



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *HABROMYS*
(RODENTIA: CRICETIDAE: NEOTOMINAE)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS
P R E S E N T A
LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MÉXICO, D. F.

2007.



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.

Este trabajo se benefició de los apoyos financieros concedidos por el Programa de Becas Para la Superación del personal Académico (PASPA) de la UNAM y de los proyectos apoyados por el Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACyT (C01-0265) y la Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM.

Se contó además con el apoyo logístico y financiero del Center for Environmental Research and Conservation, Columbia University, New York.

AGRADECIMIENTOS

Como dice el siguiente pensamiento de Mildred Thompson (1994) “No se alcanza el éxito por casualidad. Lo obtenido es fruto del esfuerzo, de la propia capacidad, pero rara vez se trata de un logro individual. Casi nunca se llega al objetivo en soledad. En el trayecto recorrido y en el que aún falta transitar muchas personas nos han brindado su ayuda, su tiempo, su aliento, su consejo”. En mi caso, familiares, amigos, colegas, compañeros de trabajo, estudiantes, secretarias, administrativos, choferes, y un sin fin de personas me brindaron su ayuda para que este trabajo llegara a su fin. Por eso no quiero dejar de agradecer a todos, aunque este apartado sea más grande que la propia tesis.

Un agradecimiento muy especial merecen los miembros de mi comité tutorial: Dr. Adolfo Navarro, Dr. Juan Carlos Morales, Dr. Víctor Sánchez-Cordero y Dr. Héctor T. Arita por haberme guiado en el desarrollo de esta tesis, por su valiosa amistad y por la motivación para concluir este trabajo. Especialmente quiero decir GRACIAS a ti Adolfo, porque no solo fuiste mi tutor, tú sabes que eres mi guía académico, mi maestro, mi jefe, pero sobre todo, mi amigo, gracias por confiar en mí. Juan Carlos a ti también muchas gracias, tu sabes que sin tu ayuda este trabajo no sería lo que es, gracias por tu amistad.

A los miembros del Jurado por sus valiosos comentarios que sin duda, mejoraron la calidad de esta tesis y por sus rápidas revisiones: Dr. Juan José Morrone, Dr. Joaquín Arroyo, Dr. Fernando Cervantes, Dra. Marisol Montellano, Dr. Adolfo Navarro, Dr. Víctor Sánchez-Cordero y Dr. Héctor Arita.

Gracias a los coautores de los manuscritos de esta tesis: Esther Romo y Oscar Sánchez por haberme despertado el interés en este fascinante grupo de ratones y por su amistad. Juan Carlos Morales por haberme invitado al laboratorio del Center for Environmental Research and Conservation, Columbia University, Nueva York, E.U., para realizar la secuenciación de las muestras y los análisis moleculares. Blanca E. Hernández por compartir la cocinita, por enseñarme las técnicas moleculares, pero sobre todo por tu amistad.

Sin duda alguna, esta tesis no hubiera podido ser sin la valiosa ayuda de mis hijos académicos, especialmente la de mi hijo mayor, mi mano derecha, mi pie izquierdo, mi memoria, etc., gracias Héctor Olguín por todo lo que haz hecho por mi. David Ortiz, Alinka

Olea, Susette S. Castañeda, Diana López, Anahí Ávila, Elisa Zaragoza, Carmina Madrid, Adriana Romero, Ana Laura Velasco, Cirene , Luis Darcy, Alina, Saúl Aguilar y Ada Ruiz, gracias por confiar en mí, los quiero mucho.

Gracias a todos aquellos que con sus palabras de aliento me impulsaron a terminar esta tesis: Oscar Flores, Juan José Morrone, Armando Luis, Isabel Vargas, Jorge Llorente, Claudia Abad, Blanca Hernández, Esther Romo, Isolda Luna, Martha Cano, Carmen Pozo, Adrián Nieto, Dra. Judith Márquez siempre me hicieron sentir que yo podía hacerlo.

Del trabajo de campo en El Salvador sólo tengo buenos recuerdos gracias a Fernando Puebla y Erick García y a la hospitalidad de Robert y Socorro Owen. En Oaxaca, Chiapas, Guerrero, Veracruz y Estado de México gracias a Héctor, David. Alinka, Susette, Diana, Elisa y Anahí.

Gracias al personal del Museo de Zoología: Roxy, Perla, Manuel, Luis, Beto, Uri, Fanny, Itzel, Carlitos, Edmundo por toda su ayuda. Mención especial merecen los integrantes de la pajarera que siempre que los he necesitado me brindan su ayuda: Ale Gordillo, Erick, Luis Antonio, Hernán, “Mampo”, y en particular a Cesar Ríos (ornitorrinco) por compartir trabajo y estudiantes conmigo, por toda tu ayuda, mil gracias. Gracias a las moleculitas: Nanda, Magali, Gaby García, Gaby Ibáñez, por todas sus asesorías.

Para el desarrollo de esta tesis personal de la Facultad de Ciencias de laUNAM me apoyaron con los trámites: En la coordinación de departamentos de Biología: Carmelita, Martha, Sonia, Maricela y Magda. En becas el Físico Andrés Porta y Lety. En la ventanilla de posgrado, Toño y su esposa, a todos ustedes mil gracias.

Finalmente quiero agradecer infinitamente a mi familia quienes me aguantaron todos estos AÑOS con la canción de “no puedo porque estoy haciendo la tesis”.

Gracias Juan Antonio por apoyarme incondicionalmente, pero sobre todo por tus palabras de aliento, por tu amor y por hacerme sentir tan orgullosa de ser tu esposa. Gracias hijo por aguantarme todo este tiempo, sabes que te amo.

Gracias a mis hermanos Alejandra y Jorge, con su ayuda me ha sido más fácil conseguir esta meta. Gracias a Josué, Jo., Pablito, Ligia, Saira y Chío los amo.

A mi segunda madre y a mis otros hermanos Tía Esperanza, Sergio y Judith, muchas gracias por su apoyo. A Martha Mauri quien me ayudó con mi predoctoral.

A Susy, Doña Chío, Socorrito y Juanita, sin su ayuda yo no hubiera logrado terminar esta tesis, por ser parte de mi familia muchas gracias.

Dedico esta tesis a los seres más importantes en mi vida:

A ti “Negrita” por tu inmenso amor y por tu confianza en mi,

A ti papá por tu ejemplo y tu fortaleza,

A ti Juan Antonio porque te amo,

A ti hijo por ser mi motor en la vida,

y a ustedes Alejandra y Jorge porque sin Ustedes yo no sería lo que soy.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	i
PRESENTACIÓN.....	ii
RESUMEN/ABSTRACT.....	iii
PRESENTACIÓN	1
CAPÍTULO I: “ A new species of <i>Habromys</i> (Rodentia: Neotominae) from México. Artículo Publicado. E. Vázquez, L. León y O. Sánchez. Proceedings of Biological Society of Washington 118 (3): 605-618. 2005.....	5
CAPÍTULO II: “Diversification of the arboreal mice of the genus <i>Habromys</i> (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands”. L. León, A. Navarro, B. Hernández y J. C. Morales. 2007. Molecular Phylogenetics and Evolution. 42:653-664	20
CAPÍTULO III: “Taxonomía, distribución e historia natural del género <i>Habromys</i> (Rodentia: Neotominae) en Mesoamérica, con la descripción de dos nuevas especies para México y Guatemala”. Manuscrito en preparación para ser enviado a Journal of Mammalogy.....	33
DISCUSIÓN GENERAL.....	114
CONCLUSIONES.....	123
LITERATURA CITADA.....	125
APÉNDICE I.....	129
APÉNDICE II.....	137
APÉNDICE III.....	143
APÉNDICE IV.....	151
APÉNDICE V.....	153

PRESENTACIÓN

México está considerado como una de las áreas más importantes para la conservación de la diversidad biológica en el mundo, porque contiene un gran número de especies y altos niveles de endemismo, lo cual lo hace un país megadiverso (Mittermeier y Goettsch 1992). Entre los vertebrados, los mamíferos presentan niveles significativos de endemismo (32%, Ceballos y Rodríguez 1993). Además, cerca del 75% de los mamíferos endémicos de México son roedores (Ceballos y Rodríguez 1993). El orden Rodentia está representado en México por ocho familias, 46 géneros y 219 especies. De las últimas, 79 son monotípicas y 140 politípicas, con un total de 648 subespecies. Las cifras antes mencionadas hacen de los roedores mexicanos una fauna muy rica y compleja, tanto por su caracterización taxonómica como por la interpretación de las relaciones filogenéticas en algunos complejos de especies.

Una de las faunas de roedores menos conocidas en México es tal vez la de los bosques mesófilos de montaña, la cual es muy diversa y rica en endemismos (Sullivan et al. 1997). El estudio de las faunas de roedores asociadas con los bosques mesófilos es, como su propia distribución, fragmentado. Es bien conocido que el bosque mesófilo de montaña mantiene niveles altos de endemismo, ya que muchas especies de plantas, aves, reptiles, anfibios e insectos están restringidas a él. En el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias se han llevado a cabo estudios de la fauna asociada a este tipo de vegetación desde hace más de 15 años. Se han publicado algunos estudios sobre patrones de distribución de aves, mariposas y reptiles (Flores-Villela 1993; Hernández-Baños et al. 1995; Vargas et al. 1999). Sin embargo, las investigaciones con los mamíferos asociados o restringidos a él son aún muy escasas (e. g. León y Romo 1993; Jiménez et al. 1995; Bonilla 1999).

El género de ratones *Habromys* (Cricetidae: Neotominae) es uno de los 7 géneros directamente relacionado con *Peromyscus* y conforman a la tribu Peromiscini, una de las más diversas de mamíferos en Norteamérica (Dawson 2005). Se encuentra restringido a los parches de bosque mesófilo de montaña en México y el oeste de Centroamérica (Guatemala y El Salvador; Hooper 1968).

El género *Habromys* está compuesto por siete especies monotípicas (León-Paniagua et al., 2007 sugieren la existencia de nueve especies), de ratones de tamaño pequeño a

mediano y de distribución mesoamericana (Carleton et al. 2002; Rogers et al. 2007). Anteriormente las especies de este género se encontraban incluidas dentro del complejo *Peromyscus mexicanus*, pertenecientes al subgénero *Peromyscus* (Osgood 1909). Hooper y Musser (1964 a y b), considerando la diferenciación morfológica con el resto del grupo, propusieron el subgénero *Habromys* y lo separaron del subgénero *Peromyscus*. Posteriormente, Carleton (1980) determinó elevarlo a nivel genérico con base en su anatomía. Los caracteres anatómicos diagnósticos del grupo que fueron utilizados para realizar la separación de este subgénero fueron la estructura y disposición del báculo y las glándulas reproductivas accesorias de los machos, descritas por Hooper (1958) y Linzey y Layne (1969), así como el mayor número de vértebras lumbares (19, Carleton 1980) y la falta de gancho acrosomal en los espermatozoides (Linzey y Layne 1974). Hooper (1968) reconoció cuatro especies, *P. lepturus*, *P. lophurus*, *P. simulatus*, e incluyó a *P. ixtlani* y mencionó que los individuos pertenecientes al subgénero *Habromys* son un grupo diferente, posiblemente taxones relictos. Hall (1981) ubicó a *P. ixtlani* descrita por Goodwin (1964) como subespecie de *P. lepturus* e incluyó a *P. chinanteco* descrita por Robertson (1976). La evidencia sistemática con que se contaba hasta mediados de los años 80 sostenía que existía una ancestría común entre las especies del género *Habromys* con aquellas pertenecientes al género *Neotomodon* y/o *Podomys* (Hooper y Musser 1964, b; Carleton 1980; Stangl y Baker 1984).

Sin duda, el trabajos más completo hasta ahora acerca del género *Habromys* es el realizado por Carleton et al. (2002), en donde además de describir una nueva especie para la Faja Volcánica Transmexicana (*Habromys delicatulus*, la especie más pequeña del grupo), se realizó una revisión de la definición de las especies y se analizaron los patrones de diversidad de otros mamíferos terrestres confinados a los bosques húmedos de Mesoamérica. En este mismo trabajo se reconoció a *H. ixtlani* como especie distinta de *H. lepturus* y se sugirió que *H. chinanteco* por su tamaño y forma sea especie sinónima de *H. simulatus*, sin embargo, retienen a las seis especies hasta ese momento reconocidas y mencionan que es necesario buscar más evidencias que apoyen esta hipótesis.

Este género es considerado como raro, pues la mayoría de las especies son de distribución muy restringida, varias de las cuales aparentemente se encuentran en riesgo de extinción (v. gr. *H. simulatus* y *H. lepturus*, Bailie 1996 a, b; *H. ixtlani*, Sánchez-Cordero 2005). La mayoría de las especies del género tienen hábitos arborícolas, lo que las ha hecho difíciles de coleccionar (Robertson y Musser 1976) y por lo tanto el número de especímenes que se conocen de cada una es reducido, particularmente de *H. chinanteco*, del cual se conocen sólo cinco especímenes, y *H. delicatulus*, con sólo siete individuos.

Esta restricción al hábitat, la diferenciación evolutiva de las poblaciones y la complejidad del entendimiento de las relaciones taxonómicas entre las unidades que componen el género, lo hacen un modelo idóneo para el estudio profundo de las relaciones sistemáticas y biogeográficas de las faunas de los bosques mesófilos de Mesoamérica. Por esto, el presente proyecto tiene como objetivo el reconocer los patrones de variación morfológica de las especies del género *Habromys*, analizar las relaciones filogenéticas con base en caracteres moleculares, e interpretar estas evidencias desde un punto de vista biogeográfico, que ayude a comprender la dinámica evolutiva de las faunas asociadas a estos ambientes.

Esta tesis consta de tres capítulos y una última sección que incluye la discusión general de los tres capítulos y conclusiones generales.

El primer capítulo corresponde a un trabajo acerca de la distribución de una nueva especie en el sur de la Faja Volcánica Transmexicana (Romo et al. 2005). Recientemente fue encontrada y descrita una especie más para la Faja Volcánica Transmexicana (Sierra de Taxco, Guerrero), conocida como *H. schmidlyi*. Esta especie se distingue de *H. delicatulus* por ser de tamaño mayor y se encuentra aislada geográficamente del resto de las especies del género (Romo et al. 2005). Durante la realización de este estudio surgió el interés por realizar un estudio que permitiera conocer la filogenia de este género tan poco estudiado y con tantos taxones reconocidos en los últimos tiempos.

El segundo capítulo versa sobre la filogenia y la diversificación del género *Habromys* en Mesoamérica. El estudio de León-Paniagua et al. (2007) presenta una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas del género con base en secuencias de DNA mitocondrial (ND3- ND4), en donde se define a *Habromys* como un grupo monofilético y como grupo hermano del género *Peromyscus*, incluso más cercano que del género *Podomys*

como lo han sugerido otros autores (Carleton 1980; Carleton et al. 2002). Dentro de *Habromys*, el grupo que se separa primero lo constituye *H. simulatus* especie que tiene una amplia distribución dentro de la Sierra Madre Oriental. En este estudio se separan en ramas diferentes *H. ixtlani* de *H. lepturus*, proponiéndose como dos unidades de historia independientes; además se rechaza que *H. chinanteco* sea especie sinónima de *H. simulatus* ya que la primera, muestra mayor cercanía con *H. lepturus*. Se encontró una estrecha relación de *H. delicatulus* con *H. schmidlyi*; en ambos casos (*H. ixtlani*-*H. lepturus* y *H. delicatulus*-*H. schmidlyi*) se sugirió la existencia de una reciente separación, así como la división de *H. simulatus* y *H. lophurus* en dos especies respectivamente.

En el tercer capítulo se revisó la historia taxonómica, clasificación, historia natural y distribución de los roedores arborícolas del género *Habromys* en Mesoamérica. Utilizando 26 medidas craneales en una muestra de más de 300 ejemplares de museo, se analizó la variación geográfica y no geográfica de las diferentes poblaciones. Se encontró que el género *Habromys* está constituido por nueve especies monotípicas, incluidas dos nuevas especies, que son descritas en este trabajo. Se presentan caracteres diagnósticos de *Habromys simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. chinanteco*, *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus* y *Habromys* sp. nov. 2. La información morfométrica apoya en casi todos los casos a la información obtenida por análisis moleculares. La distribución de *H. simulatus* y de *H. lophurus* es más restringida de lo que se pensaba hasta ahora. Se incluye una clave de las especies del género. Se proponen nuevos nombres comunes para diferenciar a estos roedores del género *Peromyscus*. Se describen las siete especies reconocidas, además de las dos nuevas especies para Oaxaca, México y Sierra de las Minas, Guatemala.

Resumen

Los roedores arborícolas del género *Habromys* (Rodentia: Cricetidae, Neotominae) están entre los roedores Neotropicales más pobremente conocidos. En el primer capítulo de esta tesis se describe una nueva especie de roedor del género *Habromys*, *H. schmidlyi* de Guerrero y del Estado de México. Se encontraron afinidades cercanas de la nueva especie con *H. simulatus* y *H. chinanteco*. Sin embargo, una gran diferenciación morfométrica y un marcado aislamiento geográfico son evidentes. Se describe la estructura peneal y el cariotipo básico. Con el propósito de conocer las relaciones de parentesco entre las especies, investigamos las relaciones filogenéticas entre las especies de *Habromys* utilizando 1331 pares de bases alineadas de los genes mitocondriales ND3 y ND4. Las secuencias fueron obtenidas de 30 individuos representantes de las siete especies de *Habromys* existentes. Se realizaron análisis de parsimonia, máxima verosimilitud y bayesianos. Se confirmó la monofilia del género *Habromys*. Los datos obtenidos soportan fuertemente la existencia de cuatro clados mayores dentro del género: *H. simulatus*, *H. delicatulus* más *H. schmidlyi*, *H. lepturus* más *H. chinanteco* e *ixtlani*, y *H. lophurus*. Sin embargo, todos los análisis soportan que *H. simulatus* y *H. lophurus* están compuestos por dos diferentes taxa cada uno. También se confirma que *H. ixtlani* es la especie hermana de *H. lepturus* y *H. chinanteco* es un sinónimo de *H. lepturus*. La sinonimia de *H. chinanteco* con *H. simulatus* no es confirmada en este estudio. Los presentes datos sugieren que la biogeografía del grupo podría incluir eventos de amplia dispersión en escenarios pre-pleistocénicos, y subsecuentes eventos vicariantes en Mesoamérica. Nosotros proponemos un árbol filogenético como una hipótesis de trabajo con la cual, hipótesis filogenéticas y biogeográficas pueden ser probadas con datos genéticos, morfológicos y ecológicos adicionales. También se revisó la historia taxonómica, la clasificación, la historia natural y la distribución del género. Utilizando 26 medidas craneales en una muestra de más de 300 ejemplares de museo, se analizó la variación geográfica y no geográfica de las diferentes poblaciones. Se encontró que el género *Habromys* está constituido por nueve especies monotípicas, incluidas dos nuevas especies, que son descritas en este trabajo. Se presentan caracteres diagnósticos de *Habromys simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. chinanteco*, *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus* y *Habromys* sp. nov. 2. La información morfométrica apoya en casi todos los casos a la información obtenida por nuestros análisis moleculares. La distribución de *H. simulatus* y de *H. lophurus* es más restringida de lo que se pensaba hasta ahora. Se incluye una clave de las especies del género. Se proponen nuevos nombres comunes para diferenciar a estos roedores de aquellos pertenecientes al género *Peromyscus*.

Abstract

The arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Muridae) are among the most poorly known Neotropical rodents. In the first chapter we describe a new mouse species in the genus *Habromys*, *H. schmidlyi* from the Mexican states of Guerrero and Estado de México, is described. Closest affinities of the new species are with *H. simulatus* and *H. chinanteco*, although high morphometric differentiation, and ample geographic isolation are evident. Penis structure and basic karyotype of the new species are described. We investigated the species-level phylogenetic relationships among the seven described *Habromys* species using 1331 aligned bases from the mitochondrial ND3 and ND4 region. The monophyly of the genus *Habromys* within the peromycine was verified. Furthermore, four major clades within the genus are clearly distinguished: *H. simulatus* from Sierra Madre Oriental and the closely associated Sierra Mazateca; *H. delicatulus* and *H. schmidlyi* from the Transvolcanic belt; *H. lepturus*, *H. chinanteco*, and *H. ixtlani* from the northern Oaxacan highlands; and *H. lophurus* from Nuclear Central America. Within species, the analyses suggest that *H. simulatus* and *H. lophurus* are each composed by two different taxa; *H. ixtlani* is the sister species of *H. lepturus*; *H. lepturus* and *H. chinanteco* are conspecific; and *H. delicatulus* and *H. schmidlyi* are also conspecific. We also reviewed the taxonomic history, natural history, and distribution of the genus. Using 26 cranial measurements in a sample of more than 300 museum specimens, we analyzed geographic and non-geographic variation among populations. We found that *Habromys* is composed of nine monotypic species, two of which are new and described herein. We present diagnostic characters for *Habromys simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. chinanteco*, *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus*, and *Habromys* sp. nov. 2. Morphometric information supports in most instances the findings using mitochondrial DNA sequences. The distribution of *H. simulatus* and *H. lophurus* is more restricted than previously thought. We include an identification key for the species, as well as new common names for differentiating *Habromys* from *Peromyscus*.

A new species of *Habromys* (Rodentia: Neotominae) from México

Esther Romo-Vázquez, Livia León-Paniagua,* and Oscar Sánchez

(ERV, LLP) Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera," Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria,
Coyoacán A. P. 70-399, D. F., México, 04510, e-mail: llp@hp.ciencias.unam.mx;
(OS) Avenida Ixtlahuaca 609, Col. Sor Juana Inés de la Cruz, Toluca 50040,
Estado de México, México

Abstract.—A new mouse species in the genus *Habromys*, *H. schmidlyi*, from the Mexican states of Guerrero and Estado de México, is described. Closest affinities of the new species are with *H. simulatus* and *H. chinanteco*, although strong morphometric differentiation and ample geographic isolation are evident. Penis structure and the basic karyotype of the new species are described.

Resumen.—Se describe una nueva especie de roedor del género *Habromys*, *Habromys schmidlyi* de Guerrero y del Estado de México. Se encontraron afinidades cercanas de la nueva especie con *H. simulatus* y *H. chinanteco*. Sin embargo, una gran diferenciación morfométrica y un marcado aislamiento geográfico son evidentes. Se describe la estructura peneal y el cariotipo básico.

The genus *Habromys* (Rodentia: Neotominae) currently includes six species: *Habromys lepturus*, *H. ictlani*, *H. lophurus*, *H. simulatus*, *H. chinanteco*, and *H. delicatulus* (Carleton et al. 2002). They are relatively rare mice inhabiting moist middle- to high-elevation forests, and have a patchy distribution in México and Central America. They were formerly considered a subgenus of *Peromyscus* (Hooper & Musser 1964), but Carleton (1980, 1989) ranked *Habromys* as a full genus on the basis of a modal number of 13 ribs and 20 thoracolumbar vertebrae, the structure and arrangement of the baculum and accessory reproductive glands, and spermatozoa lacking an acrosomal hook. Body size varies from 168 to 285 mm; total length measurements for each species are: *H. lepturus*, 210–285; *H. ictlani*, 210–273; *H. lophurus*, 207–213, *H. simulatus*, 168–179; *H. chinanteco*, 191–211 and *H. delicatulus*, 148–163 (Merriam 1898, Osgood 1904, Musser 1969, Robert-

son & Musser 1976, Hall 1981, Carleton et al. 2002).

We collected 11 specimens of a small mouse at several localities in humid montane forests during a field survey conducted by personnel of the Museo de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM (MZFC) in the Sierra de Taxco (Fig. 1). This 360 km long mountain range straddles the Mexican states of Guerrero and Estado de México, with maximum elevations from 2520 to 2700 m (Figueroa de Contín 1980, Morales & Navarro 1991). The area is characterized by a relatively cool and very wet climate year-around, and the predominant vegetation is montane cloud forest. The dominant tree species are oaks including *Quercus affinis*, *Q. seytophila*, *Q. laurina* and *Q. castanea* (Valencia 1995), often covered with abundant epiphytes like orchids, ferns, and bromeliads. Oak forests occur at elevations from 2100 to 2200 m; other dominant species are *Quercus magnolifolia*, *Q. obtusata*, *Arbutus xalapensis* and *Juniperus flaccida* (Valencia 1995).

* Corresponding author.

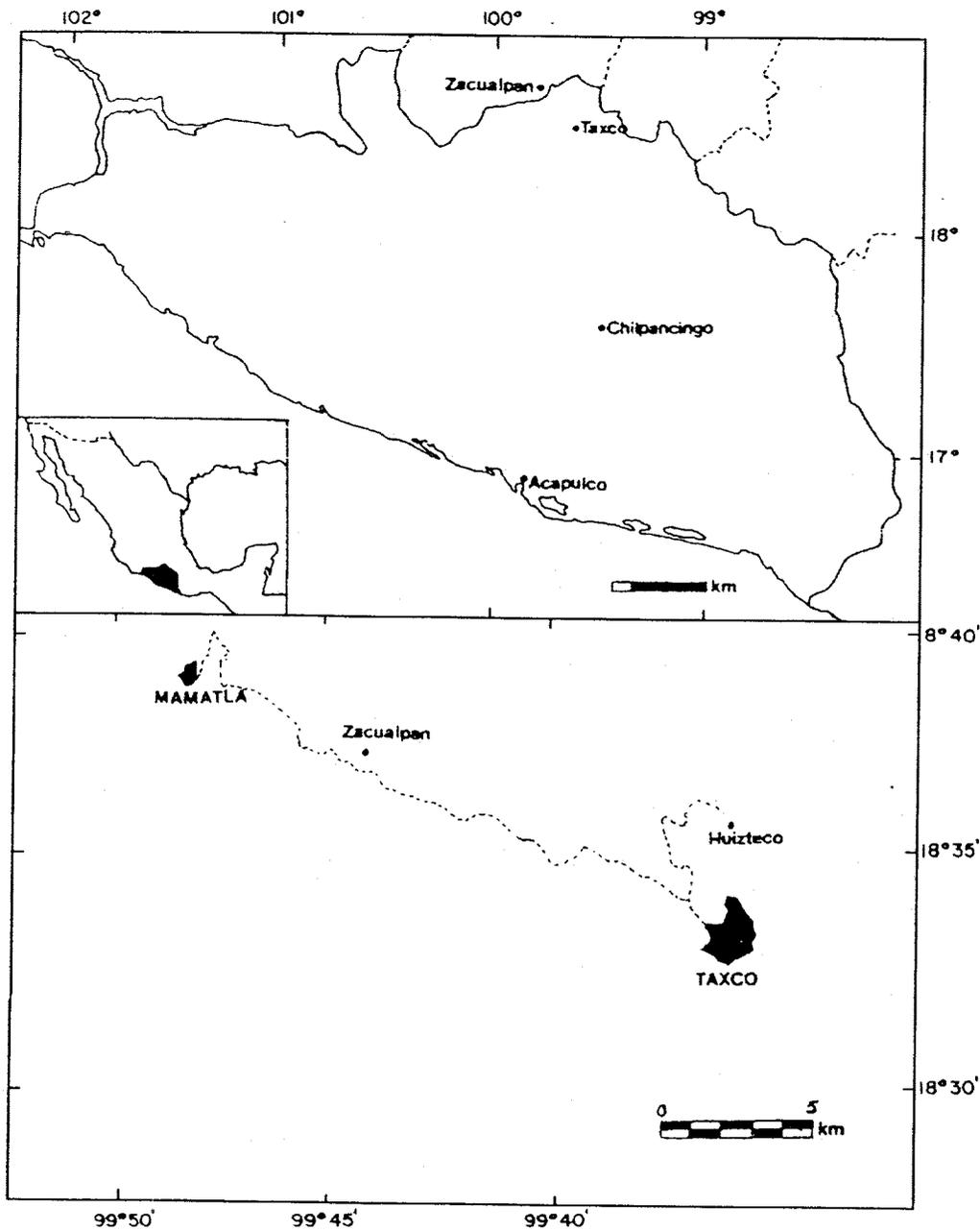


Fig. 1. Map of the study area in northern Guerrero and southern Estado de México showing collecting localities (modified from Morales and Navarro 1991).

Upon failure to readily identify our specimens as any previously described taxon, more detailed comparisons with members of the genus suggested the existence of an undescribed species that we name and describe herein.

Materials and Methods

Field work was done from July 1986 to July 1994 at the Sierra de Taxco (18°33'–

18°41'N, 99°36'–99°44'W) in the Mexican states of Guerrero and Estado de México, within a triangle formed by the cities of Ixcateopan and Tetipac in Guerrero and Zacualpan in Estado de México. Specimens of the new species came from several localities within that area. All specimens ($n = 11$) were caught in Sherman traps baited with oats, wheat, corn, and sorghum. 737 traps were placed in subsurface gaps be-

vc
tw
10
ab
tru
Sp
sk
M
06
sej
wa
pe
cle
KC
in
(D
Dy
pai
im
(19
:
bro
per
stai
gre
tre
of
mu
me
div
V
dial
0.0
sku
gor
acr
arcl
beh
(LN
betw
ante
poin
side
of
: plat
teric
gor
side
left
tend

tween and under exposed tree roots, and 105 traps were supported on wire shelves about two or three m above ground level on trunks of trees (Sánchez-Herrera 1996). Specimens were prepared as standard skin-skeleton preparations, and deposited at MZFC. Penises of some specimens (MZFC 06070, 06071 and 06074) were preserved separately. One individual (MZFC 06071) was used for the study of the external appearance of the glans penis which was cleared with an aqueous solution of 5% KOH, and stained with alizarin red diluted in an aqueous solution of CH₃-COOH (Dingerkus & Uhler 1977, Taylor & Van Dyck 1985). A standard karyotype was prepared from bone marrow cells of one specimen (MZFC 06074), following Patton (1967).

Specimens representing all known *Habromys* species were used in our study (Appendix 1). We included only adults in our statistical analysis, as estimated by the degree of fusion of cranial sutures. We did not treat males and females separately because of the scarcity of specimens (e.g., *H. simulatus*, is known from only seven specimens and *H. chinanteco* from only five individuals).

We took 17 cranial measurements using dial calipers (CD-6") accurate to the nearest 0.01 mm, as follows: greatest length of skull (GLS), the occipitonasal length; zygomatic breadth (ZYB), outside points across squamosal portion of zygomatic arch; width of braincase (WBC), taken just behind zygomatic arches; length of nasals (LN), the greatest length along the suture between the nasals; length of rostrum (LR), anterior edge of premaxilla to anteriormost point in orbit; width of rostrum (WR), outside points on capsular projections in front of zygomatic plates; width of zygomatic plate (WZP), the least distance between anterior and posterior edges of the inferior zygomatic root; length of diastema (LD), inside right point on posterior curvature of left incisor, just above premaxillary, and extending left point to enamel-dentine junction

(gum line) on anterior face of left M1; length of incisive foramen (LIF), inside right point at anterior end of left incisive foramen and extending left point to posterior end of foramen; breadth of incisive foramina (BIF), inside points on outer edges of foramina at premaxillary-maxillary suture; length of hard palate (LHP), at the level of mesopterygoid fossa and closing right point to posterior end of left incisive foramen; breadth of palate between M1s (BM1s), inside points on medial borders of first molars (at the level of protocones); breadth of palate between M3s (BM3s), inside points on medial borders of third molars (at the level of protocones); width of mesopterygoid fossa (WMF), inside points on medial edge of the fossa, near the junction of the palatine and pterygoid bones; breadth across the incisor tips: (BIT), outside points on the lateral surface of the upper incisors, just above their cutting edge; length of maxillary toothrow (LMAX), crown length, taken on upper right molars, right outside point on posterior of M3 and closing left point to enamel-dentine junction on anterior face of M1; length of auditory bulla (LAB), the anteroposterior length of the bulla. The four conventional external measurements were taken.

We did our statistical calculations using the program Statistic (Version 4.5, 1995). We used natural logarithms of all measurements to reduce the influence of overall cranial size during the analysis. A variance-covariance matrix was built and a Principal Component Analysis (PCA) was performed. Three components were retained for analysis, as well as the corresponding scores of the specimens. The same analysis was performed for external measurements (Zar 1999).

The most relevant variables were identified in each component, and univariate statistics were calculated to assess intersample differences. Kruskal-Wallis tests were used to assess differences between group means for cranial and external measurements.

Table 1.—Cranial, dental, and external measurements of species of *Habromys*.

Measurements	Holotype	<i>Habromys schmidlyi</i>			<i>Habromys delicatulus</i>		
		Mean \pm SD	Range	n	Mean \pm SD	Range	n
Length of skull	23.6	23.4 \pm 0.3	22.8–24.0	10	22.7 \pm 0.4	22.1–23.3	5
Zygomatic breadth	11.6	11.8 \pm 0.2	11.4–12.0	10	11.7 \pm 0.3	11.4–12.2	5
Width of braincase	11.2	11.0 \pm 0.2	10.5–11.5	10	10.9 \pm 0.2	10.7–11.3	5
Nasal length	8.7	8.5 \pm 0.1	8.3–8.7	10	7.9 \pm 0.4	7.0–8.6	5
Length of rostrum	7.2	7.0 \pm 0.4	6.3–7.7	10	7.3 \pm 0.2	7.0–7.7	5
Width of rostrum	3.4	3.5 \pm 0.2	3.2–4.0	10	3.9 \pm 0.1	3.9–4.0	5
Width of zygomatic plate	1.7	1.7 \pm 0.1	1.4–1.9	10	1.6 \pm 0.06	1.5–1.7	5
Length of diastema	5.7	5.7 \pm 0.2	5.3–6.0	10	5.7 \pm 0.2	5.5–5.9	5
Length of foramina	4.5	4.3 \pm 0.1	3.9–4.6	10	4.6 \pm 0.1	4.4–4.7	5
Breadth of foramina	1.7	1.6 \pm 0.1	1.5–1.8	10	1.6 \pm 0.06	1.5–1.7	5
Palatal length	3.3	3.5 \pm 0.2	3.2–3.7	10	3.4 \pm 0.1	3.3–3.5	5
Palatal breadth M1	2.6	2.6 \pm 0.1	2.4–2.8	10	2.5 \pm 0.1	2.4–2.6	5
Palatal breadth M3	2.7	2.6 \pm 0.1	2.4–2.8	10	2.3 \pm 0.2	2.1–2.5	5
Mesopterygoid fossa width	1.4	1.5 \pm 0.1	1.4–1.6	10	1.5 \pm 0.07	1.4–1.6	5
Incisor tips breadth	1.5	1.4 \pm 0.1	1.3–1.6	10	1.28 \pm 0.07	1.20–1.40	5
Maxillary toothrow length	3.4	3.4 \pm 0.2	3.1–3.6	10	3.34 \pm 0.08	3.24–3.46	5
Length of bulla	4.6	4.6 \pm 0.2	4.3–4.8	10	4.31 \pm 0.2	4.1–4.5	5
Total length	160	158.0 \pm 8.7	144–167	9	156 \pm 5	148–159	5
Tail length	75	81.6 \pm 5.7	72–89	9	78 \pm 2	74–81	5
Hind foot length	19	19.6 \pm 0.6	19–21	10	19.2 \pm 0.7	18–20	5
Ear length	20	19.1 \pm 1.4	16–21	10	19.4 \pm 0.7	18–20	5

Smithe's (1975) color guide was used to assess variation in color.

Habromys schmidlyi, new species

Figs. 2–3, 9; Appendix 1

Holotype.—Adult female, collected 7 July 1994 by Livia León Paniagua (original number 003HAB); prepared as a stuffed skin with skull and postcranial skeleton (tibia fibula and left femur missing). The general condition of both skin and skull is good. The holotype is deposited in the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (Catalog Number: MZFC 06073).

External measurements recorded (in mm) on the skin tag include total length, 171; tail length, 89; hindfoot length, 19; and ear, 20. The mass is 15 g.

Type locality.—Km 8 on Zacualpan-Mamatla road, Municipio Almoloya de Alquiciras, Estado de México, México (18°43'N, 99°46'W), elevation 1870 m.

Diagnosis.—This is the second smallest known species of the genus *Habromys* (to-

tal length 171 mm; occipitonasal length 24 mm; rostral length 7.27 mm; incisiva foramina 4.46 mm; maxillary toothrow 3.53 mm; mean mass of adults 13.5 g). Smaller than *Habromys simulatus* and *H. chinanteco*, but similar in general body proportions (Table 1); larger than *H. delicatulus*. *Habromys schmidlyi* is readily distinguishable from the considerably larger *H. lepturus*, *H. ixtlani* and *H. lophurus*.

The following combination of characters distinguishes *Habromys schmidlyi* from all other species in the genus (Table 1, Fig. 2): small body size, tail sharply bicolored, above black and below white, slightly penicillate (approximately 6 mm) at the tip, long relative to body length (averaging 50%), and covered with relatively long hair; dorsal pelage chestnut brown, with a narrow dusky area mid-dorsally; ventral pelage white, usually with a narrow yellow collar and a pale ochraceous-buff lateral line; skull and teeth very small; braincase low but broad in the mastoid region; zygomatic plate wider than postpalatal region; mesop-

T
—
n
24
12
11.
9.
7.
4.
1.
5.
4.
1.0
3.1
2.0
2.9
1.5
1.7
3.8
4.9
187.5
96.5
22.5
17.5

teryg
nasal
Pa
there
06070
male,
collec
Juárez
Cerro
MZFC
crania
JJ, on
m; an
poster
skin, s
06074
MZFC
MZFC
cranial
skull a
ing Jul
8 road
tion.
Desc
er than

Table 1.—Extended.

<i>Habromys simulatus</i>			<i>Habromys chinanteco</i>			<i>Habromys lophurus</i>		
Mean \pm SD	Range	n	Mean \pm SD	Range	n	Mean \pm SD	Range	n
24.4 \pm 0.5	23.8–25.0	3	25.5 \pm 0.3	25.2–25.9	5	28.0 \pm 1.0	27.0–30.2	9
12.4 \pm 0.3	12.1–12.8	3	13.0 \pm 0.1	12.8–13.2	4	14.7 \pm 0.7	13.9–16.3	9
11.2 \pm 0.5	10.8–11.7	3	12.0 \pm 0.1	11.8–12.1	5	12.0 \pm 0.4	11.4–12.9	9
9.4 \pm 0.3	9.1–9.8	3	9.7 \pm 0.1	9.6–9.9	5	10.9 \pm 0.7	10.1–12.4	9
7.0 \pm 0.9	5.9–7.7	3	8.3 \pm 0.1	8.0–8.5	5	8.6 \pm 0.4	7.8–9.2	9
4.0 \pm 0.4	3.7–4.5	3	4.4 \pm 0.2	4.0–4.6	5	4.5 \pm 0.4	4.2–4.9	
1.9 \pm 0.1	1.8–2.1	3	1.9 \pm 0.0	1.8–1.9	5	2.3 \pm 0.1	2.2–2.7	9
5.9 \pm 0.1	5.7–6.0	3	6.2 \pm 0.2	6.0–6.6	5	6.9 \pm 0.2	6.6–7.5	9
4.4 \pm 0.3	4.0–4.6	3	4.8 \pm 0.1	4.5–4.9	5	5.8 \pm 0.4	5.3–6.8	9
1.6 \pm 0.1	1.4–1.8	3	2.0 \pm 0.1	1.8–2.1	5	2.1 \pm 0.1	2.0–2.4	9
3.8 \pm 0.1	3.6–3.9	3	4.2 \pm 0.1	4.0–4.4	5	4.4 \pm 0.2	3.9–4.6	9
2.6 \pm 0.0	2.5–2.6	3	2.6 \pm 0.0	2.6–2.8	5	2.8 \pm 0.3	2.3–3.3	9
2.9 \pm 0.0	2.8–2.9	3	2.9 \pm 0.0	2.8–3.0	5	3.2 \pm 0.2	2.9–3.6	9
1.5 \pm 0.2	1.2–1.7	3	1.7 \pm 0.1	1.6–1.8	5	1.9 \pm 0.0	1.8–2.0	9
1.7 \pm 0.3	1.4–2.0	3	1.7 \pm 0.1	1.5–1.9	5	2.5 \pm 0.3	2.1–3.0	9
3.8 \pm 0.0	3.7–3.8	3	3.9 \pm 0.1	3.8–4.1	5	4.6 \pm 0.2	4.2–5.0	9
4.9 \pm 0.2	4.6–5.2	3	4.5 \pm 0.1	4.4–4.7	4	5.0 \pm 0.1	4.9–5.3	9
187.5 \pm 13.4	178–197	2	197.2 \pm 9.9	191–212	4	218.2 \pm 9.5	200–230	7
96.5 \pm 0.7	96–97	2	109.5 \pm 8.2	103–121	4	115.7 \pm 6.0	105–125	7
22.5 \pm 0.7	22–23	2	23.3 \pm 0.4	23–24	4	23.4 \pm 0.5	23–24	7
17.5 \pm 2.1	16–19	2	17.6 \pm 0.4	17–18	4	19.0 \pm 0.0	19–19	7

terygoid fossa short and narrow; and large nasals and premaxillaries.

Paratypes.—In addition to the holotype, there are ten other specimens: MZFC 06076, male, skin only and MZFC 06077, male, skin, skull and postcranial skeleton, collected during June–July 1986 by Julio Juárez (JJ) and Esther Romo (ER) on the Cerro Huizteco, Guerrero at 2300 m; MZFC 06075, male, skin, skull and postcranial skeleton collected on July 1986 by JJ, on Km 5 road Zacualpan-Mamatla, 1870 m; and MZFC 06070, male, skin, skull and postcranial skeleton; MZFC 06072, female, skin, skull and postcranial skeleton; MZFC 06074, male, skull and postcranial skeleton; MZFC 06078, female, skeleton only; MZFC 6079, female, skin, skull and postcranial skeleton; MZFC 06080, female, skull and postcranial skeleton collected during July 1994 by Livia León and ER on Km 8 road Zacualpan-Mamatla, 1800 m elevation.

Description.—A small *Habromys*, smaller than *H. simulatus* (Table 1). The soft and

dense dorsal pelage is chestnut brown, with a narrow dusky stripe along the dorsal midline; mid-dorsal hairs average 8 mm long. Predominant dorsal color from snout to base of tail is chestnut brown. Individual hairs are bicolored, with basal one-third black and the remainder wood brown. Mid-lateral pelage is pale ochraceous buff (Smithe 1975). There is a moderately distinctive dark eye ring. Mystacial vibrissae are black on the base and silvery towards tip and extend appreciably beyond the dorsal rim of the pinnae when appressed to the side of the head. Ventral pelage is shorter than dorsal and white, this color extending to the sides of head. Most specimens have a pale yellowish collar. Pinnae are dusky and moderate in size, shorter than the hind foot (Fig. 2), externally darkly pigmented and covered by short, dusky brown hairs. The forefeet are relatively short, carpus and digits are white. Hind foot relatively large, the longest is clearly digit V, but subequal in length to II–IV. The pollex has a short and thick nail. Metatarsals covered with

Table 1.—Extended.

Measurements	<i>Habromys lepturus</i>			<i>Habromys ixtiani</i>		
	Mean \pm SD	Range	n	Mean \pm SD	Range	n
Length of skull	30.8 \pm 1.0	28.8–32.6	15	30.2 \pm 0.6	29.4–31.0	8
Zygomatic breadth	15.4 \pm 0.5	14.6–16.2	15	15.5 \pm 0.3	14.9–15.9	8
Width of braincase	12.6 \pm 0.3	12.0–13.3	15	13.0 \pm 0.3	12.5–13.4	8
Nasal length	12.3 \pm 0.5	11.3–13.2	15	11.8 \pm 0.4	11.2–12.5	8
Length of rostrum	9.7 \pm 0.9	8.3–11.5	15	9.3 \pm 0.5	8.6–10.1	8
Width of rostrum	4.7 \pm 0.4	4.0–5.4	15	4.6 \pm 0.2	4.3–5.1	8
Width of zygomatic plate	2.6 \pm 0.2	2.1–3.0	15	2.7 \pm 0.1	2.5–2.8	8
Length of diastema	7.8 \pm 0.3	7.1–8.3	15	7.7 \pm 0.3	7.1–8.1	8
Length of foramina	6.1 \pm 0.2	5.7–6.7	15	6.2 \pm 0.2	5.8–6.5	8
Breadth of foramina	2.2 \pm 0.2	1.9–2.2	15	2.1 \pm 0.1	1.9–2.3	8
Palatal length	5.0 \pm 0.3	4.4–5.5	15	4.6 \pm 0.2	4.4–5.0	8
Palatal breadth M1	2.9 \pm 0.1	2.7–3.3	15	3.1 \pm 0.2	2.9–3.4	8
Palatal breadth M3	3.2 \pm 0.4	2.9–3.6	15	3.4 \pm 0.2	3.1–3.6	7
Mesopterygoid fossa width	1.9 \pm 0.1	1.6–2.3	15	1.8 \pm 0.2	1.6–2.0	8
Incisor tips breadth	2.6 \pm 0.2	2.0–3.1	15	2.6 \pm 0.1	2.4–2.7	8
Maxillary toothrow length	5.1 \pm 0.2	4.7–5.4	15	4.9 \pm 0.1	4.7–5.1	7
Length of bulla	5.4 \pm 0.3	5.0–6.3	15	75.4 \pm 0.3	4.8–5.7	8
Total length	242.8 \pm 14.5	216–262	14	243.0 \pm 9.9	230–259	9
Tail length	124 \pm 12.1	103–137	14	120.4 \pm 8.0	110–131	9
Hind foot length	27.9 \pm 1.4	25–30	14	26.1 \pm 1.6	22–27	9
Ear length	21.5 \pm 1.8	17–24	14	21.7 \pm 0.4	20–22	9

short dark gray hairs; the digits are white; distal metatarsus and tops of digits clothed with silvery white hairs that terminate as a tuft of hairs arching over the claws and beyond their tips. Plantar tubercles are six in number, and the plantar surface is naked.

The tail is bicolored, dusky above and white below. Tail is slightly penicillate (hairs measuring approximately 6 mm long at the tail tip), long relative to body length (tail 89 mm; length head and body 82 mm) and covered with caudal hairs moderately long.

Habromys schmidlyi has thirteen ribs and 19 thoracolumbar vertebrae. It has a small skull (see Fig. 3) with short rostrum (30% of GLS), wide and not attenuated toward the nasal tips, low braincase and broad mastoid region (11.57); interorbital margins rounded. The zygoma are slender. The zygomatic plate is wider than the mesopterygoid fossa, which is truncate and narrow. The nasals and premaxilla are long. The incisive foramina extend to the anterior por-

tion of M1. The auditory bullae are large (4.80 mm) relative to size of the braincase.

The glans penis (Fig. 4; MZFC 06071) is a simple elongated structure, without spines or tubercles. The distal short tract is less than $\frac{1}{3}$ length of hind foot, and terminates in a rounded lobe. The meatus urinarius lies on the ventral side near the tip. The baculum is a slightly curved rod, its length approximately equal to the glans and about $\frac{1}{4}$ the length of the hind foot. The base is spatulate and moderately expanded laterally. The shaft is relatively thick throughout its length, and terminates in a distinct head that is capped by a layer of cartilage 0.2 to 0.3 mm. long. The baculum ends short of the tip of the glans. *Habromys lepturus*, *H. lophurus*, *H. delicatulus*, and *H. schmidlyi* exhibit similar phallic proportions (Carleton et al. 2002).

The karyotype from a specimen from Guerrero (MZFC 06074, Fig. 5) consists of $2n = 48$, and $FN = 74$, formula = 1 metacentric, 7 submetacentric, 6 subtelocentric,

Fig.
bromy
female
schmid
from 2

9 telc
and t
fers
scrib
be in
that

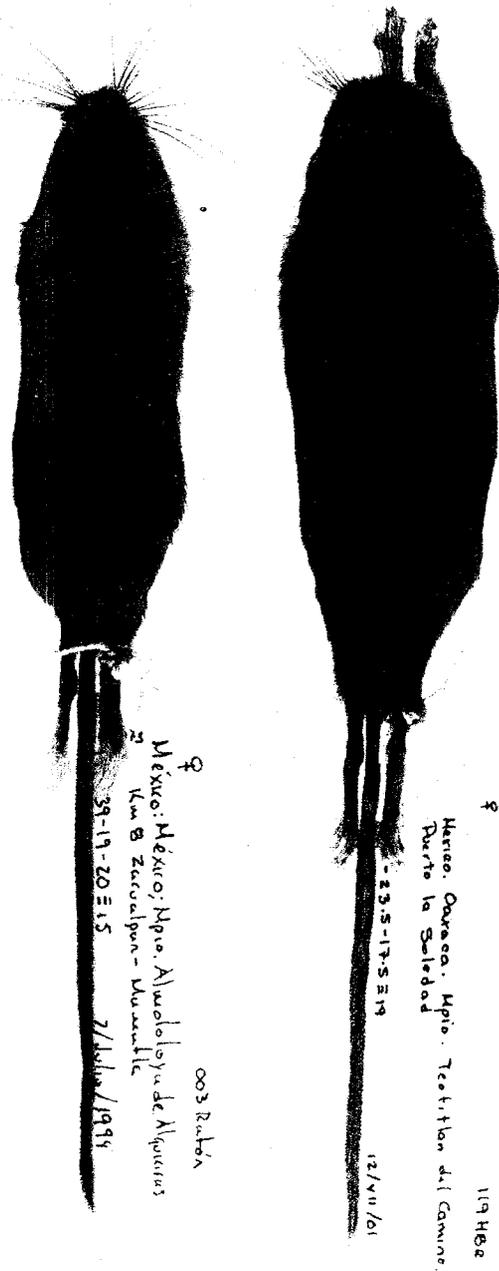


Fig. 2. Dorsal view of study skins of small *Habromys*. Right, *H. simulatus* (MZFC 08550), an adult female from Puerto La Soledad, Oaxaca. Left, *H. schmidlyi*, (MZFC 06073, holotype), an adult female from Zacualpan, Estado de México.

9 telocentric. The X is a large subtelocentric and the Y is a small metacentric, which differs from *H. lepturus* (FN = 68) as described by Rogers et al. (1984). This could be interpreted as supporting the hypothesis that *Habromys* shares a common ancestor

with the genera *Podomys* and *Neotomodon* (Stangl & Baker 1984).

Comparisons.—*Habromys schmidlyi* is a small member of the genus, smaller than *H. simulatus* but larger than *H. delicatulus* (Fig. 2, Table 1). It is similar to *H. lophurus* and *H. simulatus* in dorsal coloration and has a well-marked ochraceous lateral line. General coloration is paler than *H. chinanteco*, *H. lepturus*, and *H. ixtlani*, all of which are dark-gray dorsally and grayish-white ventrally. Both *H. simulatus* and *H. schmidlyi* have a yellowish pectoral spot. The tail of *H. schmidlyi* is bicolored, more conspicuously marked than in *H. simulatus*. The tails of the other species are unicolored.

In comparison to the other *Habromys* species, *schmidlyi* has a larger rostrum and a lower, less inflated braincase; a broader mastoid region; rounded margins of the supraorbital region; zygomata that converge anteriorly; and a wider zygomatic plate.

Habromys schmidlyi and *H. chinanteco* have a narrower and more truncated mesopterygoid fossa. In *H. schmidlyi* and *H. simulatus* the incisive foramina end near the middle of M1, while in *H. lophurus* and *H. lepturus* they end farther back, and in *H. chinanteco* they end anterior to M1. The nasals are larger than in *H. delicatulus*.

The glans resembles those described for *Podomys floridanus*, *Habromys lophurus*, *H. lepturus* (Hooper 1958), and *H. delicatulus* (Carleton et al. 2002); similarities include the absence of dorsal and ventral lappets and nonspinous epidermis of the glans penis. However, as Carleton et al. (2002) suggested, expanded analysis of this organ system is a profitable avenue for future systematic investigation. The structure of the phallus and complement of accessory glands reported for the smaller species *H. delicatulus* and *H. simulatus* reveal great variability in the reproductive features on which the subgenus was founded and upon which its diagnosis and elevation to generic status were argued.

The phenetic and statistical analyses revealed the uniqueness of these mice when

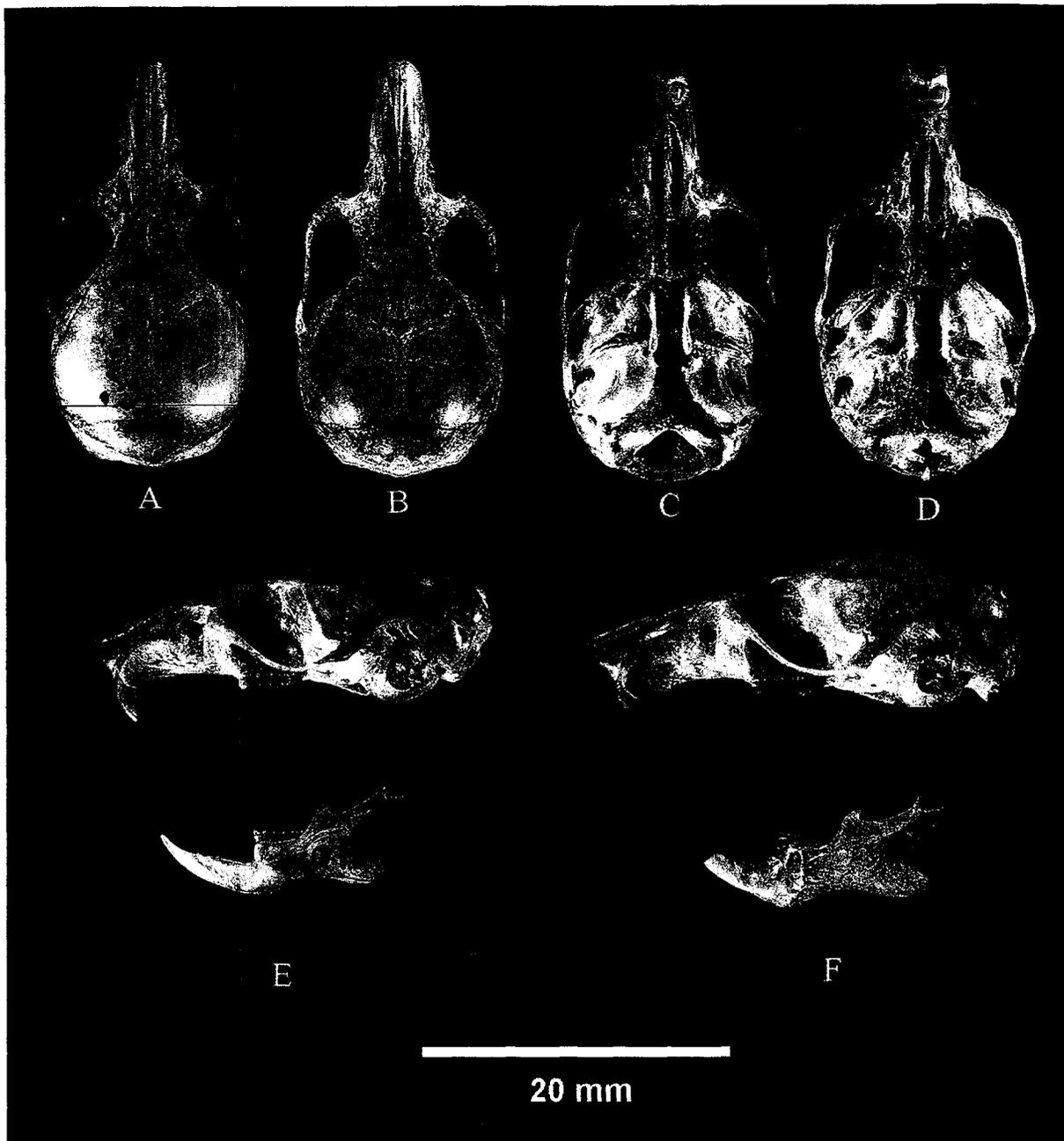


Fig. 3. Dorsal, ventral and lateral views of the cranium and mandible of an adult male *Habromys schmidlyi* (A,C,E) (MZFC 06073) from Zacualpan, Estado de México, and *H. similatus* (B,D,F) (MZFC 08550) from Puerto La Soledad, Oaxaca.

compared with all other *Habromys*. Table 2 shows that 80% of the total variance was explained by the first axis with the most relevant variables being nasals length, post-palatal length, breadth across incisor tips, width of mesopterygoid fossa, and width of zygomatic plate.

The first two axes combined account for

80.31% of the variance (Table 2, plotted in Fig. 6). The first component, accounting for 75.09% of the variation, shows positive loadings of similar magnitude for most variables, indicating that it is primarily size that is represented. *H. schmidlyi* is distinguished from other *Habromys* species by low scores on that axis (Fig. 6), reflecting

Fig.
schmid

Fig. 5

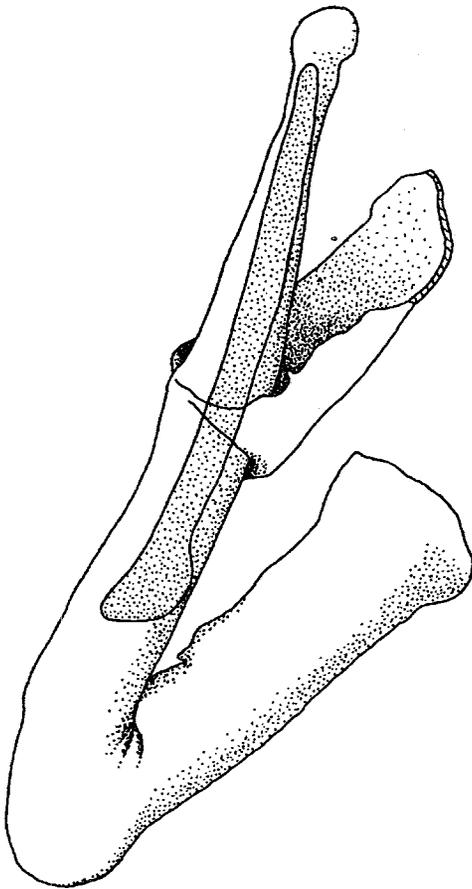


Fig. 4. Ventral view of glans penis of *Habromys schmidlyi* (MZFC 06071).

its smaller size. Component two (accounting for an additional 5.22% of total variation) contrasts individuals with broad zygomatic plates, postpalatal length short, and narrow incisor tips against individuals having the converse. Table 1 shows the statistical intervals of confidence for those variables separating *H. schmidlyi* from all other *Habromys*. The most significant are: width of M1, palatal breadth M3, width of zygomatic plate, maxillary toothrow length, nasal length, zygomatic breadth, breath across the incisor tips, total length, length of tail, hindfoot length, and length of ear. The broad M1 of this small rodent stands out (see Fig. 7).

Ecological notes.—*Habromys schmidlyi* is at least partly arboreal (Fig. 8), and is restricted to montane cloud forests at middle elevations. This habitat is characterized by a relatively cool and wet climate year-round. In the three localities where *H. schmidlyi* was found, the dominant tree species are oaks (*Quercus affinis*; Valencia 1995), often covered with epiphytes. The mice are also found on fallen dead trees. The specimens were live trapped with Sherman traps, but trapping data suggest that *H. schmidlyi* is not abundant. In 737 trap

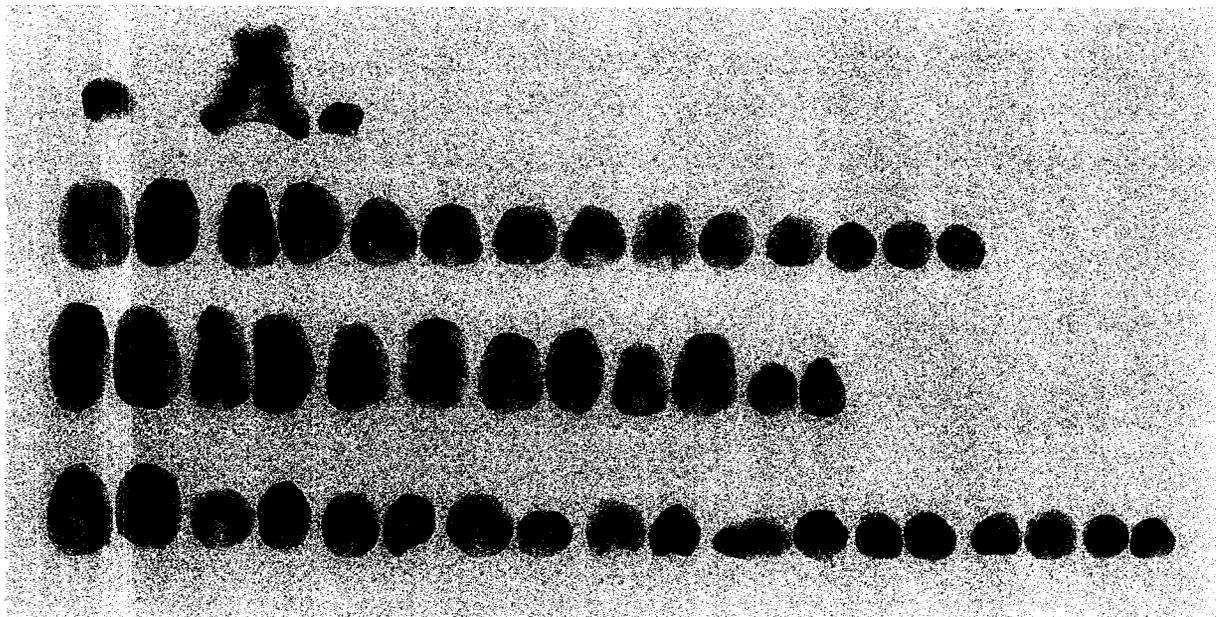


Fig. 5. Karyotype of *Habromys schmidlyi* (MZFC 06074).

Table 2.—Character loading on the first three components using log-transformed cranial measurements of 50 adult *Habromys*.

Cranial character	Component		
	1	2	3
Length of skull	0.068	0.109	0.079
Zygomatic breadth	0.058	-0.150	-0.575
Width of braincase	0.065	-0.028	0.018
Nasal length	0.065	0.070	-0.010
Length of rostrum	0.064	0.132	-0.068
Width of rostrum	0.060	0.091	-0.230
Width of zygomatic plate	0.064	0.911	0.209
Length of diastema	0.067	0.111	0.114
Length of foramina	0.065	0.077	0.060
Breadth of foramina	0.038	-0.494	-0.069
Palatal length	0.064	0.193	-0.045
Palatal breadth M1	0.053	-0.298	0.377
Palatal breadth M3	0.036	-0.678	0.248
Mesopterigoid fossa width	0.054	-0.176	-0.701
Incisor tips breadth	0.062	0.148	0.207
Maxillary tooththrow length	0.065	0.161	0.030
Length of bulla	0.060	0.024	0.210
Eigenvalue	14.267	0.991	0.748
Variance explained	75.09%	5.22%	3.94%

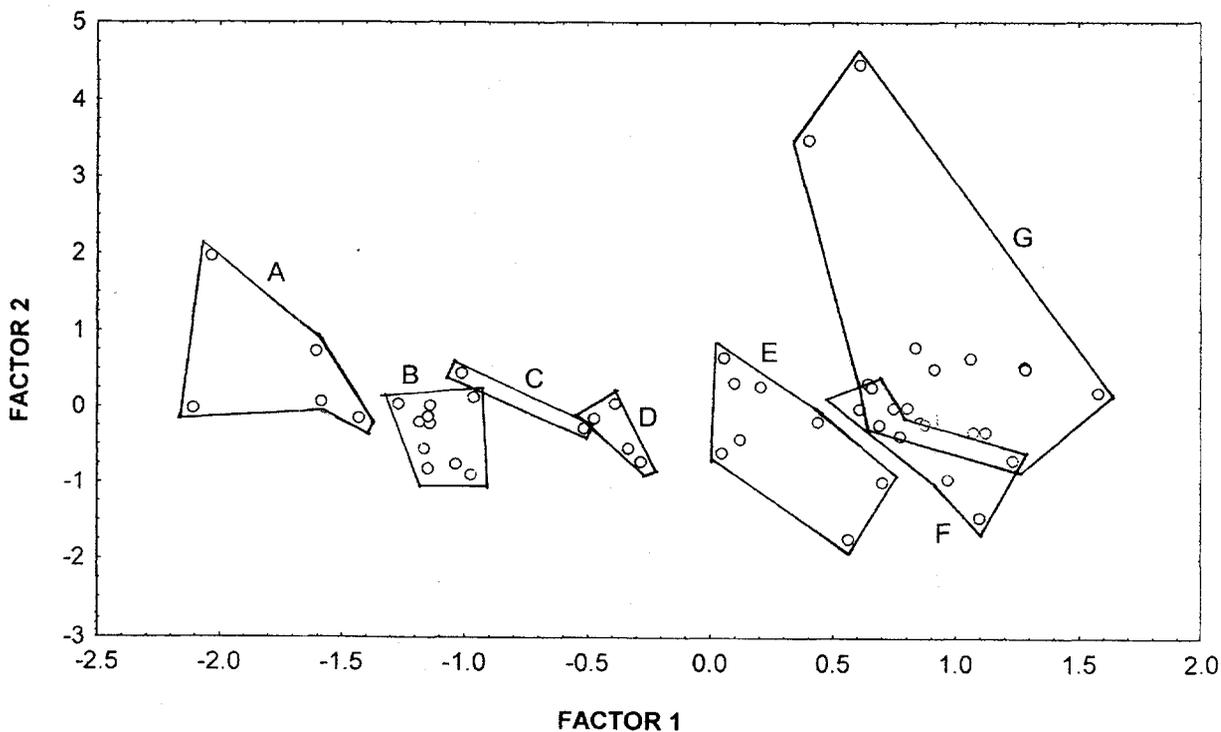


Fig. 6. Results of principal component analysis of cranial measurements. Scores for individual specimens of species of *Habromys* are plotted on components 1 and 2. A = *Habromys delicatulus*; B = *H. schmidlyi*; C = *H. simulatus*; D = *H. chinanteco*; E = *H. lophurus*; F = *H. lepturus*; G = *H. ixtlani*.



Fig. 7.
Habromys simulatus



Fig. 8.

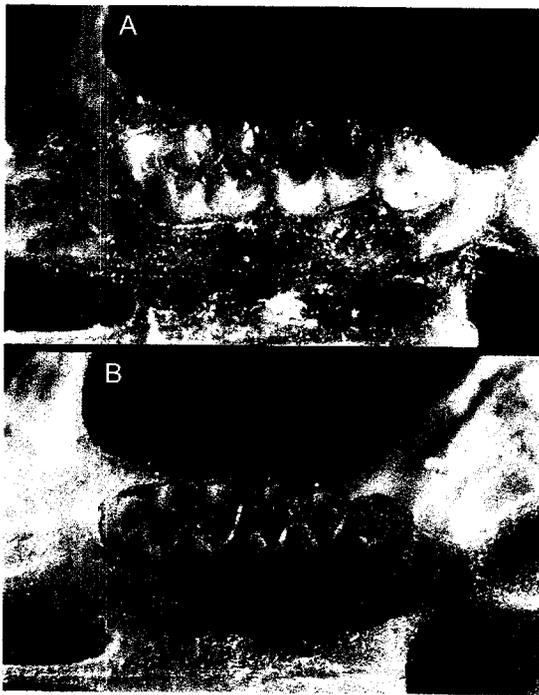


Fig. 7. Maxillary tooth row molar series of (above) *Habromys schmidlyi* (MZFC 06073) and (below) *H. similatus* (MZFC 08550).

nights at sites at 1870 m in elevation, only 15 mice were caught, 9 of which were *H. schmidlyi*. In a comparable effort at a higher elevation (2350 m), in 627 trap nights, 10 mice were caught, but only 2 were *H. schmidlyi*. One observation suggests that the mice use bromeliads as refuges and feed on mushrooms as well as the seeds, as nibbled residues of fungi were found in the trap. In June and July, when the mice were caught, there was no evidence of reproductive activity. Other species of rodents associated with *H. schmidlyi* at the localities are *Peromyscus aztecus*, *P. levipes*, and *Reithrodontomys megalotis* (see León and Romo, 1993).

Distribution.—Known from three localities in the Sierra de Taxco (see Paratypes), in northern Guerrero and southern Estado de México, México. All localities are situated on the Mexican Transvolcanic Belt.

Etymology.—We are pleased to name this species in honor of Dr. David J. Schmidly, in recognition of his contributions to the



Fig. 8. Adult male of *Habromys schmidlyi* in its habitat (MZFC 06070).

knowledge of Mexican mammals and his continuous support to the mammal collection at the Museo de Zoología, UNAM.

Phylogenetic relationships and biogeography.—According to Carleton (1980), the genus *Habromys* is monophyletic and closely related to other mountain-inhabiting rodent genera such as *Neotomodon* and *Podomys*. The distribution of these taxa suggests that Pleistocene shifts in forest cover rather than vicariant events have been important in their evolution. *Habromys* includes some of the lesser known small neotropical rodents. Only *H. ixtlani* is represented in collections in series sufficient to appreciate nongeographic variation. The small samples of *H. simulatus* and *H. chinanteco* clearly hinder decisive interpretation of their species status (Carleton et al. 2002). Our work suggests that, in terms of morphometric and anatomical comparisons, two main phylogenetic lineages may be found within *Habromys*, based on size. One is the small species group (*H. delicatulus*, *H. chinanteco*, *H. simulatus* and *H. schmidlyi*) and the other contains the large species (*H. lepturus*, *H. ixtlani* and *H. lophurus*). However, this separation apparent from phenetic comparisons needs to be confirmed from other kinds of evidence.

Geological and morphotectonic information (Ferrusquía-Villafranca 1998), the history of cloud forests (Rzedowsky 1996), and the associated faunas (e.g. Hernández et al. 1995), provide a useful framework to try to understand possible explanations of the phenetic patterns found. Cloud forests are patchily distributed along the main mountain masses in Mexico and Central America (Hernández et al. 1995), and *Habromys* is restricted to humid cloud forests. A separate species of *Habromys* is present in each of the main cloud forest patches in Mexico. *Habromys schmidlyi* occurs in one of the more humid western forests of the Transvolcanic Belt, and together with *H. delicatulus* occupies the southern Mesa Central. *Habromys simulatus* is restricted to Central Veracruz, from southern Hidalgo to

northern Oaxaca; *H. chinanteco* is in the Sierra de Juárez of northern Oaxaca where it is sympatric with *H. lepturus* and *H. ixtlani*; and *H. lophurus* occurs from southern Chiapas through central Guatemala to northern El Salvador. This pattern is similar to those exhibited by some taxa of birds (e.g., *Cyanolyca* and *Chlorospingus*; see Hernández et al. 1995), reptiles (e.g., *Anolis schiedii*; Nieto-Montes de Oca 1994) and butterflies (e.g., *Enantia*; Llorente 1984), as well as plants (e.g., *Magnolia*, and *Meliosma*; Luna et al. 1999). Although no species of *Habromys* is known from the Sierra Madre del Sur of Guerrero and Oaxaca, biogeographic congruence with other taxa suggest that one or more species may be present. Carleton et al. (2002) suggest that geologic, climatic, and biotic changes of the late Cenozoic left their imprint in the diversification of species of *Habromys*. In particular, the possible sister group relationship of *H. lophurus* and *H. lepturus*-*H. ixtlani* and its vicariant genesis concordant with the barrier imposed by the Isthmus of Tehuantepec merit exploration with other data.

Also, the Transverse Volcanic Belt constitutes the most important east-west mountain range on the American Continent. It is of enormous importance for understanding speciation of the Mexican biota (Halffter 1987). Cloud forest areas must have been more widely distributed in the past, and due to cyclic events of expansion and contraction, habitat-restricted organisms differentiated and speciated (Axelrod 1974, Steyermark 1950, Binford 1989).

Acknowledgments

We thank Michael Carleton (U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution), Robert Timm (University of Kansas), Ticul Álvarez (Instituto Politécnico Nacional) and Fernando Cervantes-Reza (Instituto de Biología, UNAM) for providing access to the collections under their care. Julio Juárez, Efraín Hernández García,

Gabriel
bio, M
queda
Navar
manus
Varga
histolo
provid
precia
and tl
Soto.
helped
suppor
Cienci
visit b
seum
ported

Axelrod
M
n
3
Binford
b
tl
Braun, I
E
E
Carleton
n
a
y
o
ig
ir
v
T
3
n
ir
ci
te
st
ir
l
Deevey,
g
N
ci
Dingerk
of

Gabriel Pérez-Quezada, Tiberio Monterrubio, Margarita Pérez and Laura Gómez Esqueda assisted in the field-work. Adolfo Navarro provided helpful comments on the manuscript. Irene Goyenechea and Barbara Vargas helped obtaining karyotypes and histological information. Susana Valencia provided vegetational information. We appreciate the photos of Antonio Hernández and the line drawings of Octavio Rojas-Soto. Ubaldo Guzmán and Esteban López helped with statistical analysis. Financial support was obtained from the Facultad de Ciencias and DGAPA, UNAM. The study visit by E. Romo to the U.S. National Museum and University of Kansas was supported by a grant from DGAPA, UNAM.

Literature Cited

- Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation.—*Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:280–334.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca.—*Ornithological Monographs* 43:vi + 418 pp.
- Braun, E. L. 1955. The phytogeography of unglaciated Eastern United States and its interpretation.—*Botanical Review* 21:297–375.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae.—*Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1–146 pp.
- . 1989. Systematics and evolution. Pp. 7–141 in G. L. Kirkland, Jr., & J. N. Layne, eds., *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)*. Texas Tech University Press, Lubbock, vi + 367 pp.
- , O. Sánchez, & G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Noetomiinae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests.—*Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(3):488–533.
- Deevey, E. S., Jr. 1949. Pleistocene research. 3. Biogeography of the Pleistocene, part I. Europe and North America.—*Bulletin of the Geological Society of America* 60:1315–1416.
- Dingerkus, G., & L. D. Uhler. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage.—*Journal of Stain Technology* 52(4):227–232.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. Pp 251–278 in T. Rammamorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa, comps., *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 792 pp.
- Figueroa de Contín, E. 1980. Atlas geográfico e histórico del estado de Guerrero. Fondo Nacional para las Actividades Sociales, Gobierno del Estado, Chilpancingo, Guerrero.
- Goodwin, G. G. 1964. A new species and a new subspecies of *Peromyscus* from Oaxaca, Mexico.—*American Museum Novitates* 2183:1–8.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, vol. 2, 2nd edition. John Wiley & Sons, New York, vi + 601–1181.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America.—*Annual Reviews of Entomology* 32–95.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro-Sigüenza, & B. P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation.—*Bird Conservation International* 5:251–277.
- Hooper, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*.—*Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 105:1–40.
- León-Paniagua, L., & E. Romo-Vázquez. 1993. Mastofauna de la Sierra de Taxco, Guerrero. Pp 45–64 in R. A. Medellín and G. Ceballos, eds., *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales No. I, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D. F.
- Linzey, A. V., & J. N. Layne. 1974. Comparative morphology of spermatozoa of the rodent genus *Peromyscus* (Muridae).—*American Museum Novitates* 2532:1–20.
- Llorente, B. J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Huebner (Lepidoptera:Pieridae).—*Folia Entomológica Mexicana* 58:1–207.
- Luna, I. 1984. Notas fitogeográficas sobre el bosque mesófilo de montaña en México. Un ejemplo en Teocelo-Cosautlán-Ixhuacán, Veracruz, México.—Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 127 pp.
- , O. Alcántara, D. Espinosa, & J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa.—*Journal of Biogeography* 26:1299–1305.

- Morales-Pérez, J. E., & A. G. Navarro-Sigüenza. 1991. Análisis de distribución de las aves en la Sierra Norte del Estado de Guerrero, México.—*Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoológica* 62:497–510.
- Musser, G. G. 1969. Notes on *Peromyscus* (Muridae) of México and Central America.—*American Museum Novitates* 2357:23–57.
- Nieto-Montes de Oca, A. 1994. Rediscovery and re-description of *Anolis schiedii* (Wiegmann) (Squamata: Polychridae) from Central Veracruz, México.—*Herpetologica* 50(3):325–335.
- Osgood, W. H. 1904. Thirty new mice of the genus *Peromyscus* from México and Guatemala.—*Proceedings of the Biological Society of Washington* 17:55–77.
- Patton, J. L. 1967. Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia: Heteromyidae).—*Journal of Mammalogy* 61: 708–714.
- Robertson, P. B., & G. G. Musser. 1976. A new species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae), and a new specimen of *P. simulatus* from southern México, with comment on their ecology.—*Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 47:1–8.
- Rogers, D. S., I. F. Greenbaum, S. J. Gunn, & M. Engstrom. 1984. Cytosystematic value of chromosomal inversion data in the genus *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae).—*Journal of Mammalogy* 65(3): 457–465.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México.—*Acta Botánica Mexicana* 35:25–44.
- Sánchez-Herrera, O. 1996. Una técnica para capturar mamíferos pequeños sobre árboles, evitando daños forestales.—*Vertebrata Mexicana* 1:17–23.
- Smithe, F. B. 1975. *Naturalist color guide*. The American Museum of Natural History, New York.
- Stangl, F. B., Jr., & R. Baker. 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic and classical data sets.—*Journal of Mammalogy* 65(4):643–654.
- Statistica V 4.5, 1995. Statsoft.
- Steyermark, J. A. 1950. *Flora of Guatemala*.—*Ecology* 31(3):368–372.
- Taylor, W. R., & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study.—*Cybiurn* 9(2):107–119.
- Valencia-Avalos, S. 1995. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México.—*Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México* 1,158 pp.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Press, Upper Saddle River, New Jersey, xix + 663 pp.

Associate Editor: Gary R. Graves

Appendix

Specimens examined in this study are deposited at the University of Kansas (KU); United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. (USNM); Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM); Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (ENCB); and Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC). As follows:

- H. lepturus* (5): IBUNAM (29841–29843; 29845 and 29849) México, Oaxaca, Llano de las Flores, Km 132 Tuxtepec-Oaxaca, Mpio. Atepec. KU (5) (124504–124507; 124511) Oaxaca, NW slope Cerro Zempoaltepec. IBUNAM (7) (28770–28773; 28775–28776) Km 134 Tuxtepec-Oaxaca, 13 Km W Atepec, Atepec.
- H. ixtlani* (1) IBUNAM (29883) Oaxaca, 14 Km SE Tlahuitoltepec, Mpio. Tlahuitoltepec. (7) (33624, 33626, 33629, 33599, and 35231–35233) Cerro Zempoaltepec, 4.5 Km N Sta. María Yacochi, Mpio. Tlahuitoltepec.
- H. lophurus* (9): KU (65495–65499; 65501; 65503) 7 Guatemala: 2 mi S San Juan Ixcay, Huehuetango dept. ENCB (59–60) México: Chiapas, Hacienda Cuatimoc; S Tapachula.
- H. chinanteco* (5): KU (124129–124132; 136589) México, Oaxaca: 31.6 Km S Vista Hermosa.
- H. simulatus* (2): USNM (55028–55029) México, Veracruz, Xico. KU (1) (83263) México, Veracruz, Zacualpan.
- H. delicatulus* (5): CNMA (25908, 22437–22438, 22440, 22442) México, Estado de México, Mpio. Jilotepec, Dexacaní Alto, 2 Km E and 3.5 km S Jilotepec, Cañada de la Ermita, 2570 m
- H. schmidlyi* (2) MZFC (06076–06077) México, Guerrero, Cerro el Huizteco, 4 Km NW Taxco. (1) (06075) Km 5 by road Zacualpan-Mamatla, Mpio. Almolooya de Alquiciras, Estado de México, México, (8) (06070–06074; 06078–06080) Km 8 by road Zacualpan-Mamatla, Mpio. Almolooya de Alquiciras, Estado de México, México

Rev

(MD)
Histor
(WT

In I
cus, E
specie
easteri
patche
high a
529) ti
bution
consid
the gr
*Hylom
dennic
curren
ton 19
in the
rica: fi
mount
nia; to
Africa
rundi,
this ra
highly
moist-*

Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands

Livia León-Paniagua^{a,*}, Adolfo G. Navarro-Sigüenza^a,
Blanca E. Hernández-Baños^a, Juan Carlos Morales^{b,1}

^a Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México DF 04510, Mexico

^b Center for Environmental Research and Conservation, Columbia University, MC 5557, 1200 Amsterdam Avenue, New York, NY 10027, USA

Received 25 October 2005; revised 30 June 2006; accepted 25 August 2006
Available online 7 September 2006

Abstract

The arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) are among the most poorly known Neotropical rodents. We investigated species-level phylogenetic relationships among the seven described *Habromys* species using 1331 aligned bases from the mitochondrial ND3 and ND4 regions. Sequences were obtained from 30 specimens of the seven known species of *Habromys* and we performed maximum parsimony, maximum likelihood, and Bayesian probabilities analyses. The monophyly of the genus *Habromys* within the Neotomines was verified. The northernmost *H. simulatus* is sister to the remaining species of the group; within the latter, the southernmost clade (Oaxaca to Central America) is sister to the Transmexican Volcanic Belt clade. Four major clades are clearly distinguished: *H. simulatus* from the Sierra Madre Oriental and the closely associated Sierra Mazateca; *H. delicatulus* and *H. schmidlyi* from the Transmexican Volcanic Belt; *H. lepturus*, *H. chinanteco*, and *H. ixtlani* from the northern Oaxacan highlands; and *H. lophurus* from Nuclear Central America. Within species, the analyses suggest that *H. simulatus* and *H. lophurus* are each composed by two different taxa. © 2006 Elsevier Inc. All rights reserved.

Keywords: Cricetidae; Neotominae; *Habromys*; Evolution; Mitochondrial DNA; Mesoamerica

1. Introduction

Mesoamerica, the area roughly included between Mexico and Panama (Llorente, 1996), is one of the most biologically complex regions of the world, due to its rich topography and a biogeographic history that involves events of biotic interchange and extensive diversification *in situ* due to climatic changes and geologic processes (Stehli and Webb, 1985; Ramamoorthy et al., 1998; Llorente, 1996). The mountains of Mesoamerica are currently recognized as a region of high levels of diversification and endemism for a multiplicity of taxa including plants (Luna et al.,

1999, 2001), insects (Halffter, 1976, 1987; Morrone and Márquez, 2001; Marshall and Liebherr, 2000), herpetofauna (Duellman, 1966, 1970; Flores Vilella and Goyenechea, 2000), birds (Hernández-Baños et al., 1995; Navarro et al., 2001; García-Moreno et al., 2004), and mammals (Conroy et al., 2001; Sullivan et al., 1997, 2000; Tiemann-Boege et al., 2000; Woodman and Timm, 1999).

The genus *Habromys* is a group of small, morphologically homogeneous, arboreal Neotomine mice (Musser and Carleton, 2005), that inhabit the highlands of northern Mesoamerica from central and southern Mexico through Guatemala, El Salvador, and Honduras (Carleton, 1989; Carleton et al., 2002). The genus has a patchy distribution, appearing to be restricted to humid montane forests, such as cloud and humid pine-oak forests (Carleton et al., 2002), between 1800 and 3150 m of elevation. This type of habitat requires specific ecological conditions, including steep

* Corresponding author. Fax: +52 555 622 4828.

E-mail address: llp@hp.ciencias.unam.mx (L. León-Paniagua).

¹ Present address: Division of Environmental Biology, National Science Foundation, 4201 Wilson Boulevard, Arlington, VA 22230, USA.

slopes and high humidity input from clouds and mist, and thus its fragmented distribution analogous to an archipelago (García-Moreno et al., 2004). These animals are rather rare where they occur (Romo-Vázquez et al., 2005), and given their arboreal habits and patchy distribution, most species are extremely hard to find, and therefore, poorly represented in natural history collections. Currently there are seven recognized species distributed in the mountain tops of the major mountain ranges of Mesoamerica, including *H. simulatus* from the Sierra Madre Oriental, *H. delicatulus* and *H. schmidlyi* from the Transmexican Volcanic Belt, *H. chinanteco*, *H. ixtlani*, and *H. lepturus* from the Sierra de Juárez in the northern Oaxaca highlands, and *H. lophurus* from Nuclear Central America (Chiapas to El Salvador, Fig. 1).

Osgood (1909) produced the first systematic evaluation of the group, recognizing a close affinity among the species *lepturus*, *lophurus*, and *simulatus*, including them within the genus *Peromyscus*, grouped with forms of the *P. mexicanus* complex. Hooper and Musser (1964), using mostly characteristics of the male phallus studied by Hooper (1958), were the first to recognize *Habromys* as a subgenus within *Peromyscus*. The uniqueness of this taxon was further corroborated by Linzey and Layne (1969, 1974) studying male reproductive structures and spermatozoa morphology, and by Carleton (1980) who refers to the atypical number of vertebrae of *Habromys*, elevating it to the genus rank, although later on he refers to it as a subgenus of *Peromyscus* once again (Carleton, 1989). Hooper (1968) suggested that these mice represent a relictual group whose divergence may date to an early stage during the evolution of the genus *Peromyscus*. The pattern of chromosome banding has been analyzed for *H. lepturus* (Rogers et al., 1984), suggesting that *Habromys* is related to several species of *Peromyscus*, *Podomys* and *Neotomodon*, but with ambiguity (Stangl and Baker, 1984). Other chromosomal characters

suggest a close relationship with *Peromyscus truei* (Stangl and Baker, 1984). Although relationships of *Habromys* with other Peromyscine rodents are unclear, it seems that it is more closely related to *Podomys* and/or *Neotomodon* than to *Peromyscus* (Carleton, 1980, 1989). This, however, remains to be critically tested using other sources of information (Carleton, 1980, 1989; Carleton et al., 2002), that will also help clarify evolutionary patterns among Neotomine rodents as a whole.

The systematic relationships among the members of *Habromys* also remain problematic. Goodwin (1964) described *ixtlani* as separate from the geographically closer *lepturus* due mostly to its larger size, however, Hooper (1968) considered them conspecific. Musser (1969) placed *ixtlani* as a subspecies of *lepturus* based on the degree of morphological differentiation and physical isolation, while Carleton et al. (2002) considered them distinct species. Robertson and Musser (1976) described the species *H. chinanteco*, that is sympatric with *H. lepturus ixtlani* in northern Oaxaca, and suggested that *H. simulatus* was its most closely related taxon due to their similar size. However, Carleton et al. (2002), based on their morphometric analysis, stated that the specific validity of *chinanteco* is weak, and may just be considered a synonym of *simulatus*. With respect to *H. lophurus*, both Robertson and Musser (1976) and Carleton et al. (2002) have indicated that populations from Chiapas are consistently smaller than those from Guatemala and El Salvador, but that this distinction may not warrant taxonomic recognition. More recently, the two smallest species of the genus have been described from mountain ranges within the Transmexican Volcanic Belt in central Mexico: *H. delicatulus* (Carleton et al., 2002) and *H. schmidlyi* (León-Paniagua and Romo-Vázquez, 1993; Romo-Vázquez et al., 2005). Together with *H. simulatus* and *H. chinanteco*, these taxa are the four smallest members of the genus and it has been suggested that they may

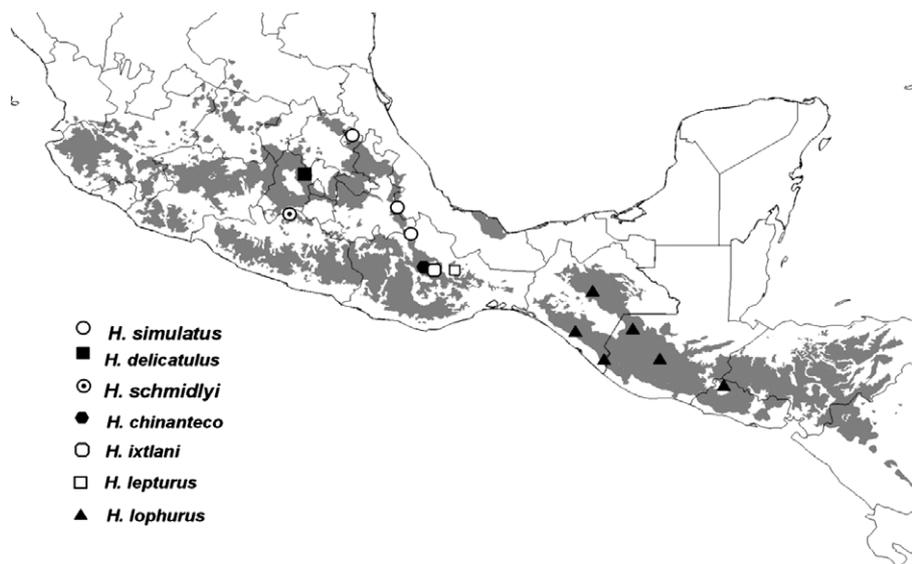


Fig. 1. Geographic distribution of the samples of *Habromys* used in this study. Underlying shading represents the humid montane forests of Mesoamerica according to WWF ecoregions (<http://www.wwf.org>).

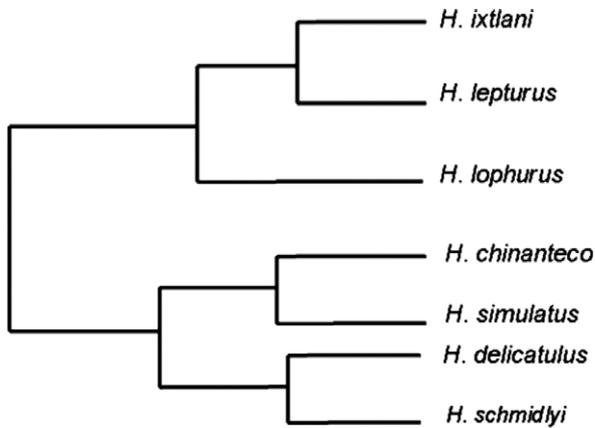


Fig. 2. Phenetic hypothesis of *Habromys*, as suggested by Carleton et al. (2002).

constitute a monophyletic assemblage sister to the one formed by the largest species (*H. ixtlani*, *H. lepturus*, and *H. lophurus*) (Carleton et al., 2002; Romo-Vázquez et al., 2005). The smallest forms appear to be exclusively arboreal and very rare, whereas the largest forms tend to be less arboreal and more common where they occur. The phylogenetic affinities suggested by the morphological studies represent some of the hypotheses to be tested, and are presented in Fig. 2. This figure is a modification of Carleton et al. (2002) UPGMA phenogram based on morphology, which they do not suggest is a phylogenetic tree, but it serves as a starting point to address relationships among the members of this genus.

The objectives of this study are to assess the monophyly of the genus *Habromys* with respect to other Neotomines and to propose based on molecular data, which is the sister taxon of the genus, to examine the phylogenetic relationships among its members based on mitochondrial DNA sequences, and to use the phylogenetic information to understand the patterns of diversification and biogeography of this group of rodents highly associated to cloud forests of Mesoamerica.

2. Materials and methods

2.1. Taxonomic sampling

The nucleotide sequence of the mitochondrial ND3, Arginine, tRNA, ND4L and ND4 genes (1331 bp) was analyzed for 30 individuals representing all species of *Habromys* and 15 other species as outgroups, all of which have been considered previously as putative close relatives of *Habromys* (e.g., *Podomys*, *Peromyscus*, and *Osgoodmys*; Carleton, 1980; Hooper and Musser, 1964; Stangl and Baker, 1984). For most specimens, DNA was isolated from heart, liver, or kidney tissue that had been frozen or preserved in the field. For 11 specimens of *Habromys*, DNA was extracted from muscle or skin tissue from dried museum specimens (Table 1). GenBank accession numbers, and specific localities are also indicated in Table 1, and

mapped in Fig. 1. All voucher specimens are deposited in the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC). Samples of *H. delicatulus*, *H. chinanteco* and *H. schmidlyi* were obtained from the type series, whereas samples of *H. simulatus*, *H. lepturus*, *H. ixtlani* and *H. lophurus* are from sites close to the type localities.

2.2. DNA extraction, amplification and sequencing

Extraction of total genomic DNA (tDNA) from samples was accomplished using Qiagen extraction kit (Valencia, CA) following manufacturer's instructions. Amplification of the target DNA was accomplished with the polymerase chain reaction (PCR). A 50 microliter (μ l) PCR reaction consisted of the following volumes: 30 μ l deionized water (dH_2O), 10 μ l 5 \times buffer solution 8.5 pH, 5 μ l dNTP, 1 μ l primer one (20 pM/ μ l), 1 μ l primer two (20 pM/ μ l), 1 μ l Taq polymerase, 5 μ l CIMg, 1 μ l template DNA. The ND3ND4 gene is about 1395 base pairs (bp) in length, and the primers used are shown in Table 2. The reaction was placed in a thermal cycle machine set to the following cycle parameters: "hot start" = 94° (15 s) (first cycle only); 35 cycles of denaturalization = 94° (30 s), annealing = 50° (30 s), and extension = 72° (60 s); final extension = 72° (7 min) (last cycle only); and hold = 4° (infinity). The annealing temperature was sometimes varied to improve amplification with various primers pair combinations (Table 2). PCR product was purified with the Qiagen PCR purification kit. Sequencing of the purified PCR product was accomplished with the Big Dye Terminator Ready Reaction version 3.0 and 3.1 (PE Applied Biosystems, Foster City, CA) and using an ABI 3730 \times 1 automated sequencer. A 10 μ l sequencing reaction used the following volumes: 4 μ l dH_2O , 4 μ l "Big Dye" mix, 1 μ l primer (20 pM/ μ l concentration), 1 μ l purified PCR product. The same primers that were used for PCR were also used for sequencing. The reaction was placed in the thermal cycle machine set to the following cycle parameters: 25 cycles of denaturalization = 96° (05 s), annealing = 55° (10 s), extension = 60° (4 min), and purified following the ABI 3730 \times 1 sequencer manufacturer's instructions.

2.3. Data analyses

We calculated the distance matrix using Kimura 2 parameter (PAUP 4.0b10; Swofford, 2002), among individuals from the same localities, between populations of the same species, and between the genus *Habromys* vs. *Peromyscus*. For the phylogenetic analyses, DNA sequences were aligned using the MacVector 7.1.1 software, and adjusted by eye using comparative data from Engel et al. (1998) and a sequence of the genus *Mus* (Bibb et al., 1981) from GenBank. Gaps observed in the sequence were treated as missing data. For parsimony analyses, we used heuristic (tree bisection and reconnection) search algorithms in PAUP (version 4.0b10; Swofford, 2002). Each nucleotide was treated as an unordered character with four alternative states. Phylogenetic hypotheses were generated for

Table 1
Museum registration numbers, GenBank accession numbers and locality data for specimens used in this study

Species	Museum No.	Tissue (t) or Skin (s)	GenBank Accession No.	Locality
<i>Habromys simulatus</i>	HBR169	t	DQ793114	Puerto de la Soledad, Cuicatlán, Oaxaca, México
<i>H. simulatus</i>	HBR173	t	DQ793113	Puerto de la Soledad, Cuicatlán, Oaxaca, México
<i>H. simulatus</i>	HBR159	t	DQ793112	Puerto de la Soledad, Cuicatlán, Oaxaca, México
<i>H. simulatus</i>	HBR171	t	DQ793111	Puerto de la Soledad, Cuicatlán, Oaxaca, México
<i>H. simulatus</i>	TDM018	t	DQ793110	Tenango de Doria, Hidalgo, México
<i>H. simulatus</i>	TDM019	t	DQ793109	Tenango de Doria, Hidalgo, México
<i>H. simulatus</i>	TDM017	t	DQ793108	Tenango de Doria, Hidalgo, México
<i>H. simulatus</i>	CNM39686	s	DQ793107	El Potrero, 10 km SW, Tenango de Doria, Hidalgo, México
<i>H. simulatus</i>	UKMNH83263	s	DQ793106	3 km W Zacualpan, Zacualpan, Veracruz, México
<i>H. delicatulus</i>	CNM22442	s	DQ793099	Cañada de la Hermita, Dexcani Alto, Jilotepec, Estado de México, México
<i>H. delicatulus</i>	CNM22440	s	DQ793098	Cañada de la Hermita, Dexcani Alto, Jilotepec, Estado de México, México
<i>H. schmidlyi</i>	MZFC6071	t	DQ793116	8 km SW Zacualpan, Almoloya, de Alquiciras, Estado de México, México
<i>H. schmidlyi</i>	MZFC6070	t	DQ793115	8 km SW Zacualpan, Almoloya, de Alquiciras, Estado de México, México
<i>H. chinanteco</i>	UKMNH136589	s	DQ793118	21 km S Vista Hermosa, Oaxaca, México
<i>H. chinanteco</i>	UKMNH124129	s	DQ793117	28.6 km S Vista Hermosa, Oaxaca, México
<i>H. lepturus</i>	CNM33630	s	DQ793105	Cerro Zempoaltepetl, 4.5 km N Santa María Yacochi, Tlahuitoltepec, Oaxaca, México
<i>H. lepturus</i>	CNM35232	t	DQ793104	Cerro Zempoaltepetl, 4.5 km N Santa María Yacochi, Tlahuitoltepec, Oaxaca, México
<i>H. lepturus</i>	CNM35237	t	DQ793103	Cerro Zempoaltepetl, 4.5 km N Santa María Yacochi, Tlahuitoltepec, Oaxaca, México
<i>H. lepturus</i>	CNM35239	t	DQ793102	Cerro Zempoaltepetl, 4.5 km N Santa María Yacochi, Tlahuitoltepec, Oaxaca, México
<i>H. ixtlani</i>	CNM33590	s	DQ793101	27.5 km NNE Llano de las Flores, Oaxaca, México
<i>H. ixtlani</i>	SMY173	t	DQ793100	6.5 km ESE, Santa María Yavesía, Ixtlán, Oaxaca, México
<i>H. lophurus</i>	CM113331	t	DQ793091	La Cabaña, Sierra de la Minas, San Agustín Acasaguastlán, Guatemala
<i>H. lophurus</i>	CM113339	t	DQ793092	La Cabaña, Sierra de la Minas, San Agustín Acasaguastlán, Guatemala
<i>H. lophurus</i>	CM113353	t	DQ793090	6 km NNW San Lorenzo, Sierra de las Minas, Río Hondo, RB, Zacapa, Guatemala
<i>H. lophurus</i>	MVZ98616	s	DQ793097	E Slope, Los Esesmiles, Departamento de Chalatenango, Guatemala
<i>H. lophurus</i>	TAC021	t	DQ793096	Poblado Chiquihuites, Unión Juárez, Volcán Tacaná, Chiapas, México
<i>H. lophurus</i>	TAC022	t	DQ793095	Poblado Chiquihuites, Unión Juárez, Volcán Tacaná, Chiapas, México
<i>H. lophurus</i>	ECO-SC-M888	s	DQ793094	Polígono 1, El Triunfo, El Triunfo, Angel Albino Corzo, Chiapas, México
<i>H. lophurus</i>	UMMZ118042	s	DQ793093	4 km NW Santa Eulalia, Yayquich, Departamento Huehuetenango, Guatemala
<i>Megadonthomys thomasi</i>	HBR131	t	DQ793119	Puerto de la Soledad, Cuicatlán, Oaxaca, México
<i>H. lophurus</i>	FN31288		U83863	
<i>Peromyscus boylii</i>	GK005875		U83864*	
<i>P. slevini</i>			U40248*	
<i>P. melanotis</i>			U40247*	
<i>P. polionotus</i>			U40254*	
<i>P. maniculatus</i>			U40062*	
<i>P. leucopus</i>			U40252*	
<i>P. eremicus</i>	GK005876		U83861*	
<i>Osgoodomys banderanus</i>			U83860*	
<i>P. mexicanus</i>	AK009523		U83862*	
<i>Podomys floridanus</i>	KMH1042		U83865*	
<i>Onychomys leucogaster</i>	SAS1292		U83858*	
<i>Neotoma floridana</i>	SAS1303		U83827*	
<i>Baiomys taylori</i>			U83829*	

* Sequences retrieved from GenBank, localities not available.

the DNA sequence data under the principle of maximum parsimony using 100 random addition sequences with equally weighted characters. Strict consensus trees were computed

whenever multiple most parsimonious trees were obtained. Support for internal nodes was assessed by using bootstrapping (Felsenstein, 1985) with 1000 replicates. The

Table 2

Primers used for amplification and sequencing of the ND3 and ND4 genes for samples of the genus *Habromys*

Primer name	Primer sequence	Reference positions*	Direction
Gly*	5' TAACTAGTACAAGTGACTTCC	9395–9415	Forward
HBR-F1	5' AGTAATAAATATACTCGTGGC	9510–9530	Forward
Arg*	5' CCCAAAGGGGACTAGAATGA	9775–9794	Forward
Marg*	5' CAAAAAGGACTAGAATGA	9777–9794	Forward
HBR-R1	5' TGATATAAGGTGTGAACGG	9899–9917	Reverse
HBR-F2	5' CCAAAAATGTCATCTGTAACC	9828–9849	Forward
HBR-F3	5' TACCCCTTACCTGATTATC	10158–10176	Forward
ND4LREV2*	5' TGAGATTTTGTACGTAGTCTGTTTC	10226–10250	Reverse
ND4LREV*	5' TAGCAGGTTTAAGTTTTGTACATAGTC	10232–10258	Reverse
HBR-R2	5' GAGTCAGTCGAGAATAACAGTG	10281–10302	Reverse
HBR-F4	5' CATGATATTCTCTGCAAATG	10444–10463	Forward
HBR-R3	5' TGTTTGATTACCTCATCG	10530–10543	Reverse
HBR-R4	5' CATGCTAACCATAGGATG	10702–10720	Reverse
NAP2*	5' TGGAGCTTCTACGTGGGCTTT	10812–10832	Reverse

These primers were used in various combinations to amplify the ND3 ND4 gene; Gly, Arg, Marg, ND4LRev and ND4LRev2. The primers name correspond to the position sequence of ND3, ND4L, ND4, and the Arginine tRNA in Murid rodents (Engel et al., 1998). Other group of primers was design to get shorter fragments of DNA in old skins. F1, F2, F3, F4 and R1, R2, R3 and R4.

* Primers employed by Engel et al. (1998).

HKY + I + G model of evolution was identified by the Modeltest 3.6 (Posada and Crandall, 1998), as significantly better than alternative models in best fitting the data. We choose Akaike Information Criterion (AIC) over Likelihood Ratio Tests (hLRT) because it offers important advantages, simultaneously compares multiple nested or non-nested models, assess model selection uncertainty, and allows for the estimation of phylogenies and model parameters using all available models (see Posada and Buckley, 2004). The HKY + I + G model subsequently was used in a maximum likelihood analysis (heuristic search option in PAUP 4.0b10; Swofford, 2002). Parameters for this model included the proportion of invariable sites (0.4413), gamma distribution shape (1.1236), and base compositions estimated from the data ($A=0.3847$, $C=0.2736$, $G=0.0598$, and $T=0.2819$). The program MrBayes (Huelsenbeck and Ronquist, 2001), based on a HKY + I + G model was also used to construct a topology and posterior clade probabilities. In this analysis, the following parameters were employed: ran simultaneously four Markov chains initiated from random trees for 10,000,000 generations, and sampling every 250 generations. Following an inspection of likelihood scores, the first 81 trees of the chain were discarded and the posterior probabilities for each node, as well as the consensus tree, were estimated based on the last 19,919 trees in the chain. A consensus tree (50% majority rule) was constructed from remaining trees.

2.4. Timing of *Habromys* divergences

The topology obtained from the Bayesian analyses was used as the basis for divergence-date estimation. The adherence of this data set and topology to a global molecular clock was determined by a likelihood-ratio test comparing the likelihoods (HKY + I + G) assuming a molecular clock, that was rejected. After this, and to estimate ages of several key clades in *Habromys* phylogeny, we used penalized likelihood (PL;

Sanderson, 2002) implemented in the Unix version of r8s version 1.6 (Sanderson, 2003). PL is a model that maximizes the log likelihood of a model with different rates on each branch minus a roughness penalty that costs the model more as the magnitude of the changes in rates increases. The relative contribution of two components (log likelihood and roughness penalty) is determined by a smoothing parameter increases. The TN (truncated Newton) algorithm was implemented, and smoothing parameters were chosen by cross-validated assessment (Sanderson, 2002) spanning values from 10^0 to 10^4 in exponential increments of 0.5. The optimal smoothing value was 1.0. The branches that constituted a polytomy in the tree (*H. lepturus* 35237, 35232, 33630, *H. simulatus* 39686, 019TD, *Megadontomys thomasi*, *P. mexicanus* and *Baiomys taylori*) were pruned from analysis. Divergence dates were estimated by three different calibration dates. Two of them were the maximum (11 Mya) and minimum (7.7) estimation of origin of Neotominae group by Stepan et al. (2004), and the last one was a fossil-based (*Copemys russelli*, 14.8 Mya, Woodburne et al., 1990) calibration point to constrain minimum age of an ancestor of some neotomines (see Section 4).

3. Results

3.1. Sequence variation

Thirty specimens representing all extant species of *Habromys* were sequenced for the mitochondrial ND3, ND4L and 600 bp of ND4 region for a total of 1331 base pairs. For the museum skin samples of *H. chinanteco* (UKMNH 124129 and UKMNH 136584), and *H. lophurus* from El Salvador (MVZ 98616) only 500 bp from ND3 were obtained. For parsimony analysis, the comparison of the aligned sequences revealed 675 conservative, 655 variable and 519 phylogenetically informative sites. The transition/transversion ratio was 2.8 in the full sequence.

Pairwise comparisons of the Kimura 2 parameters distances (not shown) across all the *Habromys* taxa for the three genes (ND3, ND4L and ND4) observed that the minimal value was between individuals from *H. chinanteco* (0.00), revealed that they are identical, the maximum value was between *H. lophurus* and *H. simulatus* (0.167103). Average variation among individuals within localities is minimal (0.0052223), following between populations of the same species (0.023834567), between species (0.03549984), and between genera (*Habromys* vs. *Peromyscus* 0.18921275).

3.2. Phylogenetic analyses

Maximum parsimony analysis with all characters weighted equally generated 41 equally parsimonious trees (length = 2394 steps, CI = 0.3977, RI = 0.6023). Maximum likelihood and Bayesian analyses performed on topologies obtained using the un-weighted characters, resulted in exactly the same topology as the maximum parsimony analysis (Fig. 3). The phylogenetic analyses showed that the clade *Peromyscus boylii*–*P. slevini* is the sister group (with low values of support) of *Habromys*, suggesting the paraphyly of

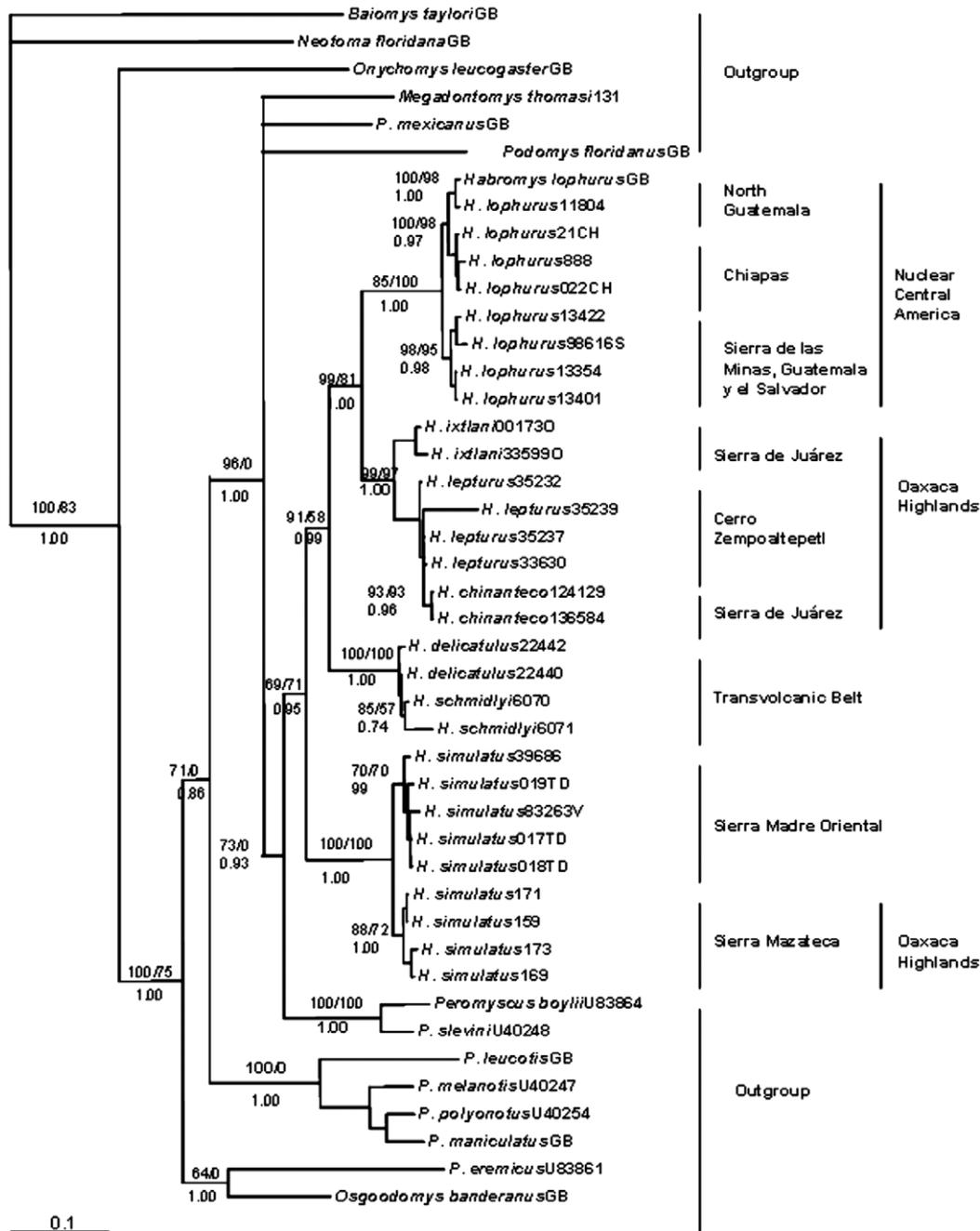


Fig. 3. Phylogenetic hypothesis of the relationships of *Habromys* and outgroups. The same topology was obtained through Maximum Parsimony (strict consensus), Maximum Likelihood and Bayesian Probabilities. Numbers above bars represent MP/ML non-parametric bootstrapped values (1000 pseudoreplicates, only values above 50% are shown). Numbers below bars represent posterior probabilities of Bayesian analyses.

Peromyscus (Bradley et al., 2004). Therefore, *Habromys* is a monophyletic taxon moderately supported by parsimony and likelihood bootstraps (67–71) but highly supported by Bayesian posterior probabilities (97), and its composed of four major clades, supported each one by high values in the bootstraps and Bayesian posterior probabilities. One is the clade containing *H. simulatus* from the Sierra Madre Oriental and Sierra Mazateca; the second is a clade containing *H. delicatulus* and *H. schmidlyi*, both from the Transmexican Volcanic Belt, this one suggesting that *H. delicatulus* is para-

phyletic with respect to *H. schmidlyi*. The third is a clade containing *H. ixtlani*, *H. lepturus*, and *H. chinanteco* from the Oaxacan highlands (again, *H. lepturus* is paraphyletic with respect to *H. chinanteco*); and finally, a clade containing *H. lophurus* from Nuclear Central America. Within *H. simulatus*, the groups from the Sierra Madre Oriental in Hidalgo and Veracruz, and the Sierra Mazateca in Oaxaca are clearly distinct; within the *chinantecollepturusixtlani* clade, only *ixtlani* is clearly distinct from the other two species; and within *H. lophurus* two groups are clearly distinguished, one from El Salvador and Sierra Las Minas in Guatemala, and the other from northern Guatemala and Chiapas.

Table 3

Estimated dates of divergence (Mya) based on minimum and maximum ages calibrated with Steppan et al. (2004) by the origin of Neotominae, dating of the ege of of *Copemys*

Clade	Minimum edge	Maximum edge	Fossil edge
A	7.7	11	14.8
B	5.36	7.65	10.30
C	4.12	5.88	7.91
D	3.65	5.22	7.02
E	2.82	4.03	5.42
F	2.44	3.48	4.69
G	2.04	2.91	3.92
H	1.63	2.33	3.14
I	1.16	1.65	2.23
J	0.65	0.92	1.24
K	0.20	0.29	0.39
L	0.38	0.54	0.73

Clades depicted by letters correspond to those indicated in Fig. 4.

3.3. Divergence-date estimation

The results of divergence-date estimation are shown in Table 3 and Fig. 4. The Bayesian inference is significantly worse under the assumption of a molecular clock ($-\ln$ likelihood = 11584 – 1736, $df = 42$, $P = 1.6 \times 10^{-41}$). The poor fit to a molecular clock is supported by the fact that the optimal smoothing factor for the PL model for the concatenated data set was 1.0, which permits considerable change in substitution rates across branches. We were able to estimate dates for a series of key phylogenetic events. The basal radiation between *Peromyscus* and *Habromys* occurred approximately at 3.92 Mya according to fossil calibration, or 2.04–2.91 Mya according to the minimum and maximum divergence estimates using Steppan et al. (2004) molecular data (the dates in

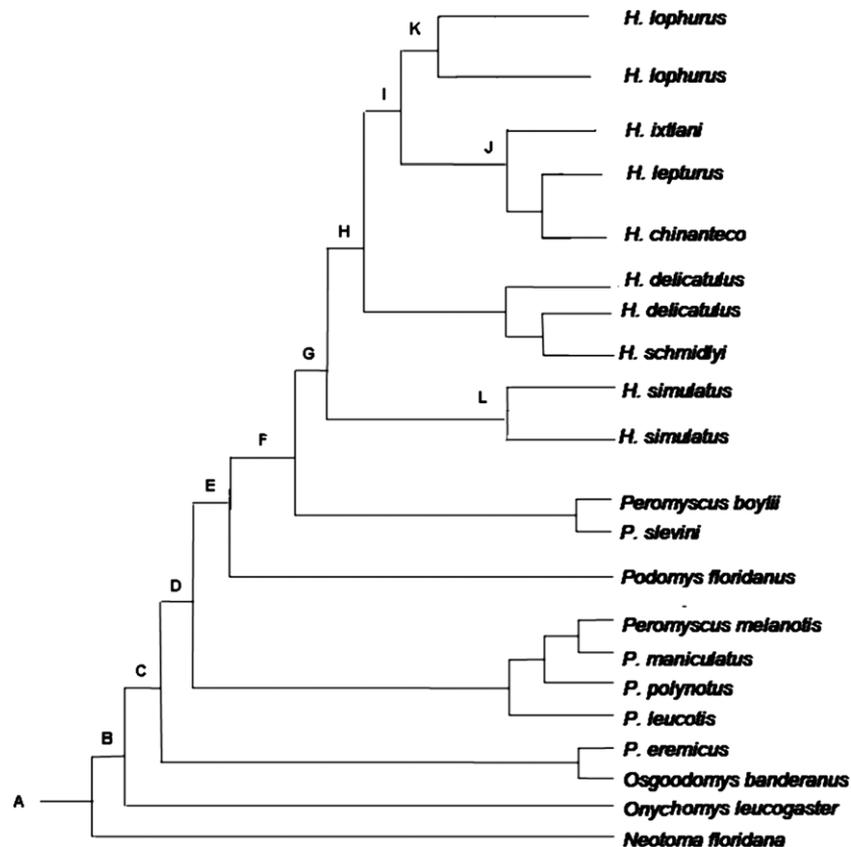


Fig. 4. Molecular clock age estimates for differentiation among *Habromys* taxa. Letters at the nodes depict values calculated as in Table 3.

parenthesis correspond to calibration using dates estimated by Steppan et al. (2004)). The divergence between *H. simulatus* and the rest of *Habromys* was at 3.14 Mya (1.63–2.33), followed by the *H. delicatulus-schmidlyi* split from the rest of *Habromys* at 2.23 Mya (1.16–1.65), and then the species of the Oaxacan highlands (*H. ixtlani*, *lepturus* and *chinanteco*), which diverged from the *H. lophurus* group 1.26 Mya (0.65–0.92). Much smaller intervals were estimated for the successive divergence events within *H. lophurus* 0.39 Mya (0.20–0.29), and *H. simulatus* 0.74 Mya (0.38–0.54).

4. Discussion

4.1. *Habromys* as a monophyletic group

Carleton (1989) recognized the genus as distinct based on the modal number of 13 ribs and 20 thoraco-lumbar vertebrae, the structure of the baculum, the structure of the accessory reproductive glands, and the lack of an acrosomal hook in the spermatozoa among *H. lepturus*, *H. lophurus* and *H. simulatus*. Furthermore, Romo-Vázquez et al. (2005) have suggested that two main lineages could be found in *Habromys*: one containing the smallest species (*H. simulatus*, *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, and *H. chnanteco*), and the other containing the largest ones (*H. lepturus*, *H. ixtlani*, and *H. lophurus*). Our analyses show that *Habromys* is indeed a monophyletic group, although the distinction of two main clades (large and small species) within the genus, as suggested by Romo-Vázquez et al. (2005), is not supported Fig. 5.

4.2. Phylogenetic relationships between *Habromys* and other Neotomine rodents

Major results are the confirmation of the monophyly of *Habromys* and the sister-group relationship of *Habromys* with a small fraction of the genus *Peromyscus* (probably the *P. boylii* species group as a whole), confirming that *Pero-*

myscus is paraphyletic (Bradley et al., 2004). Data presented herein yield a highly resolved, robust phylogeny (as evidenced by the bootstrap percentage and high posterior probabilities) within the different *Habromys* clades.

Habromys has been hypothesized to belong to a group containing the genera *Podomys*, *Neotomodon*, *Peromyscus* and *Reithrodontomys*, based on a suite of morphological characters (Hooper, 1968; Carleton, 1989; Carleton et al., 2002). Furthermore, Engel et al. (1998) have suggested that *Habromys* may be in fact more closely related to *Peromyscus*. Our analysis gives some support to the idea that *Habromys* does belong within this group of closely related Neotomine genera, although the idea that *Habromys* may be more closely related to *Peromyscus* is only weakly supported by our data. Therefore, we consider the relationships among *Habromys* and other Neotomine rodents still unresolved, although definitively the genus is closely associated with them.

4.3. Variation within *Habromys* and species limits

Among the four major clades of *Habromys* identified in this study, it is interesting to notice that each one of them is further split into two subgroups. Within *H. simulatus*, this species is clearly divided into a clade from the Sierra Madre Oriental, and another from the Sierra Mazateca in Oaxaca. These reciprocally monophyletic groups are also distinguished by differences in their chromosomal fundamental number (Vargas et al., in preparation) and may represent different species (León-Paniagua et al., in preparation). The vegetation structure in the Sierra Mazateca (Ruiz-Jiménez et al., 2000) suggest the existence of an inland “island” of habitat, that is reflected also in the differentiation of the associated vertebrate faunas (e.g., Harris and Rogers, 1999; García-Moreno et al., 2004; Parra-Olea et al., 2004) and plants (e.g., *Salvia divinorum*, Epling and Jativa, 1962).

Although genetic evidence suggests a low genetic differentiation among the Transmexican Volcanic Belt

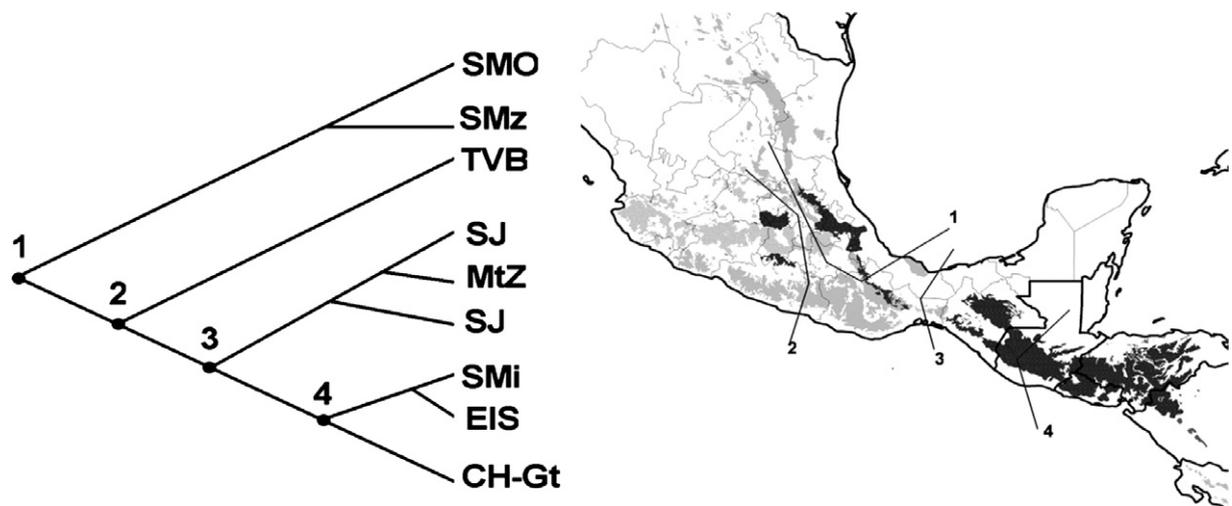


Fig. 5. A biogeographic hypothesis of vicariant events that shaped the present speciation pattern in major clades within *Habromys*.

populations of *H. schmidlyi* and *H. delicatulus*, enough morphological features account for their status as different species (Romo-Vázquez et al., 2005). These populations are restricted to very scarce patches of forest with high humidity in the region, and are very isolated from each other. Thus, genetic similarities might indicate that speciation among them is very recent.

With respect to the populations from the Oaxacan highlands, two clades are clearly distinct, one including *H. ixtlani* vs. another containing *H. lepturus* and *H. chinanteco*. All our analyses demonstrate a close relationships between *H. chinanteco* and *H. lepturus*, although *H. chinanteco* has been regarded as a synonym of *H. simulatus* (Carleton et al., 2002). Both *chinanteco* and *lepturus* are morphologically very similar in coloration and in proportions of skull measurements, although they are different in size (Carleton et al., 2002; Romo-Vázquez et al., 2005; León-Paniagua et al., in preparation). The larger, more terrestrial species (*ixtlani*) is sympatric with the smaller, more arboreal one (*chinanteco*) in Sierra de Juárez, where some kind of ecological divergence, facilitated by size displacement, may allow the coexistence of these two species.

Finally, populations of *H. lophurus* in Chiapas, Guatemala and El Salvador are clearly differentiated in two monophyletic assemblages. These may also represent different species, given that this geographic pattern of differentiation/speciation has been recently documented for other taxa (hylid frogs, Campbell, 2000; lice, Durden and Eckerlin, 2001; fleas, Hastriter and Eckerlin, 2003).

Although a more thorough analysis of morphological variation will be published elsewhere (León-Paniagua et al., in preparation), the evidence that has been amassed to date from morphology (Carleton et al., 2002; Romo-Vázquez et al., 2005), geography, and genetics (this contribution) suggests that high levels of differentiation reflect a long history of isolation of clades and, therefore, that a taxonomic update of the group is needed. Therefore, we propose that the following nine species of the genus *Habromys* should be recognized:

Habromys simulatus (Osgood, 1904), endemic to the central Sierra Madre Oriental (Xalapa, Veracruz).

Habromys n. sp1. (León-Paniagua et al., in preparation), closely related to the former. Known only from the Sierra Mazateca, Oaxaca.

H. delicatulus (Carleton et al., 2002), endemic to the eastern Transmexican Volcanic Belt.

H. schmidlyi (Romo-Vázquez et al., 2005), endemic to northern Guerrero and southwestern state of Mexico.

H. chinanteco (Robertson and Musser, 1976), endemic to the Sierra de Juárez, the northern highlands of Oaxaca.

H. lepturus (Merriam, 1898), microendemic of the Cerro Zempoaltepec, Oaxaca.

H. ixtlani (Goodwin, 1964), endemic to the Sierra de Juárez, the northern highlands of Oaxaca.

H. lophurus (Osgood, 1904), highlands of Chiapas and northern Guatemala.

Habromys n. sp2. (León-Paniagua et al., in preparation), from eastern Guatemala (Sierra de las Minas) to El Salvador.

4.4. Speciation tempo and mode in Mesoamerican highlands

The complex topography of Mesoamerica, paired with glacial and interglacial climatic cycles, have produced recurrent patterns of long isolation and continuity of humid montane forests (Toledo, 1982; Graham, 1993; Luna et al., 1999). In general, speciation corresponds with the geography and populations isolated in major mountain masses are often differentiated morphologically and genetically (García-Moreno et al., 2004). Carleton et al. (2002) stressed the role of the Isthmus of Tehuantepec as a main vicariant event in Mesoamerica (Peterson et al., 1999; Watson and Peterson, 1999). This event probably had an impact on the differentiation of *H. lophurus* with respect to the other *Habromys*, but it is not necessarily a major force in the differentiation of the genus. More significantly, we found a progression from north to south among the major mitochondrial clades found in our study, from a basal Sierra Madre Oriental clade, down to a more derived Guatemala and El Salvador clade. This finding also agrees with the general area cladogram of Marshall and Liebherr (2000), and with a pattern of expansion of the ancestral species from eastern North America (Martin and Harrel, 1959) through Mexico to Central America and subsequent speciation in the Mesoamerican highlands. A major challenge for historical biogeography has been to explore an accurate way to correlate patterns of speciation histories with known geographic or paleoecological events that might be responsible or promoted differentiation among populations. The advent of molecular-dating techniques, which estimate evolutionary timescales from comparisons between DNA or protein sequences, has transformed many areas of biology (Welch and Bromham, 2005), as the application of a relaxed molecular clock that has shown a much better fit to paleontological data (Adkins et al., 2003). The ancestor of extant Neotomines has been loosely connected to *Copemys* (Slaughtler and Ubelaker, 1984; Steppan et al., 2004), a middle Miocene-early Pliocene North American cricetid that has been associated as close to the ancestral lineage of *Peromyscus* and *Onychomys* (Musser and Carleton, 2005). Herein we used *Copemys* as root (14.8 Mya) following Steppan et al.'s (2004) suggestion that *Copemys* may be ancestral to some or all the Neotominae, or to the *Peromyscine* group after diverging from the *Sigmodontines*, rendering the origin of *Habromys* to the Pliocene. Divergence dates estimates (Fig. 4) suggest that from the time of its origin about 3.92 Mya, *Habromys* may have reached its southernmost expansion into El Salvador as early as 2.23 Mya. This first expansion was followed then by speciation events in situ that may have taken place during major climatic oscillation events during the Pleistocene. The strong climatic oscillations of the last million years affected the tropics mostly in terms of changes in humidity

(Hewitt, 2004; Toledo, 1982; García-Moreno et al., 2006) and led to rearrangements of the ecosystems in the region (Hewitt, 2000; Islebe and Hooghiemstra, 1997; Toledo, 1982), especially in terms of continuity of highland forests during glaciations (Rzedowski and McVaugh, 1966; Rzedowski, 1994, 1996). These climatic conditions may have allowed dispersion across barriers such as the Tehuantepec Isthmus (Campbell, 1999). We lack, however, direct evidence for a link between these geographic events and the speciation events in *Habromys* presented herein.

Our results strongly suggest a Mesoamerican origin of the genus *Habromys*, as well as a local diversification within northern Central America. The unique geographic structure of Mexico to northern Central America is reflected in the distribution and speciation patterns of several groups of rodents, especially peromyscines (Dawson, 2005). It is likely that *Habromys*, as well as other closely related taxa as *Podomys*, *Osgoodomys*, and *Megadontomys*, have experienced episodes of range expansion and differentiation, and it has been suggested that they likely represent relicts of earlier expansions (Blair, 1950; Dawson, 2005). Patterns of diversification shown by other taxa (e.g., freshwater fishes, Bermingham and Martin, 1998; salamanders, García-Paris et al., 2000; Parra-Olea et al., 2004; birds, García-Moreno et al., 2004, 2005), and the recurrent phylogeographic patterns of clear genetic structure seen in Mesoamerica (e.g., trees, Dick et al., 2003; Cavers et al., 2003; Novick et al., 2003; fish, Perdices et al., 2002; monkeys, Cortés-Ortiz et al., 2003), together with our study illustrate again that Mesoamerica has been a center for speciation and much of its biodiversity has originated in situ (Harris et al., 2000; Liebherr, 1994; Dawson, 2005).

4.5. Conservation

Some rodent groups with restricted distributions, like *Habromys*, are very vulnerable to extinction but are often overlooked. The lack of population studies for the majority of species prevents the compilation of a realistic list of threatened rodents according to international authorities (e.g., IUCN; Amori and Gippoliti, 2003). Data presented herein for *Habromys* suggest a great threat for some of these range-restricted species, especially as a result of the high rates of deforestation in montane habitats—especially cloud forests—along the Neotropics (Challenger, 1998). Especially threatened are those species inhabiting the heavily human-populated Transmexican Volcanic Belt, where major human population centers in the country are located, and forest are usually cut for lumbering, agriculture, and housing. Further research is needed in a variety of issues, including evolution, habitat requirements, population ecology, and the role they have in the energy flux of ecosystems (Carey, 1991). Many more questions remain to be answered about Central American rodents, and improving its knowledge will improve the viewpoint on the origins of the astonishing megadiverse Mesoamerican fauna.

Acknowledgments

We especially thank Alejandro Zaldívar-Riverón for comments and his continuous help throughout the project. Héctor Arita, Víctor Sánchez-Cordero, Jaime García-Moreno, Joaquín Arroyo, Hernán Vázquez-Miranda, Juan José Morrone, and two anonymous reviewers provided useful comments to different versions of this paper. Columbia University supplied logistic support for laboratory analyses, and Anahí Ávila helped at the Lab facilities at UNAM. Tissue samples were obtained from the University of Kansas (Robert Timm and Thor Holmes), ECOSUR Chiapas (Consuelo Lorenzo and Ana Hórvat), Colección Nacional de Mamíferos of the Instituto de Biología UNAM (Fernando Cervantes), the Museum of Vertebrate Zoology (Carla Cicero), the United States National Museum (Alfred Gardner and Richard Thorington Jr.), and the University of Michigan Museum of Zoology (Priscilla Tucker). For unvaluable field and technical assistance we thank H. Olguín, D. Ortíz, A. Olea, A. Ávila, E. Zaragoza, D. López, S. Castañeda, C. Madrid, C. Ríos, J. Owen, E. García, F. Puebla, and Oliver Komar (SalvaNatura, El Salvador). Funding was provided by the Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACyT (0256), CONACyT (R27061), Dirección General de Asuntos del Personal Académico UNAM (IN 214200 and 233002), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), and a Doctoral Scholarship from PASPA-UNAM to LLP.

References

- Adkins, R.M., Walton, A.H., Honeycutt, R.L., 2003. Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26, 409–420.
- Amori, G., Gippoliti, S., 2003. A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Anim. Biod. Cons.* 26, 1–18.
- Bermingham, E., Martin, A.P., 1998. Comparative mtDNA phylogeography of Neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Mol. Ecol.* 7, 477–517.
- Bibb, M.J., Van Etten, R.A., Wright, C.T., Walberg, M.W., Clayton, D.A., 1981. Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA. *Cell* 26, 167–180.
- Blair, D.J., 1950. Ecological factors in the speciation of *Peromyscus*. *Evolution* 4, 253–275.
- Bradley, R.D., Edwards, C.W., Carrol, D.S., Kilpatrick, C.W., 2004. Phylogenetic relationships of Neotomine-Peromyscine rodents: based on DNA sequences from the mitochondrial cytochrome-*b* gene. *J. Mamm.* 85, 389–395.
- Campbell, J.A., 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In: Duellman, W.E. (Ed.), *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111–210.
- Campbell, J.A., 2000. The herpetofauna of the mesic upland forests of the Sierra de las Minas and Montañas del Mico of Guatemala. In: Johnson, J.D., Webb, R.G., Flores-Villela, O.A. (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. The University of Texas at El Paso, El Paso, pp. 80–92.
- Carey, A.B., 1991. *The Biology of Arboreal Rodents in Douglas-fir Forests*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-276. Portland, OR: US Department of Agriculture Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 46pp. (Huff, Mark H.; Holthausen, Richard S.; Aubry, Keith B.; tech. Cords.; Biology and Management of old-growth forests).

- Carleton, M.D., 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 157, 1–146.
- Carleton, M.D., 1989. Systematics and evolution. In: Kirkland, Jr., G.L., Layne, J.N. (Eds.), *Advances in the Study of Peromyscus* (Rodentia). Texas Tech University Press, Lubbock, pp. 7–141. vi + 367.
- Carleton, M.D., Sánchez, O., Urbano-Vidales, G., 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Noetominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proc. Biol. Soc. Washington* 115, 488–533.
- Cavers, S., Navarro, C., Lowe, A.J., 2003. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L. Mesoamerica. *Mol. Ecol.* 12, 1451–1460.
- Challenger, A., 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Ecología, UNAM y Agrupación Sierra Madre S.C., México, DF.
- Conroy, Von C.J., Hortelano, Y., Cervantes, F.A., Cook, J.A., 2001. The phylogenetic position of southern relictual species of *Microtus* (Muridae: Rodentia) in North America. *Mamm. Biol.* 56, 332–344.
- Cortés-Ortiz, L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I., Ruiz-García, M., 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26, 64–81.
- Dawson, W.D., 2005. Peromyscine biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology, Cap. 13: 145–156. In: Sánchez-Cordero, V., Medellín, R.A. (Eds.), *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. 706 p. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO. México, DF.
- Dick, C.W., Abdul-Salim, K., Bermingham, E., 2003. Molecular systematic analysis reveals cryptic Tertiary diversification of a widespread tropical rain forest tree. *Am. Nat.* 162, 691–703.
- Duellman, W.E., 1966. The Central American herpetofauna: an ecological perspective. *Copeia* 4, 700–719.
- Duellman, W.E., 1970. The Hylid frogs of Middle America. Museum of Natural History University of Kansas, Lawrence.
- Durden, L.A., Eckerlin, R.P., 2001. *Polyplax guatemalensis* sp. n. (Phthiraptera: Anoplura), a new sucking louse from *Peromyscus grandis*, a montane cloud forest rodent from Guatemala. *Folia Parasitol.* 48, 69–72.
- Engel, S.R., Hogan, K.M., Taylor, J.F., Davis, S.K., 1998. Molecular systematics and paleogeography of the South American Sigmodontine rodents. *Mol. Biol. Evol.* 15, 35–49.
- Epling, C., Jativa, D.C., 1962. A new species of *Salvia* from Mexico. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 20, 75–76.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.
- Flores-Villela, O.A., Goyenechea, I., 2000. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. In: Johnson, J.D., Webb, R.G., Flores-Villela, O.A. (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. The University of Texas at El Paso, El Paso, pp. 171–181.
- García-Moreno, J., Navarro-Sigüenza, A.G., Peterson, A.T., Sánchez-González, L.A., 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33, 186–196.
- García-Moreno, J., Cortés, N., García-Deras, G.M., Hernández-Baños, B.E., 2006. Local origin and diversification among *Lampornis hummingbirds*: A Mesoamerican taxon. *Mol. Phylogenet. Evol.* 38, 488–498.
- García-Paris, M., Good, D.A., Parra-Olea, G., Wake, D.B., 2000. Biodiversity of Costa Rican salamanders: implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 1640–1647.
- Goodwin, G.G., 1964. A new species and a new subspecies of *Peromyscus* from Oaxaca, Mexico. *Am. Mus. Novitates* 2183, 1–8.
- Graham, A., 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, pp. 109–127.
- Halffter, G., 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entom. Mex* 35, 1–64.
- Halffter, G., 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* 32, 95–104.
- Harris, D.J., Rogers, D.S., 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus fuvvus*. *J. Mamm.* 80, 530–544.
- Harris, D.J., Rogers, D.S., Sullivan, J., 2000. Phylogeography of *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome *b* sequences. *Mol. Ecol.* 9, 2129–2136.
- Hastriter, M.W., Eckerlin, R.P., 2003. *Jellisonia painteri* (Siphonaptera: Ceratophyllidae), a new species of flea from Guatemala. *Ann. Carnegie Mus.* 72, 215–221.
- Hernández-Baños, B.E., Peterson, A.T., Navarro-Sigüenza, A.G., Escalante-Pliego, B.P., 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Cons. Int.* 5, 251–277.
- Hewitt, G.M., 2000. The genetic legacy of the Ice Ages. *Nature* 405, 907–913.
- Hewitt, G.M., 2004. The structure of biodiversity—insights from molecular phylogeography. *Front. Zool.* 1, 4.
- Hooper, E.T., 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 105, 1–40.
- Hooper, E.T., 1968. Classification. In: King, J.A. (Ed.), *Biology of Peromyscus* (Rodentia), American Society of Mammals, Special Publications, pp. 27–74.
- Hooper, E.T., Musser, G.G., 1964. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 635, 1–13.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., 2001. Mr. Bayes, a program for the Bayesian inference of phylogeny. *V. 2.0b*.
- Islebe, G.A., Hooghiemstra, H., 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quart. Sci. Rev.* 16, 589–604.
- León-Paniagua, L., Romo-Vázquez, E., 1993. Mastofauna de la Sierra de Taxco, Guerrero. In: Medellín, R.A., Ceballos, G. (Eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales No. 1, Asoc. Mex. Mastozool., A.C. México, DF, pp. 45–64.
- Liebherr, J.K., 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Can. Entomol.* 126, 841–860.
- Linzey, A.V., Layne, J.N., 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *Am. Mus. Novitates* 2355, 1–47.
- Linzey, A.V., Layne, J.N., 1974. Comparative morphology of spermatozoa of the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *Am. Mus. Novitates* 2532, 1–20.
- Llorente, B.J., 1996. Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? En: Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. In: Llorente, J., González-Soriano, E., Papavero, N. (Eds.), *Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF*, vol. II, pp. 41–56.
- Luna, I., Alcántara, O., Espinosa, D., Morrone, J.J., 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26, 1299–1305.
- Luna-Vega, I., Morrone, J.J., Alcántara-Ayala, O., Espinosa-Organista, D., 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Syst. Evol.* 228, 229–239.
- Martin, P.S., Harrel, B.E., 1959. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38, 193–203.
- Marshall, C.J., Liebherr, J.K., 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 27, 203–216.
- Merriam, C.H., 1898. Descriptions of twenty new species and a new subgenus of *Peromyscus* from Mexico and Guatemala. *P. Biol. Soc. Wash.* 12, 115–125.
- Morrone, J.J., Márquez, J., 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *J. Biogeogr.* 28, 635–650.
- Musser, G.G., 1969. Notes on *Peromyscus* (Muridae) of México and Central America. *Am. Mus. Novitates* 2357, 23–57.

- Musser, G.M., Carleton, M.D. 2005. Superfamily Muridae. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M., (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Navarro, A.G., Peterson, A.T., López-Medrano, E., Benítez, D.H., 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bull.* 113, 363–372.
- Novick, R.R., Dick, C.W., Lemes, M.R., Navarro, C., Caccone, A., Bermingham, E., 2003. Genetic structure of Mesoamerican populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Mol. Ecol.* 12, 2885–2893.
- Osgood, D.H., 1904. Thirty new mice of the genus *Peromyscus* from Mexico and Guatemala. *P. Biol. Soc. Wash.* 17, 55–77.
- Osgood, W.H., 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna* 28, 1–285.
- Parra-Olea, G., García-Paris, M.M., Wake, D.B., 2004. Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Phlebotodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biol. J. Soc.* 81, 325–346.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A., Doadrio, I., 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 172–189.
- Posada, D., Buckley, T.R., 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Syst. Biol.* 53, 793–808.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817–818.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V., 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265–1267.
- Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. Fa, J. (Comps.), 1998. *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Robertson, P.B., Musser, G.G., 1976. A new species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae), and a new specimen of *P. simulatus* from southern México, with comment on their ecology. *Occas. Papers Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas* 47, 1–8.
- Rogers, D.S., Greenbaum, I.F., Gunn, S.J., Engstrom, M., 1984. Cytosystematic value of chromosomal inversion data in the genus *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *J. Mamm.* 65, 457–465.
- Romo-Vázquez, E., León, L., Sánchez, O., 2005. A new species of *Habromys* (Rodentia: Sigmodontinae) from México. *Proc. Biol. Soc. Washington* 118, 605–611.
- Ruiz-Jiménez, C., Meave, J., Contreras, J.L., 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto de la Soledad (Oaxaca), México: Análisis estructural. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 65, 23–37.
- Rzedowski, J., 1994. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In: Llorente, J., González-Soriano, E. y Papavero, N. (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su Conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, vol. II, pp. 27–40.
- Rzedowski, J., 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35, 25–44.
- Rzedowski, J., McVaugh, 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contrib. Univ. Michigan Herb.* 9, 1–123.
- Sanderson, M.J., 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: A penalized likelihood approach. *Mol. Biol. Evol.* 19, 101–109.
- Sanderson, M.J., 2003. r8s: inferring absolute rates of molecular evolution, divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* 19, 301–302.
- Slaughtler, B.H., Ubelaker, J.E., 1984. Relationships of South American cricetine rodents to rodents of North America and Old World. *J. Vert. Paleo* 4, 255–264.
- Stangl Jr., F.B., Baker, R., 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic and classical data sets. *J. Mamm.* 65, 643–654.
- Stehli, F.G., Webb, S.D., 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York.
- Steppan, S.J., Adkins, R.M., Anderson, J., 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Syst. Biol.* 53, 533–553.
- Sullivan, J.K., Markert, J.A., Kilpatrick, C.W., 1997. Phylogeography of molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.* 46, 426–440.
- Sullivan, J.K., Arellano, E., Rogers, D., 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *Am. Natur.* 155, 755–768.
- Swofford, D.L., 2002. PAUP. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Version 4.10b.8. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Tiemann-Boege, I., Kilpatrick, C.W., Schmidly, D.J., Bradley, R.D., 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Mol. Phylogent. Evol.* 16, 366–378.
- Toledo, V.M., 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance, G.T. (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 93–111.
- Watson, D., Peterson, T., 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22, 582–589.
- Welch, J.J., Bromham, L., 2005. Molecular dating when rates vary. *TREE* 20, 320–327.
- Woodburne, M.O., Tedford, R.H., Swisher III, C.C., 1990. Lithostratigraphy, biostratigraphy, and geochronology of the Barstow Formation, Mojave desert, southern California. *Geol. Soc. Am. Bull.* 102, 459–477.
- Woodman, N., Timm, R.M., 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Field. Zool. New Series* 91, 1–35.

**TAXONOMÍA, DISTRIBUCIÓN E HISTORIA NATURAL DEL GÉNERO *Habromys*
(RODENTIA: CRICETIDAE: NEOTOMINAE) EN MESOAMÉRICA, CON LA
DESCRIPCIÓN DE DOS NUEVAS ESPECIES PARA MÉXICO Y GUATEMALA.**

RESUMEN

Se revisó la historia taxonómica, la clasificación, la historia natural y la distribución de los roedores arborícolas del género *Habromys*. Utilizando 26 medidas craneales en una muestra de más de 300 ejemplares de museo, se analizó la variación geográfica y no geográfica de las diferentes poblaciones. Se encontró que el género *Habromys* está constituido por nueve especies monotípicas, incluidas dos nuevas especies, que son descritas en este trabajo. Se presentan caracteres diagnósticos de *Habromys simulatus*, *H. sp. nov. 1*, *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. chinanteco*, *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus* y *H. sp. nov. 2*. La información morfométrica apoya en casi todos los casos a la información obtenida por análisis moleculares. La distribución de *H. simulatus* y de *H. lophurus* es más restringida de lo que se pensaba hasta ahora. Se incluye una clave de las especies del género. Se proponen nuevos nombres comunes para diferenciar a estos roedores de aquellos pertenecientes al género *Peromyscus*.

INTRODUCCIÓN

Los ratones arborícolas de cola crestada (género *Habromys*) son miembros de la familia Cricetidae, subfamilia Neotominae y tribu Peromyscini (Steppan et al. 2004; Musser y Carleton 2005; León-Paniagua et al. 2007). Son roedores de hábitos arborícolas principalmente, de los cuales se sabe muy poco acerca de su biología. La distribución conocida del género en Mesoamérica incluye los bosques montanos húmedos o mesófilos de montaña, desde el centro-este de México hasta el noreste de El Salvador (Carleton et al. 2002; Musser y Carleton 2005; León-Paniagua et al. 2007).

Estudios recientes del género han sugerido que el tamaño de las poblaciones de *Habromys* en Mesoamérica es más pequeño de lo que se pensaba, a causa de la distribución cada vez más restringida del hábitat de estos roedores (Carleton et al. 2002; Romo et al. 2005; León-Paniagua-Paniagua et al. 2007). Debido al gran número de especies existentes de roedores, la taxonomía deficiente y la falta de información detallada sobre el estado de conservación de las poblaciones, es arbitrario determinar hasta qué punto algunas especies se encuentran en peligro de extinción de acuerdo con los criterios de la UICN (Amori y Gippoliti 2003). Arita et al. (1997) mencionaron que algunas de las especies en México con una distribución muy restringida no están incluidas en alguna lista oficial de conservación, y destacaron a *H. chinanteco* de la Sierra Madre de Oaxaca, entre otros. En los últimos tiempos, Bailie (1996 a, b) y Sánchez-Cordero et al. (2005) han considerado a *H. simulatus* y *H. lepturus* como especies en peligro de extinción.

El primer paso para el diseño de estrategias adecuadas de conservación para estos roedores es el conocimiento de las relaciones taxonómicas dentro del género, así como la delimitación precisa de cada una de las especies que lo componen, por lo que, los objetivos de este escrito fueron analizar el estado taxonómico de las especies del género *Habromys*, proveer de la descripción morfológica y de una clave que ayude a su identificación, y discutir los patrones de distribución de las especies en Mesoamérica.

ANTECEDENTES

Historia taxonómica de la subfamilia Neotominae (tomado y modificado de Carleton y Musser 2005). En los últimos años, han ocurrido varios cambios taxonómicos en la clasificación de los roedores cricétidos del Nuevo Mundo (Jansa y Weksler 2004). De hecho, hasta principios del 2005 el género de ratones que nos ocupa se consideraba miembro de la familia Muridae (Ramírez-Pulido et al. 2005). Los cricétidos (familia Cricetidae) son roedores que se encuentran dentro de un gran complejo denominado superfamilia Muroidea (Musser y Carleton 2005) y están clasificados en cinco subfamilias: Arvicolinae (lemmings, microtinos o metoritos y ratones topo), Cricetinae (hámsters), Neotominae (ratas y ratones de Norteamérica), Sigmodontinae (ratas y ratones del Nuevo Mundo, predominantemente Sudamérica) y Tylomyinae (ratas y ratones trepadores), con alrededor de 310 géneros y aproximadamente 1517 especies (Musser y Carleton 2005).

Los neotominos son uno de los grupos más diversos de Norte y Centro América que se encontraban hasta hace poco incluidos en la subfamilia Sigmodontinae (Musser y Carleton 1993; Ramírez-Pulido et al. 2005). Esa gran diversidad ha atraído la atención de paleontólogos y taxónomos, proporcionando gran cantidad de información acerca de sus relaciones filogenéticas y de su evolución, sin embargo, estos estudios han generado información confusa en la sistemática, no sólo dentro del grupo, sino también a nivel de su posición como subfamilia y de la propia subfamilia Sigmodontinae (Engel et al. 1998; D'Elia 2000; Stepan et al. 2004; Musser y Carleton 2005).

El nombre Neotominae fue asignado por primera vez por Merriam (1894) y fue aplicado a los miembros de la familia, basado en el género *Neotoma*. En su definición, Merriam incluyó a las ratas magueyeras de Norteamérica y algunos fósiles (*Ptyssophorus* y *Tretomys*) sudamericanos caracterizados por poseer molares de coronas altas (Musser y Carleton, 2005). Posteriormente, con base en evidencia paleontológica, los neotominos fueron clasificados como parte de la subfamilia Cricetinae, los cuales incluían a los actuales muroideos del Nuevo Mundo, así como a los hámsters (Miller y Gidley 1918; Ellerman 1941; Simpson 1945). De nuevo con base en evidencia paleontológica, el grupo de las ratas y los ratones del Nuevo Mundo fue separado y dio origen a la subfamilia Hesperomyinae (Chaline et al. 1977). Posteriormente, Hooper y Musser (1964), con base en caracteres morfológicos de la estructura peneana, reconocen a los taxa de Norteamérica como distintos de los taxa de Sudamérica. Aunque en los trabajos de Hooper (1960) y Hooper y Musser (1964) reconocen al grupo “neotomino-peromyscino”, sin duda el trabajo cladístico más completo en donde se propone la filogenia de este grupo es el de Carleton (1980), conocido formalmente como subfamilia Neotominae (tribu Peromyscini para Hershkovitz 1966), mientras que el grupo sudamericano fue reconocido como subfamilia Sigmodontinae (Reig 1980, 1981). La monofilia del grupo de los neotominos ha sido sustentada al utilizar caracteres morfológicos (Carleton 1973, 1980; Voss y Linzey, 1981; Stepan 1995); sin embargo, esta propuesta recibió severas críticas, ya que la división a ese nivel de la clasificación, sólo estaba basada en la morfología del pene y retuvieron a los neotominos dentro de una amplia definición de Sigmodontinae (Carleton y Musser 1984). Los datos moleculares en general (citocromo b), apoyan la separación de sigmodontinos y neotominos dentro de diferentes subfamilias y también la monofilia de cada uno de los grupos (Michaux et al. 2001; D'Elia et al. 2003; Jansa

y Weksler 2004; Stepan et al. 2004), sin embargo, al utilizar otros genes mitocondriales (ND3-ND4) o la combinación de genes mitocondriales y nucleares, no se corrobora la monofilia de esta subfamilia (Engel et al. 1998; D'Elia 2002). El último estudio registrado en este trabajo considera a los miembros de esta subfamilia como el complejo sigmodontino norteamericano “neotomino-peromyscino” (Reeder et al. 2006). Los neotominos han sido involucrados filogenéticamente con especies de arvicolinos y con algunos cricetinos del Viejo Mundo (Carleton 1980; Catzeflis et al. 1993; Engel et al. 1998; Michaux et al. 2001; D'Elia 2002; D'Elia et al. 2003).

El registro fósil de los neotominos no es muy completo, se los ha relacionado con *Copemys* (Jacobs y Lindsey 1984; Slaughter y Ubelaker 1984), un cricétido norteamericano del Mioceno Medio-Plioceno Temprano, el cual ha sido, considerado el ancestro de *Peromyscus* (Lindsay 1972). Sin embargo, los límites morfológicos y las características específicas de *Copemys* no han sido completamente resueltas, por lo tanto sus relaciones filogenéticas y sus orígenes biogeográficos están plagados de contradicciones (Carleton y Musser 1984; Baskin 1986; Korth 1994).

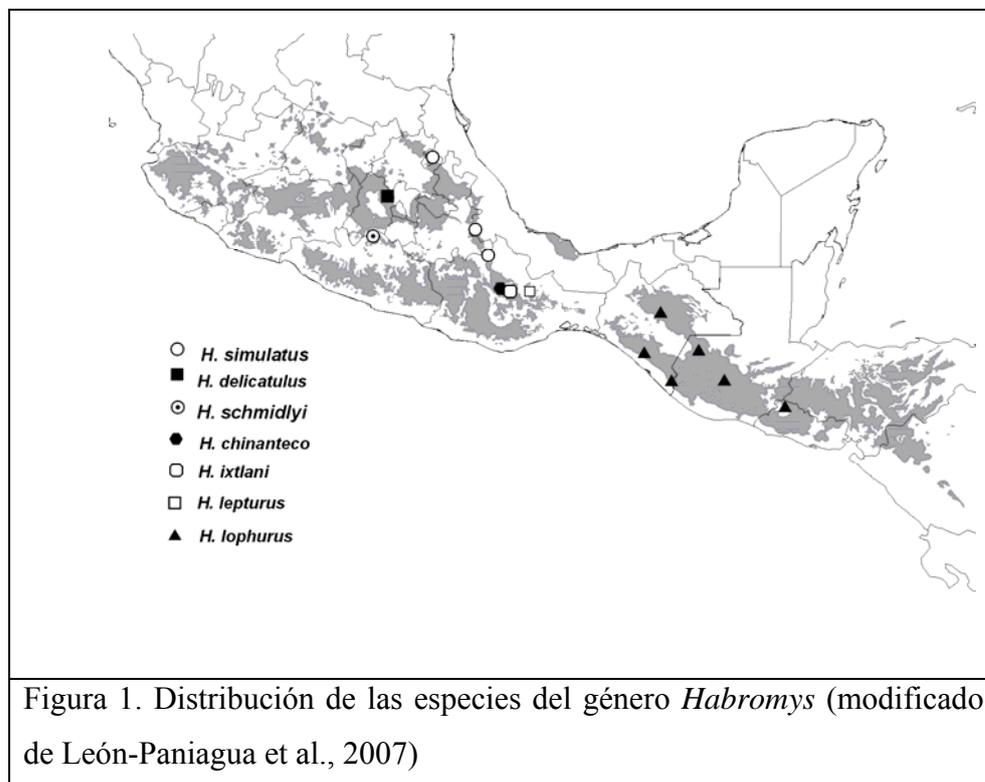
Steppan et al. (2004) con base en evidencia molecular (GHR, BRCA1, RAG1 y c-myc), dataron la divergencia entre los neotominos norteamericanos (Neotominae) y la mayoría de los sigmodontinos (Tylomyinae-Sigmodontinae) sudamericanos, entre 16.8 y 18.1 millones de años y encuentran que no existe evidencia suficiente para incluir estas tres subfamilias dentro de Sigmodontidae.

Orden tribal dentro de Neotominae (tomado y modificado de Carleton y Musser 2005). Los géneros de Neotominae han sido agrupados en tribus, las cuales han sufrido modificaciones reteniendo algunos géneros y reorganizándolos, pero sobre todo modificando el número y el orden de las mismas (Hershkovitz 1966; Reig 1980, 1984; Carleton y Musser 1989; Bradley et al. 2004). En cuanto a la división tribal de esta subfamilia, la historia no es muy diferente a la de la familia. Los primeros tratados incluyeron a los cricetinos norte y sudamericanos en un solo grupo que incluía niveles taxonómicos desde tribus hasta familias (Thomas 1896; Tullberg 1899; Miller y Gridley 1918; Ellerman 1940; Simpson 1945; Chaline et al. 1977). Al parecer Rinker (1954) fue el primero en reconocer una dicotomía potencial entre los cricetinos del Nuevo Mundo y usó como ejemplo a los complejos *Sigmodon-Oryzomys* y

Neotoma-Peromyscus. Como ya se mencionó en el apartado anterior, Hooper y Musser (1964) consideraron que el grupo de los cricetinos de Norteamérica era un grupo natural que contenía 12 géneros, los cuales estaban divididos en 2 tribus, Neotomini (*Neotoma*, *Xenomys*, *Otodylomys* y *Tylomys*) y los Peromyscini (*Nelsonia*, *Baiomys*, *Scotinomys*, *Onychomys*, *Ochrotomys*, *Neotomodon*, *Reithrodontomys* y *Peromyscus*). Carleton (1980), con base en un análisis cladístico utilizando caracteres morfológicos, propuso elevar diferentes subgéneros de *Peromyscus* (*Habromys*, *Podomys*, *Osgoodomys*, *Isthmomys* y *Megadontomys*) a nivel de género y los incluyó dentro de la tribu Peromyscini. Por otro lado, *Hodomys*, que era considerado un subgénero de *Neotoma*, fue tratado como un género dentro de Neotomini. También fueron removidos los géneros *Baiomys* y *Scotinomys* de Peromyscini y colocados en la tribu Baiomyini, así como *Tylomys* y *Otodylomys* de Neotomini e incluidos en la tribu Tylomyini (Carleton 1980). Musser y Carleton (1993) retuvieron la composición básica de Carleton (1980), con dos excepciones: Baiomyini (*Baiomys* y *Scotinomys*) forman parte de Peromyscini y Tylomyini (*Tylomys* y *Otodylomys*), junto con *Nyctomys*, *Otonyctomys* y *Rheomys* fueron colocadas como *incertae sedis*. McKenna y Bell (1997) siguen a Carleton (1980) y retienen a Peromyscini y Neotomini, pero incluyeron a *Nyctomys* y *Otonyctomys* en Tylomyini y colocaron a *Baiomys*, *Scotinomys* y *Rheomys* como *incertae sedis*.

Con base en evidencia molecular (gen mitocondrial citocromo b), Bradley et al. (2004) propusieron que los Peromyscini (*Megadontomys*, *Ochrotomys*, *Osgoodomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys*) son el grupo hermano de los Neotomini (*Hodomys*, *Neotoma*, *Onychomys* y *Xenomys*) los que a su vez son el grupo hermano de Baiomyini (*Baiomys* y *Scotinomys*) y Tylomyini (*Nyctomys*, *Otodylomys* y *Tylomys*). La mayor diferencia con las propuestas anteriores es la inclusión de *Onychomys* en Neotomini en lugar de Peromyscini. Con base en la combinación de genes mitocondriales y nucleares, Reeder et al. (2006) proponen una nueva hipótesis de relaciones filogenéticas entre las tribus, corroborando la existencia de cuatro de las tribus (Neotomini, Peromyscini=Reithrodontomyini, Baiomyini y Tylomyini) y reconocen al género *Ochrotomys* como único integrante de la tribu Ochrotomyini. Aunque no resuelven la relación entre Peromyscini, Baiomyini y Ochrotomyini, reconocen a esta tríada como grupo hermano de Neotomini y a Tylomyini como el clado basal del complejo neotomino-peromyscino. Es importante resaltar la falta de información en estos dos últimos trabajos, con respecto a la posición filogenética de *Habromys*, *Isthmomys*, *Megadontomys*, *Podomys*, *Nelsonia*, *Nyctomys* y *Otonyctomys*, dentro de la tribu Peromyscini o fuera de ella.

Historia taxonómica del género *Habromys*. El género *Habromys* está compuesto por siete especies monotípicas, aunque León-Paniagua et al. 2007 sugieren la existencia de nueve especies, de ratones cricétidos, neotominos de tamaño pequeño a mediano y de distribución mesoamericana (Carleton et al. 2002; Rogers et al. 2007; Fig. 1).



Anteriormente las especies de este género se encontraban incluidas dentro del complejo *Peromyscus mexicanus*, pertenecientes al subgénero *Peromyscus* (Osgood 1909). Hooper y Musser (1964 a, b), considerando la diferenciación morfológica con el resto del grupo, propusieron el subgénero *Habromys* y lo separaron del subgénero *Peromyscus*. Posteriormente, Carleton (1980) determinó elevarlo a nivel genérico con base en su anatomía. Los caracteres anatómicos diagnósticos del grupo que fueron utilizados para realizar la separación de este subgénero fueron la estructura y la disposición del báculo y las glándulas reproductivas accesorias de los machos, descritas por Hooper (1958) y Linzey y Layne (1969), así como el mayor número de vértebras lumbares (19, Carleton 1980) y la falta de gancho acrosomal en los espermatozoides. Hooper (1968) reconoció cuatro especies, *P. lepturus*, *P. lophurus*, *P. simulatus*, e incluyó a *P. ixtlani* y mencionó que los individuos pertenecientes al subgénero *Habromys* son un grupo diferente, posiblemente taxones relictos. Hall (1981) ubicó

a *P. ixtlani* descrita por Goodwin (1964) como subespecie de *P. lepturus* e incluyó a *P. chinanteco* descrita por Robertson (1976). La evidencia sistemática con que se contaba hasta mediados de los años 80 sostenía que existía una ancestría común entre las especies del género *Habromys* con aquellas pertenecientes a los géneros *Neotomodon* y *Podomys* (Hooper y Musser 1964 b; Stangl y Baker, 1984; Carleton 1980).

Uno de los trabajos más completos acerca del género *Habromys* fue el realizado por Carleton et al. (2002), en donde además de describir una nueva especie para la Faja Volcánica Transmexicana (*Habromys delicatulus*, la especie más pequeña del grupo), efectuaron una revisión de la definición de las especies y se analizaron los patrones de diversidad de otros mamíferos terrestres confinados a los bosques húmedos de Mesoamérica. En este mismo trabajo reconocieron a *H. ixtlani* como especie distinta de *H. lepturus* y sugirieron que *H. chinanteco* por su tamaño y forma fuera especie sinónima de *H. simulatus*; sin embargo, retienen a las seis especies hasta ese momento reconocidas y mencionan que es necesario buscar más evidencias que apoyen esta hipótesis.

Recientemente fue descrita una especie más para la Faja Volcánica Transmexicana (Sierra de Taxco, Guerrero), conocida como *Habromys schmidlyi* (Romo et al. 2005). Ésta especie se distingue de *H. delicatulus* por ser de tamaño mayor y se encuentra aislada geográficamente del resto de las especies del género.

El estudio de León-Paniagua et al. (2007) presenta una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas del género (Fig. 2) con base en secuencias de DNA mitocondrial (ND3- ND4), en donde se define a *Habromys* como un grupo monofilético y como grupo hermano del género *Peromyscus*, incluso más cercano que del género *Podomys*, como lo habían sugerido otros autores (Carleton 1980; Carleton et al. 2002). Dentro de *Habromys*, el grupo que se separa primero del resto de las especies, lo constituye *H. simulatus*, especie que tiene una amplia distribución dentro de la Sierra Madre Oriental y que a se vez está formada por dos clados bien diferenciados, uno la parte centro norte de la Siera Madre Oriental y otra al sur de la Sierra Madre Oriental en la Sierra Mazateca. En este estudio se separan en ramas diferentes *H. ixtlani* de *H. lepturus*, proponiéndose como dos unidades de historia independientes tal como lo sugieren Carleton et al. (2002) y coincidiendo con la distribución disyunta en la Sierra de Juárez y en el Cerro Zempoltépetl, Oaxaca; además se rechaza que *H. chinanteco* sea especie sinónima de *H. simulatus* ya que la primera, muestra mayor cercanía con *H. lepturus*. Se encontró una estrecha relación de *H. delicatulus* con *H. schmidlyi*; en ambos casos (*H.*

ixtlani-*H. lepturus* y *H. delicatulus*-*H. schmidlyi*), se sugirió la existencia de una reciente separación, así como la división de *H. simulatus* y *H. lophurus* en dos especies respectivamente.

El trabajo más reciente sobre el género *Habromys* es el realizado por Rogers et al. (2007), en el que examinaron las relaciones genealógicas con base en secuencias de DNA mitocondrial (citocromo *b*), de seis de las siete especies reconocidas (no consideraron a *H. schmidlyi* en el análisis) y encuentran que *H. lepturus* y *H. ixtlani* son el grupo más cercanamente relacionado y son el grupo hermano de *H. lophurus* y, *H. chinanteco* y *H. simulatus* son taxones hermanos coincidiendo con la propuesta de Carleton et al. (2002) en cuanto a cercanía, pero no reconocen que sean sinónimos. También encuentran que *H. delicatulus* es el grupo hermano de *H. chinanteco* y *H. simulatus*; sin embargo, esta relación está pobremente apoyada. Lo más novedoso en este trabajo fue el descubrimiento de una nueva localidad y la ampliación de la distribución de *H. delicatulus* hasta el sur de Michoacán, México.

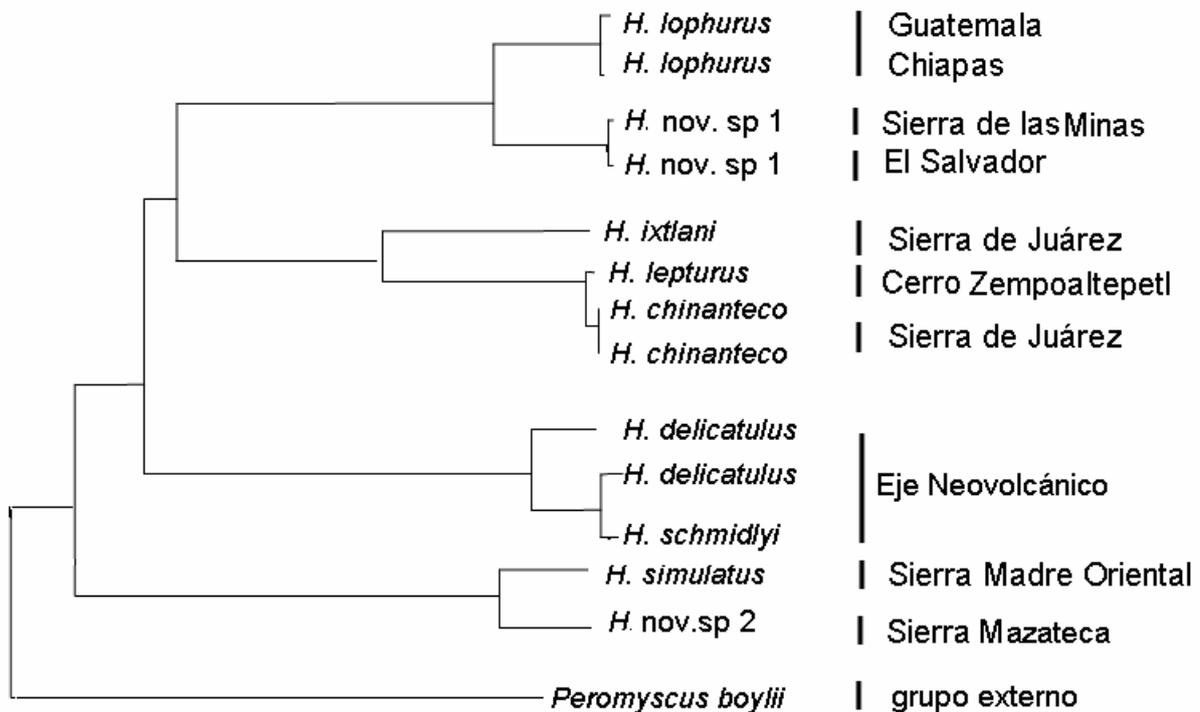


Figura 2. Filogenia del género *Habromys*, propuesta a partir de evidencia molecular. Tomado y modificado de León-Paniagua et al. (2007).

Como se ha podido observar en los párrafos anteriores, es necesario realizar una revisión de las especies del género *Habromys* y evaluar si la evidencia morfométrica coincide con la propuesta de que existen nueve entidades taxonómicas diferentes (León-Paniagua et al., 2007). Finalmente, es importante mencionar que en la revisión más reciente del género, Carleton et al. (2002) llegaron a la conclusión de que seis especies (no consideraron a *H. schmidlyi*) de ratones de cola crestada podían ser reconocidas como especies separadas. Sin embargo, su tamaño de muestra para las localidades de Hidalgo, México y Sierra de las Minas, Guatemala, fue muy limitada y, no encontraron ninguna separación en estas localidades (Fig. 4).

MÉTODOS

Se examinaron 331 especímenes de museo, los cuales representan la totalidad de la distribución del género *Habromys* (Fig. 1) e incluyen la mayoría de los ejemplares disponibles en colecciones norteamericanas y latinoamericanas y se encuentran depositados en: AMNH, American Museum of Natural History (New York); CM, Carnegie Museum of Natural History (Pittsburg); CNMA, Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, (Ciudad de México); ECO-SC-M, Colección de Mamíferos del Colegio de la Frontera Sur, Sección Chiapas (México); MVZ, University of California-Berkeley, Museum of Vertebrate Zoology (California); MZFC, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (México); KU, University of Kansas, Museum of Natural History (Kansas); UMMZ, University of Michigan, Ann-Arbor, Museum of Zoology (Michigan); USAC, Museo de Zoología, Universidad de San Carlos (Guatemala); USNM, National Museum of Natural History (Washington, D.C.)

Además, se realizaron diez viajes de recolecta a las localidades de El Pital, Departamento de Chalatenango, El Salvador; Puerto de la Soledad, Mpio. Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca; Zacualpan, Veracruz; Tenango de Doria, Hidalgo; Zacualpan, Estado de México; Volcán Tacaná, Chiapas. La mayoría de las localidades se visitaron hasta por dos ocasiones (aunque en algunas a pesar del esfuerzo no se lograron las recolectas). Todos los ejemplares recolectados fueron depositados en el MZFC.

Basados en patrones de desgaste de los dientes, los especímenes fueron separados en dos categorías de edad: juveniles y adultos, no se tomaron en cuenta otras categorías (e. g. Hoffmeister, 1951) debido a que la muestra no es suficiente para la mayoría de las especies.

Para los análisis morfométricos, sólo se tomaron en cuenta los ejemplares adultos (301 ejemplares).

Las medidas externas de los individuos se tomaron directamente de las etiquetas y solamente se usaron para la diagnosis de las especies (apéndice IV) y fueron excluidas de los análisis para evitar la variación provocada entre diferentes medidores (Santos-Moreno 1994).

El análisis morfométrico se realizó con 23 medidas craneodentales y tres mandibulares. Se consideraron las diecinueve medidas craneales y dentales que utilizaron Carleton et al. (2002) y se añadieron en este estudio cinco medidas craneodentales y tres mandibulares (Cuadro 1, Fig. 3). Las medidas fueron tomadas con vernier digital (Mitutoyo) en milímetros y con una aproximación de 0.01 mm.

Cuadro 1. Medidas craneales, dentales y mandibulares de *Habromys* (modificadas de Carleton et al. 2002)

Medida	Siglas	Descripción
Longitud occipitonasal	LON	posición occipitonasal apuntando a la izquierda; la mayor longitud por fuera del supraoccipital y hasta la punta de los nasales.
Anchura cigomática	AC	nasales apuntando hacia uno; mayor anchura a través del cigomático, por fuera de la sección escamosal.
Anchura de la caja craneana	ACC	nasales apuntando hacia uno; mayor anchura de la caja, tomando justo por atrás de los arcos cigomáticos.
Altura de la caja craneana	ACCr	nasales apuntando a la izquierda, desde la porción ventral de las bullas auditivas hasta la curvatura dorsal de los parietales (cerca de la sección media de la caja).
Longitud del rostro	LR	nasales apuntando a la derecha; del lado izquierdo, la distancia más grande entre la muesca lateral del hueso lacrimal hasta la proyección más anterior de los nasales.
Ancho del rostro	AR	nasales apuntando hacia afuera; por fuera de la proyección capsular en frente de las placas cigomáticas.
Longitud de los nasales	LN	nasales apuntando a la derecha; del lado izquierdo, la longitud mayor entre los huesos nasales.
Ancho interorbital	AI	nasales apuntando hacia uno; la menor anchura a través de la constricción interorbitaria en ángulo recto al eje longitudinal al del cráneo.
Ancho de la placa cigomática	APC	nasales apuntando hacia uno; por fuera de la placa, mayor anchura de la misma, cerca de la mitad de la placa.
Longitud postpalatal	LPP	nasales apuntando a la izquierda; por dentro, desde la ranura posterior del palatino hasta la muesca media del basioccipital.
Longitud del palatino	LP	nasales apuntando a la izquierda; de la ranura posterior del palatino al borde anterior del foramen incisivo. Sin introducir las puntas del vernier dentro del foramen.
Longitud de la bulla auditiva	LB	nasales apuntando hacia afuera, apuntando las puntas del vernier justo en los márgenes más extremos de la bulla auditiva.
Longitud del diastema	LD	nasales apuntando a la derecha; por la parte interna, mayor longitud entre la curvatura posterior del incisivo y la cara anterior del M1.
Longitud del foramen incisivo	LFI	nasales apuntando a la derecha; mayor longitud desde la punta anterior del foramen incisivo, extendiéndose hasta el final del foramen. Sin introducir las puntas del vernier dentro del foramen.
Ancho del foramen incisivo	AFI	nasales apuntando hacia afuera; apuntando las puntas del vernier justo en los márgenes de ambos forámenes a nivel de la sutura premaxilar-maxilar.
Ancho a través de los molares	AAM	nasales apuntando hacia afuera; por los bordes medios externos de los primeros molares superiores.
Ancho del paladar entre primeros molares superiores	APM1	nasales apuntando hacia afuera; por dentro, por los bordes medios de los primeros molares (a nivel de los protoconos).
Ancho del paladar entre terceros molares superiores	APM3	nasales apuntando hacia afuera; por dentro, por los bordes medios de los terceros molares (a nivel de los protoconos).
Longitud de la hilera maxilar de dientes	LMI-3	nasales apuntando a la derecha; del borde posterior de las coronas de los M3 al borde anterior de las coronas de M1.
Ancho del molar superior 1	AMI	nasales apuntando hacia afuera; mayor anchura de M1 cerca de la mitad del molar.
Ancho a través de los incisivos	AIN	nasales apuntando hacia el frente; del borde externo del incisivo derecho al borde externo del incisivo izquierdo, justo arriba de la línea de corte.
Ancho de la fosa mesopterigoidea	AFM	apuntando dentro del margen medio de la fosa, cerca de la unión de los huesos palatino y pterigoides.
Ancho a través de los cóndilos occipitales	ACO	nasales apuntando hacia abajo; apuntando por fuera en los márgenes superiores laterales de el proceso articular y los huesos exoccipitales.
Longitud del dentario	LDen.	incisivos inferiores apuntando hacia la izquierda, desde la zona de contacto entre dentario e incisivo, hasta el proceso angular del dentario.
Altura mandibular	HM	incisivos inferiores apuntando a la izquierda, desde la parte inferior del cóndilo mandibular hasta la parte superior del proceso angular.
Longitud entre proceso coronoides y el cóndilo mandibular	PCCM	incisivos inferiores apuntando hacia la izquierda, asentando las puntas del vernier entre el proceso coronoides y el cóndilo mandibular.

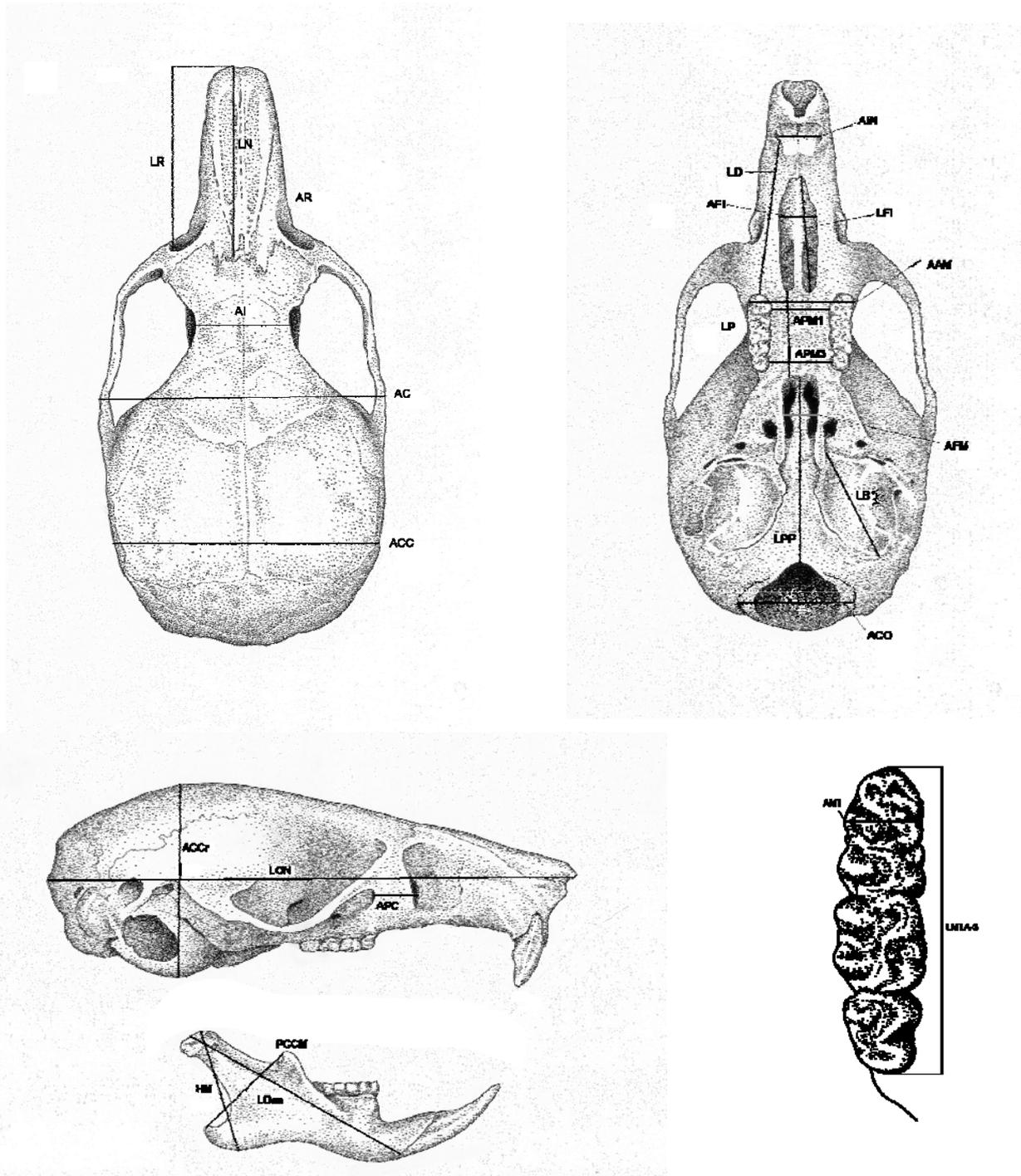


Figura 3. Dimensiones de 26 medidas craneales, dentales y mandibulares, utilizadas en los análisis de componentes principales, correlación y canónicos de los ratones del género *Habromys* (modificado de Carleton et al. 2002). Ver cuadro 1 para la explicación y definición de las abreviaturas.

Localidades de procedencia de las muestras

Se elaboró una lista con todas las localidades de procedencia de los ejemplares y se les asignaron sus coordenadas geográficas, tomando en cuenta latitud y longitud, en la Carta Topográfica de México 1:250,000 (INEGI 1982). Estos datos se analizaron con el programa Arcview (ver. 3.21) y se realizaron los mapas de distribución de cada una de las especies (Fig. 4).

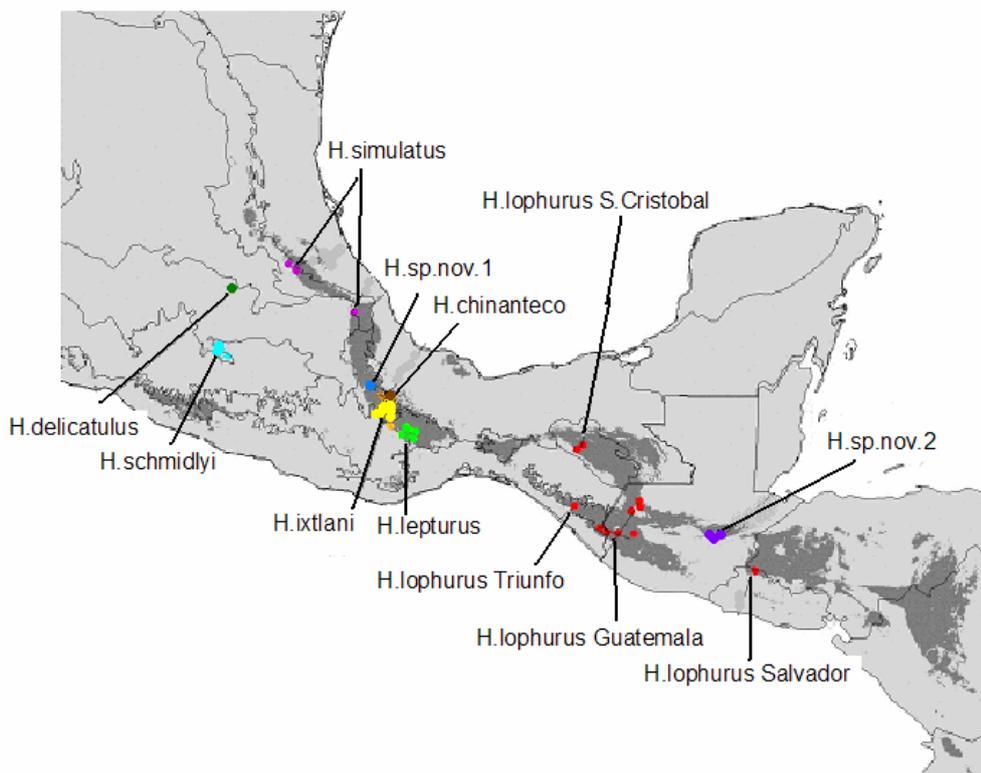


Figura 4. Localidades de procedencia de los ejemplares examinados.

Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos se realizaron en STATISTICA V. 4.5. (Statsoft 1998), con un nivel de significancia de $\alpha= 0.05$ ó el 95 % de confiabilidad. Con el propósito de linearizar el componente alométrico de los datos, todas las medidas fueron transformadas a logaritmo natural (Owen 1988). Cada taxón fue sometido a un análisis exploratorio de datos, empleando diagramas de caja-bigote, para identificar y corregir datos atípicos que se llegaron a presentar dentro de cada unidad. Para saber que tipo de estadística se emplearía en los

siguientes análisis se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov a cada taxón para verificar la normalidad de los datos (Santos-Moreno 1998).

Existe un componente de variación que puede ser originado por las posibles diferencias entre machos y hembras, por lo que al no saber si en todas las especies existía dimorfismo sexual, se realizó un análisis univariado (ANOVA) con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$, para evaluar si esta variación se presentaba, de ser así los siguientes análisis serían por separado para cada sexo (Zink y Remsen 1986).

Otro tipo de variación es la intrapoblacional. Uno de los métodos para eliminar dicha fuente de variación, es la obtención de valores promedio para cada uno de los taxones bajo estudio (Crisci y López 1983; Zink y Remsen 1986). Dicha variación se obtuvo para cada variable y sexo, este último en caso de encontrar dimorfismo sexual (Anexo I). Se realizó la estadística descriptiva pertinente como media, varianza, desviación estándar, error estándar, coeficiente de variación y los valores máximo y mínimo (Anexo II), así como gráficas de caja bigote de cada una de las variables para observar la tendencia de variación de cada uno de los caracteres dentro de cada población (Anexo III).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés), como una herramienta exploratoria para encontrar las relaciones taxonómicas entre los grupos tentativos. Se llevó a cabo un análisis, utilizando las medias de las medidas craneales de todos los grupos, otro usando todos los registros de los grupos de talla pequeña, uno más usando las medidas de los grupos de talla grande y finalmente dos análisis más con las medidas de los grupos *H. simulatus*+*H. chinanteco*+*Habromys* sp.nov.1 y *H. lophurus* Triunfo+ *H. l.* San Cristóbal + *H. l.* Guatemala + *H. l.* Salvador +*Habromys* sp. nov.2. En cada caso se extrajeron los dos primeros componentes que explican gran parte de la varianza.

Con el propósito de confirmar los resultados obtenidos de los análisis anteriores, se utilizó un análisis canónico discriminante. Ya que esta prueba estadística trabaja con grupos definidos *a priori*, se utilizaron los taxones preliminares obtenidos por León-Paniagua et al. (2007). Los resultados de este análisis se sometieron a la prueba de Wilks para determinar su significancia ($P < 0.05$). Los cálculos para este análisis se hicieron con el paquete STATISTICA V. 4.5. (Statsoft 1998), así como el gráfico de la dispersión de los individuos en el espacio reducido. Para completar el análisis de las relaciones a nivel de especies, se llevó a cabo un análisis de funciones discriminantes, utilizando la misma agrupación de taxones que en los análisis anteriores.

Finalmente, se calculó la similitud de los caracteres merísticos entre los taxa; para ello, se elaboró un fenograma con el programa Numerical Taxonomy Programs (NTSYSpc ver. 2.02c 1998), empleando la distancia taxonómica como medida de similitud y el método de aglomeración denominado “unweighted pair-group average” (UPGMA, Sneath y Sokal 1973) para el cual ninguna de las variables es ponderada. Estas dos técnicas son complementarias porque el primero define claramente los agrupamientos principales, mientras que el fenograma revela similitudes en la longitud de las ramas (Johnson 1980; Townsend 2002).

RESULTADOS

Variación dentro de las poblaciones

La prueba de Kolmogorov-Smirnov aplicada a cada taxón de forma independiente reveló que todas las variables presentaban una distribución normal con una $p > 0.2$, por lo que los datos se sometieron a pruebas estadísticas paramétricas.

Variación con la edad: Como ya se mencionó en los métodos, no fue posible realizar análisis de variación debida a la edad, ya que en la mayoría de las especies el número de ejemplares es muy reducido, además, el número de juveniles en la mayoría de las muestras resultó insuficiente para una prueba estadística confiable. Sin embargo, Carleton et al. (2002) realizaron un análisis en una de las muestras más numerosas (dos poblaciones de *H. ixtlani*) y encontraron que existe una variación significativa del tamaño en relación con la edad. Encontraron que las medidas mayores (LON, AC, LPP) y las medidas de la región facial (LR, AR, LD, LFI) varían con respecto a la edad, marcando un patrón de variación no geográfico característico de otros peromyscinos (por ejemplo Ramírez-Pulido et al. 1991; Carleton y Musser 1995; Martínez Coronel et al. 1997).

Variación debida al sexo: Los resultados de la ANOVA de una vía por sexo para cada población (Apéndice 1) mostraron que en cuatro especies (*H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *H. lophurus* de El Salvador) no existió variación debida al sexo. En *H. delicatulus* y *H. lepturus* el tamaño de la bulla (LB) presentó variación significativa y en *H. simulatus* la variable significativa fue el ancho del molar 1 (AM1), mientras que en *H. ixtlani* y *H. lophurus* del Triunfo. *H. lophurus* de San Cristóbal, *H. lophurus* de Guatemala y *Habromys* sp. nov. 2 existe más de una variable que sugiere la existencia de dimorfismo sexual. En la muestra de *H. ixtlani*, las diferencias entre los machos y las hembras adultas se muestran en la longitud de la placa palatina (LPP) y en el ancho a través de los molares

(ATM). En el caso de *H. lophurus* es muy evidente la existencia de dimorfismo sexual, ya que son varias las características craneales que muestran una variación significativa, además de que sucede en las diversas poblaciones de la especie, el ancho de la placa cigomática (APC), la longitud de la placa palatina (LPP) y la longitud del dentario (LDen), fueron las variables que mostraron variación significativa ($p>0.05$), observando que en general las hembras son ligeramente más grandes que los machos. Carleton et al. (2002) no encontraron dimorfismo sexual secundario significativo en el tamaño del cráneo en dos muestras de *H. ixtlani*.

Con todo lo anterior, se procedió a realizar los siguientes análisis considerando únicamente a los machos de las poblaciones de *H. lophurus*. Sin embargo, se obtuvieron los mismos resultados cuando se incluyeron tanto machos como hembras, en los análisis de componentes, discriminantes y de agrupamiento.

Análisis multivariado

a) *Análisis de Componentes Principales*. Después de realizar el estudio de variación intrapoblacional, se procedió al análisis de las relaciones taxonómicas dentro del género *Habromys*, tomando como base la propuesta de León-Paniagua et al. (2007), en donde se sugiere la existencia de nueve taxones diferenciales discutidos líneas arriba y contrastando con la propuesta de siete especies de Carleton et al. (2002). Un primer análisis de componentes principales mostró cuatro grupos bien diferenciados (Fig. 5 a), en donde los dos primeros componentes explican más del 90% de la variación entre las poblaciones (Cuadro 2), mostrando que es el tamaño principalmente el que está influenciando la composición de los grupos ya que todos los elementos de su eigenvector en el primer componente principal (86% de la varianza total) tienen signo positivo y valores más o menos iguales. En el segundo componente (5.2% de la varianza total) encontramos valores positivos y negativos, lo que significa que este componente puede ser interpretado como una variable de forma (Arita 1988, 1990) En este caso se expresa la relación entre el ancho a través de los M1, la anchura interorbitaria y la altura mandibular. El primer grupo de izquierda a derecha lo forman las especies más pequeñas del género, *Habromys delicatulus* y *H. schmidly*, el segundo grupo formado por *H. simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1 y *H. chinanteco*, en el tercero está *H. lophurus*, de El Triunfo; *H. lophurus*, de San Cristóbal; *H. lophurus*, de Guatemala; *H. lophurus*, de El Salvador y *Habromys* sp. nov. 2 y por último las dos especies de mayor tamaño *H. lepturus* y *H. ixtlani*

Variable	Componente 1 Eigenvalor: 22.332 V: 85.89% V. A: 85.89%	Componente 2 Eigenvalor: 1.358 V: 5.222% V. A: 91.112%	Primera Variable Canónica Eigenvalor 20.212 V: 67.5%	Segunda Variable Canónica Eigenvalor 5.786 V: 19.4%
LON	0.996	-0.031	0.640	-0.693
ACCr	0.948	0.016	-0.240	0.190
APC	0.967	0.125	-0.221	0.054
LD	0.959	-0.142	-0.453	-0.250
LR	0.961	-0.208	-0.057	-0.314
ACC	0.969	-0.104	-0.132	-0.279
AC	0.990	0.100	-0.055	0.093
AI	0.816	-0.515	-0.006	-0.121
AR	0.954	-0.120	-0.083	-0.176
ACO	0.900	-0.085	-0.128	-0.216
LB	0.854	0.308	0.018	0.094
LPP	0.976	0.018	-0.380	-0.037
LP	0.872	-0.045	-0.146	-0.114
LFI	0.971	0.159	-0.195	0.227
AFI	0.929	-0.025	-0.041	0.105
AFM	0.635	0.063	0.066	0.154
AIN	0.976	0.001	0.210	-0.390
AAM	0.978	-0.131	-0.048	-0.276
LM1-3	0.959	0.250	-0.726	0.459
AM1	0.970	0.127	-0.046	0.040
APM1	0.727	-0.612	0.191	-0.076
APM3	0.912	-0.198	0.201	0.247
LN	0.981	-0.035	-0.204	-0.165
HM	0.883	0.435	0.452	0.692
LDen	0.982	0.148	-0.201	0.190
PCCM	0.933	0.349	0.037	0.772

Cuadro 2. Resultados del análisis de componentes principales y canónicos discriminantes de todos los especímenes de *Habromys* (N=301).

Los resultados de los análisis canónicos discriminantes (Cuadro 2, Fig. 5 b) permiten observar una separación más clara de los taxones propuestos, sobre todo, resaltando la separación de lo que León-Paniagua et al. (2007) consideraron *H. simulatus*, *H. chinanteco* y

H. sp. nov. 1, por un lado y *H. sp. nov. 2*, del resto de las poblaciones de *H. lophurus*. Sin embargo, es necesario realizar otros análisis con subgrupos de las muestras que proporcionen una visión más clara del problema.

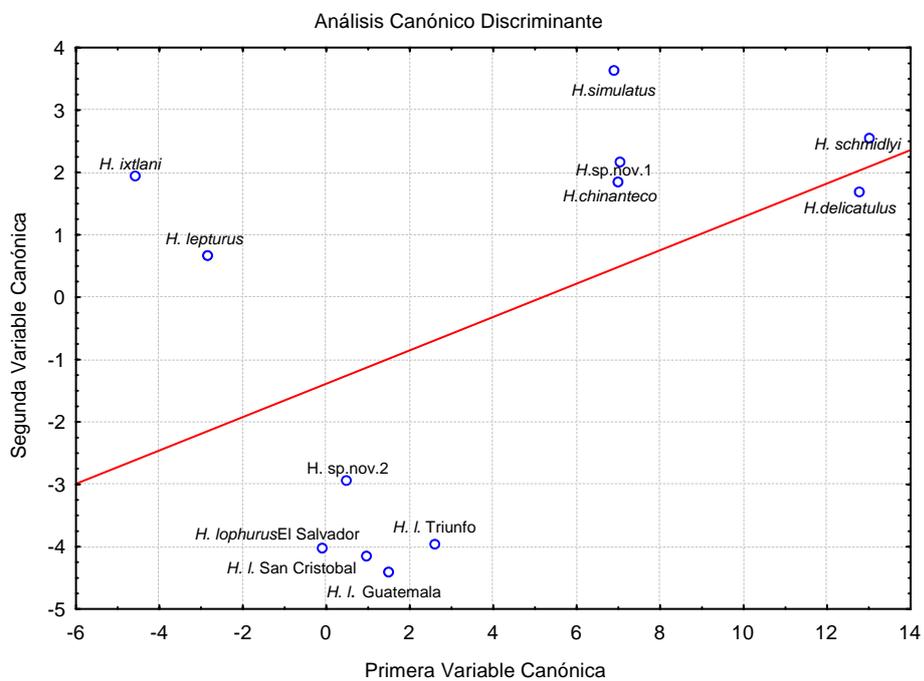
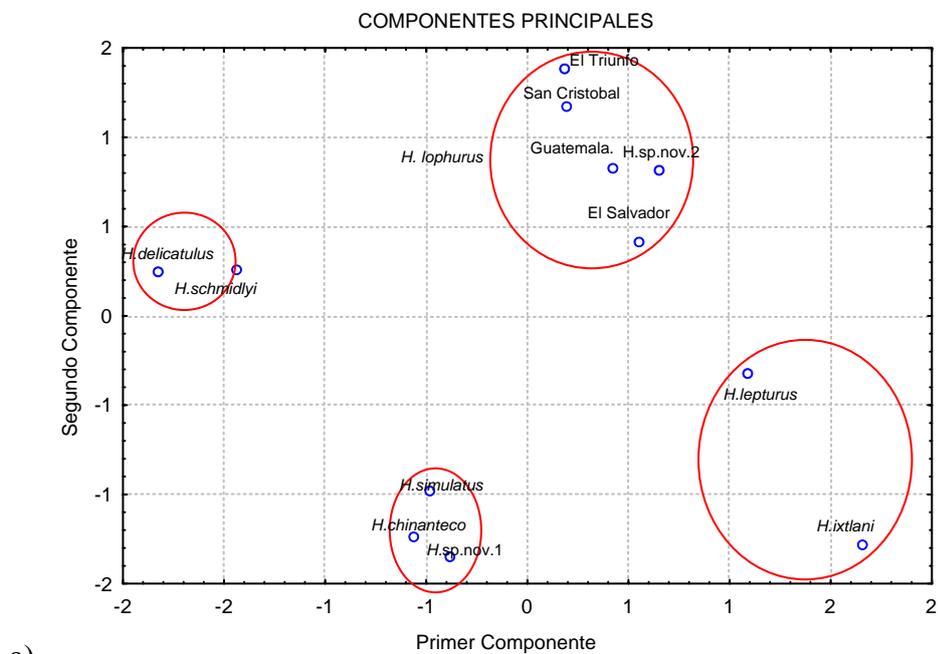


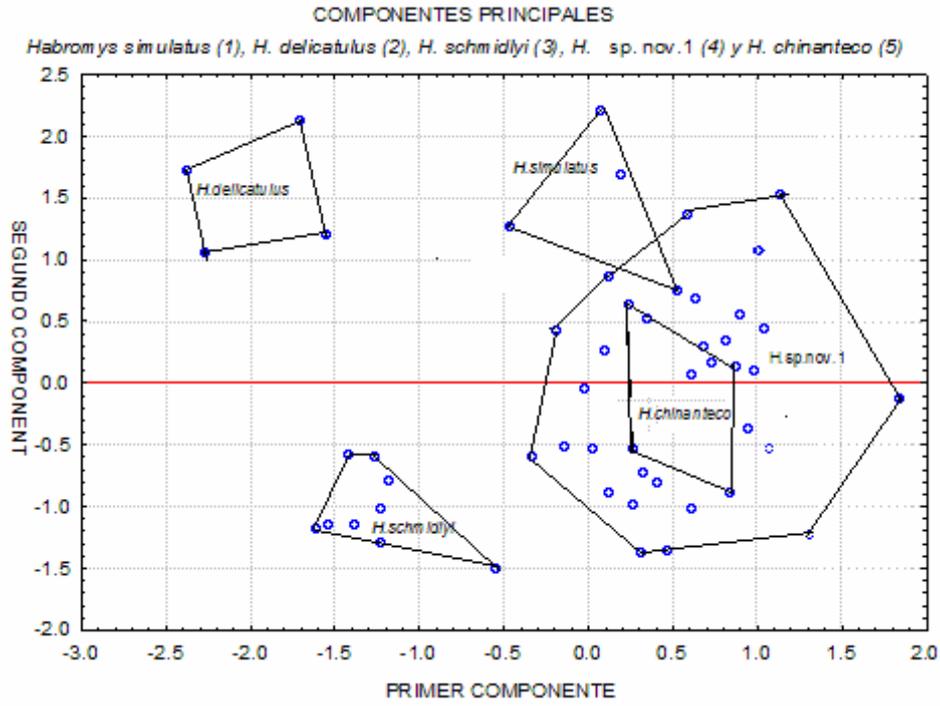
Figura 5 a y b. Agrupaciones formadas a partir del análisis de PCA y discriminante canónico por taxones.

Los resultados del análisis de componentes principales (Cuadro 3, Fig. 6 a) utilizando las medidas del primer grupo (*H. delicatulus* y *H. schmidlyi*) y el segundo (*H. simulatus*, *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov.1), muestran una separación muy clara de *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*, mientras que la nube de puntos que delimita la distribución de frecuencias de *H. simulatus* está ligeramente incluida en la de *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1 ésta última considerada por León-Paniagua et al. (2007) como un taxón diferente de *H. simulatus*. La sobreposición encontrada entre las especies *Habromys* sp. nov.1 y *H. chinanteco* confirma lo expresado por Carleton et al. (2002) de que estos dos taxones son más parecidos en morfología de lo que se había encontrado (Robertson y Musser 1976); sin embargo, es importante resaltar que Carleton y sus colaboradores consideraron a los dos taxones como sinónimos.

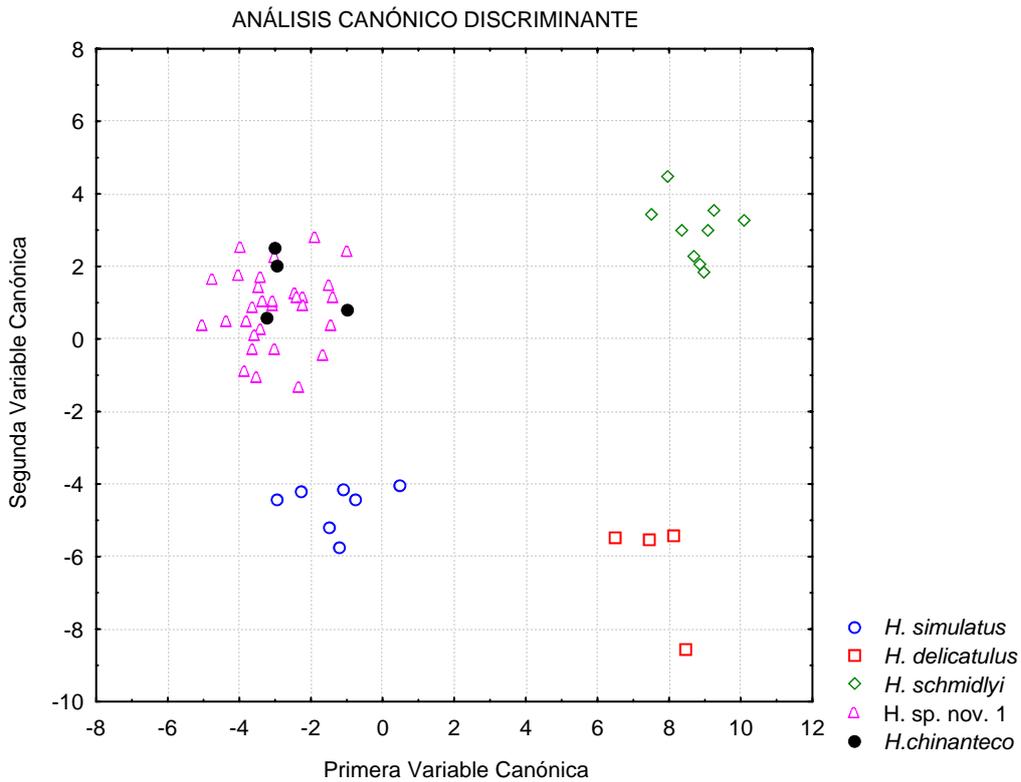
El análisis canónico (Cuadro 3, Fig. 6 b) confirma que, dentro del primer grupo, los ejemplares de *H. delicatulus* son completamente diferentes de los de *H. schmidlyi*. Los polígonos de estos dos grupos están bien aislados uno de otro. Sin embargo, *H. chinanteco*, *Habromys* sp. nov.1 y *H. simulatus* son muy parecidos morfológicamente (Fig. 6. b), encontrando una mayor sobreposición de los puntos entre *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1 (Fig. 6 c).

Variable	Componente 1 Eigenvalor: 20.45 V: 79.0% V. A: 79.0%	Componente 2 Eigenvalor: 3.46 V: 13.34% V. A: 92.34%	Primera Variable Canónica Eigenvalor 10.923 V: 79.7% V.A.: 79.7%	Segunda Variable Canónica Eigenvalor 2.779 V: 29.3 V.A: 100%
LON	0.987	0.025	0.620	0.145
ACCr	0.821	0.005	0.338	0.372
APC	0.957	0.164	-0.018	0.607
LD	0.959	0.273	0.567	1.121
LR	0.977	0.007	0.535	-0.686
ACC	0.956	-0.148	1.455	-0.266
AC	0.988	-0.150	-0.449	-0.897
AI	0.927	-0.333	-0.845	0.312
AR	0.804	-0.576	-0.589	0.063
ACO	0.681	0.707	0.896	0.054
LB	0.218	0.966	-0.455	0.661
LPP	0.935	-0.341	1.016	-0.423
LP	0.499	0.428	0.842	-0.445
LFI	0.914	-0.027	-0.381	-0.118
AFI	0.952	-0.139	0.298	-0.182
AFM	0.037	-0.988	-0.514	0.215
AIN	0.975	-0.086	0.948	-0.702
AAM	0.965	-0.099	-0.414	0.270
LM1-3	0.985	-0.166	-0.556	0.173
AM1	0.906	-0.030	0.445	1.217
APM1	0.930	0.052	-0.054	-0.026
APM3	0.958	0.064	-0.254	1.434
LN	0.989	0.050	0.390	-0.958
HM	0.956	0.270	-0.373	0.188
LDen	0.991	0.096	-1.051	-0.734
PCCM	0.996	0.072	-0.338	-0.150

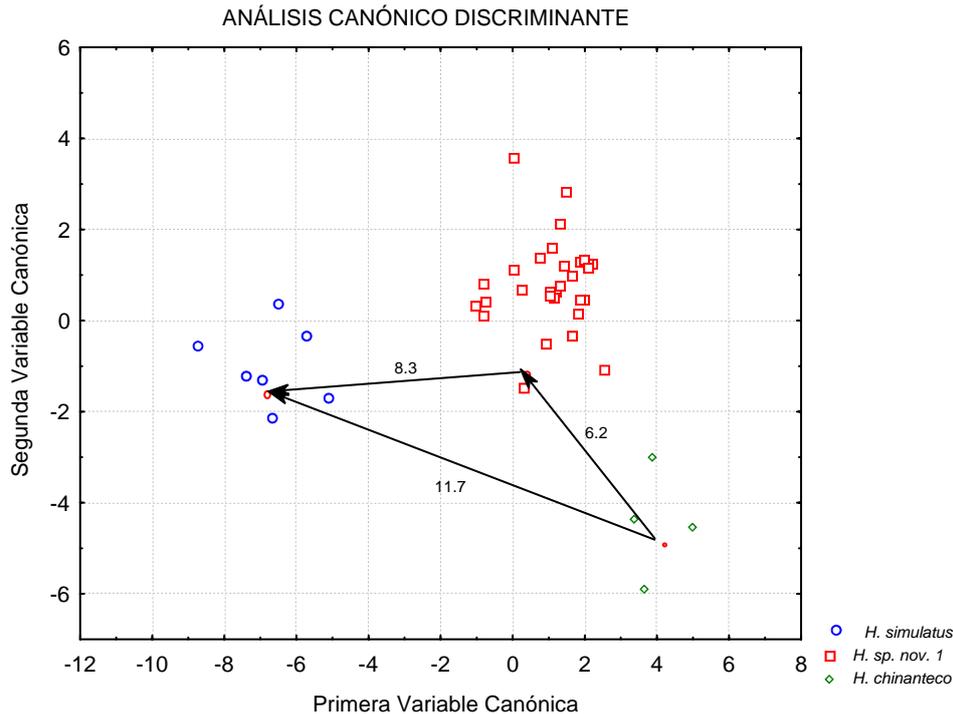
Cuadro 3. Análisis de componentes principales y canónicos discriminantes de las especies *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *H.chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1.



a)



b)



c)

Figura 6. Resultados de los análisis de componentes principales aplicados a la muestra. a) PCA que incluye todas las poblaciones; b) proyección del análisis canónico discriminante de todas las especies c) proyección del grupo *H. simulatus* a partir de los centroides.

El primer componente principal, que explica el 79% de la varianza total, refleja nuevamente que el tamaño es la variable que juega un papel preponderante en el análisis, ya que casi todos los elementos de su eigenvector tienen signo positivo y valores más o menos iguales. El segundo componente, que explica el 13.34% de la varianza, expresa la relación entre el tamaño del cráneo y el del rostro, así como la altura mandibular; un ejemplar con valores altos en este componente es de tamaño pequeño y con el rostro corto y con mandíbulas altas en proporción con al cráneo. Los resultados (cuadro 3), muestran que los ejemplares de *H. delicatulus* en general poseen las medidas más pequeñas de todas las especies del género, pero tienen el dentario más alto. En comparación, *H. simulatus* es más pequeño y también tiene el dentario más alto que *Habromys* sp. nov. 1 y *H. chinanteco* (Fig. 6 a). El análisis canónico discriminante, aplicado sólo al grupo compuesto por *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *H. sp. nov. 1*, mostró que *H. chinanteco* y *H. sp. nov. 1* son más parecidos morfológicamente entre sí, que a *H. simulatus* (Fig. 6 c). La distancia entre los centroides de *Habromys* sp. nov. 1 y la de *H. chinanteco* es menor que la de éstos dos grupos y *H. simulatus*. Una de las variables

que permite diferenciar a éstos tres grupos es la altura de la caja craneana, siendo *Habromys* sp. nov. 1 de tamaño de cráneo similar a *H. chinanteco*, pero con el cráneo más alto.

El tercer análisis de componentes principales se realizó a los taxones *H. ixtlani*, *H. lepturus* y *H. lophurus*, El Triunfo, *H. l.* San Cristóbal, *H. l.* Guatemala, *H. l.* El Salvador y *Habromys* sp. nov. 2, mostrando que los ejemplares de *H. ixtlani* son diferentes tanto de *H. lepturus* como de todo el grupo de taxones de *H. lophurus* (Fig. 7 a). Nuevamente, el primer componente principal, que explica el 80.8% de la varianza total es una variable de tamaño, y está reflejado en la mayoría de las variables, sobre todo en la longitud del cráneo, longitud de distema, ancho del cráneo, etc., mientras que el segundo componente principal que explica el 7.3% de la varianza puede ser interpretado como una variable de forma y se refiere a la altura mandibular (Cuadro 4); así, un ejemplar con valores altos en este componente, independientemente de su tamaño, tiene mandíbulas muy altas. La figura 7 a, muestra poca claridad en la definición de los grupos de *H. lophurus*, sólo se observa una ligera tendencia de *Habromys* sp. nov. 2 (Sierra de las Minas) a permanecer en un extremo de la nube de puntos, sin embargo, se puede observar una clara separación de las especies *H. ixtlani* y *H. lepturus*, situadas en el extremo derecho de la figura.

Variable	Componente 1 Eigenvalor: 21.006 V: 80.79% V. A: 80.79%	Componente 2 Eigenvalor: 1.887 V: 7.3% V. A: 88.09%	Primera Variable Canónica: 9.601 V: 63.8% V. A: 63.8%	Componente 2 Eigenvalor: 1.887 V: 18.0% V. A: 81.8%
LON	0.990	-0.052	0.110	2.368
ACCr	0.906	-0.197	0.754	-0.148
APC	0.825	-0.414	0.822	0.190
LD	0.990	0.054	-1.887	-1.204
LR	0.986	0.036	-0.791	0.134
ACC	0.960	-0.029	-2.225	-0.647
AC	0.988	0.059	1.039	1.252
AI	0.947	-0.195	1.230	-0.313
AR	0.976	-0.189	0.877	-0.152
ACO	0.938	-0.217	0.493	-0.869
LB	0.759	-0.168	-0.380	-0.428
LPP	0.910	0.142	-0.587	0.327
LP	0.923	-0.010	0.103	-0.683
LFI	0.953	0.119	0.559	-0.015
AFI	0.694	-0.335	0.637	-0.406
AFM	0.840	0.465	1.250	-0.691
AIN	0.882	-0.006	2.534	-0.452
AAM	0.985	0.114	-3.174	0.718
LM1-3	0.940	0.019	0.358	0.280
AM1	0.928	0.043	-0.228	-0.155
APM1	0.944	-0.088	3.341	-1.665
APM3	0.866	0.434	-1.401	0.881
LN	0.928	0.021	-1.228	0.706
HM	-0.173	0.788	-0.042	-1.031
LDen	0.981	-0.023	0.422	-0.695
PCCM	0.777	0.567	-1.668	0.066

Cuadro 4. Análisis de componentes principales usando las medidas del cráneo y la mandíbula. Los componentes fueron extraídos a partir de la matriz de correlación de las variables.

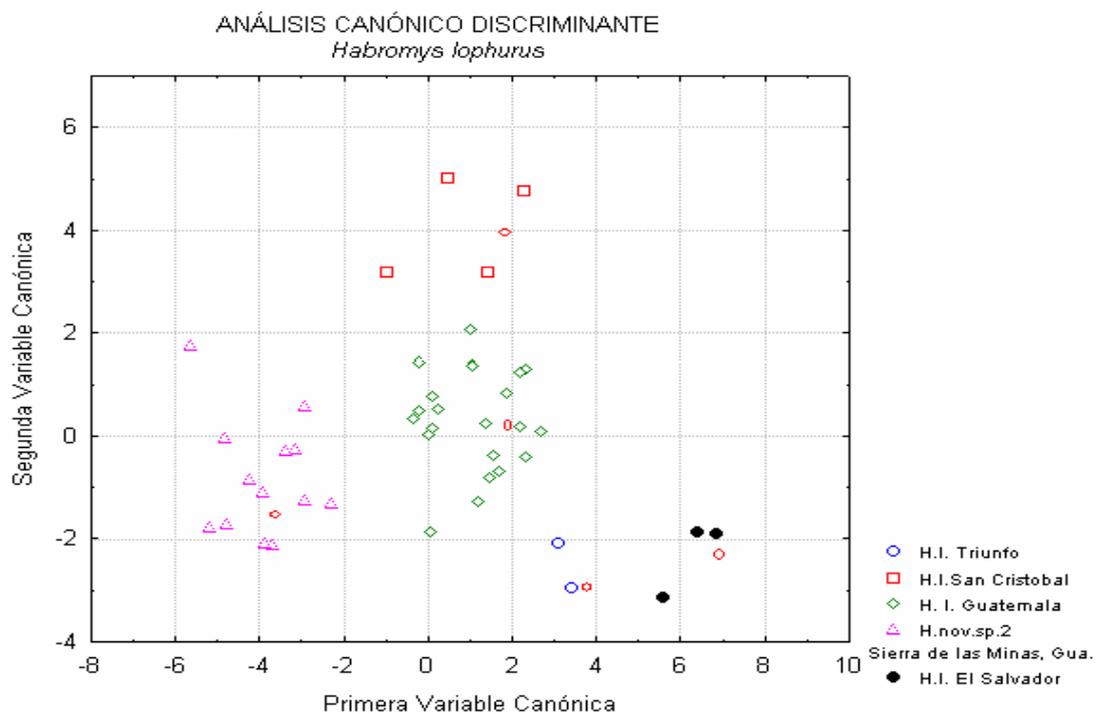
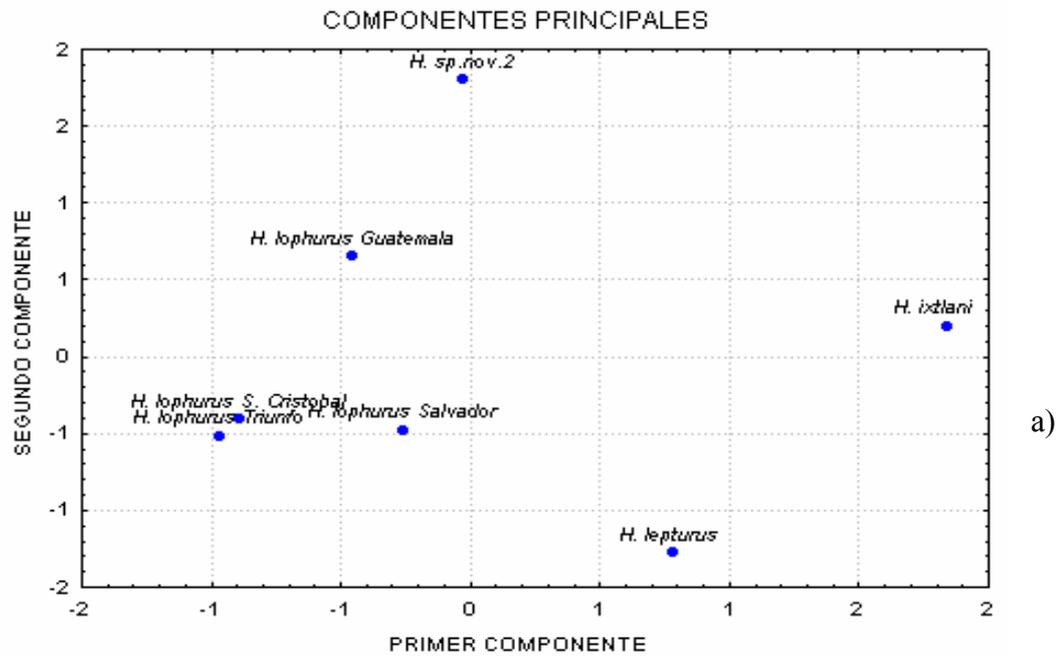


Fig. 7. Proyecciones de los ejemplares del grupo *H. lophurus* en el plano de los dos primeros componentes principales (a), definidos usando las medidas de los machos y (b) la proyección de las dos primeras variables canónicas del mismo grupo de taxones, en donde la distancia de Mahalanobis entre los centroides (°) de *Habromys* sp. nov. 2 (Sierra de las Minas) y *H. lophurus* Guatemala es de 5.6 unidades

De acuerdo con la figura 7 a, los ejemplares de *H. ixtlani* y *H. lepturus* son los más grandes del género y con los rostros proporcionalmente más delgados, mientras que todas las poblaciones de *H. lophurus* tienen cráneos más pequeños, siendo los de *Habromys* sp. nov. 2 los más grandes y con rostros más delgados que el resto de los *H. lophurus*.

El análisis utilizando sólo las poblaciones de *H. lophurus* (El Triunfo, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, norte de Guatemala y El Salvador, respectivamente) (Cuadro 4, Fig. 7 b) demostró que éstas son más parecidas morfológicamente entre sí que a *Habromys* sp. nov. 2 (Sierra de las Minas, Guatemala). Una evidencia más de la diferenciación de *Habromys* sp. nov. 2 está dada por las distancias de Mahalanobis entre los centroides de cada taxón, en donde se observa que *Habromys* sp. nov. 2 y el resto de las especies de *H. lophurus* tienen mayores distancias que las de *H. lophurus* de Guatemala, con el resto de los taxones.

Los resultados del análisis de funciones discriminantes, mostrados en el Cuadro 5, confirman lo encontrado en los análisis anteriores en cuanto a que *Habromys* sp. nov. 1 y *Habromys* sp. nov. 2, son taxones diferentes de los que se conocían hasta ahora, la mayoría de los ejemplares fueron asignados a sus grupos respectivos y los porcentajes de *Habromys* sp. nov. 1 (2%) y *Habromys* sp. nov. 2 (5.6 %) que fueron clasificados como de otro grupo fue muy bajo (Cuadro 5) y apoya la conclusión de León-Paniagua et al. (2007) de que *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1 son tres taxa independientes. En el caso de *H. lophurus* (Triunfo, San Cristóbal, Guatemala y El Salvador), varios de los ejemplares fueron asignados a otros grupos, sin poder mantener un identidad propia, salvo *Habromys* sp. nov. 2, que con una buena muestra mantuvo un alto porcentaje (98%) de especímenes bien clasificados, demostrando la existencia de este taxón como entidad discreta y bien definida en cuanto a sus variables craneo-dentales.

Taxones originales	Porcentaje y (número)	Especímenes clasificados como:	Especímenes clasificados como:
<i>H. simulatus</i>	100% (6)		
<i>H. chinanteco</i>	50% (4)	<i>Habromys</i> sp. nov.1 (2)	
<i>Habromys</i> sp. nov.1	100% (32)		
<i>H. delicatulus</i>	100% (4)		
<i>H. schmidlyi</i>	100% (9)		
<i>H. lepturus</i>	95.8% (73)	<i>H. ixtlani</i> (3)	
<i>H. ixtlani</i>	96.3% (81)	<i>H. lepturus</i> (2)	
<i>H. lophurus</i> , Triunfo	100% (4)		
<i>H. l.</i> San Cristobal	83.3% (12)	<i>H. l.</i> Guatemala (2)	
<i>H. l.</i> Guatemala	79.3% (26)	<i>Habromys</i> sp. nov.2 (1)	<i>H. l.</i> Salvador (1)
<i>H. l.</i> Salvador	75% (3)		
<i>Habromys</i> sp. nov. 2	98% (32)	<i>H. l.</i> Guatemala (2)	

Cuadro 5. Clasificación de los ejemplares de *Habromys* de acuerdo al análisis de funciones discriminantes usando probabilidades iguales para todos los grupos.

Con el propósito de observar si existía alguna diferencia mayor entre algunos de los taxones de cada grupo se realizó un análisis de conglomerados, el cual nos llevó a resultados semejantes (Fig. 8). La primera separación en las dos ramas del fenograma está dada por la longitud de la hilera superior de dientes. Posteriormente las muestras se separan en los mismos cuatro grupos que en el análisis de componentes, sólo que, se encontró mayor similitud entre los taxones *H. simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. chinanteco*, *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* con las especies de tamaño pequeño, así como otro gran grupo con los taxones *H. ixtlani*, *H. lepturus*, *H. lophurus*, Chiapas, *H. lophurus*, Guatemala, *H. lophurus*, El Salvador y *Habromys* sp. nov. 2, que representan a las especies de mayor tamaño.

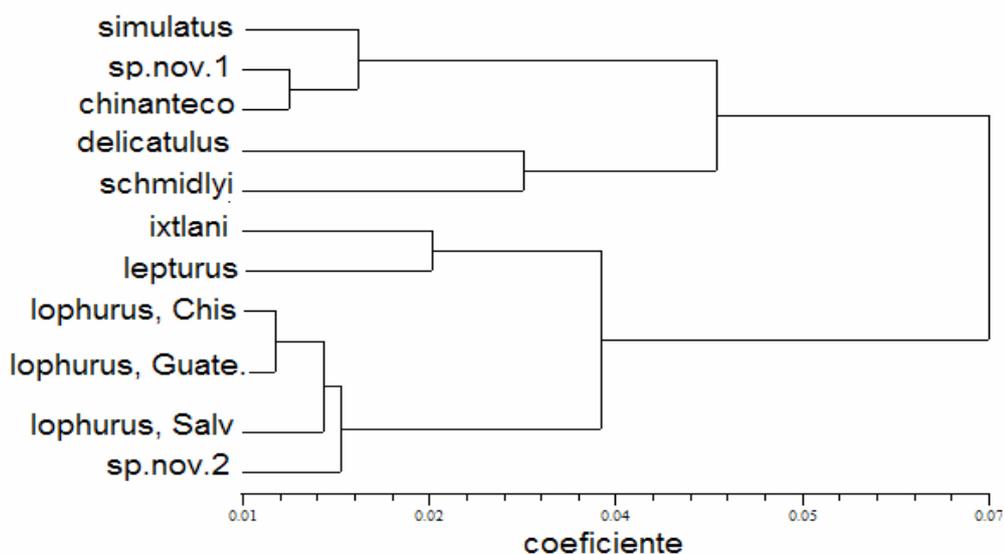


Figura 8. Fenograma que muestra las relaciones de similitud entre las especies y sus poblaciones.

La evidencia obtenida con estos análisis, aunada a la evidencia genética (León et al. 2007; Rogers et al 2007), geográfica (Carleton et al. 2002; Romo et al. 2005) y ecológica (Olea 2002) nos permite suponer la existencia de nueve especies en total dentro del género *Habromys*, incluyendo dos entidades nuevas para la ciencia.

A continuación se presenta una clave para la identificación de cada una de las especies aquí propuestas, seguida de una sección en donde se describen y se proporcionan los datos más relevantes de su morfología, historia natural, ecología, conservación y distribución de las especies pertenecientes al género *Habromys*.

CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *HABROMYS*

Algunas especies del género *Peromyscus* pueden confundirse con aquellas del género *Habromys*, por lo que es importante destacar que por lo general todos los *Habromys* tienen la cola peluda (*H. lepturus* y *H. ixtlani* con poco pelo), con un mechón de pelo en la punta de la misma y es de color oscuro tanto dorsal como ventralmente (en *H. simulatus* y *H. schmidlyi* sólo una línea delgada de color claro se distingue en la región ventral). Las patas traseras tienen una mancha oscura en la región dorsal, casi hasta la punta de los dedos.

En la mayoría de las localidades en donde se encuentran las especies de *Habromys*, se encuentra *P. levipes*, del cual se diferencia porque éste último tiene la cola bicolor, de *P. mexicanus*, porque tiene la cola completamente escamosa. En el Cerro Zempoaltepec y en la Sierra de Juárez, Oaxaca, en donde se encuentran *H. lepturus* y *H. ixtlani*, se encuentra *P. melanocarpus*, con el que puede confundirse, ya que también tiene la mancha oscura en las patas traseras, sin embargo, éste último tiene la cola bicolor.

- 1.A Longitud total más de 210 mm; cola escasamente peluda, mechón de pelo en la punta de la cola en forma de pincel no bien definido.....2
- 1.B Longitud total menos de 210 mm; cola marcadamente peluda, mechón de pelo en la punta de la cola en forma de pincel bien definido.....3

- 2.A Longitud del palatino generalmente menor de 4.5 mm; se conoce sólo del Cerro Zempoaltepec, Tlahuitoltepec, Oaxaca.....*H. lepturus*
- 2.B Longitud del palatino siempre mayor de 4.5 mm; se conoce sólo del Distrito de Ixtlán, en la Sierra de Juárez, Oaxaca.....*H. ixtlani*

- 3.A Hilera superior de dientes más de 4.0 mm; se distribuyen por debajo de los 17° de latitud norte4
- 3.B Hilera superior de dientes menos de 4.0 mm; se encuentran por arriba de los 17° de latitud norte5

- 3.A Longitud del rostro generalmente mayor de 8.6 mm; longitud del diastema generalmente mayor de 6.9 mm; se encuentra sólo en Sierra de las Minas, Guatemala.....*Habromys* sp. nov. 2
- 3.B Longitud del rostro generalmente menor de 8.6 mm, longitud del diastema generalmente menor de 6.9 mm,*H. lophurus*

- 5.A** Anchura cigomática menos de 12.0 mm, anchura interorbitaria menos de 4.2mm.....**6**
- 5.B** Anchura cigomática siempre más de 12.0 mm, anchura interorbitaria más de 4.2mm.....**7**
- 6.A** Placa cigomática menor de 1.7 mm, longitud del diastema menor de 5.9 mm; se encuentra en el norte del estado de México y sur de Michoacán.....***H. delicatulus***
- 6.B** Placa cigomática más de 1.7 mm, longitud del diastema más de 6.0 mm; se encuentra sólo en la Sierra de Taxco, en los estados de México y Guerrero.....***H. schmidlyi***
- 7.A** Ancho de la caja craneana generalmente más de 12.0 mm, y altura de la caja más de 8.7 mm**8**
- 7.B** Ancho de la caja craneana menos de 12.0 mm, altura de la caja menos de 8.7 mm, se distribuye en la Sierra Madre Oriental.....***H. simulatus***
- 8.A** Ancho de la placa cigomática generalmente menos de 1.8 mm; ancho del primer molar superior menos de 2.9 mm; cola unicolorada; se encuentra sólo en la Sierra de Juárez, Oaxaca.....***Habromys chinanteco***
- 8.B** Ancho de la placa cigomática generalmente más de 1.8 mm, ancho del primer molar superior más de 2.9 mm, la punta de la cola blanca; se encuentra sólo en la Sierra Mazateca, Oaxaca.....***Habromys sp. nov. 1***

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Con base en variables morfométricas craneales y dentales, así como en la coloración del pelaje y las medidas externas, se caracterizan y delimitan nueve especies mesoamericanas de *Habromys*. La elección de los caracteres usados en la definición de las especies no es consistente entre las diferentes especies, ya que se intenta simplificar la diagnosis de las especies anteriormente descritas, pero se incluyen todos los caracteres diferenciales que arrojó nuestro análisis.

***Habromys simulatus* (Osgood, 1904)**

Ratón de Jico de cola crestada

Peromyscus simulatus Osgood 1904:72 (localidad tipo- México, Veracruz, cerca Jico, 6000 ft; holotipo- USNM 55028).

Habromys simulatus: Carleton 1989: 122.

Morfología y observaciones taxonómicas.- *Habromys simulatus* es un ratón de tamaño pequeño a mediano, (largo total: 167 a 169 mm; cola vertebral: 87 a 97 mm; pata: 21 a 23 mm; oreja: 14 a 16 mm). El pelaje es sedoso y denso, de color pardo oscuro a café canela, contrastando mucho el color dorsal oscuro con el color blanco brillante de la región ventral (Fig. 9 a). La cola es un poco más chica que la cabeza y el cuerpo, en la mayoría de los ejemplares es unicoloreada, sin embargo, en algunos especímenes existe una pequeña línea clara en la región ventral (Musser 1969), en esta especie la cola es muy peluda y el pincel en la punta de la misma está bien desarrollado (Fig. 10). Las patas son pequeñas (< 22.5) y presentan una mancha bien marcada en la región de los metatarsales, dicha mancha en la mayoría de los ejemplares, llega hasta donde empiezan los dedos. Las orejas son de tamaño mediano y de color oscuro. Las características del cráneo (Fig. 9 b) son esencialmente como las de las especies medianas del género (*H. chinanteco* y *H. lophurus*), pero más pequeño, la caja craneal es inflada y es la de menor altura de las tres especies. La placa cigomática y el rostro son anchos, los arcos cigomáticos no son tan delicados como los de *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*, la constricción interorbital es ancha y los dientes son pequeños (Osgood 1904, 1909; Hall 1981), especialmente el tercer molar superior (Fig. 11). Todas estas características lo distinguen de sus congéneres. Como muestran los análisis anteriores, existe suficiente evidencia (morfológica y molecular; León-Paniagua et al. 2007) para considerar a la población de Puerto de la Soledad, Oaxaca, que Carleton et al. (2002) consideraron como parte

de *H simulatus*, como una especie distinta, la cual será descrita más adelante. *H simulatus* es una especie monotípica.

Historia Natural y Ecología.- Se conoce poco de la historia natural y ecología de esta especie. Estos ratones tienen una distribución restringida en hábitats de bosque nublado. Se encuentran en bosques mesófilos de montaña, en las áreas de vegetación densa, fría y muy húmeda compuesta principalmente de encinos (Romo et al. 2005). Como casi todas las especies del género esta especie es de hábitos arborícolas, durante la realización de este trabajo se le recolectó en trampas puestas sobre los árboles a una altura de entre 10 y 12 m. En la localidad de Xico, Veracruz, se le encontró conviviendo con *Peromyscus melanotis* (Osgood 1904), en El Potrero, Hidalgo se le ha capturado junto con *Peromyscus levipes*, *Reithrodontomys mexicanus* y *Megadontomys nelsoni*. Al parecer se alimentan de musgos y bromelias, las cuales utilizan como refugios. Sobre su reproducción no se tienen datos (Romo et al. 2005).

Conservación.- Es una especie endémica y está considerada como un taxón relictual (Carleton 1989). Se desconoce el estado de sus poblaciones. Sin embargo, es importante mencionar que la vegetación original en donde fue recolectada por primera vez esta especie se ha remplazado por cultivos de café (*Coffea arabica*). Aunque se realizó un intenso trabajo de campo en las localidades en las que se le había recolectado anteriormente, no fue posible obtener registros nuevos más que en la localidad de El Potrero en Hidalgo, por lo que, considero que esta especie debería estar en alguna categoría de conservación.

Distribución.- Esta especie se conocía sólo de dos ejemplares tipo colectados en la localidad de Xico y uno a 3 Km W Zacualapan en la ladera E de la Sierra Madre Oriental (Robertson y Musser 1976; Hall 1981), recientemente Carleton et al. (2002) consideraron que se encontraba ampliamente distribuido a lo largo de las laderas (1830-2200 m) de la Sierra Madre Oriental, desde el sur de Hidalgo y centro de Veracruz hasta Oaxaca, sin embargo, en este estudio encontramos que la localidad que ellos consideran dentro de Oaxaca, es la localidad tipo de *Habromys* sp nov. 1, por lo que la distribución conocida de *H. simulatus* llega sólo hasta Veracruz.

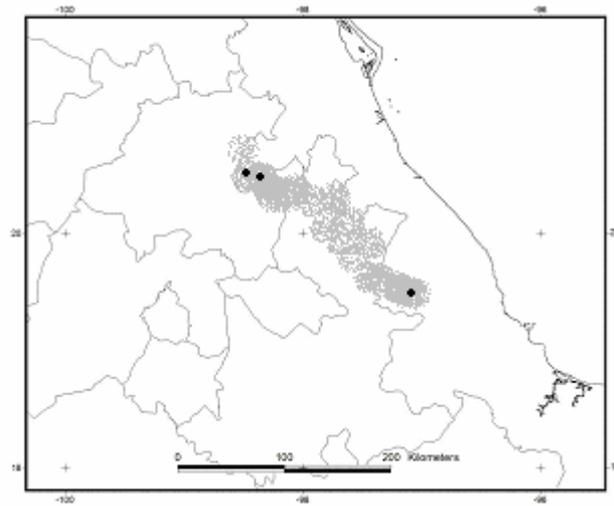


Figura 12. Distribución de *Habromys simulatus*.

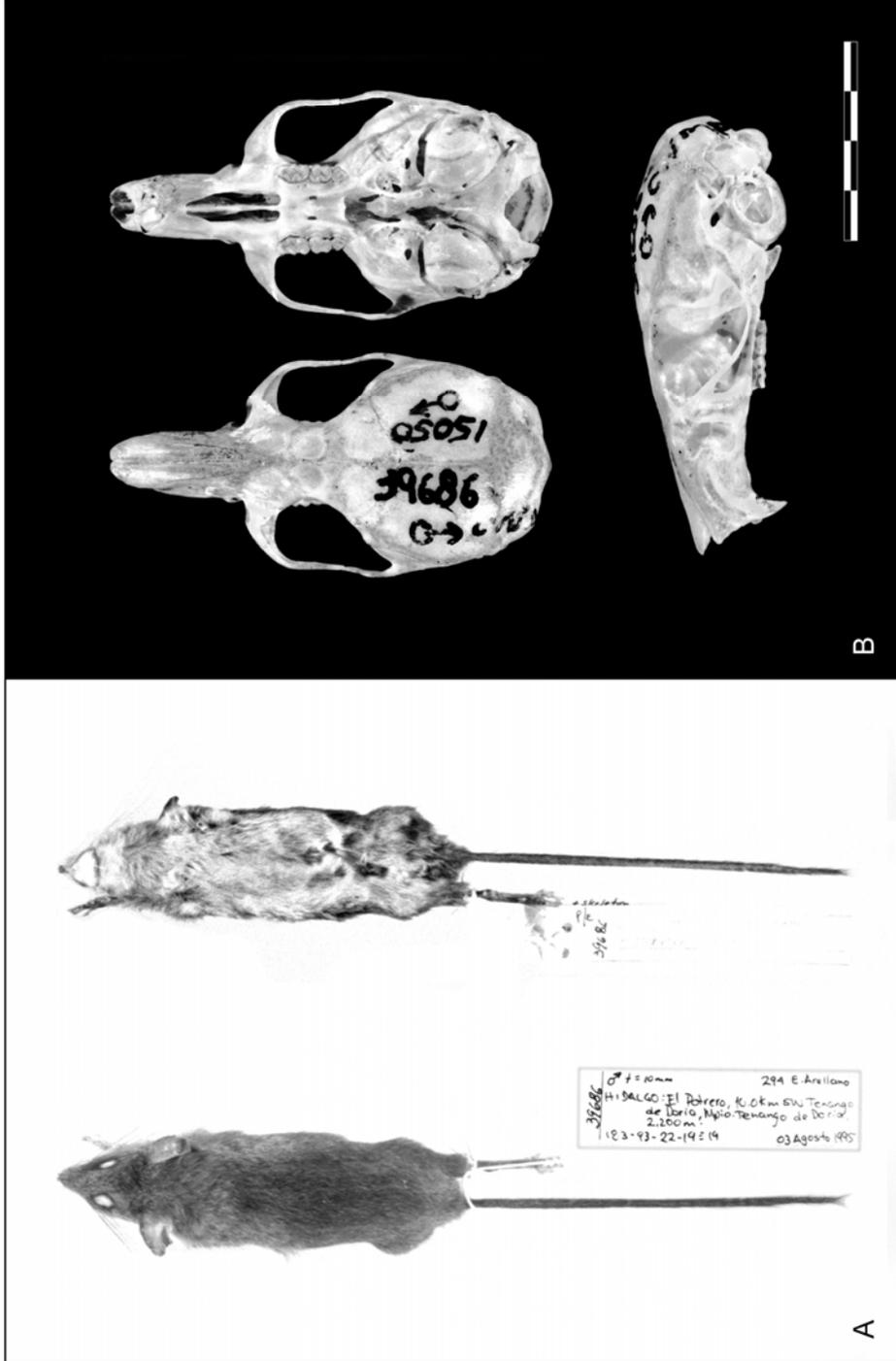


Figura 9. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys simulatus* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. simulatus* (B) de Sierra Madre Oriental, Tenango de Doria, Hidalgo, México. Escala = 11.5 mm.



Figura 10. Punta de la cola en vista dorsal de *Habromys ixtlani* (1), *H. lepturus* (2), *H. lophurus* (3), *H. simulatus* (4), *H. sp. nov. 1* (5), *H. schmidlyi* (6), *H. delicatulus* (7), *H. sp. nov. 2* (8).

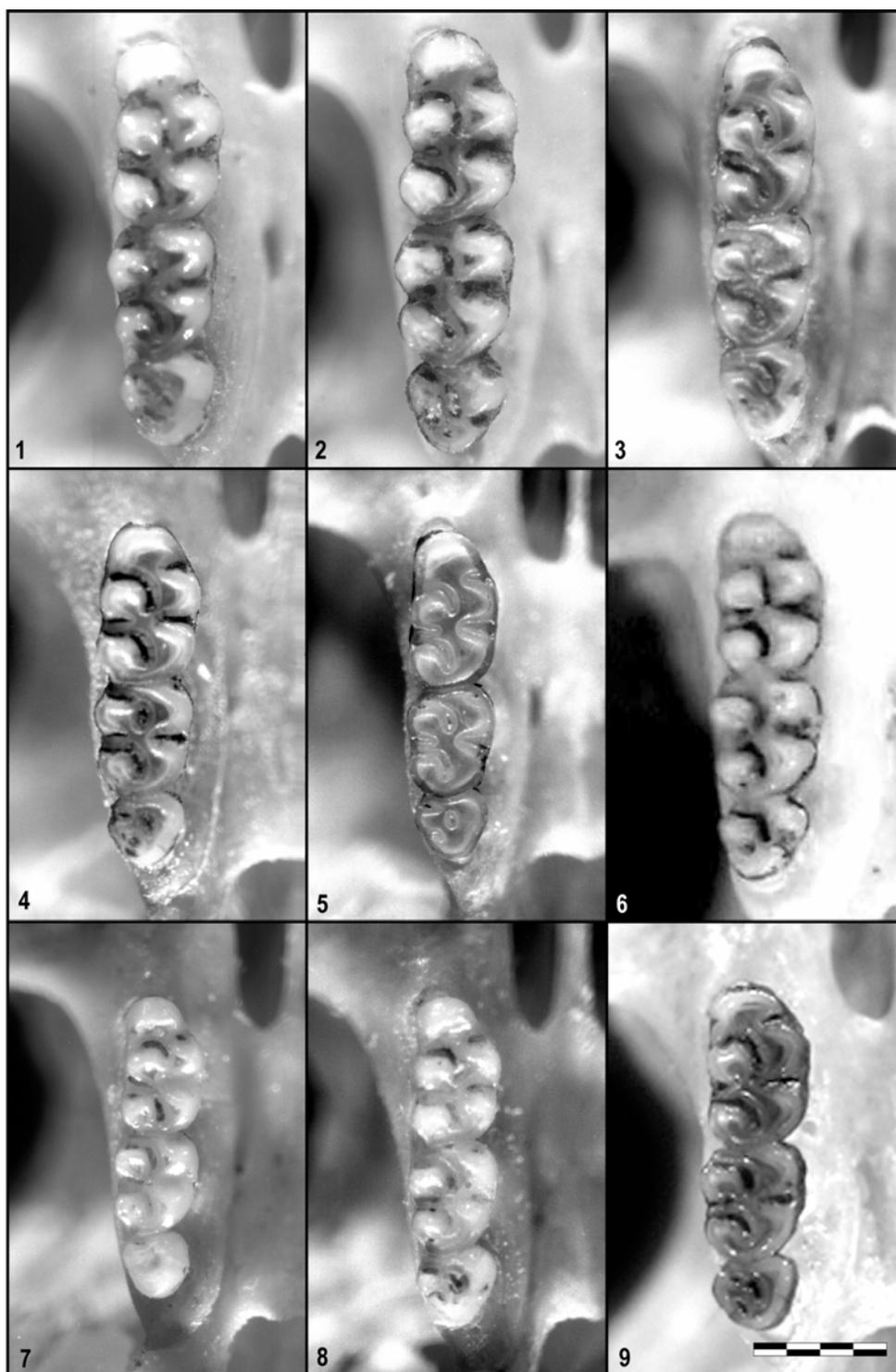


Figura 11. Hilera superior derecha de dientes de *Habromys lepturus* (1), escala = 1.8 mm.
H. ixtlani (2), escala = 1.6 mm. *H. lophurus* (3), escala = 1.6 mm.
H. sp. nov. 1 (4), escala = 1.6 mm. *H. simulatus* (5), escala = 1.6 mm.
H. chinanteco (6), escala = 1.4 mm. *H. delicatulus* (7), escala = 1.4 mm.
H. schmidlyi (8), escala = 1.4 mm. *H. sp. nov. 2* (9), escala = 1.8 mm.

***Habromys* sp. nov. 1**

Ratón de cola crestada

Holotipo.- Macho adulto, MZFC (número de campo 171HBR). Preparado en forma de piel, cráneo y esqueleto parcial. Las condiciones generales de la piel y el cráneo son buenas, sin embargo, el cráneo tiene roto el arco cigomático del lado izquierdo y al esqueleto le faltan las últimas vértebras de la cola y algunas costillas. Colectado el 17 de julio de 2001 por Héctor Olguín Monrroy (Figs.15 a,b).

Localidad tipo.- México, Oaxaca, Municipio Teotitlán de Flores Magón, Puerto de la Soledad, 2000 m (18°03'58''N, 96°72'83''W).

Paratipos.- (de la misma localidad y colectores Livia León Paniagua, Alinka Olea y Wagner y David Ortiz Hernández) MZFC-HBR 008, 117 y 159 (hembras); MZFC-HBR 149, 155 y 158 (machos).

Otros especímenes examinados.- Se recolectaron 30 ejemplares más en la localidad tipo (MZFC-HBR 037, 039, 079, 083, 084, 094, 114, 119, 142, 145, 160-162, 169, 170-173, 175, 176, 179, 183-186, MZFC-CAS 238), de los cuales son 10 machos y 14 hembras, en las etiquetas aparecen como colectores: L. León, S. Aguilar, A. Olea, H. Olguín, D. Ortiz y A. Ávila. Todos los ejemplares se encuentran preparados en forma de piel, cráneo y esqueleto parcial y están depositados en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Las medidas registradas en la etiqueta del holotipo (en mm) incluyen longitud total, 186; longitud de la cola, 97; longitud de la pata, 22.5; longitud de la oreja, 17.5. El peso es de 15 gramos y en el margen superior izquierdo está la leyenda testículos no escrotados.

Diagnosis.- Esta especie de *Habromys* se caracteriza por el largo mechón de pelo en forma de pincel en la punta de la cola y en el 90% de los individuos éste es de color blanco (Fig. 15 a). Es de tamaño mediano dentro de los *Habromys* (longitud total = 170-200 mm; longitud occipitonasal = 24-27 mm; hilera maxilar de dientes = 3.5-4.2 mm); el cráneo es de apariencia delicada, con nasales largos, el arco cigomático es delgado y la placa del cigomático es ancha, en la mayoría de los ejemplares el interparietal es angosto, y los parietales son muy anchos (Fig. 22 b), la cola es más larga que la cabeza y el cuerpo, cubierta de pelo y con un pincel muy bien desarrollado, las bullas son infladas y de tamaño mediano (Fig. 15 b).

Descripción.- Esta especie es de tamaño mediano dentro de los *Habromys*, pero pequeño comparado con las especies de *Peromyscus* (Fig. 15 a). El pelaje es suave, fino y denso, de color café intenso a medio. El efecto en el pelaje dorsal de una franja media café oscura es muy evidente en esta especie. Una banda más intensa de color ocre se forma en los costados y se intensifica hacia los cuartos traseros. Al igual que en las otras especies del género, existe un anillo ocular oscuro. Las patas delanteras son completamente blancas. Las patas traseras son proporcionalmente largas, con el V dígito tan largo como el II y IV. En la planta presentan seis cojinetes y está totalmente desnuda, tienen una mancha de color oscuro en el dorso, el cual se extiende hasta el metatarso. La región ventral es de color blanco-grisáceo, con los pelos lustrosos. Los pelos de la barbilla y de la garganta son blancos hasta la base. La cola es un poco más grande que la longitud de la cabeza y el cuerpo; es unicolor y totalmente peluda y en el extremo de la misma se aprecia un pincel bien definido y por lo general de color blanco (Fig. 10). Las orejas son medianas, de menor tamaño que el de la pata y son de color oscuro, con pelaje más denso en el exterior y de color semejante al del dorso.

Internamente el cráneo es delicado, aunque no tanto como el de *H. delicatulus* (Fig. 15 b). El rostro es corto, (LR 36.7% de LON), la región interorbital con forma de reloj de arena y sin surcos supraorbitales, ni salientes en forma de repisa. Los cigomáticos son muy delicados y se adelgazan hacia la unión con el yugal. La caja craneal es globosa, redondeada y completamente lisa. El interparietal es variable en su forma, pero en la mayoría de los individuos es angosto. En vista lateral, el cráneo de *H. sp nov 1* es menos globoso que el de *H. delicatulus*. El rostro se arquea muy ligeramente hacia abajo. El foramen incisivo es muy largo y ancho (LFI cerca del 95 % de la LD y AFI cerca del 90 % del APM1). El paladar es ligeramente cóncavo y a la mitad del mismo se diferencian muy bien un par de foraminas. La fosa mesopterigoidea tiene forma de herradura y es angosta. La bulla ectotimpánica es relativamente inflada y del mismo tamaño casi en todas las especies del género.

El proceso coronoides de la mandíbula es corto. El dentario es largo y tan alto como en las especies grandes del género.

En cuanto los dientes de esta especie, los incisivos son delgados y largos. Los primeros y segundos molares con mesolofos completos, pero carecen de mesolofos. M1 es de forma oval con el anterocono más angosto que ancho y aparente-mente sin surco anteromedial; M3 de forma circular y pequeño, aproximadamente de la mitad del tamaño de la superficie oclusal de M2 (Fig. 11). Los dientes de la mandíbula son pequeños y angostos.

El cariotipo de esta especie tiene un número diploide de $2n= 48$ y un número fundamental de 78. La mayoría de los cromosomas son submetacéntricos mientras que el resto son acrocéntricos y de gran tamaño. El cromosoma X es submetacéntrico largo y el Y es metacéntrico pequeño (Vargas et al., en preparación).

Comparación.- El reconocimiento de *Habromys* sp. nov. 1 esta basado en una serie de caracteres no tan obvios ya que comparte algunos de ellos con otras especies del género, sin embargo, un carácter que no comparte con otras especies es que en el 90% de los ejemplares la punta de los pelos de la cola es de color blanco (Fig. 10). Comparando con las otras especies, *Habromys* sp. nov. 1 esta entre las especies medianas del género.

Ecología.- La Sierra Mazateca está enclavada en la porción norte de los estados de Puebla y Oaxaca, en donde se desarrollan parches extensos de bosques mesófilos en donde dominan los siguientes géneros: *Dendropanax*, *Elaphoglossum*, *Asplenium*, *Senecio*, *Podocarpus*, *Quercus* y *Pinus* (Ruiz et al. 2002; Olea 2002). Olea (2002) reportó que *Habromys* sp. nov. 1, se encuentra en las zonas conservadas con mayor diversidad vegetal y con densidades relativas altas. Estas zonas conservadas cuentan con una mayor cobertura arbórea en donde los troncos presentan grandes ramificaciones horizontales con numerosos recovecos. Es probable que estas condiciones brinden a los ratones arborícolas refugio, sitios de anidación, así como senderos, rutas de escape y alimento (Enger y Smith 1992; Olea 2002). Se ha recolectado junto con *Peromyscus furvus*, *P. aztecas*, *P. levipes*, *Megadontomys chryophylus*, *Reithrodontomys mexicanus* y *Oryzomys alfaroi*. Además, la especie más abundante en el área es *P. furvus* (117 individuos) y en segundo lugar *Habromys* sp. nov. 1 (38 individuos). *Habromys* sp. nov. 1 se ha encontrado sobre troncos de árboles de *Podocarpus reichei* y en menor proporción sobre *Quercus archerdophylla* y *Q. ryzophylla* (Olea 2002).

Conservación.- Al parecer esta especie podría ser indicadora de áreas conservadas de bosque mesófilo (Olea 2002). Sería recomendable que el área de Puerto de la Soledad se considerara como área sujeta a protección.

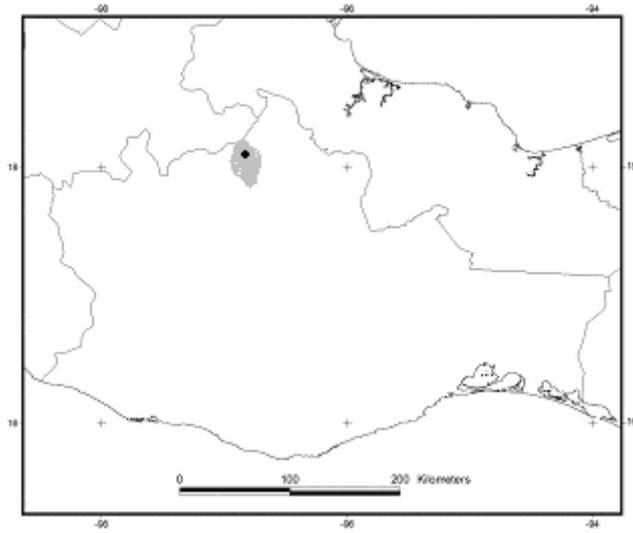


Figura 16. Distribución de *Habromys sp. nov. 1*

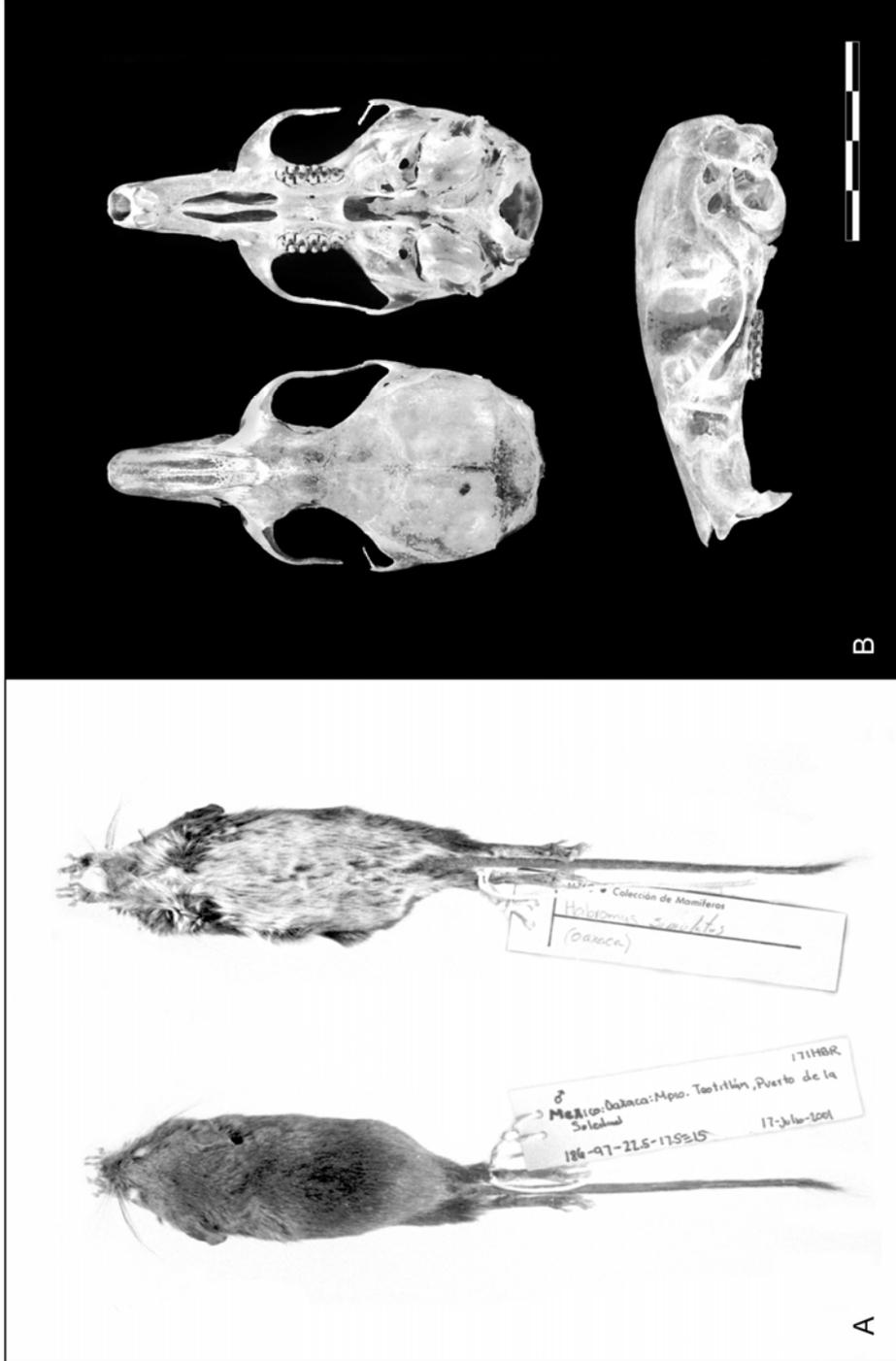


Figura 15. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys* sp. nov. 1 (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H.* sp. nov. 1 (B) de Sierra Mazateca, Oaxaca, México. Escala = 12.4 mm.

Habromys delicatulus Carleton, Sánchez y Urbano-Vidales 2002

Ratón delicado de cola crestada

Habromys delicatulus Carleton, Sánchez y Urbano-Vidales 2002 (localidad tipo: México, Estado de México, Municipio Jilotepec, Dexcaní Alto, 2 Km E y 3.5 km S Jilotepec, Cañada de la Ermita, 2570 m)

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es el ratón más pequeño dentro del género. El pelaje es suave, delicado y denso, de color café intenso a medio y sin un área abruptamente más oscura en el centro del dorso. En los costados el color se torna anaranjado u ocráceo, formando en algunos ejemplares una banda lateral más notoria hacia los cuartos traseros. Los lados del rostro tienen un área oscura que se extiende hasta el ojo, a manera de un antifaz con los bordes muy difusos. Las patas traseras tienen color oscuro en el dorso, el cual se extiende incluso hasta el metatarso. El vientre es grisáceo claro, con los extremos de los pelos de aspecto lustroso. Los pelos de la barbilla y la garganta son blancos hasta la base (Fig.17 a). La cola es aproximadamente tan larga como la cabeza y el cuerpo juntos; es difusamente bicolor y relativamente peluda, y tiene el extremo ligeramente penicilado (Fig. 10). Las orejas son relativamente largas, anchas y prominentes, de hecho son los ratones más orejones del género por la proporción con el tamaño del cuerpo. El conjunto de estos rasgos externos lo distingue claramente de otras especies del género. Internamente, el cráneo es diminuto y se asemeja al de *H. simulatus*, sólo que es más pequeño; tiene el rostro corto y delgado. Los arcos cigomáticos son muy delicados y la placa cigomática es angosta. La bulla auditiva es comparativamente expandida (Fig. 17 b). La anterior descripción está basada en la original, provista por Carleton et al. (2002). En este trabajo se encontró una mayor similitud de forma y tamaño con *H. schmidlyi*, ésta última recientemente descrita y por tanto no tomada en cuenta en el trabajo de Carleton et al. (2002). *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* son similares en el tamaño, sin embargo, *schmidlyi* tiene la cola más larga por lo general y las orejas son de mayor tamaño en *H. delicatulus*. En cuanto al cráneo *H. delicatulus* tiene la longitud del cráneo, la del rostro y el ancho de la placa cigomática más pequeños que en *H. schmidlyi* (Apéndice III).

Historia Natural y Ecología: Existe poca información acerca de su historia natural y ecología. Esta especie parece estar asociada en algún grado con el medio arbóreo (Carleton, et al. 2002). En el sitio del cual se describió este pequeño ratón se han capturado otros roedores. Destaca uno que se considera parte de una fauna relictual (*Nelsonia goldmani*) y que

representa el registro más oriental de esta especie; éste se descubrió en el mismo sitio que *H. delicatulus* (Engstrom et al. 1992). Otras especies con las que *H. delicatulus* coexiste localmente son *Peromyscus levipes*, *P. difficilis*, *Reithrodontomys fulvescens* y *Neotoma mexicana*. El área donde habita se encuentra a una altitud de 2570 m y en general está cubierta por encinos (*Quercus* spp.) con algunos pequeños manchones de oyameles (*Abies* sp.). Destaca la presencia, en ciertos puntos, de árboles pertenecientes a géneros considerados como elementos relictuales del bosque mesófilo de montaña, por ejemplo *Ilex*, *Garrya* y *Cornus* (Carleton et al. 2002). Otras características más detalladas de la vegetación se encuentran actualmente en estudio (O. Sánchez com. pers. 2005).

Conservación.- *Habromys delicatulus* es una de las especies de mamíferos más recientemente descrita de México (14 de octubre de 2002). Por esto es poco lo que se conoce de su biología y estado de conservación. Sin embargo, su carácter microendémico la hace, en principio, objeto de preocupación respecto a su susceptibilidad a la extinción en caso de que llegaran a ocurrir cambios ambientales profundos en el área donde existe. Actualmente se está desarrollando una primera evaluación respecto a su estado de conservación. Esta formará parte de una propuesta para la protección de la única área donde hasta hoy se le ha encontrado y la cual comparte con *Nelsonia goldmani* (O. Sánchez com. pers. 2005). Por lo pronto puede considerársele como amenazada (Sánchez-Herrera 2005).

Distribución.- La distribución de *H. delicatulus* forma parte de la vertiente norte del Eje Neovolcánico, aunque únicamente se le conoce de la localidad tipo: México, Estado de México, Municipio Jilotepec, Dexcaní Alto, 2 Km E y 3.5 km S Jilotepec, Cañada de la Ermita, 2570 m. Rogers et al. (2007) sugieren que la distribución de esta especie llega hasta el sur de Michoacán, sin embargo, el registro pertenece a un ejemplar que estaba determinado como *Peromyscus sagax* y aún no ha sido confirmado.

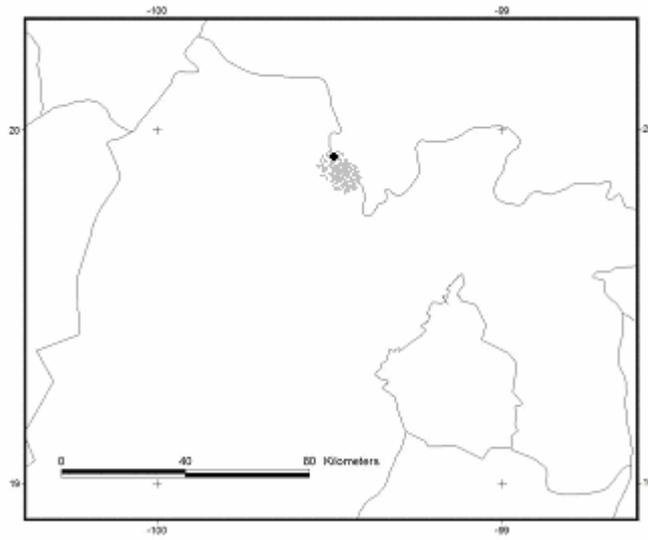


Figura 18. Distribución de *Habromys delicatulus*.

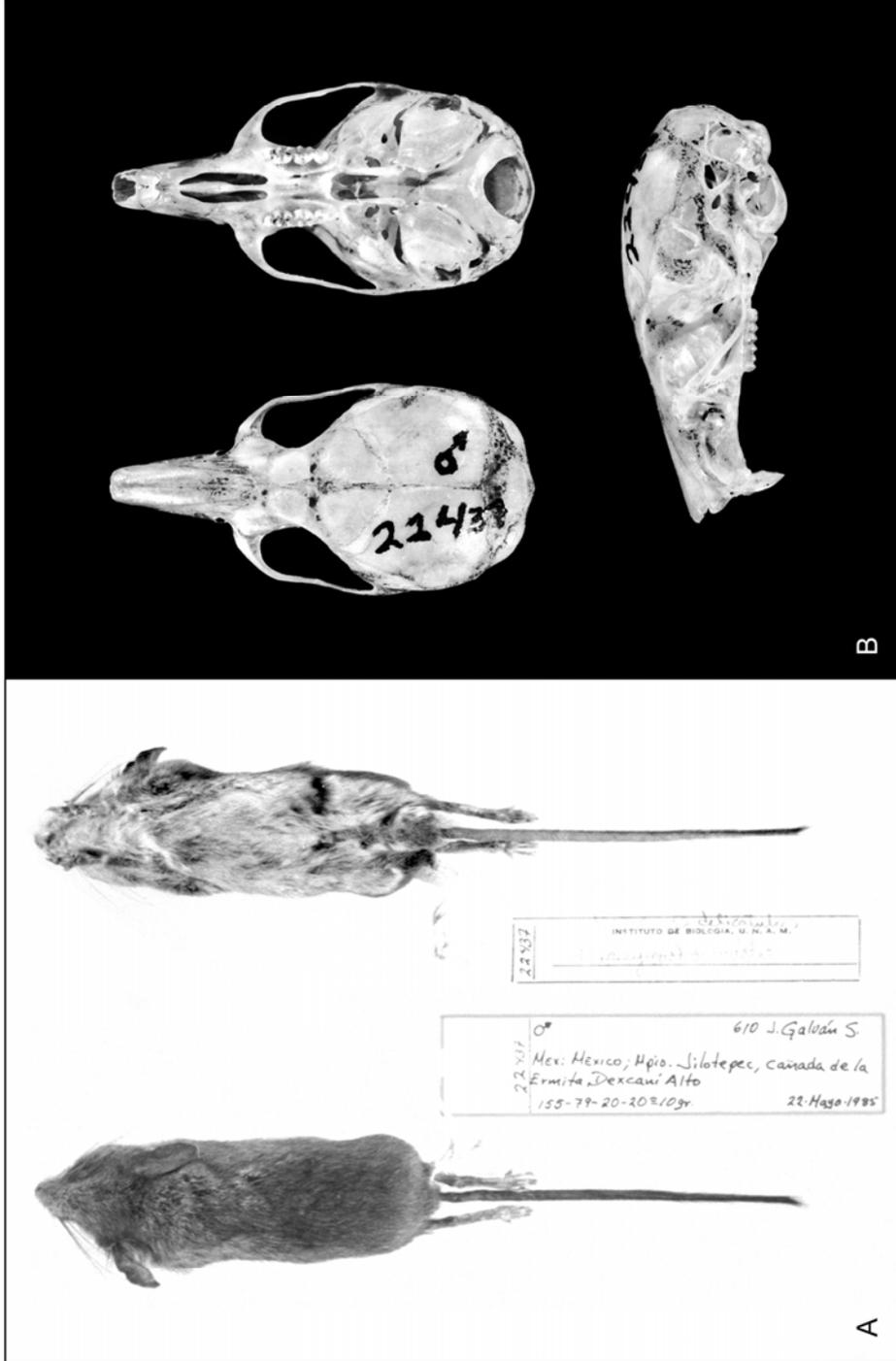


Figura 17. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys delicatulus* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. delicatulus* (B) de Xilotepec, México, México. Escala = 10.3 mm..

***Habromys schmidlyi* Romo, León y Sánchez, 2005**

Ratón de Schmidly de cola crestada

Habromys schmidlyi Romo, León y Sánchez 2005 (localidad tipo: km 8 de la carretera Zacualpan-Mammatla, Municipio, Almoloya de Aquiciras, Estado de México, México, 1870 m).

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es de los *Habromys* más pequeños, el segundo en tamaño dentro del género (largo total: 144 a 167 mm; largo de la cola: 72 a 89 mm; pata: 19 a 21 mm; oreja: 16 a 21 mm), solo un poco más grande que *H. delicatulus*, pero similar en proporciones del cuerpo a las de *H. simulatus* y *H. chinanteco*. El pelaje dorsal es denso y sedoso y de color café rojizo con una línea angosta más oscura a la mitad del dorso (Fig. 19 a); la línea lateral es color naranja. Al igual que otras especies del género *H. schmidlyi* también tiene un anillo oscuro alrededor de los ojos. El pelaje ventral es más corto que el dorsal y de color blanco. La mayoría de los ejemplares tienen una mancha amarillenta al rededor del cuello; las orejas son oscuras y de tamaño medio, más pequeñas que el tamaño de las patas. Las patas delanteras son relativamente cortas y de color blanco; las patas traseras son relativamente largas. La cola es más o menos bicolor, el región dorsal oscura y la parte ventral blanca, y con un pincel en la punta bien desarrollado; tan larga como la longitud de la cabeza y el cuerpo y cubierta con mucho pelo (Fig. 10.6). El cráneo y los dientes son muy pequeños; la caja craneal es baja y ancha a la altura de la región mastoidea; la placa cigomática es tan ancha como la región pospalatal; la fosa mesopterigoidea es corta y angosta y tiene nasales y premaxilares largos (Fig. 19 b). En cuanto a los dientes, la característica más distintiva es que tiene molares (M1) muy anchos, comparados con el tamaño pequeño del cráneo (Fig. 11.8).

Romo et al. (2005) describieron el cariotipo de un ejemplar el cual consistió de $2n = 48$ y $NF = 74$, con un cromosoma metacéntrico, 7 submetacéntricos, 6 subtelocéntricos y 9 telocéntricos. El X es un subtelocéntrico largo y el Y es un metacéntrico pequeño.

Historia Natural y Ecología: Como en la mayoría de las especies del género *Habromys*, existe poca información acerca de su historia natural y ecología. *Habromys schmidlyi* es al menos parcialmente arborícola y se restringe a los bosques mesófilos de altitudes medias (1800-2400 m). En las tres localidades en donde se encuentra *H. schmidlyi*, la especie de árbol dominante es *Quercus affinis* (Valencia y Martínez, 2005), estos encinos están cubiertos de abundantes epífitas. Romo et al. (2005) mencionan que al parecer no es una especie abundante en el área (12 individuos en aproximadamente 2500 trampas), nueve de los

mismos recolectados en trampas colocadas sobre los árboles, siguiendo el método sugerido por Sánchez (1996). Las bromelias pueden formar parte de sus refugios y los hongos parte de su alimentación (Romo et al. 2005). No existe evidencia de actividad reproductiva. Otras especies de roedores que se han recolectado junto con *H. schmidlyi* son *Peromyscus aztecus*, *P. levipes* y *Reithrodontomys megalotis* (Romo et al. 2005).

Conservación.- *Habromys schmidlyi* es la especie del género de más reciente descripción (junio de 2005). Por esto es poco lo que se conoce de su biología y estado de conservación. Sin embargo, hasta ahora se sabe que es una especie microendémica y al igual que otras especies del género, es probable que se encuentre en alguna categoría de conservación.

Distribución.- La distribución de *H. schmidlyi* se encuentra en la vertiente sur del Eje Neovolcánico, dentro de la Sierra de Taxco, aunque únicamente se le conoce de dos localidades muy cercanas a la localidad tipo (Apéndice II).

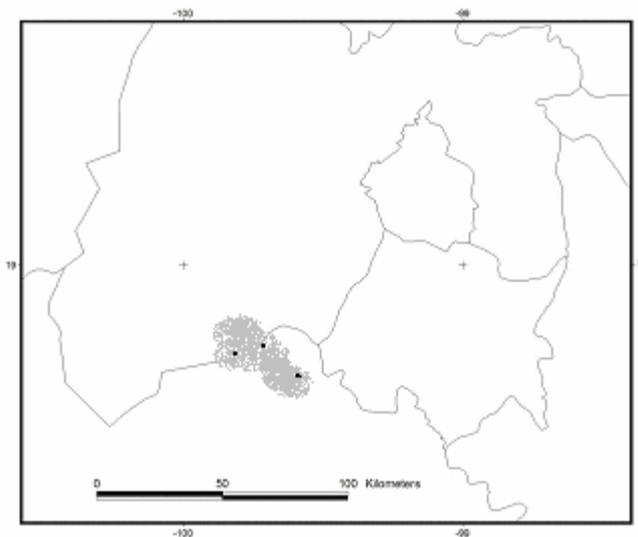


Figura 20. Distribución de *H. schmidlyi*.

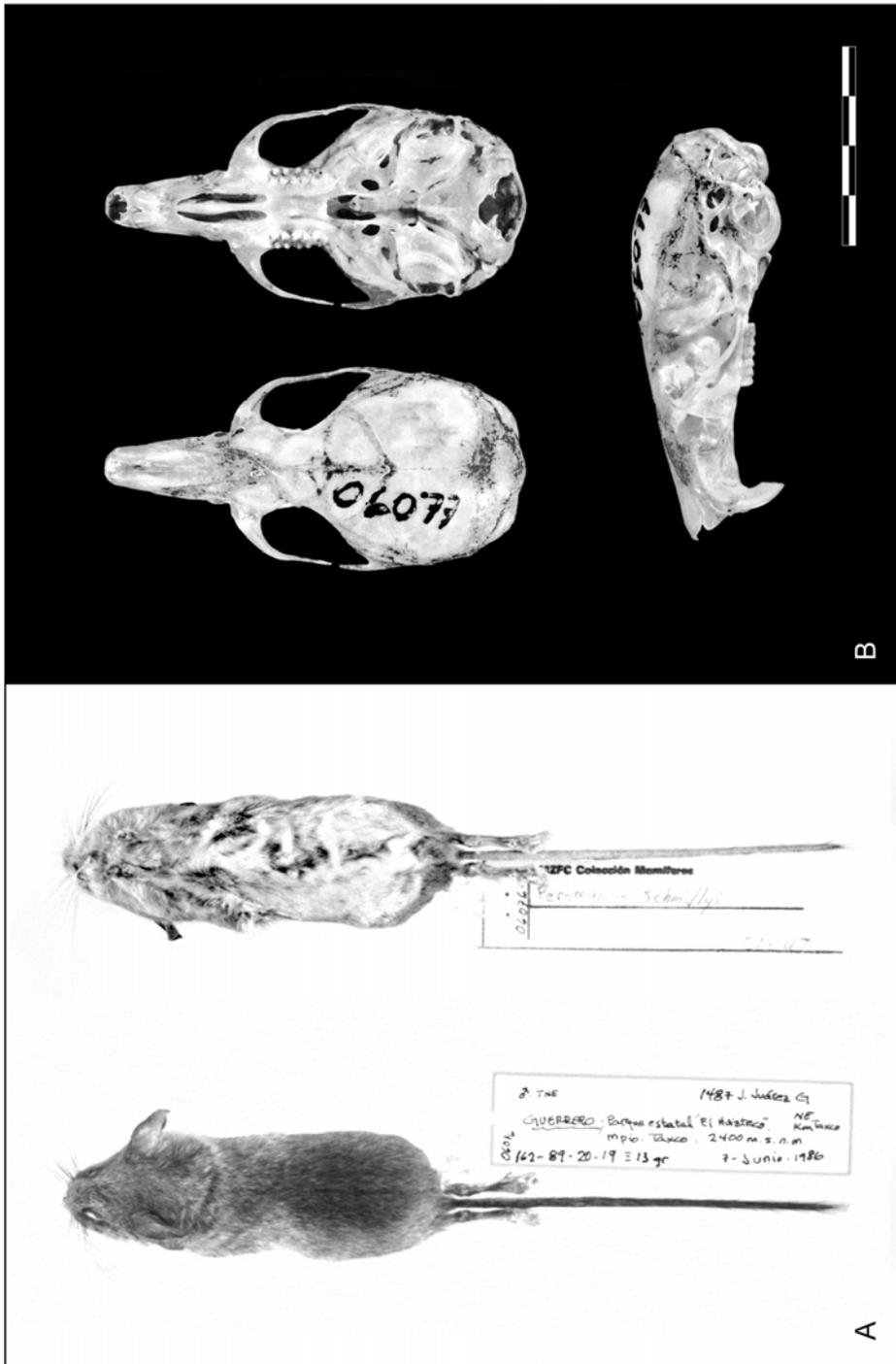


Figura 19. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys schmidlyi* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. schmidlyi* (B) de Sierra de Taxco, Guerrero, México. Escala = 10.6 mm.

Habromys chinanteco (Robertson y Musser, 1976)

Ratón chinanteco de cola crestada

Peromyscus chinanteco Robertson y Musser 1976 (localidad tipo: México, Oaxaca, ladera norte de Cerro Pelón, 31.6 km S Vista Hermosa, 2650 m)

Habromys chinanteco: Carleton 1989:122.

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es un ratón de tamaño pequeño dentro del género (largo del cuerpo: 90 a 93 mm; largo de la cola: 110 a 118 mm; pata: 23 a 24 mm; oreja: 17 a 18 mm), un poco más largo que *Habromys simulatus*, pero más pequeño que *H. lophurus*. Aunque se encuentra en el mismo rango de tamaño que *Habromys* sp. nov. 1, se observa una tendencia a ser de mayor tamaño que éste último. El pelaje dorsal es de color pardo grisáceo, similar al de los *Peromyscus* subadultos; el del abdomen es blanco grisáceo y las líneas laterales están bien marcadas, el pelaje es suave y delgado tanto dorsal como ventralmente. Los dedos de las patas son blancos, mientras que el pelaje de la región de los metatarsales y metacarpales es grisáceo (Fig. 13 a). Se distingue por presentar un anillo oscuro alrededor del ojo (Robertson y Musser 1976); la cola es más larga que la longitud del cuerpo, es unicolorada y está cubierta de pelo muy largo color pardo grisáceo (los pelos de la punta de la cola miden aproximadamente 7 mm) y le dan la apariencia de un pincel. La cola de *H. chinanteco* por lo general es más larga que la de *Habromys* sp. nov. 1 (Fig. 10) El cráneo de *H. chinanteco* (Fig. 13 b) es de tamaño mediano dentro de los *Habromys*, de forma alargada y con nasales anchos y cortos y el de *H. simulatus* es similar en tamaño, pero difiere en que la longitud del palatino de *H. chinanteco* es siempre mayor de 3.75, mientras que la de *H. simulatus* es menor de 3.57, y el primer molar superior es de mayor tamaño en *H. simulatus* (>1.12 mm; Fig. 13.6). La característica craneal que distingue a *H. chinanteco* de *Habromys* sp. nov. 1 es que el ancho del paladar a través de los terceros molares (APM3) es mayor en *Habromys* sp. nov. 1, que en *H. chinanteco*. Carleton et al. (2002) sugieren que esta especie podría considerarse como un sinónimo de *H. simulatus*, debida a la coincidencia en tamaños de las dos especies, sin embargo, León-Paniagua et al. (2007) con base en evidencia molecular encontró más cercanía filogenética entre *H. lepturus* y *H. chinanteco*, que entre *H. simulatus* y *H. chinanteco*. En este trabajo, se encontró mayor similitud en tamaños entre *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1, que la que existe con *H. simulatus*.

Historia Natural y Ecología.- Al igual que las otras especies del género, *H. chinanteco* habita en bosques nublados de pino-encino o mesófilos de montaña de elevación alta a moderada. Robertson y Musser (1976) describen a los árboles donde vive esta especie como cubiertos de líquenes, musgos, orquídeas y bromelias. Los ejemplares que fueron utilizados en la descripción fueron colectados por la noche, cerca de troncos caídos y entre las raíces de los árboles. Robertson (1975) encontró un alto grado de arboricolidad en esta especie, obtenido a través del radio de la cola y la longitud del cuerpo. Al parecer se alimenta de semillas y materia vegetal y se ha reportado evidencia de actividad reproductiva en los meses de febrero y julio (Robertson y Musser 1976). En la localidad de Vista Hermosa ocurre simpátricamente con *Habromys lepturus*, *Peromyscus melanocarpus*, *Megadontomys nelsoni*, *Microtus mexicanus* y *Oryzomys alfaroi* (Robertson y Musser 1976).

Conservación.- Es una especie endémica de México que sólo se conoce para la localidad tipo y sus alrededores y tiene poco tiempo de haber sido descrita, por lo que el estado de sus poblaciones se desconoce. Sin embargo, Arita et al. (1997) mencionó que algunas de las especies en México con una distribución tan restringida como la de *H. chinanteco* no están incluidas en ninguna lista oficial de conservación aunque debería estarlo.

Distribución.- Sierra Norte de Oaxaca, también conocida como Sierra de Juárez, vista al Golfo del Cerro Pelón entre los 2080 y 2650 m, México.

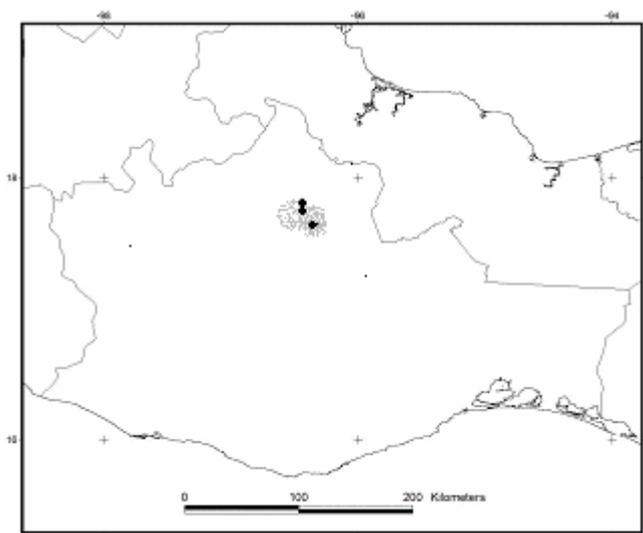


Figura 14. Distribución de *Habromys chinanteco*.

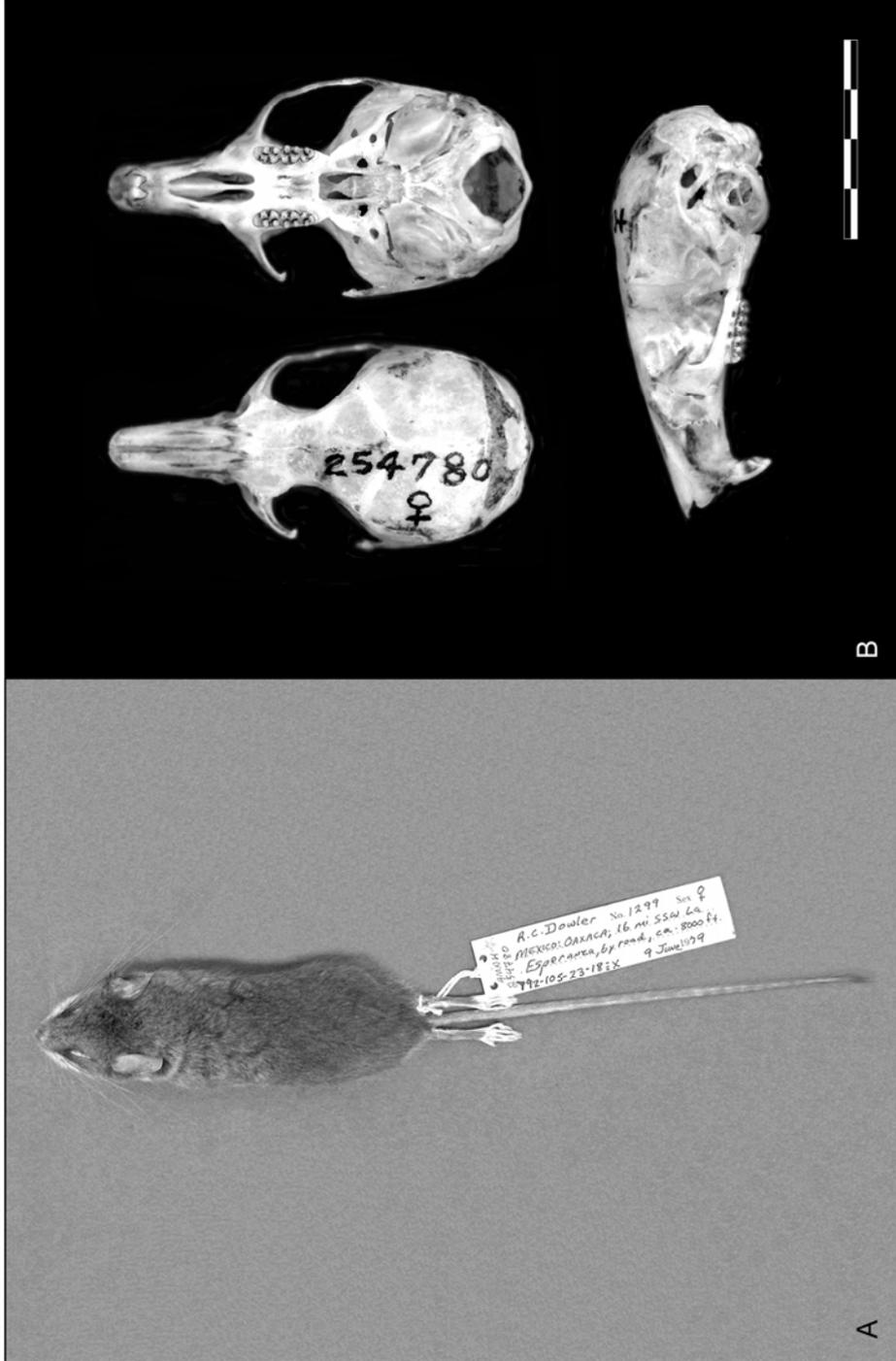


Figura 13. Vista dorsal de la piel de *Habromys chinanteco* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. chinanteco* (B) de Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Escala = 13.8 mm.

***Habromys lepturus* (Merriam, 1898)**

Ratón de cola delgada y crestada

Peromyscus lepturus Merriam, 1898 (localidad tipo: México, Oaxaca, Monte Zempoaltepec, 8200 pies).

Habromys lepturus Carleton, 1989

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es un ratón de tamaño mediano (largo total: 218 a 238; largo de la cola: 112 a 119; largo de la pata: 26 a 28; largo de la oreja: 16.4 a 18.2; peso: 52 g). Dentro de los *Habromys* es el segundo más grande. Externamente es de color oscuro, el dorso es café negruzco salpicado de color canela y se distingue una línea más marcada en los costados que empieza a la altura de los hombros, ventralmente el pelaje es bicolor con la base de los pelos negra y las puntas color crema. Las orejas son oscuras, delgadas y cubiertas por pelillos cafés. Las manos son blancas y las patas son oscuras hasta la región tarsal (Fig. 21 a). La cola es larga y peluda, casi de la longitud de la cabeza y el cuerpo y frecuentemente bicoloreada, aunque puede ser de color oscuro uniforme (Fig. 10.2) (Osgood 1909; Goodwin 1969; Robertson 1976). El cráneo es grande y robusto, la mayoría de las medidas son similares a las de *H. ixtlani*, aunque generalmente un poco más pequeñas. La longitud del palatino (LP) es por lo general mayor en *H. ixtlani* que en *H. lepturus*.

Historia natural y ecología.- Este ratón es de hábitos semiarborícolas y se encuentra en los bosques húmedos de encino, pino y helechos (bosque mesófilo), en donde los árboles están cubiertos de bromelias, musgos, líquenes y algunas otras epífitas (Robertson 1975). Al parecer usan las bromelias como refugio (Peña-Hurtado com. pers.1997). Musser (1969) menciona que se le ha colectado por arriba de los 2000 m, sin embargo, existen ejemplares colectados a los 1600 m (Robertson 1975). Aunque no se conocen los hábitos alimenticios de esta especie, Robertson (1975) considera que podrían ser omnívoros, alimentándose de frutos, semillas e insectos como en algunos *Peromyscinos*. La reproducción de *H. lepturus* se lleva a cabo a finales de la época seca y principios de la temporada de lluvias (mayo y junio). Robertson (1975) clasificó a esta especie como reproductivamente estacional y aestival tomando como criterio la estructura de edades. El tamaño de la camada de esta especie es de 1.9. Se han colectado con *Peromyscus levipes*, *P. aztecus* y *P. melanocarpus* (Musser 1969; Robertson 1975; Peña-Hurtado com. pers.).

Conservación.- Al parecer esta especie es común en su restringida área de distribución. Sin embargo, el acelerado deterioro de los bosques mesófilos en todo el país, y la gran dependencia de esta especie hacia su hábitat, podrían aumentar su vulnerabilidad.

Distribución.- Esta especie es endémica del estado de Oaxaca, distribuyéndose en las Sierras del norte y centro del estado (Cerro Zempoaltepec, Totontepec; Musser 1969)

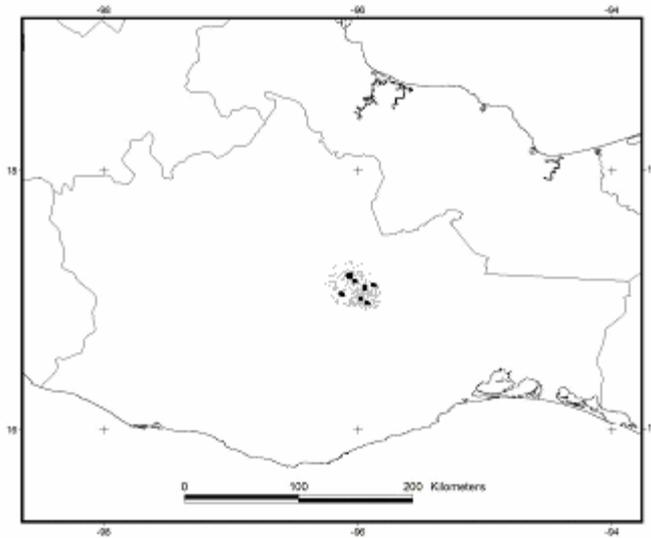


Figura 22. Distribución de *Habromys lepturus*

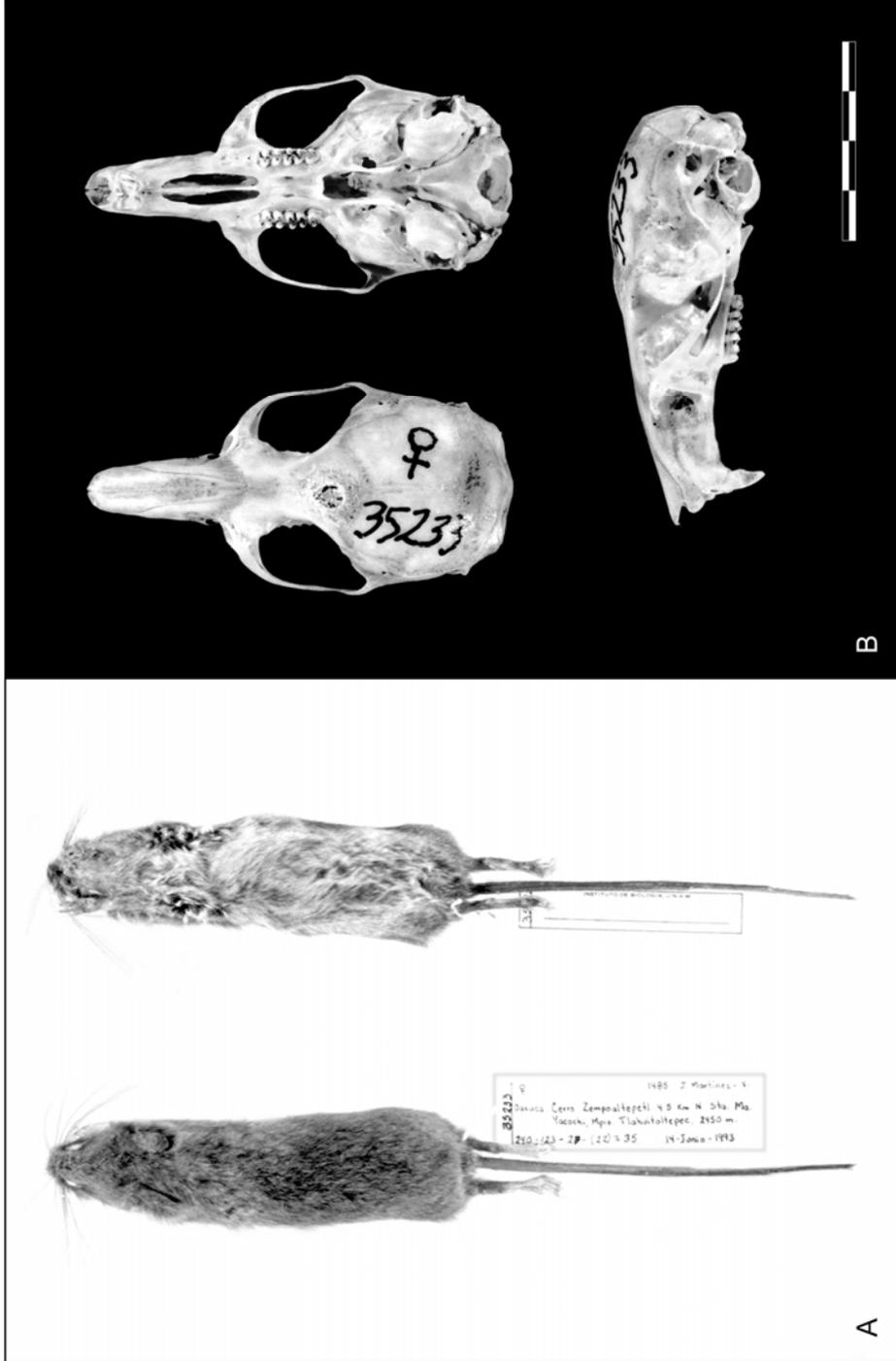


Figura 21. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys lepturus* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. lepturus* (B) de Monte Zempoaltepéti, Oaxaca, México. Escala = 14.5 mm.

***Habromys ixtlani* (Goodwin 1964)**

Ratón de Ixtlán de cola crestada

Peromyscus ixtlani Goodwin, 1964 (localidad tipo: México, Oaxaca, Distrito de Ixtlán, Cerro Machín, 5 km NE de Macuiltianguis, 9000 pies).

Peromyscus lepturus ixtlani: Musser 1969

Habromys lepturus [*ixtlani*]: Musser y Carleton 1993

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es un ratón de tamaño mediano dentro de su género, externamente muy similar a *H. lepturus* pero más grande en general (Fig. 23 a), con la cola más larga y más bicolor, y sin una mancha oscura en el metatarso. El pelo del dorso es suave, denso y conspicuamente largo, de 5 a 6 mm de longitud. El dorso es de color café negruzco salpicado de tonos canela. El vientre es crema, con la base de los pelos gris plomo. Las orejas son oscuras, delgadas y cubiertas por pelillos café. Las patas son blancas. La cola es larga, casi la longitud de la cabeza y el cuerpo, poco peluda y bicoloreada, con la parte superior más oscura (Fig. 10.1). El cráneo y los molares son más largos que en *H. lepturus* (Fig. 23 b; 11.2; Goodwin, 1964; Carleton et al. 2002). En 1964 Goodwin describe una nueva especie de roedor (*H. ixtlani*) para Cerro Machín, Oaxaca y menciona que está cercanamente emparentada con *H. lepturus*. Sin embargo, Muser (1969) después de comparar varias poblaciones de esta especie llega a la conclusión que los caracteres que separan a los dos grupos no son constantes y considera que se trata de una sola especie con dos grupos insulares: Cerro Zempoaltepec y Totontepec (*lepturus*) y Sierra de Juárez (*ixtlani*). Dicha propuesta ha sido seguida por Corbet y Hill (1991) y Musser y Carleton (1993). Recientemente Carleton et al. (2002) con un análisis morfométrico corroboran la identidad de cada uno de estos taxones como especies distintas. Los resultados arrojados por este estudio muestran una clara separación morfométrica de las dos especies (Fig. 5 a), además de los datos moleculares que avalan dicha separación (León-Paniagua et al., 2007; Rogers et al., 2007).

Historia natural y ecología: Es poco lo que se conoce de su biología. Es una especie aparentemente de hábitos semiarborícolas, a la cual es común encontrar en el suelo. Habita en bosques húmedos, con sotobosques densos. Es aparentemente escasa, ya que se le conoce de pocas localidades y por pocos individuos (Carleton et al. 2002). Se le ha colectado con *Megadontomys chryophylus*, *Peromyscus melanocarpus*, *P. mexicanus*, *Oryzomys rostratus* y *O. alfaroi* (G. Ceballos obs. pers.). Habita en el bosque mesófilo de montaña y otros bosques

húmedos de encino y pino, con un sotobosque denso con helechos y musgos, y bromélias, musgos, líquenes y otras epífitas en los árboles (Robertson 1975). Se le ha colectado de 2500 a 3000 msnm (Carleton et al. 2002).

Conservación.- Se desconoce su situación actual. Sin embargo, es una especie con una distribución muy restringida, en donde los bosques han sufrido un impacto considerable, por el avance de la agricultura y ganadería, por lo que debe considerársele como en peligro de extinción.

Distribución.- Laderas internas y hacia el Golfo de la Sierra Norte de Oaxaca, en altitudes que van de los 2350 a los 3150 m.

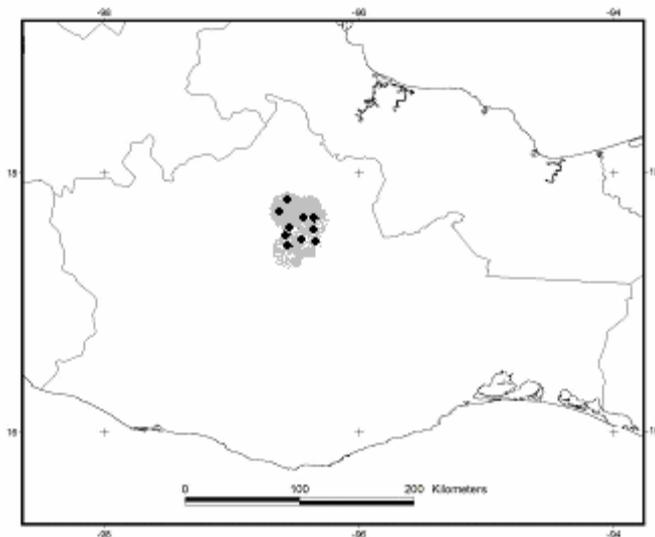


Figura 24. Distribución de *Habromys ixtlani*

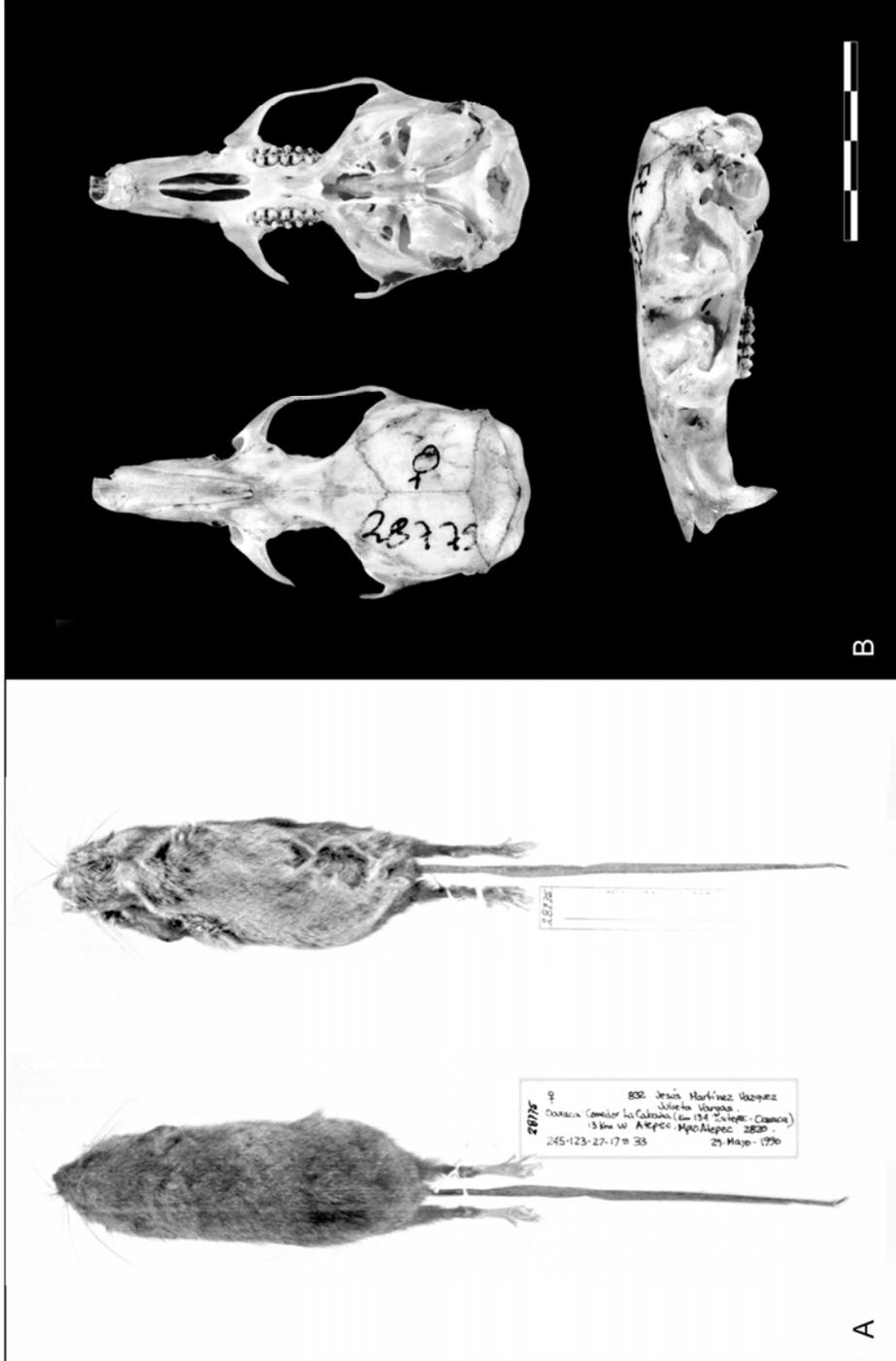


Figura 23. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys ixtlani* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. ixtlani* (B) de Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Escala = 14.2 mm.

***Habromys lophurus* (Osgood 1904)**

Ratón de cola crestada

Peromyscus lophurus Osgood 1904 (localidad tipo- Guatemala, Huehuetenango, Todos Santos).

Habromys lophurus: Carleton 1989: 122.

Morfología y observaciones taxonómicas.- Es un roedor de tamaño mediano, las hembras son un poco más grandes que los machos (longitud total: 208 mm, longitud de la cola: 105 mm, largo de la pata: 24.5 mm, largo de la oreja: 16 mm, peso: 35 g), muy similar a *H. lepturus*, pero más pequeño y pálido (Fig. 25 a), la cola es ligeramente bicoloreada hasta cerca de la mitad de su longitud, el resto es oscura hasta la punta, completamente peluda y en la punta se desarrolla un pincel (Fig. 10.3); su pelaje es sedoso y lustroso y de color café canela y aleonado en las partes superiores, con una pequeña área oscura en la mitad de la espalda, la región ventral es blanca. Los ojos son pequeños con un delgado anillo oscuro alrededor de ellos. Las orejas son largas, oscuras y ligeramente peludas. Las manos son blancas y las patas son usualmente oscuras hasta la base de los dedos, los dedos son blancos (Fig. 25 a) (Osgood 1904). El cráneo es similar al de *H. lepturus* (Osgood 1904) pero más pequeño, esta especie es intermedia en tamaño entre los *Habromys*, aunque generalmente mayores que *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *H. sp. nov. 1*; el interparietal es muy largo, el ancho interorbital es menor que el de *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *H. sp. nov. 1* y el rostro escueto (Fig. 25 b). La mandíbula de *H. lophurus* es tan alta como la de *H. lepturus* y *H. ixtlani*, sin embargo, la longitud del dentario es mucho menor que la de éstas especies. Los resultados de este estudio muestran que es la especie con más poblaciones separadas (*H. lophurus* Triunfo, *H. lophurus*, San Cristóbal, *H. lophurus* Guatemala y *H. lophurus* El Salvador) y por lo mismo con mayor variación interpoblacional (Fig. 7 a y b). Comparado con *P. levipes*, el cráneo de *H. lophurus* es más corto, con nasales cortos y la región infraorbital más ancha (Osgood 1904). Las características que la separan de *Habromys sp. nov. 2*, se discuten con detalle en la siguiente descripción.

Historia natural y ecología.- Habita en bosques húmedos y fríos de encinos y coníferas, en el Triunfo se encuentra en un corredor de bosque mesófilo (Hooper 1947). En el Salvador se ha encontrado en laderas húmedas con grandes encinos y cubiertas de epífitas, helechos y musgos (Burt y Stirton 1961). El intervalo altitudinal en donde se ha encontrado esta especie es de 1950 msnm (Triunfo, Chiapas) a 3100 msnm (Calel, Guatemala) (Villa, 1948; Carleton y Huckaby 1975). No se conoce mucho acerca de su biología, sin embargo, por los hábitos de otras especies

del género se podría suponer que es de hábitos arborícolas o semiarborícolas. Se han colectado individuos de *H. lophurus* junto con *Peromyscus mayensis*, *Peromyscus guatemalensis*, *P. oaxacensis*, a 4 km al noroeste de Santa Eulalia en Guatemala (Carleton y Huckaby 1975). Algunos individuos colectados en el mes de mayo mostraron evidencias de actividad reproductiva (Carleton y Huckaby 1975).

Conservación.- Es la única especie del género que no es endémica de México, sin embargo los límites de su distribución en el País son desconocidos al igual que el estado de conservación que guardan sus poblaciones. La población que se encuentra en el Triunfo, Chiapas es la única que se encuentra dentro de una reserva ecológica.

Distribución.- Esta especie ha sido registrada en las altas montañas de Chiapas, Guatemala y El Salvador. En México se distribuye en las partes altas de la Sierra Madre de Chiapas (El Triunfo, Pinabete, Tacaná y San Cristobal) (Musser 1969). Se distribuye al sur del Istmo de Tehuantepec, desde el sur de Chiapas, México, a través del centro de Guatemala, hasta la parte central de Guatemala.

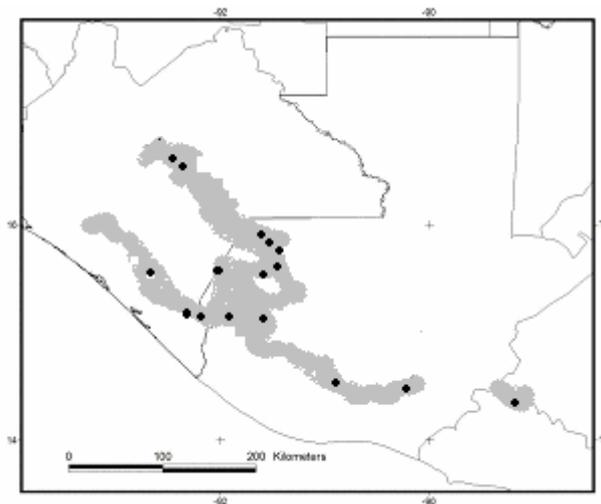


Figura 26. Distribución de *Habromys lophurus*

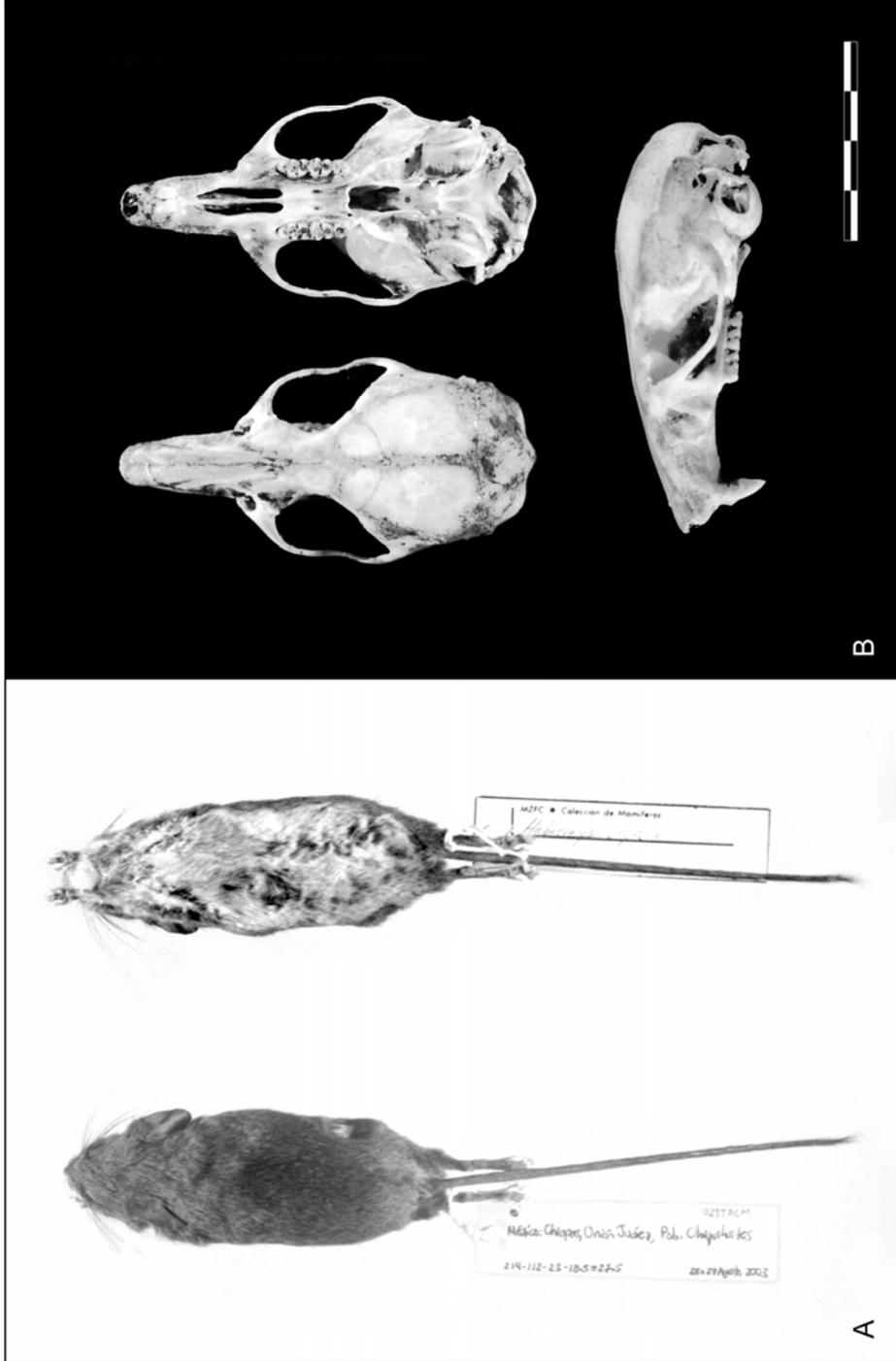


Figura 25. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys lophurus* (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H. lophurus* (B) de Volcán Tacaná, Chiapas, México. Escala = 13.6 mm.

***Habromys* sp. nov. 2**

Ratón de Álvarez de cola crestada

Holotipo.- Macho adulto, USAC 938 (número de campo 719 SGP, MANCA 730). Piel, cráneo y esqueleto parcial, colectado el 5 de mayo de 1998 por Sergio G. Pérez (Fig. 26 a).

Localidad tipo.- Guatemala, Departamento del Progreso, San Agustín Acasaguastlán, Los Albores, Reserva de la Biosfera Sierra de las Minas, Cabaña de Defensores de la Naturaleza (15°08'16''N, 89°04'05''W; 2700 m)

Paratipos.- (de la misma localidad y colector) USAC 939 y 1048 (machos), USAC 827 (sin sexo).

Otros especímenes examinados.- Ver apéndice I.

Medidas externas.- Las del ejemplar tipo: longitud total: 210, longitud de la cola: 105, pata trasera: 24; oreja: 18, peso: 28.5 g (ver apéndice II)

Medidas craneales: Las del ejemplar tipo: LON: 27.78, ACCr: 9.31, APC: 2.31, LD: 7.32, LR: 8.84; ACC: 12.22, AC: 14.55, AI: 4.51, AR: 4.28, ACO: 5.92, LB: 5.10, LPP: 9.90, LP: 4.15, LFI: 4.68, AFI: 2.25, AFM: 1.71, AIN: 2.11, AAM: 5.84, LM1-3: 4.66, AM1: 1.31, APM1: 3.16, APM3: 3.38, LN: 10.57, HM: 6.84, LDen: 14.41, PCCM: 7.12 (Ver cuadro)

Diagnosis.- Una especie de *Habromys* de tamaño mediano 1) El tercer molar es de forma triangular, mientras que el del resto de los *H. lophurus* es de forma alargada (Figs. 27 a) nasales largos más de 10.2 mm (Fig. 27 b); 3) rostro largo más de 8.5 mm; 4) longitud del diastema más de 7 mm; 4) tamaño grande del foramen estapedial.

Distribución geográfica.- Se encuentra en las partes altas (arriba de 2000 m) y con bosques mesófilos dentro de la formación geográfica Sierra de las Minas. Además de la localidad tipo, *H. sp. nov. 2* se conoce de Departamento Zacapa, Río Hondo, 6 km NNO de San Lorenzo; Departamento Alta Verapaz, Panzós, 10 km NO San Lorenzo Mármol; Departamento Baja Verapaz, Salamá, Chilascó, Finca Louisiana, cabaña Defensores de la Naturaleza; Departamento El Progreso, San Agustín Acasaguastlán, Montaña Pinalón, todas las localidades están dentro de la Reserva de la Biosfera, Sierra de las Minas, en Guatemala.

Caracteres externos.- Es una especie de *Habromys* de tamaño mediano, sin embargo, es de mayor tamaño que *H. lophurus*, aunque no de forma evidente en todas sus dimensiones

(Apéndice I). Partes superiores del dorso de color café oscuro a café rojizo, generalmente con la línea media dorsal más oscura. El pelaje es fino y suave, pero no tan denso como el de las especies pequeñas (*H. delicatulus* y *H. schmidlyi*), compuesto por escaso pelo de guardia de color gris y aproximadamente un tercio más largo que el entrepelo que es mucho más denso, de color gris en la base y las puntas café rojizo (aprox. 1/8 de la longitud total). La línea lateral es evidente y de color ocre o naranja, particularmente a lo largo de los cuartos traseros. En la cabeza y el rostro el pelaje es similar al del dorso, mostrando bien definidos los anillos oscuros alrededor de los ojos y las vibrisas son muy largas, las mayores van más allá de la región de los hombros y son de color plateado, algunas con la base negra (Fig. 27 a). La región ventral es grisácea, nunca blanca como en otras especies del género, y en algunos ejemplares se puede ver una mancha pectoral de color naranja. La cola es casi tan larga como la cabeza y el cuerpo, muy peluda y de color oscuro tanto dorsal como ventralmente, con un pincel bien definido en la punta (Fig. 10.8). Las patas delanteras son pequeñas y de color blanco hasta la punta de los dedos. Las patas traseras son largas y el pelaje dorsal es oscuro hasta los metacarpales, los dedos son blancos con mechones de pelos blancos que cubren y rebasan las uñas. La plantas tienen 5 tubérculos plantares alargados y son totalmente desnudas. Las orejas son medianas de forma redondeada y de color oscuro, con pequeños pelos de color oscuro en ambas caras de las mismas.

Caracteres craneales.- Cráneo robusto de tamaño mediano, con rostro largo y angosto, similar al ancho de la constricción interorbitaria y arqueado con la punta de los nasales hacia abajo. Región interorbital en forma de reloj de arena. Caja craneal sin repisa supraorbitaria o postorbitaria y de forma globosa, en vista de perfil es moderadamente abultado. El hueso interparietal es tan ancho como los parietales. La muesca cigomática es profunda. La placa cigomática es relativamente ancha y casi vertical. El arco cigomático es muy delgado, particularmente a la altura de los huesos yugales (Fig. 27 b).

Los forámenes incisivos son muy largos, más del 90% de la longitud del diastema. La extensión de los bordes posteriores de los forámenes incisivos, son variables, pero en esta especie siempre van más allá del plano del anterocono del primer molar superior. En los bordes anteriores de los mismos forámenes se presenta una saliente hacia la línea media en la mayoría de los ejemplares examinados (Fig. 27 b). El paladar tiene forma de puente más o menos aplanado y presenta un par de forámenes palatinos posteriores pequeños y de forma ovalada. El margen posterior del paladar termina siempre antes de la línea superior de dientes,

aproximadamente a la mitad del tercer molar. La forma de esta parte del paladar que da origen a la fosa mesopterigoidea en algunos ejemplares tiene forma de herradura, pero en otros presenta una pequeña saliente en el centro de la herradura, hacia la línea media de la fosa. Los orificios esfenopalatinos están bien desarrollados. El patrón circulatorio de la carótida es completo, con los forámenes estapedial y esfenofrontal presentes. La región ectotimpánica muestra una condición diferente en la circulación carótida en *Habromys alvarezzi* nov. sp. ya que la abertura posterior del canal aliesfenoides es más grande que en el resto de los *Habromys*. Las bullas son ectotimpánicas relativamente infladas y ovaladas y con una abertura grande hacia los lados del cráneo.

La mandíbula es robusta y muy alta (HM cerca del 47% de LDen), la longitud del dentario excede en casi todos los ejemplares de 14 mm. El proceso coronoides de la mandíbula es corto y siempre rebasa el límite del proceso condiloides.

Caracteres dentales.- Incisivos superiores e inferiores opistodontos, las caras externas de los incisivos superiores e inferiores presentan una capa de esmalte de color amarillo claro (Fig. 11.9). Las hileras de dientes molariformes son casi paralelas una de otra, pero con la distancia entre M3 y M3 un poco mayor que entre M1 y M1 tomando la distancia desde los lados linguales. Los molares superiores M1 y M2 tienen mesolofos completos pero carecen de ectolofos. M3 de forma triangular y reducido en tamaño, cerca de la mitad de la cara oclusal de M2. El anteroconido de m1 débilmente bifurcado, m3 cerca de 2/3 del largo de m2.

Comparaciones.- *Habromys* nov. sp. 2 se diferencia de todas las otras especies de *Habromys*, principalmente de *H. lophurus* del cual formaba parte hasta ahora, por su forma triangular del tercer molar superior, rostro largo al igual que sus nasales largos y por su gran abertura posterior del canal aliesfenoides, además de una serie de sinapomorfías moleculares y una distribución aislada del resto de las especies (León-Paniagua et al., en prensa). Las diferencias con otras especies son: 1) de mayor tamaño que *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. chinanteco* y *H. lophurus* y menor que *H. ixtlani* y *H. lepturus*; 2) tiene el pelaje ventral más grisáceo que *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1., *H. chinanteco*, las cuales tienen el vientre blanco.

Hábitat.- Al igual que el resto de las especies de *Habromys*, *Habromys* sp. nov. 2. es un especialista de hábitat, ya que se encuentra únicamente en bosque mesófilo, por arriba de los 2000 m de altitud, en bosques muy húmedos latifoliados.

Reproducción.- Se conoce muy poco sobre la biología de esta especie, en abril de 1998, S. G. Pérez y J. O. Matson recolectaron cuatro individuos que mostraron evidencia de actividad reproductiva, tres machos con testículos escrotados (7x4, 6x4 y 6x3 mm) y una hembra con tres embriones (2L x 1R).

Etimología.- Esta especie es nombrada en honor del Maestro en Ciencias Ticul Álvarez Solórzano, pilar de la mastozoología mexicana.

Observaciones.- La información geológica y geográfica de Sierra de las Minas permite considerar a esta región como una isla continental en la que se ha comprobado la especiación (Durden y Eckerlin 2001; Hastriter y Eckerlin 2003; Louis y Eckerlin 2004).

Conservación.- *Habromys* sp. nov. 2, se encuentra en la Reserva de la Biosfera Sierra de las Minas, por lo que es posible que no sea necesario considerarlo en algún estatus de conservación.

Distribución.- Esta especie se distribuye en las altas montañas de Sierra de las Minas, Guatemala.

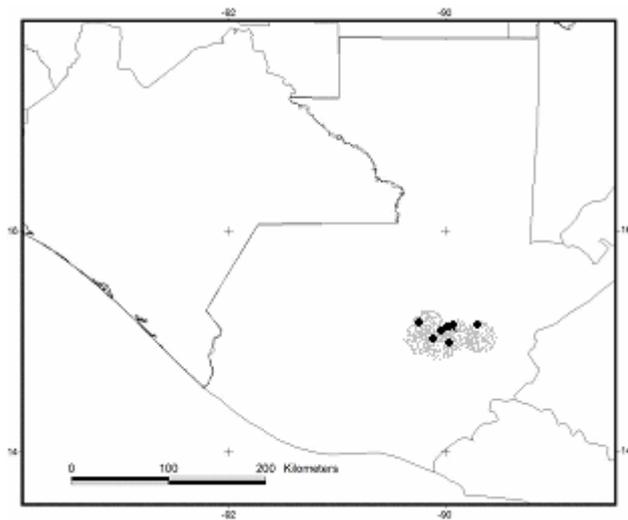


Figura 28. Distribución de *Habromys* sp. nov. 2

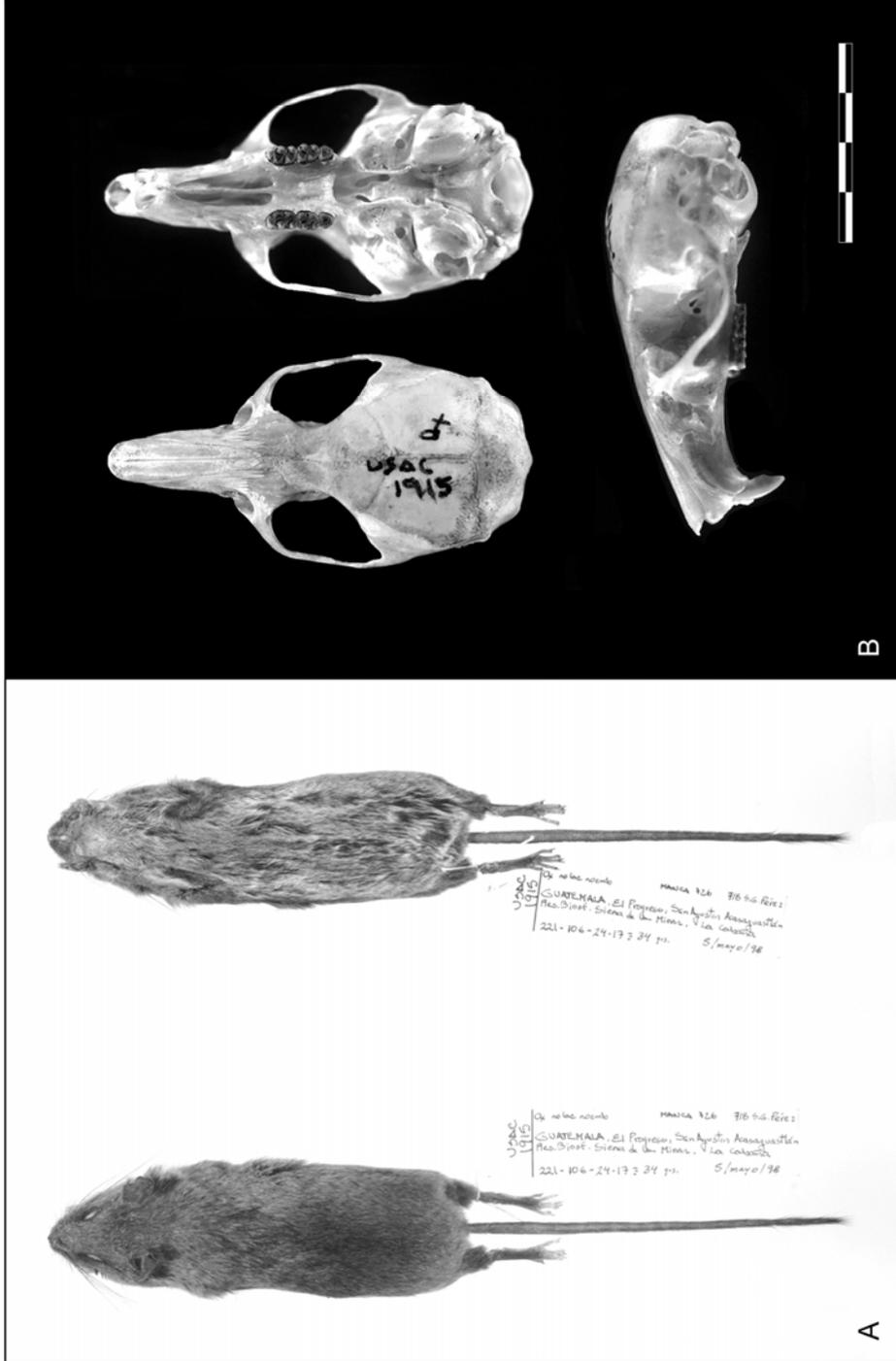


Figura 27. Vista dorsal y ventral de la piel de *Habromys* sp. nov. 2 (A). Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo de *H.* sp. nov. 2 (B) de Sierra de las Minas, Guatemala. Escala = 10.4 mm.

DISCUSIÓN

Morfometría craneal

De acuerdo con los resultados de éste trabajo el género de ratones *Habromys* está conformado por nueve especies, siete de las cuales son endémicas de México, una endémica de Guatemala y una compartida entre México, Guatemala y El Salvador.

Una revisión de las formas y tamaños de los cráneos (Fig. 29) de cada una de las especies y de las tablas que preceden el presente análisis taxonómico, permite apreciar que el cráneo de las diferentes especies de *Habromys* varían en tamaño, pero muy poco en forma, por lo que no bastó con una descripción verbal o con un análisis somero que permitiera hacer una discriminación taxonómica simple, sino que fue necesario hacer análisis multivariados más sofisticados y acompañarlos de otro tipo de evidencia como la información obtenida de análisis moleculares (León-Paniagua et al. 2007; Rogers et al. 2007), distribuciones geográficas, entre otras. Con toda esa evidencia se propone la existencia de las nueve especies monotípicas dentro del género *Habromys*.



Fig. 29 Comparación de formas y tamaños de cráneos de las especies de *Habromys*. *H. delicatulus* (A); *H. schmidlyi* (B); *H. simulatus*; (C) *H. chinanteco*; (D); *Habromys* sp. nov. 1; (E); *H. lophurus* (F); *Habromys* sp. nov. 2 (G); *H. lepturus* (H); *H. ixtlani* (I).

Variación dentro de las poblaciones. Carleton et al. (2002) consideraron que no existía evidencia de dimorfismo sexual en las especies del género, aunque ellos sólo aplicaron análisis estadísticos a dos muestras de una sólo especie (*H. ixtlani*) por ser la mejor representada en colecciones. Los resultados de nuestro análisis morfométrico aplicado a todas las especies del género, permiten reconocer que *H. lophurus* es la única especie del género en

la que se encontró dimorfismo sexual significativo en algunas de las medidas craneales, encontrando que las hembras son ligeramente mayores que los machos. Un marcado dimorfismo sexual en caracteres craneales puede ser indicador de selección de alimento diferencial, lo que evitaría la competencia entre los sexos (McCarthy et al. 2005), sin embargo, en *H. lophurus* no es tan marcado el dimorfismo, además de que hace falta más información sobre conducta alimenticia entre los sexos de esta especie, para poder comprobar dicha hipótesis.

El género *Habromys* esta formado por un grupo de roedores con una morfología apreciablemente uniforme, lo que se denota en el alto grado de similitud fenética (Carleton et al. 2002; Romo-Vázquez et al. 2005). Las especies se diferencian principalmente con base en su tamaño, ya que tanto en el análisis de componentes principales como en el de canónicos discriminantes, el primer componente y la primera variable canónica mantienen casi el 90% de toda la variación, mientras que el segundo componente y variable canónica tienen que ver más con la forma, relacionando a las especies por lo delicado (huesos finos y delgados) de sus cráneos (*H. delicatulus*, *schmidlyi* y *lophurus*) o por la robustez del mismo (*H. simulatus*, *chinanteco*, *lepturus* e *ixtlani*)

La evidencia acumulada sobre los grupos estudiados permite concluir que todos ellos pertenecen a un mismo género, *Habromys*, pero divididos en dos grandes grupos bien diferenciados. El primero de ellos contiene las especies de tamaño más pequeño (*H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *H. sp. nov. 1* y *H. chinanteco*) y el segundo a las especies de mayor tamaño (*H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus* y *H. sp. nov. 2*). Utilizando algunas variantes de los caracteres cráneo-dentales Carleton et al. (2002) y Romo-Vázquez et al. (2005) identifican el mismo agrupamiento de las especies “pequeñas” (*H. delicatulus*, *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *H. schmidlyi*) y un grupo con las especies “grandes” (*H. lepturus*, *H. ixtlani* y *H. lophurus*). La hipótesis filogenética propuesta por León-Paniagua et al. (2007), no coincide con ninguna de las agrupaciones, sin embargo, concuerda en que el grupo de las especies grandes están en un clado, aunque con *H. delicatulus* como hermana en la base del clado y con *H. chinanteco*. Sin embargo, Rogers et al. (2007) con base en citocromo b, encuentran tanto que *H. delicatulus* es especie hermana del clado ((*H. lepturus* *H. ixtlani*)(*H. lophurus*)), como el patrón de especies pequeñas en uno de los clados y las grandes en el otro en su árbol de consenso. El hecho de que en la base de ambos clados exista una especie pequeña nos permite suponer que la dirección de cambio en el tamaño del cuerpo fue de

pequeña hacia grande. Por lo tanto, la reconstrucción filogenética nos hace suponer que el ancestro común del género era probablemente de tamaño pequeño (tal vez similar a *H. delicatulus* y/o *H. schmidlyi*).

Por otro lado el análisis también muestra una subdivisión del género en cuatro grupos bien definidos, el primero contiene a las especies *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*, el segundo, formado por *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1, el tercero contiene a *H. lepturus* y *H. ixtlani* y un cuarto grupo conformado por *H. lophurus*, Chiapas, *H. lophurus* Guatemala y *Habromys* sp. nov. 2. Estas mismas subdivisiones se encuentran en el análisis molecular, con la excepción de *H. chinanteco*, mostrando que en la separación de grupos hermanos no existe gran diferenciación morfológica, lo que estaría sugiriendo una separación más o menos reciente entre ellos.

El análisis morfométrico mostró que *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* son considerablemente más pequeños que el resto de las especies de *Habromys*. Aunque el estatus taxonómico de *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* no parece estar bien definido según León, et al. (2007), el análisis morfométrico aportó evidencia contundente de que se trata de dos entidades taxonómicas (especies) válidas. Tanto el tamaño como la forma del cráneo entre ambas especies pueden ser diferenciados claramente.

Al parecer el grupo de las especies más pequeñas es el de mayor especialización morfológica, ya que presentan las medidas más extremas en tamaño, no sólo dentro del género, sino dentro de la tribu de los peromiscinos (Carleton, 1989). Anderson y Handley (2002) y Anderson (2003) sugirieron una tendencia al enanismo en especies que se distribuyen en “islas continentales”, similar a aquellas de las islas oceánicas. *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*, podrían tender al enanismo, ya que todas las otras especies en el género son de mayor tamaño.

H. simulatus, *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1, forman un grupo morfológicamente bien diferenciado del resto de las especies de *Habromys*, con medidas que muestran una evidente similitud morfológica entre ellas, sin embargo, existe evidencia para suponer que se trata de entidades taxonómicas diferenciales. Las medias morfométricas entre *H. simulatus* y *H. sp. nov. 1* fueron significativamente diferentes, mostrando que la primera es la de menor tamaño. Por otro lado, mientras que *H. simulatus* tiene un cariotipo con un número fundamental $2n=78$, el de *Habromys* sp. nov. 1, es de $2n=72$. Por supuesto, la evidencia molecular muestra una clara separación entre estas dos especies, evidentemente grupos hermanos, en los que es posible una reciente separación (León, et al., 2007).

Geográficamente existe un aislamiento de las áreas de bosques húmedos de la Sierra de Huautla de Jiménez, donde se encuentra *Habromys* sp. nov. 1, provocado por la aridez de la región de Tehuacán, Puebla, que separa a esta Sierra del resto de la Sierra Madre Oriental, en donde se distribuye *H. simulatus*. Mientras que las medidas de *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1 no permiten discernir entre los dos grupos, la evidencia molecular muestra que éstas entidades no están emparentadas según León-Paniagua et al. (2007), sin embargo, Rogers et al. (2007) si las consideran especies hermanas, aunque éstos autores no encontraron separación entre las poblaciones de *H. simulatus*.

El análisis morfométrico también mostró que las especies *H. lepturus* y *H. ixtlani* mantienen una clara diferenciación en tamaño, siendo el de mayor tamaño del género éste último (Carleton et al. 2002). Goodwin (1964) encontró que también se diferenciaban estas dos especies por la ausencia de una mancha oscura en los metatarsos. Sin embargo, al analizar una buena muestra (+ de 120 ejemplares) se observó que esta característica es muy variable tanto en *H. ixtlani*, como en *H. lepturus*. No obstante, existe suficiente evidencia (caracteres morfológicos, moleculares y geográficos diferentes) para considerarlas como entidades separadas (Goodwin 1964; Musser 1969; Carleton et al. 2002; León-Paniagua et al. 2007; Rogers et al. 2007).

Habromys lophurus fue descrito por Osgood (1904) con ejemplares de Huehuetenango, Guatemala, que es la especie del género con la distribución más amplia, pues se localiza en las zonas montanas al sureste del Istmo de Tehuantepec, desde Chiapas hasta El Salvador. La información obtenida de los análisis morfométricos mostró que existe gran solapamiento en los patrones de variación cráneo-dental en el espacio multivariado y poca distancia geográfica entre las diversas localidades de *H. lophurus*, coincidiendo con lo que previamente habían encontrado otros autores (Robertson y Musser 1976; Carleton et al. 2002). Sin embargo, en ninguno de éstos trabajos se consideraron ejemplares de Sierra de las Minas, Guatemala, y a pesar de que no es bien clara la separación de esta localidad, la tendencia es a ser el grupo con mayor tamaño dentro de los “*lophurus*”. Los caracteres que dan mayor sustento a la separación de este grupo fueron la longitud de los nasales y la longitud del rostro. Una vez más el aislamiento geográfico de la Sierra de las Minas, juega un papel determinante en la diferenciación morfológica de *Habromys* sp. nov. 2 y refuerza la propuesta de que la Sierra de las Minas, Guatemala sea un centro de endemismo (Durden y Eckerlin 2001; Hastriter y Eckerlin 2003; Lewis y Eckerlin 2004).

Las diferencias en el tamaño entre las especies observadas en este estudio generalmente coinciden con barreras geográficas conocidas, especialmente tierras bajas que interrumpen cadenas montañosas, que limitan la distribución de muchos taxones montanos. El hecho de que las especies del género *Habromys* estén restringidas a zonas de endemismo con biotas bien diferenciadas, podría sugerir un tiempo de aislamiento prolongado, quizás Plioceno-Pleistoceno (León-Paniagua et al. 2007), durante el cual el intercambio genético entre las especies que habitan áreas montanas podría no haber existido, conduciendo a la diferenciación genética y morfológica de las especies *Habromys* sp. nov. 1 y *Habromys* sp. nov. 2.

Si bien se desconocen las características ecológicas y etológicas de las especies de *Habromys*, se sabe que la variación morfológica entre las poblaciones de mamíferos es usualmente indicativa de baja vagilidad o de marcada territorialidad (Yates 1978; Honeycutt y Schmidly 1979), lo cual actúa reduciendo la variabilidad genética y promoviendo la diferenciación. Del mismo modo, la estructura social, la fragmentación del hábitat y las barreras etológicas, pueden causar el mismo efecto. Aunque la única característica bien conocida en este grupo, es que vive en hábitats que han sufrido una gran fragmentación desde tiempos remotos (Carleton et al. 2002; Romo-Vázquez et al. 2005; León-Paniagua et al. 2007; Rogers et al. 2007), es posible que algunas especies del género presenten éstas características.

Cariotipos

Todos los especímenes examinados tienen números diploides en sus cariotipos $2n = 48$. Como se pudo observar, existen marcadas diferencias cromosómicas en la mayoría de las entidades que componen el género. Por ejemplo, *Habromys simulatus* tiene un número fundamental $FN=80$, mientras que *Habromys* sp. nov. 1 tiene un 78, *H. lepturus* tiene 68, y *H. schmidlyi* 74 (Vargas et al., en prep.). El número cromosómico de el género *Habromys* es similar al del género *Peromyscus*. Sin embargo, el número fundamental es muy variable en *Habromys* (Rogers et al., 1984). Los cariotipos hallados también difieren del cariotipo primitivo de *Peromyscus*, el cual tiene un número fundamental de 58, de acuerdo al Committee for the Standardization of the Chromosomes of *Peromyscus* (1977) y Greenbaum et al. (1994), quienes sugieren que los rearrreglos cromosómicos son inversiones pericéntricas, que modifican la posición del centrómero, lo que ocurre por un proceso evolutivo, también mencionado por otros autores como Robbins y Baker (1981) y Rogers et al. (1984).

Ecología

La información publicada acerca de la ecología de las especies de *Habromys* es escasa y casi completamente anecdótica, y consiste de observaciones esporádicas acerca de como fueron capturados los ejemplares y algunos datos sobre el hábitat en el que se encontraron. Sin embargo, Olea (2002) realizó un estudio sobre las condiciones ecológicas en las que viven las especies *H. "simulatus"* (para nosotros *Habromys* sp. nov. 1) y *H. schmidlyi*, y comparó la calidad del ambiente y la fauna de roedores asociada a cada una de ellas.

Como se ha mencionado en repetidas ocasiones a lo largo de este escrito, las especies del género *Habromys* se encuentran restringidas a hábitats de bosque mesófilo de monaña y de "pino-encino" (Carleton et al. 2002; Romo et al. 2005). Olea (2002) encontró que *Habromys* sp. nov. 1 en la localidad de Puerto de la Soledad en Oaxaca, sólo se encontró en zonas conservadas y medianamente conservadas, mientras que ningún ejemplar fue recolectado en los cuadrantes con vegetación perturbada. De un total de 34 capturas, sólo tres se recolectaron en el piso, en trampas colocadas en la base de los árboles y el resto fueron capturados sobre los árboles a una altura variable entre 3 y hasta 12 m. Las especies de árboles sobre las que se recolectó *Habromys* son: *Quercus archerdophylla*, *Q. rysophylla*, *Podocarpus reichei*, *Prunus ramnoides* y una gran variedad de eófitas sobre de ellos fueron encontradas *Anthurium semayense*, *Nopalxochia ackermannii*, *Polipodium* sp., *Eryngium* sp., *Elapholossium sartori* y *Smilacina flexulosa*, *S. paniculada*.

También se encontró que existe una correlación positiva entre la cantidad de capturas de *Habromys* y la abundancia de plantas eófitas sobre los árboles. *Peromyscus furvus* fue la especie de roedor más abundante de la zona y aunque también fue recolectado sobre los árboles, la frecuencia de capturas sobre los árboles fue menor que la de *Habromys* (Olea 2002). Otras especies de roedores fueron encontrados en los cuadrantes con vegetación conservada fueron: *Megadontomys chriophylus*, *Peromyscus levipes* y *Reithrodontomys mexicanus*, no se localizó *Oryzomys alfaroi* dentro de éstos cuadrantes, pero si fue recolectado en los cuadrantes con vegetación perturbada.

Habromys schmidlyi por su parte, se encuentra en un manchón de bosque mesófilo con mucha perturbación en sus alrededores. De hecho, la cañada en donde se encontraron éstos ratones se conserva gracias a lo inaccesible del lugar, y dentro de la cañada sólo se capturaron *Habromys* dentro de los cuadrantes con vegetación más conservada y sobre árboles de

Quercus affinis (Valencia, 1995; Romo et al. 2005), *Quercus scytophylla* y *Clethra* sp., en los que predominaron especies de epífitas como *Adiantum* sp., *Elaphoglossum sartori*, *Peperomia* sp., *Polipodium* sp., y lianas trepadoras como *Smilax* sp. Los roedores capturados dentro de éste bosque presentaron abundancias sumamente bajas. Los más abundantes sobre los árboles fueron *H. schmidlyi* (8 individuos) y *Reithrodontomys fulvescens* (4 individuos), y fueron recolectados en trampas colocadas a 3 m de altura aproximada sobre los troncos; tanto *Peromyscus aztecus* como *P. levipes* (2 individuos cada una) fueron capturados en el piso. Diez ejemplares de *H. simulatus* fueron capturados a los 2200 m de altitud en un manchón de bosque mesófilo, en la ladera norte de la Sierra de Huauchinango dentro de la Sierra Madre Oriental, la mayoría de éstos individuos fueron capturados en trampas por arriba de los 8 m de altura. Es importante mencionar que para lograr las capturas que se han mencionado anteriormente, el esfuerzo de trampeo ha sido realmente fuerte, por ejemplo, para obtener las primeras capturas de *Habromys* en algunos de los casos hay que esperar a que estén colocadas por lo menos durante cuatro o cinco noches y en la mayoría de los casos más de 40 trampas/noche. Probablemente en el caso de *H. lepturus*, *H. ixtlani*, *H. lophurus* y *Habromys* sp. nov. 2. La situación no sea tan extrema, ya que la mayoría de los individuos de éstas especies han sido recolectados de la manera tradicional (trampas Sherman en el piso) y las series existentes en las colecciones nos permiten suponer que no son tan raros. Sin embargo, los problemas de conservación de éstas especies, siguen siendo los mismos que los de las especies más arborícolas, ya que son las áreas de bosques mesófilos las que se están viendo más afectadas por la deforestación (Sánchez-Cordero et al. 2005).

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. P. y C. O. Handley Jr. 2002. Dwarfism in insular sloths: biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution* 56:1045-1058.
- Anderson, R. P. 2003. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in Western Venezuela, with the description of a dwarf species from the Península de Paraguaná. *American Museum Novitates*, 3396: 1-43.
- Amori, G. y S. Gippoliti. 2003. A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Anim. Biod. Cons.* 26, 1-18.
- Arita, H., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez and K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*. 11: 92-100.
- Bailie, J. 1996 a. *Habromys lepturus*. En: IUCN 2004. 2004 IUCN red list of threatened species.
- Bailie, J. 1996 b. *Habromys simulatus*. En: IUCN 2004. 2004 IUCN red list of threatened species
- Bradley, R. D., C. W. Edwards, D. S. Carrol y C. W. Kilpatrick. 2004. Phylogenetic relationships of Neotominae-Peromyscine rodents: based on DNA sequences from the mitochondrial cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*. 85: 389-395.
- Burt, W. H. y R. A. Stirton. 1961. The mammals of El Salvador. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 117:1-69.
- Carleton, M. D. y D. G. Huckaby. 1975. A new species of *Peromyscus* from Guatemala. *Jornal of Mammalogy*, 56:444-451.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae.- *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-146 pp.
- Carleton, M. D. 1989. Systematic and Evolution, pp. 7-141. En: *Advances in the study of Peromyscus* (G. L. Kirland, and J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press.
- Carleton, M. y G. G. Musser. 1984. Muroid rodents, pp. 289-379. En: *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. (S. Anderson, J. K. Jones Jr., eds). New Cork: John Wiley and Sons.
- Carleton, M. D. y G.G. Musser. 1995. Systematic studies of oryzomyne rodents (Muridae: Sigmodontinae): definition and distribution of *Oligoryzomys vegetus* (Bangs, 1902). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108:338-369.

- Carleton, M. D., O. Sánchez y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Noetominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115, 488-533.
- Chaline, J., P. Mein y F. Petter. 1977. Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. *Mammalia*. 41 : 245-252.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biol. & Philos.* 2: 329-346.
- Crisci, J. y M. F. López-Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Ed. OEA. Estados Unidos. 133 pp.
- D'Elia, G. 2000. Comments on recent advances in understanding sigmodontinae phylogeny and evolution. *Mastozoología Neotropical*, 7:47-55.
- D'Elia, G. 2002. Testing patterns and processes of diversification of South American group of land mammals (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). Tesis doctoral inédita, University of Michigan, 174 pp.
- D'Elia, G., U. Pardiñas y P. Myers. 2003. An introduction to the genus *Bibimys* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position and alpha taxonomy. En: *Mammalian diversification: from population genetics to biogeography* (Lacey, E. Y P. Myers, eds.) University of California Press.
- Durden, L. A. y R. P. Eckerlin. 2001. *Polyplax guatemalensis* sp. N. (Phthiraptera: Anoplura), a new sucking louse from *Peromyscus grandis*, a montane cloud forest rodent from Guatemala. *Folia Parasitológica*, 48:69-72.
- Ellerman, J.. 1941. *The Families and Genera of Living Rodents*, Vol. II. British Museum of Natural History. London, United Kindom.
- Engel, S. R., K. M. Hogan, J. F. Taylor, and S. K. Davis. 1998. Molecular systematics and paleogeography of the South American Sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 15: 35-49.
- Enger, D. E. y B. F. Smith. 1992. *Environmental Science*. WCB. E.U.A. pg. 245.
- Engstrom, M. D., O. Sánchez-Herrera y G. Urbano-Vidales. 1992. Distribution, geographic variation, and systematic relationships within *Nelsonia* (Rodentia: Sigmodontinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105:867-881.
- Goodwin, G. G. 1964. A new species and a new subspecies of *Peromyscus* from Oaxaca, Mexico.- *American Museum Novitates* 2183:1-8.

- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America, vol. 2, 2nd edition. John Wiley and Sons, New York, vi + 601-1181.
- Hastriter, M. W. y R. P. Eckerlin. 2003. *Jellisonia painteri* (Siphonaptera: Ceratophyllidae), a new species of flea from Guatemala. *Annals of Carnegie Museum*, 72:215-221.
- Hershkovitz, P. 1966. Mice, land bridges and Latin American faunal exchange. Pp. 725-751. En: *Ectoparasites of Panama* (Wensel, R. L. Y V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the Piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs*, Estados Unidos. 21: 1-104.
- Hooper, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 105:1-40.
- 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.
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. 1964 a. The glans penis in neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 635: 1-13.
- Hooper, E.T. y G.G. Musser. 1964 b. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*. 635, 1-13.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. pp. 27-74 En: *Biology of Peromyscus* (Rodentia). (J. A. King, ed.), The American Society of Mammalogists, Special Publication 2:xiii + 593 pp.
- Jacobs, L. L. y E. H. Lindsey, 1984. Holartic radiation of Neogen muroid rodents and the origin of South American cricetids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 265-272.
- Jansa, S. y M. Weksler. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256-276.
- Johnson, N. K. 1980. Character variation and evolution of sibling species in the *Empidonax difficilis-flavescens* complex (Aves: Tyrannidae). *University of California Publications in Zoology* 112. University of California Press, California.
- Korth, W. W. 1994. The Tertiary record of rodents in North America. Plenum Press, New York, 319 pp.

- León, L., A. Navarro, B. Hernández y J. C. Morales. 2007. Diversification of arboreal mice of genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 62: 653-664.
- Lindsay, H. 1972. Small mammal fossils from the Barslow Formation, California. *University of California Publications of Geology Sciences*, 93:1-104.
- Linzey, A. V., and J. N. Layne. 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates* 2355: 1-47.
- Linzey, A. V., and J. N. Layne. 1974. Comparative morphology of spermatozoa of the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates* 2532:1-20.
- Lewis, R. E. y R. P. Eckerlin. 2004. A new species of *Hystrichopsylla* Taschenberg, 1880 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae) from Guatemala. *Proceedings of the Entomology Society of Washington*, 106:757-760.
- McKenna, M. C. y S. K. Bell. 1998. *Classification of the Mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Martínez Coronel, M. A., A. Castro Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1997. Variación no geográfica de *Peromyscus fuvvus* (Rodentia: Muridae). *Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica* 357: 183-203.
- Merriam, C. H. 1894. A new subfamily of murine rodents- the Neotominae- with descriptions 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.
- Merriam, C. H. 1898. Descriptions of twenty new species and a new subgenus of *Peromyscus* from Mexico and Guatemala. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 12: 115-125.
- Michaux, J., A. Reyes y F. Catzefflis. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 2017-2031.
- Miller, G. y J. Gidley. 1918. Sinopsis of supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Science*, 8: 431-448.
- Musser, G. G. 1969. Notes on *Peromyscus* (Muridae) of México and Central America.— *American Museum Novitates* 2357: 23-57.
- Musser, G. M. y M. D. Carleton. 1993. Superfamily Muroidea. En: *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*, 2th ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution, Washington, D. C.

- Musser, G. M. y M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. En: Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference, 3rd ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- Olea, A. V. 2002. Caracterización del hábitat de dos especies del género *Habromys* (Muridae: Rodentia) en los bosques mesófilos de montaña de la Sierra de Taxco, Guerrero y la Sierra Mazateca, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 88.
- Osgood, W. H. 1904. Thirty new mice of the genus *Peromyscus* from México and Guatemala.- Proceedings of the Biological Society of Washington 17:55-77.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. North American Fauna, 28:1-285
- Owen, R. D. 1988. Phenetic analyses of the bat subfamily Stedodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Mammalogy, 69:795-810.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo y M. Martínez Coronel. 1991. Variación no geográfica de *Microtus quasiater* (Rodentia: Arvicolidae) con notas sobre su ecología y reproducción. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología, 62: 341-364.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie). 21:21-82.
- Reeder, S. A., D. S. Carrol, C. W. Edwards, C. W. Kilpatrick y R. D. Bradley. 2006. Neotomine-Peromiscine rodents systematics based on combined analyses of nuclear and mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 40:251-258.
- Reig, O. 1980. A new fossil genus of South America cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. Journal of Zoology, 192: 257-281.
- Reig, O. 1981. A refreshed unorthodox view of paleobiogeography of South American Mammals (Review of G.G. Simpson, 1980. Splendid Isolation. The curious history of South American Mammals. Yale, University Press, New Haven and London). Evolution, 35:1032-1035.
- Reig, O. 1984. Distribucão geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). Revista Brasileira de Genética, 7:333-365.

- Rinker, G. C. 1954. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. Misc. Publ. Mus. Zool. University of Michigan, 83:1-124.
- Robertson, P. B. 1975. Reproduction and community structure of rodents over a transect in southern Mexico. Ph.D. thesis, University of Kansas.
- Robertson, P. B., y G. G. Musser. 1976. A new species of *Peromyscus* (Rodentia:Cricetidae), and a new specimen of *P. simulatus* from southern México, with comment on their ecology. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas 47:1-8.
- Rogers, D. S., C. C. Funk, J. R. Miller y M. D. Engstrom. 2007. Molecular phylogenetic relationships among crested-tailed mice (Genus *Habromys*). Journal of Mammalian Evolution 14:37-55.
- Romo-Vázquez, E., León, L. Sánchez, O., 2005. A new species of *Habromys* (Rodentia: Sigmodontinae) from México. Proceedings of the Biological Society of Washington. 118: 605-611.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. Meave y J. L. Contreras-Jiménez. 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 65:23-37.
- Sánchez-Cordero, V., P. Illoldi-Rangel, M. Linaje, S. Sarkar y A. T. Peterson. 2005. Deforestation and extinction distributions of Mexican endemic mammals. Biological Conservation, 126:465-473.
- Sánchez, O. 1996. Una técnica para capturar mamíferos pequeños sobre árboles, evitando daños forestales. Vertebrata Mexicana, 1: 17-23.
- Sánchez, O. 2005. *Habromys delicatulus* En: Los Mamíferos de México (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO. 986 pp.
- Santos-Moreno, J. A. 1994. Evaluación del uso de medidas externas estándar en los análisis morfométricos de mamíferos. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. México. 65: 275-285.
- Santos-Moreno, J. A. 1998. Análisis craneométrico funcional de la variación intrapoblacional en *Peromyscus gratus* (Rodentia: Muridae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 71 pp.

- Simpson, G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Stangl, F. B., Jr. y R. Baker. 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic and classical data sets. *Journal of Mammalogy* 65 (4): 643-654.
- Statsoft, Inc. 1998. STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK, WEB: <http://www.statsoft.com>.
- Steppan, S. J. 1995. Revision of the Tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16:522-530.
- Steppan, S.J., R. M. Adkins y J. Anderson. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology*. 53: 533-553.
- Thomas, O. 1896. On the genera of rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order. *Proceedings of Zoological Society of London*, 1012-1028.
- Townend, J. 2002. *Practical Statistics for Environmental and Biological Scientists*. Ed. John Wiley and Sons, Ltd. New York. USA. Pp. 276.
- Tullberg, T. 1899. Uber das system der Nagethiere, cine phylogenetische studie. *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal.*, ser. 3, 18 i-iv + 1-514.
- Voss, R. S. y A. V. Linzey. 1981. Comparative gross morphology of male accessory glands among neotropical Muridae (Mammalia: Rodentia) with comments on systematic implications. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 159: 1-41.
- Zink, R. M. y J. V. Remsen, Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, 1-69. En: F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 4. Plenum Press, New York.

DISCUSIÓN GENERAL

En los últimos años, los estudios sobre sistemática del género *Habromys* se han visto incrementados, principalmente por el reconocimiento de nuevas especies (Robertson y Musser 1976; Carleton et al. 2002). Una de estas nuevas especies (Romo et al. 2005) es la que se describe en el Capítulo I de esta tesis y que motivó la realización de un estudio más profundo del género. De acuerdo con los resultados morfométricos, *H. schmidlyi* es una especie bien diferenciada del resto de las especies de *Habromys*. Se caracteriza por tener un tamaño pequeño, sólo un poco más grande que *H. delicatulus*. Ya que este trabajo se realizó con una muestra pequeña de cada una de las especies, no se pudieron realizar análisis sobre variación intrapoblacional. La morfometría craneal mostró que el orden decreciente por longitud de los siete taxones es *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. simulatus*, *H. chinanteco*, *H. lophurus*, *H. lepturus* y *H. ixtlani*. Del mismo modo, la diferencia en tamaño que existe entre *H. schmidlyi* y *H. delicatulus* es mucho menor que la que existe con el resto de las especies. A pesar de las diferencias en tamaño entre todas las especies de *Habromys* se encontró una gran similitud fenotípica entre ellas. Gran parte de la información de este capítulo, se discute en un contexto más completo en el Capítulo III.

El comparar los resultados del análisis morfométrico dentro de un contexto filogenético, permite visualizar el paso de la evolución a través de la morfología de las especies, en nuestro caso particular de las dimensiones cráneo-dentales de las especies del género *Habromys*.

El trabajo de León-Paniagua et al. (2007, y Cap. II) representa una importante adición al conocimiento filogenético y biogeográfico del género *Habromys*, pues se encontró que basados en la evidencia morfológica y morfométrica, el género *Habromys* está cercanamente relacionado con *Podomys*, *Neotomodon*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* (Hooper 1969; Carleton 1989; Carleton et al. 2002). De acuerdo con esta sugerencia, en el presente estudio se encontró un clado conformado por *Peromyscus boylii* y *P. slevini* como el grupo hermano de *Habromys*. Sin embargo, reconocemos que los bajos valores de bootstrap que soportan este clado en el análisis de parsimonia y la no resolución del grupo hermano en los análisis bayesianos y de máxima verosimilitud, no permiten asignar solo un grupo hermano, haciendo posible que *Megadontomys*, *Podomys*, *Osgoodomys* o

Peromyscus sean el grupo hermano de *Habromys*. Un análisis cladístico de datos electroforéticos realizado por Patton et al. (1981) encontró que el género *Reithrodontomys* esta más distantemente relacionado a *Neotomodon*, *Podomys* y *Habromys* que a cualquier especie del subgénero *Peromyscus*. Se utilizó a *Reithrodontomys* como parte del grupo externo y resultó ser el grupo más lejando antes de *Baiomys* y *Neotoma* (datos no mostrados), por lo que se decidió eliminarlo del análisis. La formación de la politomía basal entre las especies del grupo externo (*Peromyscus*, *Megadontomys*, *Osgoodomys*, *Podomys*) en este estudio (análisis bayesiano y máxima verosimilitud) podría ser interpretada también como el resultado del poco poder resolutivo de los genes ND3 y ND4 para identificar relaciones dicotómicas a este nivel de divergencia. Otra interpretación alternativa involucra la idea de que una explosión de especiación reciente ha ocurrido en *Peromyscus* resultando en la diversificación simultánea de numerosos linajes (Tiemann-Boege et al., 2000). Según Lara et al. (1996) y Lessa y Cook (1998), la presencia de una politomía a cierto nivel de divergencia con buena resolución de las ramas superiores e inferiores favorece la interpretación de una rápida radiación, más que la carencia de resolución de los datos. Aunque en el trabajo de Engel et al. (1998) no se intenta resolver la filogenia de los peromyscinos, también se encontró que *Peromyscus* es el grupo más cercanamente emparentado con *Habromys*. Probablemente otros análisis con distintos genes, caracteres morfológicos o ecológicos ayuden a resolver esta hipótesis.

De acuerdo con Carleton (1980) y los datos presentados en este trabajo, se confirma que el género *Habromys* es monofilético. Uno de los resultados más importantes del análisis fue comprobar la monofilia, ya que es el primer estudio en el que se involucran todas las especies del género aunque con un soporte moderado (en el análisis de parsimonia con un bootstrap de 69 y en el de máxima verosimilitud y bayesiano con un bootstrap y una probabilidad de 71 y 97 respectivamente). Carleton (1980, 1989) elevó a *Habromys* a nivel de género basado en el número modal de 13 costillas y 20 vértebras toracolumbares, la estructura del báculo y el arreglo de las glándulas accesorias reproductivas, y en la carencia de un gancho acrosomal en los espermatozoides (Carleton et al. 1982). Sin embargo, todas estas características fueron encontradas a partir de las tres especies hasta ese momento descritas (*H. lepturus*, *H. lophurus* y *H. similatus*). Romo et al. (2005) sugirieron que en términos de comparaciones morfométricas y anatómicas, dos linajes filogenéticos podrían

ser encontrados dentro de *Habromys* basados en el tamaño. Uno estaría conformado por las especies pequeñas del grupo (*H. delicatulus*, *H. chinanteco*, *H. simulatus* y *H. schmidlyi*) y el otro contendría a las especies grandes (*H. lepturus*, *H. ixtlani* y *H. lophurus*). Con los resultados de este estudio la hipótesis de Romo et al. (2005) queda descartada.

En el Capítulo II también podemos observar que la separación de las especies de *Habromys* está bien soportada en los análisis de parsimonia, bayesiano y máxima verosimilitud, en donde cada grupo formó un clado monofilético. El primer clado está representado por los ejemplares de *H. simulatus*, quien consistetemente representa el taxón hermano del resto de las especies, a su vez ese clado está dividido en dos ramas la que contiene a los ejemplares de la Sierra Mazateca y la de los ejemplares de la Sierra Madre Oriental. Los valores de divergencia de las secuencias entre *simulatus* de Sierra Mazateca y *simulatus* de Sierra Madre Oriental, están entre los valores más bajos obtenidos (1.4), mientras que los valores de divergencia entre *lepturus* e *ixtlani* es de 4.6 y entre *lepturus* y *chinanteco* es de 0.3. Comparados con otros estudios de roedores, los valores de divergencia entre especies encontrados para oryzominos está en un rango de 5 a 17 % y la variación dentro de las especie fue tan alta como 3% (Myers et al., 1995). Smith y Patton (1991) encontraron valores de divergencia entre *Akodon* y *Microtus* de 3 a 15% y valores de divergencia conespecífica de 0.25 a 5%. Morales et al. (2005) han encontrado valores de divergencia muy bajos entre especies de macacos (*Macaca* sp.), mientras que los valores más altos se han registrado entre individuos machos y hembras de la misma población. Una posible explicación para los bajos valores de divergencia reportados en este estudio podría ser que *H. simulatus* de Sierra Mazateca y *H. simulatus* de Sierra Madre Oriental se han aislado recientemente. Por otro lado, Vargas (com. pers.) ha encontrado que el número fundamental en el cariotipo de *H. simulatus* de Sierra Madre Oriental es de (80) mientras que el NF de *H. simulatus* de Sierra Mazateca es de (78) y que existen diferencias significativas en la conformación de los cariotipos de ambas poblaciones. Otras especies como *Peromyscus furvus* de la Sierra Mazateca y *P. furvus* de la Sierra Madre Oriental parecen poseer historias evolutivas independientes, dentro de estas cadenas montañosas vecinas (Harrys y Rogers, 1999). Ruíz-Jiménez et al. (2000) encontraron una gran diferenciación estructural de la vegetación con aquella presente en localidades similares, dentro de la Sierra Madre Oriental y otras Serranías, confiriéndole a esta localidad de

Puerto de la Soledad, en la Sierra Mazateca, Oaxaca, las características de una isla continental. Todo lo anterior permite suponer que *H. simulatus* de la Sierra Mazateca podría ser considerada una especie separada de *H. simulatus*.

A pesar de que, *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* aparecen como un grupo monofilético poco resuelto genéticamente (no son recíprocamente monofiléticos), es importante mencionar que Romo *et al.* (2005) proveen de suficiente evidencia morfométrica para separar estas dos especies. Es necesario realizar análisis con otro grupo de genes, para comprobar que genéticamente son la misma especie.

Por otro lado *H. chinanteco* aparece como especie derivada de *H. lepturus*, con un fuerte soporte en todos los análisis, refutando la propuesta de Carleton *et al.*, (2002) de que *H. chinanteco* debería ser sinónimo de *H. simulatus*. Es importante señalar que morfológicamente son especies muy parecidas en cuanto a tamaño, coloración y proporción de sus medidas craneales, (Carleton, *et al.*, 2002, Romo *et al.* 2005; Cap. III). Sin embargo, es bien conocido que cuando dos especies cercanas del mismo género coinciden en el mismo hábitat existe una diferenciación de tamaño o de utilización de recursos. *H. lepturus*, *H. ixtlani* y *H. chinanteco* se encuentran en las tierras altas de Oaxaca, y las dos últimas comparten el mismo hábitat en el bosque mesófilo de la Sierra de Juárez. *H. ixtlani* es un ratón de tamaño grande (250 mm de longitud total y hasta 55 g de peso), mientras que *H. chinanteco* es de tamaño mediano (200 mm de longitud total y hasta 22 g de peso). Por otro lado, al parecer también es notoria la repartición del recurso, ya que *H. chinanteco* es de hábitos más arborícolas que *H. ixtlani* (Robertson y Musser, 1976; Carleton *et al.*, 2002).

Consideraciones biogeográficas

Las investigaciones biogeográficas que se han generado en las zonas montanas de Mesoamérica (Toledo 1982; Graham 1993; Luna *et al.* 1999), han puesto de manifiesto la extraordinaria diversificación de especies y el alto grado de endemismo de esta región. Es obvio que el mecanismo principal de especiación, entre otras cosas es producto del tiempo de aislamiento entre estas montañas, provocando barreras geográficas mayores entre los diferentes bosques montanos húmedos. Esto ha sucedido en algunas especies de mamíferos pequeños como roedores y musarañas (Woodman y Timm 1999). La principal hipótesis planteada por Carleton *et al.* (2002) en cuanto a la biogeografía del género *Habromys*,

concuerta con lo encontrado por Hooper (1952), Chooate (1970) y Wilson (1974) en cuanto a que el Istmo de Tehuantepec es la primera zona de rompimiento en la radiación de algunas especies de mamíferos. Esto es, la posible relación de grupo hermano entre *H. lophurus* y *H. lepturus*-*H. ixtlani* y su génesis vicariante concuerda con la barrera impuesta por el Istmo de Tehuantepec. Nuestro análisis, basado en el cladograma filogenético del grupo *Habromys* (León-Paniagua et al. 2007) muestra que los representantes de la Sierra Madre Oriental son el primer grupo en separarse del resto de las especies, el área más basal del cladograma contiene a los representantes del norte del país, separando a la Sierra Madre Oriental de las áreas que comprenden el clado “sur”, estas áreas comprenden desde el Eje Neovolcánico hasta el norte de Centroamérica, coincidiendo con lo encontrado por Marshall y Liebheer (2002) en su análisis biogeográfico basado en cladogramas de áreas de insectos, plantas y reptiles. La topología de nuestro cladograma coincide con un patrón de expansión de área de distribución desde Norteamérica (distribución de *Peromyscus* o grupo hermano) y a través de México hasta el norte de Centroamérica. La estimación del reloj molecular entre los diferentes clados (1.8 millones de años a 150,000 años) sugiere que los bosque mesófilos estuvieron ampliamente distribuidos en México, durante por lo menos las glaciaciones del Pleistoceno (Rezedowski y McVaugh 1966; Rzedowski 1970). Ésto hace clara la existencia de una relación biológica entre el este de Estados Unidos y el sureste de México y norte de Centroamérica, la cual quizás haya existido, para algunos de los taxones, desde hace mucho tiempo. Esto implicaría una continuidad biótica más antigua y la explicación de sus actuales patrones de distribución disyunta, pudiera hacerse con base en ciertos eventos histórico-geológicos o de cambios climáticos también del Pleistoceno (Rosen 1978; Toledo 1982; Graham 1999).

El tiempo de divergencia entre las poblaciones de Sierra Madre Oriental (*Habromys simulatus*) hacia el sur ocurrió desde hace aprox. 14 millones de años, lo que concuerda con el tiempo en que se estima se encontraba la glaciación en Norte América. El escenario biogeográfico que se rescata de la filogenia de *Habromys* sugiere un ancestro norteco que expandió su área de distribución durante los períodos húmedos-fríos del Pleistoceno, hacia el sur hasta el Eje Neovolcánico Transversal, y la Sierra Norte de Oaxaca, Sur de Chiapas y Norte de Centroamérica, cuando los bosque mesófilos ocupaban diferentes estratos altitudinales.

Nuestros datos en el cladograma sugieren que un evento de gran magnitud ocurrió hace aproximadamente 200, 000 años cuando varios eventos de especiación ocurrieron para los *Habromys*, lo que concuerda con el tiempo en que ocurre el interglacial Sangamoniano, periodo durante el cual seguramente surgen barreras vicariantes como podría ser la formación del Istmo de Tehuantepec, aunque hay que tomar en cuenta que durante los últimos 40,000 años han existido corredores de bosque que atraviesan el Istmo, permitiendo el paso de flora y fauna montana a Centroamérica (Toledo 1982).

Consideraciones taxonómicas

Según los antecedentes taxonómicos con base en caracteres morfológicos en el género *Habromys* (Carleton et al 2002), y la nueva evidencia molecular que indica alta diferenciación genética por períodos de tiempo de aislamiento significativamente grandes, y un nulo intercambio genético entre los clados identificados, se hace necesario una reevaluación del estatus taxonómico de las especies incluidas en el género.

Así, bajo el concepto de especie evolutiva, cada uno de los clados identificados tiene una trayectoria evolutiva independiente, mientras que bajo el concepto filogenético de especie, cada uno de ellos es una unidad diagnosticable a través de la fijación de un estado de carácter novedoso ya sea morfológico o molecular (Cracraft 1987). Por otra parte la gran mayoría de los clados definidos por la filogenia recuperada presentan patrones de tamaño diferentes entre cada uno de los grupos (Carleton et al. 2002, Capítulo III).

Así pues se sugiere con base en la evidencia molecular, geográfica y morfológica reconocer dentro del género *Habromys* a las siguientes especies en Mesoamérica: *Habromys simulatus* caracterizada principalmente por su tamaño pequeño, coloración café-rojizo y ser endémica del norte de la Sierra Madre Oriental (*sensu stricto*). *Habromys* sp1. de la Sierra Mazateca o parte sur de la Sierra Madre Oriental (*sensu lato*), la cual se distingue de la anterior por ser un poco más grande (medidas) y de coloración más oscura, y una característica muy particular de esta población es que la mayoría de los individuos de esta población tienen la punta de la cola blanca. *H. delicatulus*, que incluye a *H. schmidlyi* la más pequeña de todas las especies del género. Como se ha mencionado ya, las relaciones no son claras entre estas poblaciones del Eje Neovolcánico Transversal, sin embargo, entre ellas hay una separación de más de 150 Km y existe también una separación de tamaño,

siendo más grande *H. schmidlyi* (Sierra de Taxco). Es importante también destacar que existe una compleja historia geológica de la provincia morfotectónica del ENT (Ferrusquía 1998). *H. chinanteco* de la Sierra Norte de Oaxaca, de tamaño muy similar al de *H. simulatus*. *H. lepturus* microendémico del Cerro Zempoaltépetl, Oaxaca y de tamaño grande. *H. ixtlani*, el más grande de todos los *Habromys*, endémico a la Sierra Norte de Oaxaca y simpátrico con *H. chinanteco*. *H. lophurus*, del sur de la región montañosa de las Tierras altas de Chiapas y norte de Guatemala. *Habromys* sp. nov. 2. cuya distribución es la región montañosa del centro de Guatemala (Sierra de las Minas) y El Salvador. La evidencia acumulada sobre los grupos estudiados permite concluir que todos ellos pertenecen a un mismo género, *Habromys*, pero divididos en dos grandes grupos bien diferenciados de acuerdo a la propuesta por León-Paniagua et al. (2007), que no coincide con ninguna de las agrupaciones, sin embargo, concuerda en que el grupo de las especies grandes están en un clado, aunque con *H. delicatulus* como hermana en la base del clado y con *H. chinanteco*. Sin embargo, Rogers et al. (2007) con base en citocromo b, encuentran tanto que *H. delicatulus* es especie hermana del clado ((*H. lepturus* *H. ixtlani*)(*H. lophurus*)), como el patrón de especies pequeñas en uno de los clados y las grandes en el otro en su árbol de consenso. El hecho de que en la base de ambos clados exista una especie pequeña nos permite suponer que la dirección de cambio en el tamaño del cuerpo fue de pequeña hacia grande. Por lo tanto, la reconstrucción filogenética nos hace suponer que el ancestro común del género era probablemente de tamaño pequeño (tal vez similar a *H. delicatulus* y/o *H. schmidlyi*).

El análisis morfométrico mostró que *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* son considerablemente más pequeños que el resto de las especies de *Habromys*. Aunque el estado taxonómico de *H. delicatulus* y *H. schmidlyi* no parece estar bien definido según León-Paniagua et al. (2007), el análisis morfométrico aportó evidencia contundente de que se trata de dos entidades taxonómicas (especies) válidas. Tanto el tamaño como la forma del cráneo entre ambas especies pueden ser diferenciadas cuantitativamente.

Al parecer el grupo de las especies más pequeñas es el de mayor especialización morfológica, ya que presentan las medidas más extremas en tamaño, no sólo dentro del género, sino dentro de la tribu de los peromiscinos (Carleton 1989). Anderson y Handley (2002) y Anderson (2003) encontraron una tendencia al enanismo en especies que se

distribuyen en “islas continentales,” similar a aquellas de las islas oceánicas. *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*, podrían tender al enanismo ya que todas las otras especies en el género son de mayor tamaño. *H. simulatus*, *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1, forman un grupo morfológicamente bien diferenciado del resto de las especies de *Habromys*, con medidas que muestran una evidente similitud morfológica entre ellas, sin embargo, existe evidencia para suponer que se trata de entidades taxonómicas diferenciales. Por supuesto, la evidencia molecular muestra una clara separación entre estas dos especies, evidentemente grupos hermanos, en los que es posible una reciente separación (León-Paniagua, et al. 2007). Geográficamente existe un aislamiento de las áreas de bosques húmedos de la Sierra Mazateca, donde se encuentra *Habromys* sp. nov. 1, provocado por la aridez de la región de Tehuacán, Puebla, que separa a esta Sierra del resto de la Sierra Madre Oriental, en donde se distribuye *H. simulatus*. Mientras que las medidas de *H. chinanteco* y *Habromys* sp. nov. 1 no permiten discernir entre los dos grupos, la evidencia molecular muestra que estas entidades no están emparentadas según León-Paniagua et al. (2007), sin embargo, Rogers et al. (2007) si las consideran especies hermanas, aunque estos autores no encontraron separación entre las poblaciones de *H. simulatus*.

Las diferencias en el tamaño entre las especies observadas en este estudio generalmente coinciden con barreras geográficas conocidas, especialmente tierras bajas que interrumpen cadenas montañosas, que limitan la distribución de muchos taxones montanos. El hecho de que las especies del género *Habromys* estén restringidas a zonas de endemismo con biotas bien diferenciadas, podría sugerir un tiempo de aislamiento prolongado, quizás Plioceno-Pleistoceno (León-Paniagua et al. 2007), durante el cual el intercambio genético entre las especies que habitan áreas montanas podría no haber existido, conduciendo a la diferenciación genética y morfológica de las especies *Habromys* sp. nov. 1 y *Habromys* sp. nov. 2.

Si bien se desconocen las características ecológicas y etológicas de las especies de *Habromys*, se sabe que la variación morfológica entre las poblaciones de mamíferos es usualmente indicativa de baja vagilidad o de marcada territorialidad (Yates 1978; Honeycutt y Schmidly 1979), lo cual actúa reduciendo la variabilidad genética y promoviendo la diferenciación. Del mismo modo, la estructura social, la fragmentación del hábitat y las barreras etológicas, pueden causar el mismo efecto. Aunque la única

característica bien conocida en este grupo, es que vive en hábitats que han sufrido una gran fragmentación desde tiempos remotos (Carleton et al. 2002; Romo et al. 2005; León-Paniagua et al. 2007; Rogers et al. 2007), es posible que algunas especies del género presenten éstas características.

Conservación

En México, las especies del género *Habromys* han sido consideradas como especies que deberían estar en alguna categoría de riesgo, (Arita 1991; Bailie 1996 a, b; Carleton et al. 2002; Sánchez-Cordero et al. 2005; León-Paniagua et al. 2007; Rogers et al. 2007). Los bosques mesófilos de montaña son uno de los más diversos ecosistemas del mundo y con mayor grado de endemidad, por lo que se les clasifica como “hotspot” (Sánchez-Cordero et al. 2005). Sin embargo, la pérdida de hábitat, la sobreexplotación, el saqueo de especies, la contaminación y las enfermedades de estos bosques ponen en grave amenaza de extinción a las especies que los habitan. Algunas especies como *H. simulatus* y *H. lepturus* han perdido entre el 20 y 70% de su hábitat, debido a la deforestación (Sánchez-Cordero et al., 2005). Si consideramos los resultados de este trabajo, tanto *H. simulatus*, *Habromys* sp. nov. 1, *H. lepturus* y *H. ixtlani* las áreas de distribución de cada una de las especies se reducen aún más de lo encontrado por Sánchez-Cordero et al. (2005). Con la excepción de *H. lophurus*, el resto de las especies (*H. chinanteco*, *H. delicatulus* y *H. schmidlyi*) se conocen sólo de dos o tres sitios, lo que hace suponer que también deberían estar en alguna categoría de protección. Es importante mencionar que ninguna de estas especies está considerada en alguna categoría de riesgo de extinción por la NOM-ECOL059 y que con este trabajo, se provee de datos importantes para sugerir su inclusión dentro de la Norma Mexicana. Los roedores que habitan estos tipos de vegetación suelen ser utilizados como modelos que reflejan la evolución de las áreas, ya que existe un alto grado de endemidad entre ellos. Este estudio, en combinación con los descubrimientos recientes de nuevas especies del género *Habromys* (Robertson y Musser, 1976; Carleton et al., 2002, Romo et al., 2005), muestran lo poco que se conoce acerca de los límites de especies y de la distribución de los roedores peromyscinos en los bosques mesófilos. Dado el alto grado de deterioro de estos ecosistemas, en pocas décadas podríamos tener la última oportunidad de entender el significado biogeográfico de estos bosques en Mesoamérica.

Conclusiones Generales

- Análisis de caracteres moleculares y morfométricos aplicados a un gran número de ejemplares del género de ratones *Habromys* permiten distinguir nueve especies que se distribuyen desde el norte de la Faja Volcánica Transmexicana hasta el noreste de El Salvador.
- Dos nuevas especies fueron encontradas y descritas en este trabajo. Con base en caracteres de la morfología externa, merísticos y distribucionales, fue posible realizar una clave para determinar a las nueve especies de ratones arborícolas del género *Habromys*.
- Es necesario realizar trabajos que incluyan análisis de anatomía interna y post-craneal, con el propósito de obtener más evidencia que ayude a un mejor entendimiento de la evolución de estos taxones.
- Es importante resaltar que, siete de las especies (77.7%) son endémicas a México y que sólo una de las nueve no se distribuye en México, pero ocho de las nueve conocidas, tienen distribuciones restringidas en cañadas húmedas, laderas pronunciadas de los cerros o cuando más en un macizo montañoso aislado, por lo que se les ha considerado micro endémicas, además, de que se encuentran en un tipo de hábitat extremadamente restringido, en elevaciones altas o sólo en la localidad tipo.
- El alto nivel de restricción en la distribución y los requerimientos de hábitat específico de la mayoría de los *Habromys*, acompañado de una fuerte deforestación de los bosques mesófilos en los últimos años coloca a las especies de éste género en riesgo y como importantes para su conservación.
- Para la mayoría de las especies del género *Habromys* se conoce relativamente poco de su historia natural (por ejemplo, ecología, reproducción, asociación con otros mamíferos, etc.), sin embargo, en este trabajo se recopiló toda la información conocida en la literatura más la obtenida durante el trabajo de campo que acompañó este estudio. Algunos autores han sugerido que las especies de este género son de hábitos arborícolas (Robertson y Musser 1975, Carleton et al. 2002, Romo et al. 2005), los métodos de muestreo aquí utilizados nos permiten suponer que algunos

taxones evidentemente tienen hábitos fuertemente arborícolas (e.g., *H. delicatulus*, *H. schmidlyi*, *H. chinanteco*, *H. simulatus* y *Habromys* sp. nov. 1), y otros (*H. ixtlani*, *H. lepturus*, *H. lophurus* y *Habromys* sp. nov. 2) al parecer no muestran tal dependencia, sin embargo, es necesario realizar estudios al respecto y corroborar esta hipótesis.

- Futuras investigaciones podrían incluir el modelaje de las distribuciones potenciales con características más finas de la vegetación, clima altitud, topografía y delimitar las áreas con mayor probabilidad de existencia de estas especies y poder conocer con exactitud su distribución y corroborar su grado de endemidad o microendemidad. La información que aquí se presenta puede ser de gran utilidad para proveer a las agencias gubernamentales de México, Guatemala y El Salvador, con la evidencia necesaria para decidir qué especies y qué nivel de protección se requiere en cada país.

LITERATURA CITADA

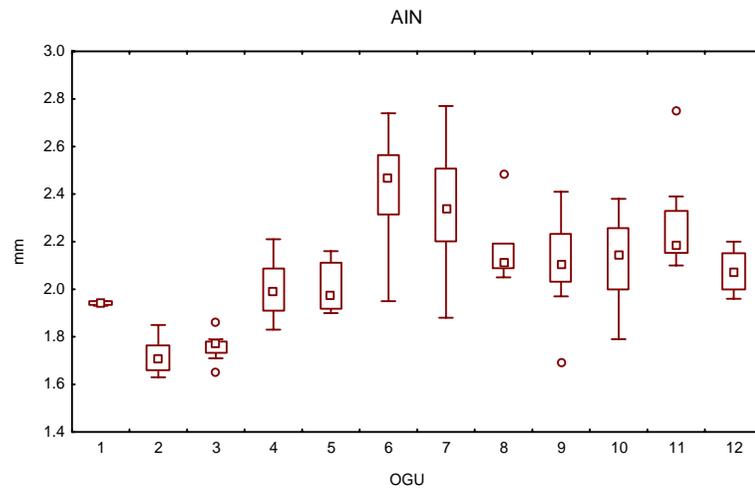
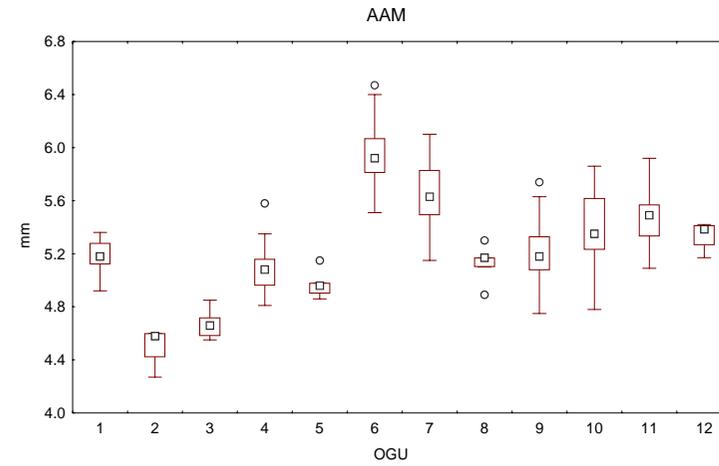
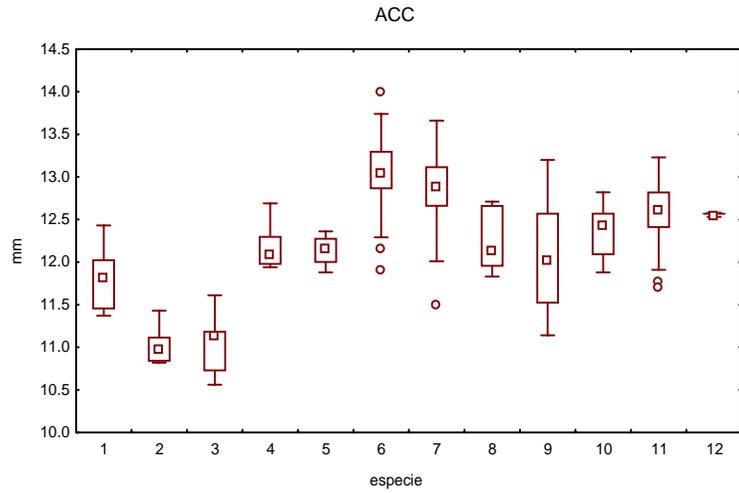
- Anderson, R. P. 2003. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in Western Venezuela, with the description of a dwarf species from the Península de Paraguaná. *American Museum Novitates*, 3396: 1-43.
- Anderson, R. P. y C. O. Handley Jr. 2002. Dwarfism in insular sloths: biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution* 56:1045-1058.
- Arita, H., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*. 11: 92-100.
- Bailie, J. 1996 a. *Habromys lepturus*. En: IUCN 2004. 2004 IUCN red list of threatened species.
- Bailie, J. 1996 b. *Habromys simulatus*. En: IUCN 2004. 2004 IUCN red list of threatened species
- Bonilla, C. 1999. Demografía de roedores en un bosque mesófilo de Oaxaca. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae.- *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-146 pp.
- Carleton, M. D. 1989. Systematic and Evolution, pp. 7-141. in *Advances in the study of Peromyscus* (G. L. Kirland, and J. N. Layne, Eds.). Texas Tech University Press.
- Carleton, M. y G. G. Musser. 1984. Muroid rodents. Pp. 289-379. En S. Anderson, J. K. Jones Jr., eds. *Orders and Families of Recent Mammals of the World*. New Cork: John Wiley and Sons.
- Carleton, M. D., O. Sánchez, y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Noetominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proc. Biol. Soc. Washington* 115, 488-533.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Pp. 87-108 in Medellín, R. y G. Ceballos. *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. AMMAC, México.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biological Philosophy*. 2: 329-346.
- Dawson, W. D. 2004. Peromyscine biogeography, mexican topography and Pleistocene climatology. Cap. 13:143-154 in Sánchez-Cordero, V. And R. A. Medellín (eds.). *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. 500 p. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 2004.

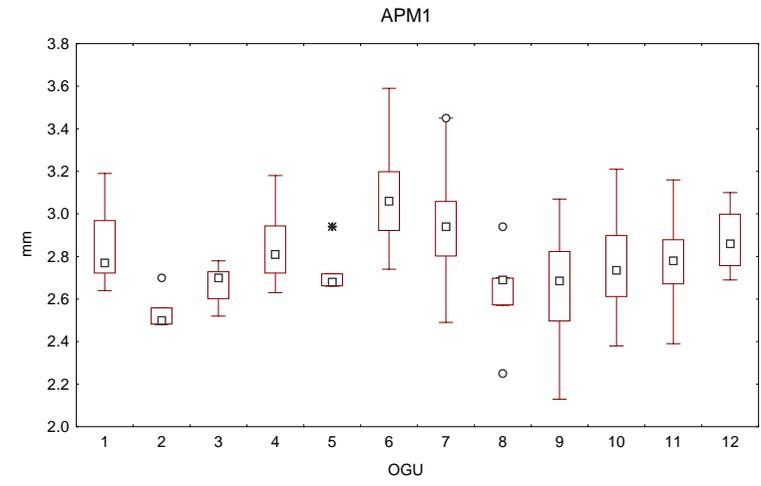
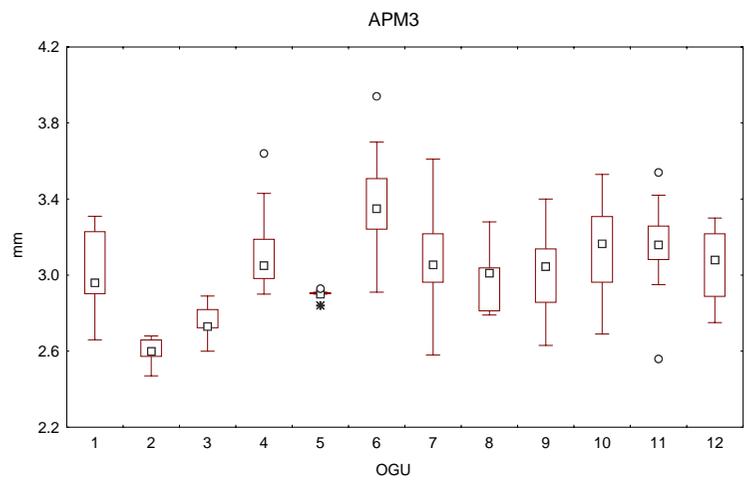
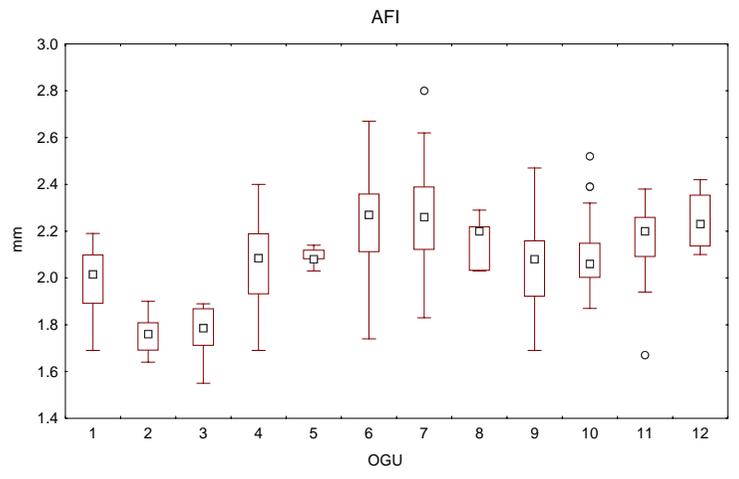
- Engel, S. R., K. M. Hogan, J. F. Taylor, y S. K. Davis. 1998. Molecular systematics and paleogeography of the South American Sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 15: 35-49.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. Pp 251-278 in: Rammamorthy, T. P., R. Bye, A. Lot, & J. Fa (comps.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 792 pp.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. Pp. 253-280. in T. P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Goodwin, G. G. 1964. A new species and a new subspecies of *Peromyscus* from Oaxaca, Mexico.- *American Museum Novitates* 2183:1-8.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. Pages 109-127 in T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, vol. 2, 2nd edition. John Wiley and Sons, New York, vi + 601-1181.
- Harris, D. y D. S. Rogers. 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus furvus*. *Journal of Mammalogy*. 80: 530-544.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro-Siguenza, y B. P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation.- *Bird Conservation International* 5:251-277.
- Hooper, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*.- *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 105:1-40.
- 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.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. Pp. 27-74 in J. A. King, ed., *Biology of Peromyscus (Rodentia)*. The American Society of Mammalogists, Special Publication 2:xiii + 593 pp
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. 1964 a. The glans penis in neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. *Micellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 635: 1-13.
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. 1964 b. Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus*. *Occas. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 635, 1-13.

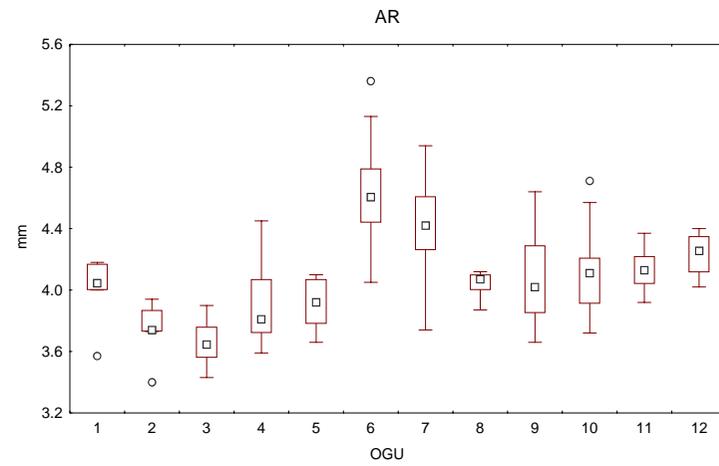
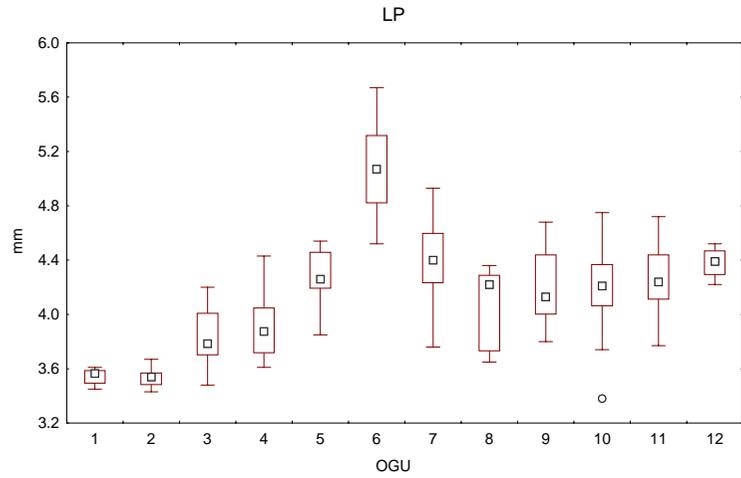
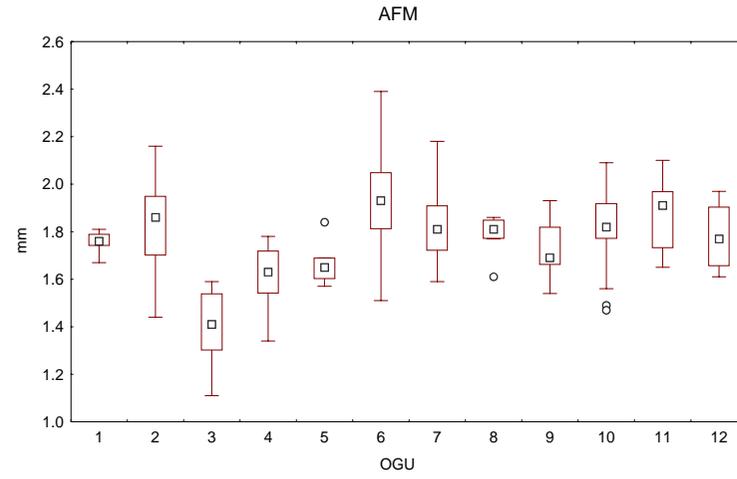
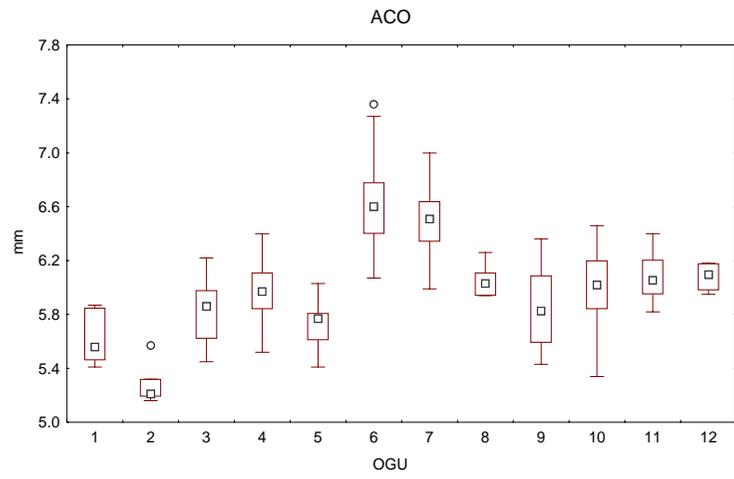
- Jiménez, T., J. Juárez y L. León. 1995. Mamíferos. Pp 503-549. In: Luna, I. y J. Llorente (Eds.) Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. CONABIO-UNAM, Ediciones Técnico Científicas, México.
- León-Paniagua, L., y E. Romo-Vázquez. 1993. Mastofauna de la Sierra de Taxco, Guerrero. Pp 45-64 in R. A. Medellín and G. Ceballos, eds., Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales No. I, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D. F.
- León, L., A. Navarro, B. Hernández y J. C. Morales. 2007. Diversification of arboreal mice of genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 62: 653-664.
- Linzey, A. V., y J. N. Layne. 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates* 2355: 1-47.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa, y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony análisis of endemism to vascular plant taxa.- *Journal of Biogeography* 26:1299-1305.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*. 27: 203-216.
- Mittermeier, R. A. y C. Goettsch de Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Pp. 63-74 In Sarukhán, J. y R. Dirzo (Comps.) México ante los retos de la biodiversidad. Comisión Nal. Conoc. Uso Biodiver. México.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285
- Robertson, P. B., y G. G. Musser. 1976. A new species of *Peromyscus* (Rodentia:Cricetidae), and a new specimen of *P. simulatus* from southern México, with comment on their ecology. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 47:1-8.
- Rogers, D. S., C. C. Funk, J. R. Miller y M. D. Engstrom. 2007. Molecular phylogenetic relationships among crested-tailed mice (Genus *Habromys*). *Journal of Mammalian Evolution* 14:37-55.
- Romo-Vázquez, E., L. León y O. Sánchez, 2005. A new species of *Habromys*(Rodentia: Sigmodontinae) from México. *Proc. Biol. Soc. Washington* 118, 605-611.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. Meave y J. L. Contreras-Jiménez. 2000. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 65:23-37.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.

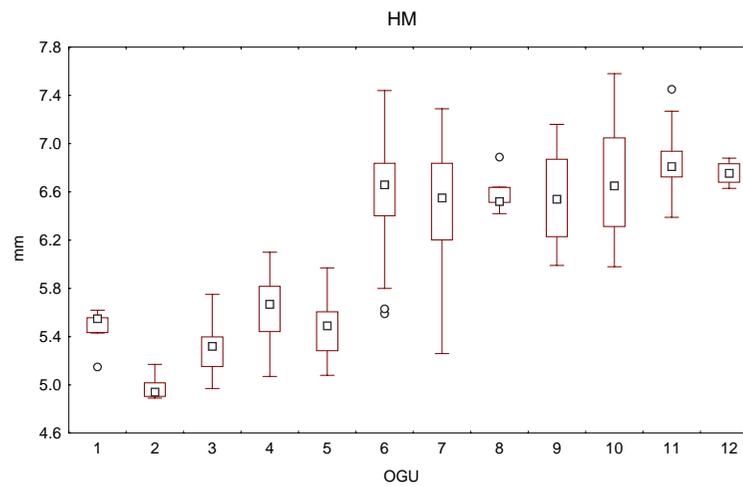
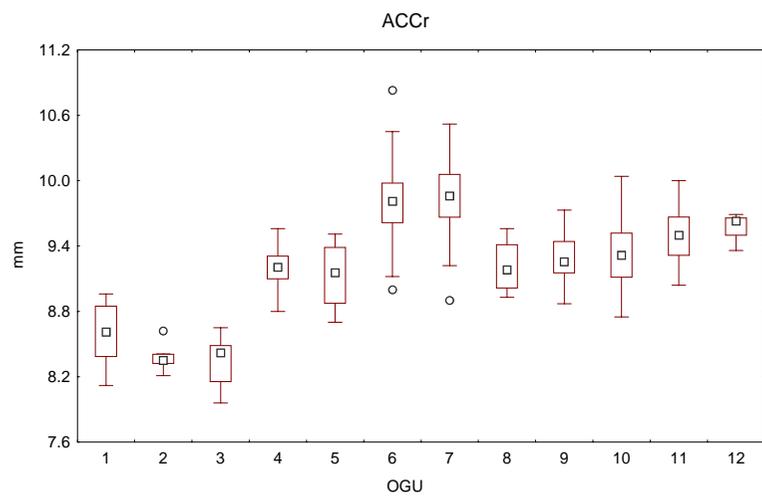
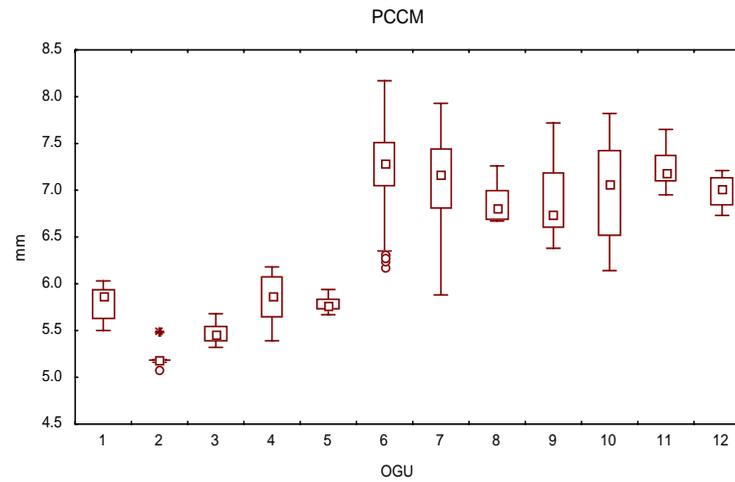
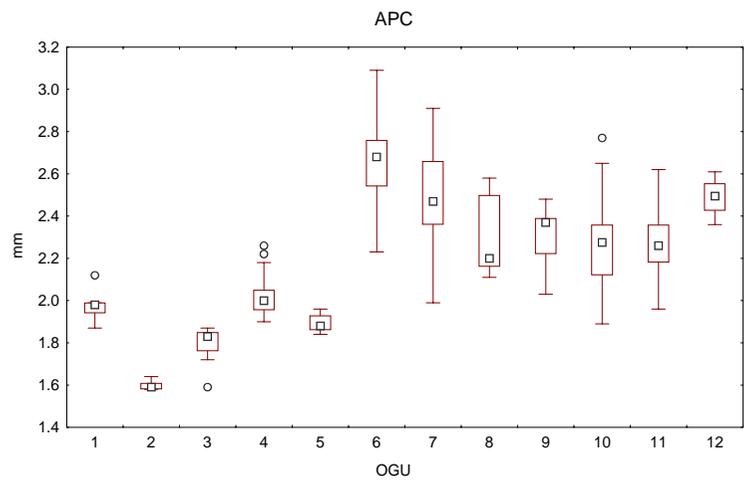
- Rzedowski, J. y McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions of the University of Michigan Herbarium 9: 1-123.
- Sánchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M., Sarkar, S. y A. T. Peterson. 2005. Deforestation and extinction distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation*, 126:465-473.
- Stangl, F. B., Jr. y R. Baker. 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic and classical data sets. *Journal of Mammalogy* 65 (4): 643-654.
- Sullivan, J., J. A. Markert y C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*. 46: 426-440.
- Tiemann-Boege, I., C. W. Kilpatrick, D. J. Schmidly, y R. D. Bradley. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences.— *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 366-378.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico in Prance , G. T. (ed.) *Biological diversification in the tropics*. Columba University Press. 93- 111.
- Vargas, I. F., J. Llorente y A. Luis. 1999. Distribución de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra de Manantlán (250-1,650 m) en los estados de Jalisco y Colima. *Publ. Espec. Mus. Zool. UNAM*, 11 : 1-153.
- Woodman, N., y R. M. Timm. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana Zoology, New Series* 91: 1-35.

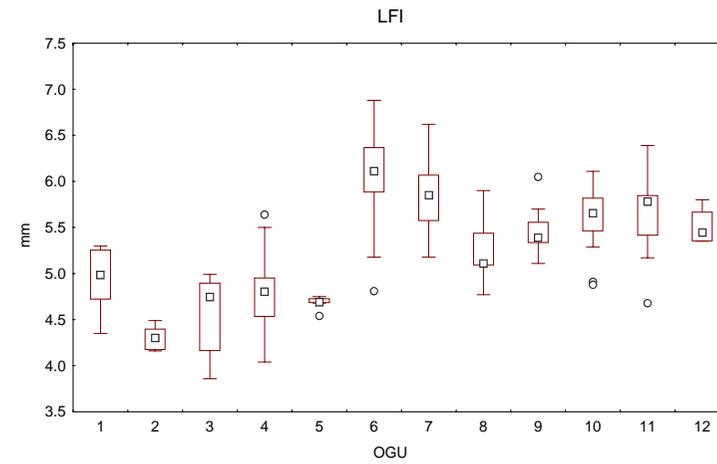
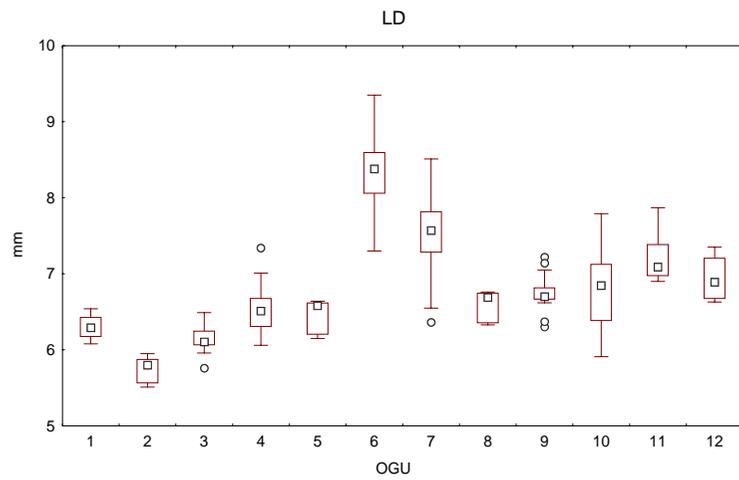
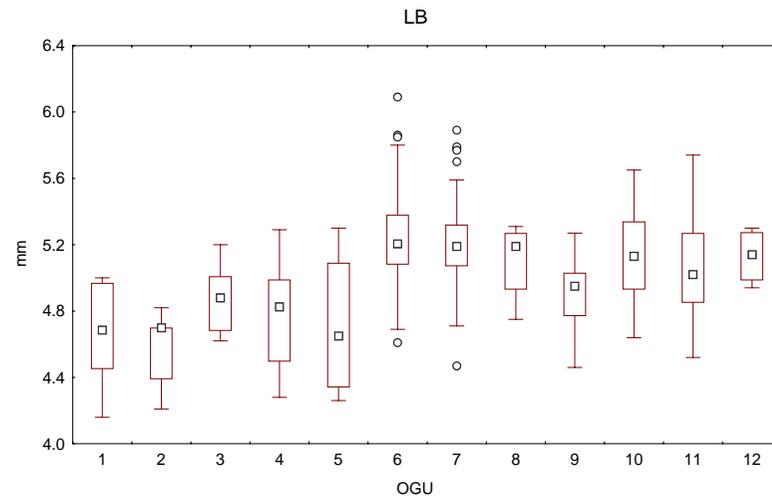
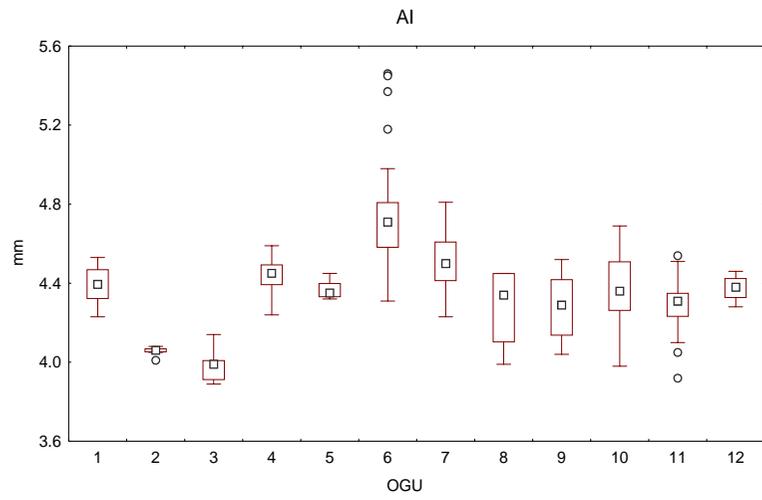
APÉNDICE I. Figuras de caja-bigote que representan medias, desviación estándar y error estándar para las 26 variables craneales y dentales de las especies y poblaciones, en donde 1 es *Habromys simulatus*, 2 *H. delicatulus*, 3 *H. schmidlyi*, 4 *Habromys* sp. nov. 1, 5 *H. chinantco*, 6 *H. ixtlani*, 7 *H. lepturus*, 8 *H. lophurus* Triunfo, 9 *H. lophurus* San Cristóbal, 10 *H. lophurus* Guatemala, 11 *Habromys* sp. nov.2 Sierra de las Minas y 12 *H. lophurus* El Salvador.

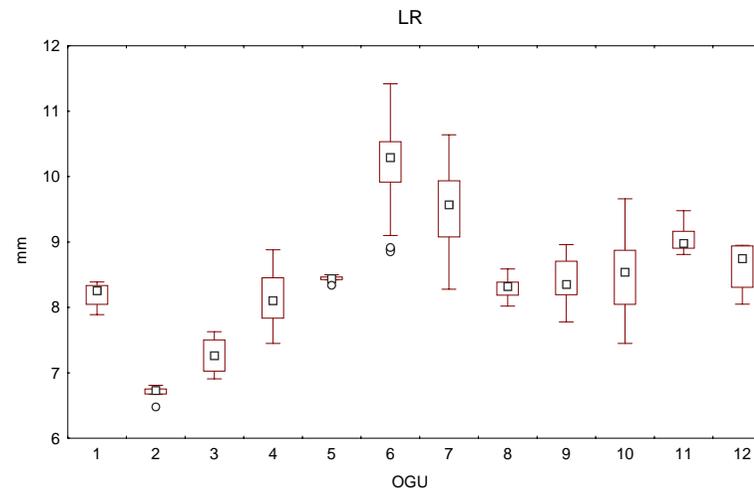
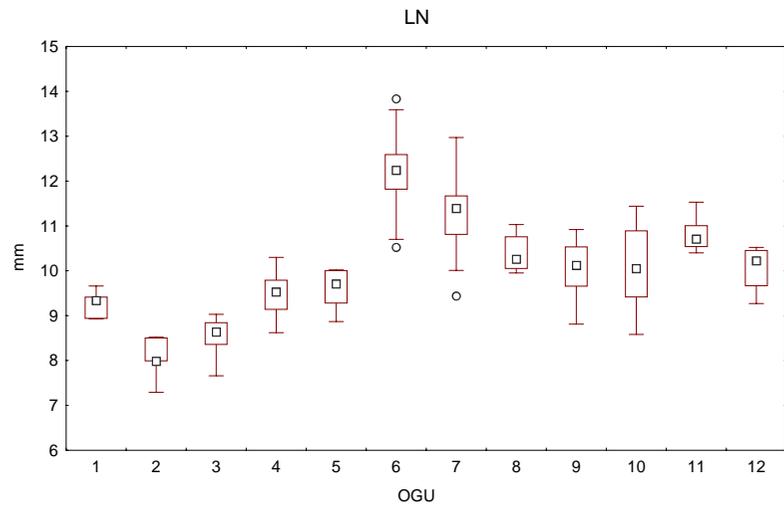
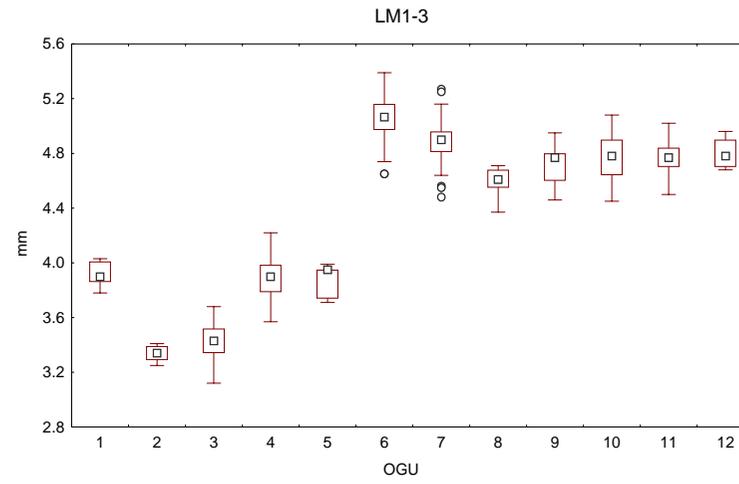
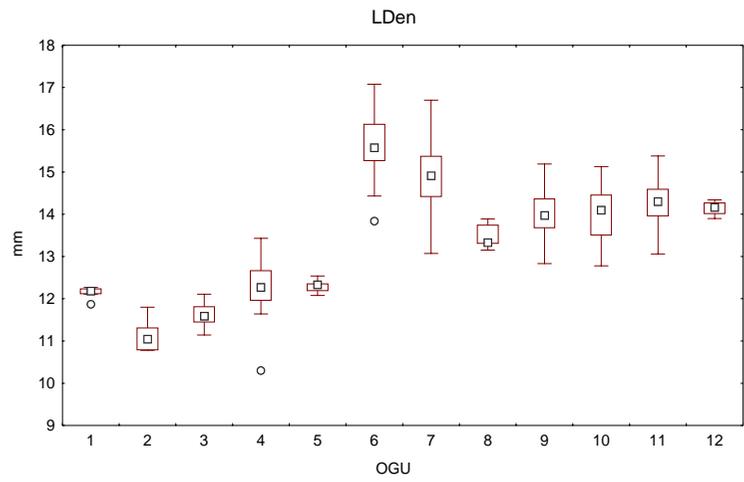


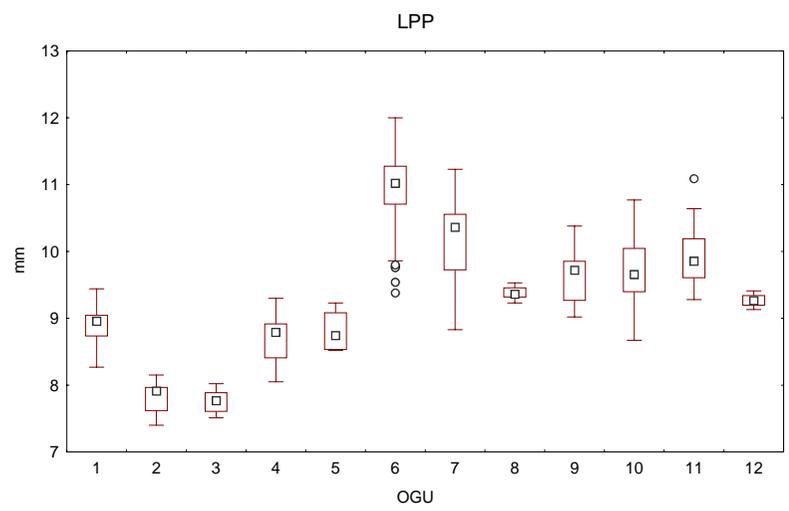
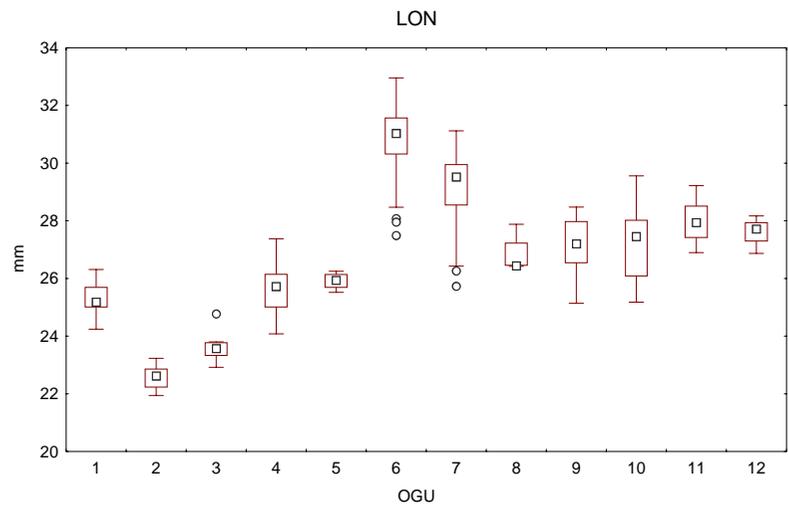


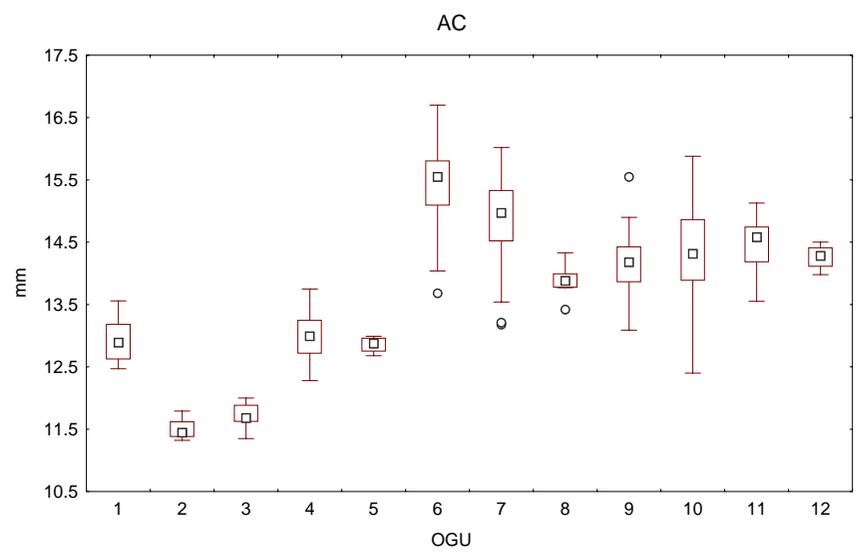
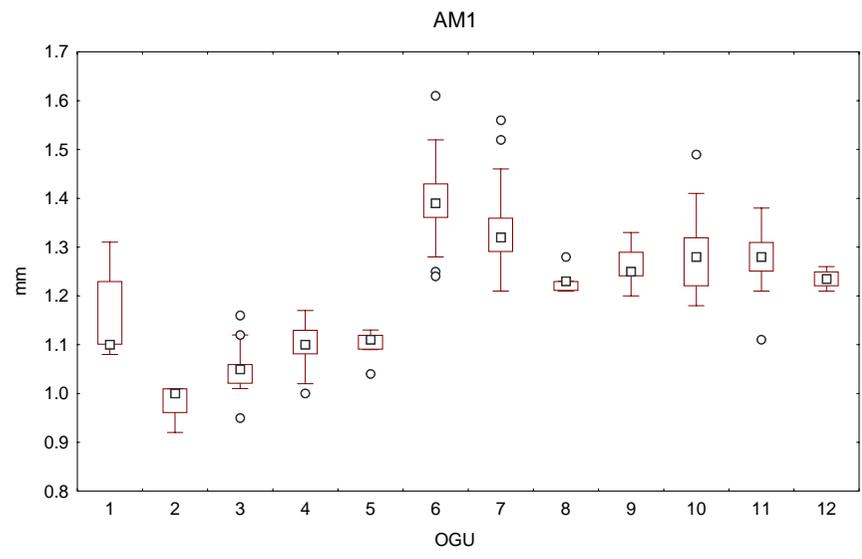












APÉNDICE 2. Valores obtenidos del Análisis Univariado (ANOVA). Las cifras en negritas indican los valores significativos ($p < 0.05$) en cada taxón.

H. simulatus.

	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	1.274008	.298231	4.27188	.107613
ACCr	.001408	.122219	.01152	.919684
APC	.010800	.005700	1.89474	.240696
LD	.045630	.031417	1.45241	.314535
LR	.007500	.043962	.17060	.700760
ACC	.224133	.135550	1.65351	.267872
AC	.425633	.116175	3.66373	.128141
AI	.000075	.014231	.00527	.945613
AR	.140833	.027662	5.09113	.087031
ACO	.010208	.046769	.21827	.664674
LB	.124033	.097862	1.26742	.323225
LPP	.480000	.068000	7.05882	.056576
LP	.007500	.003212	2.33463	.201245
LFI	.149633	.124275	1.20405	.334134
AFI	.049408	.025931	1.90536	.239603
AFM	.007500	.001262	5.94059	.071414
AIN	.000270	.000483	.55862	.509067
ATM	.049613	.021222	2.33780	.223740
LM1-3	.030720	.004333	7.08923	.076172
AM1	.001203	.000106	11.40000	.043206
APM1	.105613	.030489	3.46399	.159643
APM3	.179413	.032022	5.60278	.098770
LN	.002133	.105138	.02029	.893615
HM	.050430	.030083	1.67634	.286055
LDen	.039603	.020839	1.90045	.261841
PCCM	.018750	.059283	.31628	.613138

H. delicatulus.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.003203	.348039	.00920	.929620
ACCr	.017280	.024867	.69491	.465664
APC	.000750	.000617	1.21622	.350631
LD	.024083	.042839	.56218	.507824
LR	.002083	.021106	.09871	.773964
ACC	.027603	.074172	.37215	.584937
AC	.012100	.055450	.21821	.686354
AI	.000653	.000756	.86471	.421017
AR	.034003	.046172	.73645	.453897
ACO	.033333	.026422	1.26156	.343130
LB	.232320	.008600	27.01395	.013837
LPP	.058080	.100400	.57849	.502222
LP	.000963	.010839	.08888	.785064
LFI	.007053	.025156	.28039	.633129
AFI	.000333	.013689	.02435	.885905
AFM	.211680	.027067	7.82069	.068048
AIN	.000480	.009933	.04832	.840117
ATM	.000120	.028467	.00422	.952317
LM1-3	.013653	.001422	9.60000	.053363
AM1	.000083	.002039	.04087	.852719
APM1	.010453	.008089	1.29231	.338210
APM3	.002803	.008306	.33753	.602029
LN	.076003	.314572	.24161	.656763
HM	.016803	.012306	1.36551	.326998
LDen	.071053	.222022	.32003	.611140
PCCM	.050430	.017883	2.81994	.191692

H. schmidlyi.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.065610	.263535	.248961	.631236
ACCr	.144000	.040780	3.531143	.097035
APC	.001960	.007910	.247788	.632030
LD	.022090	.040240	.548956	.479924
LR	.026010	.081510	.319102	.587634
ACC	.148840	.110345	1.348860	.278956
AC	.001210	.048355	.025023	.878229
AI	.000490	.006650	.073684	.792919
AR	.033640	.020425	1.647001	.235292
ACO	.009000	.059280	.151822	.706968
LB	.001000	.050400	.019841	.891464
LPP	.022090	.033045	.668482	.437252
LP	.116640	.041490	2.811280	.132128
LFI	.025000	.198220	.126122	.731668
AFI	.024010	.010605	2.264026	.170823
AFM	.036694	.024571	1.493399	.261240
AIN	.004000	.002970	1.346801	.279296
ATM	.000640	.010415	.061450	.810463
LM1-3	.056250	.022530	2.496671	.152742
AM1	.000160	.003730	.042895	.841097
APM1	.002560	.008000	.320000	.587119
APM3	.000640	.009815	.065206	.804891
LN	.044890	.190065	.236182	.640009
HM	.001620	.076197	.021261	.888181
LDen	.036125	.092039	.392495	.550866
PCCM	.001742	.013754	.126668	.732397

Habromys sp. nov. 1.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.000012	.679546	.000017	.996706
ACCr	.029862	.034973	.853856	.362837
APC	.001922	.008061	.238405	.628911
LD	.033729	.079506	.424229	.519793
LR	.299306	.156809	1.908725	.177308
ACC	.011531	.042205	.273204	.605030
AC	.030554	.125736	.243005	.625633
AI	.001408	.006909	.203849	.654879
AR	.000053	.048831	.001093	.973843
ACO	.034265	.033676	1.017486	.321459
LB	.000097	.086965	.001116	.973569
LPP	.006416	.108087	.059356	.809232
LP	.063538	.046579	1.364085	.252029
LFI	.000893	.137043	.006519	.936185
AFI	.007153	.034800	.205551	.653540
AFM	.017645	.012279	1.436994	.240331
AIN	.005818	.011996	.484968	.491542
ATM	.036213	.025151	1.439806	.239561
LM1-3	.005485	.025490	.215179	.646087
AM1	.000456	.001811	.252013	.619326
APM1	.011318	.017589	.643440	.428777
APM3	.016776	.026520	.632560	.432666
LN	.111326	.196792	.565703	.457832
HM	.007422	.062143	.119436	.732141
LDen	.049913	.387030	.128963	.722111
PCCM	.041414	.051758	.800143	.378415

H. chinanteco.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.010208	.141233	.072280	.813240
ACCr	.026133	.165433	.157969	.729440
APC	.006453	.001156	5.584615	.099114
LD	.001080	.077533	.013929	.913508
LR	.009720	.001667	5.832000	.094596
ACC	.000408	.059233	.006894	.941391
AC	.024300	.016900	1.437870	.353282
AI	.003000	.002933	1.022727	.386356
AR	.036053	.035022	1.029442	.385003
ACO	.013653	.067022	.203714	.682371
LB	.456300	.103600	4.404440	.170713
LPP	.027075	.165700	.163398	.725176
LP	.140083	.050439	2.777288	.194200
LFI	.003413	.007889	.432676	.557646
AFI	.000333	.002289	.145631	.728171
AFM	.004083	.013506	.302345	.620706
AIN	.002613	.017222	.151742	.722883
ATM	.010083	.013172	.765500	.446013
LM1-3	.001763	.022639	.077890	.798312
AM1	.000013	.001689	.007895	.934799
APM1	.032013	.008156	3.925341	.141885
APM3	.010453	.004422	2.363819	.221779
LN	.278403	.239039	1.164678	.359531
HM	.034003	.140972	.241206	.657021
LDen	.028830	.032017	.900469	.412663
PCCM	.004813	.012556	.383363	.579648

H. ixtlani.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	3.473775	1.166872	2.976998	.087576
ACCr	.058579	.090168	.649664	.422145
APC	.074569	.031359	2.377927	.126219
LD	.621468	.176417	3.522720	.063419
LR	1.072919	.289434	3.706957	.057056
ACC	.006495	.123565	.052560	.819131
AC	.336768	.367609	.916102	.340832
AI	.012196	.038406	.317552	.574331
AR	.007206	.063416	.113638	.736739
ACO	.098822	.073094	1.351991	.247698
LB	.046661	.081218	.574512	.450236
LPP	1.712737	.258099	6.635976	.011456
LP	.217624	.096302	2.259816	.135953
LFI	.066877	.140591	.475687	.491980
AFI	.009160	.032420	.282552	.596212
AFM	.035306	.028267	1.249008	.266502
AIN	.005905	.029043	.203335	.653039
ATM	.223594	.038973	5.737168	.018509
LM1-3	.020718	.025137	.824194	.366161
AM1	.000984	.003455	.284686	.594818
APM1	.004824	.034562	.139561	.709533
APM3	.001213	.039970	.030357	.862045
LN	1.091031	.450406	2.422328	.122908
HM	.033059	.141060	.234358	.629380
LDen	1.131710	.433684	2.609524	.109406
PCCM	.036890	.162008	.227704	.634283

H. lepturus.

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.114594	1.445996	.079249	.779026
ACCr	.020541	.081223	.252899	.616357
APC	.031078	.040279	.771569	.382208
LD	.134018	.194862	.687760	.409250
LR	.188889	.292358	.646087	.423811
ACC	.001695	.149277	.011355	.915391
AC	.238859	.425406	.561484	.455807
AI	.019051	.015797	1.206008	.275225
AR	.000642	.056818	.011291	.915626
ACO	.096938	.044714	2.167961	.144695
LB	.290149	.056031	5.178404	.025446
LPP	.098006	.294351	.332958	.565484
LP	.000027	.062065	.000437	.983367
LFI	.051853	.117624	.440842	.508514
AFI	.003031	.036854	.082236	.774988
AFM	.044703	.016031	2.788461	.098668
AIN	.000061	.047726	.001278	.971566
ATM	.000002	.051261	.000041	.994882
LM1-3	.002122	.019361	.109603	.741411
AM1	.002315	.003881	.596558	.442037
APM1	.000012	.042202	.000273	.986849
APM3	.016103	.042396	.379830	.539444
LN	.517353	.495924	1.043211	.310080
HM	.054397	.240370	.226304	.635528
LDen	.055078	.579178	.095096	.758568
PCCM	.232559	.245199	.948449	.332944

H. lophurus. El Triunfo

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.235853	.497489	.47409	.540580
ACCr	.164025	.027425	5.98086	.134321
APC	.176333	.002422	72.79817	.003382
LD	.069120	.039867	1.73378	.279482
LR	.024083	.053772	.44788	.551243
ACC	.257613	.136956	1.88100	.263797
AC	.096333	.114756	.83947	.427113
AI	.007053	.056622	.12457	.747474
AR	.020280	.006933	2.92500	.185745
ACO	.026403	.015239	1.73263	.279611
LB	.012000	.073333	.16364	.712944
LPP	.045630	.003683	12.38824	.038926
LP	.006750	.146083	.04621	.843584
LFI	.000030	.244483	.00012	.991857
AFI	.005070	.016883	.30030	.621838
AFM	.000333	.013622	.02447	.885629
AIN	.041070	.026283	1.56259	.299918
ATM	.000270	.030083	.00898	.930497
LM1-3	.029453	.014422	2.04222	.248319
AM1	.001763	.000506	3.48791	.158631
APM1	.000000	.084200	.00000	1.000000
APM3	.008003	.050439	.15867	.717036
LN	.036750	.282750	.12997	.742349
HM	.014520	.039333	.36915	.586372
LDen	.376320	.009467	39.75211	.008062
PCCM	.008003	.079906	.10016	.772381

H. lophurus. San Cristobal

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	1.379633	.885298	1.558383	.237819
ACCr	.041667	.063482	.656349	.436707
APC	.097934	.011772	8.318858	.014858
LD	.120834	.066826	1.808184	.205797
LR	.003837	.153896	.024931	.877401
ACC	.189205	.444633	.425531	.527586
AC	1.710094	.281752	6.069496	.031475

AI	.000504	.028539	.017666	.896898
AR	.223617	.077498	2.885469	.117453
ACO	.189038	.078196	2.417475	.151041
LB	.053633	.053298	1.006285	.337351
LPP	.299267	.181022	1.653201	.227499
LP	.233339	.068421	3.410339	.091844
LFI	.000031	.061273	.000502	.982523
AFI	.103508	.043855	2.360250	.152712
AFM	.077437	.010969	7.059802	.022305
AIN	.027692	.033982	.814915	.386012
ATM	.244017	.059445	4.104915	.070266
LM1-3	.033170	.016866	1.966724	.188382
AM1	.000219	.001335	.163854	.693393
APM1	.288204	.045729	6.302472	.030888
APM3	.030817	.051108	.602977	.455419
LN	.940104	.370879	2.534802	.142445
HM	.014017	.163385	.085789	.775588
LDen	.277205	.452779	.612232	.450465
PCCM	.555104	.126536	4.386918	.062654

H. lophurus. Guatemala

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	3.742942	1.302696	2.87323	.101159
ACCr	.098282	.107367	.91539	.346878
APC	.092335	.035862	2.57469	.119807
LD	.410222	.199134	2.06002	.162285
LR	.787438	.318259	2.47420	.126961
ACC	.021684	.082864	.26168	.612980
AC	1.495473	.597428	2.50318	.124848
AI	.010427	.035276	.29560	.590960
AR	.200540	.050152	3.99867	.055323
ACO	.091001	.064296	1.41534	.244162
LB	.067225	.066668	1.00835	.323897
LPP	1.957340	.186864	10.47467	.003104
LP	.317750	.085344	3.72316	.063852
LFI	.057078	.087459	.65262	.425988
AFI	.013878	.027538	.50395	.483642
AFM	.005381	.023922	.22492	.639127
AIN	.130604	.026571	4.91531	.034912
ATM	.140740	.068180	2.06424	.161871
LM1-3	.029027	.026981	1.07584	.308505
AM1	.002189	.004860	.45050	.507597
APM1	.017820	.045571	.39104	.536818
APM3	.042841	.062432	.68621	.414463
LN	.587593	.633610	.92737	.343790
HM	.656601	.190198	3.45220	.073712
LDen	1.611405	.351871	4.57954	.041210
PCCM	.530002	.254795	2.08011	.160323

*Habromys sp. nov.*2. Sierra de las Minas

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	1.270726	.510515	2.489108	.126283
ACCr	.003022	.063536	.047564	.828998
APC	.106104	.021189	5.007412	.033688
LD	.000420	.087514	.004803	.945257
LR	.129841	.026072	4.980105	.034137
ACC	.620251	.156055	3.974562	.056385
AC	.023882	.177464	.134576	.716594
AI	.059402	.017712	3.353880	.078103
AR	.002760	.016082	.171635	.681936
ACO	.003725	.028298	.131646	.719664
LB	.027368	.093494	.292720	.592919
LPP	.090508	.194945	.464275	.501657
LP	.022555	.051521	.437780	.513803
LFI	.004509	.147127	.030644	.862342
AFI	.075621	.021451	3.525276	.071283
AFM	.017794	.019907	.893891	.352810
AIN	.001876	.019013	.098667	.755850
ATM	.026318	.035508	.741191	.396861
LM1-3	.004221	.014181	.297649	.589839
AM1	.007305	.003041	2.402607	.132777
APM1	.020856	.040738	.511955	.480436
APM3	.011258	.033489	.336153	.566865
LN	.023922	.129215	.185133	.670414
HM	.098081	.067683	1.449128	.239116
LDen	.058160	.297375	.195577	.661837
PCCM	.004770	.035809	.133220	.717961

H. lophurus. El Salvador

Variable	MS_EFFEC	MS_ERROR	F	P
LON	.016875	.433300	.03895	.861795
ACCr	.003675	.030900	.11893	.763086
APC	.019200	.006100	3.14754	.218038
LD	.224133	.054933	4.08010	.180819
LR	.143008	.199033	.71851	.485895
ACC	.001200	.000100	12.00000	.074180
AC	.076800	.032500	2.36308	.264060
AI	.000033	.008233	.00405	.955053
AR	.037408	.020433	1.83075	.308690
ACO	.013333	.014233	.93677	.435218
LB	.019200	.035100	.54701	.536572
LPP	.025208	.007233	3.48502	.202899
LP	.002133	.022533	.09467	.787402
LFI	.034133	.051033	.66884	.499389
AFI	.007500	.025900	.28958	.644366
AFM	.008533	.033233	.25677	.662690
AIN	.020833	.004933	4.22297	.176222
ATM	.000533	.020033	.02662	.885386
LM1-3	.008533	.019733	.43243	.578363
AM1	.000033	.000633	.05263	.839872
APM1	.000675	.043900	.01538	.912654
APM3	.081675	.039900	2.04699	.288800
LN	.282133	.334633	.84311	.455440
HM	.020833	.006433	3.23834	.213743
LDen	.053333	.025033	2.13049	.281810
PCCM	.000408	.059233	.00689	.941391

APÉNDICE III. Estadística descriptiva de las medidas craneales de las especies de *Habromys*.

Habromys simulatus

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	6	25.26	24.24	26.31	0.702	0.286	0.027
ACCr	6	8.58	8.12	8.96	0.313	0.127	0.036
APC	6	1.98	1.87	2.12	0.081	0.033	0.041
LD	5	6.30	6.08	6.54	0.187	0.083	0.029
LR	6	8.19	7.89	8.39	0.191	0.078	0.023
ACC	6	11.82	11.37	12.43	0.391	0.159	0.033
AC	6	12.93	12.47	13.56	0.421	0.172	0.032
AI	6	4.39	4.23	4.53	0.106	0.043	0.024
AR	6	4.00	3.57	4.18	0.224	0.091	0.056
ACO	6	5.61	5.41	5.87	0.198	0.081	0.035
LB	6	4.65	4.16	5	0.321	0.131	0.068
LPP	6	8.9	8.27	9.44	0.387	0.158	0.043
LP	6	3.54	3.45	3.61	0.063	0.026	0.017
LFI	6	4.93	4.35	5.3	0.359	0.146	0.072
AFI	6	1.98	1.69	2.19	0.175	0.071	0.088
AFM	6	1.75	1.67	1.81	0.050	0.020	0.028
AIN	5	1.93	1.9	1.95	0.020	0.009	0.010
AAM	5	5.17	4.92	5.36	0.168	0.075	0.032
LM1_3	5	3.91	3.78	4.03	0.104	0.046	0.026
AM1	5	1.16	1.08	1.31	0.101	0.045	0.086
APM1	5	2.85	2.64	3.19	0.221	0.099	0.077
APM3	5	3.01	2.66	3.31	0.262	0.117	0.087
LN	6	9.26	8.93	9.66	0.290	0.118	0.031
HM	5	5.46	5.15	5.62	0.187	0.083	0.034
Lden.	5	12.13	11.87	12.27	0.159	0.071	0.013
PCCM	5	5.79	5.5	6.03	0.221	0.099	0.038

Habromys delicatulus

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	5	22.576	21.94	23.23	0.511	0.228	0.022
ACCr	5	8.382	8.21	8.62	0.151	0.067	0.018
APC	5	1.6	1.58	1.64	0.025	0.011	0.015
LD	5	5.74	5.51	5.95	0.195	0.087	0.034
LR	5	6.69	6.48	6.81	0.127	0.057	0.019
ACC	5	11.034	10.82	11.43	0.250	0.111	0.022
AC	4	11.5	11.32	11.79	0.202	0.101	0.017
AI	5	4.054	4.01	4.08	0.027	0.012	0.006
AR	5	3.736	3.4	3.94	0.207	0.092	0.055
ACO	5	5.29	5.16	5.57	0.167	0.075	0.031
LB	5	4.564	4.21	4.82	0.254	0.113	0.055
LPP	5	7.808	7.4	8.15	0.299	0.134	0.038
LP	5	3.538	3.43	3.67	0.091	0.040	0.025
LFI	5	4.304	4.16	4.49	0.143	0.064	0.033

AFI	5	1.76	1.64	1.9	0.101	0.045	0.057
AFM	5	1.822	1.44	2.16	0.270	0.121	0.148
AIN	5	1.722	1.63	1.85	0.087	0.038	0.050
AAM	5	4.494	4.27	4.6	0.146	0.065	0.032
LM1_3	5	3.336	3.25	3.41	0.066	0.029	0.020
AM1	5	0.98	0.92	1.01	0.039	0.017	0.040
APM1	5	2.544	2.48	2.7	0.093	0.041	0.036
APM3	5	2.596	2.47	2.68	0.083	0.037	0.032
LN	5	8.056	7.29	8.52	0.504	0.225	0.062
HM	5	4.984	4.89	5.17	0.115	0.051	0.023
Lden.	5	11.144	10.78	11.8	0.429	0.191	0.038
PCCM	5	5.222	5.08	5.5	0.161	0.072	0.030

Habromys schmidlyi

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	10	23.611	22.92	24.77	0.491	0.155	0.020
ACCr	10	8.346	7.96	8.65	0.228	0.072	0.027
APC	10	1.794	1.59	1.87	0.085	0.026	0.047
LD	10	6.127	5.76	6.49	0.195	0.061	0.031
LR	10	7.271	6.91	7.63	0.274	0.086	0.037
ACC	10	11.05	10.56	11.61	0.338	0.107	0.030
AC	10	11.715	11.35	12	0.207	0.065	0.017
AI	10	3.979	3.89	4.14	0.077	0.024	0.019
AR	10	3.644	3.43	3.9	0.147	0.046	0.040
ACO	10	5.826	5.45	6.22	0.231	0.073	0.039
LB	10	4.89	4.62	5.2	0.211	0.067	0.043
LPP	10	7.755	7.51	8.02	0.178	0.056	0.023
LP	10	3.822	3.48	4.2	0.223	0.070	0.058
LFI	10	4.548	3.86	4.99	0.423	0.133	0.093
AFI	10	1.775	1.55	1.89	0.109	0.034	0.061
AFM	9	1.401	1.11	1.59	0.161	0.053	0.115
AIN	10	1.758	1.65	1.86	0.055	0.017	0.031
AAM	10	4.672	4.55	4.85	0.096	0.030	0.020
LM1_3	10	3.429	3.12	3.68	0.162	0.051	0.047
AM1	10	1.05	0.95	1.16	0.057	0.018	0.054
APM1	10	2.668	2.52	2.78	0.085	0.027	0.032
APM3	10	2.748	2.6	2.89	0.093	0.029	0.034
LN	10	8.547	7.66	9.03	0.417	0.131	0.048
HM	9	5.3	4.97	5.75	0.258	0.086	0.048
Lden.	9	11.606	11.14	12.11	0.291	0.097	0.025
PCCM	9	5.464	5.32	5.68	0.110	0.036	0.020

*Habromys sp.
nov. 1*

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	32	25.615	24.08	27.38	0.810	0.143	0.031
ACCr	32	9.202	8.8	9.56	0.186	0.032	0.020
APC	32	2.013	1.9	2.26	0.088	0.015	0.044
LD	32	6.516	6.06	7.34	0.279	0.049	0.042

LR	32	8.135	7.45	8.88	0.401	0.071	0.049
ACC	32	12.146	11.94	12.69	0.203	0.035	0.016
AC	32	12.988	12.28	13.75	0.350	0.061	0.026
AI	32	4.439	4.24	4.59	0.082	0.014	0.018
AR	32	3.879	3.59	4.45	0.217	0.038	0.056
ACO	31	5.971	5.52	6.4	0.183	0.032	0.030
LB	32	4.777	4.28	5.29	0.290	0.051	0.060
LPP	31	8.688	8.05	9.3	0.323	0.058	0.037
LP	32	3.903	3.61	4.43	0.217	0.038	0.055
LFI	32	4.785	4.04	5.64	0.364	0.064	0.076
AFI	32	2.058	1.69	2.4	0.184	0.032	0.089
AFM	31	1.621	1.34	1.78	0.111	0.020	0.068
AIN	32	2.00	1.83	2.21	0.108	0.019	0.054
AAM	32	5.082	4.81	5.58	0.159	0.028	0.031
LM1_3	32	3.894	3.57	4.22	0.157	0.027	0.040
AM1	32	1.105	1	1.17	0.042	0.007	0.038
APM1	32	2.845	2.63	3.18	0.131	0.023	0.046
APM3	32	3.094	2.9	3.64	0.161	0.028	0.052
LN	32	9.488	8.62	10.3	0.440	0.077	0.046
HM	31	5.635	5.07	6.1	0.245	0.044	0.043
Lden.	31	12.310	10.3	13.43	0.613	0.110	0.049
PCCM	31	5.852	5.39	6.18	0.221	0.040	0.038

Habromys chinanteco

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	4	25.907	25.52	26.25	0.312	0.156	0.012
ACCr	4	9.13	8.7	9.51	0.344	0.172	0.037
APC	5	1.894	1.84	1.96	0.049	0.022	0.026
LD	5	6.438	6.15	6.64	0.241	0.108	0.037
LR	5	8.434	8.34	8.5	0.060	0.027	0.007
ACC	4	12.137	11.88	12.36	0.199	0.099	0.016
AC	4	12.855	12.68	12.99	0.139	0.069	0.010
AI	5	4.37	4.32	4.45	0.054	0.024	0.012
AR	5	3.906	3.66	4.1	0.187	0.084	0.048
ACO	5	5.726	5.41	6.03	0.231	0.103	0.040
LB	4	4.715	4.26	5.3	0.470	0.235	0.099
LPP	4	8.807	8.52	9.23	0.345	0.172	0.039
LP	5	4.26	3.85	4.54	0.269	0.120	0.063
LFI	5	4.678	4.54	4.75	0.082	0.036	0.017
AFI	5	2.09	2.03	2.14	0.042	0.018	0.020
AFM	5	1.67	1.57	1.84	0.105	0.047	0.063
AIN	5	2.012	1.9	2.16	0.116	0.052	0.057
AAM	5	4.97	4.86	5.15	0.111	0.049	0.022
LM1_3	5	3.868	3.71	3.99	0.131	0.059	0.034
AM1	5	1.098	1.04	1.13	0.035	0.015	0.032
APM1	5	2.732	2.66	2.94	0.118	0.053	0.043
APM3	5	2.896	2.84	2.93	0.033	0.015	0.011
LN	5	9.576	8.87	10.02	0.498	0.223	0.052
HM	5	5.486	5.08	5.97	0.337	0.151	0.061
Lden.	5	12.298	12.08	12.54	0.176	0.079	0.014

PCCM	5	5.788	5.67	5.94	0.103	0.046	0.017
<i>Habromys ixtlani</i>							
	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	102	30.789	27.49	32.96	1.089	0.107	0.035
ACCr	103	9.815	9	10.83	0.301	0.029	0.030
APC	103	2.659	2.23	3.09	0.177	0.017	0.066
LD	104	8.304	7.3	9.35	0.424	0.041	0.051
LR	102	10.209	8.85	11.42	0.545	0.054	0.053
ACC	104	13.049	11.92	14	0.348	0.034	0.026
AC	101	15.389	13.68	16.7	0.606	0.060	0.039
AI	104	4.709	4.31	5.46	0.194	0.019	0.041
AR	104	4.617	4.05	5.36	0.250	0.024	0.054
ACO	103	6.614	6.07	7.36	0.270	0.026	0.040
LB	104	5.232	4.61	6.09	0.284	0.027	0.054
LPP	103	10.927	9.38	12	0.521	0.051	0.047
LP	102	5.069	4.52	5.67	0.311	0.030	0.061
LFI	103	6.096	4.81	6.88	0.375	0.036	0.061
AFI	103	2.243	1.74	2.67	0.179	0.017	0.079
AFM	99	1.929	1.51	2.39	0.168	0.016	0.087
AIN	101	2.445	1.95	2.74	0.168	0.016	0.069
AAM	101	5.939	5.51	6.47	0.202	0.020	0.034
LM1_3	102	5.063	4.65	5.39	0.157	0.015	0.031
AM1	104	1.397	1.24	1.61	0.058	0.005	0.041
APM1	100	3.080	2.74	3.59	0.185	0.018	0.060
APM3	100	3.355	2.91	3.94	0.199	0.019	0.059
LN	99	12.196	10.52	13.83	0.673	0.067	0.055
HM	102	6.611	5.59	7.44	0.372	0.036	0.056
Lden.	102	15.667	13.84	17.08	0.660	0.065	0.042
PCCM	102	7.220	6.18	8.17	0.400	0.039	0.055
<i>Habromys lepturus</i>							
	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	84	29.194	25.73	31.12	1.195	0.130	0.040
ACCr	86	9.850	8.9	10.52	0.283	0.030	0.028
APC	87	2.496	1.99	2.91	0.200	0.021	0.080
LD	87	7.533	6.36	8.51	0.440	0.047	0.058
LR	85	9.484	8.28	10.64	0.539	0.058	0.056
ACC	86	12.874	11.5	13.66	0.384	0.041	0.029
AC	84	14.846	13.18	16.02	0.650	0.070	0.043
AI	87	4.504	4.23	4.81	0.125	0.013	0.027
AR	87	4.414	3.74	4.94	0.236	0.025	0.053
ACO	85	6.496	5.99	7	0.212	0.023	0.032
LB	85	5.205	4.47	5.89	0.242	0.026	0.046
LPP	85	10.184	8.83	11.23	0.540	0.058	0.053
LP	87	4.397	3.76	4.93	0.247	0.026	0.056
LFI	87	5.846	5.18	6.62	0.341	0.036	0.058
AFI	87	2.262	1.83	2.8	0.190	0.020	0.084

AFM	86	1.824	1.59	2.18	0.127	0.013	0.070
AIN	85	2.348	1.88	2.77	0.217	0.023	0.092
AAM	87	5.654	5.15	6.1	0.225	0.024	0.039
LM1_3	87	4.886	4.48	5.27	0.138	0.014	0.028
AM1	87	1.331	1.21	1.56	0.062	0.006	0.046
APM1	85	2.943	2.49	3.45	0.204	0.022	0.069
APM3	82	3.084	2.58	3.61	0.205	0.022	0.066
LN	84	11.291	9.44	12.97	0.704	0.076	0.062
HM	85	6.469	5.26	7.29	0.488	0.052	0.075
Lden.	85	14.834	13.07	16.7	0.756	0.082	0.051
PCCM	85	7.067	5.88	7.93	0.495	0.053	0.070

*Habromys
lophurus
Triunfo*

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	5	26.884	26.42	27.88	0.657	0.293	0.024
ACCr	4	9.2125	8.93	9.56	0.270	0.135	0.029
APC	5	2.31	2.11	2.58	0.214	0.095	0.092
LD	5	6.576	6.33	6.76	0.217	0.097	0.033
LR	5	8.3	8.02	8.59	0.215	0.096	0.025
ACC	5	12.258	11.83	12.71	0.408	0.182	0.033
AC	5	13.88	13.42	14.33	0.331	0.148	0.023
AI	5	4.266	3.99	4.45	0.210	0.094	0.049
AR	5	4.032	3.87	4.12	0.101	0.045	0.025
ACO	5	6.056	5.94	6.26	0.134	0.060	0.022
LB	5	5.09	4.75	5.31	0.240	0.107	0.047
LPP	5	9.378	9.23	9.53	0.119	0.053	0.012
LP	5	4.05	3.65	4.36	0.333	0.149	0.082
LFI	5	5.262	4.77	5.9	0.428	0.191	0.0813
AFI	5	2.154	2.03	2.29	0.118	0.052	0.054
AFM	5	1.78	1.61	1.86	0.101	0.045	0.057
AIN	5	2.184	2.05	2.48	0.173	0.077	0.079
AAM	5	5.126	4.89	5.3	0.150	0.067	0.029
LM1_3	5	4.584	4.37	4.71	0.134	0.060	0.029
AM1	5	1.232	1.21	1.28	0.028	0.012	0.023
APM1	5	2.63	2.25	2.94	0.251	0.112	0.095
APM3	5	2.986	2.79	3.28	0.199	0.089	0.066
LN	5	10.41	9.95	11.03	0.470	0.210	0.045
HM	5	6.596	6.42	6.89	0.182	0.081	0.027
Lden.	5	13.484	13.15	13.89	0.318	0.142	0.023
PCCM	5	6.884	6.67	7.26	0.248	0.111	0.036

*Habromys
lophurus San
Cristobal*

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	13	27.236	25.14	28.48	0.962	0.266	0.035
ACCr	12	9.295	8.87	9.73	0.247	0.071	0.026
APC	13	2.317	2.03	2.48	0.137	0.038	0.059
LD	13	6.744	6.3	7.22	0.267	0.074	0.039

LR	13	8.399	7.78	8.96	0.376	0.104	0.044
ACC	13	12.108	11.14	13.2	0.650	0.180	0.053
AC	13	14.141	13.09	15.55	0.633	0.175	0.044
AI	12	4.284	4.04	4.52	0.161	0.046	0.037
AR	13	4.069	3.66	4.64	0.299	0.083	0.073
ACO	12	5.85	5.43	6.36	0.297	0.085	0.050
LB	13	4.916	4.46	5.27	0.230	0.064	0.046
LPP	12	9.655	9.02	10.38	0.437	0.126	0.045
LP	13	4.218	3.8	4.68	0.286	0.079	0.067
LFI	13	5.457	5.11	6.05	0.237	0.065	0.043
AFI	13	2.073	1.69	2.47	0.220	0.061	0.106
AFM	13	1.730	1.54	1.93	0.128	0.035	0.074
AIN	13	2.119	1.69	2.41	0.182	0.050	0.086
AAM	12	5.216	4.75	5.74	0.276	0.079	0.052
LM1_3	13	4.730	4.46	4.95	0.134	0.037	0.028
AM1	13	1.263	1.2	1.33	0.035	0.009	0.027
APM1	12	2.659	2.13	3.07	0.260	0.075	0.097
APM3	12	3.004	2.63	3.4	0.221	0.064	0.073
LN	12	10.050	8.81	10.92	0.650	0.187	0.064
HM	12	6.543	5.99	7.16	0.387	0.111	0.059
Lden.	13	13.971	12.83	15.19	0.661	0.183	0.047
PCCM	12	6.876	6.38	7.72	0.406	0.117	0.059

*Habromys
lophurus*
Guatemala

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	30	27.213	25.18	29.56	1.177	0.215	0.043
ACCr	30	9.341	8.75	10.04	0.327	0.059	0.035
APC	30	2.268	1.89	2.77	0.194	0.035	0.085
LD	30	6.797	5.91	7.79	0.454	0.082	0.066
LR	30	8.456	7.45	9.66	0.578	0.105	0.068
ACC	30	12.373	11.88	12.82	0.284	0.051	0.022
AC	30	14.301	12.4	15.88	0.792	0.144	0.055
AI	30	4.364	3.98	4.69	0.185	0.033	0.042
AR	30	4.100	3.72	4.71	0.235	0.042	0.057
ACO	30	5.993	5.34	6.46	0.255	0.046	0.042
LB	30	5.124	4.64	5.65	0.258	0.047	0.050
LPP	30	9.707	8.67	10.77	0.497	0.090	0.051
LP	30	4.209	3.38	4.75	0.305	0.055	0.072
LFI	30	5.627	4.88	6.11	0.293	0.053	0.052
AFI	30	2.094	1.87	2.52	0.164	0.030	0.078
AFM	29	1.817	1.47	2.09	0.152	0.028	0.083
AIN	30	2.119	1.79	2.38	0.173	0.031	0.081
AAM	30	5.392	4.78	5.86	0.265	0.048	0.0493
LM1_3	30	4.78	4.45	5.08	0.164	0.030	0.034
AM1	30	1.286	1.18	1.49	0.069	0.012	0.053
APM1	30	2.768	2.38	3.21	0.211	0.038	0.076
APM3	30	3.132	2.69	3.53	0.248	0.045	0.079
LN	30	10.096	8.58	11.44	0.794	0.145	0.078
HM	30	6.694	5.98	7.58	0.454	0.082	0.067

Lden.	30	13.98	12.78	15.13	0.628	0.114	0.044
PCCM	30	7.003	6.14	7.82	0.514	0.093	0.073

*Habromys
lophurus* El
Salvador

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	4	27.617	26.87	28.17	0.542	0.271	0.019
ACCr	4	9.577	9.36	9.69	0.147	0.073	0.015
APC	4	2.49	2.36	2.61	0.102	0.051	0.041
LD	4	6.94	6.63	7.35	0.333	0.166	0.048
LR	4	8.622	8.05	8.95	0.424	0.212	0.049
ACC	4	12.55	12.53	12.58	0.021	0.010	0.001
AC	4	14.26	13.98	14.5	0.217	0.108	0.015
AI	4	4.375	4.28	4.46	0.074	0.037	0.016
AR	4	4.232	4.02	4.4	0.161	0.080	0.038
ACO	4	6.08	5.95	6.18	0.118	0.059	0.019
LB	4	5.13	4.94	5.3	0.172	0.086	0.033
LPP	4	9.267	9.13	9.41	0.115	0.057	0.012
LP	4	4.38	4.22	4.52	0.125	0.062	0.028
LFI	4	5.51	5.35	5.8	0.213	0.106	0.038
AFI	4	2.245	2.1	2.42	0.140	0.070	0.062
AFM	4	1.78	1.61	1.97	0.158	0.079	0.088
AIN	4	2.075	1.96	2.2	0.101	0.050	0.048
AAM	4	5.34	5.17	5.42	0.116	0.058	0.021
LM1_3	4	4.8	4.68	4.96	0.126	0.063	0.026
AM1	4	1.235	1.21	1.26	0.020	0.010	0.016
APM1	4	2.877	2.69	3.1	0.171	0.085	0.059
APM3	4	3.052	2.75	3.3	0.232	0.116	0.076
LN	4	10.06	9.27	10.52	0.563	0.281	0.055
HM	4	6.755	6.63	6.88	0.105	0.052	0.015
Lden.	4	14.14	13.9	14.34	0.185	0.092	0.013
PCCM	4	6.987	6.73	7.21	0.199	0.099	0.028

Habromys sp.
nov. 2

	No.	promedio	mínima	máxima	desv. est.	error est.	coef. var.
LON	29	27.983	26.9	29.22	0.733	0.136	0.026
ACCr	29	9.495	9.04	10	0.247	0.046	0.026
APC	29	2.266	1.96	2.62	0.155	0.028	0.068
LD	29	7.210	6.9	7.87	0.290	0.053	0.040
LR	29	9.040	8.81	9.48	0.172	0.032	0.019
ACC	29	12.568	11.71	13.23	0.415	0.077	0.033
AC	29	14.491	13.55	15.13	0.414	0.077	0.028
AI	29	4.281	3.92	4.54	0.138	0.025	0.032
AR	29	4.137	3.92	4.37	0.125	0.023	0.030
ACO	28	6.083	5.82	6.4	0.165	0.031	0.027
LB	29	5.060	4.52	5.74	0.301	0.056	0.059
LPP	28	9.941	9.28	11.09	0.437	0.082	0.043
LP	29	4.241	3.77	4.72	0.224	0.041	0.052

LFI	29	5.661	4.68	6.39	0.376	0.07	0.066
AFI	29	2.16	1.67	2.38	0.152	0.028	0.070
AFM	29	1.872	1.65	2.1	0.140	0.026	0.075
AIN	29	2.243	2.1	2.75	0.135	0.025	0.060
AAM	29	5.486	5.09	5.92	0.187	0.034	0.034
LM1_3	29	4.77	4.5	5.02	0.117	0.021	0.024
AM1	29	1.28	1.11	1.38	0.056	0.010	0.044
APM1	29	2.768	2.39	3.16	0.157	0.029	0.056
APM3	29	3.16	2.56	3.54	0.180	0.033	0.057
LN	29	10.817	10.4	11.53	0.354	0.065	0.032
HM	29	6.835	6.39	7.45	0.262	0.048	0.038
Lden.	29	14.232	13.06	15.38	0.537	0.099	0.037
PCCM	29	7.221	6.95	7.65	0.186	0.034	0.025

APÉNDICE IV: Estadística descriptiva de las medidas externas y el peso de las especies de *Habromys*.

Habromys simulatus

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	4	174.5	168	183	15	7.23
CV	4	88.5	78	96	18	7.93
PT	4	22	21	23	2	0.81
O	2	17.5	16	19	3	2.12
PESO	2	18.5	18	19	1	0.70

Habromys delicatulus

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	5	155.4	148	163	15	5.85
CV	5	77.4	74	81	7	2.88
PT	5	19.2	18	20	2	0.83
O	5	19.8	19	20	1	0.44
PESO	5	12.4	10	15	5	2.07

Habromys schmidlyi

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	8	158.5	144	171	27	9.16
CV	8	80.87	72	89	17	5.86
PT	10	19.7	19	21	2	0.82
O	9	19.55	18	21	3	1.01
PESO	10	13	10	15	5	2.05

Habromys sp nov. 1

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	29	181.10	121	206	85	14.28
CV	28	97.14	79	115	36	7.792
PT	30	21.9	19	25	6	1.44
O	29	17.86	17	20	3	0.78
PESO	31	16.12	12	20	8	2.23

Habromys chinanteco

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	4	197.5	192	212	20	9.71
CV	4	108.25	103	121	18	8.53
PT	5	23.2	23	24	1	0.44

O	5	17.4	16	18	2	0.89
PESO	4	19	17	22	5	2.44

Habromys ixtlani

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	108	243.05	203	280	77	16.89
CV	107	125.07	103	147	44	9.72
PT	109	27.77	21	30	9	1.59
O	100	21.33	19	25	6	1.17
PESO	79	37.50	24	53	29	7.28

Habromys lepturus

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	62	230.48	197	277	80	14.59
CV	62	117.95	107	146	39	7.59
PT	62	26.06	22	30	8	1.22
O	56	21.01	18	24	6	1.18
PESO	37	31.62	19	48	29	6.76

Habromys lophurus

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	45	209.04	185	252	67	14.30
CV	37	109.29	102	130	28	6.38
PT	47	23.91	20	26	6	1.19
O	31	17.77	14	19	5	1.17

Habromys sp. nov. 2

MEDIDA	No. de Ejemplares	Promedio	Mínimo	Máximo	Rango	Desv. Estan.
LT	27	213.25	201	237	36	8.25
CV	26	113.34	101	125	24	6.62
PT	27	22.77	20	24	4	1.08
O	27	18.07	15	22	7	1.46
PESO	27	29.70	22	34	12	2.99

APÉNDICE V. Especímenes examinados en este estudio. Se presentan las colecciones en las que están depositados y los números de catálogo de los ejemplares en cada colección.

Habromys simulatus (Osgood, 1904)

Especímenes examinados (6).- México, Estado de Hidalgo, Municipio Tenango de Doria, 10 km SW Tenango de Doria, El Potrero, 2200 m (CNM 39686; MZFC-TD 017, 018); Estado de Veracruz, cerca de Jico, 6000 ft (USNM 55027, 55028); 3 Km W Zacualpan, 6000 ft (KU 83263).

Habromys sp. nov. 1.

Especímenes examinados (32).- México, Estado de Oaxaca, Distrito Teotitlán, 1.5 km S Puerto de la Soledad, 2600m (CNM 39853), (MZFC-HBR 037, 039, 079, 083, 084, 094, 114, 117, 119, 142, 145, 148, 149, 155, 159, 160-162, 169, 170-173, 175, 176, 179, 183-186, MZFC-CAS 238).

Habromys chinanteco (Robert y Musser, 1976)

Especímenes examinados (6).- México, Estado de Oaxaca, Distrito de Ixtlán, 21 km S por carretera Vista Hermosa, 2080 m (KU 136589); 28.6 km S por carretera Vista Hermosa, 2350 m (KU124529); 31.6 km S por carretera Vista Hermosa, ladera norte de Cerro Pelón, 2650 m (KU 124130, 124131, 124532); 16 mi SSW La Esperanza, 8000 ft (AMNH 254780).

Habromys delicatulus Carleton, Sánchez y Urbano, 2002

Especímenes examinados (6).- México, Estado de México, Municipio de Jilotepec, Dexcaní Alto, 2 Km E y 3.5 km S Jilotepec, Cañada de la Ermita, 2570 m (CNM 22437, 22438, 22440-22442, 25908).

Habromys schmidlyi Romo, León y Sánchez, 2005

Especímenes examinados (11).- México, Estado de México, Municipio Almololoya de Alquiciras, 8 km SW Zacualpan, (MZFC 6070-6074, 6076, 6078-6080); 5 km E Zacualpan (MZFC 6075); Estado de Guerrero, Municipio Taxco, Cerro El Huizteco, Parque Estatal El Huizteco (MZFC 6077).

Habromys lepturus (Merriam, 1898)

Especímenes examinados (87).- México, Estado de Oaxaca, Mpio. Tlahuitoltepec, Monte Zempoaltepec, 8200 ft (AMNH 13892; USNM 68609, 68612, 68614, 68615, 68618, 68619); ladera NW del Cerro Zempoaltepc, 3000 m (KU 124504-124506, 124511-124515, 124516-

124531); Ladera sureste del Cerro Zempoaltepec 3000 m (KU 124507, 124508); 4 km E Yacochi, 2850 m (CNM 29966, 29971); 5 km N Yacochi, 2450 m (CNM 29969); 3 km E Yacochi, 2750 m (CNM 29970, 29972); 4.5 km N Yacochi, 2450 m (CNM 33624-33641, 33647-33650, 33694, 35231-35239); 14 km SE Tlahuitoltepec, 2700 m (CNM 29883, 29898, 29899); 16 km SE, 1 km E Tlahuitoltepec, 2750 m (CNM 29884-29897).

Habromys ixtlani (Goodwin, 1964)

Especímenes examinados (105).- México, Estado de Oaxaca, Distrito Ixtlán de Juárez, Cerro Machín, 5 km NE Macuiltianguis, 9000 ft (AMNH 182098, 182100-182104, 182133, 182143); 12 mi SSW Vista Hermosa, 9300 ft (KU 99990); 28.6 Km S (por carretera) Vista Hermosa, 2350 m (KU 124492); 31.6 km S (por carretera) Vista Hermosa, ladera norte de Cerro Pelón, 2650 m (KU 124489-124491); Cerro Pelón, 9400 ft (UMMZ 114512-114515); 13 km W Atepec; km 91 carretera Tuxtepec-Oaxaca (MZFC 5096), km 132 carretera Tuxtepec-Oaxaca, 2750 m (CNM 29841-29843, 29845-29851); km 134 carretera Tuxtepec-Oaxaca, 2820 m (CNM 28770-28776); Llano de las Flores, 2800 m (AMNH 212401, UK 92430, 120687, 121433, 121434); 1.3 mi S Llano de las Flores (MZFC 5718, 5722, 5743, 5749, 6755); 13.9 mi S Llano de las Flores, 9200 ft (MZFC 6130, 6132, 6165, 6181); 0.4 mi S Llano de las Flores (MZFC 6087, 6167, 6172, 6175); 12 mi N Ixtlán de Juárez, Llano de las Flores, 9200 ft (UMMZ 1109069-109074, 109639-109648); Norte de Llano de las Flores, 9500 ft (Ummz 112821-112835, 113085-113087); 11 mi NE (por la carretera de Tuxtepec) Llanode las Flores, ladera sur de Cerro Pelón, 9200 ft (UMMZ 112842-112864, 113084, 113788-113800); 4 mi SW (por carretera) Llano de las Flores, 8200 ft (UMMZ 112820); 6.5 km ESE Santa María Yavesía (MZFC-SMY 0173).

Habromys lophurus (Osgoog, 1904)

Especímenes examinados (41).-México, Estado de Chiapas, Mpio. San Cristóbal de las Casas (USNM 75992-75994, 76600); Cerro Tzontehuitz, 3000 m (UMMZ 118050). Mpio. Angel Albino Corso, El Triunfo, 1950 m (UMMZ 88312, 88314-88316, 88318; ECO-SC-M 888); Pinabete (USNM 77618, 77631, 77632, 77637, 77638); Mpio. Unión Juárez, Chiquihuites, Volcán Tacaná (MZFC-TACM 021, 022) . Guatemala, Departamento de Huehuetenango, 2 mi S San Juan Ixcoy, 9340 ft (KU65495, 65497-65499, 65501, 65503, 65506, 65511); 4 km NW Santa Eulalia, Yayquich, 2950 m (UMMZ 118035-118049, 118363-118367); Todos Santos (USNM 77218-77222, 77224); San Mateo Ixtatán, Aldea Chimbilazum (USAC 1468); La Democracia, El Paraiso (USAC 3075). Departamento Jalapa, Cerro Miramundo (USAC 1469-1471). Departamento San Marcos, ladera sur del Volcán Tajumulco, 10,000 ft (UMMZ 99579). Departamento Quezaltenango, Calel, 10,200 ft (USNM 77261, 77262). El Salvador, Departamento de Chalatenango, Los Esesmiles, 8000 ft (MVZ 98615-98617, 131812).

Habromys sp. nov. 2.

Especímenes examinados (29).- Guatemala, Departamento Zacapa, Reserva de la Biósfera Sierra de las Minas, 6 km NNW San Lorenzo Mármol (CM 113353); Río Hondo, 10 km NW San Lorenzo Mármol (USAC 932, 933, 937, 940, 1498, 1499, 2825). Departamento El Progreso, Reserva de la Biósfera Sierra de las Minas, San Agustín Acasahuastán, La Cabaña (CM 113331, 113339; USAC 938, 939, 1915). Departamento Baja Verapaz, Chilascó, Finca Louisiana, Cabaña Defensores de la Naturaleza, 2000-2200 m (USAC 1449, 1450, 1454, 1456, 1457-1462, 1464, 1466); Salamá, La Unión Barrios, Cerro Verde, 2000-2200 m (USAC 1452, 1462), Purulhá, Montaña Quisis, Plan Geomaya, 200-2200 m (USAC 1453)