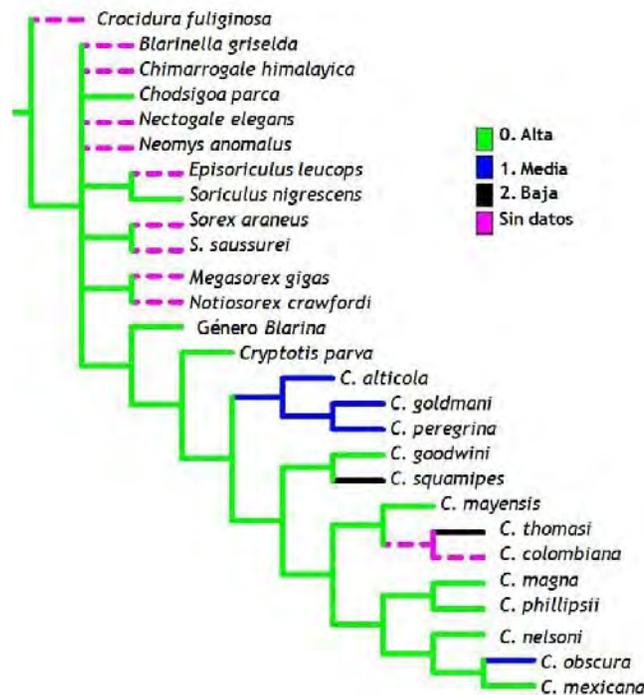


Figura 16. Altura relativa del proceso coronoide (Ci: 0.33; Ri: 0.78).

Carácter: Distancia entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial del húmero.

La distancia entre ambas estructuras de los miembros anteriores describe fielmente la forma del húmero (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a; ver Apéndice IV). Con los análisis previos se propuso que el grupo *C. goldmani* y *C. mexicana* comparten húmeros cortos y robustos (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a), lo cual no es apoyado por nuestras observaciones (Figura 17). La diferencia consiste en cómo se codifica el carácter, dado que se trata de un carácter continuo hace difícil la interpretación. La complejidad en la codificación de este carácter se refleja en la poca información filogenética que no evidencia un alejamiento o acercamiento progresivo entre ambas estructuras.

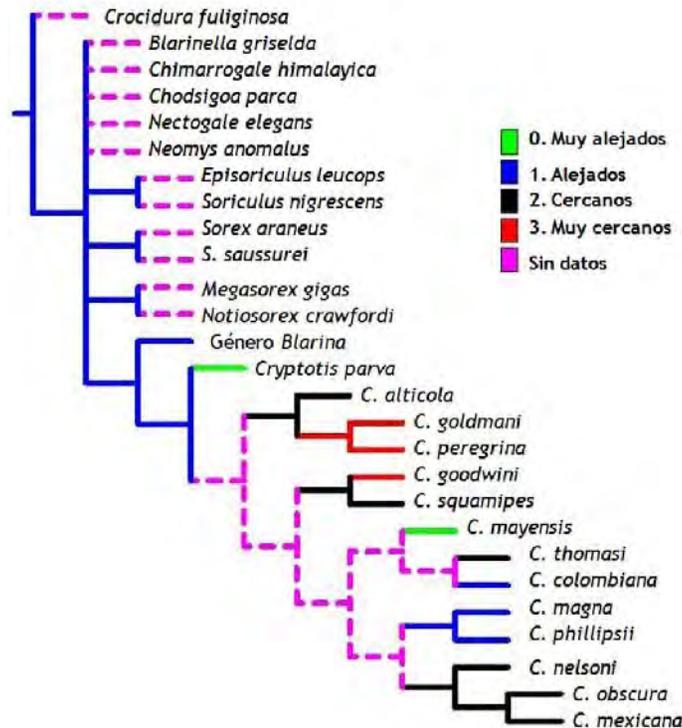


Figura 17. Distancia entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial del húmero
(L: 8; Ci: 0.37; Ri: 0.82).

Las especies que se destacan por una longitud corta entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial del húmero, es decir, con húmeros cortos y robustos, habitan zonas altas y húmedas (Woodman 2005a y 2005b). El carácter se distribuye de manera similar que la longitud y anchura relativa de las garras delanteras, por lo tanto, es probable que estos caracteres estén correlacionados (Woodman 2005a). La condición ancestral es una distancia amplia entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial, es decir, húmeros rectos y largos.

Carácter: Extensión del proceso cigomático en vista ventral con respecto al tercer molar.

Este carácter no se había analizado en las reconstrucciones previas (Woodman 1999, 2000, Woodman 2005a). En una monografía reciente sobre la familia Soricidae en México, se considera que es informativo para distinguir entre ciertas especies del grupo *Cryptotis mexicana* (Carraway 2007). El análisis morfológico demuestra que es un carácter muy variable entre las especies del género, lo cual se revela al incluirlo en el análisis filogenético (Figura 18). La distribución del carácter sigue una tendencia al

desplazamiento posterior del proceso cigomático, notándose más alargado y delgado en la vista lateral.

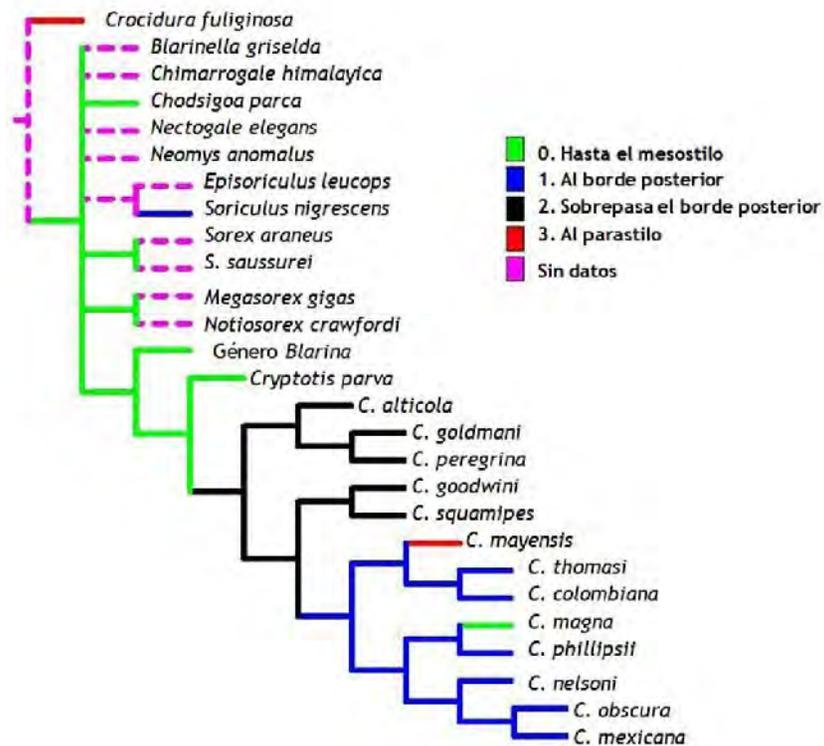


Figura 18. Extensión del proceso cigomático en vista ventral con respecto al tercer molar superior (Ci: 0.50; Ri: 0.85).

Historia biogeográfica del complejo *Cryptotis mexicana*

La relación estrecha con el hábitat de este grupo de musarañas con bajas capacidades de dispersión en los hábitats de tierras altas en Mesoamérica es un argumento que apoya a la fragmentación de los bosques montañosos en México como un motor de la diversificación de especies del grupo *Cryptotis mexicana* (Sullivan et al. 1997; Luna-Vega et al. 2001; García-Moreno et al. 2004; León-Paniagua et al. 2007; Smith et al. 2007). Esta diferenciación se hace más evidente genéticamente ya que, morfológicamente, las diferencias son sutiles e invitan a estudiar más caracteres que aquellos utilizados tradicionalmente en la taxonomía de los mamíferos (Baker y Bradley 2006).

Los clados observados sugieren que el Istmo de Tehuantepec ha sido una barrera geográfica trascendental para la conformación del complejo *Cryptotis mexicana* (Choate 1970; Woodman y Timm 1999; Woodman 2005). Es probable que incluso haya sido crucial en la historia del resto de los grupos del género *Cryptotis*, incluida la colonización del resto de Centroamérica y el norte de Los Andes Suramericanos. Aunado

a esto, la diferencia en el grado de fragmentación y conectividad de los bosques montañosos entre el sur de México, Centroamérica y Suramérica pudo ser un factor esencial que originó presiones de distinta magnitud para los procesos de cladogénesis entre los distintos grupos de especies del género *Cryptotis*, en particular las de zonas montañosas (Graves 1985; Smith et al. 2007).

Las relaciones entre especies hermanas sugiere que las musarañas que se distribuyen en tierras altas y las especies de tierras bajas tienen historias evolutivas independientes (P. ej: Complejo *Cryptotis mexicana* y Grupo *C. parva*, respectivamente). La información histórica sobre la geología y el clima del sur de México apoya una historia de fragmentación recurrente en los hábitats de tierras altas que condujo a diferenciación en diversas especies y promoviendo altas tasas de endemismo (Graham 1998; Ferrusquía-Villafranca 1998; Carleton et al. 2002).

Entre muestras de un lado del Istmo y del otro lado, los valores de divergencia del Citocromo b son mayores al 10%, promediando entre el 12% y 14%. Esto es similar a lo encontrado en las especies de roedores restringidas a las zonas altas en Mesoamérica y ha sido un argumento para sugerir una fuerte influencia del Istmo de Tehuantepec en la conformación de los linajes actuales (Sullivan et al. 1997; Arellano et al. 2005). Sin embargo, entre muestras de *Cryptotis* del mismo lado del Istmo, los valores también son cercanos o mayores al 10%, incluso entre especies hermanas. Así, es probable que otras variables afecten la diferenciación entre especies como la competencia interespecífica u otras barreras geográficas como la Depresión del Balsas y la Planicie Costera del Golfo.

La comparación de la antigüedad del origen de la diversificación del grupo *Cryptotis mexicana* con el evento del surgimiento del Istmo de Tehuantepec es un objetivo esencial para comprender los patrones en la distribución de estas especies. La respuesta a estos procesos de aislamiento pudieron variar entre los distintos grupos taxonómicos, sobre todo entre vertebrados pequeños de tierras altas como las musarañas versus aquellos vertebrados, medianos o grandes, que pueden desplazarse en tierras más bajas (Sullivan et al. 1997; Mulcahy y Mendelson 2000; Carleton et al. 2002; García-Moreno et al. 2004; Dawson 2005; Mulcahy et al. 2006; León-Paniagua et al. 2007; Kerhoulas 2008).

El estudio biogeográfico de otros vertebrados pequeños terrestres, además de la información de especies extintas en los análisis filogenéticos son eslabones indispensables para comprender el efecto de los eventos geológicos y climáticos históricos que han moldeado las áreas con mayor riqueza de especies de mamíferos en México.

Implicaciones para la conservación de los bosques montañosos

Históricamente, los bosques mesófilos de montaña cubrían gran parte del territorio mexicano (Rzedowsky 1978). Sin embargo, en la actualidad son parches aislados similares a islas. La fragmentación histórica y reciente ha promovido el origen de nuevas especies en períodos cortos de tiempo, así como una alta tasa de endemismo (Challenger 1998), siendo el grupo *Cryptotis mexicana* un fiel ejemplo de esto. Sin embargo, la pérdida y fragmentación extremadamente acelerada de los bosques mesófilos de montaña en las últimas décadas debido a la presión humana, ha originado la extinción de especies y la pérdida de material genético (Flenley 1998; Foster 2001), sobre todo en especies con baja capacidad de dispersión, como las musarañas.

La estrecha relación de las musarañas de tierras altas en México con el hábitat es un factor que propicia que este grupo sea vulnerable a la extinción. Las distribuciones restringidas y el alto número de especies endémicas en nuestro país obligan a que la conservación de estos bosques sea una labor que debe ser agilizada (León-Paniagua et al. 2007; Petterson et al. 2002). Se requieren estudios dirigidos a conocer el requerimiento de hábitat, estudios poblaciones y de interacción entre la biodiversidad, los cuales se ven enriquecidos con el conocimiento de la taxonomía e historia evolutiva del grupo con el objetivo de proponer estrategias de conservación integrales y bien fundamentadas.

Por lo tanto, es necesario el complemento del estudio de otros grupos taxonómicos para comprender los patrones de distribución en las zonas con alto número de endemismos en el país, que repercuta positivamente en las decisiones sobre el manejo y la conservación de ecosistemas montañosos. Para lograr tal meta, es indiscutible la integración de comunidades locales, gobierno federal, instituciones educativas y organizaciones privadas.

CONCLUSIONES

El género *Cryptotis* se conforma por cuatro grupos de especies: *C. goldmani*, *C. mexicana*, *C. parva* y un grupo de especies afines a *C. nigrescens* y *C. thomasi* (sensu Woodman 2005a).

El grupo *Cryptotis mexicana* es parafilético (sensu Woodman 2005a). Los resultados de este estudio proponen que el grupo *Cryptotis mexicana* está conformado por cinco especies: *C. magna*, *C. mexicana*, *C. nelsoni*, *C. obscura* y *C. phillipsii*.

Las distancias genéticas intrapoblacionales e interpoblacionales encontradas entre las especies de *Cryptotis* indican la necesidad de una revisión taxonómica de algunas especies nominales ya que pueden ser complejos de especies crípticas.

Los caracteres morfológicos no apoyan la conformación de los grupos de especies dentro del género *Cryptotis* (sensu Woodman 2005a). Sin embargo, dichos caracteres combinados con los moleculares contribuyen a dar una mejor resolución filogenética.

RECOMENDACIONES

Añadir muestras que abarquen la distribución completa de *Cryptotis alticola* y *Cryptotis goldmani*, así como incluir a *C. griseoventris*.

Incrementar el muestreo en Centroamérica y Suramérica, con más especies de los grupos *C. nigrescens* y *C. thomasi*.

Fomentar el escrutinio de caracteres morfológicos y estudios morfométricos.

Analizar genes con distinta tasa de sustitución e historia evolutiva podría contribuir a esclarecer algunas de las relaciones dentro del género, por ejemplo los genes nucleares, como los intrones (Ej: -Fibrinògeno) y genes mitocondriales (Ej: Región control).

Incluir análisis con reloj molecular para comprender los procesos históricos que pudieron influir en la diversificación de las especies del género *Cryptotis*.

LITERATURA CITADA

- Albert, E., D. San Mauro, M. García-París, L. Rüber y R. Zardoya. 2009. Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data. *Gene*. 441 (1-2): 12 - 21.
- Alfaro, M., S. Zoller y F. Lutzoni. 2003. Bayes or Bootstrap? A simulation study comparing the performance of bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution*. 20 (2): 255 - 266.
- Almazán, J., C. Sánchez y M. Romero. 2005. Registros sobresalientes de mamíferos del Estado de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.). 21 (3): 155 - 157.
- Arellano E., F. González-Cozátl y D. Rogers. 2005. Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial Cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37 (2): 529 - 540.
- Asher, R., M. Novacek y J. Geisler. 2003. Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution*. 10 (1/2): 131 - 193.
- Asher, R. y T. Lehmann. 2008. Dental eruption in afrotherian mammals. *BioMed Central. Biology*. 6 (14): 1 -1 11.
- Baker, R. y J. Gatesy. 2002. Is morphology still relevant? En: *Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice* (Eds. R. DeSalle, G. Giribet, y W. Wheeler) pp. 163 - 174. Birkhauser Verlag, Basel, Suiza.
- Baker, R. y R. Bradley. 2006. Speciation in mammals and genetic species concept. *Journal of Mammalogy*. 87 (4): 643 - 662.
- Baker, R., M. O´Neill y R. McAliley. 2003. A new species of desert shrew, *Notiosorex*, based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Occasional Papers. Museum of Texas Tech University*. 222: 1 + 1 - 12.

- Björklund, M. 1999. Are third positions really that bad? A test using vertebrate Cytochrome b. *Cladistics*. 15 (2): 191 - 197.
- Bortiri, E., Bortiri, B. Heuvel y D. Potter. 2006. Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Plant Systematics and Evolution*. 259: 53 - 71.
- Bradley, R. y R. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: Cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*. 82 (4): 960 - 973.
- Brandley, M., A. Schmitz y T. Reeder. 2005. Partitioned bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology*. 54 (3): 373 - 390.
- Broughton, R., S. Stanley y R. Durrett. 2000. Quantification of homoplasy for nucleotide transitions and transversions and a reexamination of assumptions in weighted phylogenetic analysis. *Systematic Biology*. 49 (4): 617 - 627.
- Brown, J., S. Hedtke, A. Lemmon y E. Lemmon. 2009. When trees grow too long: investigating the causes of highly inaccurate bayesian branch-length estimates. *Systematic Biology*. Advance access published on December 10, 2009.
- Carleton, M., O. Sánchez y G. Urbano. 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 forest. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 115 (3): 488 - 533.
- Carraway, L. 2007. Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the Western North American Naturalist*. 3: 1 - 91.
- Carroll, D. y R. Bradley. 2005. Systematics of the genus *Sigmodon*: DNA sequences from Beta-Fibrinogen and Cytochrome b. *The Southwestern Naturalist* 50 (3): 342 - 349.
- Caujape-Castells, J., J. Pedrola-Monfort y N. Membrives. 2003. Aspectos filosóficos del análisis de datos en sistemática molecular. 24: 127 - 141.
- Cervantes, F., J. Ramírez-Vite, S. Ramírez-Vite y C. Ballesteros. 2004. New records of mammals from Hidalgo and Guerrero, México. *The Southwestern Naturalist*. 49 (1): 122 - 124.
- Cervantes F. y L. Guevara (aceptado). Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México (2009). *Mammalian Biology*. doi:10.1016/j.mambio.2009.06.002
- 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. Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre S. C. México.
- Choate, J. 1970. Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas Publications. Museum of Natural History. 19 (3): 195 - 317 pp.
- Choate, J. 1973. *Cryptotis mexicana*. *Mammalian Species*. American Society of Mammalogists. 28: 1 - 3.
- Churchfield, S. 1990. The Natural history of shrews. Christopher Helm/A. & C. Black. London.
- Churchfield, S. 1991. Niche dynamics, food resources, and feeding strategies in multispecies communities of shrews, p. 23-34. En: J.S. Findley and T.L. Yates (eds.). *The biology of the Soricidae*. Special Publication of the Museum of Southwestern Biology (1). University of New Mexico, Albuquerque.
- Churchfield, S. y B. Sheftel. 1994. Food niche overlap and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga. *Journal of Zoology (London)* 234: 105 - 124.
- Churchfield, S. 2002. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate Sorex species in the context of foraging habits and prey supply. *Acta Theriologica*. 47 (1): 169 - 184.
- Dawson, W. 2005. Peromyscine biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology. Pp. 145 - 156. En: *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a*

- Bernardo Villa (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, Eds.). Instituto de Biología; Instituto de Ecología; CONABIO, México, 706 pp.
- Díaz De Pascual, A. y A. De Ascensão. 2000. Diet of the cloud forest shrew *Cryptotis meridensis* (Insectivora: Soricidae) in the Venezuelan Andes. 45 (1): 13 - 24.
- Duellman, W. 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. University of Kansas Publications, Museum of Natural History. 13 (2): 19 - 72.
- Farías, I., G. Ortí, I. Sampaio, H. Schneider y A. Meyer. 2001. The Cytochrome b gene as a phylogenetic marker: the limits of resolution for analyzing among Cichlid fishes. *Journal of Molecular Evolution*. 53: 89 - 103.
- Farris, J. 1986. On the boundaries of phylogenetic systematic. *Cladistics*. 2: 14 - 27.
- Farris, J., M. Källersjö, A. Kluge y C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics*. 10 (3): 315 - 319.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*. 39: 783 - 791.
- Fernández, J., F. Cervantes y M. Corona. 2007. New distributional records for mammals from Tlaxcala, México. *The Southwestern Naturalist*. 52 (2): 328 - 333.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. La Geología de México: Una sinopsis. En T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Editores). *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM. Capítulo 1: 1 - 107.
- Flenley, J. 1998. Tropical forests under the climates of the last 30,000 years. *Climatic Change*. 39 (2-3): 177 - 197.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*. 55 (1-2): 73 - 106.
- García-Moreno, J., A. Navarro-Sigüenza, A. Peterson y L. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 33 (1): 186 - 196.
- Goloboff, P. 1999a. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*. 15 (4): 415 - 428.
- Goloboff, P. 1999b. NONA (NO NAME) Versión 2. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics*. 19: 91 - 103.
- Goloboff, P., F. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. Ramírez y C. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*. 19: 324 - 332.
- Goloboff, P., y D. Pol. 2005. Parsimony and Bayesian phylogenetics. En: *Parsimony, phylogeny, and genomics* (V. Albert, Ed.). Oxford University Press.
- Goloboff, P., F. Farris, y K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774 - 786.
- Graves, G. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographical variation in plumage of Andean forest birds. *The Auk*. 102: 556 - 579.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Editores). *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM. Capítulo 1: 109 - 127.
- Guevara, L. 2005. Comparación morfológica y morfométrica entre las musarañas *Cryptotis nelsoni* y *C. mexicana* (Mammalia: Soricomorpha) de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Licenciado en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana. México.
- Guevara, L., D. Marín-Cardona y S. Solari. 2009. Morphometric analyses of geographically isolated shrews of the *Cryptotis nigrescens* species complex (Mammalia: Soricomorpha). *Memorias del "4th International Conference. The International Biogeography Society"*. Mérida, Mexico.
- Hall, E. 1981. *The Mammals of North America*. Second edition. Vol. 2. Wiley-Interscience, New York.

- Hanski, I. 1994. Population biological consequences of body size in *Sorex*. Pp. 15-22 in *Advances in the biology of shrews* (J. F. Merritt, G. L. Kirkland, Jr., and R. K. Rose, eds.). Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh 18: 1 - 458.
- Hegdal, P. y R. Blaskiewicz. 1984. Evaluation of the potential hazard to Barn Owls of Talon® (brodifacoum bait) used to control rats and house mice. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 3: 167 - 179.
- Huelsenbeck, J. y F. Ronquist. 2001. Mr. Bayes: Bayesian inference for phylogeny. *Bioinformatics*. 17 (8): 754 - 755.
- Hutterer, R. 2005. Order Soricomorpha. En: D. Wilson y D. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Third edition. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 220 - 311.
- Ilves, K., y E. Taylor. 2009. Molecular resolution of the systematics of a problematic group of fishes (Teleostei: Osmeridae) and evidence for morphological homoplasy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 50 (1): 163 - 178.
- Kerhoulas, N. 2008. Molecular systematic and biogeography of Mesoamerican flying squirrels. Thesis Masters of Arts. The Faculty of the Department of Biological Sciences Humboldt State University.
- Källersjö, M., V. Albert y J. Farris. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics*. 15: 91 - 93.
- Kopuchian, C. y M. Ramírez. 2010. Behaviour of resampling methods under different weighting schemes, measures and variable resampling strengths. *Cladistics*. 26 (1): 86 - 97.
- Jackman, T., G. Applebau, y D. Wake. 1997. Phylogenetic relationships of Bolitoglossine Salamanders: a demonstration of the effects of combining morphological and molecular data sets. *Molecular Biology and Evolution*. 14 (8): 883 - 891.
- Lawrence, M. 1993. Catalog of recent mammal types in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. (217). 200 pp.
- Lee, M. y A. Camens. 2009. Strong morphological support for the molecular evolutionary tree of placental mammals. *Journal of Evolutionary Biology*. 22 (11): 2243 - 2257.
- León-Paniagua, L., A. Navarro-Sigüenza, B. Hernández-Baños y J. Morales. 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.
- Luckow, M. y A. Bruneau. 1997. Circularity and independence in phylogenetic tests of ecological hypothesis. *Cladistics*. 13 (1-2): 145 - 151.
- Luna-Vega, I., J. Morrone, O. Alcántara-Ayala y D. Organista. 2001. Biogeographical affinities among neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution*. 228: 229 - 239.
- Marín, D. 2009. Caracterización morfológica y morfométrica de las musarañas de orejas pequeñas del género *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha) en la Cordillera Central colombiana. Trabajo de grado: Biólogo. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Colombia
- Marshall, D. 2010. Cryptic failure of partitioned bayesian phylogenetic analyses: lost in the land of long trees. *Systematic Biology*. 59 (1): 108 - 117.
- Marshall, D., C. Simon y T. Buckley. 2006. Accurate branch length estimation in partitioned Bayesian analyses requires accommodation of among-partition rate variation and attention to branch length priors. *Systematic Biology*. 55 (6): 993 - 1003.
- Martí, C. 1992. Barn owl (*Tyto alba*). *Birds of North America* 1: 1 - 16.
- Matthews, L., y A. Rosenberger. 2008. Taxon combinations, parsimony analysis (PAUP*), and the taxonomy of the yellow-tailed woolly monkey, *Lagothrix flavicauda*. *American Journal of Physical Anthropology*. 137 (3): 245 - 255.

- Merriam, C. 1895. Revision of the shrews of the American genera *Blarina* and *Notiosorex*. *North American Fauna*. 10: 1 - 34.
- Meyer, A. 1994. Shortcomings of the cytochrome b gene as a molecular marker. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 278 - 280.
- Mulcahy, D. y J. Mendelson. 2000. Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 17 (2): 173 - 189.
- Mulcahy, D., B. Morrill y J. Mendelson. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography*. 33 (11): 1889 - 1904.
- Nevo, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 269 - 308.
- Nixon, K. 1999 - 2002. WinClada Versión. 1.0000. Publicado por el autor. Ithaca, NY, USA.
- Nixon, K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*. 15 (4): 407 - 414.
- Nixon, K y J. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics*. 12: 221 - 242.
- Ohdachi S., M. Hasegawa, M. Iwasa, P. Vogel, T. Oshida, L.-K. Lin y H. Abe. 2006. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology*. 270 (1): 177 - 191. Erratum: *Journal of Zoology*. 270 (1): 199 - 200.
- Petterson, A., M. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. Buddemeier y D. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*. 416 (6881): 626 - 629.
- Posada, D. y K. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*. 14: 817 - 818
- Repenning, C. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. Classification, historical zoogeography, and temporal correlation of the shrews. *Geological Survey Professional Paper*. 565: 1 - 74.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 21 (1): 21 - 82.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castillo-Morales, A. Salame-Méndez y A. Castro-Campillo. 2004. Características morfológicas y morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 20 (2): 9 - 37.
- Randle, C. y K. Pickett. 2010. The conflation of ignorance and knowledge in the inference of clade posteriors. *Cladistics*. 26 (X): X - XX.
- Reumer, J. 1998. Classification of the fossil and recent shrews. En: Wójcik, J. y M. Wolsan (eds). *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute. Polish Academy of Sciences. Białowieża. 5 - 22.
- Robertson, P. y E. Rickart. 1975. *Cryptotis magna*. *Mammalian Species*. American Society of Mammalogists. 61: 1 - 2.
- Ronquist, F. y J. Huelsenbeck. 2003. Mr. Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572 - 1574.
- Rzedowsky, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Sanderson, M. 1989. Confidence limits on phylogenies. The bootstrap revised. *Cladistics*. 5: 113 - 129.
- Sanderson, M. 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: a critique. *Systematic Biology*. 44: 299 - 320.
- Sánchez-Villagra M. y B. Williams. 1998. Levels of homoplasy in the evolution of the mammalian skeleton. *Journal of Mammalian Evolution*. 5 (2): 113 - 126.
- Sánchez-Villagra M. y P. Menke. 2005. The mole's thumb - evolution of the hand skeleton in talpids (Mammalia). *Zoology*. 108: 3- 12.

- Simmons, M., H. Ochoterena y T. Carr. 2001. Incorporation, relative homoplasy, and effect of gap characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology*. 50 (3): 454 - 462.
- Smith, S., A. Montes de Oca, T. Reeder y J. Wiens. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in Middle American treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforests? *Evolution*. 61 (5): 1188 - 1207.
- Soltis, P. y D. Soltis. 2003. Applying the bootstrap in phylogeny reconstruction. *Statistical Science*. 18 (2): 256 - 267.
- Steel, M. y D. Penny. 2000. Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*. 17 (6): 839 - 850.
- Sullivan J., J. Markert y C. Kilpatrick. 1997. Phylogeography of molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*. 46 (3): 426 - 440.
- Swiderski, D. 1991. Morphology and evolution of the wrists of burrowing and nonburrowing shrews (Soricidae). *Journal of Mammalogy*. 72 (1): 118 - 125.
- Swofford, D., G. Olsen, P. Waddell y D. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. En: *Molecular Systematics*. D. M. Hillis, C. Morowitz y B. K. Mable. Eds. 2nd ed. pp. 407 - 514. Sinauer Sunderland. MA.
- Swofford, D. 2001. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Versión 4. Sunderland. MA: Sinauer Associates Inc.
- Vivar, E., V. Pacheco y M. Valqui. 1997. A new species of *Cryptotis* (Insectivora: Soricidae) from northern Peru. *American Museum Novitates*. 3202: 1 - 15.
- Wahlberg, N., M. Braby, A. Brower, R. de Jong, Ming-Min Lee, S. Nylin, N. Pierce, F. Sperling, R. Vila, A. Warren y E. Zakharov. 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society*. 272: 1577 - 1586.
- Wiens, J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology*. 53 (4): 653 - 661.
- Woodman, N. 2000. *Cryptotis merriami* Choate in Costa Rica: syntopy with *Cryptotis nigrescens* (Allen) and possible character displacement (Mammalia: Insectivora). *Caribbean Journal of Science*. 36 (3-4): 289 - 299.
- Woodman, N. 2002. A new species of small-eared shrew from Colombia and Venezuela (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae: Genus *Cryptotis*). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 115: 249 - 272.
- Woodman, N. 2003. A new small-eared shrew of the *Cryptotis nigrescens*-group from Colombia (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 116(4): 853 - 872.
- Woodman, N. 2005a. Evolution and biogeography of Mexican small-eared shrews of the *Cryptotis mexicana*-group (Insectivora: Soricidae), Cap. 42. 523 - 534. En: Sánchez-Cordero V. y Medellín R. A. (Eds). *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*, 706 p. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México. 2005. ISBN 970-32-2603-5.
- Woodman, N. 2005b. Size evolution in Goodwin's small-eared shrew, *Cryptotis goodwini*. En J. F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, y B. A. Sheftel, eds., *Advances in the Biology of Shrews II*. Special Publication of the International Society of Shrew Biologists. 1: 125 - 138.
- Woodman, N y R. Timm 1992. A new species of small-eared shrew, genus *Cryptotis* (Insectivora: Soricidae), from Honduras. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 105: 1 - 12.
- Woodman, N y R. Timm, 1993. Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. *Fieldiana: Zoology (New Series)* 74: 1 - 30.

- Woodman, N. y R. Timm. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana: Zoology*. 91: 1 - 35.
- Woodman, N. y R. Timm. 2000. Taxonomy and evolutionary relationships of Phillips' small-eared shrew, *Cryptotis phillipsii* (Schaldach, 1966) from Oaxaca, Mexico (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 113 (2): 339 - 355.
- Woodman, N., C. Cuartas-Calle y C. Delgado-V. 2003. The humerus of *Cryptotis colombiana* and its bearing on the phylogenetic relationships of the species (Soricomorpha: Soricidae). *Journal of Mammalogy*. 84 (3): 832 - 839.
- Woodman, N. y A. Díaz De Pascual. 2004. *Cryptotis meridensis*. *Mammalian Species*. American Society of Mammalogists. 761: 1 - 5.
- Woodman, N. y J. Morgan. 2005. Skeletal morphology of the forefoot in shrews (Mammalia: Soricidae) of the genus *Cryptotis*, as revealed by digital X-rays. *Journal of Morphology*. 266: 60 - 73.
- Woodman, N. y Péfaur, J. 2008. "Order Soricomorpha Gregory, 1910". Pp. 177-187 En: *Mammals of South America. Volume I: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. (Gardner, A.L.). University of Chicago Press.
- Woodman, N. y R. Stephens. 2010. At the foot of the shrew: manus morphology distinguishes closely-related *Cryptotis goodwini* and *Cryptotis griseoventris* (Mammalia: Soricidae) in Central America. *Biological Journal of the Linnean Society*. 99: 118 - 134.
- Wortley, A. y R. Scotland. 2006. The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. *Systematic Biology*. 55 (4): 677 - 685.
- Zaldívar-Riberón, A., V. León-Règagnon y A. Nieto-Montes de Oca. 2004. Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30: 38 - 49.

CONCLUSIONES FINALES

Los estudios filogenéticos deben incorporar la totalidad de la información o evidencia disponible, de esta manera las propuestas taxonómicas generadas tendrán mejores fundamentos. De lo contrario, las hipótesis pueden ser resultado de monofilias forzadas creando artificios debido a un método laxo. Esto es aún más indispensable en los grupos menos estudiados y con conflictos taxonómicos como las musarañas.

Estos mamíferos pequeños son un excelente modelo para tratar de comprender la historia biogeográfica de los bosques montanos en América debido a la estrecha relación con el microhábitat y a la baja capacidad para dispersarse que tienen en la actualidad. El reconocimiento de los grupos de especies dentro de las musarañas del género *Cryptotis* son hipótesis de trabajo relevantes que pueden ser herramientas para el manejo de las áreas prioritarias para conservación en México.

El conocimiento a futuro de las musarañas del género *Cryptotis* debe ser perseguido con la mayor cantidad de evidencia disponible, como la morfología, morfometría, citogenética y biología molecular. Aunado a esto, es de suma importancia reconocer que los estudios deben cimentarse en la revisión exhaustiva de ejemplares depositados en Colecciones Biológicas nacionales e internacionales, ya que ahí existe material poco estudiado y que puede incrementar el conocimiento taxonómico. Además, la colecta científica sistemática dirigida a las musarañas es una tarea que no debe ser olvidada. Aún existen áreas prioritarias por explorar que pueden ser eslabones trascendentales para descifrar la historia evolutiva del género.

Es probable que la combinación de datos morfológicos, moleculares y el inicio de los estudios sobre la historia natural dirijan los resultados futuros a la descripción de nuevos taxones del género *Cryptotis*, incrementando la diversidad de mamíferos en el país.

Apéndice I. Especie, región geográfica de la muestra y número de catálogo de los ejemplares (Voucher) procesados en el presente estudio para la obtención de la secuencia del gen mitocondrial Citocromo b.

ESPECIE	REGIÓN GEOGRÁFICA	NÚMERO DE CATÁLOGO
<i>Cryptotis alticola</i>	Estado de México, México	FAC 3634
<i>Cryptotis alticola</i>	Estado de México, México	FAC 3533
<i>Cryptotis alticola</i>	Estado de México, México	FAC 3632
<i>Cryptotis alticola</i>	Estado de México, México	FAC 3535
<i>Cryptotis colombiana</i>	Departamento de Antioquia, Colombia	DMC 11
<i>Cryptotis colombiana</i>	Departamento de Antioquia, Colombia	DMC 69
<i>Cryptotis goodwini</i>	Chiapas, México	FAC 3831
<i>Cryptotis magna</i>	Oaxaca, México	CNMA 43062
<i>Cryptotis mayensis</i>	Yucatán, México	UADY 840
<i>Cryptotis mayensis</i>	Yucatán, México	UADY 835
<i>Cryptotis mayensis</i>	Yucatán, México	UADY 834
<i>Cryptotis mayensis</i>	Yucatán, México	UADY 833
<i>Cryptotis mayensis</i>	Yucatán, México	UADY 839
<i>Cryptotis mexicana</i>	Oaxaca, México	CNMA 43051
<i>Cryptotis mexicana</i>	Oaxaca, México	CNMA 43061
<i>Cryptotis mexicana</i>	Oaxaca, México	CNMA 43059
<i>Cryptotis mexicana</i>	Veracruz, México	CNMA 41946
<i>Cryptotis mexicana</i>	Veracruz, México	CNMA 41954
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41956
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41970
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41964
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41961
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41965
<i>Cryptotis nelsoni</i>	Veracruz, México	CNMA 41969
<i>Cryptotis obscura</i>	Tamaulipas, México	FAC 3042
<i>Cryptotis obscura</i> ***	Tlaxcala, México	CNMA 42285
<i>Cryptotis parva berlandieri</i>	Nuevo León, México	FAC 3003
<i>Cryptotis parva pueblensis</i>	Oaxaca, México	FAC 3436
<i>Cryptotis peregrina</i>	Oaxaca, México	FAC 3565
<i>Cryptotis peregrina</i>	Oaxaca, México	FAC 3575
<i>Cryptotis peregrina</i>	Oaxaca, México	FAC 3574
<i>Cryptotis phillipsii</i>	Oaxaca, México	FAC 3429
<i>Cryptotis phillipsii</i>	Oaxaca, México	FAC 3398
<i>Cryptotis phillipsii</i>	Oaxaca, México	FAC 3398
<i>Cryptotis phillipsii</i>	Oaxaca, México	FAC 3460
<i>Cryptotis squamipes</i>	Departamento del Cauca, Colombia	MHNUC 1572
<i>Cryptotis thomasi</i>	Departamento de Cundinamarca, Colombia	YMS 31
<i>Sorex</i>	Oaxaca, México	FAC 3596
<i>Sorex</i>	Oaxaca, México	FAC 3594
<i>Sorex</i>	Estado de México, México	FAC 3636

CNMA: Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM.

MHNUC: Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca

UADY: Colección Mastozoológica de la Universidad Autónoma de Yucatán.

FAC: Fernando A. Cervantes (Catálogo personal). Instituto de Biología, UNAM.

YMS: Yaneth Muñoz Sabah (Catálogo personal). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

DMC: David Marín Cardona (Catálogo personal). Instituto de Biología, Universidad de Antioquia.

Cryptotis parva ***: Identificada originalmente como *Cryptotis mexicana*.

Apéndice II. Especie, familia, región geográfica de la muestra, clave de acceso de GenBank y referencia de las secuencias empleadas en el presente estudio.

ESPECIE	FAMILIA	REGIÓN GEOGRÁFICA	ACCESO GB	REFERENCIA
<i>Chimarrogale platycephala</i>	Soricidae	Asia (Islas Japonesas)	AB108722	01
<i>Sorex thompsoni</i>	Soricidae		AY310344	02
<i>Sorex bendirii bendirii</i>	Soricidae	Canadá y EUA	AY954944	03
<i>Sorex palustris palustris</i>	Soricidae	Norteamérica	AY954939	03
<i>Sorex palustris navigator</i>	Soricidae	Norteamérica	AY954937	03
<i>Sorex palustris brooksi</i>	Soricidae	Norteamérica	AY954930	03
<i>Euroscaptor longirostris</i>	Talpidae		EU122226	04
<i>Crocidura attenuata</i>	Soricidae		AB066261	05
<i>Sorex vagrans</i>	Soricidae	Montana, EUA.	AF154551	06
<i>Hylomys suillus</i>	Erinaceidae	Malasia	AM905042	07
			REGION: 14184..15324	
<i>Sorex mirabilis</i>	Soricidae	Asia, Rusia, China y Corea del Norte	AB062737	08
<i>Sorex caecutiens</i>	Soricidae	Eurasia	AB062730	08
<i>Sorex tenellus</i>	Soricidae	California, EUA	AY014955	09
<i>Sorex portenkoi</i>	Soricidae	Asia, Noreste de Siberia.	AY014921	09
<i>Sorex longirostri</i>	Soricidae	Tennessee, Perry Co., EUA.	AY014953	09
<i>Sorex jacksoni</i>	Soricidae	Asia, Islas Saint Lawrence Islandia	AY014922	09
<i>Sorex camtschatica</i>	Soricidae	Asia, Sur de la Península Kamchatka	AY014917	09
<i>Sorex haydeni</i>	Soricidae	Minnesota, Clay County, EUA.	AY014939	09
<i>Sorex trowbridgii</i>	Soricidae	Washington, EUA	AY014956	09
<i>Sorex preblei</i>	Soricidae	Oregon, Harney County, EUA.	AY014937	09
<i>Sorex hydrodromus</i>	Soricidae	Norteamérica, Isla Saint Paul.	AY014933	09
<i>Crocidura dsinezumi</i>	Soricidae	Akita, Japón.	AB077060	10
<i>Crocidura watasei</i>	Soricidae	Isla Tokunoshima, Japón.	AB077074	10
<i>Crocidura shantungensis</i>	Soricidae	Isla Ullung, Corea del Sur	AB077075	10
<i>Crocidura sibirica</i>	Soricidae	Asia	AB077086	10
<i>Crocidura suaveolens</i>	Soricidae	Europa, Asia y África	AB077090	10
<i>Blarina hylophaga</i>	Soricidae	EUA	AY546659	11
<i>Blarina hylophaga</i>	Soricidae	EUA	AY546663	11
<i>Blarina hylophaga</i>	Soricidae	EUA	AY546662	11
<i>Blarina hylophaga</i>	Soricidae	EUA	AY546661	11
<i>Blarina hylophaga</i>	Soricidae	EUA	AY546660	11
<i>Sorex dispar dispar</i>	Soricidae	Norteamérica	EF660450	12
<i>Sorex gaspensis</i>	Soricidae	Norteamérica, Canadá	EF660444	12
<i>Erinaceus europaeus</i>	Erinaceidae		NC_002080	13
			REGION: 14182..15321	
<i>Neomys fodiens</i>	Soricidae	Eurasia	DQ991063	14
<i>Neomys anomalus</i>	Soricidae	Sion, China	DQ991049	14
<i>Sorex rohweri</i>	Soricidae		EU088302	15
<i>Sorex ugyunak</i>	Soricidae	Norteamérica, Norte de Alaska y oeste de la tundra. Bahía Hudson	EU088307	15

		(Canadá)		
<i>Sorex cinereus</i>	Soricidae	Norteamérica, Alaska, Canadá y EUA.	EU088304	15
<i>Scaptochirus moschatus</i>	Talpidae		AB306502	16
<i>Crocidura caspica</i>	Soricidae		AY994370	17
<i>Crocidura gueldenstaedtii</i>	Soricidae	Creta, Platanias, Grecia	DQ641270	18
<i>Cryptotis mexicana</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB127979	19
<i>Echinosorex gymnura</i>	Erinaceidae		NC_002808	20
			REGION: 14202..15342	
<i>Sorex araneus</i>	Soricidae	Eurasia	AJ245893	21
<i>Sorex hosonoi</i>	Soricidae	Asia, Japón	AB028597	22
<i>Sorex unguiculatus</i>	Soricidae	Asia	AB028501	22
<i>Sorex shinto</i>	Soricidae	Asia, Japón	AB028533	22
<i>Sorex isodon</i>	Soricidae	Eurasia	AB028500	22
<i>Sorex gracillimus</i>	Soricidae	Asia, de Rusia a Corea del Norte	AB028567	22
<i>Sorex ornatus</i>	Soricidae	Norteamérica	AF238036	23
<i>Sorex neomexicanus</i>	Soricidae		AF238028	23
<i>Sorex palustris</i>	Soricidae	Norteamérica	AF238033	23
<i>Sorex bendirii</i>	Soricidae	Norteamérica	AF238032	23
<i>Sorex sonomae</i>	Soricidae	Costa del Pacífico, EUA	AF238025	23
<i>Sorex bairdi</i>	Soricidae	Noroeste de Oregon, EUA.	AF238022	23
<i>Sorex hoyi</i>	Soricidae	EUA	AF238040	23
<i>Blarina brevicauda</i>	Soricidae	Nebraska, EUA	AF533601	24
<i>Blarina brevicauda</i>	Soricidae	Nebraska, EUA	AF533603	24
<i>Blarina brevicauda</i>	Soricidae	Nebraska, EUA	AF533602	24
<i>Blarina brevicauda</i>	Soricidae		AF533604	24
<i>Sorex coronatus</i>	Soricidae	Francia	AJ000419	25
<i>Sorex satunini</i>	Soricidae	Norte de Turquía	AJ000422	25
<i>Sorex samniticus</i>	Soricidae	Opi, Abruzzi, Italia	AJ000429	25
<i>Sorex raddei</i>	Soricidae	Norte de Turquía	AJ000445	25
<i>Sorex pacificus</i>	Soricidae	Rock Creek, Lane County, Oregon, EUA.	AJ000453	25
<i>Sorex arcticus</i>	Soricidae	Norteamérica	AJ000428	25
<i>Sorex granarius</i>	Soricidae	Noroeste de la Península Ibérica	AJ000417	25
<i>Sorex asper</i>	Soricidae	Arashan, Aksunskyi, Kirghizstan	AJ000425	25
<i>Sorex arcticus maritimensis</i>	Soricidae	Quebec, Canadá	AJ000427	25
<i>Cryptotis parva</i>	Soricidae	Nebraska, EUA	AF395483	26
<i>Talpa europaea</i>	Talpidae	Aarhus, Dinamarca	AB076829	27
<i>Scapanus orarius</i>	Talpidae	Abbotsford, Columbia Británica, Canadá	AB076817	27
<i>Urotrichus talpoides</i>	Talpidae	Mt. Tsurugi, Tokushima Pref., Japón	AB076833	27
<i>Desmana moschata</i>	Talpidae	Lago Rockovskoye, ad Vladimirskiy, Rusia	AB076836	27
<i>Scapanus latimanus</i>	Talpidae	San Francisco, California, EUA	AB076814	27
<i>Condylura cristata</i>	Talpidae	Potter County, Pennsylvania, EUA	AB076812	27
<i>Scalopus aquaticus</i>	Talpidae		AB076809	27
<i>Scapanus townsendii</i>	Talpidae	Sumas, Washington, USA	AB076820	27
<i>Crocidura russula</i>	Soricidae	Candelario, España	AY918373	28

<i>Crocidura canariensis</i>	Soricidae	Fuerteventura, España	AY918404	28
<i>Suncus remyi</i>	Soricidae	Norte de Gabón y República Central de África.	DQ630399	29
<i>Suncus dayi</i>	Soricidae	Sur de la India	DQ630432	29
<i>Suncus etruscus</i>	Soricidae	Europa, Asia y África	DQ630397	29
<i>Sylvisorex ollula</i>	Soricidae	África	DQ630398	29
<i>Myosorex cafer</i>	Soricidae	Sudáfrica	DQ630418	29
<i>Myosorex sclateri</i>	Soricidae	Natal, Sudáfrica	DQ630436	29
<i>Myosorex varius</i>	Soricidae	Sudáfrica	DQ630437	29
<i>Crocidura rhotitis</i>	Soricidae	Sulawesi, Indonesia	EF524646	30
<i>Crocidura mariquensis</i>	Soricidae	Klakkerstroom, Sudáfrica	EF524632	30
<i>Crocidura crenata</i>	Soricidae	Moueva, Gabón	EF524762	30
<i>Crocidura grandiceps</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524681	30
<i>Crocidura levicula</i>	Soricidae	Kamarora, Sulawesi, Indonesia	EF524644	30
<i>Crocidura nimbae</i>	Soricidae	Tai N.P., Costa de Marfil	EF524597	30
<i>Crocidura paradoxura</i>	Soricidae	Sumatra/Gu Tujuh, Indonesia	EF524720	30
<i>Crocidura fuscomurina</i>	Soricidae	Sudáfrica	EF524580	30
<i>Crocidura grassei</i>	Soricidae	Moueva, Gabón	EF524759	30
<i>Crocidura roosevelti</i>	Soricidae	Bohou-Chari, República Central de África.	EF524782	30
<i>Suncus megalura</i>	Soricidae	Odzala N.P., Congo	EF524780	30
<i>Crocidura cf. muricauda</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524772	30
<i>Crocidura juvenetae</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524784	30
<i>Crocidura buettikoferi</i>	Soricidae	Adiopodoumé, Costa de Marfil	EF524691	30
<i>Crocidura cf. foxi</i>	Soricidae	Bobo Dioulasso, Burkina Faso	EF524584	30
<i>Crocidura negligens</i>	Soricidae	Tioman Island, Malasia	EF524696	30
<i>Crocidura batesi</i>	Soricidae	Moueva, Gabón	EF524765	30
<i>Crocidura foetida doriae</i>	Soricidae	MT. Kinabalu, Malasia	EF524750	30
<i>Crocidura musseri</i>	Soricidae	Gunung Rorekatimbo, Sulawesi, Indonesia	EF524743	30
<i>Crocidura nanilla</i>	Soricidae	Lamto, Costa de Marfil	EF524744	30
<i>Crocidura nigripes lipara</i>	Soricidae	Kamarora, Sulawesi, Indonesia	EF524747	30
<i>Crocidura cf. crossei</i>	Soricidae	Bassé Bobo Dioulasso, Burkina Faso	EF524694	30
<i>Sylvisorex johnstoni</i>	Soricidae	Gabón	EF524666	30
<i>Sylvisorex johnstoni</i>	Soricidae	Moueva, Gabón	EF524774	30
<i>Suncus infinitesimus</i>	Soricidae	Bohou-Chari, República Central de África.	EF524793	30
<i>Diplomesodon pulchellum</i>	Soricidae	Turkmenistan	EF524581	30
<i>Crocidura crossei</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524757	30
<i>Diplomesodon pulchellum</i>	Soricidae	Turkmenistan	EF524689	30
<i>Suncus montanus</i>	Soricidae	Tamil Nadu, India	EF524776	30
<i>Crocidura muricauda</i>	Soricidae	Tai N.P., Costa de Marfil	EF524778	30
<i>Suncus varilla</i>	Soricidae	Cecilia, Bloemfontein, Sudáfrica	EF524790	30
<i>Crocidura cf. obscurior sp1</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524785	30
<i>Crocidura grayi</i>	Soricidae	Luzon Isl. Mt Isarog, Filipinas	EF524754	30
<i>Crocidura mindorus</i>	Soricidae	Sibuyan Island, Filipinas	EF524755	30

<i>Crocidura lepidura</i>	Soricidae	Sumatra/Gunung Tujuh, Indonesia	EF524741	30
<i>Crocidura zimmermanni</i>	Soricidae	Crete, Grecia	EF524714	30
<i>Crocidura lamottei</i>	Soricidae	Nazinga, Burkina Faso	EF524703	30
<i>Crocidura hildegardeae</i>	Soricidae	Kiguena, Burundi	EF524735	30
<i>Crocidura ichnusae</i>	Soricidae	Pantelleria, Italia	EF524727	30
<i>Crocidura orientalis</i> <i>lawuana</i>	Soricidae	Java/Rano Pani, Indonesia	EF524721	30
<i>Crocidura tarfayensis</i>	Soricidae	Guelmin, Marruecos	EF524794	30
<i>Crocidura beccarii</i>	Soricidae	Sumatra/Gu Tujuh, Indonesia	EF524719	30
<i>Crocidura malayana</i>	Soricidae	Ulu Gombak, Malasia	EF524728	30
<i>Crocidura lusitania</i>	Soricidae	Oursi, Burkina Faso	EF524733	30
<i>Crocidura zarudnyi</i>	Soricidae	Baluchestan, Irán	EF524711	30
<i>Crocidura brunnea</i>	Soricidae	Java/Cibodas, Indonesia	EF524729	30
<i>Crocidura sicula</i>	Soricidae	Gozo, Malta	EF524734	30
<i>Crocidura cyanea</i>	Soricidae	Natal, Sudáfrica	EF524738	30
<i>Crocidura silacea</i>	Soricidae	Klakkerstroom, Sudáfrica	EF524739	30
<i>Crocidura douceti</i>	Soricidae	Ziama Forest, Guinea	EF524787	30
<i>Crocidura cf. crossei</i>	Soricidae	Costa de Marfil a Camerún	EF524786	30
<i>Crocidura leucodon</i>	Soricidae	Eurasia	EF417545	31
<i>Blarina brevicauda</i>	Soricidae	Michigan, EUA.	AB175134	32
<i>Megasorex gigas</i>	Soricidae	Colima, México	AB175150	32
<i>Cryptotis goldmani</i>	Soricidae	Guerrero, México	AB175137	32
<i>Episoriculus leucopus</i>	Soricidae	Syng Gomba, Nepal	AB175111	32
<i>Sorex cylindricauda</i>	Soricidae	Kyangjin Gompa, Nepal	AB175121	32
<i>Episoriculus caudatus</i> <i>soluensis</i>	Soricidae	Gosainkund, Nepal	AB175112	32
<i>Chodsigoa parca</i>	Soricidae	Mt. Tay Con Linh II, Vietnam	AB175105	32
<i>Chodsigoa caovansunga</i>	Soricidae	Mt. Tay Con Linh II, Vietnam	AB175104	32
<i>Cryptotis mexicana</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB175142	32
<i>Suncus stoliczkanus</i>	Soricidae	Terai, Nepal	AB175077	32
<i>Chimarrigale himalayica</i>	Soricidae	Ha Tinh, Huong Son, Vietnam	AB175094	32
<i>Crocidura fuliginosa</i>	Soricidae	Mt. Tay Con Linh II, Vietnam	AB175079	32
<i>Cryptotis mexicana</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB175143	32
<i>Crocidura wuchihensis</i>	Soricidae	Mt. Tay Con Linh II, Vietnam	AB175084	32
<i>Blarinella griselda</i>	Soricidae	Mt. Tay Con Linh II, Vietnam	AB175144	32
<i>Soriculus nigrescens</i>	Soricidae	Syng Gomba, Nepal	AB175101	32
<i>Suncus murinus</i>	Soricidae	Taichung, Taiwán	AB175075	32
<i>Crocidura orii</i>	Soricidae	Amami-ohshima Is., Kagoshim, Japón	AB175087	32
<i>Nectogale elegans</i>	Soricidae	Phutang, Arunachal Pradesh	AB175095	32
<i>Crocidura attenuata</i> <i>tanakae</i>	Soricidae	Nantou Co., Taiwán	AB175080	32
<i>Episoriculus macrurus</i>	Soricidae	Pokhara, Nepal	AB175109	32
<i>Cryptotis goldmani</i>	Soricidae	Guerrero, México	AB175138	32
<i>Anourosorex yamashinai</i>	Soricidae	Nantou Co., Taiwán	AB175088	32
<i>Cryptotis magna</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB175139	32

<i>Crocidura kurodai</i>	Soricidae	Nantou Co., Taiwán	AB175086	32
<i>Anourosorex squamipes</i>	Soricidae	Doi Inthanon, Tailandia	AB175090	32
<i>Cryptotis goldmani</i>	Soricidae	Guerrero, México	AB175136	32
<i>Cryptotis magna</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB175141	32
<i>Sorex daphaeonodon</i>	Soricidae	Magadan, Rusia	AB175126	32
<i>Cryptotis magna</i>	Soricidae	Oaxaca, México	AB175140	32
<i>Sorex roboratus</i>	Soricidae	Magadan, Rusia	AB175128	32
<i>Sorex minutissimus</i>	Soricidae	Primorskii, Rusia	AB175129	32
<i>Sorex minutus</i>	Soricidae	Laghi di Ceretto, Italia	AB175133	32
<i>Episorculus fumidus</i>	Soricidae	Chiayi Co., Taiwán	AB175108	32
<i>Sorex tundrensis</i>	Soricidae	Magadan, Rusia	AB175127	32
<i>Sorex saussurei</i>	Soricidae	Guerrero, México	AB175117	32
<i>Cryptotis parva</i>	Soricidae	Texas, EUA	AB175135	32
<i>Sorex antinorii</i>	Soricidae	Piacenza, Italia	AB175125	32
<i>Sorex alpinus</i>	Soricidae	Valais Canton, Suiza	AB175119	32
<i>Sorex fumeus</i>	Soricidae	Pennsylvania, EUA	AB175116	32
<i>Notiosorex crawforfi</i>	Soricidae	Baja California S., México	AB175149	32
<i>Notiosorex crawforfi</i>	Soricidae	Baja California N., México	AB175148	32
<i>Notiosorex crawforfi</i>	Soricidae	Arizona, EUA	AB175147	32
<i>Notiosorex crawforfi</i>	Soricidae	Texas, EUA	AB175146	32
<i>Notiosorex crawforfi</i>	Soricidae	Texas, EUA	AB175145	32
<i>Crocidura horsfieldii</i>	Soricidae	Kanchana Buri, Sai Yok, Tailandia	AB175078	32
<i>Sorex excelsus</i>	Soricidae	Yushu Aut. Pref., Quinghai, China	AB175123	32
<i>Sorex volnuchini</i>	Soricidae	Seyfe, Amasya District, Turquía	AJ535458	33
<i>Sorex monticolus</i>	Soricidae	Norteamérica	AB100272	34
<i>Soriculus sodalis</i>	Soricidae		AB127978	35
<i>Mogera kanoana</i>	Talpidae		AB181630	36
<i>Crocidura (tadae) kurodai</i>	Soricidae		AB115559	37
<i>Uropsilus gracilis</i>	Talpidae		AB076699	38
<i>Echinops telfairi</i>	Tenrecidae		NC_002631	39
<i>Crocidura lasiura</i>	Soricidae	Asia	AB066253	40
<i>Crocidura olivieri spurelli</i>	Soricidae	África	DQ305247	41
<i>Crocidura olivieri sururae</i>	Soricidae	África	DQ305212	41
<i>Crocidura olivieri manni</i>	Soricidae	África	DQ305254	41
<i>Crocidura olivieri cara</i>	Soricidae	África	DQ305253	41
<i>Crocidura flavescens</i>	Soricidae	Sudáfrica	DQ305213	41
<i>Crocidura fulvastra</i>	Soricidae	Sudán	DQ305261	41
<i>Crocidura goliath</i>	Soricidae	África	DQ305233	41
<i>Crocidura hirta</i>	Soricidae	África	DQ305262	41
<i>Crocidura olivieri kivu</i>	Soricidae	África	DQ305242	41
<i>Crocidura poensis</i>	Soricidae	África	DQ305277	41
<i>Crocidura theresae</i>	Soricidae	Guinea	DQ305278	41
<i>Crocidura viaria</i>	Soricidae	África	DQ305275	41
<i>Crocidura olivieri giffardi</i>	Soricidae	África	DQ305231	41
<i>Myotis formosus flavus</i>	Vespertilionidae	China	EU434932	42

Referencias

01. Iwasa, M. y H. Abe. 2006. Colonization history of the Japanese water shrew *Chimarrogale platycephala*, in the Japanese Islands. *Acta Theriologica*. 51(1): 29 - 38.
02. Stewart, D., M. McPherson, J. Robichaud y L. Fumagalli. 2003. Are there two species of pygmy shrews? Revisiting the question using mitochondrial DNA cytochrome b sequence data. *Canadian Field-Naturalist*. 31: 573 - 580.
03. O'Neill, M., D. Nagorsen y R. Baker. 2005. DNA variation in water shrews (*Sorex palustris*, *Sorex bendirii*) from western North America: implications for taxonomy and phylogeography. *Canadian Journal of Zoology*. 83(11): 1469 - 1475.
04. Meegaskumbura, S., M. Meegaskumbura, R. Pethiyagoda, K. Manamendra-Arachchi y C. Schneider. 2007. *Crocidura hikmiya*, a new shrew (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae) from Sri Lanka. *Zootaxa*. 1665: 19 - 30
05. Motokawa, M., M. Harada, Yi Wu, Liang-Kong Lin y H. Suzuki. 2001. Chromosomal polymorphism in the gray shrew *Crocidura attenuata* (Mammalia: Insectivora). *Zoological Science*. 18(8): 1153 - 1160.
06. Demboski, R., K. Stone y J. Cook. 1999. Further perspectives on the Haida Gwaii glacial refugium. *Evolution*. 53: 2008 - 2012.
07. Arnason, U., J. Adegoke, A. Gullberg, E. Harley, A. Janke y M. Kullberg. 2008. Mitogenomic relationships of placental mammals and molecular estimates of their divergences. *Gene (Amsterdam)*. 421 (1-2): 37 - 51
08. Ohdachi, S., S. Han y H. Abe. 2001. Intraspecific phylogeny and biogeographic history of *Sorex caecutiens/shinto* group (Soricidae, Insectivora): a special reference to shrews from Cheju Island and the Korean Peninsula. No publicado.
09. Demboski, J. y J. Cook. 2003. Phylogenetic diversification within the *Sorex cinereus* group (Soricidae). *Journal of Mammalogy*. 84(1): 144 - 158.
10. Ohdachi, S., M. Iwasa, V. Nesterenko, H. Abe, R. Masuda y W. Haberl. 2004. Molecular phylogenetics of *Crocidura* shrews (Insectivora) in east and central Asia. *Journal of Mammalogy*. 85(3): 396 - 403.
11. Reilly, S., R. Manning, C. Nice y M. Forstner. 2005. Systematics of isolated populations of short-tailed shrews (Soricidae: Blarina) in Texas. *Journal of Mammalogy*. 86(5): 887 - 894.
12. Shafer, A., F. Scott, S. Petersen, J. Rhymer y D. Stewart. 2008. Following the SINEs: a taxonomic revision of the long-tailed shrew complex, *Sorex dispar* and *S. gaspensis*. *Journal of Mammalogy* 89 (6): 1421 - 1427.
13. Krettek, A. y G. Arnason. 1995. Sequence analysis of the complete mitochondrial DNA molecule of the hedge-hog, *Erinaceus europaeus*, and the phylogenetic position of the Lipotyphla. *Journal of Molecular Evolution*. 41(6): 952 - 957.
14. Castiglia, R., F. Annesi, G. Aloise y G. Amori. 2007. Mitochondrial DNA reveals different phylogeographic structures in the water shrews *Neomys anomalus* and *N. fodiens* (Insectivora: Soricidae) in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. In press.
15. Rausch, R., J. Feagin y V. Rausch. 2007. *Sorex rohweri* sp. nov. (Mammalia, Soricidae) from northwestern North America. *Mammalian Biology*. 72(2): 93 - 105.
16. Shinohara, A., Shin-ichiro Kawada, M. Harada, K. Koyasu, Sen-ichi Oda y H. Suzuki. 2008. Phylogenetic relationships of the short-faced mole, *Scaptochirus moschatus* (Mammalia: Eulipotyphla), among Eurasian fossorial moles, as inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Mammal Study*. 33(2): 77 - 82.
17. Bannikova, A., V. Lebedev, D. Kramerov y M. Zaitsev. 2006. Phylogeny and systematics of the *Crocidura suaveolens* species group: corroboration and controversy between nuclear and mitochondrial DNA markers / Phylogénie et systématique du groupe d'espèces *Crocidura suaveolens*: coordination et contradiction des marqueurs nucléaire et mitochondriaux de l'ADN. *Mammalia*. 70(1/2):106 - 119.
18. Dubey, S., J-F. Cosson, E. Magnanou, V. Vohralik, P. Benda, D. Frynta, R. Hutterer, V. Vogel y P. Vogel. 2007. Mediterranean populations of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens* group): an unexpected puzzle of Pleistocene survivors and prehistoric introductions. *Molecular Ecology*. 16(16): 3438 - 3452.
19. Ohdachi, S. 2004. Publicado sólo en base de datos.
20. Lin, Y.-H. (23 de Junio de 2001). National Center for Biotechnology Information, NIH, Bethesda, MD 20894, EUA.
21. Suzette K., Mouchaty, A. Gullberg, A. Janke, and U. Arnason. 2000. The phylogenetic position of the Talpidae within Eutheria based on analysis of complete mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*. 17: 60 - 67.
22. Ohdachi, S., Dokuchaev, N., M. Hasegawa y R. Masuda. 2001. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Ecology*. 10(9): 2199 - 2213.
23. Demboski, J. y J. Cook. 2001. Phylogeography of the dusky shrew, *Sorex monticolus* (Insectivora, Soricidae): insight into deep and shallow history in northwestern North America. *Molecular Ecology*. 10(5): 1227 - 1240.
24. Brant, S. y G. Orti. 2003. Phylogeography of the Northern short-tailed shrew, *Blarina brevicauda* (Insectivora: Soricidae): past fragmentation and postglacial recolonization. *Molecular Ecology*. 12(6): 1435 - 1449.

25. Fumagalli, L., P. Taberlet, D. Stewart, L. Gielly, J. Hausser y P. Vogel. 1999. Molecular phylogeny and evolution of Sorex shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 11(2): 222 - 235.
26. Brant, S. y G. Orti. 2002. Molecular phylogeny of short-tailed shrews, Blarina (Insectivora: Soricidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 22(2): 163 - 173.
27. Shinohara, A., K. Campbell y H. Suzuki. 2003. Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew moles, and desmans from the new and old worlds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 27: 247 - 258.
28. Brändli, L., Lori-Jayne Lawson, P. Vogel y N. Perrin. 2005. Evolutionary history of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) inferred from analysis of mtDNA, Y, and X chromosome markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37: 832 - 844.
29. Dubey, S., N. Salamin, S. Ohdachi, P. Barrière y P. Vogel. 2007. Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonizations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 44(1): 126 -137.
30. Dubey, S., N. Salamin, M. Ruedi, P. Barrière, M. Colyn y P. Vogel. 2008. Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48(3): 953 - 963.
31. Dubey, S., J. Cosson, V. Vohralik, B. Krystufek, E. Diker y P. Vogel. 2007. Molecular evidence of Pleistocene bidirectional faunal exchange between Europe and the Near East: the case of the bicolored shrew (*Crocidura leucodon*, Soricidae). *Journal of Evolutionary Biology*. 20: 1799 - 1808.
32. Ohdachi, S., M. Hasegawa, M. Iwasa, P. Vogel, T. Oshida, L. K. Lin y H. Abe. 2006. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology*. 270: 177 - 191.
33. Mascheretti, S., M. Rogatcheva, I. Gunduz, K. Fredga y J. Searle. 2003. How did pygmy shrews colonize Ireland? Clues from a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b sequences. *Proceedings. Biological Sciences*. 270(1524): 1593 - 1599.
34. Shinohara, A. y H. Suzuki. 2003. Molecular phylogenetic relationships of moles and shrews from the New and Old Worlds. Publicado sólo en base de datos.
35. Ohdachi, S., J. Moribe, L.-K. Lin, S. Oda. y T. Oshida. 2004. Mitochondrial cytochrome b gene sequence of *Soriculus sodalists*. Publicado sólo en base de datos.
36. Kawada, S., A. Shinohara, S. Kobayashi, M. Harada, S. Oda y L.-K. Lin. 2007. Revision of the mole genus *Mogera* (Mammalia: Lipotyphla: Talpidae) from Taiwan. *Systematics and Biodiversity*. 5(2): 223 - 240.
37. Motokawa, M., M. Harada y L.-K. Lin. 2004. Variation in the Y chromosome of *Crocidura tadeae kurodai* (Insectivora, Soricidae). *Mammalian Biology*. 69(4): 273 - 276.
38. Shinohara, A., S. Hitoshi, T. Kimiyuki, Z. Ya-Ping, L. Jing, J. Xue-Long, W. Ying-Xiang y K. Campbell. 2004. Evolution and biogeography of talpid moles from Continental East Asia and the Japanese islands inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Zoological Science*. 21(12): 1177 - 1185.
39. Mouchaty, S., A. Gullberg, A. Janke, y U. Arnason. 2000. Phylogenetic position of the tenrecs (Mammalia: Tenrecidae) of Madagascar based on analysis of the complete mitochondrial genome sequence of *Echinops telfairi*. *Zoologica Scripta*. 29: 307 - 317.
40. Motokawa, M., H. Suzuki, M. Harada, L.-K. Lin, K. Koyasu y S. Oda. 2000. Phylogenetic relationships among East Asian species of *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Zoological Science*. 17: 497 - 504.
41. Dubey, S., M. Antonin, C. Denys y P. Vogel. 2007. Use of phylogeny to resolve the taxonomy of the widespread and highly polymorphic African giant shrews (*Crocidura olivieri* group, Crocidurinae, Mammalia). *Zoology (Jena, Germany)*. 110(1): 48 - 57.
42. Sun, K., J. Feng, T. Jiang y C. Chou. 2009. A new record of subspecies in *Myotis formosus* from Chinese mainland and its taxonomic status. Publicado en la base de datos.

Apéndice III. Descripción, distribución y ejemplares examinados de especies de los géneros *Cryptotis* y *Blarina* (Hutterer 2005).

Género *Cryptotis* Pomel, 1848

Grupo *Cryptotis goldmani* Woodman y Timm, 1999

Musarañas de talla grande (98 mm de longitud total). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega, por lo general, al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos o muy cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 69). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus presente o ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior (Cuadro 1).

Cryptotis alticola (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 43.74$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es media ($UTR/CBL \times 100 = 11.26$). La apertura relativa de la placa cigomática es de media a amplia ($ZP/PL \times 100 = 23.48$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 68.67). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Se ha registrado en la Faja Transvolcánica Mexicana, en los Estados de Colima, Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos y Puebla entre los 2200 y 4000 msnm.

EJEMPLARES EXAMINADOS (10). MÉXICO: ESTADO DE MÉXICO: Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl-Zoquiapan, Municipio Amecameca. 3653 msnm. FAC (CNMA)

3632, 3633, 3634, 3635. PUEBLA: 10 km W San Martín Texmelucan. 3400 msnm. CNMA 34779, 26544, 26545, 26546, 26547, 26548.

Cryptotis goldmani (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 43.63$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es media ($UTR/CBL \times 100 = 10.97$). La apertura relativa de la placa cigomática es media ($ZP/PL \times 100 = 22.00$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 64.46). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus presente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Se distribuye en la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero y Oaxaca.

EJEMPLARES EXAMINADOS (15). MEXICO: OAXACA: Municipio San Miguel Suchixtepec, Campamento Río Molino. 2220 msnm. FAC (CNMA) 3382, 3383, 3384, 3385, 3386, 3399, 3405, 3408, 3409, 3410, 3412, 3413, 3414, 3416, 3418.

Cryptotis peregrina (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 43.56$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es media ($UTR/CBL \times 100 = 10.40$). La apertura relativa de la placa cigomática es media ($ZP/PL \times 100 = 21.37$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 64.46). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus presente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Sólo se ha registrado en el centro y oeste de Oaxaca.

Ejemplares examinados (18). MÉXICO: OAXACA: Municipio Tlaxiaco. Llano del Toro. 2868 msnm. OAXACA: Municipio Tlaxiaco, 17.25 km SE Tlaxiaco. 2879 msnm. FAC (CNMA) 3574, 3576, 3600, 3589, 3578, 3563, 3575, 3604, 3577, 3579, 3580, 3587, 3588, 3590, 3592, 3593, 3602, 3603.

Cuadro 1. Características entre las cinco especies pertenecientes al grupo *Cryptotis goldmani*, según Woodman y Timm (1999).

<i>C. alticola</i>	<i>C. goldmani</i>	<i>C. peregrina</i>	<i>C. goodwini</i>	<i>C. griseoventris</i>
Longitud relativa del rostro (PL/CBL X 100)				
43.74	43.63	43.56	44.42	42.34
n = 3	n = 12	n = 16	n = 2	n = 1
Apertura relativa de la placa cigomática (ZP/PL X 100)				
23.48	22.00	21.37	22.31	23.73
n = 9	n = 14	n = 16	n = 2	n = 1
Longitud relativa de los dientes unicuspides (UTR/CBL X 100)				
11.26	10.97	10.40	12.20	12.15
n = 2	n = 12	n = 16	n = 2	n = 1
Apertura palatal relativa (M2B/PL X 100)				
65.80	64.07	62.58	66.54	61.81
n = 9	n = 14	n = 16	n = 2	n = 1
Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100)				
68.67	64.46	71.07	73.90	67.68
n = 9	n = 15	n = 16	n = 2	n = 1
Longitud relativa posterior de la mandíbula (AC3/ML X 100)				
78.00	78.33	78.32	82.26	78.45
n = 9	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9
Extensión relativa del cóndilo articular (AC3/HCP X 100)				
114.03	113.29	110.27	111.32	115.92
n = 9	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9

Grupo *Cryptotis mexicana* Choate, 1970

Musarañas de talla media a grande (86 mm de longitud total). Las patas delanteras son largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega, por lo general, al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 75). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega al mesostilo o borde posterior del tercer molar superior (Cuadro 2).

Cryptotis magna (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla muy grande. Es la especie de mayor talla que habita en México. El rostro es alargado (PL/CBL X 100 = 43.63). La longitud relativa de los dientes unicúspides superiores es larga (UTR/CBL X 100 = 13.17). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia (ZP/PL X 100 = 24.12). Las patas y garras delanteras son largas y anchas. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es muy larga (± 80.63). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Sólo ha sido registrada en la Sierra Norte del estado de Oaxaca, entre los 1500 y 2850 msnm.

EJEMPLARES EXAMINADOS (29). MÉXICO: OAXACA: 11 km SW Esperanza, Camino lodoso San Isidro, Municipio Comaltepec. 2000 msnm. CNMA 29437, 29438, 29439, 29441, 29442, 29443, 29444, 29445, 29446, 29447, 29448, 29449, 29450, 29451, 29452, 29453, 29454, 29455, 29456, 29457, 29458, 29459, 29460, 29461, 29462, 29463, 29464, 29465, 43062.

Cryptotis mexicana (Coues, 1877)

Descripción

Musaraña de talla media a grande. El rostro no es muy alargado (PL/CBL X 100 = 41.33). La longitud relativa de los dientes unicúspides superiores es larga (UTR/CBL X 100 = 12.21). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia (ZP/PL X 100 = 25.53). Las patas y garras delanteras son largas y anchas. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 70.02). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Se distribuye por la Sierra Madre Oriental en los estados de Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Veracruz. Existen registros en Chiapas, formando una distribución fragmentada.

EJEMPLARES EXAMINADOS (48). MÉXICO: VERACRUZ: Municipio Acultzingo, 0.25 km N Puerto del Aire, Municipio Acultzingo. CNMA 41946, 41947, 41948, 41949, 41950, 41951, 41952, 41953, 41954, 41955, 42755, 42756, 42757, 42758, 42743, 42744, 42745, 42746, 42747, 42748, 42749, 42750, 42733, 42751, 42734, 42735, 42736, 42737, 42752, 42753, 42738, 42723, 42754, 42724, 42725, 42726, 42727, 42728, 42729, 42730, 42731, 42732, 42740, 42741, 42742. OAXACA: 11 km SW Esperanza, Camino Iodoso San Isidro, Municipio Comaltepec. 2000 msnm. CNMA 43051, 43061, 43059.

Cryptotis nelsoni (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla media a grande. El rostro no es muy alargado (PL/CBL X 100 = 41.08). La longitud relativa de los dientes unicúspides superiores es larga (UTR/CBL X 100 = 12.47). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia (ZP/PL X 100 = 26.43). Las patas y garras delanteras son largas y anchas. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es de media a alta (± 75.26). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Sólo se conocen ejemplares de la localidad tipo en el Volcán San Martín Tuxtla en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas del estado de Veracruz.

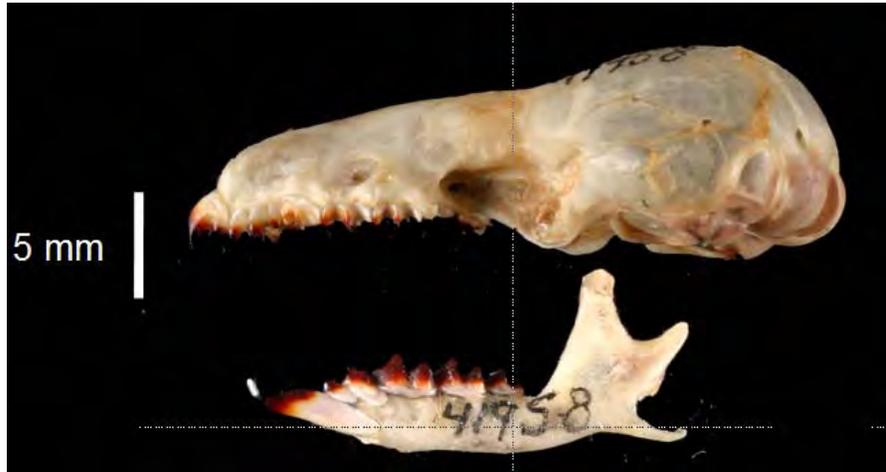


Figura 1. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Cryptotis nelsoni* (CNMA 41958; Fotografía: Carmen Loyola).

EJEMPLARES EXAMINADOS (48). MÉXICO: VERACRUZ: Volcán San Martín Tuxtla, Municipio San Andrés Tuxtla. 1440 - 1500 msnm (Incluida localidad tipo). CNMA 41956, 41957, 41958, 41959, 41960, 41961, 41962, 41963, 41964, 41965, 41966, 41967, 41968, 41969, 41970, 41971, 41972, 41973, 41974, 41975, 41976, 41977, 41978, 41979, 41980, 41981, 41982, 41983, 41984, 41985, 41986, 41987, 41988, 41989, 41990, 41991, 41992, 41993, 41994, 41995, 41996, 41997, 41998, 41999, 42000, 42001, 42276, 42277.

Cryptotis obscura (Merriam, 1895)

Descripción

Musaraña de talla media a grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 43.17$). La longitud relativa de los dientes unicúspides superiores es larga ($UTR/CBL \times 100 = 12.21$). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia ($ZP/PL \times 100 = 25.12$). Las patas y garras delanteras son largas y anchas. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es alta (± 78.71). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Al norte de la Sierra Madre Oriental y parte de la Faja Transvolcánica Mexicana, en los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, México, Veracruz y Tamaulipas, desde 1040 hasta 2500 msnm.

EJEMPLARES EXAMINADOS (16). MÉXICO: TAMAULIPAS: Reserva de la Biósfera El Cielo, La Joya de Manantiales. 1474 msnm. FAC (CNMA) 3012, 3013, 3014, 3015, 3016, 3017, 3018, 3036, 3037, 3038, 3039, 3040, 3041, 3042, 3043, 3044. TLAXCALA: Municipio Tlaxco, 2931 msnm. CNMA 42285.

Cryptotis phillipsii (Schaldach, 1966)

Descripción

Musaraña de talla media. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 43.31$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es larga ($UTR/CBL \times 100 = 11.37$). La apertura relativa de la placa cigomática es reducida ($ZP/PL \times 100 = 21.87$). Las patas y garras delanteras son largas y anchas. El borde posterior de la placa cigomática llega al mesostilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es media (± 72.92). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de México. Su distribución se restringe a una pequeña porción de la Sierra Madre del Sur en el estado de Oaxaca.

Observaciones

El holotipo (8445 CNMA) presenta una anomalía dental conocida como anodoncia, que es la falta congénita de uno o varios dientes. No se encuentra el cuarto unicuspid superior (U4), una pieza que tradicionalmente ha sido indispensable en la caracterización de las especies del género *Cryptotis*.

EJEMPLARES EXAMINADOS (16; incluido el holotipo). MEXICO: OAXACA: Municipio San Miguel Suchixtepec, Campamento Río Molino, 2 km SSW San Miguel Suchixtepec, 2220 msnm. OAXACA: Municipio San Juan Lachao, 1.5 km NE Santa Rosa, 1277 msnm. OAXACA: 3.25 km NE Santa Rosa, 1200 msnm (Incluida localidad tipo). CNMA 8445 HOLOTIPO; FAC (CNMA) 3379, 3380, 3381, 3389, 3398, 3400, 3406, 3407, 3411, 3415, 3417, 3419, 3420, 3429, 3459.

Cuadro 2. Características entre las cinco especies pertenecientes al complejo *Cryptotis mexicana* (incluida *C. magna*).

<i>C. mexicana</i>	<i>C. nelsoni</i>	<i>C. obscura</i>	<i>C. phillipsii</i>	<i>C. magna</i>
Longitud relativa del rostro (PL/CBL X 100)				
41.33	41.08	43.17	43.31	43.63
n = 23	n = 44	n = 13	n = 15	n = 23
Apertura relativa de la placa cigomática (ZP/PL X 100)				
25.53	26.43	25.12	21.87	24.12
n = 23	n = 44	n = 12	n = 15	n = 23
Longitud relativa de los dientes unicúspides (UTR/CBL X 100)				
12.21	12.47	12.21	11.37	13.17
n = 24	n = 44	n = 13	n = 15	n = 25
Apertura palatal relativa (M2B/PL X 100)				
67.83	71.39	63.03	64.27	65.39
n = 24	n = 46	n = 14	n = 15	n = 23
Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100)				
70.02	75.26	78.71	72.92	80.63
n = 29	n = 45	n = 13	n = 15	n = 23
Longitud relativa posterior de la mandíbula (AC3/ML X 100)				
78.89	80.51	81.75	75.75	77.72
n = 28	n = 45	n = 13	n = 15	n = 23
Extensión relativa del cóndilo articular (AC3/HCP X 100)				
110.22	109.40	107.98	103.95	96.60
n = 28	n = 45	n = 13	n = 15	n = 26

Grupo *Cryptotis parva* Choate, 1970

Musarañas de talla pequeña (92 mm de longitud total). Las patas y garras delanteras son delgadas y cortas. El borde posterior de la placa cigomática llega, por lo general, al metastilo del segundo molar superior (M2). Los húmeros son cortos, delgados y rectos. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy alejados. La altura relativa del proceso coronoide es alta. El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático, por lo general, llega hasta el mesostilo del tercer molar superior (Cuadro 3).

Cryptotis parva (Say, 1823)

Descripción

Musaraña de talla pequeña a media. El rostro no es muy alargado ($PL/CBL \times 100 = 41.10$). La longitud relativa de los dientes unicúspides superiores es larga ($UTR/CBL \times 100 = 11.28$). La apertura relativa de la placa cigomática es reducida ($ZP/PL \times 100 = 22.76$). Las patas y garras delanteras son cortas y delgadas. El borde posterior de la placa cigomática llega al metastilo del segundo molar superior (M2). Los húmeros son largos, delgados y rectos. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy alejados. La altura relativa del proceso coronoide es alta (± 77.81). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el mesostilo del tercer molar superior.

Distribución

Este de Estados Unidos entrando a México por Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, hacia la Faja Transvolcánica Mexicana y hasta Centroamérica.

EJEMPLARES EXAMINADOS (46). MÉXICO: OAXACA: Municipio San Miguel Suchixtepec, Campamento Río Molino, 2 km SSW San Miguel Suchixtepec, 2220 msnm. FAC (CNMA) 3428, 3430, 3431, 3432, 3433, 3434, 3435, 3436, 3437, 3438, 3439, 3440, 3441, 3442, 3443, 3444, 3445, 3446, 3447, 3448, 3449, 3451, 3452, 3453, 3454, 3455, 3456, 3457, 3458, 3460, 3461, 3462, 3463. NUEVO LEÓN: Parque Nacional Cumbres de Monterrey, 0.5 km SE Tejocote, Mpio. Santiago Nuevo León, 1939 msnm. FAC (CNMA) 3003. COLIMA: Mpio. Comala 1290 msnm. CNMA 43078, 43079, 43080, 43082, 43083, 43084, 43085, 43086, 43087, 43088, 43809, 43810.

Sin asignación a grupo de especies

Cryptotis colombiana Woodman y Timm, 1993

Descripción

Para una descripción precisa y la definición de morfoespecies ver a Marín-Cardona (2009).

Distribución

Cordillera central de Colombia

EJEMPLARES EXAMINADOS (2). COLOMBIA: DMC (CTUA) 011, 069.

Cryptotis mayensis (Merriam, 1901)

Descripción

Musaraña de talla pequeña. El rostro es muy alargado (PL/CBL X 100 = 45.48). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es larga (UTR/CBL X 100 = 13.56). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia (ZP/PL X 100 = 26.88). Las patas y garras delanteras son cortas y delgadas. El borde posterior de la placa cigomática llega al parastilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son largos, delgados y rectos. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy alejados. La altura relativa del proceso coronoide es muy alta (± 85.57). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus presente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático llega hasta el mesostilo del tercer molar superior.

Distribución

Estados de Campeche, Quintana Roo, Yucatán, Belice y Guatemala. Existen registros en Guerrero por restos de egagrópilas de lechuzas, a casi 1000 km de distancia del registro más próximo.

EJEMPLARES EXAMINADOS (14). MÉXICO: YUCATÁN: Municipio Dzibilchaltún, Zona Arqueológica Maya Dzibilchaltún, 2 msnm. UADY 833, 836, 834, 837, 838, 835, 839, 840; CNMA 23796, 23801, 23800, 23799, 23798, 23797.

Cryptotis cf. *mayensis* (38 restos de egagrópilas de la lechuza *Tyto alba*). GUERRERO: Municipio Zumpango del Río, Cañon del Zopilote, 11.5 km S Río Mescala, Cueva de Macuiltzingo. 650 msnm. CNMA 11031, 12690, 11032, 11033, 11034, 11035, 11036, 11037, 12666, 12667, 12668, 12669, 12670, 12671, 12672, 12673, 12682, 12683, 12684, 12685, 12686, 12687, 12688, ?, 11039, 11038, 11040, 11041, 11042, 11043, 12674, 12675, 12676, 12677, 12678, 12679, 12680, 12681.

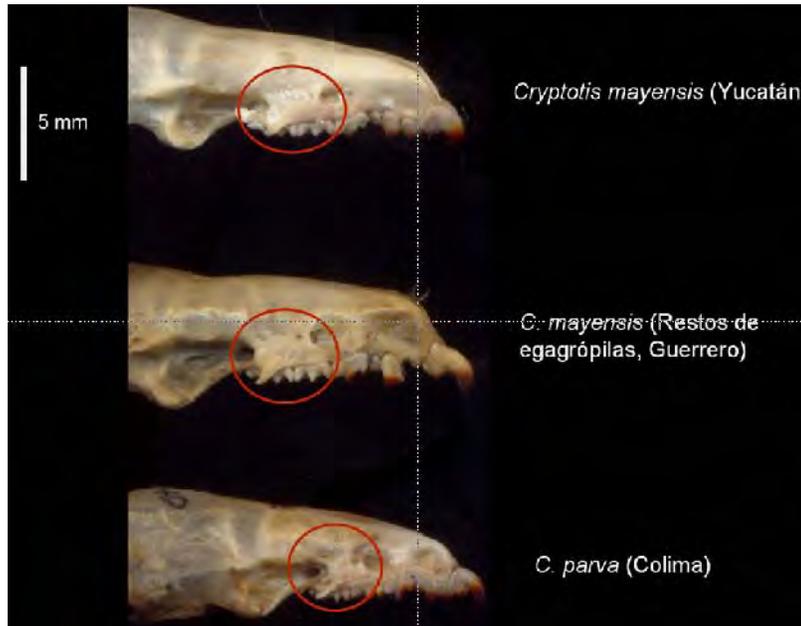


Figura 2. Posición de la placa cigomática en vista lateral del cráneo de dos especies del género *Cryptotis* (Fotografía: Lázaro Guevara).

Cryptotis thomasi (Merriam, 1897)

Descripción

Musaraña de talla grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 42.88$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es media ($UTR/CBL \times 100 = 12.41$). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia ($ZP/PL \times 100 = 25.07$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. El borde posterior de la placa cigomática llega al valle del metastilo del segundo molar superior (M2) y parastilo del tercer molar superior (M3). Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es baja (± 64.74). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo presente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de Colombia. Sólo ha sido registrada sobre la Cordillera Oriental, en el Departamento de Cundinamarca, al centro de Colombia.

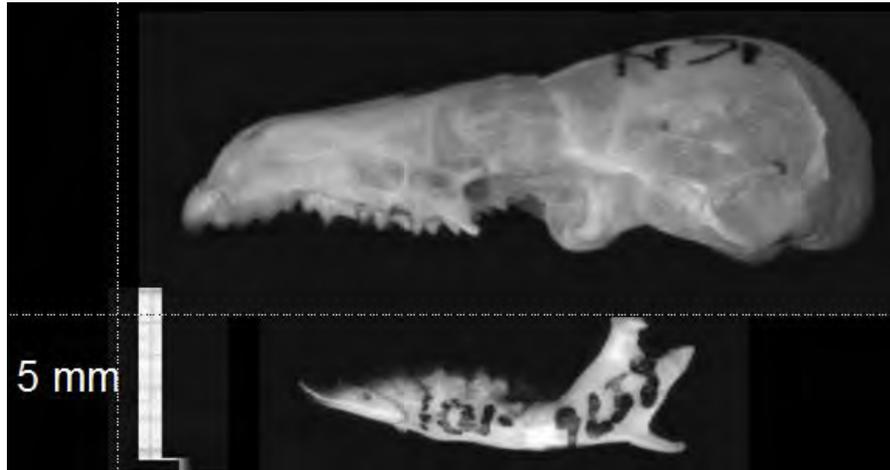


Figura 3. Vista lateral del cráneo y mandíbula de *Cryptotis thomasi* (ICN 9658; Fotografía: Héctor Ramírez).

EJEMPLARES EXAMINADOS (31). COLOMBIA: CUNDINAMARCA: Municipio Santafe de Bogotá, Cerro de Monserrate. 3300 msnm. CUNDINAMARCA: Municipio Junín, Reserva Biológica Carpanta, 3000 msnm. CUNDINAMARCA: Municipio Fomeque, Sitio Montes Negros, Páramo de Chingaza, Parque Nacional Natural Chingaza. CUNDINAMARCA: Municipio Santafe de Bogotá, Localidad de Usme, Barrio La Fiscala Alta, Parque Ecológico Distrital Entre Nubes. BOYACÁ: Municipio Villa de leyva, SFF Iguaque, Sector Quebrada Los Francos. BOYACÁ: Municipio Socha, Páramo de Pisba. 3500 msnm. MUJ 81, 907, 1033, 908, 1035, 1034; ICN 9649, 9650, 9652, 9657, 5223, 10995, 14438, 9659, 14437, 16813, 11015, 9658, 10995, 15934, 11016, 3823, 11003, 1752, 11014, 11006, 7994, 9653, 9654, 9655, 9656.

Cryptotis goodwini Jackson, 1933

Descripción

Musaraña de talla muy grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 44.42$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es de media a larga ($UTR/CBL \times 100 = 12.20$). La apertura relativa de la placa cigomática es media ($ZP/PL \times 100 = 22.31$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. Los húmeros son cortos, anchos y muy curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están muy cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es alta (± 73.90). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo ausente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Se distribuye desde el extremo sureste de Chiapas hasta Honduras, en elevaciones que van de los 1000 a los 3400 msnm.

EJEMPLARES EXAMINADOS (2). MÉXICO: CHIAPAS: Reserva de la Biósfera El Triunfo. Zona Núcleo I. FAC (CNMA) 3831; CHIAPAS: Finca Prusia, Mpio. Jaltenango. CNMA 22784.

Cryptotis squamipes (Allen, 1912)

Descripción

Musaraña de talla muy grande. El rostro es alargado ($PL/CBL \times 100 = 44.71$). La longitud relativa de los dientes unicuspides superiores es media ($UTR/CBL \times 100 = 11.68$). La apertura relativa de la placa cigomática es amplia ($ZP/PL \times 100 = 25.51$). Las patas delanteras son muy largas y anchas, al igual que las garras. Los húmeros son cortos, anchos y curvados en vista lateral. El tubérculo teres y el epicóndilo medial están cercanos. La altura relativa del proceso coronoide es baja (± 64.66). El foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus ausente. El foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo presente. El proceso cigomático sobrepasa el borde posterior del tercer molar superior.

Distribución

Endémica de Colombia. Sólo es conocida de la Cordillera Occidental y Central de Colombia en elevaciones que van de los 1500 a los 3375 msnm.

EJEMPLARES EXAMINADOS (5). COLOMBIA. Valle del Cauca. El Tambo, Parque Natural Nacional Munchique, Sector La Romelia. 2640 msnm. MHNUC 1570, 1571, 1572, 1599, 1614.

Cuadro 3. Características de los grupos externos (Grupo *C. parva*, Grupo *C. nigrescens*, Grupo *C. thomasi* y *Blarina brevicauda*).

<i>C. parva</i>	<i>C. mayensis</i>	<i>C. thomasi</i>	<i>C. squamipes</i>	<i>B. brevicauda</i>
Longitud relativa del rostro (PL/CBL X 100)				
41.10	45.48	42.88	42.71	47.96
n = 29	n = 5	n = 29	n = 2	n = 6
Apertura relativa de la placa cigomática (ZP/PL X 100)				
22.76	26.88	25.07	25.51	25.39
n = 29	n = 8	n = 30	n = 2	n = 9
Longitud relativa de los dientes unicúspides (UTR/CBL X 100)				
11.28	13.56	12.41	11.68	13.03
n = 30	n = 6	n = 29	n = 5	n = 6
Apertura palatal relativa (M2B/PL X 100)				
67.65	59.18	62.96	60.55	64.84
n = 29	n = 8	n = 30	n = 2	n = 9
Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100)				
77.81	85.57	64.74	64.66	93.80
n = 29	n = 21	n = 31	n = 4	n = 9
Longitud relativa posterior de la mandíbula (AC3/ML X 100)				
79.20	77.35	77.02	74.53	79.92
n = 30	n = 21	n = 31	n = 5	n = 9
Extensión relativa del cóndilo articular (AC3/HCP X 100)				
102.27	90.45	119.17	121.40	85.37
n = 30	n = 21	n = 31	n = 5	n = 9

Ejemplares adicionales de los géneros *Blarina* y *Cryptotis* examinados

Género *Blarina*

B. brevicauda (10). ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: Iowa, Dickinson. Co. 3 mi W, 0.25 mi N Spirit Lake. CNMA 39702, 31635, 31630, 31639, 1972, 31637, 31630, 13256, 26034, 13257.

Género *Cryptotis*

C. griseoventris (3). MÉXICO: CNMA 42919; MZFC (AFM 177 - AEM 265). *C. tamensis* (19). COLOMBIA: ICN 7995, 16716, 16701, 16700; IAvH 7867, 7868, 7869, 7870, 7872, 7873, 6220, 6222, 6223, 6224, 6225, 6226, 6627, 6628; YMS (ICN) 1348. *C. cf. thomasi* (7). COLOMBIA: IAvH 6194, 6195, 6196, 6197, 6198, 6199, 6200. *C. cf. squamipes* (2). COLOMBIA: IAvH 8050; ECUADOR: MECN 698. *C. cf. medellinia* (19). COLOMBIA: ICN 16538, 16539, 16540, 7430, 14939, 15153, 15154, 15155, 16728, 16436, 14938, 14439; IAvH 7386, 7437, 8055, 7444, 7387, 8022, 8025. *C. brachionyx* (10). COLOMBIA: ICN 7612, 13831, 14464, IAvH 8034, 8039, 8051, 8024, 8040, 8041, 8036. *C. colombiana* (3). COLOMBIA: IAvH 8556; ICN 16753, 15156. *C. equatoris* (22). COLOMBIA: *C. cf. equatoris*: ICN 13283; ECUADOR: QCAZ 874, 8340, 8935, 7606, 2305, 5721, 6425, 8946, 144, 302, 4319, 7766; MECN 943, 1751, 1752, 1753, 1743, vi01, vi03, 1109, 2174. *C. montivaga* (9). ECUADOR: QCAZ 3341, 4996, 5993, 8409, 4997, 9831, 9837; MECN 87, 88. *C. cf. colombiana* (2). COLOMBIA: *C. cf. medellinia* (2). DMC 071, 072. *Cryptotis* sp. (9). COLOMBIA: IAvH 5664, 5665, 5662, 4118, 2751, 1219; UV 11043, 11022, 12376.

Ejemplares examinados por medio del American Museum of Natural History

Chodsigoa caovansunga AMNH 274154 (Holotipo); *Crocidura suaveolens* AMNH 88735 (Holotipo); *Cryptotis montivaga* AMNH 47200 (Holotipo); *Cryptotis nigrescens* AMNH 9591 (Holotipo); *Cryptotis squamipes* AMNH 32378 (Holotipo); *Soriculus caudatus* AMNH 44338 (Holotipo); *Soriculus parca* AMNH 114620 (Holotipo).

Apéndice IV. Lista de caracteres morfológicos.

Los términos empleados: "pequeño", "mediano" o "largo", son referidos con respecto al promedio observado dentro del género *Cryptotis*. Por ejemplo, "mediano" es cercano a la media \pm DE para dicho atributo (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005a). Para el caso de la nomenclatura de los dientes antemolares o unicúspides, se prefiere este último término por su mayor uso en el estudio del grupo (Reumer 1998).

1. Pigmentación de dientes (Fig 1). Aditivo. - (0) Ausente, (1) Ligeramente pigmentados, (2) Pigmentados, (3) Muy pigmentados. La pigmentación de dientes ha sido relevante para la delimitación de las subfamilias existentes (Repenning 1967). Las distintas formas de interpretar este carácter han ocasionado debates en la clasificación dentro de la familia, sobre todo para los géneros en los que la pigmentación sólo es visible bajo la luz ultravioleta (Repenning 1967; Dannelid 1998).

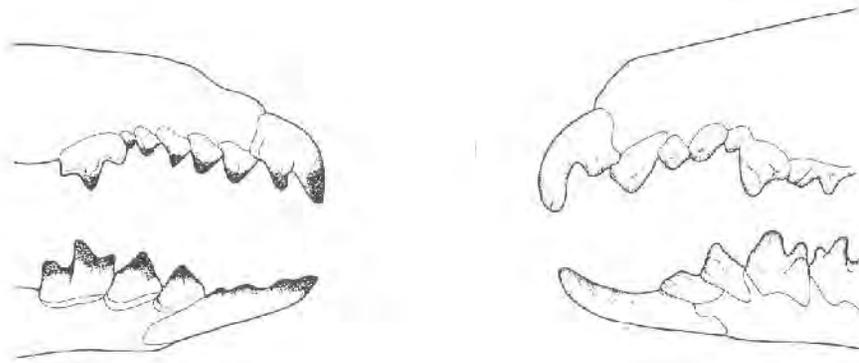


Figura 1. Dientes pigmentados (izquierda) y dientes no pigmentados (derecha) en la familia Soricidae (Tomado de Churchfield 1991).

2. Número de dientes unicúspides superiores (Fig. 2). Aditivo. - (0) Dos, (1) Tres, (2) Cuatro, (3) Cinco. Este carácter ha resultado informativo para distinguir entre géneros (Repenning 1967; Reumer 1998; Hutterer 2005). Uno de los supuestos para la familia Soricidae es la tendencia a la reducción en el número de este tipo de dientes (Choate 1968; Choate 1970; Dannelid 1998).



Figura 2. Hilera de dientes unicúspides superiores. *Cryptotis* posee cuatro dientes de este tipo (Woodman 2003).

3. Cresta del entocónido en molares inferiores (Fig. 3). (0) Ausente, (1) Presente. Ha sido relevante en la taxonomía de la tribu Blarinini y su relación con el género *Blarinella* (Reumer 1998).

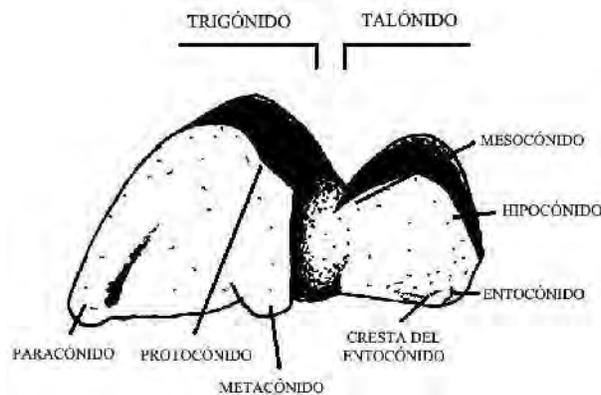


Figura 3. Tercer molar inferior (m3) con la nomenclatura utilizada en el texto (Figura: Lázaro Guevara).

4. Foramen en el borde posterior del proceso timpánico del petromastoideo (Fig 4). (0) Ausente, (1) Presente. La presencia de forámenes en esta zona sólo ha sido registrada en algunas especies que se distribuyen en Suramérica (Woodman y Péfaur 2007). A la fecha, este carácter no se ha empleado para delimitar a los grupos de especies.

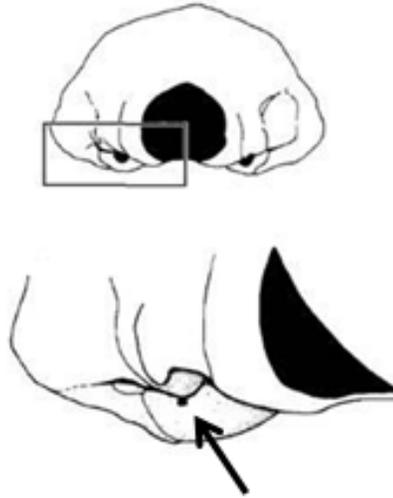


Figura 4. Vista posterior del cráneo de una musaraña. La flecha muestra la posición del foramen posterior del proceso timpánico del petromastoideo (Modificado de Woodman 2002).

5. Forámenes en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus (Fig 5). (0) Ausente, (1) Presente. Dentro del grupo *C. mexicana*, sólo se han registrado estos forámenes en *Cryptotis goldmani* y *C. peregrina*, lo cual era un argumento para considerar que *C. peregrina* era una subespecie de *C. goldmani* (Choate 1970).

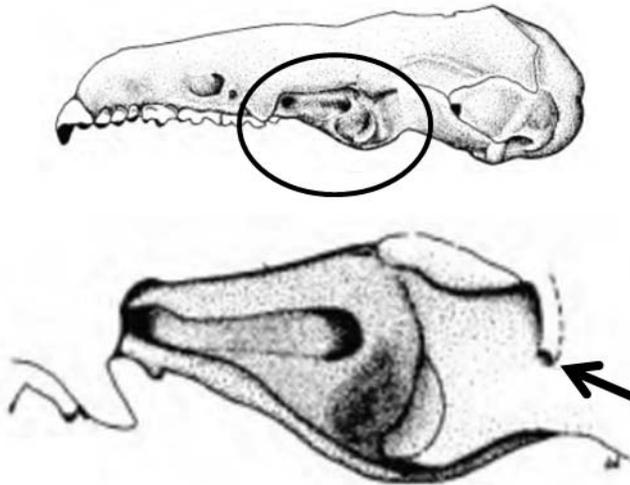


Figura 5. Vista lateral del cráneo de una musaraña. La flecha muestra el foramen en la parte posterior a la faceta dorsal articular asociados con la extensión ventral del canal del sinus (Modificado de Woodman y Timm 1999).

6. Posición del borde posterior de la placa cigomática con respecto a los dientes molariformes superiores (Figs. 6 y 7). Aditivo. - (0) Sobre el mesostilo de M1 y parastilo

de M2 (unión de ambas piezas dentales) hasta la parte posterior sobre el mesostilo del M3, (1) Sobre el mesostilo de M1 hasta el borde posterior sobre el mesostilo de M3, (2) Sobre el mesostilo de M1 hasta el borde posterior sobre el mesostilo de M3. (3) Sobre el metastilo de M2. (4) Hasta el valle del metastilo de M2 o parastilo de M3. (4) Sobre el inicio del parastilo de M2. Este carácter ha sido empleado desde la primera revisión del género (Choate 1970) y es un atributo importante para separar a las especies en los cuatro grupos reconocidos. Siendo un carácter constante entre los grupos ha ayudado a identificar especies de distintos grupos que se distribuyen simpátricamente. La placa cigomática es derivada, en parte, del hueso maxilar y forma la pared externa del canal infraorbital. La placa varía al igual que el proceso maxilar, el cual se cree que es un vestigio del arco cigomático (ausente en musarañas; Choate 1970). La ubicación del borde anterior puede ser descrita con respecto la línea de dientes molariformes superiores (Choate 1970).

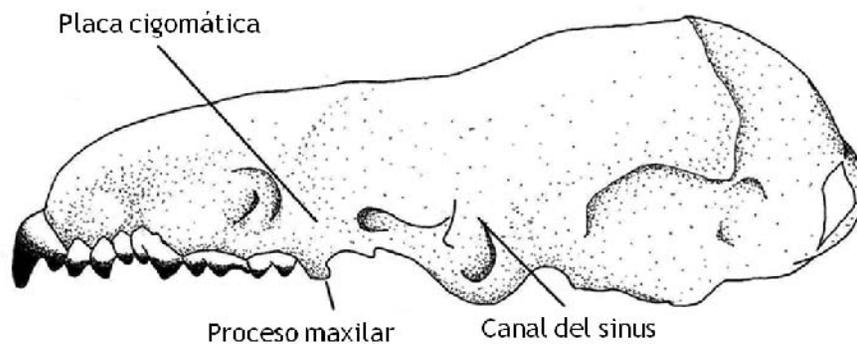


Figura 6. Vista lateral del cráneo de una musaraña, en donde se muestra la placa y el proceso cigomáticos (Figura: Lázaro Guevara).

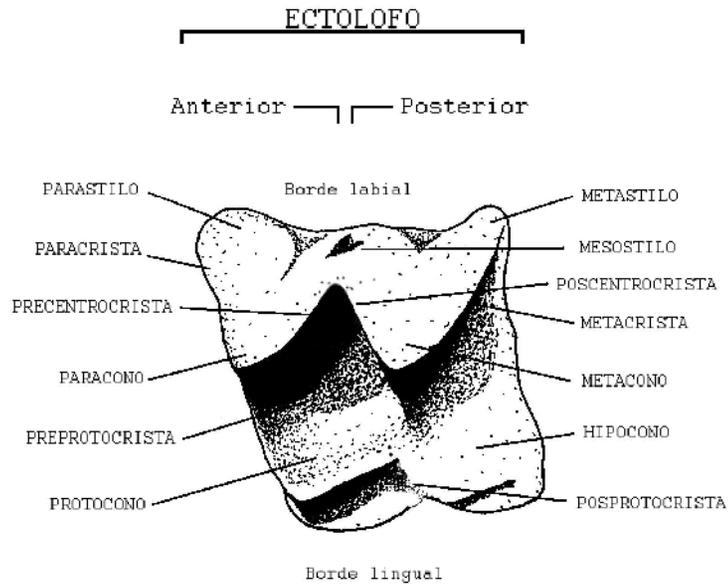


Figura 7. Segundo molar superior (M2) en donde se muestra la nomenclatura utilizada en el texto. Esta nomenclatura se aplica para el resto de los molares superiores (Figura: Lázaro Guevara).

7. Altura relativa del proceso coronoide (HCP/ML X 100; Fig. 8). Aditivo. - (0) Alto, (1) Medio, (2) Bajo. El proceso coronoide es una de las estructuras que mayor soporte ha brindado a la definición de los grupos de especies (Choate 1970; Woodman y Timm 1999; 2000). La disposición con respecto al cóndilo articular es una característica que sugiere al grupo *Cryptotis thomasi* como grupo hermano de *C. mexicana*.

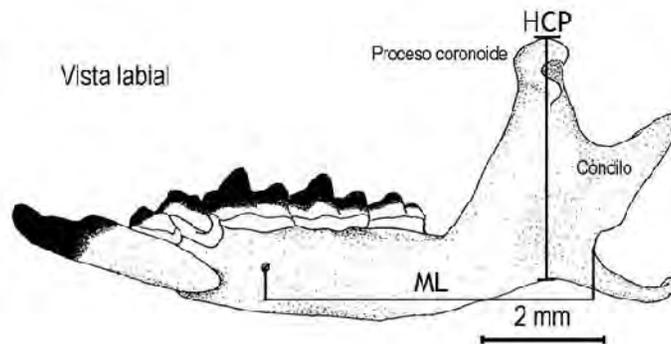


Figura 8. Proceso coronoide y cóndilo articular de la mandíbula de las musarañas del género *Cryptotis*. Se muestran las medidas utilizadas para definir el carácter: HCP/ML X 100 (Figura: Lázaro Guevara).

8. Longitud relativa de las garras delanteras (Fig. 9). Aditivo. - (0) Cortas, (1) Largas, (3) Muy largas. Las últimas reconstrucciones filogenéticas han otorgado mayor peso a las

estructuras del esqueleto postcraneal, argumentando que posiblemente se traten de adaptaciones a hábitos fosoriales (Woodman y Timm 1999). No se tienen datos ecológicos y etológicos de las especies con estas características (Woodman 2005a y 2005b), por lo tanto, poner a prueba estos caracteres en un contexto filogenético puede ayudar a formular hipótesis adaptativas (Luckow y Bruneau 1997).

9. Anchura relativa de las garras delanteras (Fig. 9). Aditivo. - (0) Delgadas, (1) Anchas, (2) Muy anchas. Pareciera que el carácter 8 y 9 están correlacionados positivamente, sin embargo, se ha observado que existen especies con garras muy largas pero no necesariamente anchas o viceversa (Woodman y Timm 1999; Woodman y Morgan 2005).

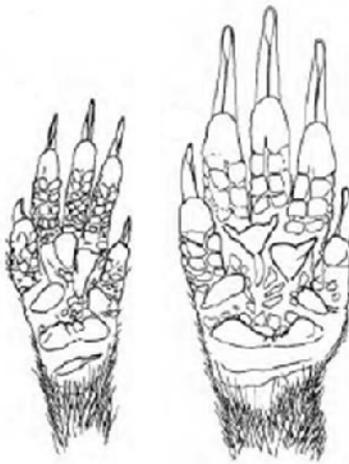


Figura 9. Garras delanteras que describen los caracteres 8 y 9. A la izquierda *Cryptotis parva*, con garras cortas y delgadas. A la derecha *C. goldmani*, con garras muy anchas y largas (Modificado de Woodman y Timm 1999).

10. Distancia entre el tubérculo teres y el epicóndilo medial del húmero (Fig. 10). Aditivo. - (0) Muy alejados, (1) Cercanos, (2) Muy cercanos. La distancia entre ambas estructuras contribuye a describir fielmente la forma del húmero, cuando la distancia es más corta entre el húmero adquiere una forma más robusta y corta. Una distancia mayor se refleja en húmeros delgados y largos, que se consideran "menos modificados" (Woodman y Timm 1999). Se considera muy alejados (0) cuando el tubérculo teres se encuentra por arriba del proceso pectoral y el epicóndilo medial forma un ángulo recto con el eje del húmero. Cercanos (1) cuando el tubérculo teres se encuentra a la misma altura que el proceso pectoral y el epicóndilo medial se levanta hacia el eje. Muy

cercanos (2) cuando el tubérculo teres se encuentra por debajo del proceso pectoral y el epicóndilo medial se acerca más al tubérculo teres.

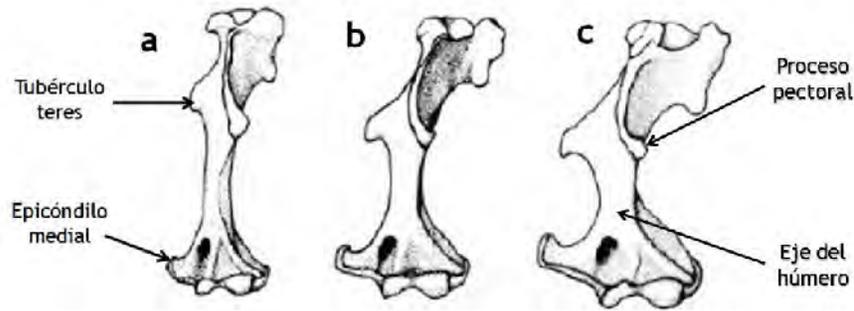


Figura 10. Húmeros izquierdos de tres especies de musarañas. Se muestran las estructuras que describen la forma del húmero. a. *Cryptotis nigrescens*. b. *C. mexicana*. c. *C. goldmani* (Modificado de Woodman y Timm 1999).

11. Extensión del proceso cigomático en vista ventral con respecto al tercer molar superior (M3; Fig. 11). Aditivo. - (0) A la mitad del molar. (1) Al borde posterior del molar. (3) Sobrepasa el borde posterior del molar. Este carácter no se ha puesto a prueba en las reconstrucciones previas (Woodman 1999, 2000; Woodman 2005). Una monografía reciente de la familia Soricidae en México, considera que es informativo para distinguir entre ciertas especies (Carraway 2007).

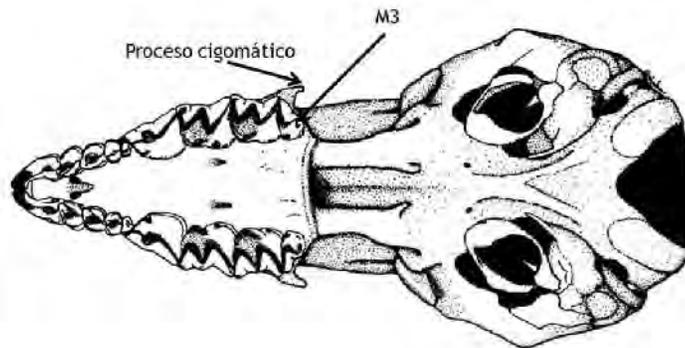


Figura 11. Vista ventral del cráneo de una musaraña, en donde se muestra el proceso cigomático y el tercer molar superior (M3; Modificado de Woodman 2003).