



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA RATA DE MONTE *Hodomys alleni***  
**(RODENTIA: CRICETIDAE) ENDÉMICA DE MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MOISÉS LÓPEZ ZAMORA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
**DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/891/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de febrero de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **LÓPEZ ZAMORA MOISÉS** con número de cuenta **307057011** con la tesis titulada **“Análisis filogenético de la rata de monte *Hodomys alleni* (Rodentia: Cricetidae) endémica de México”**, realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ  
Vocal: DRA. ELIZABETH ARELLANO ARENAS  
Vocal: DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA  
Vocal: DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ  
Secretario: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de septiembre de 2021

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), con la beca 620876, y al Programa de Apoyo para los Estudios de Posgrado (PAEP) de la UNAM, por los financiamientos otorgados para los estudios y la estancia corta que derivaron en el presente trabajo.

A los Doctores Fernando Cervantes, Livia León y Andrés García, Comité Tutor de este proyecto por sus invaluable aportaciones y direcciones durante el desarrollo del mismo.

Al Smithsonian US National Museum of Natural History, al American Museum of Natural History, a la Texas Cooperative Wildlife Collection de la Texas A&M University y al University of Michigan Museum of Zoology, por el apoyo para la revisión del material depositado en sus colecciones.

A la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) y al Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM) por brindar las instalaciones y laboratorios para desarrollar este proyecto.

## A TÍTULO PERSONAL

Agradezco infinitamente a mi familia. A mi esposa y mis hijos que son mi inspiración y motivos para seguir adelante con este y todos mis proyectos. A mis padres, que incondicionalmente nos apoyan siempre y con todo. A mis suegros, que me han adoptado y apoyado, brindándonos seguridad cuando la hemos necesitado. Sin ustedes, esta etapa no habría sido llevada a cabo.

Al Doctor Fernando Cervantes, por su guía, su apoyo y comprensión en todas las fases que presentó este ciclo. Por transmitirme su interés y su pasión por los mamíferos de nuestro país. Por hacerme ver todos los aspectos que involucran el dedicarse a este maravilloso grupo de organismos.

A la Maestra Julieta, que ha sido más que maestra, también amiga y ahora colega durante mi experiencia en la CNMA. Por la invaluable labor que desempeña en este recinto, que tanto a mí como a muchos otros antes y seguramente después, ha sido y será pieza clave para desarrollar nuestros proyectos. Por ser como es y estar ahí, en masto, en el campo, en persona y a distancia, en la vida. Por invitarme a abrir las alas cuando era tiempo y ayudarme a poner los pies sobre la tierra cuando es debido. Y aún más, por apoyarnos con Elías, cuando había que ir a clase, a laboratorio o a donde fuera e incluso después, claro, junto con Marce.

A todos los mastos de la CNMA, comenzando por el Doctor Lázaro por compartir sus experiencias y su conocimiento, siempre muy ilustrativo. También a la Maestra Yolanda, a quien se puede acudir siempre que sea necesario. A quienes me acompañaron a campo cuando hubo que hacerlo, Larisa, Liz, Carlos, Valeria, entre algunos más. Y por supuesto al buen Edwin, quien muy a su manera es todo un personaje. Gracias a él pude conocer en vivo a las magníficas protagonistas de este trabajo.

Al Doctor Lázaro Guevara, la Doctora Elizabeth Arellano, la Doctora Livia León, la Doctora Patricia Ornelas y el Doctor José Juan Flores, miembros del Jurado que evalúa este trabajo, por todas sus observaciones e invaluable aporte para la culminación del escrito.

Al personal del Smithsonian US National Museum of Natural History, Darrin Lunde, Nicole Edmison y Suzanne Peurach; así como a los Doctores Robert Voss, Robert Anderson y Eleanor Hoeger del American Museum of Natural History; igualmente a la Doctora Jessica Light de la Texas Cooperative Wildlife Collection de la Texas A&M University, por permitir revisar y tomar muestras de los ejemplares de las colecciones a su cargo. Finalmente a los Doctores Cody Thompson y Priscilla Tucker del University of Michigan Museum of Zoology, por el apoyo para la revisión del material depositado en sus colecciones.

*"Only when our clever brain and our human heart work together in harmony can we achieve our full potential."*

*Jane Goodall, septiembre 2014*

**A KATIA, ELÍAS Y HERNÁN,  
POR Y PARA USTEDES.**

*A MI FAMILIA.*

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	iii
<b>ÍNDICE</b> .....	vi
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	vii
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	viii
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<i>Revisiones morfológicas</i> .....	10
<i>Relaciones filogenéticas</i> .....	11
<i>Análisis ambientales</i> .....	12
<b>OBJETIVO</b> .....	13
<i>Objetivos particulares:</i> .....	13
<b>MÉTODO</b> .....	14
<i>Análisis morfológico</i> .....	14
<i>Análisis molecular</i> .....	17
<i>Análisis ambiental</i> .....	19
<b>RESULTADOS</b> .....	20
<i>Análisis morfológico</i> .....	20
<i>Análisis molecular</i> .....	31
<i>Análisis ambiental</i> .....	37
<b>DISCUSIÓN</b> .....	41
<b>CONCLUSIONES</b> .....	49
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	50
<b>ANEXOS</b> .....	56

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de las selvas secas en México.....	3
Figura 2. <i>Hodomys alleni</i> . A) Ejemplar macho adulto, B) Distribución geográfica.....	5
Figura 3. Diferencias morfológicas externas descritas por Merriam (1984).....	7
Figura 4. Reconstrucción filogenética de Neotóminos hecha por Edwards y Bradley (2002).....	8
Figura 5. Distribución de las cuatro subespecies de <i>Hodomys alleni</i> .....	10
Figura 6. Variables registradas. A) Medidas somáticas, B) Medidas craneales.....	17
Figura 7. Mapa de localidades geográficas de los ejemplares utilizados para el análisis morfológico.....	21
Figura 8. Análisis de componentes principales de medidas corporales.....	22
Figura 9. Análisis discriminante de medidas corporales.....	23
Figura 10. Análisis de componentes principales de variables craneales.....	28
Figura 11. Análisis discriminante de variables craneales.....	29
Figura 12. Vista dorsal de las patas traseras y la cola de los ejemplares USNM-126535 y CNMA-15704.....	31
Figura 13. Red de haplotipos de las secuencias de COI de <i>H. alleni</i> .....	32
Figura 14. Árbol de Máxima Parsimonia de secuencias del gen COI.....	34
Figura 15. Árbol de Máxima Verosimilitud de secuencias del gen COI.....	35
Figura 16. Prueba pareada de Mantel entre distancias geográficas y genéticas.....	36
Figura 17. Mapa de presencias utilizadas para los modelados de nicho ecológico.....	38
Figura 18. Modelos de distribución potencial de las OTUs obtenidas.....	39
Figura 19. Uso de suelo y vegetación actual de las localidades de presencia de <i>Hodomys alleni</i> .....	40

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número de ejemplares de <i>Hodomys alleni</i> revisados en colecciones mastozoológicas.....	15
Cuadro 2. Listado de las 34 variables somáticas y craneales registradas en ejemplares de <i>Hodomys alleni</i> en colecciones mastozoológicas. ....	15
Cuadro 3. Registros que obtuvieron una reclasificación diferente a la otorgada originalmente en el análisis discriminante de variables corporales.....	23
Cuadro 4. Significancia de las diferencias encontradas univariadamente entre las subespecies de <i>Hodomys alleni</i> .....	25
Cuadro 5. Registros que obtuvieron una reclasificación diferente a la otorgada originalmente en el análisis discriminante de variables craneales.....	30
Cuadro 6. Haplotipos obtenidos de la biblioteca de secuencias generada para <i>H. alleni</i> de los estados de Colima, Jalisco y Oaxaca.....	32
Cuadro 7. Distancias genéticas entre clados obtenidas entre secuencias del marcador COI.....	35
Cuadro 8. Unidades Taxonómicas Operacionales incorporadas en los modelados de nicho ecológico. ....	37

## RESUMEN

La rata de monte *Hodomys alleni* pertenece a un género monotípico de la familia Cricetidae y es endémica de las selvas secas mexicanas. Se distribuye por la costa del Pacífico desde Sinaloa hasta Guerrero, adentrándose por el centro de México hasta el valle de Tehuacán-Cuicatlán por la cuenca del río Balsas. Originalmente el género *Hodomys* fue descrito por Merriam (1894) con dos especies, *H. alleni* y *H. vetulus*. Actualmente, se reconoce únicamente a la especie *H. alleni* con cuatro subespecies. Son escasos los estudios en la literatura que reportan alguna característica particular de la especie (p. ej. uso del hábitat, nuevos registros). En este estudio se realiza un análisis morfológico, genético y ambiental mediante modelados de nicho ecológico (MNE), para determinar su estatus taxonómico. Análisis multivariados de medidas corporales y craneales, así como la revisión de caracteres externos, muestran dos grupos morfológicos bien diferenciados. El marcador de DNA mitocondrial COI muestra ampliamente diferenciadas a las subespecies *H. alleni alleni* y *H. alleni vetulus*. Dos unidades taxonómicas operacionales (OTUs) obtenidas a partir de los resultados morfológicos y genéticos muestran distribuciones potenciales levemente sobrelapadas mediante el uso de MNE. Conjuntamente, los resultados indican que las OTUs representan dos taxones, como indica la descripción original del género. Los estudios realizados en este roedor son de gran relevancia debido a la escasez de información publicada en la literatura y a la vulnerabilidad que presenta su ambiente y sus poblaciones.

**Palabras clave:** *Hodomys alleni*, Cricetidae, selva seca mexicana, análisis filogenético, morfometría, COI, distribución potencial.

## **ABSTRACT**

The wood rat *Hodomys alleni* belongs to a monotypic genus of the Cricetidae family endemic to the Mexican dry forests. It is distributed along the Pacific coast from Sinaloa to Guerrero, entering through central Mexico to the Tehuacán-Cuicatlán valley through the Balsas river basin. Originally, Merriam (1894) described the genus *Hodomys* with two species, *H. alleni* and *H. vetulus*. Currently, only the species *H. alleni* is recognized with four subspecies. Few studies in the literature report any particular characteristic of the species (e.g., habitat use, new records). In this study, morphological, genetic, and environmental analyses using ecological niche modeling (ENM), were carried out to determine its taxonomic status. Multivariate analysis of the body and cranial measurements, and the review of external characters, show two well-differentiated morphological groups. The COI mitochondrial DNA marker shows widely differentiated subspecies *H. alleni alleni* and *H. alleni vetulus*. Two operational taxonomic units (OTUs) obtained from the morphological and genetic results show low overlapping potential distributions using ENM. Together, the results indicate that OTUs latently represent two taxa, as noted by the original description of the genus. The studies carried out on this rodent are of great relevance due to the scarcity of information published in the literature and the significant vulnerability of its environment and populations.

**Key words:** *Hodomys alleni*, Cricetidae, Mexican dry forest, phylogenetic analysis, morphometry, COI, potential distribution.

## INTRODUCCIÓN

En las selvas secas de México, el ecosistema tropical mejor representado en el país, se ha demostrado la existencia de una diversidad biológica vasta y compleja. Existe en ellas una importante concentración de diversos grupos biológicos y un alto número de endemismos (Ceballos *et al.*, 2010a). En estas regiones (Fig. 1) los mamíferos cuentan con un tercio de la diversidad reportada para el grupo en todo el territorio nacional, donde 50 especies son endémicas de México, incluidos 5 géneros monotípicos (Ceballos y Martínez, 2010). Las selvas secas son consideradas los ecosistemas más amenazados del continente americano, por lo que es de suma importancia conservarlas bajo el entendimiento de su estructura y el impacto antropogénico sobre ellas (Ceballos y Martínez, 2010). Las amenazas más importantes son la alta tasa de deforestación y la acelerada transformación del hábitat debido al cambio de uso de suelo hacia terrenos agrícolas y ganaderos (Jaramillo *et al.*, 2010).



Figura 1. Distribución geográfica de las selvas secas en México (Trejo, 2010).

La rata de monte *Hodomys alleni* (Fig. 2A), actualmente un género monotípico de la familia Cricetidae y de la subfamilia Neotominae, pertenece a este conjunto de especies endémicas de las selvas secas mexicanas. Se encuentra ampliamente distribuida por la vertiente del Pacífico desde el sur de Sinaloa hasta el sur de Guerrero y el norte de Oaxaca, igualmente por la cuenca del Río

Balsas en los estados de México, Michoacán, Morelos y Puebla (Genoways y Birney, 1974. Fig. 2B). Su distribución corresponde con las selvas bajas en prácticamente todo el territorio que estas ocupan en el oeste y centro del país (Trejo, 2010; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2016). Debido a ello se le señala como una especie de amplia distribución, por lo que no se encuentra en ninguna categoría de riesgo en listados nacionales o internacionales. No obstante, se le considera como relativamente rara por el escaso número de capturas (Álvarez y López-Vidal, 2005). Lo anterior hace que sea de suma importancia documentar el mayor número de características posibles de la biología de este roedor, a razón de los cambios que ha presentado su hábitat natural en las últimas décadas y la poca documentación de la especie.

Existen estudios que se han centrado en inventariar la mastofauna de ciertas localidades en la región de las selvas secas reportando a la especie (Briones-Salas, 2000; Cervantes y Riveros-Lara, 2012; Chávez y Ceballos, 2002; García-Estrada *et al.*, 2002; González-Ruiz *et al.*, 2002; Guerrero y Cervantes, 2003; Vázquez *et al.*, 2000). Sin embargo, fuera de su descripción (Merriam, 1982) son escasos aquellos estudios que reportan alguna característica particular de *H. alleni*, como el uso del hábitat (Arias-Caballero *et al.*, 2015). Estudios previos han descrito que es un roedor de tamaño mediano, con longitud total entre los 300 y 446 mm y un peso promedio de 367 g (Ceballos y Oliva, 2005; Genoways y Birney, 1974). Es de hábitos terrestres y nocturnos (Merriam, 1982), encontrándose en una variedad de espacios como zonas de vegetación densa, en áreas rocosas, en bases de acantilados y en cuevas (Genoways y Birney, 1974). De igual manera prefiere, por lo general, áreas con vegetación nativa conservada, tanto en regiones de selva seca como de matorral xerófilo, aunque también subsiste en zonas con ligero grado de perturbación (Arias-Caballero *et al.*, 2015).

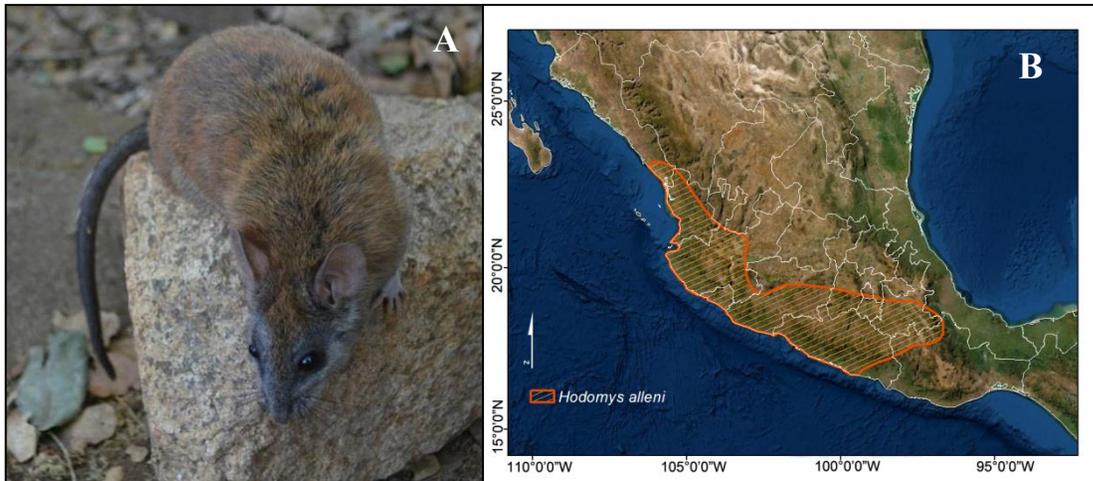


Figura 2. A) *Hodomys alleni*, un ejemplar macho adulto del Municipio de Tomatlán, Jalisco. Enero, 2017. Fotografía: Moisés López Zamora. B) Distribución geográfica de *Hodomys alleni* (modificado de Álvarez-Castañeda *et al.*, 2016).

Existen vacíos en la información que se tiene acerca de *H. alleni*. No se encuentran estudios particulares para este roedor en los últimos años, a pesar de poseer atributos que lo harían considerarse un taxón de relevancia, como su amplia distribución geográfica o su carácter endémico y monotípico. Debido a su amplia distribución, donde existe una variedad de ambientes y ecorregiones (Bezaury-Creel, 2010), el género *Hodomys* podría poseer variación en caracteres biológicos asociada a estos factores que no ha sido estudiada. Igualmente, dentro de la subfamilia Neotominae se han desarrollado numerosos trabajos dedicados a esclarecer las relaciones filogenéticas y la taxonomía del grupo que han incluido a *H. alleni* (p. ej. Burt y Barkalow, 1942; Kelson, 1952; Edwards y Bradley, 2002; Keith, 2015), por lo que el estatus taxonómico de esta especie ha presentado cambios a lo largo del tiempo. Cabe mencionar que su inclusión en dichos estudios se limita a pocos ejemplares, donde no se representa la variación a lo largo de toda su distribución. Por lo general, es común que únicamente incluyan a *H. alleni*, e igualmente a *Xenomys nelsoni*, como grupo externo dentro de los análisis en los que se centran dichos trabajos.

Los trabajos que protagoniza este taxón han contribuido principalmente en la historia de su taxonomía y sistemática. Originalmente, la especie fue descrita por Merriam (1892) como *Neotoma alleni* con ejemplares colectados por Edward W. Nelson en Manzanillo, Colima. Posteriormente, el mismo Merriam (1894) describió al género *Hodomys* (nombrado en alusión al hábito de hacer caminos, reportado en las notas de campo de Nelson) con dos especies, *Hodomys alleni* y *Hodomys vetulus*. La primera siendo la original *N. alleni* y la segunda reportada para Tehuacán, Puebla. *H. alleni* es de talla más grande, el dorso de las patas traseras es oscuro hasta las primeras falanges de los dedos donde cambia a color blanco, la cola es de pelos cortos y oscuros dejando ver las escamas de esta; de ahora en más referido como morfotipo Alleni. En contraste, *H. vetulus* es más pequeña, con el dorso de las patas traseras de color claro homogéneo y la cola bicolor con pelos más largos; de ahora en más referido como morfotipo Vetulus (Fig. 3). A esta clasificación continuaron las descripciones de una subespecie para cada una de las especies descritas por Merriam: *H. alleni guerrerensis* (Goldman, 1938) en Acapulco, Guerrero, y *H. vetulus elatturus* (Osgood, 1938) en Chilpancingo, Guerrero. Posterior a esto, no hubo más trabajos que aportaran más de las entonces especies y subespecies del género *Hodomys*.

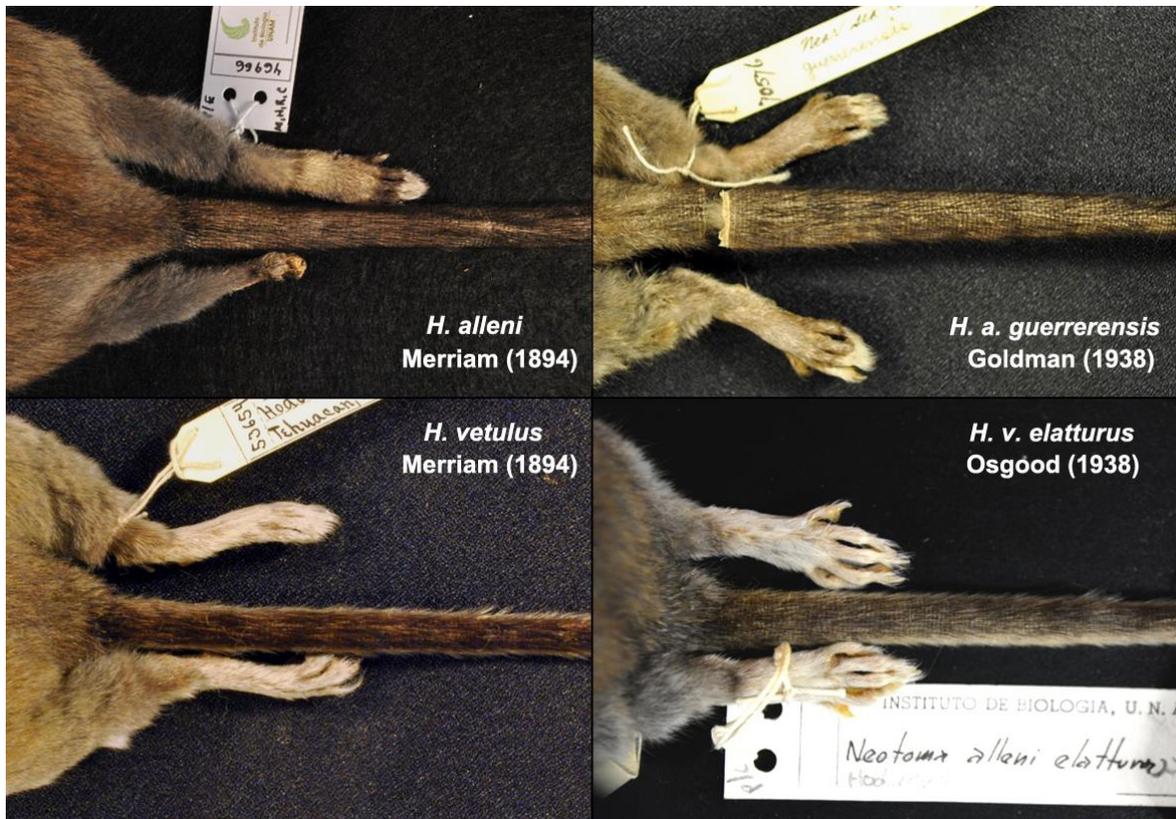


Figura 3. Diferencias morfológicas externas en las patas y la cola descritas para la clasificación de dos especies de Merriam (1894). Se ilustran los mismos caracteres para sus respectivas subespecies descritas.

Fotografías: Moisés López Zamora

Después, ya con una taxonomía definida del género, Burt y Barkalow (1942) incluyeron dos ejemplares de *H. alleni* en una revisión de la morfología del bálculo en neotóminos. En ese estudio concluyeron en reconocer al género *Hodomys* como un subgénero de *Neotoma*. A raíz de esta afirmación, trabajos subsecuentes se sumaron a la discusión de la validez del género donde revisando diferentes caracteres morfológicos y ecológicos de la subfamilia Neotominae debatieron si *Hodomys* es un género independiente (Schaldach, 1960; Carleton, 1980; Musser & Carleton, 1993) o un subgénero de *Neotoma* (Hooper, 1960; Hall, 1981). Este debate concluyó con el trabajo de Edwards y Bradley (2002), que empleando un análisis filogenético con marcadores de DNA

mitocondrial (mtDNA) confirman que *Hodomys* es un género distinto y hermano del género *Xenomys* (Fig. 4).

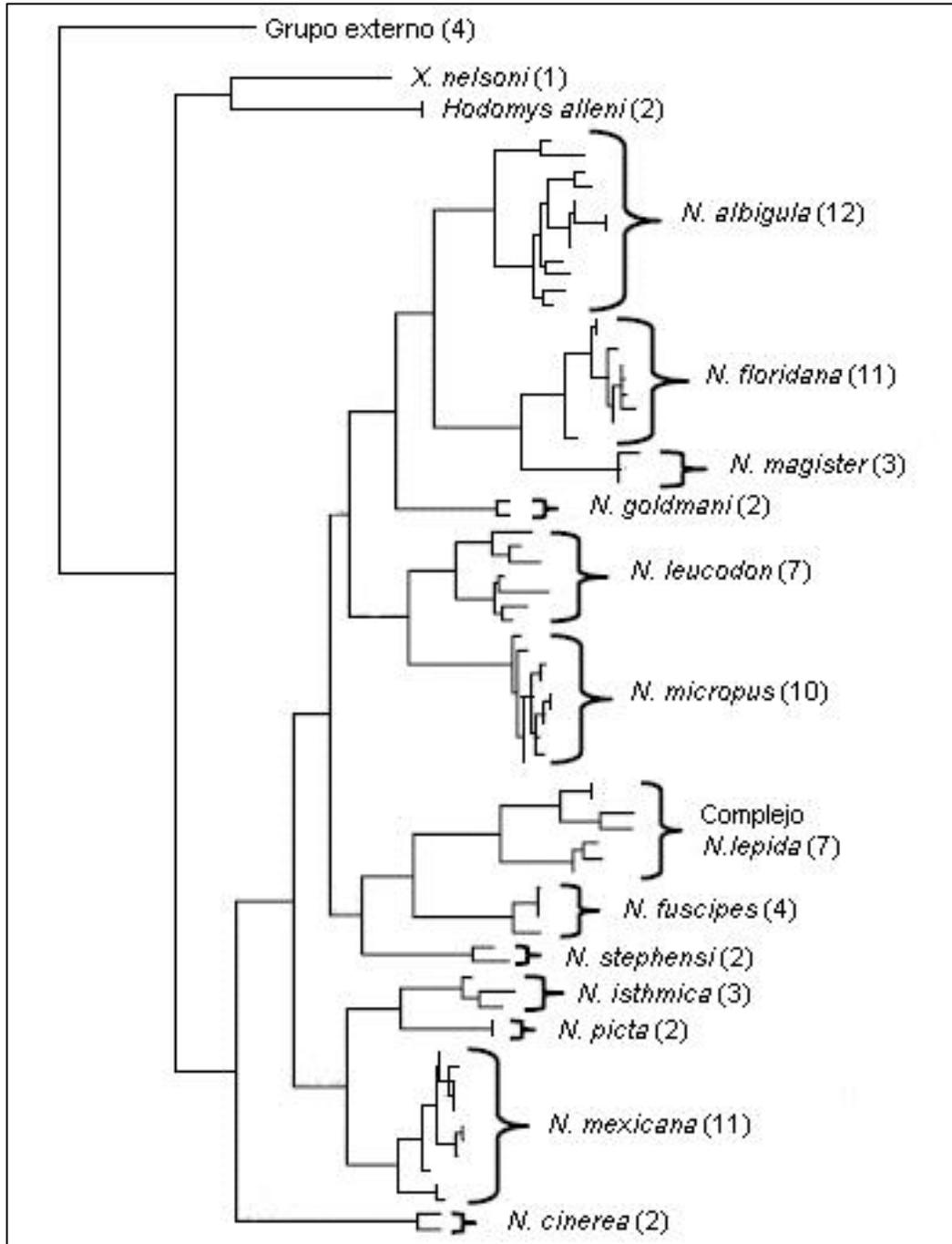


Figura 4. Reconstrucción filogenética (Máxima Verosimilitud) de Edwards y Bradley (2002) del gen citocromo b para el género *Neotoma*. Se incluyen en los análisis las especies *Hodomys alleni* y

*Xenomys nelsoni*. Entre paréntesis se observa el número de muestra utilizado por los autores.

Traducido de Edwards y Bradley (2002).

Al tiempo que se llevaba a cabo la anterior discusión, de manera independiente, Kelson (1952) analizó diferentes ejemplares de las poblaciones que antes se describieron como subespecies, incluyendo otras poblaciones en Michoacán, Morelos y Guerrero. Él afirmó que los caracteres morfológicos que observa en los nuevos ejemplares, son intermedios a los de los ejemplares tipo de Colima y Puebla. Por tanto, asumiendo que las diferencias en la morfología son debido a variación individual y geográfica, estableció que el entonces subgénero *Hodomys*, es un género monoespecífico con cuatro subespecies: *H. alleni alleni* (Merriam, 1892), *H. alleni elatturus* (Osgood, 1938), *H. alleni guerrerensis* (Goldman, 1938) y *H. alleni vetulus* (Merriam, 1894. Fig. 5). Entre cada una de ellas existen barreras geográficas importantes como las Sierras Madre Occidental y del Sur y la desembocadura del Río Balsas. Asimismo, varían en la talla, siendo *H. a. alleni* la más grande (Genoways y Birney, 1974; Hall, 1981). Sin embargo, no hay a la fecha algún reporte que confirme una correlación entre la asignación de las subespecies con variación en la talla, la morfología, la variación genética, características del ambiente u otras.

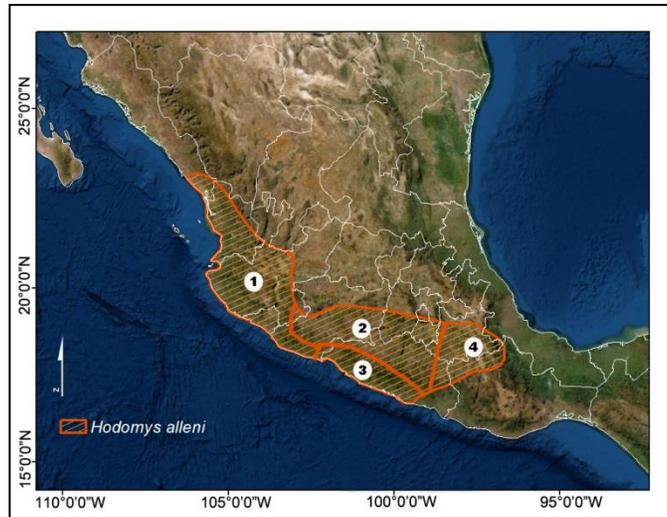


Figura 5. Distribución geográfica de las cuatro subespecies de *Hodomys alleni*. 1) *H. a. alleni*, 2) *H. a. elatturus*, 3) *H. a. guerrerensis* y 4) *H. a. vetulus* (modificado de Hall, 1981).

A partir de Kelson (1952), la colecta de ejemplares de esta especie se ha incrementado en gran parte de su área de distribución. Con el material disponible hoy en día en colecciones biológicas es posible realizar una revisión para reevaluar el estado taxonómico de las subespecies reconocidas. Actualmente, el uso de la morfología externa e interna sumado con el uso de marcadores moleculares permite poner a prueba la variación de una sola especie a escala geográfica o si se requiere una revisión filogenética (Velazco *et al.*, 2018). De igual manera una revisión de la distribución potencial de la especie, puede brindar un panorama de si los requerimientos ambientales varían a lo largo de su distribución geográfica conocida.

### *Revisiones morfológicas*

De manera tradicional en la mastozoología se han utilizado los caracteres tanto de la morfología interna como externa para describir a los taxones. La información que aporta el tamaño y la forma del cráneo, incluyendo todas las estructuras y huesos que lo conforman, es fundamental en este tipo de estudios (Cervantes *et al.*, 1993; Espinoza *et al.*, 2011). De igual modo, el uso de la coloración, la forma y/o el tamaño de ciertos caracteres externos aportan información diagnóstica.

Los estudios de morfometría permiten definir si las poblaciones de una especie de amplia distribución se distinguen entre sí o constituyen una unidad morfológica que debe ser considerada como el mismo taxón (Santos-Moreno y Hortelano, 1997). Existen trabajos hechos con roedores donde se analizan diversas medidas cráneo-dentales que han permitido encontrar diferencias en taxones poco estudiados en sus respectivas áreas de distribución (p. ej. Pacheco *et al.*, 2014, y Uturunco y Pacheco, 2016). En estos estudios, los grupos trabajados se enfrentan además con aspectos orográficos a través de sus distribuciones geográficas que estarían generando disyunciones entre las poblaciones. De forma similar, *H. alleni* presenta condiciones parecidas tanto en la presencia de barreras geográficas y diferencias morfológicas evidentes entre sus poblaciones. Evaluar la morfología de representantes de sus diferentes poblaciones, proporcionará información para evidenciar la causa de dicha variación.

### *Relaciones filogenéticas*

Sumado al uso de caracteres morfológicos, de manera reciente también se utilizan marcadores moleculares para tener mayor claridad en el origen de la variación en mamíferos (Arcangeli *et al.*, 2018; León-Tapia *et al.*, 2020). Actualmente, los trabajos que involucran análisis filogenéticos pueden emplear técnicas moleculares para determinar las relaciones entre los grupos. Específicamente el uso de secuencias de DNA ha mostrado resultados satisfactorios para estos fines en mamíferos. El caso particular del mtDNA en animales tiene ventajas, como mostrar variación suficiente capaz de hacer notar cambios interespecíficos (Saccone *et al.*, 1999). También se ha demostrado que la variación del mtDNA entre especies de mamíferos es útil para distinguir linajes y establecer sus relaciones filogenéticas (Edwards y Bradley, 2002; Francis *et al.*, 2010; Clare *et al.*, 2011; Cervantes *et al.*, 2011). En los últimos años, el uso del marcador de mtDNA que corresponde a citocromo oxidasa c subunidad I (COI) ha cobrado relevancia en la identificación taxonómica molecular a nivel de especies (Hebert *et al.*, 2003a; 2003b). Tomando en cuenta la velocidad con la

que el fragmento COI evoluciona es posible reconocer unidades taxonómicas independientes, por ejemplo entre especies cercanamente relacionadas e incluso crípticas (Hebert *et al.*, 2004; Cervantes *et al.*, 2011). Por lo anterior, utilizar esta herramienta de identificación taxonómica molecular en ejemplares de *H. alleni*, ayudará a establecer si hay diferencias a nivel genético al interior de la especie y estas corresponden a variación poblacional, o si se presentan niveles de variación mayores.

### *Análisis ambientales*

Existen barreras geográficas notables que delimitan a las subespecies de *H. alleni* de las costas del Pacífico y las de la cuenca del Río Balsas. Entre dichas poblaciones es donde se observan las diferencias morfológicas descritas anteriormente, de manera que podrían responder a aislamiento por alopatría. Además, aun cuando la selva es el mismo ecosistema natural en toda la distribución de *H. alleni*, las condiciones climáticas desiguales también podrían permitir la diferenciación en requerimientos ambientales. Dadas estas circunstancias, evaluar los requerimientos ambientales de la especie a lo largo de la distribución tiene relevancia considerable. La similitud de los componentes ecológicos de las diferentes regiones en que se encuentra *H. alleni* no implica necesariamente una historia evolutiva común (Morrone y Escalante, 2016). Por esta razón, si el ambiente fuese homogéneo, todo correspondería al mismo taxón (Velazco *et al.*, 2018). Por el contrario, si es diferente, se estaría dando una característica ecológica que puede sustentar unidades taxonómicas distintas.

Contar con una taxonomía precisa de la diversidad biológica es de gran relevancia para diversos fines donde podemos destacar los administrativos y de conservación. En este caso, dado el gran número de especies endémicas de las selvas secas y el poco conocimiento de esta rata de monte, confrontar las diferentes clasificaciones que ha tenido este taxón a lo largo de su historia

mediante un análisis filogenético cobra mucho sentido. Definir si las diferencias que presentan las poblaciones de *H. alleni* son producto de variación geográfica o de divergencia de las mismas ayudará a tener clara su taxonomía e historia evolutiva. Al emplear diferentes conjuntos de datos, en este caso morfológicos, moleculares y ambientales, pueden integrarse para poner a prueba el estado taxonómico de las subespecies de *H. alleni* y de la misma especie. Igualmente, otros análisis pueden derivarse de los registros espacio-temporales de los organismos. A la par de determinar las condiciones ambientales a las que están sujetas las diferentes poblaciones de un taxón, en estos casos donde los primeros registros tienen una antigüedad considerable, sería importante evaluar las condiciones actuales de las localidades. De esta manera se tendría un panorama más claro del estado de conservación de esta rata de monte, la cual es una entidad que juega un papel ecológico importante en los ambientes en que se distribuye (Ceballos y Oliva, 2005; Tzab y Macswiney, 2014; Arias-Caballero *et al.*, 2015). Asimismo, para México, su carácter de taxón endémico le confiere un valor importante. Ayudar en su conservación cubriendo este vacío de información en su conocimiento es primordial.

## **OBJETIVO**

Poner a prueba el estado taxonómico de la especie *Hodomys alleni* ante las diferencias morfológicas y de distribución geográfica que presentan sus subespecies descritas, con base en el análisis de datos morfológicos, moleculares y ambientales.

### *Objetivos particulares:*

- Analizar la variación morfométrica lineal de ejemplares de las cuatro subespecies descritas de *H. alleni*.
- Examinar filogenéticamente secuencias nucleotídicas del fragmento de mtDNA COI de las subespecies descritas de *H. alleni*.

- Determinar unidades taxonómicas operacionales (OTUs) con base en los criterios morfológico y genético.
- Comparar los requerimientos ambientales que presentan las OTUs obtenidas utilizando modelado de nicho ecológico.

## MÉTODO

Simplificadamente, para la evaluación del estado taxonómico de *Hodomys alleni* se realizaron análisis con caracteres morfológicos, moleculares y ambientales. Estos consistieron en una revisión de la morfología de ejemplares de colecciones biológicas y el análisis filogenético de las secuencias de un fragmento de mDNA. Los resultados de ambos tipos de pruebas se utilizaron para diferenciar unidades taxonómicas operacionales (OTUs, por sus siglas en inglés). Las OTUs obtenidas se sometieron a una exploración de los requerimientos ambientales para buscar congruencia entre los diferentes tipos de datos. Con mayor detalle, a continuación se describen los diferentes análisis.

### *Análisis morfológico*

Se revisó un total de 177 ejemplares, incluyendo especímenes de las cuatro subespecies de *H. alleni*, de colecciones mastozoológicas de México (CNMA) y Estados Unidos (USNM, AMNH, TCWC y UMMZ; Cuadro 1). La revisión consistió en la observación de los caracteres de coloración y patrón del pelaje descritos por Merriam (1894), el registro de los 5 datos métricos asentados en los rótulos de cada ejemplar, así como la medición de 29 variables craneales con un vernier digital con una precisión de  $\pm 0.01$  mm (Cuadro 2, Fig. 6).

Para los análisis se agruparon a los ejemplares por subespecies siguiendo la descripción incluida en Genoways y Birney (1974) y las 34 medidas recabadas se procesaron con el software PAST (versión 3.18, Hammer *et al.*, 2001). Se obtuvieron los estadísticos descriptivos para cada

variable y grupo subespecífico. Se analizaron las diferencias morfométricas entre sexos, e igualmente revisando las diferencias entre las subespecies para cada medida craneal, así como con análisis multivariados de varianza (MANOVA), de componentes principales (ACP) y discriminante (AD).

Para analizar diferencias univariadas de las medidas craneales entre los grupos de las subespecies de *H. alleni* se hicieron pruebas de normalidad a las variables empleando la prueba Shapiro-Wilk, donde a aquellas que se ajustaron se les realizó un ANOVA y adicionalmente el método de Tukey para establecer intervalos en las comparaciones pareadas. Para las variables que no se ajustaron a una distribución normal, se emplearon las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis, así como la prueba de Mann-Whitney para diferencias pareadas.

Cuadro 1. Número de ejemplares de *Hodomys alleni* revisados en colecciones mastozoológicas

Colección		<i>H. alleni</i>	<i>ssp. alleni</i>	<i>ssp. guerrerensis</i>	<i>ssp. vetulus</i>	<i>ssp. elatturus</i>
<b>CNMA</b>	Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM.	<b>71</b>	24	3	1	43
<b>USNM</b>	US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.	<b>59</b>	38	12	4	5
<b>AMNH</b>	American Museum of Natural History	<b>26</b>	26	-	-	-
<b>TCWC</b>	Texas Cooperative Wildlife Collection, University of Texas A&M	<b>18</b>	-	18	-	-
<b>UMMZ</b>	University of Michigan Museum of Zoology	<b>3</b>	-	1	2	-
		<b>177</b>	88	34	7	48

Cuadro 2. Listado de las 34 variables somáticas y craneales registradas en ejemplares de *Hodomys alleni* en colecciones mastozoológicas. Se ilustran en la Fig. 6.

Medida	Referencia
<b>LT</b> Longitud total	Romero-Almaraz <i>et al</i> , 2000
<b>CV</b> Longitud de la cola vertebral	Romero-Almaraz <i>et al</i> , 2000
<b>PT</b> Longitud de la pata	Romero-Almaraz <i>et al</i> , 2000
<b>O</b> Longitud de la oreja	Romero-Almaraz <i>et al</i> , 2000

<b>P</b>	Peso	Romero-Almaraz <i>et al</i> , 2000
<b>LON</b>	Longitud del cráneo	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LN</b>	Longitud de los nasales	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LHMS</b>	Longitud de la hilera molar superior	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LPZ</b>	Longitud de la placa zigomática	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LPA</b>	Longitud palatal	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LFI</b>	Longitud foramen incisivo	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LCB</b>	Longitud condilobasal	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LB</b>	Longitud basal	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LBR</b>	Longitud basilar	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LBA</b>	Longitud de la bula auditiva	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LIP</b>	Longitud interparietal	Godínez y Guerrero, 2014
<b>LFO</b>	Longitud del frontal	Zaragoza Quintana, 2005
<b>LHMI</b>	Longitud de la hilera molar inferior	Cervantes <i>et al.</i> , 1993
<b>LOMA</b>	Longitud mandibular	Cervantes <i>et al.</i> , 1993
<b>AZ</b>	Ancho zigomático	Godínez y Guerrero, 2014
<b>ACC</b>	Ancho de la caja craneana	Godínez y Guerrero, 2014
<b>AR</b>	Ancho del rostro	Godínez y Guerrero, 2014
<b>AI</b>	Ancho interorbital	Godínez y Guerrero, 2014
<b>ABA</b>	Ancho de la bula auditiva	Godínez y Guerrero, 2014
<b>AFM</b>	Ancho de la fosa mesopterigoidea	Godínez y Guerrero, 2014
<b>AM1M1</b>	Ancho de primeros molares superiores	Este estudio
<b>AM3M3</b>	Ancho de terceros molares superiores	Cervantes <i>et al.</i> , 1993
<b>AIP</b>	Ancho interparietal	Godínez y Guerrero, 2014
<b>AAN</b>	Ancho anterior de los nasales	Este estudio
<b>APN</b>	Ancho posterior de los nasales	Este estudio
<b>AFO</b>	Ancho del frontal	Zaragoza Quintana, 2005
<b>ALMR</b>	Altura media del rostro	Este estudio
<b>ALMA</b>	Altura mandibular	Cervantes <i>et al.</i> , 1993
<b>ALC</b>	Altura del cráneo	Godínez y Guerrero, 2014

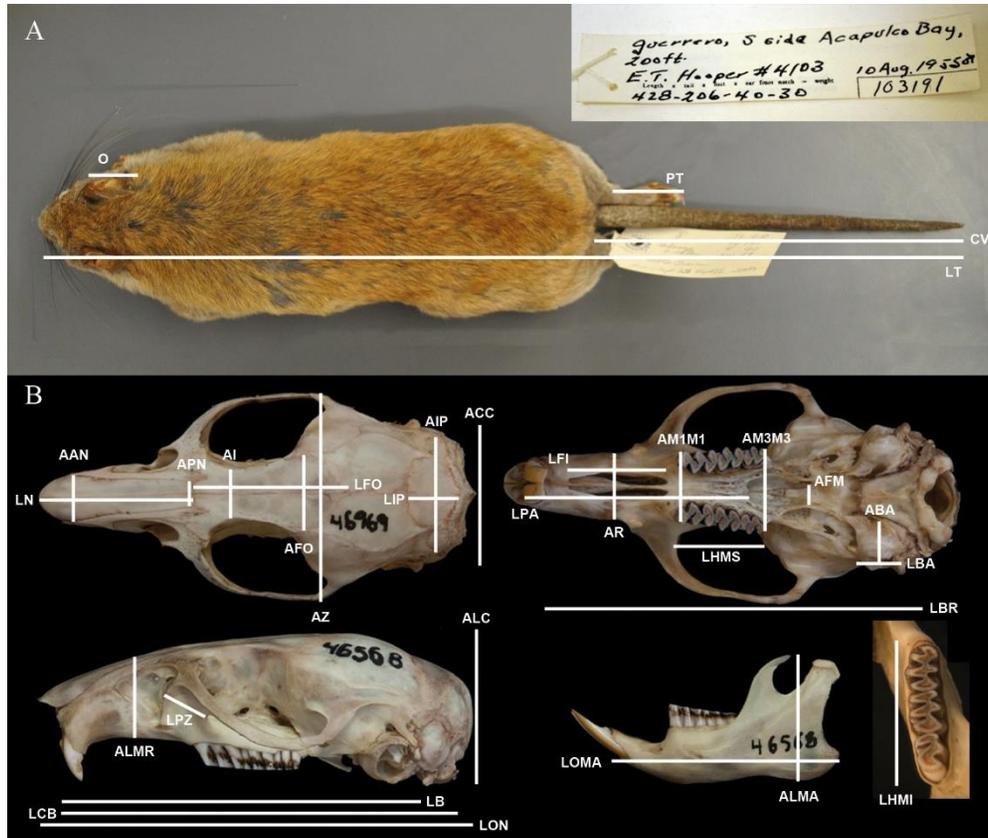


Figura 6. A) Cuatro medidas somáticas, además del peso, registradas de los rótulos de los ejemplares (arriba a la derecha); Fotografía: Moisés López Zamora. B) Veintinueve variables craneales medidas a ejemplares de *Hodomys alleni* en colecciones mastozoológicas; Fotografías: <http://unibio.unam.mx/irekani> (UNIBIO, 2018).

### *Análisis molecular*

Se procesaron 13 muestras de tejido fresco (músculo y oreja) de ejemplares de *H. alleni* de los estados de Colima, Jalisco (*H. alleni alleni*) y Oaxaca (*H. alleni vetulus*), catalogados en la CNMA. De ellos se extrajo DNA genómico utilizando el kit comercial EZ-10 Genomic DNA (BIO BASIC Inc.) siguiendo las instrucciones del fabricante. Posteriormente, se amplificó por reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) el fragmento de gen mitocondrial citocromo oxidasa c subunidad 1 (COI). Para obtener este fragmento se utilizaron los primers VF1d\_t1 y VR1d\_t1 (Ivanova *et al.*, 2007) en una reacción con temperatura inicial de 94°C por 1 min; 5 ciclos con 30 s de desnaturalización a 94°C, 40 s de alineamiento a 50°C y 1 min de

elongación a 72°C; 30 ciclos con 30 s de desnaturalización a 94°C, 40 s de alineamiento a 55°C y 1 min de elongación a 72°C; con una elongación final de 5 min a 72°C. Las reacciones se llevaron a cabo en un volumen final de 15 µl. Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 1.5% y se enviaron a purificación y secuenciación en el Laboratorio Nacional de Biodiversidad del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, para obtener sus respectivas secuencias nucleotídicas en ambos sentidos.

Las secuencias obtenidas se editaron utilizando los electroferogramas de cada una y se alinearon con el algoritmo ClustalW. Se obtuvieron los diferentes haplotipos para ellas nombrándolos en serie respecto al estado de la República donde fueron colectados y se formó una red de haplotipos de mínima expansión en el software PopART ver.1.7 (Leigh y Bryant, 2015) para ilustrar sus relaciones. Posteriormente, se determinaron las distancias genéticas pareadas dentro y entre los grupos de secuencias de las subespecies muestreadas, utilizando el modelo de sustitución de dos parámetros de Kimura (1980). Finalmente, para contar con una reconstrucción filogenética del fragmento COI, se hicieron análisis bajo los criterios de Máxima Parsimonia (MP) y Máxima Verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés). En la reconstrucción de MP se utilizó el método de búsqueda de árboles sub-tree pruning regrafting con 1000 réplicas de Bootstrap, y se obtuvo el árbol consenso de los más parsimoniosos obtenidos. Para la filogenia con ML se utilizó el modelo de sustitución nucleotídica que mejor se ajustó a la matriz de datos. Todos los análisis moleculares se efectuaron con el software MEGA versión X (Kumar *et al.*, 2018). Adicionalmente, se exploró el comportamiento de la relación entre las distancias genéticas y geográficas de las muestras de *H. alleni* aplicando una prueba de Mantel pareada.

Para enraizar los árboles y dar una dirección en el cambio evolutivo, se utilizó el método de grupo externo. Con base en el trabajo de Edwards y Bradley (2002), se descargaron tres secuencias del portal BOLDSystems (<https://www.boldsystems.org/>) para los grupos externos. Dichas secuencias pertenecen a ejemplares depositados en la CNMA de las especies *Xenomys nelsoni* (CNMA-42986, acceso Genbank MK878909; CNMA-42991, acceso Genbank MK878910; CNMA-

46960) y *Neotoma lepida* (CNMA-38586, acceso Genbank MK878911). Igualmente, se toman en cuenta los resultados de estos autores para tener una referencia de las distancias y relaciones genéticas entre las diferentes especies contempladas.

### *Análisis ambiental*

Se utilizó el modelado de nicho ecológico (MNE) para explorar la similitud ambiental entre las OTUs obtenidas de *Hodomys alleni* que se establecieron con base en los resultados de los análisis morfológicos y moleculares. Para este análisis se utilizó una base de datos obtenida de fuentes electrónicas (VertNet, 2018) y del catálogo de la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, UNAM. La base de datos fue depurada para contar solo con registros únicos. Todos los registros contaron con localidades georreferenciadas, de no ser así, la georreferencia se determinó obteniendo las coordenadas geográficas en mapas del INEGI (2017a).

Una vez que se contó con los registros únicos para la especie, se hicieron MNE utilizando la base de datos completa y con las agrupaciones de los registros respectivos de las OTUs obtenidas en los análisis morfológicos y genéticos. Para esto, las bases fueron filtradas eliminando registros que estuvieran a menos de 10 km de distancia entre ellos para evitar redundancias. La extensión del área de trabajo para los modelos se delimitó haciendo un corte de la República Mexicana, sumando las capas de las entidades federativas y las regiones biogeográficas (CONABIO, 2019) en donde hay presencia potencial de *H. alleni*. A partir del área de calibración se extrajeron 10,000 puntos aleatorios de background para correr los modelos con el método de Máxima Entropía (Maxent; Phillips *et al.*, 2006). Los modelados se realizaron en los 10,000 puntos de background usando las 19 variables de WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) en todas las corridas para toda la especie y para las OTUs obtenidas. Los mejores modelos fueron elegidos por presentar un valor medio de AUC cercano a 1 y un error de omisión cercano al 10%. Finalmente, de los MNE obtenidos se hicieron pruebas de solapamiento (*D* de Shoener) de nicho para evaluar la similitud de los mismos entre

las OTUs. Para evaluar esta variable se interpretaron los resultados bajo las categorías de solapamiento de Rödder y Engler (2011): nulo o limitado (0-0.2), bajo (0.2-0.4), moderado (0.4-0.6), alto (0.6-0.8) y muy alto (0.8-1.0). El trabajo con las bases de datos de presencias, así como los análisis de los modelos se realizaron en las paqueterías ENMtools (Warren *et al.*, 2010) y ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014) de RStudio (2018).

Adicionalmente se determinó el uso de suelo y la vegetación actuales de las localidades únicas empleando la Serie VI del INEGI (2017b), para tener una referencia del estado de conservación de los puntos de presencia reportados para el taxón. Todo el procesamiento de las capas geográficas, mapas y los puntos de presencia de *H. alleni* se llevaron a cabo en ArcMap ver. 10.2 (ESRI, 2014).

## **RESULTADOS**

### *Análisis morfológico*

Se midieron 177 ejemplares de *Hodomys alleni*, de los cuales 121 fueron especímenes adultos de 36 localidades geográficas (Fig. 7, Anexo 1). De estos, 103 contaron con algunas de las medidas corporales convencionales anotadas en los rótulos. La muestra de ejemplares con medidas corporales contó con 47 registros de la subespecie *H. a. alleni*, 19 de *H. a. guerrerensis*, 4 de *H. a. vetulus* y 33 de *H. a. elatturus*. Estas medidas, al ser tomadas directamente de los rótulos, presentaban un gran porcentaje de medidas ausentes. Algunas eran cuestionables ya que diferían en órdenes de magnitud entre especímenes de tallas similares a simple vista. Estas últimas se intentaron verificar directamente en las pieles, donde en los casos en que no fue posible, fueron descartadas. Únicamente se hicieron análisis con tres de las cinco medidas convencionales: longitud total (LT), longitud de la cola vertebral (CV) y longitud de la pata (PT). Las medidas de longitud de la oreja (O) y el peso (P) no se incluyeron debido a un alto porcentaje de datos faltantes, 48.5% y 71.8%, respectivamente.

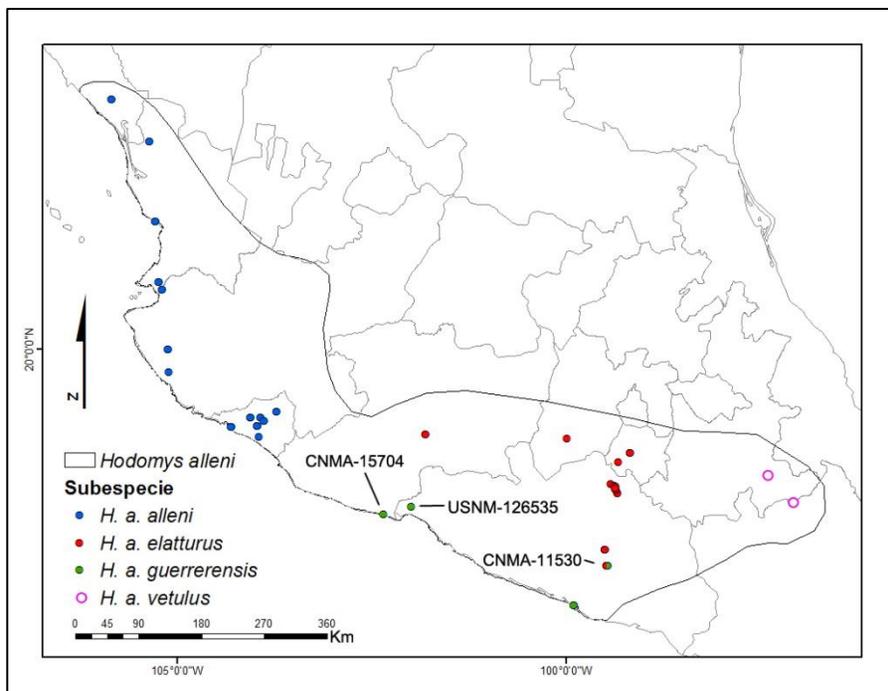


Figura 7. Mapa de localidades geográficas de los ejemplares utilizados para el análisis morfológico.

En los dos primeros componentes del análisis de variables externas, el ACP refleja el 99.76% de la varianza y se logra apreciar las diferencias en la talla de las subespecies. En el componente 1, que representa la variación en tamaño, no se perciben agrupaciones marcadamente independientes en la nube de puntos. Pese a esto, se aprecia la consistencia en la cercanía entre los puntos pertenecientes a registros de cada subespecie y la tendencia al mayor tamaño de las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis* (Fig. 8). Por su parte, el AD presenta un 72.8% de correcta asignación de los ejemplares a las subespecies con 27 registros asignados a una clasificación diferente (Cuadro 3). De igual manera no hay una marcada diferenciación entre los registros de las cuatro subespecies (Fig. 9). Sin embargo, la evidencia sugiere que el tamaño es el factor que determina las diferencias entre las subespecies, siendo que *H. a. alleni* es la de mayor tamaño seguida de *H. a. guerrerensis* y finalmente *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus* son las más pequeñas. De igual modo, en ambos análisis, consistentemente se percibe en los registros una

afinidad entre los puntos de las subespecies de mayor tamaño y entre las subespecies de menor tamaño.

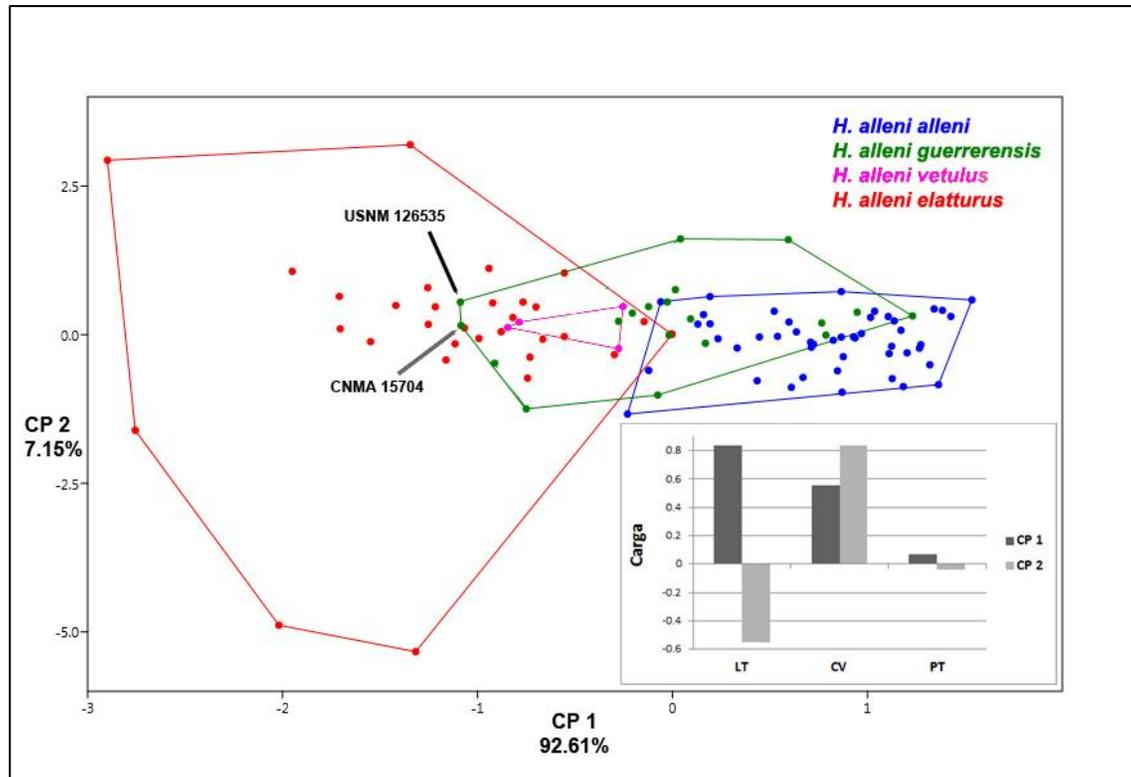


Figura 8. Análisis de componentes principales de tres medidas corporales: Longitud total (LT), Longitud de la cola vertebral (CV) y Longitud de la pata (PT). Se representa el 99.76% de la varianza con los primeros dos componentes. Adicionalmente, se observa la carga de las variables utilizadas en los dos componentes.

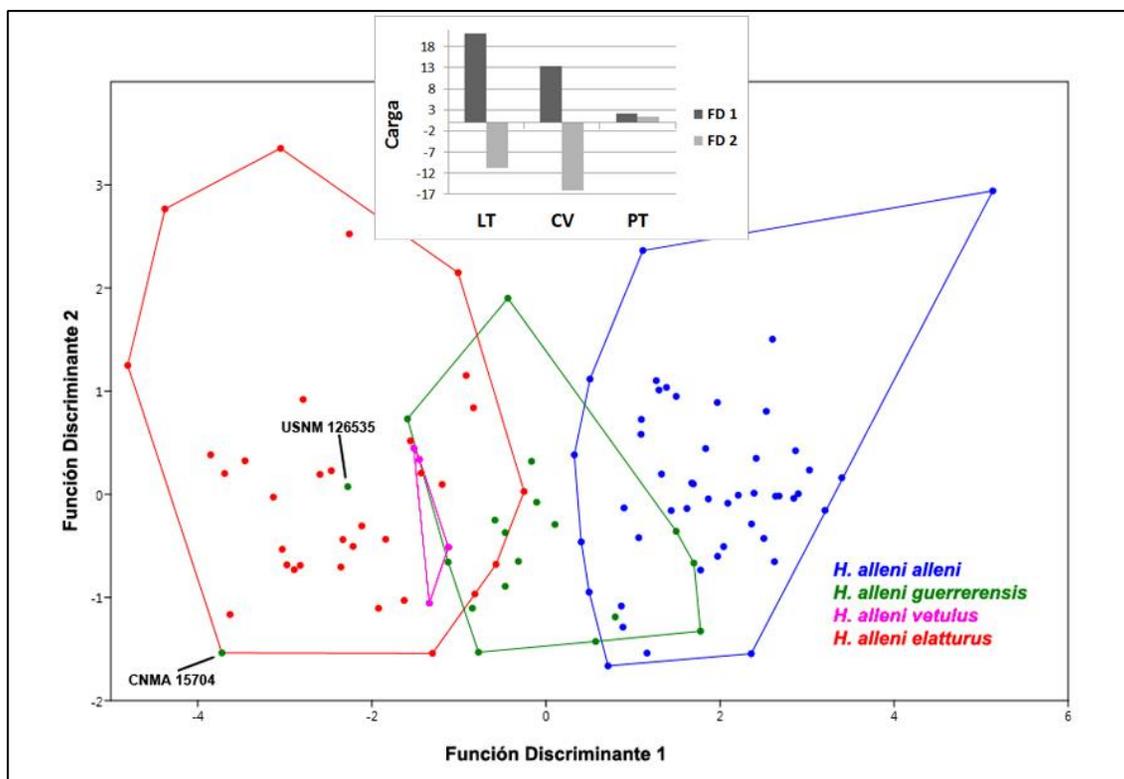


Figura 9. Análisis discriminante de tres medidas corporales: Longitud total (LT), Longitud de la cola vertebral (CV) y Longitud de la pata (PT). Se obtuvo un 72.8% de correcta asignación. Adicionalmente, se observa la carga de las variables utilizadas en los ejes de las funciones discriminantes.

Cuadro 3. Listado de los 27 registros que obtuvieron una reclasificación diferente a la otorgada originalmente en el análisis discriminante de variables corporales.

Registro	Clasificación inicial	Reclasificación
AMNH-171929	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
AMNH-172094	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-6334	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-6335	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-6336	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
USNM-91524	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
USNM-88136	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-5494	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-8914	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. guerrensis</i>
CNMA-8916	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. guerrensis</i>

CNMA-12223	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-5485	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-7917	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-8910	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-8913	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-8920	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-8925	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
USNM-126534	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
USNM-127527	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
USNM-70579	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. alleni</i>
USNM-70578	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. alleni</i>
USNM-70576	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. alleni</i>
CNMA-15704	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. elatturus</i>
TCWC-5076	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. elatturus</i>
USNM-126535	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. elatturus</i>
TCWC-5181	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. vetulus</i>
USNM-70570	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. vetulus</i>

Por otra parte, para evaluar la morfometría craneal se tomaron 29 medidas a una muestra de 115 ejemplares adultos de las cuatro subespecies reconocidas actualmente (55 de *H. a. alleni*, 19 de *H. a. guerrerensis*, 4 de *H. a. vetulus* y 37 de *H. a. elatturus*). En un primer análisis multivariado de varianza para evaluar dimorfismo sexual, no se encontraron diferencias significativas entre hembras y machos ( $p=0.216$ ), por lo que ambos sexos se trataron indistintamente en los análisis subsecuentes de los datos. De todas las variables craneales se obtuvieron los estadísticos descriptivos, donde podemos señalar que 25 de ellas cuentan con un coeficiente de variación menor al 10%.

Únicamente sobrepasaron este valor las variables de la longitud de la placa zigomática (LPZ, 11.95%), el ancho posterior de los nasales (APN, 15.87%) y, el largo y ancho del interparietal (LIP, 13.65%; AIP, 10.13%). Ante estos valores no se desestimaron variables para los análisis. En una revisión a los estadísticos de resumen de los grupos subespecíficos se encontró que en promedio la subespecie *H. alleni alleni* es constantemente aquella de tallas mayores. Seguida por la subespecie *H. a. guerrerensis*, donde en algunas variables las medias son similares. Entre las subespecies *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus* no se aprecian diferencias en las medias en la mayoría de las medidas. No

obstante, cabe recalcar que la muestra para esta última subespecie sólo fue de cuatro ejemplares (Anexo 2).

En los análisis univariados se encontraron diferencias significativas en 27 de las 29 variables. Las pruebas paramétricas determinaron que existen diferencias significativas en la longitud de la mandíbula (LOMA;  $F_{3,111}=110.7$ ,  $p<0.001$ ), la longitud de la hilera molar inferior (LHMI;  $F_{3,114}=106.1$ ,  $p<0.001$ ), la longitud palatal (LPA;  $F_{3,113}=90.8$ ,  $p<0.001$ ), el ancho interorbital (AI;  $F_{3,113}=7.51$ ,  $p<0.001$ ) y la longitud del cráneo (LON;  $F_{3,97}=82.36$ ,  $p<0.001$ ). Las 22 variables restantes presentaron diferencias (Kruskal-Wallis,  $p\leq 0.003$ ) con pruebas no paramétricas. En todos estos casos, la subespecie *H. a. alleni* presenta diferencias altamente significativas ( $p<0.001$ ) con al menos una de las otras agrupaciones subespecíficas. De igual modo, en cada caso, esta subespecie muestra diferenciación de la subespecie *H. a. elatturus*. Por el contrario, esta última sólo muestra diferencias significativas ( $p<0.05$ ) con la subespecie *H. a. vetulus* en dos variables (ancho del rostro, AR, y ancho de los primeros molares superiores, AM1M1). Las diferencias son mayormente significativas ( $p<0.001$ ) en primer lugar entre las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. elatturus*. En segundo, entre la subespecie *H. a. guerrerensis* y *H. a. elatturus*. Y finalmente entre las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis*, así como entre *H. a. alleni* y *H. a. vetulus* (Cuadro 4).

Cuadro 4. Significancia de las diferencias encontradas univariadamente entre las subespecies de *Hodomys alleni*. El (\*) anotado en las variables representa diferencias halladas por pruebas paramétricas de ANOVA y Tukey. En las comparaciones pareadas se representan a las subespecies *H. a. alleni* (ALE), *H. a. elatturus* (ELA), *H. a. guerrerensis* (GUE) y *H. a. vetulus* (VET). Los valores de significancia están representados por: \*\*\* ( $p<0.001$ ), \*\* ( $p<0.01$ ) y \* ( $p<0.05$ ).

Medida	ALE/ELA	ALE/GUE	ALE/VET	GUE/ELA	GUE/VET	ELA/VET
LPA(*)	***	***	***	***	**	
LOMA(*)	***	***	***	***	**	
LON(*)	***	***	***	***		
LHMI(*)	***	***	***	***		
AZ	***	***	***	***		

<b>LFI</b>	***	***	**	***	**	
<b>LHMS</b>	***	***	**	***	*	
<b>LCB</b>	***	***	**	***	*	
<b>LBR</b>	***	***	**	***	*	
<b>LB</b>	***	***	**	***		
<b>AM3M3</b>	***	***	*	***		
<b>ALMR</b>	***	**	**	***	*	
<b>ALMA</b>	***	**	*	***	*	
<b>LIP</b>	***	**		***	*	
<b>AM1M1</b>	***	**		***		*
<b>LN</b>	***		**	***	*	
<b>LPZ</b>	***		**	***	*	
<b>AAN</b>	**	**		***		
<b>ALC</b>	***	**	*	**	*	
<b>LBA</b>	***			**		
<b>AFO</b>	**			**		
<b>APN</b>	***	***	**			
<b>ACC</b>	***	***	*			
<b>LFO</b>	***	***				
<b>AR</b>	***	**	**		*	*
<b>ABA</b>	***	**	*			
<b>AI(*)</b>	***					
<b>***</b>	25	14	5	18	-	-
<b>**</b>	2	8	10	3	3	-
<b>*</b>	-	-	5	-	10	2
<b>Total</b>	27	22	20	21	13	2

Para los análisis multivariados, se redujo el número de variables a 15 (LHMS, LPZ, LPA, LFI, LHMI, LOMA, AZ, AR, AI, ABA, AAN, APN, AFO, ALMA y ALC), siendo las que presentaban menor correlación entre ellas y mayor aporte en pruebas exploratorias. Para esto se tomaron en cuenta los factores de carga de las variables en corridas de los ACP y AD que incluyeron las 29 variables. En el ACP se representa el 83.83% de la varianza en los primeros dos componentes. Se logran percibir dos agrupaciones de puntos, una formada por los ejemplares de las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis*, y otra por los ejemplares de las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus*. Las diferencias están dadas mayormente en el CP 1, donde la talla del primer grupo es más grande que la del segundo. En el CP 2, no se interpretan grandes diferencias en la forma (Fig. 10). El AD realizado muestra un 94.78% de correcta asignación. Existieron ocho

registros que se reclasificaron de forma diferente a la clasificación inicial. Mayormente se presenta una clasificación diferente a la determinación taxonómica entre ejemplares de las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis*, coincidiendo con una de las agrupaciones del ACP; y entre ejemplares de las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus* coincidiendo con la otra agrupación del ACP. Sólo en tres casos se dan reclasificaciones entre ejemplares de los dos grupos diferentes del ACP: el ejemplar CNMA-11530 identificado como *H. a. elatturus* se reclasifica como *H. a. guerrerensis*, y los ejemplares CNMA-15704 y USNM-126535 identificados como *H. a. guerrerensis* se reclasifican como *H. a. elatturus* (Fig. 11, Cuadro 5). Estos dos últimos ejemplares, se agrupan en todos los análisis inmersos entre los registros de ejemplares de la subespecie asignada en este análisis discriminante (Figs. 8 a 11). Al retomar las variables que presentan mayor aporte en el AD, tres de ellas son la longitud de la mandíbula (LOMA), la longitud palatal (LPA) y la longitud de la hilera molar inferior (LHMI). Como se describió anteriormente, estas variables también tuvieron diferencias significativas en pruebas paramétricas entre las subespecies. Otras variables que presentan gran aporte en el AD son el ancho zigomático (AZ), la altura de la mandíbula (ALMA), la longitud de la hilera molar superior (LHMS) y la longitud del foramen incisivo (LFI), que presentaron diferencias significativas entre subespecies en pruebas no paramétricas.

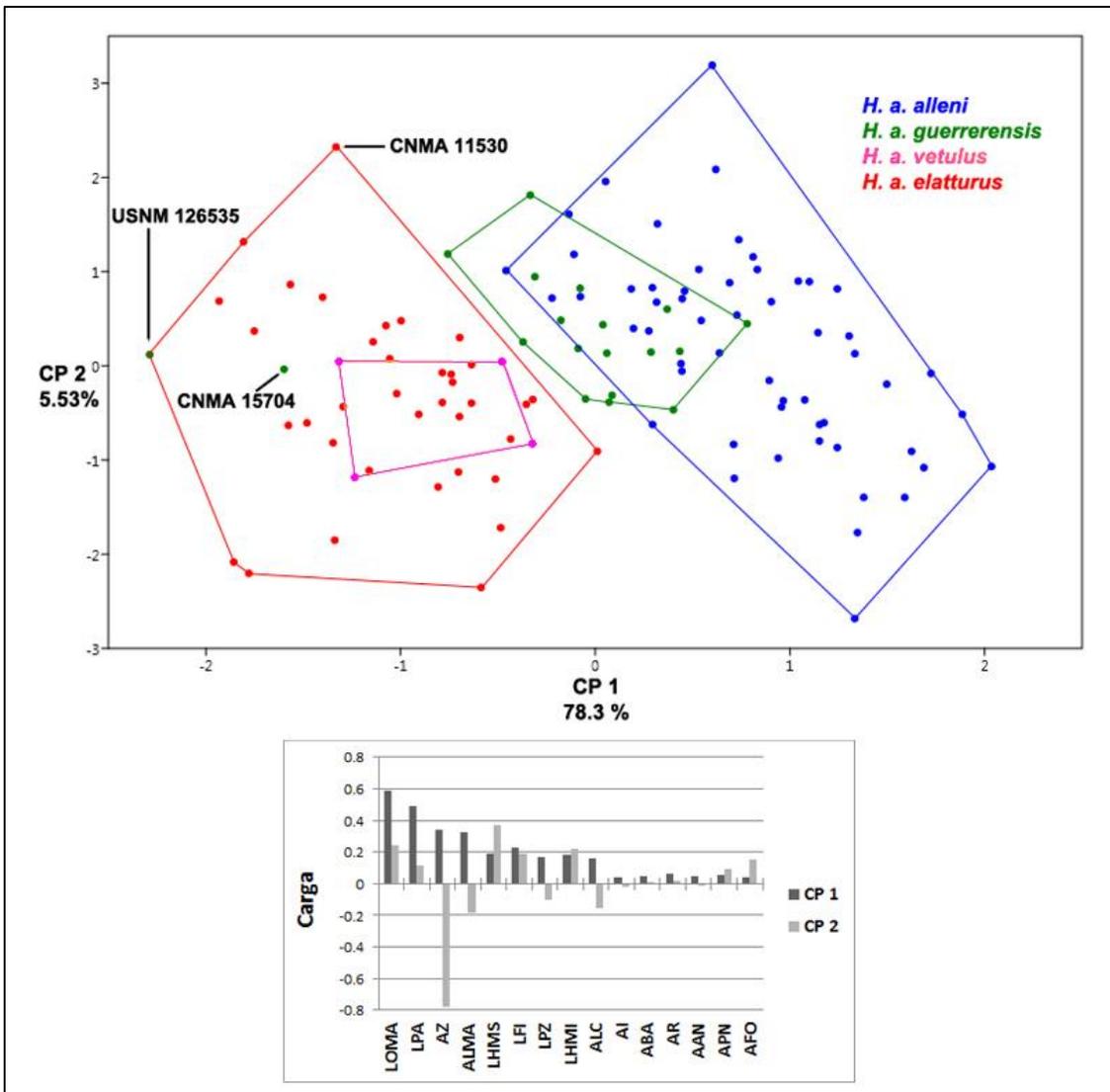


Figura 10. Análisis de componentes principales de las variables craneales. Se representa el 83.83% de la varianza en los primeros dos componentes. Adicionalmente se ilustra la carga de las 15 variables utilizadas en ambos componentes.

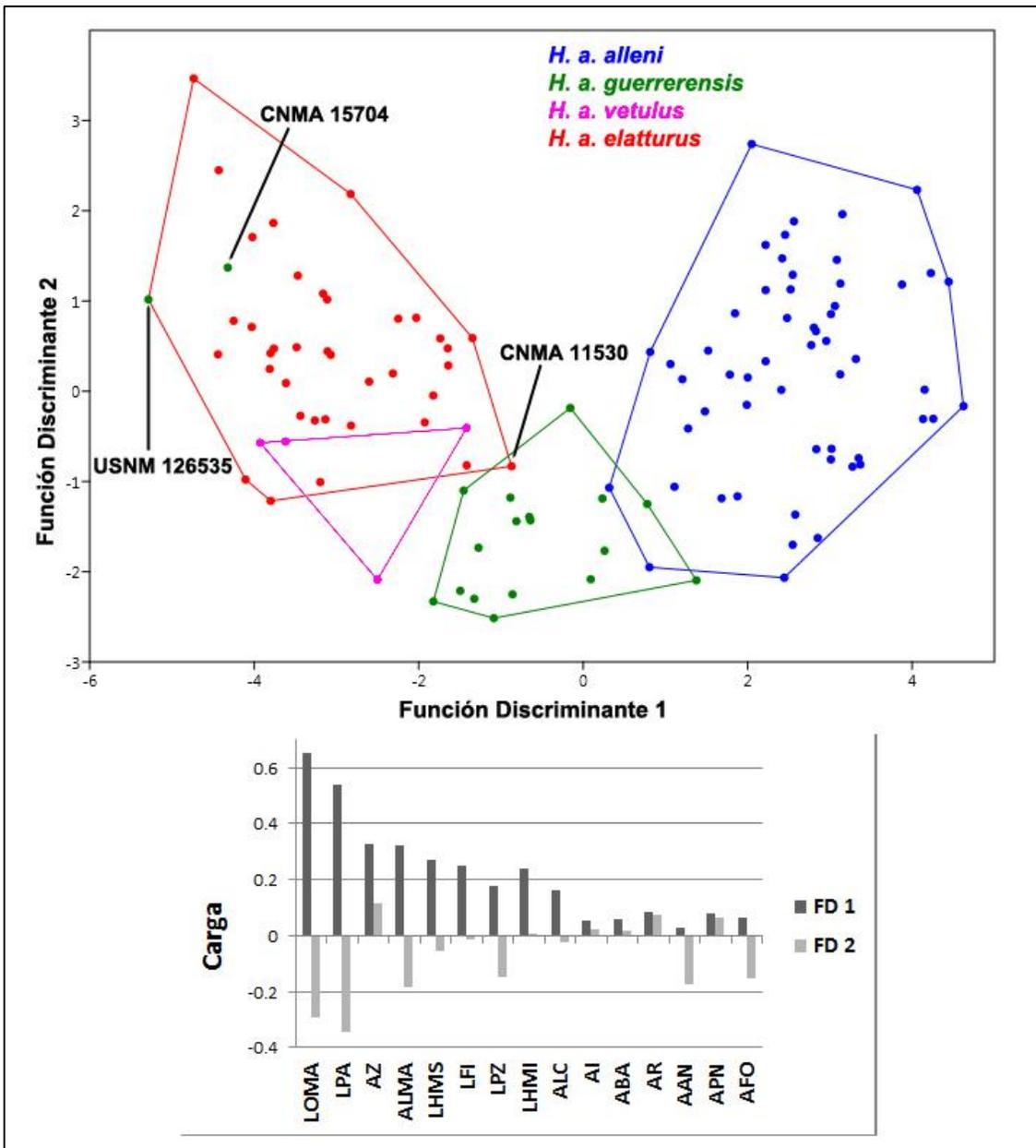


Figura 11. Análisis discriminante de 15 variables craneales. Se obtuvo un 94.78% de correcta asignación. Se señalan los ejemplares CNMA-15704, USNM-126535 y CNMA-11530, que tuvieron asignaciones diferentes a los grupos a los cuales fueron identificados. Adicionalmente, se observa la carga de las variables utilizadas en los ejes de las funciones discriminantes.

Cuadro 5. Listado de los 8 registros que obtuvieron una reclasificación diferente a la otorgada originalmente en el análisis discriminante de variables craneales.

<b>Registro</b>	<b>Clasificación inicial</b>	<b>Reclasificación</b>
AMNH-6648-8314	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrerensis</i>
AMNH-171926	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrerensis</i>
USNM-89198	<i>H. a. alleni</i>	<i>H. a. guerrerensis</i>
CNMA-11530	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. guerrerensis</i>
CNMA-12223	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-8914	<i>H. a. elatturus</i>	<i>H. a. vetulus</i>
CNMA-15704	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. elatturus</i>
USNM-126535	<i>H. a. guerrerensis</i>	<i>H. a. elatturus</i>

Adicionalmente, se revisó también la morfología externa del material consultado, donde los fenotipos de los ejemplares coinciden con la clasificación original de dos especies de Merriam (1894) y las subespecies *H. alleni guerrerensis* (Goldman, 1939) y *H. vetulus elatturus* (Osgood, 1939), salvo dos ejemplares identificados como *H. a. guerrerensis*. Dichos ejemplares presentan el fenotipo *Vetulus*, siendo CNMA-15704 y USNM-126535 (Fig. 12), quienes se agruparon en los análisis multivariados siempre entre los ejemplares que tienen dicha morfología. Según los datos craneales recabados, el morfotipo Alleni es en promedio 11.8% más grande en talla que el morfotipo Vetulus. Ante estos resultados, se realizaron análisis de varianza a los datos corporales y craneales evaluando entre los morfotipos sensu Merriam (1894) *H. alleni* y *H. vetulus*, donde las diferencias entre ellos fueron significativas en ambos tipos de variables ( $p < 0.001$ ).



Figura 12. Vista dorsal de las patas traseras y la cola de los ejemplares USNM-126535 (izquierda) y CNMA-15704 (derecha). Identificados y catalogados como *H. a. guerrerensis*, presentan el morfotipo *Vetulus* con el dorso de las patas de color claro y continuo y los pelos de la cola largos. Fueron reclasificados en el AD craneal como *H. a. elatturus* y consistentemente se agrupan con los registros de este grupo en todos los análisis morfológicos; Fotografías: Moisés López Zamora.

### *Análisis molecular*

Se obtuvieron 17 secuencias del gen COI con una longitud de 643 pares de bases. Doce de estas se generaron para *H. a. alleni*, una para *H. a. vetulus* y una para *Xenomys nelsoni*, especie hermana del género *Hodomys*. La procedencia geográfica de las muestras empleadas para el análisis corresponde a los municipios de La Huerta y Tomatlán, Jalisco, y Coquimatlán, Colima, para los ejemplares de *H. a. alleni*; y al municipio de Cosoltepec, Oaxaca, para el ejemplar de *H. a. vetulus*. De dichas muestras se obtuvieron seis haplotipos: tres para las de Colima, dos para las muestras de Jalisco y uno de Oaxaca (Cuadro 6). La biblioteca de secuencias contó un valor de  $\pi$  de 0.015 y un total de 55 sitios segregantes. La red de haplotipos muestra una relación estrecha entre las secuencias de Jalisco y Colima. Estas últimas son las que muestran la mayor diversificación. Existe una separación de 49 mutaciones entre las secuencias de Colima y la de Oaxaca (Fig. 13).

Cuadro 6. Haplotipos obtenidos de la biblioteca de secuencias generada para *H. alleni* de los estados de Colima, Jalisco y Oaxaca.

Haplotipo	Muestra (CNMA)	ssp.	Municipio
<b>Col1</b>	46569	<i>H. a. alleni</i>	Coquimatlán
	46968	<i>H. a. alleni</i>	Coquimatlán
<b>Col2</b>	46965	<i>H. a. alleni</i>	Coquimatlán
<b>Col3</b>	46568	<i>H. a. alleni</i>	Coquimatlán
<b>Jal1</b>	49217	<i>H. a. alleni</i>	La Huerta
	49215	<i>H. a. alleni</i>	La Huerta
	49218	<i>H. a. alleni</i>	Tomatlán
	49219	<i>H. a. alleni</i>	Tomatlán
	49220	<i>H. a. alleni</i>	Tomatlán
	49221	<i>H. a. alleni</i>	Tomatlán
	46969	<i>H. a. alleni</i>	La Huerta
<b>Jal2</b>	49216	<i>H. a. alleni</i>	La Huerta
<b>Oax1</b>	45236	<i>H. a. vetulus</i>	Cosoltepec

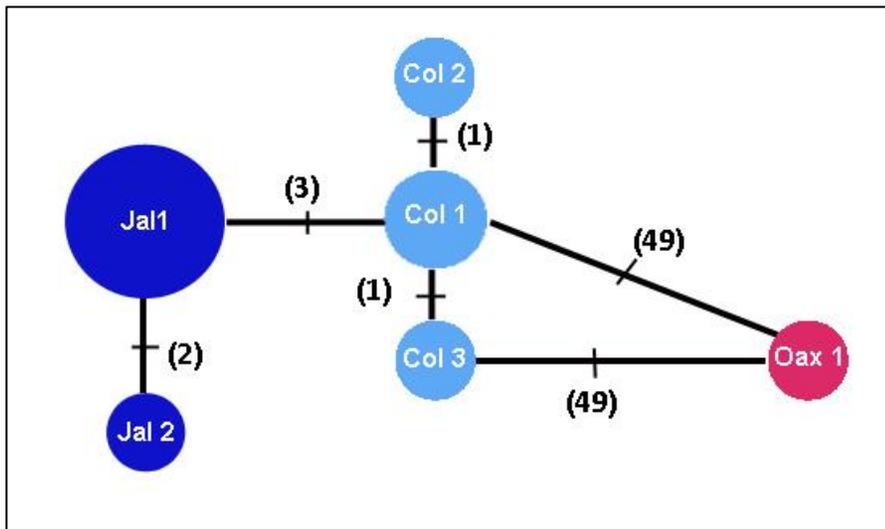


Figura 13. Red de haplotipos de las secuencias de COI obtenidas de *H. alleni*. Las mutaciones entre las secuencias se muestran con los números en paréntesis.

De forma consistente las secuencias obtenidas de *H. alleni* forman un grupo monofilético en los análisis de Máxima Parsimonia y Máxima Verosimilitud del marcador COI. Igualmente, hay congruencia entre la procedencia geográfica y los clados formados por las secuencias de la subespecie *H. a. alleni*. La secuencia del ejemplar de la subespecie *H. a. vetulus* se ubica como grupo hermano a la subespecie *H. a. alleni* dentro del clado *Hodomys*. La relación de este clado principal con los grupos externos coincide con la relación descrita anteriormente por Edwards y Bradley (2002). Se puede apreciar dicho patrón en la prueba de MP (Fig. 14). En el árbol encontrado se muestra una topología resuelta para todas las secuencias utilizadas, formando grupos monofiléticos con buen soporte (bootstrap  $\geq 85$ ).

Para proceder con la prueba de ML, el mejor modelo de sustitución para el conjunto de secuencias obtenido fue General Time Reversible incorporando sitios invariables (GTR+I). Por su parte, esta prueba muestra clados bien soportados (bootstrap  $\geq 94$ ) entre las subespecies y los grupos externos (Fig. 15). Particularmente, se presenta un notable distanciamiento entre la secuencia de *H. a. vetulus* y el clado de *H. a. alleni*. La estimación de las distancias genéticas entre las secuencias de dicho análisis muestra 0.05% entre miembros de un mismo clado, hasta 18.1% comparando el grupo interno con los grupos externos (Cuadro 7). La distancia genética entre las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. alleni* es 24 veces mayor que la distancia entre secuencias de *H. a. alleni* (8.45% contra 0.35%). La distancia entre estas subespecies representa la mitad de la distancia entre el grupo *Hodomys* y el grupo externo *Xenomys nelsoni*, 16.88%.

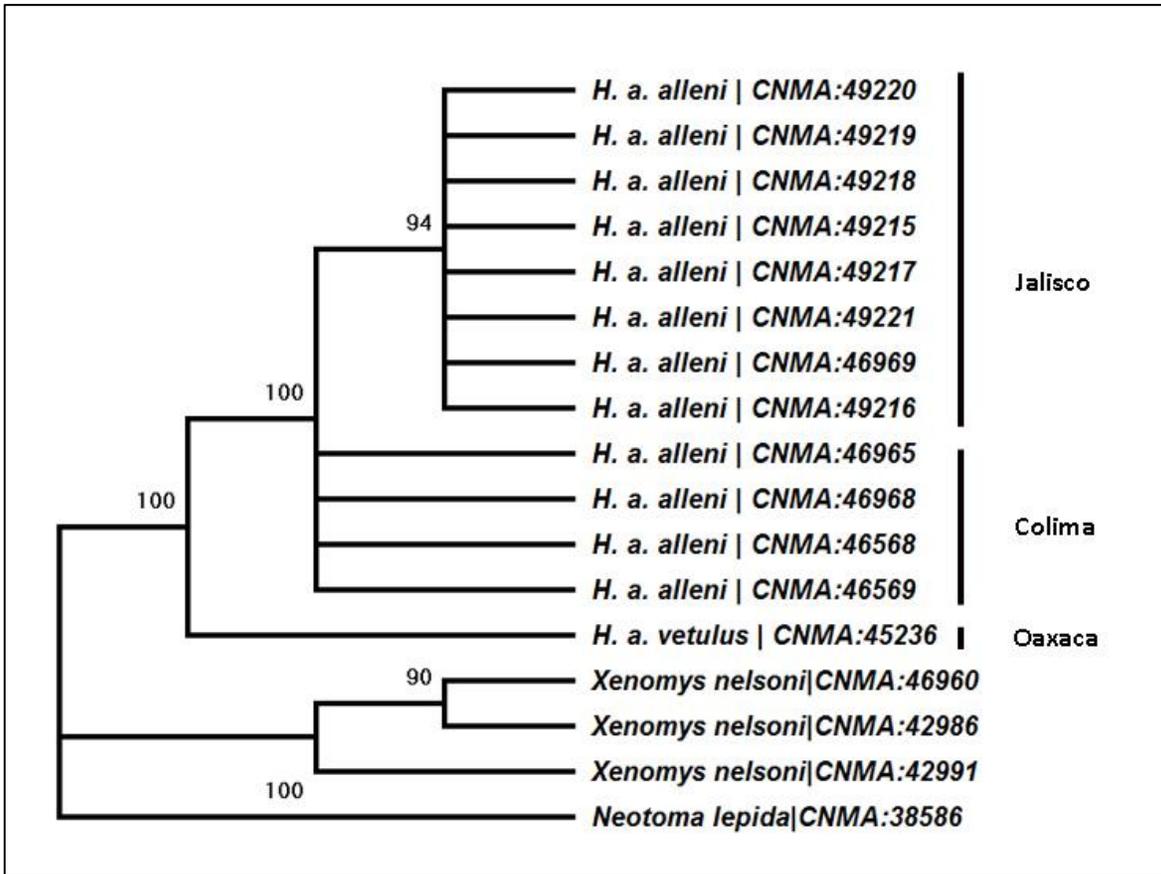


Figura 14. Hipótesis filogenética de Máxima Parsimonia. Árbol consenso de los 10 árboles más parsimoniosos obtenidos demarcador COI de 17 ejemplares de *H. alleni*. Se muestra en cada nodo los valores de soporte de Bootstrap (1000 réplicas), los nodos con valores menores al 50% fueron colapsados.

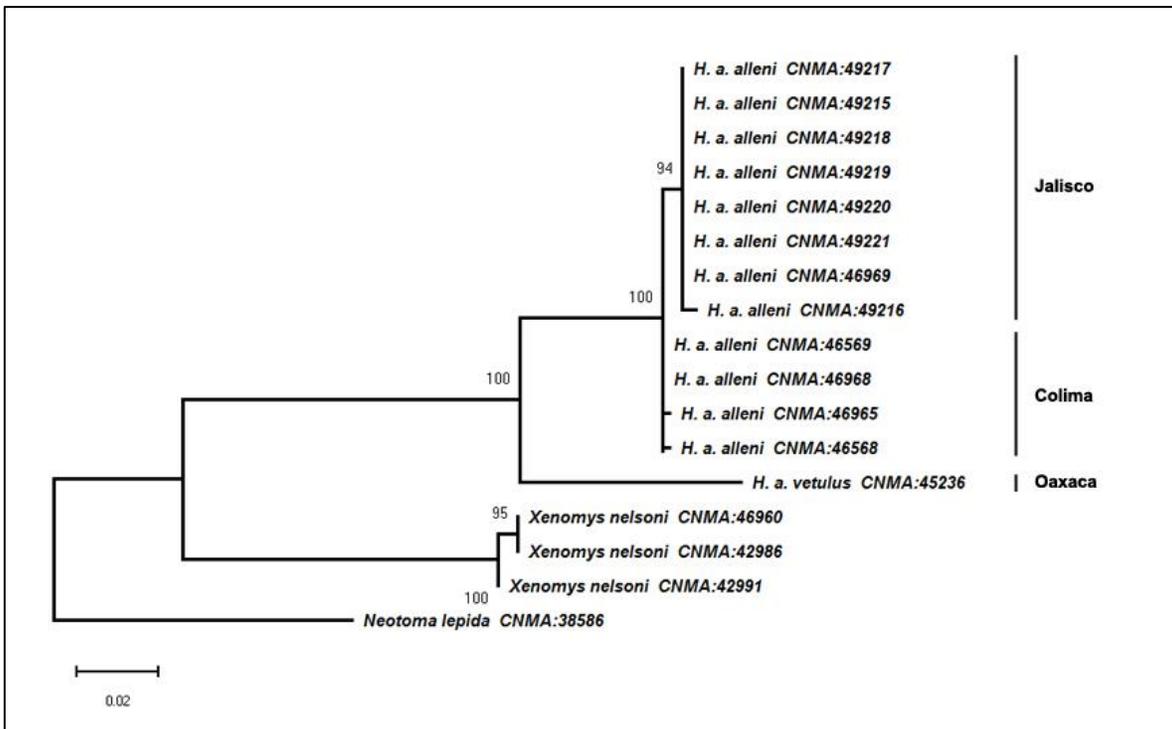


Figura 15. Árbol de Máxima Verosimilitud de secuencias del gen COI de ejemplares de *H. alleni*. Se utilizó el modelo GTR+I de sustitución nucleotídica. En los nodos se encuentran los valores de soporte de Bootstrap (1000 réplicas). La escala refleja el número de sustituciones por sitio.

Cuadro 7. Distancias genéticas (%) entre grupos de secuencias obtenidas por el modelo de sustitución de 2 parámetros de Kimura (1980) entre secuencias del marcador COI. \*Ejemplares de Jalisco, \*\*ejemplares de Colima.

Grupos	<i>H. a. alleni</i> *	<i>H. a. alleni</i> **	<i>H. a. alleni</i>	<i>Hodomys</i>
<i>H. a. alleni</i> *	<b>0.077</b>			
<i>H. a. alleni</i> **	<b>0.611</b>	<b>0.052</b>		
<i>H. a. alleni</i>			<b>0.355</b>	
<i>H. a. vetulus</i>			<b>8.456</b>	
<i>Xenomys nelsoni</i>				<b>16.879</b>
<i>Neotoma lepida</i>				<b>18.099</b>

En ambos métodos de reconstrucción las secuencias de la subespecie *H. a. alleni* forman un grupo monofilético. Dentro de este, las muestras que corresponden al estado de Jalisco igualmente

forman un clado. Mientras que aquellas que corresponden al estado de Colima resultan incluidas dentro de este clado más inclusivo con una topología no resuelta debido al mínimo número de diferencias encontradas entre sus secuencias. Este resultado tiene concordancia con las distancias genéticas que se presentan dentro y entre dichos grupos, así como los valores de soporte de bootstrap en los nodos que intervienen en las relaciones de los mismos.

En la prueba de Mantel se observa que las muestras presentan una correlación positiva entre las distancias genéticas y geográficas. Sin embargo, lo que cabe recalcar es que hay un número de muestras bajo, perteneciente a pocas localidades que no refleja una continuidad en el espacio geográfico (Fig. 16).

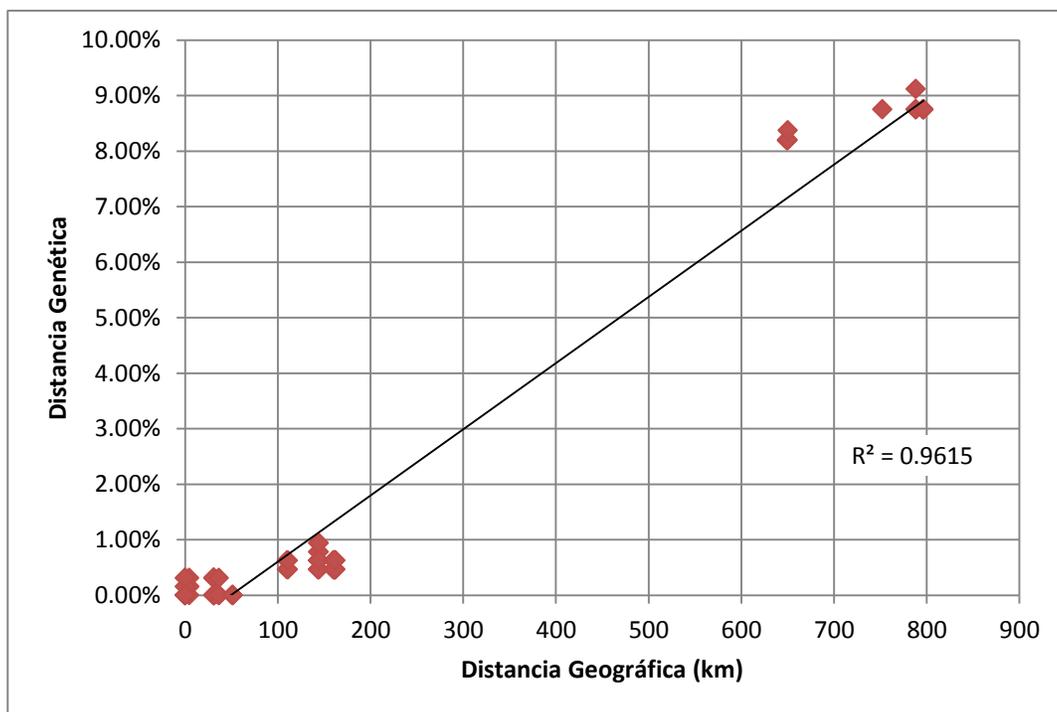


Figura 16. Prueba pareada de Mantel entre distancias geográficas y genéticas de las secuencias de COI de *H. alleni*. Se muestra una correlación positiva entre las distancias. Igualmente existe una falta de representación en muestras en el intervalo de 200 a 600 km.

### Análisis ambiental

Con base en los resultados obtenidos en los análisis morfológico y molecular se decidió utilizar tres OTUs. Una corresponde al género *Hodomys* en toda su distribución. Otra a todas las poblaciones de la costa del Océano Pacífico, al no contar con pruebas fehacientes para discriminar entre las del norte y sur de la desembocadura del río Balsas. Y una tercera a las poblaciones de la cuenca del Río Balsas en el centro del país. Siguiendo esta clasificación, la primera OTU incluye a toda la especie *H. alleni*, la segunda a las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrenderensis*, y la tercera a las subespecies *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus*. Para estos análisis, los registros de los ejemplares CNMA-15704 y USNM-126535 originalmente catalogados como *H. a. guerrenderensis*, fueron incluidos dentro de la OTU del Balsas conforme a los resultados obtenidos en los análisis morfológicos. Los conjuntos de datos se agruparon de acuerdo a esta disociación, siendo que las bases de datos filtradas contaron con 67 registros para la OTU *Hodomys*, 48 para la del Pacífico y 19 para la del Balsas (Cuadro 8, Fig. 17). La elección del mejor modelo para cada OTU en ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014) fue LQH para *Hodomys* y Balsas, y L para Pacífico, todas con un factor de multiplicación de 1.

Cuadro 8. Unidades Taxonómicas Operacionales (OTUs) incorporadas en los modelados de nicho ecológico.

OTU	Subespecies	n original	n afinada	Modelo	meanAUC	varOR10
<b>Hodomys</b>	Toda la especie	83	67	LQH1	0.8328	0.0715
<b>Pacífico</b>	<i>H. a. alleni</i>	60	48	L1	0.9205	0.0744
	<i>H. a. guerrenderensis</i>					
<b>Balsas</b>	<i>H. a. elatturus</i>	23	19	LQH1	0.8495	0.0558
	<i>H. a. vetulus</i>					

Los modelos finales a los que les fueron aplicados los ajustes óptimos muestran una asociación importante con la distribución geográfica de las selvas secas en el centro de México. Respecto a las variables climáticas, la temperatura mínima del mes más frío (bio6), la precipitación del trimestre más cálido (bio18), la precipitación del mes más seco (bio14) y la temperatura

estacional (bio4), fueron las que tuvieron mayor contribución en los tres diferentes modelos (>71%). Las proyecciones para las condiciones climáticas actuales muestran diferencias cualitativas entre las OTUs en el espacio geográfico (Fig. 18). Particularmente, entre las OTUs del Pacífico y del Balsas se presentan diferencias altitudinales. La prueba de solapamiento de nicho entre estas dos OTUs arrojó un valor de  $D=0.37$  sugiriendo bajo solapamiento.

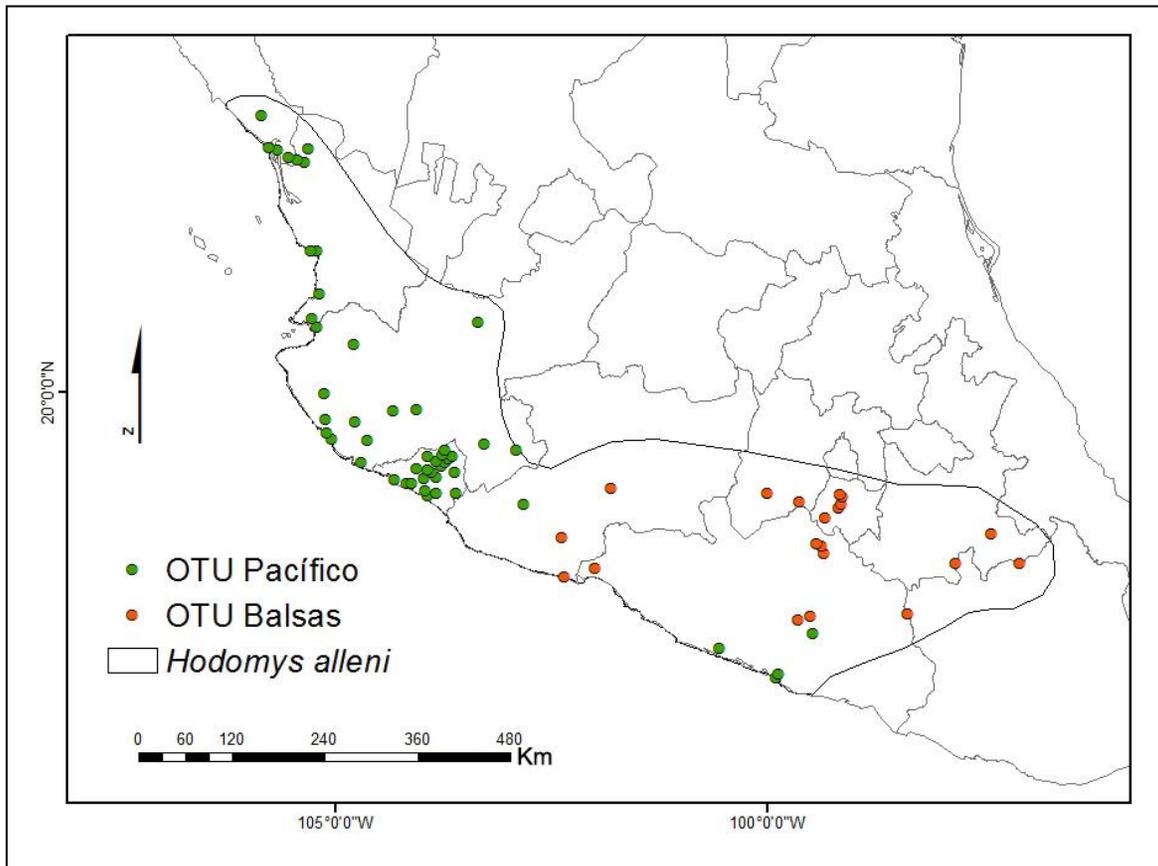


Figura 17. Mapa de presencias utilizadas para los modelados de nicho ecológico. Las bases de datos contaron con 67 registros para la OTU *Hodomys*, 48 para la OTU del Pacífico y 19 para la OTU del Balsas.

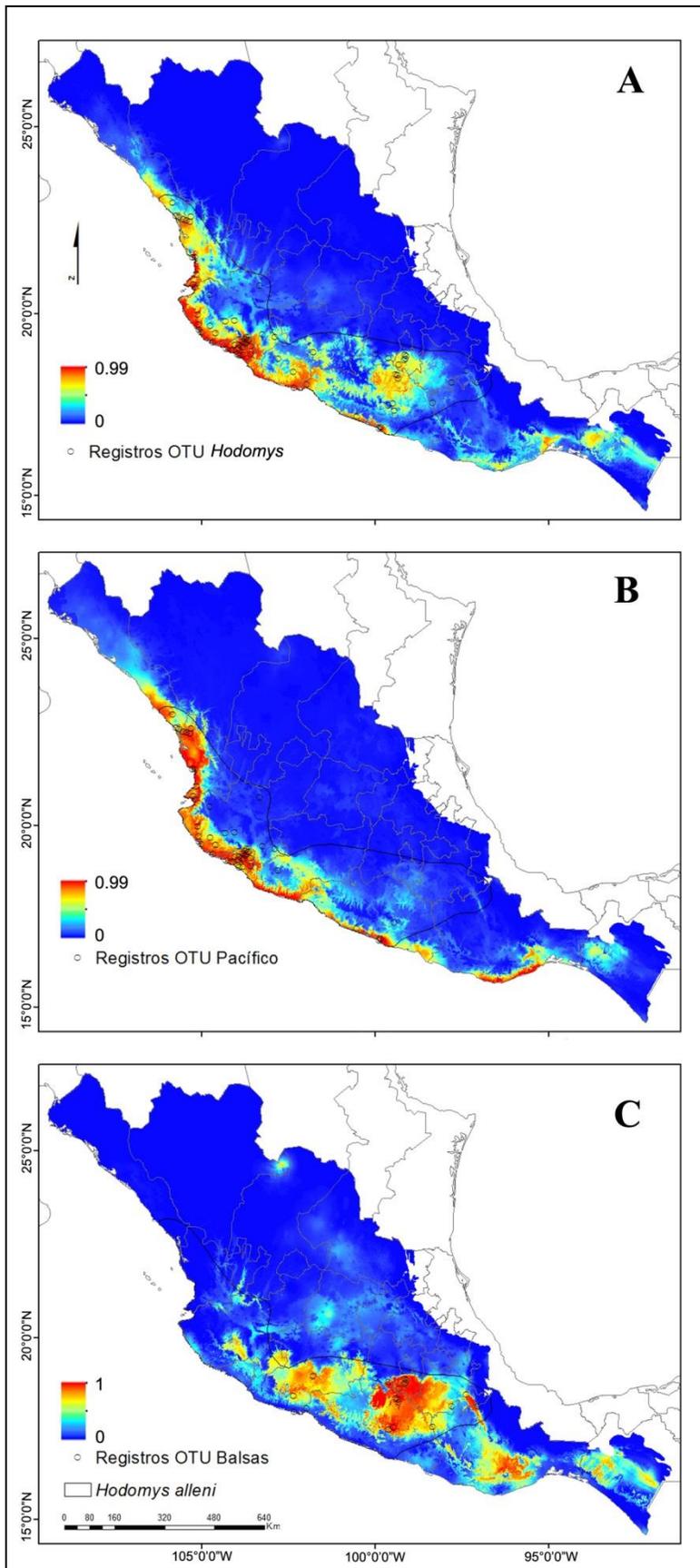


Figura 18. Modelos de distribución potencial mostrando las diferencias ambientales entre las tres diferentes OTUs obtenidas de los análisis morfológico y molecular: A) *Hodomys*, B) Pacifico y C) Balsas. La porción en colores corresponde al área *m* donde se corrieron los modelados. Las probabilidades de ocurrencia se muestran en gradación del rojo (alta) al azul (baja).

Finalmente, para establecer el estado de conservación de los registros de presencia de esta rata de monte, se utilizó la base de datos de los registros únicos sin filtrar. De los 83 registros que se obtuvieron, 60 para la OTU del Pacífico y 23 para la OTU del Balsas, se extrajeron los tipos de uso de suelo y vegetación reportados por el INEGI (2017b). Se observó que actualmente el 61% (51) tienen un uso de suelo con cambios por actividades antropogénicas, donde el 24% (20) es suelo urbano construido, 19% (16) suelos agrícolas de riego y el 15% (13) suelos agrícolas de temporal. Únicamente el 39% (32) de los registros se ubican actualmente en suelos con vegetación nativa, donde el 29% (24) se encuentra en selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, los tipos de vegetación que se sabe prefiere *H. alleni*. El 10% restante se encuentra distribuido en bosques de encino, de pino, pastizales naturales, y vegetación de manglar (Figura 19).

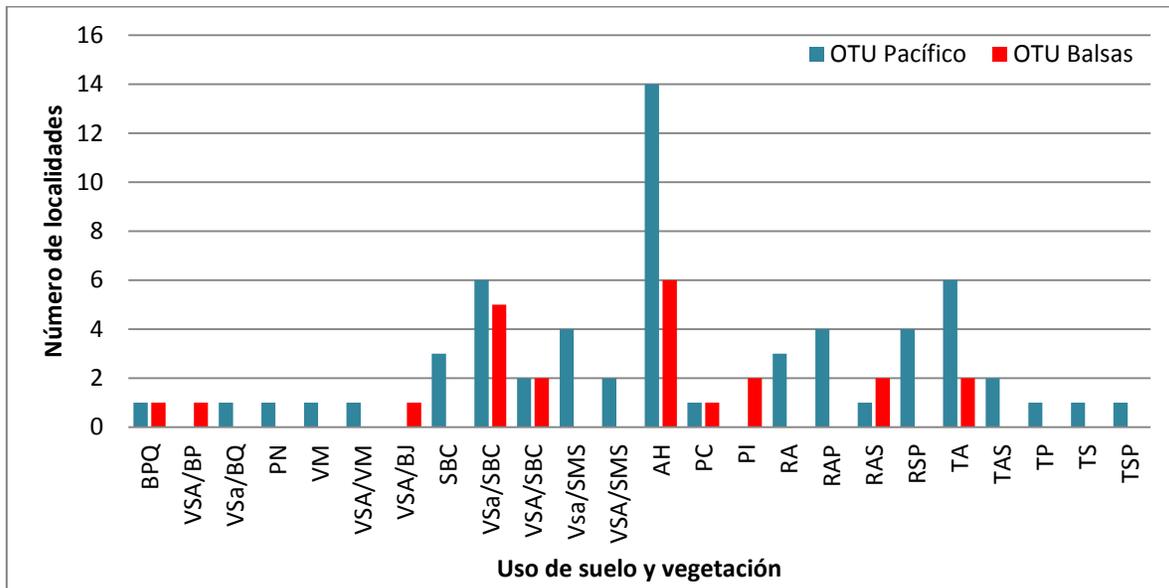


Figura 19. Uso de suelo y vegetación actual de las localidades de presencia registradas para *Hodomys alleni*. Las abreviaturas corresponden a Bosque de pino-encino (BPQ), Vegetación secundaria arbórea de bosque de pino (VSA/BP), Vegetación secundaria arbustiva de bosque de encino (VSa/BQ), Pastizal natural (PN), Manglar (VM), Vegetación secundaria arbórea de manglar (VSA/VM), Vegetación secundaria arbórea de bosque de táscate (VSA/BJ), Selva baja caducifolia (SBC), Vegetación secundaria arbustiva de selva mediana

subcaducifolia (VSa/SBC), Vegetación secundaria arbórea de selva baja caducifolia (VSA/SBC), Vegetación secundaria arbustiva de selva mediana subcaducifolia (Vsa/SMS), vegetación secundaria arbórea de selva mediana subcaducifolia (VSA/SMS), Urbano construido (AH), Pastizal cultivado (PC), Pastizal inducido (PI), Agricultura de riego anual (RA), Agricultura de riego anual y permanente (RAP), Agricultura de riego anual y semipermanente (RAS), Agricultura de riego semipermanente y permanente (RSP), Agricultura de temporal anual (TA), Agricultura de temporal anual y semipermanente (TAS), Agricultura de temporal permanente (TP), Agricultura de temporal semipermanente (TS) y Agricultura de temporal semipermanente y permanente (TSP), de la Serie VI del INEGI (2017b).

## DISCUSIÓN

En los resultados obtenidos se puede apreciar una consistente diferencia entre ciertas subespecies de *Hodomys alleni*. De manera particular es más notoria entre aquellas que se distribuyen en la costa del Pacífico (*H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis*) y las que se localizan en la cuenca del río Balsas (*H. a. vetulus* y *H. a. elatturus*), mismas que se emplearon para la asignación de las OTUs. Para corroborar lo dicho, podemos comenzar en los análisis morfológicos donde un resultado que se observa marcadamente es la diferencia en la talla descrita por Merriam (1894) en los análisis univariados y multivariados. La subespecie *H. a. alleni* es la de mayor tamaño, por poco seguida de *H. a. guerrerensis*, y finalmente *H. a. vetulus* junto con *H. a. elatturus* son las más pequeñas sin diferenciación aparente entre ellas. Este ordenamiento se obtuvo de manera constante tanto al analizar las medidas somáticas como las craneales. De igual modo, el análisis cualitativo de la morfología de los ejemplares revisados, apoya el concepto de las dos OTUs, Pacífico y Balsas, con caracteres externos diferentes.

Los análisis de las medidas corporales presentan mayor variación atribuible al origen de estas. Una posible explicación a este comportamiento es que las medidas fueron tomadas por diferentes colectores y se registraron de los rótulos de los ejemplares. Durante la captura de datos fue posible notar que algunas anotaciones no correspondían a las posibles medidas reales de los ejemplares, habiendo casos en que se descartaban los registros. No obstante, los registros logran

mostrar las diferencias descritas. En el ACP se observa una dispersión en el CP2, que no necesariamente representa diferencias en forma, ya que además de la magnitud de la dispersión todas las medidas corresponden a longitudes. A pesar de que los registros no muestren una clara diferenciación en el gráfico (Fig. 8), los puntos pertenecientes a las diferentes subespecies se mantienen cercanos entre ellos. Esto se puede apreciar en las dos pruebas multivariadas efectuadas para estas variables. En el AD se observa el mismo patrón en la dispersión de los registros. Sin embargo, en esta prueba es importante notar la reclasificación de los registros. El 67% de los registros que se reclasifican a una subespecie diferente a la originalmente asignada pertenecen a la misma OTU. Mientras que sólo un 33%, es decir nueve registros, son reclasificados en una OTU diferente y sólo es entre las subespecies *H. a. guerrerensis*, *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus*.

Las medidas craneales muestran la diferenciación con mayor detalle que las medidas corporales, lo cual también es atribuible a la variación de los datos. Las mediciones fueron hechas por el autor, y los coeficientes de variación fueron menores al 16%. Por esta razón se consideró conveniente explorar en cada una de ellas si existen diferencias significativas entre las subespecies de *H. alleni*. Reiteradamente en 27 variables, la subespecie *H. a. alleni*, siendo la de mayor tamaño, presentó diferencias altamente significativas con al menos una de las demás subespecies. La cantidad de diferencias encontradas fueron similares entre los demás pares de subespecies, menos entre *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus*. Entre estas dos últimas sólo hubo diferencias en los anchos del rostro (AR) y a nivel de los primeros molares superiores (AM1M1). De igual manera, podemos observar en la mayoría de las variables, que la segunda subespecie de mayor tamaño es *H. a. guerrerensis*, mientras que las de menor talla son *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus* sin diferencias aparentes. Las variables revisadas nos muestran diferenciación significativa entre las subespecies *H. a. alleni*, *H. a. guerrerensis* y *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus* como conjunto. Lo anterior se puede cotejar al examinar multivariadamente los datos.

En los análisis multivariados, los puntos en los gráficos del ACP y el AD no se encuentran tan dispersos como en las pruebas de las variables corporales. Los polígonos formados por las

diferentes agrupaciones, salvo las subespecies *H. a. elatturus* y *H. a. vetulus*, son distinguibles a lo largo del CP 1 y la Función Discriminante 1, respectivamente. Para el caso de la Función Discriminante 1, se encontró que el aporte de ciertas variables fue mayor, determinando así la diferenciación entre los grupos. Con base en la carga de las variables utilizadas en el AD y las diferencias significativas encontradas univariadamente, podemos decir que la diferenciación morfológica craneal entre los grupos subespecíficos se está dando en esta región bucal (LPA, LFI, LHMS, LHMI, LOMA y ALMA). Tal es el caso que entre los polígonos de las subespecies en el ACP y el AD se llega a diferenciar entre OTUs, con excepción de dos registros particulares que se comentarán más adelante. Como se mencionó recién, los análisis multivariados de las medidas corporales no mostraron la resolución suficiente para diferenciar claramente los límites entre las subespecies o las OTUs en los valores de los componentes, a pesar de las tendencias apreciables. Ante esta situación, no se percibió el comportamiento de algunos registros que resultaron cercanos a otros de distintas subespecies. En particular, es el caso de los ejemplares USNM-126535 y CNMA-15704 que pertenecen a la subespecie *H. a. guerrerensis*. Estos registros constantemente se agruparon con aquellos de la subespecie *H. a. elatturus* en todas las pruebas (Fig. 8-11). Igualmente fueron reclasificados a dicha subespecie en los ADs de ambos tipos de variables. Sumado a ello, en la revisión morfológica de estos ejemplares (Fig. 12) se pudieron observar los caracteres en las patas y en la cola descritos para *H. vetulus* (Merriam, 1984). Con toda esta evidencia, se puede tener la certeza de que estos dos ejemplares no pertenecen al taxón al que fueron asignados. Si bien sus localidades de colecta caen en la distribución de la subespecie *H. a. guerrerensis* (Genoways y Birney, 1974; Hall, 1981), su morfología indica que pertenecen a *H. a. elatturus*. Una explicación para esto es que se encuentran en la región de la desembocadura del río Balsas entre los estados de Michoacán y Guerrero (Fig. 7). Por lo que al pertenecer a la cuenca del río, la distribución de la subespecie *H. a. elatturus*, se extiende a todo lo largo de ella hasta la costa. Ante esta situación, en esta región existe simpatría entre las subespecies *H. a. alleni*, *H. a. guerrerensis* y *H. a. elatturus*, por tanto, entre las OTUs Pacífico y Balsas.

Los casos anteriores pertenecen a dos de los tres registros que en el AD de las variables craneales fueron reclasificados a OTUs diferentes a las originalmente asignadas. El tercer caso es el del ejemplar CNMA-11530 que fue identificado como *H. a. elatturus* en el municipio de Chilpancingo, Guerrero. En este caso, los análisis a la morfología del cráneo indican que potencialmente se trata de un ejemplar de la subespecie *H. a. guerrerensis* (Fig. 10 y 11). Asimismo, su localidad de colecta se encuentra a pocos kilómetros del poblado de Acahuizotla, en el mismo municipio, donde se encuentra una serie importante de la subespecie *H. a. guerrerensis*. Desafortunadamente, la preservación del ejemplar es sólo cráneo y no cuenta con la piel depositada en colección, por lo que no es posible corroborar la identidad con la morfología externa.

Es poco probable que las diferencias en la talla de las subespecies estén dadas por variación geográfica de la especie. Únicamente entre las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis* se puede apreciar una diferenciación atribuible a variación de origen geográfico. Ya que estas subespecies muestran cierta diferenciación en los análisis multivariados, en particular en el AD craneal. Sin embargo, los caracteres de la morfología externa indican semejanza. Dado esto, podemos desestimar la postura general de Kelson (1952), ya que las diferencias en tamaño observadas están siempre acompañadas de los caracteres externos en el pelaje de las patas y la cola, los morfotipos Alleni y Vetulus, particulares de cada OTU. Aunado a ello, el patrón geográfico de la presencia de los diferentes caracteres se da claramente en ejemplares correspondientes a una u otra OTU.

Por su parte, el análisis genético de las subespecies muestreadas mostró resultados congruentes con la morfología. En este caso se obtuvieron las mismas relaciones entre las muestras de *H. alleni* utilizadas para los análisis en pruebas de Máxima Parsimonia y Máxima Verosimilitud. Las muestras se agruparon por su procedencia geográfica donde la falta de resolución es en las terminales, formando grupos politómicos en MP o al menos reflejando los diferentes haplotipos en MV (Fig. 14 y 15). Únicamente fue posible emplear muestras que contaban con tejido fresco para estos análisis, donde a pesar de la poca representación, se observa una divergencia considerable

entre la muestra de *H. a. vetulus* (Oaxaca) respecto a los ejemplares de *H. a. alleni*. Este último grupo siempre resulta monofilético y la secuencia de Oaxaca aparece como grupo hermano a este clado, donde los valores de soporte de bootstrap son siempre de 100 en este nodo. Sin embargo, no es posible asegurar si esta topología responde totalmente a la distancia geográfica por el número de muestras y su procedencia geográfica. Existe un vacío en el muestreo ante la imposibilidad de incorporar a *H. a. guerrensis* y a *H. a. elatturus*. Para visualizar lo anterior, se realizó una prueba de Mantel donde se obtiene una correlación positiva entre distancias geográficas y genéticas, y observamos la ausencia de muestras de la distribución intermedia. Dados los datos, es lógico asumir esta correlación, pero sólo al contar con estas muestras intermedias se podrá determinar si las distancias genéticas responden a la geografía o resultan de un distanciamiento filogenético. Igualmente, al contar con representación de todas las subespecies, se podrá determinar la relación filogenética entre todas ellas, en particular para mostrar el grado de diferenciación entre las poblaciones de la OTU del Pacífico (*H. a. alleni* y *H. a. guerrensis*).

Los valores de distancias genéticas (DG) se pueden analizar desde otro punto de vista para aportar una mayor resolución en la divergencia mencionada. Las secuencias al interior del clado de la subespecie *H. a. alleni* tienen una distancia promedio menor al 1% (DG=0.36%) entre ellas. Esta situación puede darse gracias a que son geográficamente poco distantes, tomando en cuenta la amplia distribución de *H. a. alleni*. Aun así existen cinco haplotipos dentro de este clado, tres para Colima (DG=0.05%) y dos para Jalisco (DG=0.07%), un indicio de que la diversidad genética del mismo es considerable. La DG de este grupo respecto a la secuencia de *H. a. vetulus* fue de 8.45%, notablemente mayor que al interior de *H. a. alleni*. Esta distancia promedio es comparable a la reportada entre un complejo de especies de ratas dentro de un neotómino, *Nelsonia goldmani* (6.9%; León-Tapia y Cervantes, 2021), entre dos especies de tlacuaches del género *Didelphis* (8.55%; Cervantes *et al.*, 2011), y a las distancias presentadas entre diversas especies de murciélagos americanos (7.8%; Clare *et al.*, 2007) utilizando el marcador COI en todos los casos. En este contexto, el uso del marcador COI bajo la iniciativa del Código de Barras de la Vida señala que en

cualquier especie en que se presente una divergencia en dos o más grupos con soportes de bootstrap altos, y que presenten además una divergencia genética de más del 2% entre sus secuencias, se puede hablar de un complejo de especies para dichos casos (Hebert *et al.*, 2003a; 2003b; 2004; Francis *et al.*, 2010; Clare *et al.*, 2011; Cervantes *et al.*, 2011). Por lo tanto, las secuencias de *H. a. alleni* y de *H. a. vetulus* estarían representando dos linajes independientes. Con este resultado, complementando con la evidencia morfológica, existe la posibilidad de que las poblaciones de la cuenca del río Balsas constituyan una línea evolutiva distinta de las poblaciones de la costa del Pacífico. Lamentablemente este trabajo no cuenta con el suficiente número de muestras para comprobar dicha afirmación. No obstante, podemos inferir que las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus* son una sola entidad taxonómica, basándonos en la similitud de su morfología. De igual modo, existiría una estrecha relación genética entre las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrensis* pendiente por poner a prueba, ya que los análisis univariados de la morfología muestran algunas diferencias significativas entre ellas. Eventualmente, trabajos posteriores, podrían esclarecer las incógnitas de estas hipótesis utilizando otros análisis y más muestras.

Las consistencias en los resultados de las pruebas morfológicas y genéticas sentaron los criterios para establecer las OTUs del Pacífico y del Balsas. Al realizar los modelados de nicho ecológico de estas unidades resultan con diferencias. Evidencia de esto es que las distribuciones potenciales presentan poco solapamiento entre OTUs en la prueba de similitud ( $D=0.37$ ). Esto nos muestra que las poblaciones de las ratas que pertenecen a las diferentes OTUs tienen preferencias particulares por las regiones donde habitan, entendiendo que pueden existir límites ambientales entre ellas. Lo anterior responde a las variables climáticas de la temperatura mínima del mes más frío (bio6), la precipitación del trimestre más cálido (bio18), la precipitación del mes más seco (bio14) y la temperatura estacional (bio4). A pesar de que el tipo de vegetación nativa sea la selva baja caducifolia, las condiciones climáticas son diferentes para las OTUs en lo particular. Igualmente esta variación climática respeta demarcaciones con las barreras geográficas de las Sierras Madre Occidental y del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana hasta sus límites con la

Sierra Madre Oriental, presentes en la distribución geográfica estudiada que limitarían la dispersión de *H. alleni*. Claramente se observa cómo los registros de la OTU del Pacífico muestran distribución potencial a lo largo de toda la costa y la región baja de la desembocadura del río Balsas entre los estados de Michoacán y Guerrero. No obstante, presenta registros ambientalmente atípicos en Guadalajara, Jalisco, y Acahuizotla, Guerrero, con probabilidades bajas. Estas podrían deberse al número de registros utilizados y a los muestreos en esas zonas, sesgando las probabilidades hacia las regiones mejor representadas. Por su parte, la OTU del Balsas sólo presenta distribución en la cuenca de este río, con mayores probabilidades en las regiones del Medio y Bajo Balsas, así como en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, en Puebla y Oaxaca. Igualmente, esta OTU presenta registros atípicos, siendo estos los de los ejemplares CNMA-15704 y USNM-126535 en los estados de Michoacán y Guerrero. Como se discutió anteriormente, estos se encuentran en la región de la costa en la desembocadura del río y estarían en potencial simpatria con la OTU del Pacífico. Finalmente podemos apreciar congruencia entre los resultados morfológicos, genéticos y ambientales para las diferencias entre las OTUs. Lo cual, reafirma la hipótesis de la presencia de al menos dos linajes distintos conformados por las poblaciones del río Balsas y las de la costa del Pacífico.

Otro tipo de observaciones adicionales a los objetivos de este trabajo, que abonan al entendimiento de la distribución de estos organismos, fueron hechas al revisar las capas de uso de suelo y vegetación actuales. Estas nos permiten detectar zonas donde estas ratas se vean amenazadas por actividad antropogénica. Para ello, se emparejaron los puntos de presencia obtenidos de bases de datos de colecciones con la capa de uso de suelo y vegetación actual (Serie VI; INEGI, 2017b), situando las localidades históricas que se han perdido a través del tiempo. En ellos se encontró que la vegetación nativa actual que comúnmente presentan los registros es la selva baja caducifolia, así como sus categorías de vegetación secundaria arbórea y arbustiva. Igualmente, las categorías de vegetación secundaria arbórea y arbustiva de la selva mediana subcaducifolia. No obstante, es importante hacer notar que los usos de suelo registrados en la mayoría de las localidades (61%) corresponden a zonas urbanas y suelos agrícolas de riego y de temporal. Ante

este panorama, considerando que los últimos registros y colectas hechas a este taxón indican que no se ha observado en ambientes antropizados, la mayoría de las localidades históricas se habrán perdido para *H. alleni*. Esta información, en conjunto con la derivada del objetivo central de este trabajo, indica que el panorama es similar para ambas OTUs. Estudios subsecuentes tendrán estos datos disponibles, donde se podrían incorporar los estados de conservación de las localidades cotejando con los MNE. Así como en el caso anterior, existen inferencias que se pueden obtener a partir de los MNE. Estos tienen la particularidad de asignar probabilidades de presencia en el espacio geográfico. Gracias a esto es posible predecir nuevas localidades para esta rata de monte y poder registrarla donde antes no había sido posible e incluso predecir cómo se comportará su distribución ante un mundo cambiante (Guevara *et al.*, 2018). Toda esta información puede acopiarse para llevar a cabo una planeación sistemática para la conservación de este taxón, que en este estudio demuestra tener relevancia taxonómica importante.

Por todo lo anterior, los resultados obtenidos en este trabajo presentan evidencias que nos permiten contar con un panorama más claro de la situación taxonómica y sistemática de *Hodomys alleni*. Este taxón cuenta con diferencias morfológicas, genéticas y ambientales en la muestra revisada. Estas diferencias potencialmente las llevarían a que *H. alleni* pueda ser considerada como dos entidades taxonómicas independientes. Consistentemente hay una clara separación en al menos dos unidades taxonómicas en los tres tipos de análisis realizados en este trabajo. Trabajos similares han hecho estudios en especies de mamíferos con distribuciones afines a la de *H. alleni* concluyendo que se tratan de complejos de especies (Arcangeli *et al.*, 2018). Esta separación nos podría llevar a la clasificación original de esta rata de monte (Merriam, 1894), siendo así que el género *Hodomys* contaría de nuevo con dos especies, *H. alleni* y *H. vetulus*. No obstante, cabe resaltar que es necesario profundizar en el caso de la subespecie *H. a. guerrerensis* que mostró diferenciación a nivel morfológico, pero no fue posible corroborarlo con marcadores moleculares. Las implicaciones de este cambio, impactarían no sólo a la sistemática del grupo abarcando incluso géneros hermanos dentro de la subfamilia Neotominae, sino que además podrán llegar hasta a nivel

administrativo y de conservación en inventarios de fauna locales y federales. Los resultados presentados en este trabajo permiten también tener conocimiento de las poblaciones que serían prioridad para conservar. Al contar con un género endémico que incluye más de una especie habrá que tomar acciones en las distribuciones particulares de cada una de ellas. Los estados de conservación pueden ser variables, lo que implicará una revisión de los mismos mediante estudios ecológicos, genéticos, ambientales, entre otros, donde la planeación y las acciones serán específicas para cada entidad taxonómica.

Continuar con el estudio de este taxón es importante por las razones ya mencionadas. Aportar información de cualquier índole respecto a la diversidad biológica siempre contribuirá en su conservación, más en un organismo del cual se sabe tan poco y muchas de sus localidades de colecta son históricas, que desaparecieron debido al cambio de uso de suelo. Igualmente, es preciso ayudar generando estrategias y legislación adecuadas, lo cual procurará todo el ambiente en el que habita este organismo. Algo muy necesario para las selvas secas del país, que poseen una gran diversidad biológica, de microambientes y la presencia de una gran afectación por la actividad humana.

## CONCLUSIONES

- La evidencia morfológica permite diferenciar a las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis* de manera independiente a las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus*.
- La evidencia genética del marcador de mtDNA COI señala una monofilia en las muestras de la subespecie *H. a. alleni*, teniendo como grupo hermano con alto soporte a la secuencia de *H. a. vetulus*.
- Los análisis de modelado de nicho ecológico señalan que la distribución potencial de las subespecies *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis* en conjunto es distinta con bajo nivel de solapamiento, a la distribución conjunta de las subespecies *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus*.

- Las subespecies de *H. alleni* pueden agruparse con evidencias morfológicas, genéticas y ambientales en dos diferentes OTUs, formando *H. a. alleni* y *H. a. guerrerensis* a la OTU del Pacífico, y *H. a. vetulus* y *H. a. elatturus* formando la OTU del Balsas.
- Es necesario examinar muestras adicionales de esta rata de monte en toda su distribución geográfica para confirmar la hipótesis de que las dos OTUs encontradas en este trabajo corresponden a las especies *Hodomys alleni* y *Hodomys vetulus* descritas por Merriam (1894).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, T. y J.C. López-Vidal. 2005. *Hodomys alleni* (Merriam, 1892) Rata. En: Ceballos, G. y G. Oliva (eds.). Los Mamíferos Silvestres de México. CONABIO, Fondo de Cultura Económica, México. Pp.: 675-677.
- Álvarez-Castañeda, S.T., I. Castro-Arellano, T. Lacher & E. Vázquez. 2016. *Hodomys alleni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10211A22379623. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10211A22379623.en>. Consultado el 21 de mayo de 2019.
- Arias-Caballero de Miguel, P., D. Medellín, Y. Domínguez-Castellanos y G. Ceballos. 2015. Hábitat de *Hodomys alleni* (Rodentia: Muridae) en la selva baja caducifolia en la región central de Colima, México. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época*, 5(1): 63-80.
- Arcangeli, J., J.E. Light and F.A. Cervantes. 2018. Molecular and morphological evidence of the diversification in the gray mouse opossum, *Tlacuatzin canescens* (Didelphimorphia), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 99(1):138–158.
- Bezaury-Creel, J. 2010. Las Selvas Secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. Pp. 21-40. **En:** Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. Ceballos, G., A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds. CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Briones-Salas, M. 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de La Cañada, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 81:83-103.
- Burt, W.H., and F.S. Barkalow, Jr. 1942. A comparative study of the bacula of wood rats (Subfamily Neotominae). *Journal of Mammalogy*, 23(3): 287-297.

- Carleton, M.D. 1980. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia: Muroidea), with comments on functional interpretations. *Miscellaneous publications Museum of Zoology University of Michigan*, 146: 1-43.
- Ceballos, G., A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds. 2010a. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. FCE-CONABIO-UNAM. 594pp.
- Ceballos, G. y L. Martínez. 2010. Mamíferos. Pp. 119-144. **En:** Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. Ceballos, G., A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds. CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Ceballos, G. y G. Oliva (eds.). 2005. Los Mamíferos Silvestres de México. CONABIO, Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 675-677.
- Cervantes, F.A., M. Martínez Coronel y Y. Hortelano Moncada. 1993. Variación morfométrica intrapoblacional de *Peromyscus melanocarpus* (Rodentia: Muridae) de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 64(2):153-168.
- Cervantes, F.A., J. Arcangeli, Y. Hortelano-Moncada and A.V. Borisenko. 2011. DNA barcodes effectively identify the morphologically similar Common Opossum (*Didelphis marsupialis*) and Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) from areas of sympatry in Mexico. *Mitochondrial DNA*, 21(S1): 44-50.
- Cervantes, F.A. y B. Riveros-Lara. 2012. Mamíferos del municipio de Cosoltepec, Oaxaca, México. *Therya*, 3(3):311-325.
- Chávez, C. y C. Ceballos. 2002. New records of tropical dry forest's mammals from the state of Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6:90-98.
- Clare, E.L., B.K. Lim, M.D. Engstrom, J.L. Eger and P.D.N. Hebert. 2007. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes*, 7:184-190.
- Clare, E.L., B.K. Lim, M.B. Fenton and P.D.N. Hebert. 2011. Neotropical Bats: Estimating Species Diversity with DNA Barcodes. *PLoS ONE*, 6(7): e22648.
- CONABIO. 2019. Portal de Geoinformación 2019. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. URL: <http://geoportal.conabio.gob.mx/>. Consultado el 18 de febrero de 2019.
- Edwards, C.W. and R.D. Bradley. 2002. Molecular systematics of the genus *Neotoma*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 489-500.

- Espinoza, J., C. Lorenzo y E. Ríos. 2011. Variación morfológica y morfométrica de *Heteromys desmarestianus* en Chiapas, México. *Theria*, 2(2): 139-154.
- ESRI. 2014. ArcGIS Desktop: Release 10.2. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Francis, C.M., A.V. Borisenko, N.V. Ivanova, J.L. Eger, B.K. Kim, A. Guillén-Servent, S.V. Kruskop, I. Mackie and P.D.N. Heber. 2010. The Role of DNA Barcodes in Understanding and Conservation of Mammal Diversity in Southeast Asia. *PLoS ONE*, 5(9): e12575.
- García-Estrada, C., L. Romero-Almaraz y C. Sánchez-Hernández. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, 85:153-168.
- Genoways, H.H. y E.C. Birney. 1974. *Neotoma alleni*. *Mammalian species*, 41:1-4.
- Godínez, E.G. y S. Guerrero. 2014. Los roedores de Jalisco, México: clave de determinación. *Therya*, 5(2):633-678.
- Goldman, E.A. 1938. A new woodrat of the genus *Hodomys*. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 28:498-499.
- González-Ruiz, N., J. Navarro-Frías y J. Arroyo-Cabrales. 2002. Registros adicionales de roedores para el estado de México, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6:104-108.
- Guerrero, S. y F.A. Cervantes. 2003. Lista comentada de los mamíferos terrestres del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 89:93-110.
- Guevara, L., B.E. Gerstner, J.M. Kass and R.P. Anderson. 2018. Toward ecologically realistic predictions of species distributions: A cross-time example from tropical montane cloud forests. *Global Change Biology*, 24(4):1511-1522.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York. 1181 pp.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper and P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Hebert, P.D.N., A. Cywinska, S.L. Ball and J.R. Dewaard. 2003a. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London [Biol.]*, 270: 313–322.
- Hebert, P.D.N., S. Ratnasingham Y J.R. Dewaard. 2003b. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London [Biol.] (Suppl.)* 270: S96–S99.

- Hebert, P.D.N., E.H. Penton, J.M. Burns, D.H. Janzen Y W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the Neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 14812–14817.
- Hooper, E.T., 1960. The glans penis in *Neotoma* (Rodentia) and allied genera. *Occasional Papers of the Museum of Zoology. University of Michigan*, 618: 1–20.
- INEGI. 2017a. Mapa Digital de México, utilizado vía web en URL: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/>.
- INEGI. 2017b. Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso del suelo y vegetación. Escala 1:250 000. Serie VI. Conjunto Nacional. Descargado de: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463598459>.
- Ivanova, N.V., T.S. Zemlak, R.H. Hanner Y P.D.N. Hebert. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes* 7: 544–548.
- Jaramillo, V.J., F. García-Oliva y A. Martínez-Yrizar. 2010. La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. Pp. 1-16. **En:** Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. Ceballos, G., A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds. CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Keith, M. S. 2015. Phylogenetic relationships, divergence and radiation within the subfamily Neotominae (Rodentia: Cricetidae). Doctoral dissertation. Texas Tech University.
- Kelson, K.R. 1952. Comments on the taxonomy and geographic distributions of some North American woodrats (genus *Neotoma*). *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 5(16): 233-242.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111–120.
- Kumar S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz and K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>.
- Leigh, J.W., and D. Bryant. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6(9):1110–1116.
- León-Tapia, M.A. and F.A. Cervantes. 2021. Systematics and the Unexpected High Mitochondrial Genetic Divergence of *Nelsonia goldmani* (Rodentia: Cricetidae) from Mexican Highlands. *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-020-09532-7>.

- León-Tapia, M.A., J.A. Fernández, Y. Rico, F.A. Cervantes & A. Espinosa de los Monteros. 2020. A new mouse of the *Peromyscus maniculatus* species complex (Cricetidae) from the highlands of central Mexico. *Journal of Mammalogy* 101(4): 1117-1132.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson and R.E. Schapire 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Merriam, C.H. 1892. Description of nine new mammals collected by E.W. Nelson in the states of Colima and Jalisco, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 7:164-174.
- Merriam, C.H. 1894. A Subfamily of Murinae Rodents –The Neotominae- with Description of a New Genus and Species and a Synopsis of the Known Forms. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 46:225-252.
- Muscarella, R., P.J. Galante, M. Soley-Guardia, R.A. Boria, J. Kass, M. Uriarte and R.P. Anderson. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11): 1198-1205.
- Musser, G.G., and M.D. Carleton. 1993. Family Muridae. **En**: Wilson, D.E. and D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World*, second ed. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 501–755.
- Osgood, W.H. 1938. A new woodrat from Mexico. *Field Museum of Natural History. Zool Ser.*, 20:475-476.
- Pacheco, V., E.M. Rengifo and D. Vivas. 2014. A new species of Leaf-eared Mouse, genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Cricetidae) from northern Peru. *Therya*, 5(2): 481-507.
- RStudio. R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Rödger, D. and J.O. Engler. 2011. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 915-927.
- Romero-Almaraz, M. D. L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada, y R.D. Owen. 2000. Mamíferos pequeños. Manual de técnicas de captura, preparación, preservación y estudio. Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Autónoma del Estado de México, México, DF. Vol. 151.
- Saccone, C., G. Decarla, C. Gissi, G. Pesole and A. Reyes. (1999). Evolutionary genomics in the Metazoa: the mitochondrial DNA as a model system. *Gene*, 238: 195–210.

- Santos-Moreno, J.A. y Y. Hortelano. 1997. La variación en mamíferos: una revisión de los enfoques metodológicos actuales. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 70:13-34.
- Schaldach, W.M. 1960. *Xenomys nelsoni* Merriam, sus relaciones y sus hábitos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 21: 425–434.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano. Pp. 41-51. **En:** Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México. Ceballos, G., A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo, eds. CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Tzab Hernández, L.A. y M.C. Macswiney González. 2014. Roedores ¿plagas indeseables o animales útiles? CONABIO. *Biodiversitas*, 115:12-16.
- Uturunco, A.C.J. y V.R. Pacheco. 2016. Redescipción de *Eremoryzomys polius* (RODENTIA: CRICETIDAE) y descripción de una nueva especie del género *Eremoryzomys*. *Mastozoología Neotropical*, 23(2): 483-503.
- UNIBIO. 2018. Unidad de Informática para la Biodiversidad, Irekani: Repositorio de imágenes digitales. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. <http://unibio.unam.mx/irekani>. Tema de búsqueda: *Hodomys alleni*. Consultado el 30 de mayo de 2018.
- Vázquez, L.B., R.A. Medellín y G.N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 81(1):77-85.
- Velazco, P.M., L. Guevara and J. Molinari. 2018. Systematics of the broad-nosed bats, *Platyrrhinus umbratus* (Lyon, 1902) and *P. nigellus* (Gardner and carter, 1972) (Chiroptera: Phyllostomidae), based on genetic, morphometric, and ecological niche analyses. *Neotropical Biodiversity*, 4(1): 118-132.
- VertNet. 2018. *Hodomys alleni*, búsqueda en URL: <http://portal.vertnet.org/search?q=hodomys+alleni>. Consultado el 29 de abril de 2018.
- Warren, D.L., R.E. Glor and M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3): 607-611.
- Zaragoza Quintana, E.P. 2005. Variación geográfica de *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) en México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.



ANEXO 1. Continuación.

CÓDIGO	Continuación	LT	CV	PT	LO	PSO	LO	LN	AZ	ACC	AR	PC	UHMS	UZ	LPA	LFI	LCB	LB	IBR	LBA	ABA	AFM	M3R3	MI3M1	LIP	AP	AMR	AAM	APN	AFO	LFO	UHRI	LOMA	AMA		
390	ALLE AMRHH17926 H	170	43	32	302.1	48.88	17.61	24.06	16.09	5.11	5.77	15.57	10.11	6.26	24.53	9.36	46.16	42.81	40.24	5.83	4.22	2.4	8.83	8.02	5.55	12.13	8.7	4.9	2.22	9	16.94	10.07	27.22	16.22		
327	ALLE AMRHH17927 M	98	43	31																																
446	ALLE AMRHH17928 X	217	40	32	367	52.39	18.9	28.19	16.8	5.44	5.55	15.66	10.37	7.83	25.85	10.26	50.03	46.59	43.84	5.92	4.23	2.06	8.65	8.67	6.57	13.65	9.28	5.83	2.24	8.05	18.62	10.6	29.02	16.84		
454	ALLE AMRHH17929 M	407.3	31	375.9	54.78	19.64	26.81	17.2	6.12	5.96	16.12	11.4	7.02	27.46	10.96	51.01	47.78	44.64	6.65	4.17	2.91	9.41	9.41	8.64	5.86	11.33	9.55	5.1	2.4	8.24	17.87	11.3	30.02	18.43		
450	ALLE AMRHH17930 M	407.3	31	375.9	54.78	19.64	26.81	17.2	6.12	5.96	16.12	11.4	7.02	27.46	10.96	51.01	47.78	44.64	6.65	4.17	2.91	9.41	9.41	8.64	5.86	11.33	9.55	5.1	2.4	8.24	17.87	11.3	30.02	18.43		
393	ALLE AMRHH17931 M	73	42	28	331	50.54	17.4	25.83	16.69	5.59	5.67	15.11	11.25	5.88	25.02	9.66	48.01	44.37	41.68	6.1	4.31	2.17	9.08	8.43	7.46	11.51	9.15	4.63	2.09	7.96	17.22	10.79	29.19	16.96		
440	ALLE AMRHH17932 H	136	43	31	326	50.8	17.91	25.81	16.82	5.71	5.81	15.59	10.43	6.59	25.37	9.37	47.14	43.61	40.98	5.76	4.47	2.23	9.1	9.1	8.05	7.66	12.33	9.12	4.97	2.53	8.82	17.68	10.88	18.89		
417	ALLE AMRHH17933 H	40	32	33	476	16.67	24.31	16.84	9.88	5.88	15.22	10.99	8.2	23.94	9.27	44.89	41.45	39.1	6.42	4.53	2.7	8.31	8.31	7.67	6.11	15.86	8.44	4.82	2.76	8.31	15.46	10.95	27.84	15.21		
428	ALLE AMRHH17934 H	193	48	32	51.61	18.86	26.27	17.67	5.73	5.91	15.72	11.06	6.87	25.36	10.46	48.3	44.67	41.67	6.5	4.75	2.07	8.35	8.16	6.39	13.03	8.64	5.21	2.82	8.06	17.3	11.13	23.1	17.94			
426	ALLE AMRHH17934 M	302	44	29	53.57	19.18																														
402	ALLE AMRHH17945 H	188	45	33	281.5	27.18	16.92	5.36	5.65	15.89	10.64	7.4	27.31	11.61																						
418	ALLE AMRHH17946 M	185	40	29	50.71	17.94	26.82	17.44	5.39	5.89	16.43	10.55	7.29	25.75	10.49	48.11	44.88	42	5.82	4.77	2.41	9.38	8.8	6.34	13.97	10.12	5.11	2.85	7.8	17.43	10.71	28.55	17.49			
449	ALLE AMRHH17949 H	215	56	30	360	51.24	18.25	25.57	17.24	5.62	6.31	15.96	10.87	5.88	24.94	10.5	47.38	43.29	41.06	6.29	4.79	2.75	8.95	8.79	7.12	12.37	9.11	5.27	2.38	9.96	17.52	10.56	29.52	15.73		
416	ALLE AMRHH17950 M	138	46	32	300	50.81	17.95	25.41	17.09	5.72	6.17	15.68	11.68	6.31	26.73	10.93	48.69	44.23	41.66	6.41	4.41	2.69	9.27	8.27	6.36	13.24	9.47	5	2.38	8.77	18.81	10.63	29.79	17.01		
442	ALLE AMRHH17951 M	220	48	30	300	51.7	18.44	26.45	17.05	5.86	5.96	16.11	11.02	6.24	26.03	11.13	48.64	44.93	42.38	6.54	4.54	3.01	9.2	8	6.3	13.15	9.4	5.52	2.81	7.47	17.81	10.21	29.07	16.43		
455	ALLE AMRHH17952 H	250	47	34	365	52.45	18.56	26.72	17.24	5.98	5.71	16.07	11.53	6.51	26.84	11.2	49.32	45.43	42.75	6.43	4.54	2.56	9.23	8.3	6.08	14.01	9.26	5.63	2.42	9.07	19.19	10.85	28.73	17.06		
436	ALLE AMRHH17953 H	208	40	36																																
435	ALLE AMRHH17953 M	210	39	27	51.25	17.76																														
425	ALLE USMR327044622 M	218	45		51.58	17.88	22.83	17.06	5.43	6.22	15.32	11.12	6.37	24.99	9.92	48.11	44.89	42.22	6.24	4.68	2.81	9.21	9.21	8.42	7.32	12.62	9.17	4.83	2.42	8.53	17.07	10.63	28.5	15.89		
408	ALLE USMR327044626 M	189	45		48.34	16.8																														
398	ALLE USMR3270544628 H	180	44		50.39	18.87	25.27	17.14	5.77	5.89	15.1	11.76	6.64	25.03	10.31	46.44	42.51	39.96	6.37	4.58	2.8	8.96	8.79	6.21	13.55	8.9	5.25	2.47	7.8	16.52	10.99	28.17	16.17			
462	ALLE USMR3270644629 H	213	46		49.32	17.18	23.36	16.69	5.65	5.49	15.21	11.18	6.63	24.68	9.58	46.6	42.58	40.3	6.45	4.85	2.76	9.06	9.06	8.76	6.36	12.99	9.05	5.18	2.67	8.55	14.96	11.02	28.29	16.22		
435	ALLE USMR3270844631 M	210	46		50.33	17.39	24.45	16.82	6.46	6.07	15.25	10.93	5.76	25.19	11.03	47.31	43.44	41.08	6.6	4.62	2.85	8.28	8.28	7.62	6.04	11.97	9.26	5.01	2.78	7.82	18.72	10.35	27.83	15.9		
436	ALLE USMR3271244635 M	216	46		52.71	18.12	26.02	17.55	5.93	5.54	15.18	10.8	6.17	25.14	10.45	49.33	45.08	42.74	6.35	4.49	1.82	8.84	8.22	5.71	10.96	9.24	5.31	2.72	7.32	17.89	10.82	29.13	16.77			
445	ALLE USMR327144637 M	214	47		50.18	17.39	24.75	16.95	5.76	5.9	15.14	10.97	5.52	24.04	10.5	46.19	42.4	40.31	6.5	4.49	2.51	8.83	8.67	5.59	12.47	8.7	4.94	2.61	8.02	18.48	11.15	29.23	17.16			
430	ALLE USMR330045195 M	206	47		51.31	18.09	26.45	16.72	5.71	5.76	15.19	11.96	5.5	25.11	10.54	48.3	44.04	42.46	6.1	4.39	1.99	9.42	9.19	8.79	6.34	12.59	9.11	5.28	3.19	8.45	19.17	12	29.38	16.83		
420	ALLE USMR330045197 M	202	45		51.62	18.43	25.12	16.62	5.41	5.73	15.08	10.94	5.11	25.39	9.19	47.12	44.13	41.34	6.18	4.56	2.45	9.36	8.3	6.78	12.42	8.56	5.09	2.54	8.26	16.8	10.94	28.06	16.14			
450	ALLE USMR3320345238 H	207	45		49.18	16.83	26.93	16.59	5.91	5.72	14.71	11.16	6.14	24.55	8.5	45.85	41.95	39.31	6.61	4.61	2.32	9.24	8.08	6.93	13.97	9.19	5.19	2.42	8.55	16.91	10.37	30.2	18.81			
310	ALLE USMR8133 M	282	48		51.89	18.41	26.44	17.21	5.92	5.74	15.24	10.48	6.39	26.69	10.41	48.69	44.99	42.31	6.29	4.52	2.67	8.79	8.28	7.18	12.83	9.19	5.14	2.38	8.41	19.27	10.51	28.44	17.99			
452	ALLE USMR8134 M	282	45		53.96	19.49	27	19.13	5.65	6.23	16.52	10.67	7.16	26.88	11.53	50.3	46.6	43.97	6.85	4.54	3.1	9.27	8.12	7.15	14.51	9.29	5.14	3.06	9.07	19.54	10.76	28.41	17.99			
452	ALLE USMR8135 H	219	44.3		52.35	17.37	26.55	17.03	5.62	5.97	15.02	11.04	6.37	26.10	10.66	48.64	45.23	42.57	6.15	4.28	2.31	9.1	7.9	6.17	12.91	8.74	5.32	1.99	5.63	20.03	11.25	28.66	16.55			
394	ALLE USMR8136 M	196	44		46.91	16.71																														
426	ALLE USMR8199 M	201	43		52.37	19.05	26.19	17.19	5.89	6.71	15.14	10.76	6.42	26.67	11.47	49.43	46.08	43.91	5.91	4.86	2.1	9.29	8.19	6.72	9.03	9.23	5.05	2.91	8.92	21.27	10.93	29.95	15.95			
440	ALLE USMR8199 M	220	45		50.34	17.91	24.88	16.67	5.85	6.55	14.99	10.31	5.53	24.68	9.97	47.09	43.24	40.53	6.07	4.44	2.26	8.67	8	7.53	12.56	9.32	5.68	2.84	9.42	18.17	9.9	27.38	15.73			
436	ALLE USMR8199 H	217	43		51.47	18.97	25.01	16.58	5.88	5.82	14.97	9.91	6.56	25.25	10.28	47.56	44.36	41.94	6.74	4.44	2.34	9.08	8.28	6.52	8.63	9.62	4.8	2.29	8.36	18.68	10.01	27.66	15.81			
436	ALLE USMR8199 M	202	44		50.46	17.04	24	16.84	5.61	5.84	15.73	11.43	5.97	26.02	10.89	46.86	43.29	40.27	6.84	4.41	2.33	9.17	8.0													

ANEXO 1. Continuación.

CÓDIGO	EST	LOCALIDAD ORIGINAL	POBLADO	MUNICIPIO	ELEV	FECHA	COLECTOR
EIA_CNM11531_M	GUE	1 KM W	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1280	20/10/1969	SANCHEZ-H., C.
EIA_CNM11223_H	MOR	CUEVA DE LA POZA DE MOCTEZUMA, 2.5 KM W	CAKTEPEC	YAUITEPEC	1040	15/01/1970	SANCHEZ-H., C.
EIA_CNM3001_M	MOR	GALERIA OCCIDENTAL, CUEVA DEL SALITRE	TEPECALUITA	EMILIANO ZAPATA	1100	02/08/2001	VILLAR-B.
EIA_CNM48528_H	GUE	GERRO CHILTEPEC, 2 KM W TLAXMALAC	TLAXMALAC	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	900	09/02/2001	ALMAZAN-CATALAN, J.A.
EIA_CNM48530_H	GUE	3.6 KM SE TLAXMALAC	EL OPACO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	900	09/02/2001	ALMAZAN-CATALAN, J.A.
EIA_CNM48532_H	GUE	3.6 KM SE TLAXMALAC	EL OPACO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	900	09/02/2001	ALMAZAN-CATALAN, J.A.
EIA_CNM48524_H	MOR	CUEVA DEL SALITRE, 3 KM S	TEPECALUITA	EMILIANO ZAPATA	1040	17/07/1960	VILLAR-B.
EIA_CNM4584_M	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	04/09/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4585_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	28/08/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4586_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	28/08/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4587_X	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	06/09/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4588_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	06/09/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4589_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	19/09/1946	BROWN, W. W.
EIA_CNM4590_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	19/09/1947	BROWN, W. W.
EIA_CNM4591_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	17/01/1947	BROWN, W. W.
EIA_CNM4592_H	GUE		CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	1250	12/01/1947	BROWN, W. W.
EIA_CNM4594_H	MOR	CUEVA DEL SALITRE, 3 KM S	TEPECALUITA	EMILIANO ZAPATA	1040	23/04/1961	VILLAR-B.
EIA_CNM47917_H	MEX	CUEVA DEL COYOTE, 3 KM S	PUERTA DE SANTIAGO	TOMATECO	?	01/11/1963	MARTINEZ-G., A.
EIA_CNM48910_H	GUE	4 KM RW	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	960	13/09/1964	AVIÑA, C. E.
EIA_CNM48912_M	GUE	1 KM NE	TLAPALA	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	21080	01/07/1964	AVIÑA, C. E.
EIA_CNM48913_H	GUE	1 KM NE	TLAPALA	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	21080	01/07/1964	AVIÑA, C. E.
EIA_CNM48914_M	GUE	4 KM SW	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1180	14/08/1964	LOPEZ-F, W.
EIA_CNM48916_M	GUE	4 KM SW	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1180	14/08/1964	LOPEZ-F, W.
EIA_CNM48917_H	GUE	4 KM SW	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1180	13/09/1964	MARTINEZ-G., A.
EIA_CNM48918_H	GUE	4 KM SW	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1180	02/10/1964	RODRIGUEZ-R., E.
EIA_CNM48919_H	GUE	4 KM W	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1100	02/10/1964	RODRIGUEZ-R., E.
EIA_CNM48920_H	GUE	4 KM W	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1100	02/10/1964	RODRIGUEZ-R., E.
EIA_CNM48922_M	GUE	4 KM W	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1100	14/08/1964	VILLA-C., M.
EIA_CNM48923_H	GUE	4 KM W	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1100	14/08/1964	VILLA-C., M.
EIA_CNM48924_M	GUE	4 KM W	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	1100	13/09/1964	AVIÑA, C. E.
EIA_CNM48925_H	GUE	MINA LA MARINA	CIUDAD DE HUITZUCO	HUITZUCO DE LOS FIGUEROA	?	25/05/1964	AVIÑA, C. E.
EIA_CNM4898_H	GUE	CUEVA DE OZTACAMA	CUALAC	CUALAC	?	03/11/1960	AYALA, E.
EIA_USNM126532_M	MIC	Ahuacana, Near	LA HUACANA	LA HUACANA		27-mar-03	Nelson; Godman, E. A.
EIA_USNM126533_M	MIC	Ahuacana, Near	LA HUACANA	LA HUACANA		27-mar-03	Nelson; Godman, E. A.
EIA_USNM126534_H	MOR	Ahuacana, Near	LA HUACANA	LA HUACANA		27-mar-03	Nelson; Godman, E. A.
EIA_USNM127527_H	MOR	Puente De Ixtla	Puente De Ixtla	Puente De Ixtla		08-jun-03	Nelson; Godman, E. A.
EIA_CNM15704_H	MIC	KM 2.20 CARRETERA NUEVA ITALIA, RANCHO EL REPARTO	PLAYA AZUL	LAZARO CARDENAS	190	18/09/1976	SANCHEZ-H., C.
GUE_TOWCS075_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	15-jun-52	IGLEHART, R.M.
GUE_TOWCS076_H	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854		MOCKFORD, J.P.
GUE_TOWCS078_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	18-jun-52	TROUBLEFIELD, S.P.
GUE_TOWCS079_H	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	27-jun-52	HINZE, V.L.
GUE_TOWCS181_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	08-jun-53	KUBICEK, J.
GUE_TOWCS183_H	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	09-jun-53	KUBICEK, J.
GUE_TOWCS185_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	07-jun-53	RHYMES, G.F.
GUE_TOWCS186_H	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	09-jun-53	RHYMES, G.F.
GUE_TOWCS187_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	09-jun-53	RHYMES, G.F.
GUE_TOWCS188_M	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	09-jun-53	MORRIS, D.M.
GUE_TOWCS189_H	GUE	ACHUIZOTLA	ACHUIZOTLA	CHILPANCINGO DE LOS BRAVO	854	10-jun-53	MORRIS, D.M.
GUE_USNM12103191_M	GUE	SIDE ACAPULCO BAY	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	61	10/08/1955	HOOPER, E.T.
GUE_USNM126535_M	GUE	El Limon	ACAPULCO DE JUAREZ	LA UNION DE ISIDORO MONTES DE OCA	2	Apr 1903	Nelson; Godman, E. A.
GUE_USNM70570_M	GUE	Acapulco	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	5	Jan 1895	Nelson; Godman, E. A.
GUE_USNM70576_H	GUE	Acapulco	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	6	Jan 1895	Nelson; Godman, E. A.
GUE_USNM70578_H	GUE	Acapulco	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	6	Jan 1895	Nelson; Godman, E. A.
GUE_USNM70579_H	GUE	Acapulco	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	6	Jan 1895	Nelson; Godman, E. A.
GUE_USNM70580_H	GUE	Acapulco	ACAPULCO DE JUAREZ	ACAPULCO DE JUAREZ	6	Jan 1895	Nelson; Godman, E. A.
VET_USNM291603_H	OAX	TEOTITLAN	TEOTITLAN DE FLORES MAGON	TEOTITLAN DE FLORES MAGON	950	18/09/1944	WAGNER, H.O.
VET_USNM53654_H	PUE	Tehuacan	Tehuacan	Tehuacan	1646	6 May 1893	Nelson, E. W.
VET_USNM53655_M	PUE	Tehuacan	Tehuacan	Tehuacan	1646	7 May 1893	Nelson, E. W.
VET_USNM53657_M	PUE	Tehuacan	Tehuacan	Tehuacan	1646	8 May 1893	Nelson, E. W.



**ANEXO 2. Estadísticos de resumen de las 29 variables medidas de los cráneos de ejemplares de *Hodomys alleni*. Las medidas de las variables están dadas en mm.**

Medidas	<i>Hodomys alleni alleni</i>					<i>Hodomys alleni elatturus</i>				
	n	Media	D. Est.	Mín	Máy	n	Media	D. Est.	Mín	Máy
LON	49	51.33	1.75	46.91	54.78	34	45.30	1.86	41.70	49.93
LN	51	18.15	0.93	15.94	20.32	38	15.96	1.03	13.67	19.11
LHMS	55	10.97	0.46	9.91	11.97	39	9.40	0.49	8.32	10.58
LPZ	55	6.34	0.60	5.23	7.89	39	5.29	0.48	4.19	6.75
LPA	55	25.39	0.95	23.20	27.46	38	22.18	1.01	20.01	24.77
LFI	55	10.40	0.66	8.50	11.61	37	8.96	0.58	7.22	10.09
LCB	52	47.87	1.67	43.84	51.01	36	42.48	1.81	38.24	46.52
LB	52	44.26	1.73	40.26	47.78	36	39.43	1.82	34.80	43.39
LBR	52	41.67	1.65	37.81	44.80	36	36.85	1.74	32.76	40.56
LBA	55	6.25	0.32	5.65	7.03	35	5.75	0.36	5.16	6.65
LIP	55	6.72	0.78	5.01	8.39	35	5.88	0.60	4.87	7.02
LFO	55	17.94	1.23	14.96	21.27	35	16.03	1.29	12.70	18.13
LHMI	55	10.74	0.40	9.90	12.00	39	9.35	0.36	8.70	10.18
LOMA	54	28.48	1.14	26.17	31.06	37	24.52	0.97	22.39	26.31
AZ	50	25.62	1.21	22.83	28.19	31	23.39	1.04	21.35	25.36
ACC	54	16.90	0.48	15.80	18.13	35	15.91	0.61	14.45	17.35
AR	55	5.68	0.35	4.90	6.53	39	5.23	0.34	4.28	5.90
AI	55	5.88	0.32	5.08	6.84	38	5.59	0.29	4.74	6.06
ABA	55	4.47	0.23	3.78	4.86	35	4.10	0.25	3.51	4.75
AFM	54	2.50	0.27	1.82	3.21	36	2.41	0.21	1.94	2.82
AM1M1	55	8.26	0.39	7.00	8.93	39	7.56	0.27	6.92	8.10
AM3M3	55	9.02	0.38	7.89	10.01	39	8.28	0.30	7.68	9.12
AIP	53	12.35	1.62	7.97	15.36	35	12.90	0.73	10.99	13.98
AAN	54	5.20	0.33	4.48	5.83	37	4.98	0.38	4.21	5.73
APN	55	2.54	0.30	1.99	3.30	38	2.12	0.36	1.36	2.92
AFO	55	8.58	0.66	7.00	10.00	36	8.15	0.67	7.26	9.77
ALMR	55	9.12	0.46	8.20	10.39	39	8.11	0.51	7.03	8.98
ALMA	53	16.27	0.99	14.54	18.81	38	14.30	0.79	12.75	15.37
ALC	54	15.33	0.59	14.12	16.52	34	14.33	0.51	13.17	15.30

Anexo 2. Continuación.

Medidas	<i>Hodomys alleni guerrerensis</i>					<i>Hodomys alleni vetulus</i>				
	n	Media	D. Est.	Mín	Máx	n	Media	D. Est.	Mín	Máx
<b>LON</b>	11	48.99	1.24	47.00	51.27	4	46.48	1.74	44.76	48.35
<b>LN</b>	16	17.76	0.80	16.20	19.28	4	16.27	0.83	15.55	17.31
<b>LHMS</b>	17	10.19	0.31	9.69	10.82	4	9.75	0.20	9.54	9.99
<b>LPZ</b>	17	6.09	0.29	5.65	6.67	4	5.38	0.43	4.75	5.70
<b>LPA</b>	17	24.36	0.68	23.03	25.72	4	22.73	1.02	21.64	23.86
<b>LFI</b>	17	9.73	0.51	8.58	10.68	4	8.46	0.77	7.72	9.20
<b>LCB</b>	13	45.72	1.34	43.23	47.94	4	43.72	1.68	41.79	45.25
<b>LB</b>	13	42.51	1.24	40.25	44.57	4	40.64	1.75	38.61	42.19
<b>LBR</b>	13	39.95	1.14	37.73	41.84	4	38.14	1.61	36.15	39.76
<b>LBA</b>	17	6.04	0.36	5.27	6.56	3	5.88	0.26	5.61	6.12
<b>LIP</b>	13	7.55	0.82	6.61	9.57	3	6.34	0.26	6.18	6.64
<b>LFO</b>	15	16.45	1.30	14.53	19.27	3	16.48	1.14	15.31	17.58
<b>LHMI</b>	17	9.91	0.31	9.40	10.64	4	9.82	0.53	9.19	10.48
<b>LOMA</b>	17	26.96	0.78	25.61	29.00	4	25.03	1.02	24.08	26.06
<b>AZ</b>	15	24.14	0.80	22.60	25.11	4	23.98	0.96	22.69	25.00
<b>ACC</b>	14	15.85	0.52	14.81	16.72	4	16.19	0.65	15.69	17.14
<b>AR</b>	17	5.33	0.40	4.57	6.05	4	4.83	0.13	4.66	4.97
<b>AI</b>	17	5.69	0.36	4.49	6.08	4	5.50	0.17	5.28	5.63
<b>ABA</b>	17	4.24	0.30	3.79	4.99	3	4.08	0.22	3.88	4.31
<b>AFM</b>	15	2.59	0.17	2.22	2.92	4	2.23	0.21	2.04	2.53
<b>AM1M1</b>	17	7.94	0.32	7.26	8.45	4	7.98	0.28	7.61	8.26
<b>AM3M3</b>	17	8.68	0.27	8.13	9.34	4	8.63	0.37	8.09	8.91
<b>AIP</b>	13	12.44	0.65	11.73	13.51	3	12.68	0.60	12.08	13.28
<b>AAN</b>	17	5.44	0.25	5.13	5.92	4	5.17	0.49	4.72	5.73
<b>APN</b>	17	2.19	0.23	1.79	2.55	4	1.98	0.12	1.90	2.16
<b>AFO</b>	16	8.72	0.80	7.10	9.80	3	8.04	0.87	7.30	8.99
<b>ALMR</b>	17	8.77	0.28	8.35	9.37	4	8.31	0.39	7.78	8.61
<b>ALMA</b>	17	15.53	0.44	14.72	16.35	3	14.74	0.43	14.40	15.22
<b>ALC</b>	16	14.88	0.48	14.22	15.61	4	14.30	0.62	13.83	15.20