



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y SISTEMÁTICA**

**SISTEMÁTICA Y NICHOS ECOLÓGICOS DE MUSARAÑAS DEL GÉNERO *CRYPTOTIS*
(MAMMALIA: SORICOMORPHA)**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

LÁZARO GUEVARA LÓPEZ

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR MANUEL GUILLERMO SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDREW TOWNSEND PETERSON
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM**

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2015.



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.



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

SISTEMÁTICA Y NICHOS ECOLÓGICOS DE MUSARAÑAS DEL GÉNERO
***CRYPTOTIS* (MAMMALIA: SORICOMORPHA)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

LÁZARO GUEVARA LÓPEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR MANUEL GUILLERMO SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. ANDREW TOWNSEND PETERSON
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2015.



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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de febrero de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno GUEVARA LÓPEZ LÁZARO con número de cuenta 507019459 con la tesis titulada: "Sistemática y nicho ecológico de musarañas del género *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha)", realizada bajo la dirección del DR. VÍCTOR MANUEL G. SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA:

Presidente:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Vocal:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
Secretario:	DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
Suplente:	DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente	DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 2 de junio de 2015.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por brindarme todo el apoyo indispensable para poder continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca de manutención para realizar mis estudios de doctorado (CVU 215902) y por dos becas de complemento para estancias de investigación en *The University of Kansas* (Lawrence, KS) y en el *Smithsonian Institution* (Washington, DC).

Al PCB por conceder apoyos económicos para realizar prácticas académicas y consulta de colecciones biológicas, por medio de la convocatoria de mejoras a la tasa de graduación y del Programa de Apoyo de Estímulos Escolares (PAEP).

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) por el financiamiento otorgado como parte del proyecto JM044 “Modelado de la distribución potencial de las musarañas (Mammalia, Soricidae)” que permitió la consulta de colecciones biológicas y la depuración de bases de datos.

A los miembros de mi comité tutor: Dr. Víctor Manuel Sánchez-Cordero Dávila (tutor principal), Dr. Martín García Varela y Dr. Andrew Townsend Peterson, por aceptar la dirección de esta tesis y aportar en todo momento sugerencias para mejorarlo.

Agradecimientos a título personal

A mi asesor, el Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila, por confiar en mis ideas y por darle forma a mis preguntas; por darme libertad de investigar y porque siempre tuvo tiempo para platicar de esto y de aquello.

A los miembros de mi jurado que aceptaron revisar mi tesis, me aconsejaron y señalaron varios puntos que merecían más atención: Dra. Ella Vázquez Domínguez, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. José Martín García Varela, Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y Dr. Jaime Zúñiga.

Al personal del PCB, en especial a Rocío González, Armando Rodríguez, Lilia Espinosa y Lilia Jiménez por su compromiso y amabilidad en el trabajo que realizan en beneficio de nuestro posgrado.

A los curadores y asistentes de las colecciones, quienes en todo momento ofrecieron facilidades para examinar ejemplares en las colecciones biológicas bajo su cargo. En muchos casos tuve que molestarlos más de una vez: Fernando A. Cervantes, Yolanda Hortelano y Julieta Vargas (Colección Nacional de Mamíferos, D.F., CNMA); Consuelo Lorenzo y Jorge Bolaños (Colección Mastozoológica El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, ECO-SC-M); Robert M. Timm (The University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence, KU); Joaquín Arroyo Cabrales (Colección Osteológica del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, D.F., INAH); Livia León-Paniagua (Museo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera’, D.F., MZFC); José Ramírez Pulido y Noé González (Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, Distrito Federal, UAMI); Alejandra Riechers (Colección Zoológica Regional –Mammalia- del Instituto de Historia Natural y Ecología, Tuxtla Gutiérrez, CZRMA); Silvia Hernández Betancourt (Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, UADY); Ernesto Velazquez (Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, UNICACH); Francisco X. González y Elizabeth Arellano (Colección de Mamíferos del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Cuernavaca, CIByC); Miguel Briones (Colección Regional Mastozoológica del CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca de Juárez, OAXMA); N. Woodman y Suzanne Peurach (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., USNM).

A los investigadores que desinteresadamente me brindaron consejos durante este proyecto y, sobretodo, porque han servido de motivación, en especial a: Fernando A. Cervantes, Joaquín Arroyo Cabrales, Helga Ochoterena, Enrique Martínez Meyer, Neal Woodman, Consuelo Lorenzo, Oscar F. Francke, César A. Ríos, Livia León Paniagua, Ángela Cuervo, Robert M. Timm y Noé González Ruiz.

A los profesores que me impartieron cátedras durante el doctorado, en especial a Susana Magallón, Ernesto Vega, Jaime Zúñiga y Pablo Vinuesa.

A Andrés Lira y Jorge Soberón por todas las atenciones durante mi estancia en Lawrence, KS. A Bert Aguin por su inigualable amistad durante mi estancia en Washington DC.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Sistemas de Información Geográfica de este Instituto, que durante el doctorado hicieron que la pasara excelente: Angélica Hernández, Rodrigo León Villegas, Francisco Botello, Gabriel Gutiérrez, Ángel Rodríguez, Alejandro Espinosa, José Juan Flores, Ruth A. Gómez y Jesús Iglesias. Y también a la nueva generación: Rubén Galicia, Diana K. Villa y Maira Ortiz.

A todos los amigos que han hecho del Distrito Federal un lugar mejor para mí: Luis Reyes, Pepe Campillo, Manuel Rosado, Mirza Ortega, Berenice García, Cecilia Arana, Julieta Vargas, Carmen Loyola, Jérica Arcangeli, Joel Quijano, Marta Esteva, Paco Botello, Emma Villaseñor, Monserrat Vázquez, Gerardo Contreras (alias Jerry o El Perry), Angélica Hernández, Jorge L. Caballero (alias Jorgito o Mondragoncito) y David Hernández (alias El Maldad).

A mis seres más queridos y que extraño a cada rato: mis padres Yolanda y Lázaro, mis hermanos Eliane y Fernando, por comprender en todo momento que éste es el camino correcto.

Y por supuesto, a mi esposa Steph, por querer ser mi acompañante en el viaje más emocionante y misterioso en nuestras vidas.

-El mundo es pequeño, pero el destino es enorme-
Germán Valdés "Tin-Tan"
El vividor (1956)

Dedicatoria

A ese pequeño grupo que tiene sentido y existe en la naturaleza:

 Mi esposa Steph.

 Mis padres Yolanda y Lázaro.

 Mis hermanos Eliane y Fernando.

 Emiliano, Santiago, Ximena y Brenda.

A la memoria de mi abuela Chepa

 Mujer recia, bondadosa y entrañable.

De esas que solo se conocen una vez en la vida.

Índice

- I Resumen en español
- II Resumen en inglés (Abstract)
- III Introducción
- IV Artículo requisito
 - IIIa. A new species of a small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rainforest, México.
 - IIIb. Noteworthy records of an endemic shrew from México (Mammalia, Soricomorpha, *Cryptotis griseoventris*), with comments on taxonomy.
- V Capítulo I. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica,
- VI Capítulo II. Riqueza, distribución y conservación de los topos y las musarañas (Mammalia, Eulipotyphla) de México.
- VII Capítulo III. Biogeography and species delimitation of small-eared shrews (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) in Mesoamerica.
- VIII Discusión general y conclusiones
- IX Literatura citada

Lista de figuras y cuadros

- Fig. 1 Tendencia en la publicación (**A**, n=309) y citas (**B**, n=5,122) de artículos relacionados con el modelado de nicho ecológico (promedio de citas por cada artículo: 16.58%). La búsqueda se hizo en la *Web of Knowledge* (<http://apps.webofknowledge.com/>) y comprende de 2000 a julio de 2012. Sólo incluyó la frase “*Ecological niche modeling*” en el tema del artículo.
- Fig. 2 Diagrama BAM que refleja las interacciones de los factores bióticos (**B**), abióticos (**A**) y el movimiento (**M**) de la especie. G_0 es el área de distribución ocupada y es igual a $A \cap B \cap M$, mientras que G_1 es el área de distribución *invadible* pero fuera de **M** ($G_0 = A \cap B \cap M^c$). La unión de G_0 y G_1 se puede definir como el área de distribución potencial ($G_p = G_0 \cup G_1$). Los puntos negros indican los registros de presencia de la especie -obtenidos en G_0 -, mientras que los puntos grises indican las ausencias *relevantes* de la especie (Modificado de Soberón y Peterson 2005).
- Fig. 3 La dualidad del espacio ambiental (**A**) y el espacio geográfico (**B**) (Tomado de Soberón y Nakamura 2009). Cada celda (*grid*) en el espacio geográfico puede ser caracterizada con sus condiciones ambientales. Por lo tanto, es posible establecer una relación de 1:1 de B a A. Pero, las formas regulares en A (puntos dentro de la elipse) corresponden a formas irregulares y fragmentadas en B, en este caso la relación no necesariamente es de 1:1 de A a B.
- Fig. 4 Individuo adulto de la musaraña *Cryptotis mexicanus* en Acultzingo, Veracruz, México.
- Fig. 5 Distribución geográfica actual -en gris- de las musarañas de orejas cortas (género *Cryptotis*). Se muestran las principales localidades de restos fósiles para el género y su ubicación temporal. Para Florida, EUA, destacan registros del Para el Plioceno y Pleistoceno, E = Early, M = Middle, L = Late.
- Fig. 6 Izquierda: Gráfica de dispersión con los valores de la temperatura mínima del mes más frío en °C (BIO06) y la precipitación del mes más lluvioso en milímetros (BIO13) para cada localidad por especie. Derecha: Gráfica de dispersión con los valores de la precipitación del mes más lluvioso (BIO13) y la altitud en msnm para cada localidad por especie indicada.
- Fig. 7 Distribución geográfica de los topos (Talpidae) y musarañas (Soricidae) en el planeta.
- Fig. 8 Registros de ejemplares colectados del orden Eulipotyphla en México por año mostrando las modas.
- Fig. 9 Registros del grupo de especies *Cryptotis mexicanus* y distribución del bosque mesófilo de montaña (BMM).
- Cuadro 1 Equivalencia entre el espacio geográfico (**G**) y el espacio ambiental (E), definido por variables escenopoéticas (Peterson *et al.* 2011).
- Cuadro 2 Lista de artículos que incluyen el MNE en estudios con fines taxonómicos en mamíferos (hasta enero de 2013).
- Cuadro 3 Especies de musarañas del género *Cryptotis* clasificadas de acuerdo al grupo de especies al que pertenecen. Con asterisco (*) se indican a las especies descritas de 2011 a la fecha.
- Cuadro 4 Cambios taxonómicos y nomenclaturales de *Cryptotis mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus*.

I

Resumen en español

La diversidad y distribución de las musarañas de orejas cortas del género *Cryptotis* (Mammalia, Soricidae) aún están parcialmente conocidas. Desde el inicio de este proyecto (2011) a la fecha, se han descrito seis especies nuevas, lo cual corrobora evaluaciones recientes que indican una subestimación del número de especies de mamíferos, principalmente dentro de los roedores, murciélagos y musarañas. Sin embargo, por ser basadas en hipótesis, las especies actualmente reconocidas también deberían ser puestas a prueba periódicamente, es decir, ser sometidas a nuevos estudios integrando más datos y métodos nuevos de análisis, ante la posibilidad de también estar sobreestimando el número de especies. En este sentido, es tarea de la sistemática no sólo la documentación y descripción de la biodiversidad, sino el estudio de las relaciones históricas entre las entidades biológicas, su origen y la evolución de sus atributos. Pero, ¿qué grupos merecen atención para ser re-evaluados y cómo podríamos hacerlo? Durante este proyecto se siguieron dos flujos de trabajo; por un lado, se partió del uso de una hipótesis filogenética molecular para detectar incertidumbre entre los límites de especies. Después, se combinó la morfología y los modelos de nicho ecológico para re-evaluar el límite entre las especies y proponer un escenario de especiación. Los resultados sugieren cambios taxonómicos que incluyen la identificación de sinónimos y el descubrimiento de una especie potencialmente nueva. Por otro lado, con base en la depuración de bases de datos y exploración de valores ambientales de las localidades de colecta de las musarañas, fue posible detectar registros atípicos. Un análisis posterior utilizando morfología, DNA mitocondrial y proyecciones de distribución potencial, permitió el descubrimiento y la descripción de una especie nueva. Ambas estrategias tienen el potencial de detectar linajes que podrían representar a especies nuevas o especies actualmente válidas con límites taxonómicos controvertidos. Otras especies o grupos de especies merecen especial atención para estudios posteriores. A pesar de las limitaciones en el uso de modelos de nicho ecológico en la delimitación de especies, su uso en la taxonomía y sistemática es valioso como parte de un programa de investigación que busque dilucidar la heterogeneidad de los procesos que han dado origen a la biodiversidad.

II

Resumen en inglés (Abstract)

The diversity and distribution of the small-eared shrews of the genus *Cryptotis* (Mammalia, Soricidae) remain incompletely known. During the last 4 years six new species has been discovered, which corroborates recent assessments indicating an underestimation of species number of mammals, mainly of rodents, bats and shrews. However, because species are based on hypotheses, they must be periodically tested, that is, species must be the subject of further studies incorporating more data and new methods of analysis to be improved o replaced. In this sense, systematic must be concerned not only in discovery and naming of life's diversity, but on understanding evolutionary relationships among organisms, its origin, and the evolution of the properties of taxa. What parts of the tree of life we must re-evaluate and how can we do that? Here, two workflows were followed; on the one hand, we started using a molecular phylogenetic hypothesis to detect uncertainty among species boundaries. Then, morphology and ecological niche models were combined to test the species limits and propose a probable scenario of speciation. The results suggest taxonomic changes including the identification of synonyms and the discovery of a potentially new species. On the other hand, based on a strictly manually verified database and the examination of environmental values of the collection locality for each taxon, it was possible to detect outliers. Further analysis using morphology, mitochondrial DNA, and potential distribution allowed the discovery and description of a new species. Both strategies have the potential to detect lineages that could represent new species or species currently valid with controversial taxonomic boundaries. Other species or clades deserve special attention for further studies. Despite the limitations in the use of ecological niche models in species delimitation problems, their use in taxonomy and systematics is valuable as part of a research program that seeks to elucidate the heterogeneity of the processes that originate the biodiversity .

III

Introducción

La sistemática es el estudio de las relaciones históricas entre las entidades biológicas y la evolución de sus atributos, incluyendo los rasgos intrínsecos, las interacciones ecológicas y las distribuciones geográficas (Cracraft 2002). La sistemática centra su interés en tratar de descubrir dos niveles de agrupaciones naturales: los grupos monofiléticos y las especies (Hennig 1966; Brooks y McLennan 2002), bajo la premisa de que estos existen en la naturaleza, independientemente de nuestra capacidad para descubrirlos (Wiley y Mayden 2000). La tarea de descubrir y describir ambos grupos naturales es un reto para los taxónomos y sistemáticos, ya que no tenemos la certeza que la evolución generará un umbral tangible e inequívoco que indique diferenciación entre estas agrupaciones naturales (Endler 1977; Wiens y Servedio 2000; Hey 2009; Zapata y Jiménez 2011). Aún más desafiante es si consideramos la idea de que las especies – las cuales conforman a los grupos monofiléticos- no requieren necesariamente ser morfológicamente diagnosticables, poseer exclusividad genealógica, estar aislados reproductivamente, ser ecológicamente diferentes o formar agrupaciones fenotípicas para poder ser consideradas como ‘especies’ (de Queiroz 2007; Wiens y Servedio 2000; Wiley y Mayden 2000).

Históricamente, la mayoría de las especies han sido reconocidas y descritas con base en la sobreposición entre los patrones de variación de caracteres morfológicos entre un conjunto de individuos (Hey 2009). La identificación de dos o más subconjuntos diferenciados en ciertos atributos se considera como un indicio de aislamiento reproductivo, por lo que podrían reconocerse como especies (Davis y Nixon 1992; Wiens y Servedio 2000). Además de la morfología, el uso de secuencias de DNA es cada vez más común como evidencia adicional para tal propósito (*e.g.* Baker y Bradley 2006). Aunado a la valiosa información morfológica y molecular con fines taxonómicos, otra dimensión crítica de las especies es la que se refiere a su nicho ecológico (*i.e.* las condiciones ecológicas que requiere una especie para existir; Soberón 2007; Soberón y Nakamura 2009). Recientemente, las características del nicho ecológico han sido incluidas explícitamente como una información adicional en la delimitación de especies (*e.g.* Rissler y Apodaca 2007; Bond y Stockman 2008; Rosell *et al.* 2010). En la teoría, si dos poblaciones distribuidas continuamente presentan nichos ecológicos significativamente diferentes, se podría tomar como evidencia de que están aisladas reproductivamente. De igual forma, si dos poblaciones habitan en regiones disyuntas y el hábitat entre ambas poblaciones es inadecuado para permitir la conectividad entre ellas, podríamos reconocer a dos especies ya que el flujo génico a través de esa área inadecuada sería improbable (Rissler y Apodaca 2007; Bond y Stockman 2008; Pante *et al.* 2015). En la práctica, tomar estas decisiones suele ser más complejo (Godsoe 2010; Peterson *et al.* 2011; Tocchio *et al.* 2014).

Los estudios que incluyen el nicho ecológico de las especies se han incrementado (**Fig. 1**), esto es gracias a la facilidad para obtener los registros de las especies desde un equipo de cómputo con acceso a internet, al continuo desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica (**SIG**) y a la amplia oferta de software diseñado para caracterizar el nicho ecológico de las especies (Wiens y Graham 2005; Peterson *et al.* 2011; Anderson 2012). El interés del uso de modelos de nicho ecológico (MNE) ha llegado a la sistemática (Raxworthy *et al.* 2007; Rissler y Apodaca 2007; Bond y Stockman 2008; Martínez-Gordillo *et al.* 2010; Chan *et al.* 2011; Rödder *et al.* 2011), muchas veces con poca atención en aspectos teóricos (Tocchio *et al.* 2014). Sin embargo, los MNE en cuestiones taxonómicas y sistemáticas aún siguen subutilizados ya que la interpretación de los resultados en muchas ocasiones parece ser confusa e incluso contradictoria (Godsoe 2010; Bond y Stockman 2008; Tocchio *et al.* 2014).

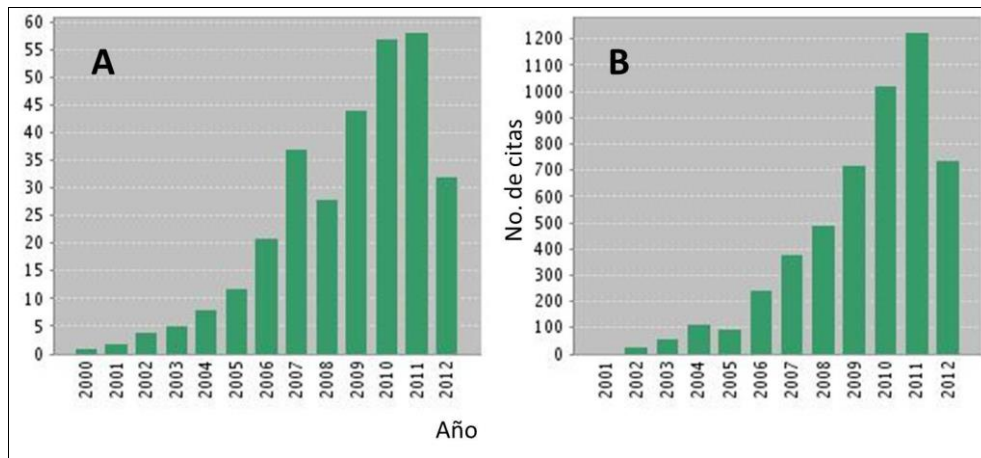


Fig. 1. Tendencia en la publicación (A, n=309) y citas (B, n=5,122) de artículos relacionados con el modelado de nicho ecológico (promedio de citas por cada artículo: 16.58%). La búsqueda se hizo en la *Web of Knowledge* (<http://apps.webofknowledge.com/>) y comprende de 2000 a julio de 2012. Sólo incluyó la frase “*Ecological niche modeling*” en el tema del artículo.

El principal objetivo de la presente tesis es describir –y aplicar– como el uso de los modelos de nicho ecológico permite hacer inferencias sobre la biodiversidad, tanto en tiempo como en espacio, y a su vez cómo estas inferencias permiten tomar decisiones aún más robustas en estudios taxonómicos y sistemáticos. Para ello, en esta introducción se discute brevemente el concepto de nicho ecológico y se distingue entre el nicho *Eltoniano* y el nicho *Grinelliano*; se explica cómo se puede estimar el nicho ecológico de una especie y cómo se pueden comparar los nichos entre ellas; se describe el conservadurismo del nicho y su conexión a hipótesis evolutivas. Se resaltan algunos inconvenientes y dificultades al momento de interpretar los resultados de los MNE y se subrayan algunas soluciones. Se hace una revisión sobre el uso de los modelos de nicho ecológico en el estudio de la taxonomía y sistemática de los mamíferos. Finalmente, se presenta una introducción al grupo de estudio, las musarañas del género *Cryptotis* (Mammalia, Eulipotyphla), un clado endémico de las Américas cuya taxonomía, sistemática y evolución aún no están adecuadamente resueltas.

1. El nicho ecológico

En un sentido amplio, el nicho ecológico se refiere a las condiciones ambientales que una especie requiere para mantener poblaciones viables, considerando el impacto que la especie puede tener sobre los recursos y las interacciones con otras especies (Jackson y Overpeck 2000; Soberón y Peterson 2005; Soberón 2007). Hutchinson (1978) describió cómo el **nicho fundamental** es la suma de todos los factores ambientales, es decir, al hipervolumen de variables ambientales que influyen en un organismo. Debido a la amplitud de este hipervolumen, una definición precisa e incuestionable del nicho requiere un gran nivel de detalle acerca de cómo el ambiente en alguna localidad (*g*) afecta los distintos componentes de la tasa de crecimiento de una especie (Soberón 2007). Una manera de enfrentar este problema es reconociendo las variables que actúan en *g* y los efectos que cada una de ellas tiene sobre la especie (Holt 2009; Soberón y Nakamura 2009; Anderson 2012). Las variables que determinan el nicho pueden ser divididas en subconjuntos dependiendo de la escala espacial en la que operan, pero sobre todo distinguiendo entre las variables que son modificadas por la presencia de la especie de aquellas que no son modificadas (Hutchinson 1978; Soberón 2007). Esta distinción permite definiciones operacionales del nicho para que este sea estudiado y cuantificado (Soberón y Nakamura 2009).

1.1. Los nichos *Eltoniano* y *Grinelliano*

Un punto de partida para definir al nicho ecológico es distinguir, por un lado, el impacto y el uso de recursos de las especies a escalas finas (*i.e.* nicho *Eltoniano*) y, por el otro, los requerimientos de las especies a escalas geográficas gruesas por el otro (*i.e.* nicho *Grinelliano*). El nicho *Eltoniano* se define a escalas espaciales finas o locales y recae en variables relacionadas con las interacciones con otras especies y del consumo de recursos, denominadas variables bionómicas (Hutchinson 1978; Kearney y Porter 2009). La consideración de los impactos que estas variables tienen sobre la especie es fundamental ya que a escalas locales las especies consumen recursos e interactúan negativa o positivamente con otras especies, lo cual define en alguna medida su distribución y abundancia (Soberón y Nakamura 2009; Kearney y Porter 2009).

Por el otro lado, el nicho *Grinelliano* se enfoca en las variables ambientales definidas a escalas geográficas gruesas. Este segundo conjunto de variables fueron definidas por Hutchinson (1978) como variables escenopoéticas (*e.g.* clima, topografía, tipo de suelo). Debido a que las variables escenopoéticas son medidas a una escala espacial amplia, éstas son naturalmente útiles para abordar preguntas macroecológicas y biogeográficas (Jackson y Overpeck 2000; Peterson *et al.* 2011). Las variables escenopoéticas pueden ser usadas para definir espacios ambientales multivariados, en el cual los nichos de las especies son simplemente subconjuntos del espacio ambiental existente (Jackson y Overpeck 2000; Soberón y Nakamura 2009). Al definir el nicho *Grinelliano* y distinguirlo del nicho *Eltoniano*, podemos ver al nicho *Grinelliano* como un requerimiento de la especie (Pryon *et al.* 2014), es decir, las condiciones ambientales mínimas necesarias para su existencia en un lugar determinado.

Cabe destacar que esta distinción no implica que las variables a escala local no sean relevantes en la definición del nicho ecológico, sin embargo, medir el nicho *Eltoniano* requiere experimentos complejos y datos que para la mayoría de los grupos taxonómicos no están disponibles (Soberón y Nakamura 2009). Idealmente, para comprender totalmente la distribución geográfica de las especies se necesita información del nicho *Grinelliano* y del nicho *Eltoniano*, ya que ambos conceptos no son más que los dos extremos de un continuo (Soberón 2007; Anderson 2012). Para fines prácticos y operacionales, es necesario mencionar que la selección de variables que definen al nicho y que son empleadas al modelar el nicho ecológico está basada en las variables escenopoéticas que potencialmente podrían influir en la tasa de crecimiento poblacional de una especie a una escala gruesa (Soberón y Peterson 2005; Pyron *et al.* 2014), por lo que este proyecto de investigación se refiere particularmente al nicho *Grinelliano*.

1.2. Nicho ecológico y distribución geográfica

Un diagrama de *Venn* muestra la interacción en el espacio geográfico (**G**) de tres condiciones que, en conjunto, determinan la distribución de una especie (Diagrama **BAM**, **Fig. 2**, **Tabla 1**; ver Soberón y Peterson 2005). Este diagrama es útil ya que relaciona el nicho ecológico y la distribución geográfica de las especies, dos conceptos íntimamente ligados (Soberón y Nakamura 2009). En este diagrama **BAM**, **B** es la región en donde las condiciones bióticas podrían permitir la existencia de poblaciones viables, determinadas principalmente por variables *Eltonianas* (*e.g.* interacción con otras especies, susceptibilidad a enfermedades). **A** es la región del espacio geográfico en donde están las condiciones adecuadas para la especie definidas por variables escenopoéticas (*e.g.* el clima y topografía). **M** es la región relacionada con la movilidad de la especie e ilustra el área geográfica que ha sido accesible para la especie en un determinado tiempo (*e.g.* desde el Último Máximo Glacial para muchos grupos actuales; Peterson and Lieberman 2012). La definición de esta región **M** no es trivial, pero tampoco es inequívoca (Anderson and Raza 2010; Barve *et al.* 2011; Tochio *et al.* 2014). Hoy en día, aún estamos en la etapa exploratoria sobre la definición de la región **M**, tanto en la teoría como en la práctica (*i.e.* al hacer modelos de nicho ecológico con técnicas correlativas).

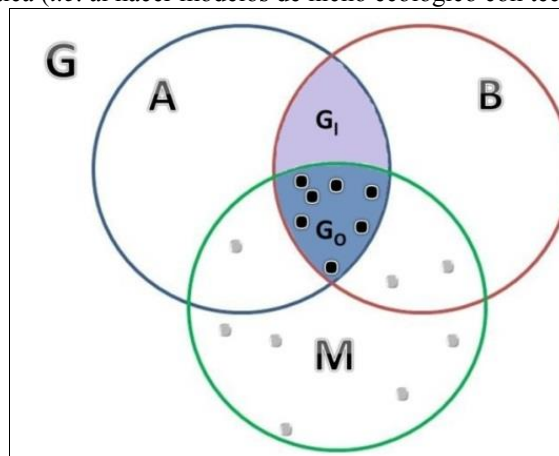


Fig. 2. Diagrama BAM que refleja las interacciones de los factores bióticos (**B**), abióticos (**A**) y el movimiento (**M**) de la especie. G_0 es el área de distribución ocupada y es igual a $A \cap B \cap M$, mientras que G_1 es el área de distribución *invadible* pero fuera de **M** ($G_1 = A \cap B \cap M^c$). La unión de G_0 y G_1 se puede definir como el área de distribución potencial ($G_p = G_0 \cup G_1$). Los puntos negros indican los registros de presencia de la especie -obtenidos en G_0 -, mientras que los puntos grises indican las ausencias *relevantes* de la especie (Modificado de Soberón y Peterson 2005).

La intersección de las tres regiones ($G_O = A \cap B \cap M$) se define como el área de distribución ocupada y su equivalencia en el espacio ambiental es el nicho realizado, es decir, lo que la especie está utilizando en el tiempo actual. El área de distribución *invadible* ($G_I = A \cap B \cap M^C$) es la región que posee condiciones abióticas y bióticas adecuadas para la especie, pero que se encuentran fuera del área que ha sido accesible para la especie en un tiempo evolutivo razonable; cómo definir este tiempo evolutivo ha sido escasamente abordado en discusiones previas, pero es probable que se requiera de estudios filogenéticos con estimaciones del tiempo de divergencia y de registro fósil. En espera de una mayor discusión al respecto, a la unión de estas dos zonas ($G_O \cup G_I$) se le puede definir como el área de distribución potencial de la especie.

Tabla 1. Equivalencia entre el espacio geográfico (G) y el espacio ambiental (E), definido por variables escenopoéticas (Peterson *et al.* 2011).

Áreas de distribución		Nicho Grinelliano	
Símbolo	Nombre	Símbolo	Nombre
G_A	Área adecuada abióticamente	E_A	Nicho Fundamental existente
G_P	Área de distribución potencial	E_P	Nicho reducido bióticamente
G_I	Área de distribución <i>invadible</i>	E_I	Nicho <i>invadible</i>
G_O	Área de distribución ocupada	E_O	Nicho realizado

1.3 Caracterización del nicho ecológico de una especie

El nicho fundamental (**NF**) puede ser estimado por medio de dos grupos de técnicas. El primer tipo es experimentar directamente con las limitaciones fisiológicas de las especies y se le conoce como técnica *mecanística* (Kearney y Porter 2009). El objetivo es medir directamente la respuesta de individuos a través de intervalos de temperatura, humedad u otros parámetros relacionados con la adecuación de la especie bajo estudio. Las herramientas *mecanísticas* ignoran en un sentido las interacciones bióticas que podrían limitar el NF (**B** en el diagrama **BAM**; Soberón y Peterson 2005). El uso de estas técnicas es prometedor para comprender los límites fisiológicos de las especies, pero para ello se requieren de experimentos complejos que aún están lejos de poder ser aplicados para la mayoría de las especies (Kearney y Porter 2009; Peterson *et al.* 2011).

El otro conjunto de técnicas para estimar el nicho de una especie recae en la técnica *correlativa* e incluye a las técnicas relacionadas del ‘modelado de nicho ecológico’ (**MNE**) y modelos de distribución de especies (Peterson and Soberón 2012). Estos métodos ocupan como materia prima los registros de presencia de las especies (en algunos casos ausencias) y las variables ambientales y topográficas de la región de interés que podrían afectar la distribución de las especies (Soberón y Peterson 2005). Los métodos correlativos identifican regiones en el espacio ambiental (**E**) que son similares a aquellos puntos en el espacio geográfico (**G**) de donde provienen los registros de la especie. Dado que los registros que se emplean para el estimar el nicho contienen los efectos de interacciones con otras especies, la disponibilidad de recursos o las capacidad de dispersión de la especie, el nicho que comúnmente estiman los métodos correlativos es denominado **nicho realizado** (Soberón y Peterson 2005; Anderson 2012; Tabla 1).

Para caracterizar el nicho ecológico de una especie, un algoritmo para construir un MNE enfatiza, a través de pesaje, ciertas variables que probablemente determinan la distribución de la especie, así como restándole importancia o eliminando variables que no ayuden a discriminar entre la presencia o ausencia de la especie. Debido a que los MNE se construyen en el espacio ecológico (**E**), al mapear este espacio al espacio geográfico (**G**) podemos obtener la distribución potencial ($G_O + G_I$) de la especie (**Fig. 3**; Soberón y Peterson 2005). En resumen, las zonas identificadas en el espacio ambiental representan al nicho ecológico de la especie y se presume que contienen el conjunto de condiciones ambientales necesarias para mantener poblaciones viables (Graham *et al.* 2004, Soberón y Nakamura 2009). Esto no implica que la especie esté ahí, ya que se deben considerar factores como la presencia de competidores, de barreras geográficas, extinciones locales o tiempo insuficiente para expandir su distribución. Otro punto altamente relevante a considerar al imaginar el diagrama **BAM** y al tratar de estimar el nicho ecológico es el sesgo en el muestreo de las especies (Phillips *et al.* 2006; Peterson y Soberón 2011).

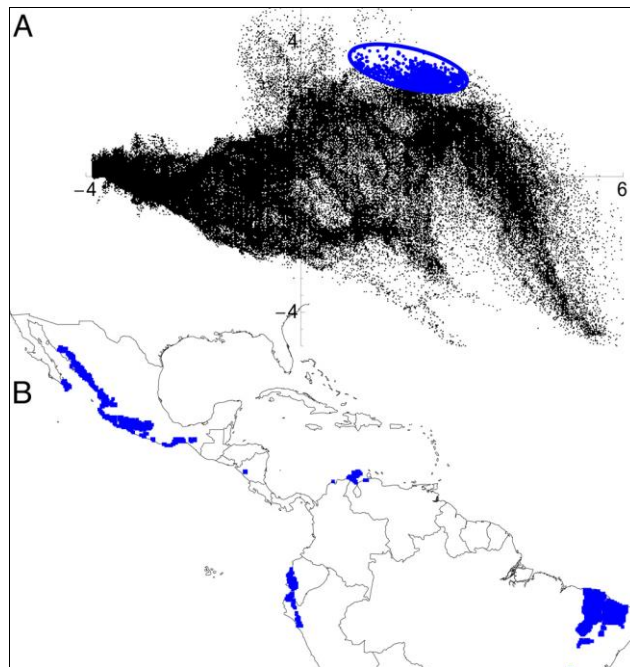


Fig. 3. La dualidad del espacio ambiental (**A**) y el espacio geográfico (**B**) (Tomado de Soberón y Nakamura 2009). Cada celda (*grid*) en el espacio geográfico puede ser caracterizada con sus condiciones ambientales. Por lo tanto, es posible establecer una relación de 1:1 de B a A. Pero, las formas regulares en A (puntos dentro de la elipse) corresponden a formas irregulares y fragmentadas en B, en este caso la relación no necesariamente es de 1:1 de A a B.

2. Conexión entre el nicho ecológico y la sistemática

Las diferencias entre los nichos ecológicos de las especies pueden proveer evidencia para delimitar especies (Rissler y Apodaca 2007; Martínez-Gordillo *et al.* 2010; Rosell *et al.* 2010). El hallazgo de diferentes nichos ecológicos entre especies representa un criterio adicional para reconocer linajes independientes (Padial *et al.* 2010), por ejemplo, al comparar esa nube de puntos que representa al nicho ecológico de una especie con el de otra (Fig. 3A). Adicionalmente, si mapeamos el nicho ecológico de cada especie al espacio geográfico (**G**), los MNE pueden indicar independencia entre linajes al hallar hábitat inadecuado entre poblaciones alopátricas y proponer un escenario de conectividad improbable entre ellas (Fig. 3B). La información sobre el nicho ecológico de las especies puede ser fundamental cuando otros datos no existen o son insuficientes para determinar si los linajes en cuestión son distintos (Peterson *et al.* 2011). Imaginemos, por ejemplo, que la separación ha sido rápida y reciente, es probable que la no exclusividad genealógica sea resultado de un sorteo de linajes incompleto (*incomplete lineage sorting*), si basamos nuestra conclusión sólo con secuencias de DNA podríamos subestimar el número real de especies (Bond y Stockman 2008).

Como lo sugieren Rissler y Apodaca (2007), dos poblaciones no resueltas genética o morfológicamente que están distribuidas alopátrica o parapatricamente son candidatas para incluir análisis que determinen si la región entre ambas zonas contiene hábitat adecuado o si sus nichos son significativamente diferentes (*e.g.* Glor y Warren 2011). Si no hay hábitat adecuado en la zona de contacto, es probable que el flujo génico entre las poblaciones haya cesado, de esta forma podríamos apoyar el estado de dos linajes independientes a pesar de que genética o morfológicamente no hayan divergido lo suficiente (Wiley y Mayden 2000). Por el otro lado, si dos poblaciones poseen nichos ecológicos idénticos o similares y no se detectan alguna barrera ambiental que separe a las dos poblaciones, entonces, es menos probable que el flujo génico esté interrumpido. Por lo anterior, el nicho ecológico puede proporcionar evidencia de independencia de linajes al comparar directamente los nichos en espacio ambiental (**E**), o al mapear el nicho al espacio geográfico (**G**) en busca de barreras ambientales que limiten o impidan el flujo génico.

2.1. Limitantes y dificultades

Las conclusiones para delimitar especies con base exclusivamente en el uso de modelos de nicho es problemática y la interpretación puede ser contradictoria, sobre todo si se considera a través de distintos conceptos de especies como el **biológico**, **filogenético** y **evolutivo** (Rissler y Apodaca 2007; Godsoe 2010; Peterson *et al.* 2011; Zink 2012). La dificultad se agrava cuando tratamos con poblaciones alopátricas (Zink 2012). Bajo el concepto biológico y filogenético, a menos que existan diferencias cuantificables que sugieran

aislamiento reproductivo entre las poblaciones alopátricas, normalmente no se consideran especies separadas (Shaw 2012). Aun así, se espera que las poblaciones alopátricas evolucionen diferencias biológicas debido a mutaciones o **deriva génica** que potencialmente impedirían el apareamiento y el flujo génico promoviendo la especiación (*i.e.* separación y divergencia entre las especies; de Queiroz 2008; Wiley y Lieberman 2011). Muchos investigadores se ven ante el dilema de decidir el estado taxonómico de las poblaciones cuando no encuentran diferencias significativas entre los nichos de dos poblaciones alopátricas (Rissler y Apodaca 2007; Bond y Stockman 2008; Martínez-Gordillo *et al.* 2010; Hoisington-López *et al.* 2012).

Para el caso de las poblaciones simpátricas o parapátricas la interpretación parece ser más clara (Zink 2012; Tocchio *et al.* 2014). Si sospechamos que dos poblaciones son distintas, pero sus nichos ecológicos son idénticos o similares, tenemos evidencia de que probablemente no son linajes diferenciados y las diferencias podrían deberse a variación geográfica dentro de una especie (Zapata y Jiménez 2011). Si las poblaciones se conectan, pero sus nichos ecológicos difieren significativamente, podríamos tomar esta señal como evidencia de aislamiento reproductivo debido a la adaptación a ambientes diferentes (Raxworthy *et al.* 2007; Bond y Stockman 2008). Sin embargo, si consideramos que los linajes pueden ser **fenotípicamente plásticos** (Rader *et al.* 2005), la conclusión nuevamente no es tan fácil. Algunas recomendaciones y posibles soluciones de describen más adelante (2.3).

2.2. Comparando nichos ecológicos entre especies

Dada la aplicación potencial en estudios que intentan delimitar especies, la comparación rigurosa de los MNE entre especies se hace evidente (Godsoe 2010). No obstante que el desarrollo de los métodos para generar MNE está relativamente bien establecida (Anderson y González 2011; Peterson *et al.* 2011), la comparación de los MNE entre especies aún está en desarrollo (Warren *et al.* 2008; Broennimann *et al.* 2012). En general existen dos grupos de aproximaciones para evaluar si los nichos de dos especies son diferentes, que en consecuencia permitiría discriminar entre ellas. Por un lado, los nichos pueden ser comparados en el espacio ambiental usando estadística multivariada, mediante el uso de Análisis de Componentes Principales (**PCA**, por sus siglas en inglés) y Análisis Multivariado de la Varianza (**MANOVA**, por sus siglas en inglés). Por el otro lado, los nichos se pueden comparar en el espacio geográfico (**G**) por medio de medidas de sobreposición de nicho y con el uso de modelos nulos (Warren *et al.* 2008; Broennimann *et al.* 2012).

La técnica multivariada implica la extracción de los datos ambientales de todos los puntos de ocurrencia de la especie, generalmente a través de un SIG o de valores obtenidos directamente en campo. Dada la autocorrelación entre las variables ambientales, lo recomendable es hacer un PCA seguido de un MANOVA para buscar diferencias significativas en el espacio ambiental (Graham *et al.* 2004). Una forma alternativa es realizar análisis discriminantes (*e.g.* Martínez-Gordillo *et al.* 2010). Bond y Stockman (2008) plantearon que un valor significativo en el MANOVA indicaba diferenciación entre nichos. El problema con esta técnica es que exagera la evidencia de la diferencia en requerimientos ambientales debido a que puede detectar diferencias que son biológicamente insignificantes (Godsoe 2010). Dicho de otra forma, es una prueba en extremo estricta que puede detectar diferencias que carecen de valor biológico para las especies. MANOVA usa una muestra de observaciones para evaluar la hipótesis nula que las medias de las variables ambientales son idénticas en las localidades de presencia de ambas especies. De acuerdo a las simulaciones de Godsoe (2010), a pesar de que sí puede haber diferencias entre las medias, esas diferencias pueden en realidad no ser el punto de interés para detectar si los nichos de dos especies son similares o diferentes. Es de esperar que las especies distribuidas alopátricamente muestren algún grado de divergencia en las variables climáticas debido simplemente a la distribución disyunta (Godsoe 2010; Soberón y Peterson 2011), pero aun así podríamos esperar que estas especies que habiten en diferentes ambientes sean más similares que lo esperado al azar (Peterson *et al.* 1999; Warren *et al.* 2008; Broennimann *et al.* 2012).

El otro conjunto de métodos para comparar los nichos recae en el modelado de nicho ecológico (Godsoe 2010; Broennimann *et al.* 2012). Uno de estas técnicas es la cuantificación en la sobreposición entre modelos de nicho del par de especies, es decir, la relación entre el área de sobreposición entre las dos especies dividido por el área total ocupada por ambas y es interpretada como una medida del espacio geográfico potencialmente compartido por las dos especies (Martínez-Gordillo *et al.* 2010). Otro método es evaluar el grado en el que las características ecológicas de una especie son capaces de predecir la distribución de otra especie y viceversa (Peterson *et al.* 1999), un procedimiento comúnmente conocido como inter-predicción. Recientemente se ha resaltado la necesidad urgente de un consenso para estudiar la similitud o diferenciación entre los nichos ecológicos de la especie, ya que los resultados entre los métodos anteriores pueden diferir significativamente entre ellos (Warren *et al.* 2008).

Warren *et al.* (2008) apuntaron a que el problema principal es que los investigadores han puesto a prueba dos hipótesis sustancialmente diferentes para estudiar un mismo problema. Por un lado, algunos se han preguntado si el nicho ecológico de dos especies es idéntico (*e.g.* Graham *et al.* 2004, Rosell *et al.* 2010), por otro lado algunos se han preguntado si los nichos ecológicos de dos especies son más similares que lo

esperado por azar (*e.g.* Peterson *et al.* 1999). Por esa razón, diseñaron un par de pruebas que se basan en distribuciones nulas de sobreposición de nicho generados con pseudoréplicas de los datos originales (Warren *et al.* 2008). Estas pruebas permiten poner a prueba la hipótesis de que dos MNE son idénticos (*test* de identidad) o si dos MNE son más similares/diferentes que lo esperado al azar con base en las regiones geográficas en las que cada especie reside (*test* de similitud de *background*). Avances similares en propuestas metodológicas han seguido y es por eso que aún nos encontramos en un proceso de exploración y comparación de metodologías (*e.g.* Anderson y Raza 2010; Broennimann *et al.* 2012)

2.3. Recomendaciones para el uso de MNE en la sistemática

Los ejemplos anteriores (apartados 2.1, 2.2) muestran que la interpretación de los modelos de nicho para la delimitación de especies puede ser incierta (Peterson *et al.* 2011; Tocchio *et al.* 2014). La recomendación fundamental es el uso de información adicional a la tarea del descubrimiento de linajes y la delimitación de especies, por ello, si otra u otras fuentes de evidencia indican diferenciación a nivel de especie, los modelos de nicho ecológico pueden ofrecer evidencia adicional que apoye la separación o divergencia de los linajes (Rissler y Apodaca 2003; Bond y Stockman 2008). Si se decide utilizar técnicas multivariadas, estas deberían estar acompañadas de pruebas que evalúen la similitud ambiental entre las regiones geográficas por comparar (***background ambiental***, Warren *et al.* 2008). Una recomendación adicional es explorar los métodos ya mencionados para poner a prueba las hipótesis de identidad y similitud entre MNE, ya que han arrojado resultados e interpretaciones más robustas (Warren *et al.* 2008; Godsoe 2010; Broennimann *et al.* 2012).

Existe otra manera de utilizar los MNE con fines taxonómicos y sistemáticos que no necesariamente implique comparar los nichos entre especies. Para esto, es necesario ligar la delimitación de especies con el contexto geográfico que ha promovido la especiación (Wiens 2004). Diversos estudios han concluido que, generalmente, las especies retienen su nicho ecológico a través del tiempo (*i.e.* **conservadurismo de nicho**; Peterson *et al.* 1999; Martínez-Meyer *et al.* 2004; Waltari y Guralnick 2009; Peterson 2011). Si lo que se retiene es el nicho instantáneo de cada linaje de acuerdo a la disponibilidad y accesibilidad de ambientes a través del tiempo, en lugar del nicho ancestral del clado, sigue siendo un tema en debate (Pyron *et al.* 2014). Lo que sabemos es que la tasa de adaptación a ambientes nuevos es relativamente más lenta que el proceso de extinción (Holt 2009). En este sentido, debido a que el espacio ambiental cambia a través del tiempo (*e.g.* durante el Plioceno y Pleistoceno), una especie se ve obligada a seguir sus condiciones ambientales o su nicho ecológico, a adaptarse a las nuevas condiciones, o de lo contrario se extinguirán (Wiens 2004). Durante los cambios climáticos o geológicos drásticos las especies tienden a conservar el nicho ecológico en el que se han originado, como consecuencia esto restringe sus distribuciones, las fragmenta, las amplía o las extingue (Martínez-Meyer *et al.* 2004; Waltari y Guralnick 2009). Ante esto, el concepto de nicho ecológico sienta una base sólida para explorar entre una amplia variedad de preguntas taxonómicas, evolutivas y biogeográficas.

Sin bien es cierto que las respuestas de las especies al cambio climático depende de sus propias capacidades y limitantes (Ceballos *et al.* 2010; Barve *et al.* 2011; Schloss *et al.* 2011), las conclusiones generales a la fecha indican una tendencia: los nichos ecológicos muestran un conservadurismo en períodos evolutivos recientes, por ejemplo en linajes que se originaron desde el Pleistoceno tardío al presente (Peterson *et al.* 1999; Waltari y Guralnick 2009). Esto no necesariamente implica que los nichos permanecen estáticos a través del tiempo, por el contrario, los nichos sí evolucionan, pero como lo menciona Holt (2009), no lo hacen abruptamente. Si la evolución del nicho en las especies es relativamente lenta, entonces el conservadurismo puede ser responsable de aislamiento geográfico y especiación (Wiens y Graham 2005; Pyron *et al.* 2014). Con esta idea en mente, los modelos de nicho ecológico que son validados de acuerdo a las condiciones del presente pueden ser proyectados o transferidos hacia puntos específicos del pasado (Yesson y Culham 2006; Nogués-Bravo 2009; Peterson 2009; Chan *et al.* 2011; Rödder *et al.* 2011; Peterson y Lieberman 2012). Por ejemplo, es posible transferir los modelos de nicho para estimar la distribución de las especies durante Holoceno medio ($\approx 6,000$ años), el Último Máximo Glacial (UMG, hace $\approx 21,000$ años) o al Último Interglacial (UI, hace $\approx 130,000$ años).

La transferencia a escenarios del pasado nos permite realizar un seguimiento de la distribución geográfica con el fin de evaluar la conectividad histórica entre poblaciones o especies (Chan *et al.* 2011; Peterson y Lieberman 2012; Pante *et al.* 2015). Por ejemplo, podemos preguntarnos si dos poblaciones que actualmente se distribuyen alopatricamente se han mantenido aisladas geográficamente durante los cambios climáticos del Pleistoceno; o si la actual distribución parapátrica de algún par de especies es resultado de un periodo de alopatría seguido de contacto secundario reciente; o si un par de poblaciones conectadas en la actualidad pero divergentes, se han mantenido en contacto a pesar del cambio climático, lo cual sugiere divergencia con flujo génico o especiación ecológica (Chan *et al.* 2011; Rödder *et al.* 2011). Examinar la distribución de las especies durante tiempos evolutivos relevantes para la especie de interés hasta el presente,

ofrece una nueva visión para comprender la congruencia o incongruencia entre los diversos caracteres morfológicos y moleculares. El conservadurismo del nicho pudo proveer múltiples oportunidades de aislamiento y subsecuente divergencia en la historia temprana de diversos linajes que habitan hoy la tierra (Waltari y Guralnick 2009).

3. MNE en el estudio de los mamíferos

Para obtener un panorama del uso de los modelos de nicho ecológico en estudios de taxonomía y sistemática de mamíferos (Mammalia), se realizaron tres búsquedas de artículos que aparecieron hasta enero de 2013 en la plataforma de información para las ciencias *Web of Science* (<http://wokinfo.com/>). La primera búsqueda combinó las palabras clave *niche modeling*, *Mammalia* y *systematics*; la segunda incluyó a las palabras *taxonomy* y *niche modeling*; y la tercera búsqueda incluyó a las palabras *integrative taxonomy* y *Mammalia* todas dentro del tópico del artículo. Se obtuvieron 25 resultados para la primera búsqueda, 139 para la segunda y 24 para la tercera para un total de 188 registros. A partir de esto se depuró la lista de artículos por medio de la consulta del título y del resumen en busca del uso de MNE para esclarecer el estado taxonómico de las especies de mamíferos (**Tabla 2**).

Tabla 2. Lista de artículos que incluyen el MNE en estudios con fines taxonómicos en mamíferos (hasta enero de 2013).

Orden	Conclusión taxonómica	Distribución	Evidencia adicional	Cita
Rodentia	Se sugiere la revisión subespecífica (<i>Jaculus</i>).	Zona baja	Morfometría tradicional	Shenbrot 2013
Rodentia	Se sugiere que dos subespecies de ardillas (<i>Urocitellus</i>) merecen ser reconocidas como especies.	Montañosa	DNA (flujo génico y tiempo de divergencia)	Hoisington-López <i>et al.</i> 2012
Rodentia	Sugieren una revisión del género <i>Rhabdomys</i> ya que el número de especies puede estar subestimado.	Montañosa	DNA (Reconstrucción filogenética y tiempo de divergencia)	du Toit <i>et al.</i> 2012
Rodentia	Se sugiere cambiar el estado de dos subespecies (<i>Otomys</i>) a especies.	Montañosa	DNA (análisis filogenético, reloj molecular, análisis de clados anidados)	Endelbrecht <i>et al.</i> 2011.
Rodentia	Presencia de dos subespecies bien diferenciadas (<i>Microtus</i>).	Montañosa	DNA (Análisis filogenético)	Crawford <i>et al.</i> 2011
Rodentia	Distinción y mantenimiento de dos especies (<i>Graomys</i>).	Zona baja y montañosa	Morfometría geométrica	Martínez y di Cola 2011
Rodentia	Se sugiere un incremento de especies (<i>Baiomys</i> , <i>Peromyscus</i> y <i>Reithrodontomys</i>), en espera de más información	Montañosa	DNA (filogrupos definidos previamente)	Martínez-Gordillo <i>et al.</i> 2010
Carnivora	Se sugiere que dos subespecies de coaties (<i>Nasuella</i>) se reconozcan como especies.	Montañosa	DNA + morfología	Helgen <i>et al.</i> 2009
Rodentia	De dos especies a una sola debido a presencia de flujo génico (<i>Allactaga</i>).	Zona baja	Morfometría tradicional	Shenbrot 2009
Rodentia	Se delimita la distribución de cada especie (<i>Heteromys</i>)	Zona baja a montañosa	Sólo MNE	Anderson <i>et al.</i> 2002

El uso de MNE ha sido empleado principalmente para evaluar el impacto que tuvo el cambio climático durante el Pleistoceno sobre la distribución histórica (Martínez-Meyer *et al.* 2004; Waltari y Guralnick 2009; Prost *et al.* 2012), la competencia y el ensamble de comunidades (Esselstyn *et al.* 2011) o para detectar posible refugios durante el Pleistoceno (Waltari *et al.* 2007; Peterson y Nyári 2008), sin embargo, en ninguno de los casos anteriores había duda del estado taxonómico de las especies. Nueve estudios emplearon los MNE para estudiar problemas taxonómicos específicos, como la delimitación de

especies y de su distribución (**Tabla 2**). A pesar del reducido número de contribuciones, se observa una tendencia en elegir roedores de zonas montañosas como grupo de estudio. Recientemente, fue sugerido que faltan por descubrir o describir entre 1000 y 2000 nuevas especies de mamíferos, la mayoría siendo nuevas especies de roedores, murciélagos y musarañas (Baker y Bradley 2006; Ceballos y Ehrlich 2009). Es posible que esta predicción se vea reflejada en la selección de los roedores como grupo ideal para incluir el MNE, ya que en todos los casos hay sospecha de una subestimación del número de especies (excepto Shenbrot 2009).

El MNE ha sido empleado de dos maneras: 1) como herramienta adicional o complementaria para la delimitación de especies (Shenbrot 2009, 2013; Helgen *et al.* 2009; Martínez-Gordillo *et al.* 2010) y 2) como herramienta explicativa del proceso de especiación y en consecuencia para la delimitación (Crawford *et al.* 2011; Endelbrecht *et al.* 2011; Martínez y di Cola 2011; du Toit *et al.* 2012; Hoisington-López *et al.* 2012). Otro uso potencial es como una herramienta exploratoria para descubrir nuevos linajes (Peterson *et al.* 2011), en este sentido los MNE pueden ser utilizados para identificar variación ecológica entre las poblaciones que serían candidatas para estudiar los **mecanismos de aislamiento**. Martínez-Gordillo *et al.* (2010) describieron su estudio como una herramienta exploratoria, sin embargo, en sentido estricto el método exploratorio fue el descubrimiento de filogrupos que sirvieron como hipótesis a probar con los MNE.

4. Las musarañas (*Eulipotyphla*: *Soricidae*) como grupo de estudio

Las musarañas son los mamíferos terrestres más pequeños sobre la tierra. Tienen un apetito voraz y su alimentación está basada casi exclusivamente en insectos y anélidos (Churchfield 1990). Se encuentran entre los linajes de mamíferos más viejos que existen, tiempo suficiente para expandir su distribución histórica y adaptarse a una gran variedad ambientes, por lo que hoy en día habitan en casi todo el planeta (Roca *et al.* 2004; Hutterer 2005). Debido a que la mayoría de las especies en Norteamérica tienen tolerancias ambientales relativamente estrechas y capacidades de dispersión limitadas, estas toman un papel importante en la reconstrucción biogeográfica de la flora y de la fauna en el continente (Churchfield 1990; Woodman 1995, 2005; Harris 1998; Woodman y Timm 1999; Esteva *et al.* 2005; Woodman y Croft 2005). Las distribuciones extralimite y disjuntas de algunos taxones sugieren que el cambio ocurrido durante el Pleistoceno tuvo un efecto en la diversidad y distribución que observamos hoy en día (Ceballos *et al.* 2010), lo que a la vez las convierte en un grupo vulnerable a los efectos de los cambios ambientales asociados con el disturbio humano y el clima (Scholss 2012; Woodman *et al.* 2012).



Fig. 4. Individuo adulto de la musaraña *Cryptotis mexicanus* en Acultzingo, Veracruz, México.

4.1 El género *Cryptotis* Pomel, 1848

Con al menos 39 especies (cinco de ellas descritas de 2011 a la fecha), *Cryptotis* es el tercer género de musarañas más diverso del mundo (26 géneros), habitando ambientes que van desde el nivel del mar hasta los bosques por arriba de los 4,000 msnm, con la mayoría de sus especies teniendo distribuciones relativamente restringidas (**Fig. 4**; Choate 1970; Hutterer 2005; Woodman *et al.* 2012). *Cryptotis* es endémico del Nuevo Mundo y es el único género de musarañas que se distribuye a través de Norte y Suramérica (Hutterer 2005). Con base en comparaciones de la morfología externa, craneal, posteraneal y en menor medida en información molecular, casi todas las especies han sido divididas en cuatro grupos de especies (**Tabla 3**; Choate 1970; Woodman y Timm 1993; 1999; Woodman y Morgan 2005; Guevara y Cervantes 2014), que podrían ser consideradas como hipótesis de monofilia a probar con análisis filogenéticos. El escaso registro fósil del género sugiere que su distribución geográfica ha sido afectada considerablemente durante los cambios climáticos y geológicos que ha sufrido el continente durante el Plio-Pleistoceno (**Fig. 5**). Esta probable susceptibilidad de las musarañas del género *Cryptotis* a cambios ambientales las convierte en un grupo

candidato para generar hipótesis evolutivas que mejoren e incrementen nuestro entendimiento sobre la evolución biológica y biogeografía en la región (Harris 1998).

Tabla 3. Especies de musarañas del género *Cryptotis* clasificadas de acuerdo al grupo de especies al que pertenecen. Con asterisco (*) se indican a las especies descritas de 2011 a la fecha.

Grupos de especies				
<i>Cryptotis mexicanus</i>	<i>Cryptotis nigrescens</i>	<i>Cryptotis parvus</i>	<i>Cryptotis thomasi</i>	Indefinido
Subgrupo <i>C. mexicanus</i>	<i>C. brachyonyx</i>	<i>C. orophilus</i>	* <i>C. aroensis</i>	<i>C. endersi</i>
<i>C. magnus</i>	<i>C. colombiana</i>	<i>C. parvus</i>	<i>C. equatoris</i>	<i>C. gracilis</i>
<i>C. mexicanus</i>	<i>C. hondurensis</i>	<i>C. tropicalis</i>	<i>C. medellinius</i>	
<i>C. nelsoni</i>	* <i>C. lacandonensis</i>		<i>C. meridensis</i>	
<i>C. obscurus</i>	<i>C. mayensis</i>		* <i>C. niausa</i>	
<i>C. phillipsii</i>	<i>C. merus</i>		<i>C. montivagus</i>	
Subgrupo <i>C. goldmani</i>	<i>C. merriami</i>		<i>C. osgoodi</i>	
<i>C. alticola</i>	<i>C. nigrescens</i>		<i>C. peruviansis</i>	
<i>C. goldmani</i>			<i>C. squamipes</i>	
<i>C. goodwini</i>			<i>C. tamensis</i>	
<i>C. griseoventris</i>			<i>C. thomasi</i>	
<i>C. lacertosus</i>			* <i>C. venezuelensis</i>	
<i>C. magnimanus</i>				
<i>C. mam</i>				
* <i>C. oreocytes</i>				
<i>C. peregrinus</i>				

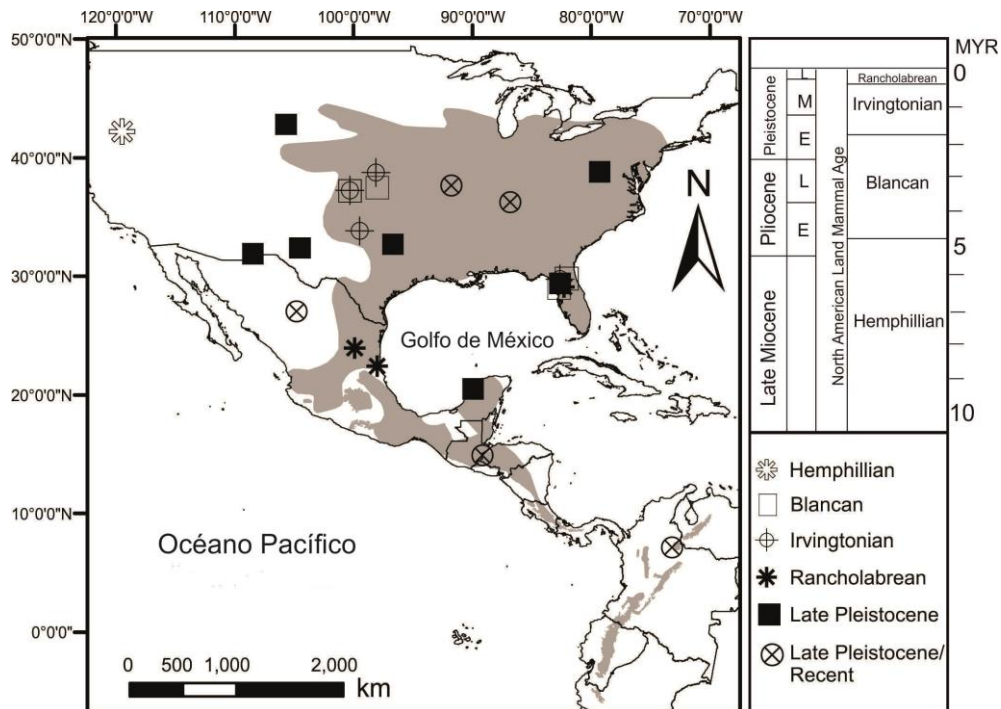


Fig. 5. Distribución geográfica actual -en gris- de las musarañas de orejas cortas (género *Cryptotis*). Se muestran las principales localidades de restos fósiles para el género y su ubicación temporal. Para Florida, EUA, destacan registros del Para el Plioceno y Pleistoceno, E = Early, M = Middle, L = Late.

Parte del aparente lento avance en los estudios sobre taxonomía y sistemática en *Cryptotis* durante el siglo pasado se debió a que los caracteres taxonómicos tradicionales (*e.g.* craneales y externos) a menudo eran considerados homogéneos entre los taxones (Choate 1970, Woodman y Timm 1993, 1999). Esto ocasionó una búsqueda de información adicional en caracteres postcraneales y en secuencias de DNA (Woodman 2005, 2010, 2011; Quiroga-Carmona 2013; Guevara y Cervantes 2014). Al integrar la información, la taxonomía y sistemática del género ha cambiado considerablemente y ha corroborado la sospecha de que la diversidad, distribución y relaciones evolutivas aún están en el camino de ser bien conocidas (Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.* 2014b). Hoy en día, el trabajo en colecciones biológicas revela que no sólo existen especies en espera de ser descubiertas y descritas, sino que especies actualmente reconocidas deberían ser puestas a prueba, ante la posibilidad de estar sobreestimando el número de especies. Además, las series de ejemplares de diversas localidades que han sido colectadas en los últimos años dan la oportunidad de poner a prueba los límites entre especies al aumentar el tamaño de muestra e incluir métodos nuevos de análisis.

En este sentido, durante la presente tesis se combinó la morfología, el DNA mitocondrial y el nicho ecológico *Grinelliano* para reevaluar hipótesis previas sobre límites taxonómicos de especies, para proponer escenarios de especiación que permitan tomar decisiones taxonómicas sólidas. En particular y para descubrir linajes que potencialmente representen a especies sin descubrir. Se partió de la idea del potencial uso de los modelos de nicho ecológico en la taxonomía y sistemática, no sólo como una herramienta más de análisis, sino como parte de un programa de investigación que busque dilucidar la heterogeneidad de los procesos que han dado origen a la biodiversidad. La meta de este proyecto es evaluar y promover el uso de un enfoque integral que considere múltiples fuentes de evidencia para descubrir especies y grupos monofiléticos. El conocimiento incompleto sobre la diversidad y distribución geográfica de las especies limita tanto nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y procesos evolutivos, así como nuestra capacidad para utilizar ese conocimiento en el diseño de estrategias de conservación (Graham *et al.* 2004), por lo que idealmente se requiere esclarecer la taxonomía, diversidad y distribución de la biodiversidad.

Glosario

Background ambiental: características ambientales de las regiones sobre las cuales las especies están distribuidas.

Conservadurismo de nicho: propensión de las especies cercanamente relacionadas a divergir en las características del nicho a tasas más lentas que las esperadas.

Deriva génica: cambios aleatorios debido a éxito diferencial de algunos alelos con respecto a otros (cambios en la frecuencia de alelos).

Especiación ecológica: evolución de aislamiento reproductivo entre poblaciones a partir de una sola, por adaptación a diferentes ambientes o nichos ecológicos.

Especie biológica: grupo de poblaciones que se reproducen real o potencialmente y que está aislado reproductivamente de otros grupos.

Especie evolutiva: linaje de poblaciones ancestro-descendientes que mantiene su identidad de otros linajes, ya que tienen su propia tendencia evolutiva.

Especie filogenética: grupo de organismos que comparten una o unas características morfológicas, genéticas o ecológicas que los hace distintos y diagnosticables de otros grupos.

Nicho fundamental: intervalo multivariado de tolerancias fisiológicas dentro de las cuales la especie tiene una tasa de crecimiento poblacional intrínseca positiva.

Nicho fundamental existente: intersección del nicho fundamental con el espacio ambiental disponible en un tiempo determinado.

Nicho realizado: subconjunto del nicho fundamental existente disminuido por la presencia de competidores u otras interacciones y es el que realmente está ocupado por la especie.

MANOVA (siglas en inglés), Análisis Multivariado de Varianza: procedimiento para comparar medias multivariadas de diferentes grupos.

Mecanismos de aislamiento: barrera al intercambio genético.

Modo de especiación: contexto geográfico de la especiación (*e.g.* alopátrico, simpátrico).

PCA (siglas en inglés), Análisis de Componentes Principales: procedimiento para convertir un conjunto de observaciones potencialmente correlacionadas en un conjunto de valores linealmente no correlacionados llamados componentes principales.

Plasticidad fenotípica: capacidad de un genotipo único para desplegar distintos fenotipos en ambientes diferentes.

Sistemática: disciplina que caracteriza la biodiversidad, incluyendo las relaciones evolutivas entre especies y el origen de estas. A menudo se considera que incluye a la taxonomía.

SIG (Sistema de Información Geográfica): integración organizada de hardware y software con el fin de capturar, almacenar, manipular, analizar y desplegar la información geográficamente referenciada.

Taxonomía: disciplina que documenta y describe la biodiversidad, típicamente al nivel de especies (taxonomía alfa).

IV

However, there are always evolutionary “outliers”

Joseph F. Merritt.

Artículo requisito.

IVa. A new species of a small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, Cryptotis) from the Lacandona rainforest, México. Guevara, L., V. Sánchez-Cordero, L. León-Paniagua, N. Woodman (2014).

IVb. Noteworthy records of an endemic shrew from México (Mammalia, Soricomorpha, Cryptotis griseoventris), with comments on taxonomy. Guevara, L., C. Lorenzo, S. Ortega-García, V. Sánchez-Cordero (2014).

En este apartado se presenta la publicación que es el artículo requisito de acuerdo al Plan de estudios del Doctorado en Ciencias Biológicas (IIIa), además de una nota de investigación que está estrechamente relacionada al artículo requisito (IIIb).

Durante el proyecto “Modelado de la distribución potencial de las musarañas (Mammalia, Soricidae)” se generó un perfil climático para cada una de las especies de musaraña que habita en México. Por medio de un sistema de información geográfica se obtuvieron los valores de diversas variables de precipitación y temperatura para todas las localidades de colecta de cada taxón, con el fin de conocer los intervalos ambientales en los que se ha colectado a cada especie y a su detectar posibles errores en la identificación taxonómica de ejemplares no consultados o en las coordenadas geográficas. Al graficar estos valores de temperatura y precipitación, llamó la atención los registros de la musaraña *Cryptotis griseoventris*, una especie que se caracteriza por habitar en bosques de pino-encino y el bosque mesófilo de montaña en la región de Los Altos de Chiapas. Una de las localidades de *C. griseoventris* presentaba condiciones con mayor precipitación y una temperatura más cálida de lo que se conocía para la especie (**Fig. 6** izquierda). Este registro había sido identificado y publicado previamente como una nueva localidad de *Cryptotis griseoventris* (Escobedo-Morales *et al.* 2006).

Posteriormente, una examinación minuciosa de los ejemplares de *C. griseoventris* depositados en colecciones biológicas permitió actualizar el conocimiento sobre su distribución geográfica y sus características morfológicas (*Mammalia* 2014, 78: 405–408). Un resultado notable de este trabajo fue el re-análisis de esos ejemplares procedentes de la región con mayor precipitación y temperatura más cálida (Selva Lacandona). Con base en evidencia morfológica, molecular y proyecciones de distribuciones potenciales de otras especies del género, se concluyó que los ejemplares de la Selva Lacandona no presentaban la combinación de caracteres distintivos de *C. griseoventris*, sino representan a una especie nueva para la ciencia (*Journal of Mammalogy* 2014, 95: 739-753). La especie nueva habita en tierras bajas (< 100 msnm), pero con una alta precipitación (**Fig. 6** derecha), ambas características poco comunes para el resto de las especies del género. Además, *C. lacandonensis* es la única especie de zonas bajas (< 500 msnm) que ha sido descrita en más de 100 años dentro del género.

En resumen, la exploración de los datos climáticos extraídos de las localidades de colecta de musarañas permitió detectar un valor atípico (*outlier*) para una especie, que finalmente resultó ser parte de una especie aun no descrita. El hallazgo de *C. lacandonensis* es particularmente notable,

porque su morfología y sus requerimientos ambientales son únicos al compararlos con el resto de las especies conocidas del grupo *C. nigrescens*, al que potencialmente pertenece (Guevara *et al.* 2014b). En resumen, la descripción de esta especie corrobora la tendencia que revela que la riqueza y distribución de las musarañas en las regiones tropicales continua parcialmente conocida (Ceballos y Ehrlich 2009; Woodman *et al.* 2012).

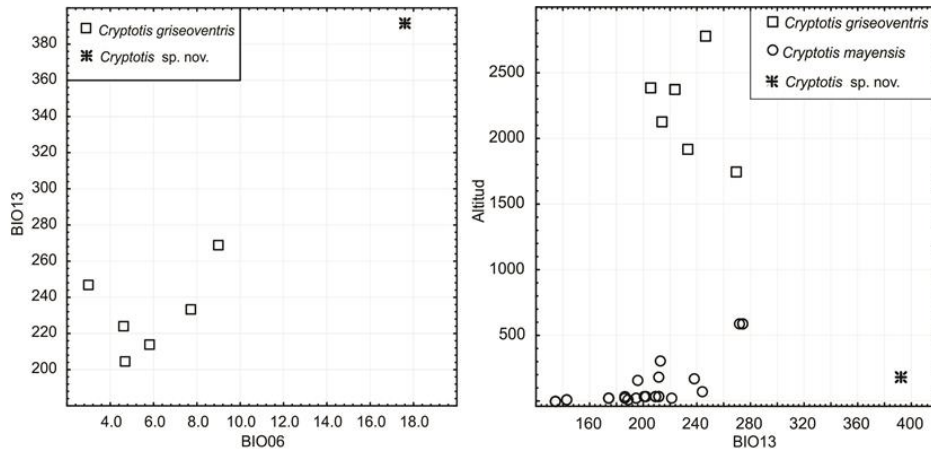


Fig. 6. Izquierda: Gráfica de dispersión con los valores de la temperatura mínima del mes más frío en °C (BIO06) y la precipitación del mes más lluvioso en milímetros (BIO13) para cada localidad por especie. Derecha: Gráfica de dispersión con los valores de la precipitación del mes más lluvioso (BIO13) y la altitud en msnm para cada localidad por especie indicada.

A new species of small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rain forest, Mexico

LÁZARO GUEVARA,* VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO, LIVIA LEÓN-PANIAGUA, AND NEAL WOODMAN

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México (LG)

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70–153, 04510 México, Distrito Federal, México (LG, VSC)

Museo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera’, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, Distrito Federal, México (LLP)

United States Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC 20013-7012, USA (NW)

* Correspondent: llg@st.ib.unam.mx

The diversity and distribution of mammals in the American tropics remain incompletely known. We describe a new species of small-eared shrew (Soricidae, *Cryptotis*) from the Lacandona rain forest, Chiapas, southern Mexico. The new species is distinguished from other species of *Cryptotis* on the basis of a unique combination of pelage coloration, size, dental, cranial, postcranial, and external characters, and genetic distances. It appears most closely related to species in the *Cryptotis nigrescens* species group, which occurs from southern Mexico to montane regions of Colombia. This discovery is particularly remarkable because the new species is from a low-elevation habitat (approximately 90 m), whereas most shrews in the region are restricted to higher elevations, typically > 1,000 m. The only known locality for the new shrew is in one of the last areas in southern Mexico where relatively undisturbed tropical vegetation is still found. The type locality is protected by the Mexican government as part of the Yaxchilán Archaeological Site on the border between Mexico and Guatemala.

Key words: Chiapas, *Cryptotis nigrescens* species group, North America, protected area, Soricidae, tropical forests

© 2014 American Society of Mammalogists

DOI: 10.1644/14-MAMM-A-018

Small-eared shrews (Eulipotyphla, Soricidae) of the genus *Cryptotis* Pomel, 1848 comprise a group of small- to medium-sized soricids that are endemic to the New World (Choate 1970). Species of the genus occur from southeastern Canada to montane regions of northern South America (Quiroga-Carmona 2013). With 37 described species (Woodman 2010; Quiroga-Carmona 2013), *Cryptotis* is one of the most diverse genera of small mammals in the Americas. On the basis of their morphological characteristics, species have been separated into 4 informal groups (Choate 1970; Woodman 2011; Guevara and Cervantes 2013). The *C. mexicanus* species group includes 14 taxa that occur from northeastern Mexico to Honduras; the *C. nigrescens* species group has 7 species distributed from southeastern Mexico to northern Andes; the *C. parvus* species group contains at least 4 species from southern Canada to Costa Rica; and the *C. thomasi* species group has 10 species in northern South America. In addition, 2 southern Central American species have uncertain relationships to other members of the genus.

Most species of *Cryptotis* are restricted to middle- and high-elevation habitats above 1,000 m. Until now, only 3 species of small-eared shrews have been known to occur below approximately 500 m: *C. mayensis* has an elevational distribution from 0 to 600 m (Woodman and Timm 1993; Engilis et al. 2012), *C. pueblensis* from 60 to 2,745 m, and *C. parvus* from 0 to 2,750 m, respectively. During an inventory in the Lacandona rain forest (Selva Lacandona), Chiapas, Mexico, in 1998–1999, 2 shrews were collected at an elevation of 90 m and identified as *C. griseoventris* (Escobedo-Morales et al. 2005; Carraway 2007). Previous records for *C. griseoventris* were restricted to pine–oak and cloud forests above 2,100 m (Woodman 2011), so these specimens represented a remarkable record that extended the geographical and elevational distribution of this species (Escobedo-Morales



et al. 2006). We recently re-evaluated the specimens and determined that neither individual has the morphological characteristics typical for *C. griseoventris* (Guevara et al. in press), and that they are distinct from every other known species of the genus. Herein, we describe the 2 specimens collected in the Lacandona rain forest as a new species, on the basis of qualitative characters; univariate, bivariate, and multivariate morphometrical characters; and molecular characters. In addition, we use species distribution models to understand the potential ecological relationships of the new species with other *Cryptotis* in the region.

MATERIALS AND METHODS

We follow the evolutionary species concept characterized by Wiley and Mayden (2000). In practice, we use evidence from morphology, mitochondrial deoxyribonucleic acid (DNA), and potential distribution to discover those lineages representing evolutionary species.

Morphology.—Morphological analyses were based on comparison of our 2 specimens from the Lacandona rain forest, with specimens belonging to the 6 known species of the genus *Cryptotis* geographically closest to the Lacandona rain forest and most likely to occur in that region. These species represent 3 species groups: *C. mexicanus* group (*C. griseoventris* and *C. mexicanus*), *C. parvus* group (*C. pueblensis* and *C. tropicalis*), and *C. nigrescens* group (*C. mayensis* and *C. merriami*). We examined and compared qualitative characters of skins, skulls, and postcranial skeletons to gauge intraspecific and interspecific morphological variation. Anatomical, cranial, dental, and postcranial terminology follows Choate (1970), Reed (1951), and Woodman and Timm (1999). Formal color names for pelage coloration are capitalized and come from Ridgway (1912). External measurements were recorded from specimen tags. Length of the head and body (HB) was obtained by subtracting tail length (TL) from total length. Tail as percentage of HB was determined by $(TL/HB) \times 100$. All comparative statements in the description of the new shrew are relative to other members of the genus *Cryptotis*, unless otherwise stated.

The following craniomandibular measurements were recorded for morphometric analysis (Woodman and Timm 1999; Ramírez-Pulido et al. 2004): condylobasal length (CBL), cranial breadth (CB), interorbital breadth (IO), zygomatic plate breadth (ZP), breadth of palate across second molars (M2B), breadth across 1st unicuspid (U1B), breadth across 3rd unicuspid (U3B), length of the upper tooth row (TR), length of molariform tooth row (MTR), palatal length (PL), height of coronoid process (HCP), height of coronoid valley (HCV), height of articular condyle (HAC), lower tooth-row length (TRD), and length from the upper border of the articular condyle to the posterior border of the m3 (LAM). Measurements were taken with a Mitutoyo electronic caliper, 500-171-20 model at 0.1 mm precision under a stereomicroscope from 12 *C. griseoventris*, 36 *C. mexicanus*, 38 *C. mayensis*, 18 *C. merriami*, 26 *C. tropicalis*, and 111 *C. pueblensis*. Missing values were not estimated. All measurements are in millime-

ters. Tabular univariate statistics include mean \pm SD and total range for each species (Appendix I). Multivariate analyses were focused on the comparison with members of *C. nigrescens* group and *C. griseoventris* because of their greater similarity in body size to the Lacandona specimens. To describe and evaluate the degree of craniomandibular differentiation among the species, a principal component analysis (PCA) was performed on 6 variables after log transformation. We also attempted to distinguish the samples within the *C. nigrescens* group using a discriminant function analysis (DFA) on all variables. All statistical analyses were performed using Statistica software (StatSoft Inc., 2005).

Specimens examined are housed in the following collections (followed by their abbreviations, Appendix II): American Museum of Natural History, New York, New York (AMNH); Angelo State Natural History collections, Angelo State University, San Angelo, Texas (ASNHC); The Natural History Museum, London (BMNH); California Academy of Sciences, San Francisco, California (CAS); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania (CMNH); Colección Nacional de Mamíferos, Mexico City, Distrito Federal (CNMA); Colección Mastozoológica El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas (ECO-SC-M); Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico City, Distrito Federal (ENCB); Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois (FMNH); The University of Kansas Natural History Museum, Lawrence, Kansas (KU); Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts (MCZ); James Ford Bell Museum, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota (MMNH); Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN); Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Mexico City, Distrito Federal (MZFC); Naturhistorisches Museum Wien, Vienna (NMW); Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario (ROM); Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt (SMF); University of Iowa Museum of Natural History, Iowa City, Iowa (SUI); Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, Mexico City, Distrito Federal (UAMI); Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatan (UADY); University of Michigan, Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan (UMMZ); Museo de Historia Natural, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala City (USAC); National Museum of Natural History, Washington, District of Columbia (USNM); Museum of Wildlife and Fish Biology, University of California, Davis, California (WFB).

Mitochondrial DNA.—To minimize damage, genomic DNA was extracted from skin and phalanges of only 1 of the 2 Lacandona specimens (MZFC 7168) using the DNeasy tissue kit (QIAGEN Inc., Valencia, California). We amplified the mitochondrial cytochrome *b* gene (*Cytb*; 1,140 base pairs) because it has proven useful in discriminating among species of *Cryptotis* and relevant sequences are available for comparison (Ohdachi et al. 2006; Guevara and Cervantes 2013). Owing to DNA degradation, we used 3 primer pairs for amplification: MVZ05 (5'-CGA AGC TTG ATA TGA AAA ACC ATC GTT G—Smith and Patton 1993) with MVZ04 (5'-GCA GCC CCT CAG AAT GAT ATT TGT CCT C—Smith

and Patton 1993); MVZ045 (5'-ACJ ACH ATA GCJ ACA GCA TTC GTAGG—Smith and Patton 1993) with MVZ16 (5'-AAA TAG GAA RTA TCA YTC TGG TTT RAT—Smith and Patton 1993), and MVZ17 (5'-AAC TCC TAG GAG AYC CAG AHA AYT—Smith and Patton 1999) with H15915 (5'-AAC TGC AGT CAT CTC CGG TTT ACA AGA C—Irwin et al. 1991). Polymerase chain reactions (PCRs) were performed using a reaction mix consisting of 2.0 μ l of DNA, 0.5 μ l of deoxynucleotide triphosphates (1.25 mM), 2.5 μ l of 10 \times *Taq* buffer, 1.0 μ l of each primer (100 mM), 1.5 μ l of MgCl₂ (25 mM), 16.4 μ l of water, and 0.125 μ l of *Taq* DNA polymerase. Cycles for the PCR were 1 cycle at 94°C for 1 min; 27 cycles for 1 min at 45°C (alignment); and 2 min at 72°C, plus a final 7-min cycle at 72°C. Sequence electropherograms were visually examined using Geneious software (Geneious Trial 6.1.6 2013) and sequence identities were evaluated by the BLAST process (Altschul et al. 1990). We included in our final data set *Cytb* for all sequences of the genus *Cryptotis* available from GenBank for comparison (i.e., *C. alticola*, *C. goldmani*, *C. magnus*, *C. mayensis*, *C. mexicanus*, *C. obscurus*, *C. nelsoni*, *C. parvus*, *C. peregrinus*, and *C. phillipsii*; Appendix III (Supplemental Data S1, DOI: 10.1644/14-MAMM-A-018.S1). We used the short-tailed shrew, *Blarina brevicauda*, as the outgroup because *Blarina* is the sister genus to *Cryptotis* (Ohdachi et al. 2006; Guevara and Cervantes 2013). A neighbor-joining tree based on uncorrected genetic distances (*p*-distance) was created using MEGA 5 (Tamura et al. 2011) and was bootstrapped with 1,000 replicates to provide percent bootstrap values for each branch.

Species distribution models (SDM).—Historical records for species were collected from the National Information System on Biodiversity (CONABIO), the Global Biodiversity Information Facility, and the Mammal Networked Information System. The records were matched with specimens we examined and literature records (Appendix IV, Supplemental Data S2, DOI: 10.1644/14-MAMM-A-018.S2—Choate 1970; Woodman and Timm 1993, 1999; Carraway 2007; Woodman 2010, 2011; Woodman et al. 2012; Guevara et al., in press). Initially, 19 bioclimatic data layers derived from the WorldClim database (Hijmans et al., 2005) and 3 topographic layers obtained from Hydro1k (Verdin 2011) were used at a resolution of \sim 1 km. To define the spatial extent of the study area, we intersected each species record in shapefile format with Terrestrial Ecoregions of Mexico (INEGI, CONABIO, and INE 2008) and, for species distributed farther south, we included countries where records exist. Ecological information was extracted for each environmental and topographic variable. Extracted values were log transformed and used in a PCA using a correlation matrix. From the results of the PCA, we chose factors with eigenvalues $>$ 1.0 that explained most of the variance for each species for use in the species distribution models (Appendix V, Supplemental Data S1, DOI: 10.1644/14-MAMM-A-018.S1). This process was performed in ArcMap software (ESRI 1999–2010) and statistical analyses were performed Statistica software (StatSoft Inc. 2005).

SDM were constructed with Maxent v3.3 software, which uses the principle of maximum entropy to calculate the probable distribution of a species in environmental space to be projected to a geographic space as its potential distribution (Phillips et al. 2006). Maxent provides useful SDM to explore and predict the distribution of multiple taxa, even in instances where there are a small number of records (Wisz et al. 2008). SDM were estimated for each species, excluding the records from the Lacandona rain forest, as our aim was to test the ability of models to specifically predict this locality. The prediction of interest refers to areas where unknown populations of known species could potentially occur (e.g., in the Lacandona rain forest). We generated 10 models per species using bootstrap resampling, and each model was validated with 20% of the original records. Each model was evaluated using the value of area under the curve (AUC) generated by the technique receiver operating characteristic. For each species, we calculated an average AUC value \pm *SD*. To obtain the potential distribution, we reclassified the average value for each species using the 10th percentile training presence. The result is a binary map indicating suitable conditions for each taxon (1 = suitable, 0 = unsuitable).

RESULTS

Principal component analysis.—Principal components 1 and 2 explained 89.2% of the variation in the data (PC 1 = 57.5% and PC 2 = 31.7%) and were correlated with breadth of palate across second molars and lower tooth-row length, respectively (Table 1). In a plot of 1st PCs from the PCA, the Lacandona specimens tended to plot among the larger *C. merriami* (Fig. 1a). In general, these results indicate that the new species from the Lacandona rain forest is morphometrically distinct from its congeners, but more similar to *C. merriami* and *C. mayensis* than to *C. griseoventris*.

Discriminant function analysis.—The 1st function accounts for over 87% of the explained variance (Table 2), which is weighted most heavily by the HCP contrasted with CB, MTR, and HCV. A plot of the 2 canonical axes demonstrated that all examined specimens formed 3 well-defined groups (Fig. 1b). This 1st axis separates *C. merriami* and the Lacandona shrews from *C. mayensis*, whereas the 2nd axis distinguishes the Lacandona shrews from the other 2 species. This 2nd function is most greatly influenced by MTR, TR, and CBL, which are all variables related to length of the cranium. The classification function classified 100% of specimens into their a priori species. DFA results indicate that the new species is morphometrically distinct from its congeners within the *C. nigrescens* group.

Comparison of molecular data.—Because of the degraded state of DNA extracted from dried skin, we were able to obtain only 651 base pairs (bp) with reliable readings. These are located at positions 1 to 422 and 912 to 1,140; therefore, we reduced all sequences to the same length. Despite the short segments, mitochondrial DNA discriminated the Lacandona shrew from 10 other species of *Cryptotis* (Fig. 2). Specimens of each species clustered together, and the resulting genetic

TABLE 1.—Factor loadings of the first 2 principal components (PC) axes based on 6 log-transformed craniomandibular variables from *Cryptotis mayensis*, *C. merriami*, *C. griseoventris*, and the new species, *C. lacandonensis*. See text for character abbreviations.

	PC 1	PC 2
CBL	0.776119	-0.529984
CB	0.884835	-0.185063
M2B	-0.908824	-0.363467
TR	0.596288	-0.685085
HAC	-0.877519	-0.395847
TRD	-0.336293	-0.909617
Eigenvalue	3.449946	1.900678
Explained variance (%)	57.5	31.68

relationships resemble to some degree phylogenetic relationships hypothesized on the basis of morphology and mitochondrial DNA (see Woodman 2005; Guevara and Cervantes 2013). The new species is genetically closest to *C. mayensis*, averaging a genetic distance of 5.7% with nodal support value of 100. The average genetic distances between other sister species of *Cryptotis* (sensu Guevara and Cervantes 2013) range from 2.0% to 6.8% (Table 3; e.g., *C. magnus* and *C. phillipsii*, 6.8%; *C. mexicanus* and *C. obscurus*, 5.1%; *C. goldmani* and *C. peregrinus*, 2.0%). Small (< 5%) genetic distances are known for other closely related species of mammals that had been recognized on the basis of morphology before use of molecular approaches (see Baker and Bradley 2006). The genetic distances support our morphological result in allying the Lacandona shrew most closely with the *C.*

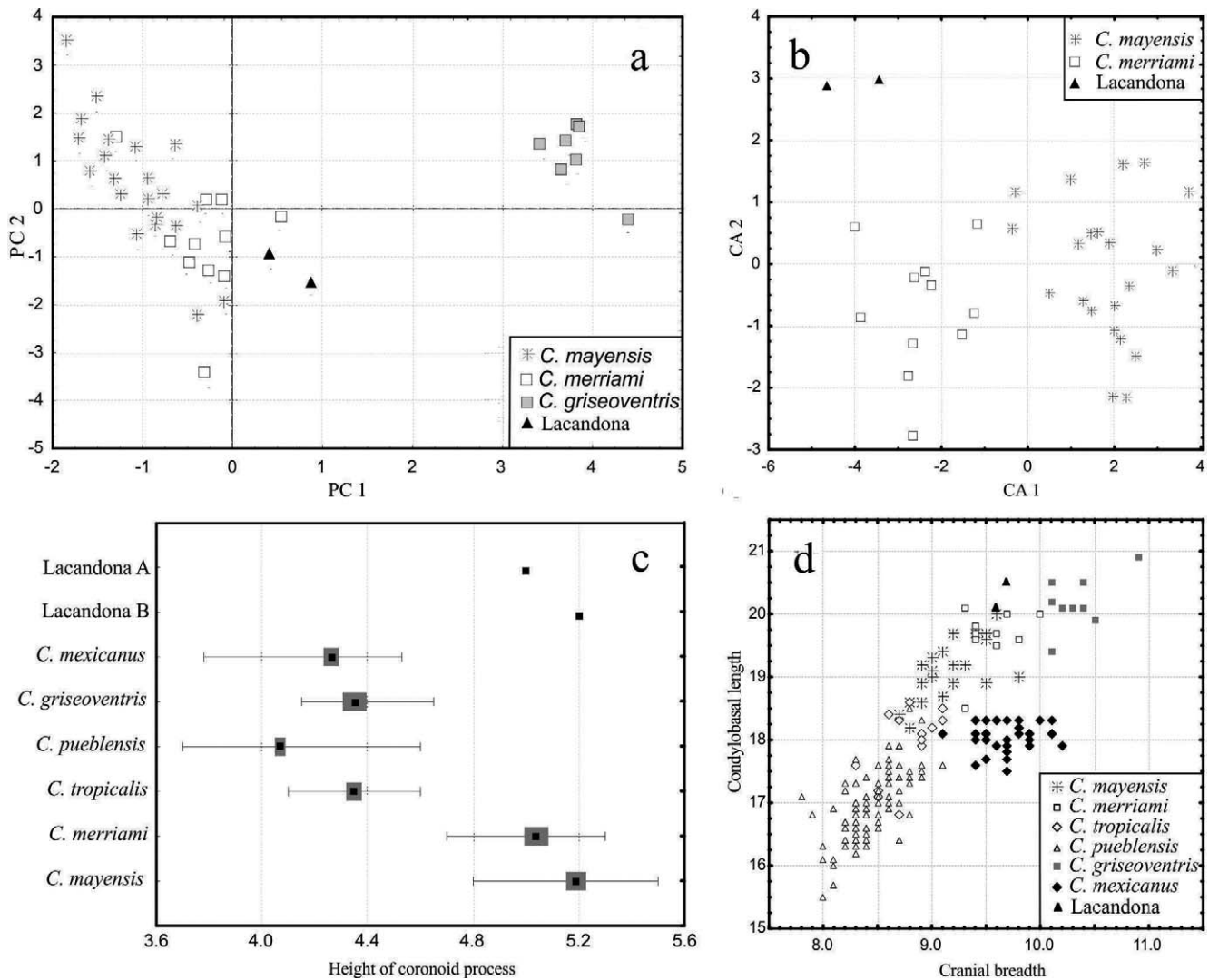


Fig. 1.—Univariate, bivariate, and multivariate analyses among species of *Cryptotis*. a) Plot of the first 2 principal components from a principal component analysis (PCA) of 6 craniomandibular measurements from *C. mayensis*, *C. merriami*, *C. griseoventris*, and the Lacandona shrew. b) Plot of the first 2 canonical axes from a discriminant function analysis (DFA) of 15 craniomandibular measurements from *C. mayensis*, *C. merriami*, *C. lacandonensis*. c) Box-and-whisker plot of height of coronoid process for 7 species of *Cryptotis*, including the 2 specimens from the Lacandona rain forest, Mexico (Lacandona A = MZFC 7168, Lacandona B = MZFC 7107). d) Bivariate plots of cranial variables among 7 species of *Cryptotis* from Central America.

TABLE 2.—Standardized coefficients of canonical variables based on 15 log-transformed craniomandibular variables from *Cryptotis mayensis*, *C. merriami*, and *C. lacandonensis*. DF, discriminant function.

	DF 1	DF 2
CBL	−0.28716	1.21662
CB	−1.27396	−0.15305
ZP	0.18796	0.03209
IO	−0.26248	−0.32075
U1B	−0.17394	0.27095
U3B	−0.06691	−0.05892
M2B	0.47518	0.22693
PL	−0.44087	0.53412
TR	0.13389	1.22674
MTR	−1.25993	−1.33314
HCP	1.47188	−0.54612
HCV	−0.89435	0.27373
HAC	1.23293	−0.34397
LAM	−0.38411	−0.53479
TRD	1.29689	−0.95100
Eigenvalues	5.39190	0.77658
Cumulative proportion of explained variance	0.87410	1.00000

nigrescens species group rather than either the *C. mexicanus* or *C. parvus* groups. Unfortunately, sequences from other species in the *C. nigrescens* group are not yet available.

Estimating potential distributions.—SDM projections (Fig. 3) of *C. pueblensis* ($n = 84$, AUC = 0.88; Fig. 3a) and *C. tropicalis* ($n = 8$, AUC = 0.68; Fig. 3b) predicted potential occurrences in the Lacandona rain forest. In the SDM for the latter species, however, the validation value was low; therefore the SDM should be regarded with caution. SDM for *C. griseoventris* ($n = 6$, AUC = 0.97; Fig. 3c) and *C. mexicanus* ($n = 98$, AUC = 0.95; Fig. 3d) predicted the distributions of closely related species, such as *C. mam*, *C. nelsoni*, and *C. goodwini*, suggesting conservatism of their measurable ecological niche (Peterson et al. 1999), but SDM for these 2 species did not predict the Lacandona rain forest. In the instance of the *C. nigrescens* group, the SDM of *C. mayensis* ($n = 20$, AUC = 0.94; Fig. 3e) predicted suitable conditions only in the Yucatan Peninsula province, including Cerro Cahuí, Guatemala, from which 1 specimen from *C. mayensis* was recently reported (Woodman et al. 2012; pentagon in Fig. 4). Additionally, a fragmented region in the lowlands of Honduras was predicted, and we suspect that *C. mayensis* or a related species is likely to inhabit that region. Unfortunately, that part of the country remains poorly studied (Woodman et al. 2012). All confirmed records of *C. mayensis* are within the Yucatán Peninsula, including a collection of skeletal remains discovered in a vase in the Mayan ruins at Uaxactún, Guatemala (Murie 1935), and Pleistocene fossils (Woodman 1995). *C. mayensis* also was reported from owl pellets collected in Guerrero, western Mexico. That fragmented and incomplete sample, however, might prove to be misidentified or an undescribed species (Choate 1970; Woodman and Timm 1993).

The potential distribution of *C. merriami* ($n = 20$, AUC = 0.95; Fig. 3f) includes the highlands of Central America, and it coincides with distributions of other montane species, such as

C. goodwini, *C. griseoventris*, *C. hondurensis*, *C. lacertosus*, and *C. mam*. None of the 10 SDM of *C. merriami* predicted the record from the Lacandona rain forest. At present, *C. merriami* is represented in Mexico only by skeletal remains from owl pellets collected at 1,500 m of elevation, near Comitán, Chiapas (Choate 1970; Woodman and Timm 1993). Despite this, our SDM predicted the Maya Mountains of Belize, where *C. mayensis* recently was captured, as a region with suitable habitat for *C. merriami* (Engilis et al. 2012; triangle in Fig. 4). In contrast, this same region was not predicted by *C. mayensis* distribution models. Our results suggest that environmental conditions in the lowland Lacandona rain forest are most similar to the tropical habitat of the *C. parvus* species group. Not surprisingly, these are different from habitats inhabited by the more typically montane species in the *C. nigrescens* and *C. mexicanus* species groups.

Family Soricidae Fischer, 1814
Subfamily Soricinae Fischer, 1814
Tribe Blarinini Kretzoi, 1965
Genus *Cryptotis* Pomel, 1848

Cryptotis lacandonensis, new species

urn:lsid:zoobank.org:pub:24A87F47-F0D3-4F8E-91A1-04C187500A37

Holotype.—Skin, skull, and postcranial skeleton of an adult female (Museo de Zoología ‘Alfonso L. Herrera,’ Universidad Nacional Autónoma de México [UNAM], MZFC 7168; Fig. 5), collected 3 February 1999 by Luis Arturo Escobedo Morales (collector number, 265). The sex of the holotype was determined to be female on the basis of the width of the pubis (see Carraway 2009).

Type locality.—Yaxchilán Archaeological Site, 90-m elevation, municipality of Ocosingo, Chiapas, Mexico (star in Fig. 4; 16°54'N, 90°58'W). The type locality of the Lacandona shrew is in lowland tropical rain forest dominated by trees > 40 m in height on the floodplain of the Lacantún–Usumacinta rivers (Domínguez-Vázquez et al. 2004). At the time of collection, the immediate locality was described as having numerous seedlings and a thick layer of fallen leaves (Escobedo-Morales et al. 2006).

Paratype (1).—Skin, skull, and postcranial skeleton of an adult female from the type locality collected 28 August 1998 by L. A. Escobedo Morales; MZFC 7107 (collector number, 177).

Distribution.—*Cryptotis lacandonensis* is known only from the Lacandona rain forest, Chiapas, Mexico (Fig. 4). On the basis of the habitat at the type locality, the species could occur throughout the Usumacinta–Lacantún River plain in the Lacandona rain forest. Because this drainage and its associated vegetation also occur in the Petén of Guatemala (Rzedowski 2006), *C. lacandonensis* potentially inhabits this area. Until more specimens are found in neighboring countries, we consider this species as endemic to Mexico.

Etymology.—The specific epithet *lacandonensis* refers to the Lacandona rain forest, a tropical evergreen forest in southern

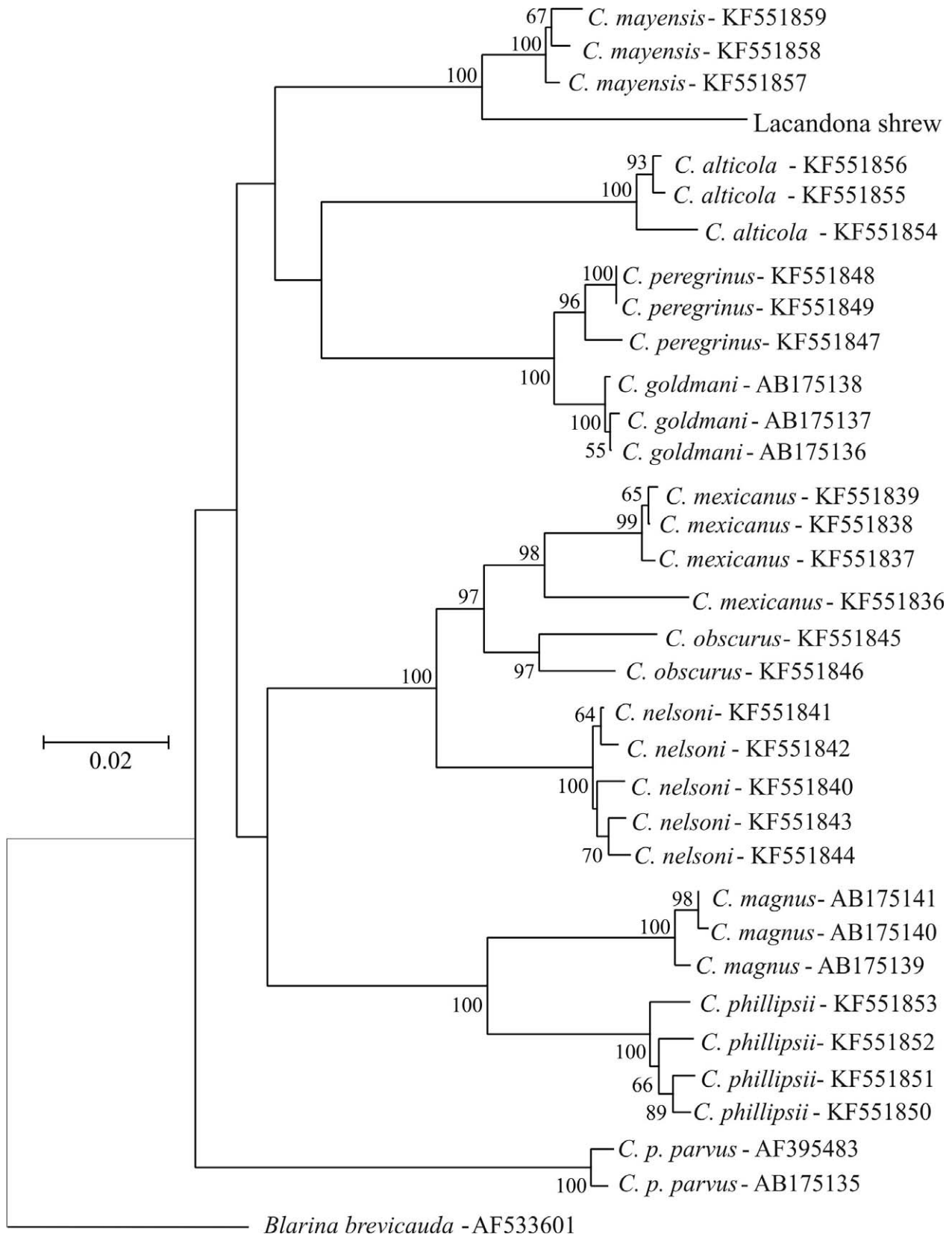


Fig. 2.—Neighbor-joining tree for 651 base pairs of cytochrome *b* gene sequences from specimens of *Cryptotis* with *Blarina brevicauda* as an outgroup. Numbers supporting groups are bootstrap values; only bootstraps > 60 are given.

TABLE 3.—Genetic distances based on analysis of 651 base pairs of cytochrome *b* sequences among *Blarina brevicauda*, 10 species of *Cryptotis*, and the new species from the Lacandona rain forest, Mexico.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1	<i>B. brevicauda</i>											
2	<i>C. alticola</i>	13.8										
3	<i>C. goldmani</i>	15.4	10.8									
4	<i>C. magnus</i>	15.9	13.3	13.6								
5	<i>C. mayensis</i>	15.1	11.3	10.9	12.8							
6	<i>C. mexicanus</i>	15.2	14.2	12.6	13.9	11.7						
7	<i>C. nelsoni</i>	14.0	13.7	12.4	12.4	11.8	6.7					
8	<i>C. obscurus</i>	14.9	13.4	12.3	12.5	11.6	5.1	6.1				
9	<i>C. parvus</i>	15.7	13.8	13.7	15.8	13.5	14.7	12.8	14.1			
10	<i>C. peregrinus</i>	15.4	10.3	2.0	13.7	10.8	13.0	12.6	12.5	13.2		
11	<i>C. phillipsii</i>	15.6	13.4	13.6	6.8	11.9	12.9	13.1	12.3	15.7	13.4	
12	<i>C. lacandonensis</i>	17.4	13.6	13.4	15.0	5.7	15.4	14.4	14.9	15.4	13.2	15.0

Mexico and the only known locality for the new species. The name Lacandona is the Spanish rendering of the Chortís-Mayan word Lacantún (“large rock”), which refers to the Lacantún River.

Common name.—Lacandona Shrew; Musaraña Lacandona.

Diagnosis.—*Cryptotis lacandonensis* is distinguished from most other species in the genus in having a tail that is proportionally longer than among members of the *C. mexicanus* and *C. parvus* species groups (Appendix I); small forepaws and short foreclaws typical of the *C. nigrescens* and *C. parvus* groups (in the *C. mexicanus* and *C. thomasi* groups the forepaws are broader and the foreclaws are longer and broader); pale gray dorsal pelage (darker pelage in the *C. mexicanus* and *C. thomasi* species groups and Central American members of the *C. parvus* species group); relatively long and broad skull for the genus (Fig. 1d); broad zygomatic plate, the anterior border of which is located more posteriorly than in any species of the *C. mexicanus* group; moderately steeply angled anterior border of the coronoid process where it joins the horizontal ramus of the mandible (as in all members of *C. nigrescens* group; in the *C. parvus* group, this angle is slightly less steep; in the *C. mexicanus* group, the angle is relatively low); substantially higher coronoid process than in the *C. mexicanus* and *C. parvus* groups (Fig. 1c); humerus long and narrow (similar morphologically to that in the *C. nigrescens* and *C. parvus* groups, but longer than in any member of the 2nd group).

Within the *C. nigrescens* group, the Lacandona shrew has a grayish pelage, more closely resembling the pale gray pelage of *C. mayensis* (darker in *C. merriami*, *C. merus*, *C. brachyonyx*, *C. colombianus*, *C. nigrescens*, and *C. hondurensis*). *C. lacandonensis* is distinguished by its large body size (HB = 78, 81 mm; Appendix I) and long skull (CBL = 20.1, 20.5). Although large-sized individuals of *C. mayensis* have been documented from Maya Mountains, Belize (triangle in Fig. 4; Engilis et al. 2012), they are distinguished by a massive cranium, much larger unicuspid teeth, U4 lingually displaced by U3, and U4 not visible in lateral view of the cranium (Engilis et al. 2012). The Lacandona shrew has “slender” dentition, as in *C.*

hondurensis (not bulbous, as is characteristic of *C. mayensis*, *C. colombianus*, *C. merriami*, *C. merus*, and *C. brachyonyx*; Choate, 1970); U4 aligned with the tooth row and completely visible in labial view of the rostrum. Complex M3 with well-developed and pigmented protocone, paracrista, and conspicuous paracone; as well as well-developed mesostyle, postcentrocrista, and metacone (Fig. 6C; similar to *C. hondurensis* and *C. brachyonyx* Woodman and Timm 1992); M3 simpler in *C. mayensis*, *C. merriami*, *C. colombianus*, *C. merus*, *C. nigrescens*. Only a hypoconid is present in talonid of m3 (in contrast to *C. brachyonyx* and *C. nigrescens*). The humerus of the Lacandona shrew (8.3 for holotype and 8.1 for paratype) is longer than is typical for *C. mayensis* (7.5 ± 0.3 , 7.2–8.0, $n = 10$) or *C. merriami* (7.7 ± 0.2 , 7.5–7.8, $n = 4$).

Description.—Medium-sized species within the genus *Cryptotis* (HB averaging 79.5 mm and CBL 20.3 mm) with a relatively medium-length tail averaging 42.5% of head–body length (Appendix I). Dorsal pelage is Deep Vinaceous-Gray to Dark Plumbago Gray. Ventrals only slightly paler than dorsals: Clear Green-Blue Gray (Fig. 5A). Rostrum long (Figs. 1d and 5B; PL/CBL = 44.7%); postorbital area of medium breadth (IO/CBL = 23.3%); 2 obvious dorsal foramina present; 1 well-developed foramen leading to a ventral extension of the sinus canal is present to the dorsal articular facet on both sides of the skull (see Woodman and Timm 1999); no foramen on the posteromedial edge of tympanic process of the petromastoids; palate long (PL averaging 9.1 mm); zygomatic plate quite broad (ZP averaging 2.6 mm; 12.6% of CBL); in lateral view, the anterior border of the ZP is aligned with the mesostyle of M1 and the posterior border is aligned with the middle of M3; in ventral view, the zygomatic process projects to the midpoint of M3. Dentition not bulbous; upper and lower dentition moderately pigmented from medium red to dark red on tips of the cones, cristae, and styles; U1–U3 cone-shaped, with a straight or slightly convex posteroventral margin; U4 aligned with the unicuspid tooth row and completely visible in labial view of the skull (Fig. 6); U4 large, averaging approximately 55% of the surface area of U3; U3 and P4 are not in contact; M3 medium-sized and complex

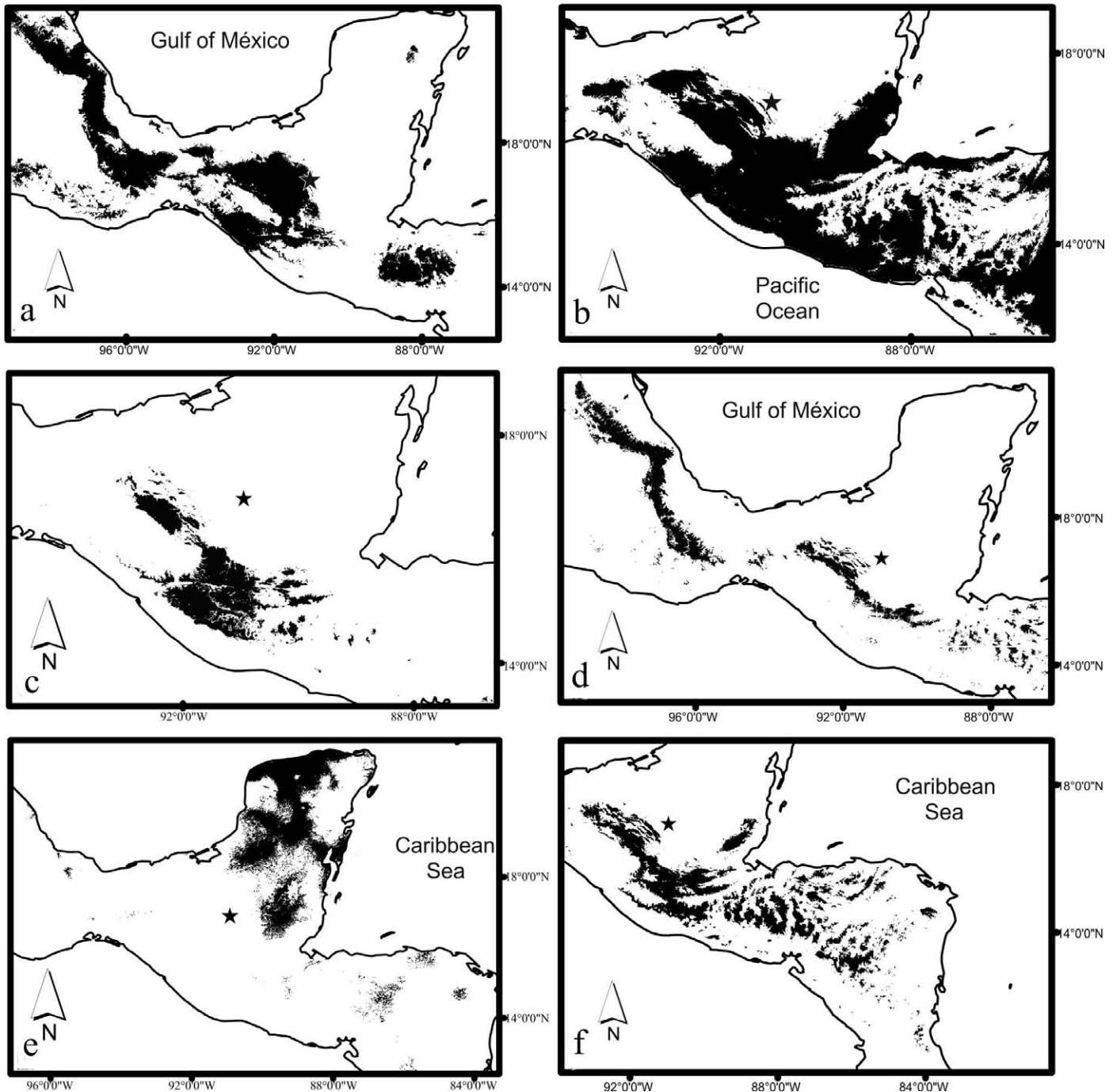


Fig. 3.—Species distribution models projected as potential distribution of a) *Cryptotis pueblensis*, b) *C. tropicalis*, c) *C. griseiventris*, d) *C. mexicanus*, e) *C. mayensis*, and f) *C. merriami*. Star indicates the type locality of the Lacandona shrew, *C. lacandonensis*.

(Fig. 6): well-developed protocone, paracrista, and paracone; mesostyle, postcentrocrista, and metacone are conspicuous. Posterior borders of P4, M1, and M2 only very slightly recessed; P4, M1, and M2 have well-developed and moderately pigmented protocones; anterior element of ectoloph of M1 nearly equal in length to posterior element; protoconal and hypoconal basins of M1 are approximately equal in size. Mandible moderately long and coronoid process of mandible high; anterior border of the coronoid process of the mandible

joins horizontal ramus at approximately a right angle; the articular condyle is broad and short; the inferior sigmoid notch is very shallow; m1 and m2 with well-developed and pigmented entoconids and hypoconids; and only a hypoconid in talonid of m3. Forefeet relatively small; foreclaws neither broadened nor elongated, similar in proportion to other members of the *C. nigrescens* and *C. parvus* species groups (Woodman et al. 2003); the length of 3rd claw averages 1.8 mm (± 0.08); humerus considerably long (8.1–8.3 mm) and

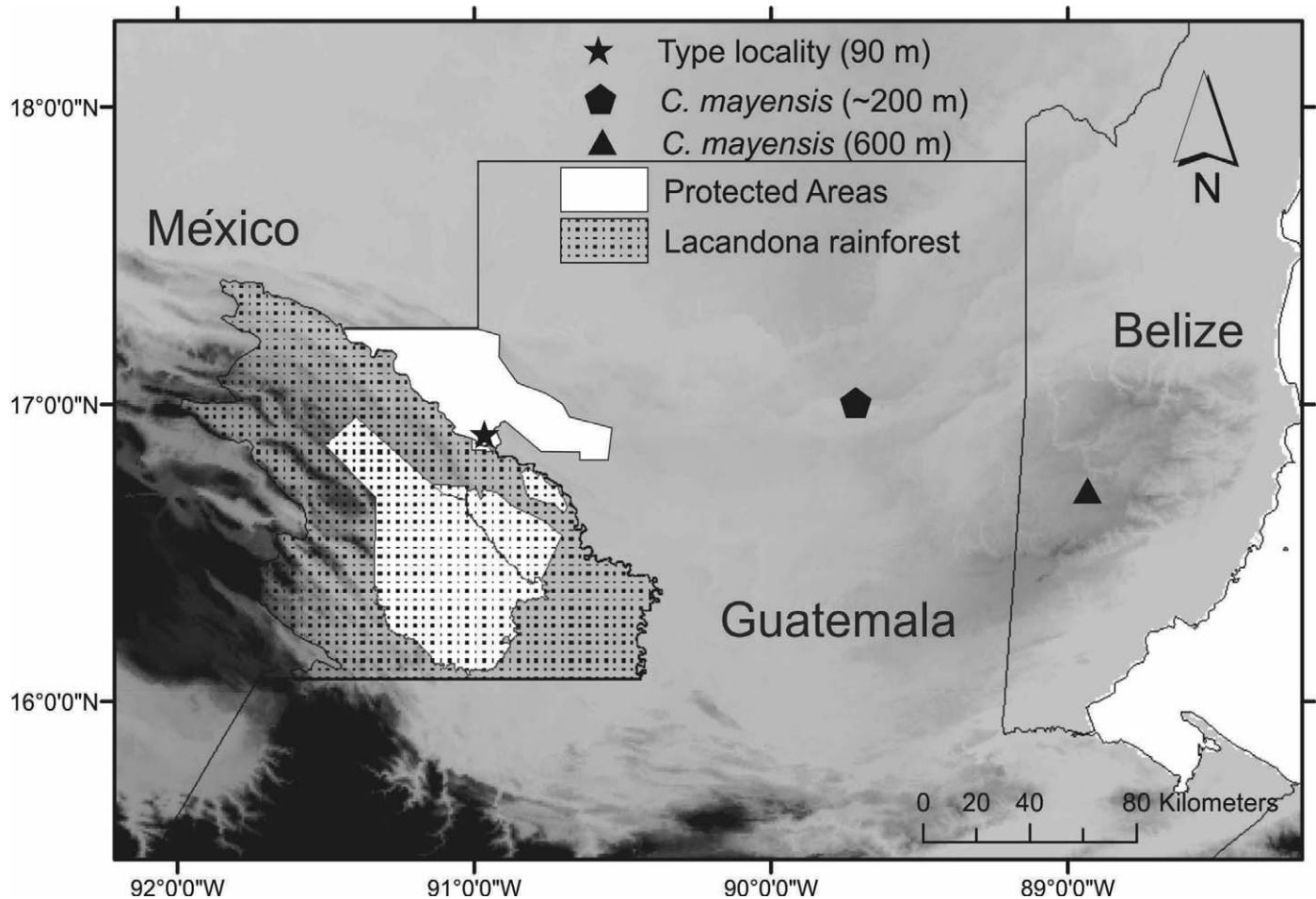


Fig. 4.—Map showing the type locality of Lacandona shrew, *C. lacandonensis* (star near the edge of the Lacandona rain forest and the decreed protected area). The pentagon is a record of *C. mayensis* from Cerro Cahui, Guatemala, and the triangle is the record of *C. mayensis* from the Maya Mountains of Belize. Areas shaded in light gray indicate lower elevations.

narrow, without elongated processes; teres tubercle located proximal to the pectoral process; medial epicondyle short for the genus.

Remarks.—To the north of the Lacandona rain forest is the Yucatan Peninsula biogeographic province that includes parts of southeastern Mexico, Guatemala, and Belize. A strong vegetational gradient is recognized as beginning within the province and extending outward to adjacent regions; scrub forest in the northern Yucatan grades to tropical rain forest in the south, and to pine–oak forests in the highlands of southern Mexico in the west and Guatemala in the east (Rzedowski 2006). With very few exceptions, mammal faunas of northern Yucatan, including bats and rodents, are closely related to the fauna in the southern Yucatan Peninsula, such as the Petén in Guatemala, where more humid habitats occur (Arita 1997; Vázquez-Domínguez and Arita 2010; Gutiérrez-García and Vázquez-Domínguez 2012). A biogeographic regionalization of the mammals of tropical evergreen forests from southern Mexico also indicates that mammalian faunas from the Lacandona rain forest are associated with the lowlands of the Yucatan Peninsula, the Petén region, and the highlands in

Guatemala (Olguín-Monroy et al. 2013), where other species of the *C. nigrescens* group (*C. mayensis* and *C. merriami*) are present. Our analysis of genetic distances suggests that *C. mayensis*, the only known shrew in the Yucatan Peninsula, is closely related to *C. lacandonensis* from the Lacandona rain forest. To test the relationships of the *C. lacandonensis* will require a comprehensive phylogenetic framework including an exhaustive sampling of all species groups.

In the vicinity of the type locality Escobedo-Morales et al. (2005) registered 70 native mammals. Among the small mammal community are *Ototylomys phyllotis*, *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys rostratus*, *Marmosa mexicana*, *Nyctomys sumichrasti*, and *Sigmodon hispidus*. To our knowledge, no other shrews have been reported from the Lacandona rain forest, although Medellín (1994) predicted the presence of a species of the *C. parvus* or *C. nigrescens* species groups. The Lacandona rain forest is one of the last areas where relatively undisturbed tropical vegetation is found in southern Mexico (Delgadillo and Cárdenas 2002), and it supports viable populations of such endangered mammals as *Panthera onca* and *Tapirus bairdii*. It is also home for the only Mexican

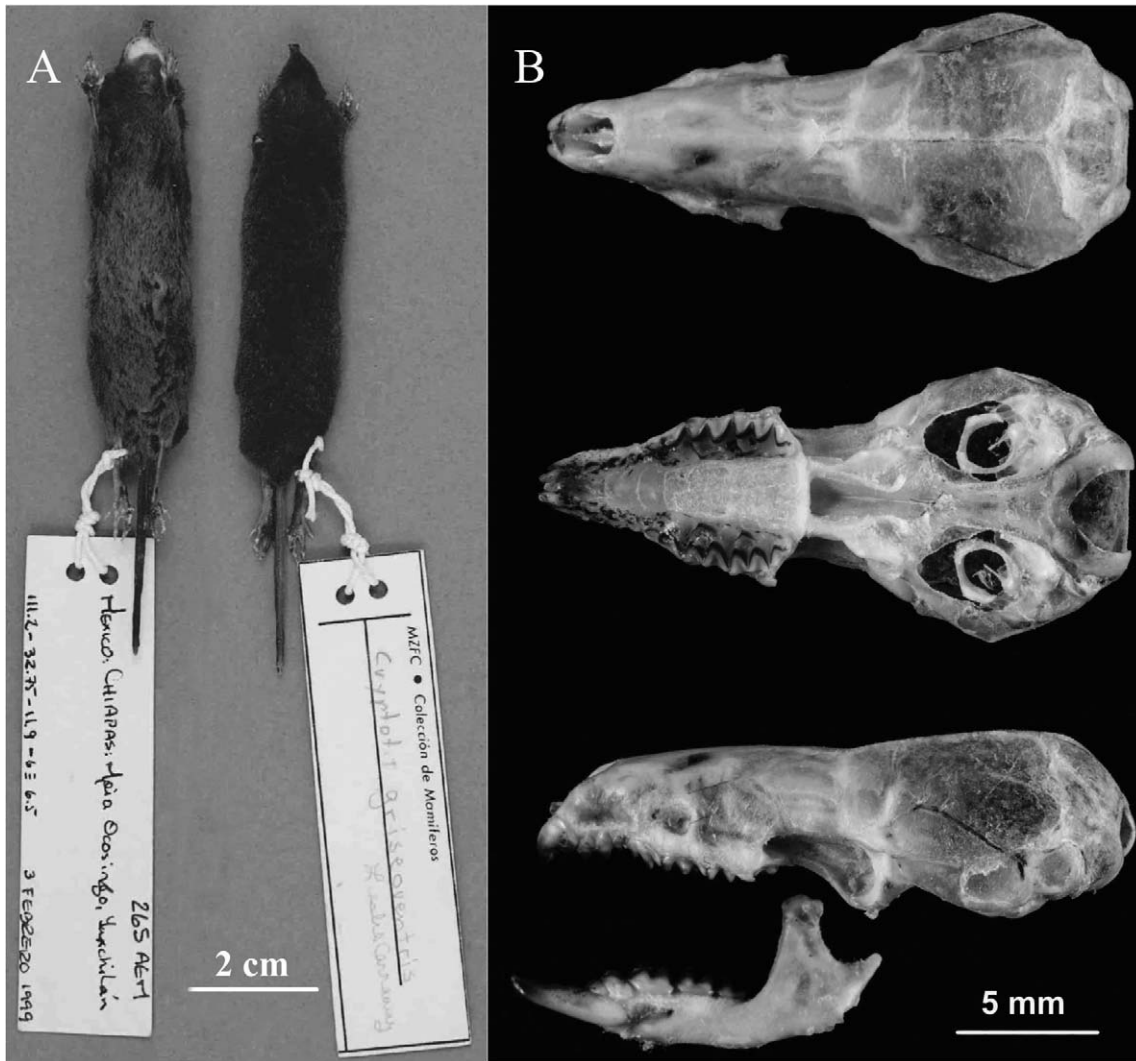


Fig. 5.—Skin, cranium, and mandible of holotype of the Lacandona shrew, *Cryptotis lacandonensis* (MZFC 7168). A) Dorsal and ventral views of skin. B) From top to bottom, dorsal, ventral, and lateral views of the cranium and lateral view of the mandible (see Appendix I for measurements).

populations of *Metachirus nudicaudatus*, *Cabassous centralis*, and *Trinycteris nicefori* (Medellín 1994; Escobedo-Morales et al. 2006). Other species restricted to this area are *Zamia lacandona* (Schutzman and Vovides 1998), *Lacandonia schismatica* (Martínez and Ramos 1989), and *Diplocentrus chol* (Francke 2007).

RESUMEN

La diversidad y distribución de las musarañas en el trópico americano son, aún, parcialmente conocidas. Aquí presentamos la descripción de una nueva especie de musaraña de orejas cortas (Soricidae, *Cryptotis*) con base en dos ejemplares de museo colectados en la selva Lacandona, Chiapas, en el sur de México. La nueva especie se puede distinguir de otras especies del género por una combinación de características que incluye la coloración del pelaje, el tamaño, caracteres dentales, craneales, postcraneales y distancias genéticas. El nuevo taxón

podría estar relacionado al grupo de especies *Cryptotis nigrescens*, cuyas especies habitan desde el sur de México hasta las montañas de Colombia. El descubrimiento es particularmente notable ya que la especie nueva habita en tierras bajas (cerca de los 90 m), mientras que la mayoría de las especies en la región están restringidas a elevaciones mayores a los 1000 m. La única localidad para la nueva especie descrita se ubica en la selva Lacandona, una de las últimas áreas al sur de México con vegetación tropical que permanecen sin alterar. La localidad tipo se encuentra en una zona protegida por el gobierno federal mexicano, ya que es parte de la Zona Arqueológica Yaxchilán, ubicada en la frontera entre México y Guatemala.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the following curators and collection managers for the facilities offered to examine specimens in the collections under their care: N. B. Simmons, R. S. Voss, and E. Westwig (AMNH); R. C.

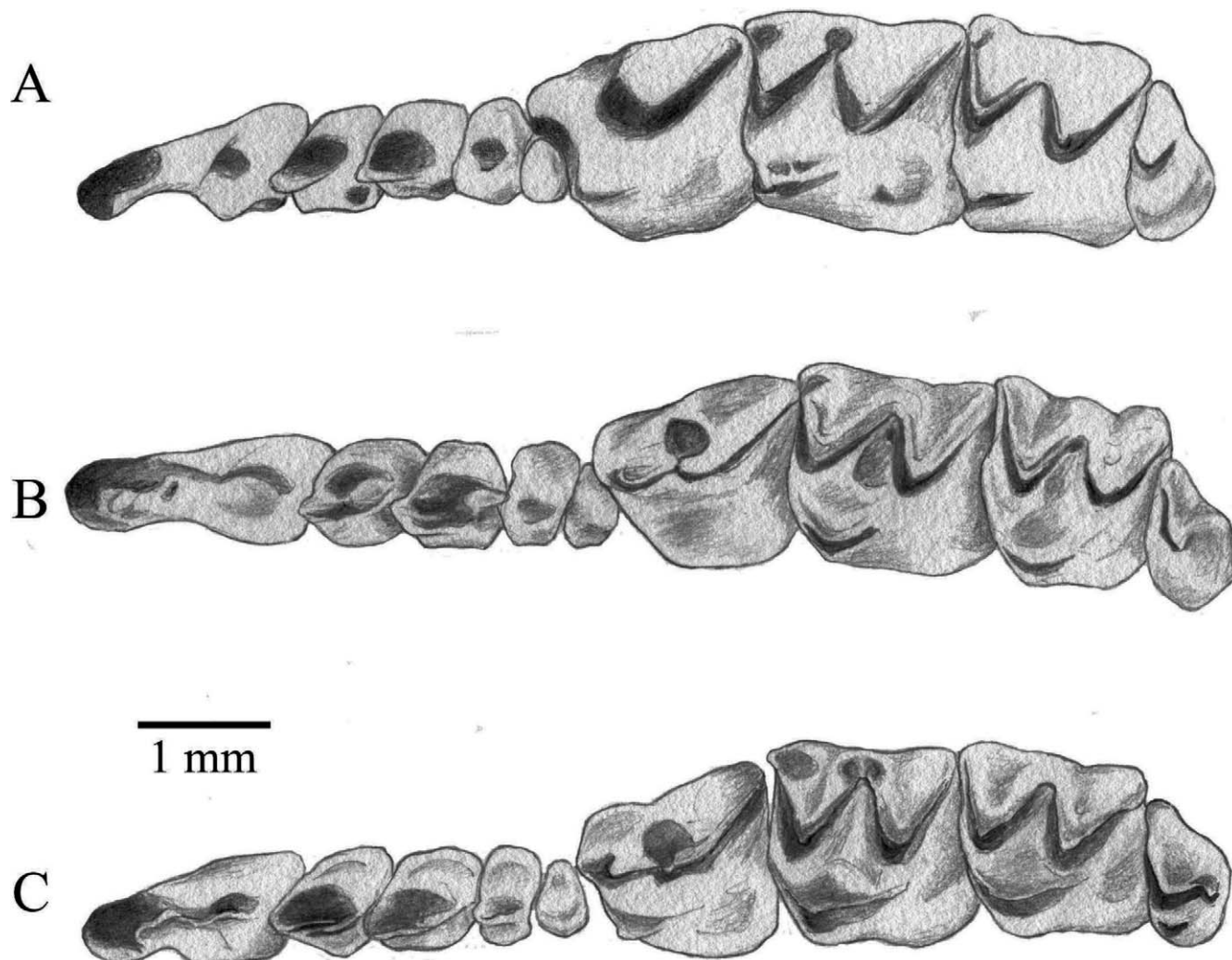


Fig. 6.—Comparison of the left upper tooth row among A) *Cryptotis merriami* (KU 84365), B) *C. mayensis* (ECO-SC-M 2358), and C) *C. lacandonensis* (MZFC 7107).

Dowler (ASNHC); P. D. Jenkins, R. Portela M., and L. Tomsett (BMNH); L. F. Baptista (CAS); S. McLaren and J. R. Wible (CMNH); Fernando A. Cervantes (CNMA); Consuelo Lorenzo (ECO-SC-M); S. T. Álvarez (ENCB), L. R. Heaney, B. D. Patterson, and W. S. Stanley (FMNH); R. M. Timm (KU); J. M. Chupasko (MCZ); S. Jansa (MMNH); G. Pothet, M. Tranier, and C. Denys (MNHN); A. Engilis, Jr. (WFB); F. Spitzenberger (NMW); M. D. Engstrom (ROM); G. Storch (SMF); G. D. Schrimper (SUD); J. Ramirez-Pulido and N. González-Ruiz (UAMI); S. Betancourt (UADY); P. Myers (UMMZ); S. G. Pérez (USAC); and S. Peurach (USNM). We express our gratitude to M. García-Varela and C. Pinacho for facilitating use of the molecular lab, C. Loyola for her assistance with the production of photographs, and E. Esparza for drawing the upper tooth row. S. Ortega-García provided invaluable support with database of shrews. We thank O. F. Francke for comments on Lacandona's biodiversity. LG is grateful to Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM), and Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACYT) for grants and fellowships. Funding for the biological data cleaning was provided by Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, FB1587/JM044/12). L. Carraway and an anonymous reviewer provided useful feedback on a previous version of our manuscript. Any use of trade, product, or firm names is for

descriptive purposes only and does not imply endorsement by the United States government.

SUPPORTING INFORMATION

SUPPLEMENTAL DATA 1. Appendix III—Specimens used in molecular analyses. Available from GenBank (Benson et al. 2013); codes are in parentheses. Appendix V—List of environmental and topographical variables used to estimate the potential distribution. For each species the variables selected on the basis of the PCA are listed. Found at DOI: <http://dx.doi.org/10.1644/14-MAMM-A-018.S1> (16 KB DOC)

SUPPLEMENTAL DATA 2. Appendix IV—Localities used to generate the species distribution models. Found at DOI: [10.1644/14-MAMM-A-018.S2](http://dx.doi.org/10.1644/14-MAMM-A-018.S2) (43 KB XLS)

LITERATURE CITED

ALTSCHUL, S. F., W. GISH, W. MILLER, E. W. MYERS, AND D. J. LIPMAN. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215:403–410.

- ARITA, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology* 66:83–97.
- BAKER, R. J., AND R. D. BRADLEY. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy* 87:643–662.
- BENSON, D. A., ET AL. 2013. GenBank. Nucleic Acids Research 41:D36–D42. Database available from NCBI home page: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Accessed 25 November 2013.
- CARRAWAY, L. 2007. Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. Monographs of the Western North American Naturalist 3:1–91.
- CARRAWAY, L. 2009. Determining sex of *Sorex* shrews (Soricomorpha: Soricidae). *American Midland Naturalist* 162:87–97.
- CHOATE, J. 1970. Systematics and zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas Publications. Museum of Natural History 19:195–317.
- DELGADILLO M. C., AND S. Á. CÁRDENAS. 2002. The Lacandon Forest (Chiapas, Mexico): a benchmark area for tropical mosses. *Bryologist* 105:327–333.
- DOMÍNGUEZ-VÁZQUEZ, G., G. A. ISLEBE, AND R. VILLANUEVA-GUTIÉRREZ. 2004. Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 131:105–116.
- ENGLISH, A., R. E. COLE, AND T. M. CARO. 2012. Small mammal survey of Chiquibul Forest Reserve, Maya Mountains, Belize, 2001. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 308:1–23.
- ESCOBEDO-MORALES, L. A., L. LEÓN-PANIAGUA, J. ARROYO-CABRALES, AND F. GREENAWAY. 2006. Distributional records for mammals from Chiapas, Mexico. *Southwestern Naturalist* 51:269–272.
- ESCOBEDO-MORALES, L. A., L. LEÓN-PANIAGUA, J. ARROYO-CABRALES, AND O. POLACO. 2005. Diversidad y abundancia de los mamíferos de Yaxchilán, Municipio de Ocosingo, Chiapas. Pp. 283–298 in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero and R. Medellín, eds.). Instituto de Biología, UNAM, Instituto de Ecología, UNAM, y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico, D. F.
- ESRI (ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESOURCE INSTITUTE). 1999–2010. ArcMap 10.0. ESRI, Redlands, California.
- FISCHER [VON WALDHEIM], G. 1814. *Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Volumen tertium. Quadrupedum reliquorum, cetorum et monitrymatum descriptionem continens.* Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, Moscow, Russia.
- FRANCKE, O. F. 2007. Alacranes (Arachnida: Scorpiones) de Frontera Corozal, en la selva lacandona, Chiapas, Mexico, con la descripción de una nueva especie de *Diplocentrus* (Diplocentridae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:69–77.
- GENEIOUS TRIAL 6.1.6. 2013. Created by Biomatters. Available from: <http://www.geneious.com/>. Accessed 24 August 2013.
- GUEVARA, L., AND F. A. CERVANTES. 2013. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. *Acta Theriologica* 59:233–242.
- GUEVARA, L., C. LORENZO, S. ORTEGA-GARCÍA, AND V. SÁNCHEZ-CORDERO. In press. Noteworthy records of an endemic shrew from Mexico (Mammalia, Soricomorpha, *Cryptotis griseoventris*), with comments on taxonomy. *Mammalia*.
- GUTIÉRREZ-GARCÍA, T. A., AND E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ. 2012. Biogeographically dynamic genetic structure bridging two continents in the monotypic Central American rodent *Otodylomys phyllotis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 107:593–610.
- HUMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- INEGI, CONABIO, AND INE. 2008. Ecorregiones terrestres de Mexico. Escala 1:1,000,000. Mexico.
- IRWIN, D. M., T. D. KOCHER, AND A. C. WILSON. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution* 32:128–144.
- KRETZOL, Y. M. 1965. *Drepanosorex-neu deffiniert.* *Veterebrata Hungarica* 7:117–129.
- MARTÍNEZ, E., AND C. H. RAMOS. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): una nueva familia de Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:128–135.
- MEDELLÍN, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 3:780–799.
- MURIE, A. 1935. Mammals from Guatemala and British Honduras. University of Michigan Museum of Zoology Miscellaneous Publications 26:1–30.
- OHDAKI, S. D., ET AL. 2006. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology (London)* 270:177–191.
- OLGUÍN-MONROY, H. C., C. GUTIÉRREZ-BLANDO, C. A. RÍOS-MUÑOZ, L. LEÓN-PANIAGUA, AND A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2013. Regionalización biogeográfica de la mastofauna de los bosques tropicales perennifolios de Mesoamérica. *Revista de Biología Tropical* 61:937–969.
- PETERSON, A. T., J. SOBERÓN, AND V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–1267.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- POMEL, A. 1848. *Etudes sur les carnassiers insectivores (Extrait). Seconde partie. Classification des insectivores.* *Archives des Sciences Physiques et Naturelles, Genève* 9:244–251.
- QUIROGA-CARMONA, M. 2013. Una nueva especie de musaraña del género *Cryptotis* (Soricomorpha: Soricidae) de la serranía del litoral en el norte de Venezuela. *Mastozoológica Neotropical* 20:123–137.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., A. CASTILLO-MORALES, A. SALAME-MÉNDEZ, AND A. CASTRO-CAMPILLO. 2004. Características morfológicas y morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20:9–37.
- REED, C. A. 1951. Locomotion and appendicular anatomy in three soricoid insectivores. *American Midland Naturalist* 45:513–671.
- RIDGWAY, R. 1912. *Color standards and color nomenclature.* Published by the author, Washington, D.C.
- RZEDOWSKI, J. 2006. *Vegetación de Mexico. 1ra. Edición digital.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mexico.
- SCHUTZMAN, B., AND A. P. VOVIDES. 1998. A new *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales) from eastern Chiapas, Mexico. *Novon* 8:441–446.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149–177.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome *b*. *Journal of Mammalian Evolution* 6:89–128.
- STATSOFT INC. 2005. STATISTICA (data analysis software system) version 7.1. Available from <http://www.statsoft.com/>
- TAMURA, K., D. PETERSON, N. PETERSON, G. STECHER, M. NEI, AND S. KUMAR. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum

- parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731–2739.
- VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E., AND H. T. ARITA. 2010. The Yucatan peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33:212–219.
- VERDIN, K. L. 2011. ISLSCP II HYDRO1k Elevation-derived products. In Hall ISLSCP Initiative II collection (G. Forrest, G. Collatz, B. Meeson, S. Los, E. Brown de Colstoun, and D. Landis, eds.). Data set. Available on-line [http://daac.ornl.gov/] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee. Accessed 15 November 2012.
- WILEY, E. O., AND R. L. MAYDEN. 2000. A defense of the evolutionary species concept. Pp. 198–208 in *Species concepts and phylogenetic theory: a debate* (Q. Wheeler and R. Meier, eds.). Columbia University Press, New York.
- WISZ, M. S., R. J. HIJMAN, J. LI, A. T. PETERSON, C. H. GRAHAM, AND A. GUIBAN. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14:763–773.
- WOODMAN, N. 1995. Morphological variation between Pleistocene and recent samples of *Cryptotis* (Insectivora: Soricidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy* 76:223–231.
- WOODMAN, N. 2005. Evolution and biogeography of Mexican small-eared shrews of the *Cryptotis mexicana*-group (Insectivora: Soricidae). Pp. 523–534 in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero and R. Medellín, eds.). Instituto de Biología, UNAM, Instituto de Ecología, UNAM, y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico, D. F.
- WOODMAN, N. 2010. Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. *Journal of Mammalogy* 91:566–579.
- WOODMAN, N. 2011. Patterns of morphological variation amongst semifossorial shrews in the highlands of Guatemala, with the description of a new species (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:1267–1288.
- WOODMAN, N., C. A. CUARTAS-CALLE, AND C. A. DELGADO-V. 2003. The humerus of *Cryptotis colombiana* and its bearing on the species' phylogenetic relationships (Soricomorpha: Soricidae). *Journal of Mammalogy* 84:832–839.
- WOODMAN, N., J. O. MATSON, T. J. MCCARTHY, R. P. ECKERLIN, W. BULMER, AND N. ORDÓÑEZ-GARZA. 2012. Distributional records of shrews (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from Northern Central America with the first record of *Sorex* from Honduras. *Annals of Carnegie Museum* 80:207–237.
- WOODMAN, N., AND R. TIMM. 1992. A new species of small-eared shrew, genus *Cryptotis* (Insectivora: Soricidae) from Honduras. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105:1–12.
- WOODMAN, N., AND R. TIMM. 1993. Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. *Fieldiana: Zoology* 4:1–30.
- WOODMAN, N., AND R. TIMM. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana: Zoology* 91:1–35.

Submitted 18 January 2014. Accepted 23 March 2014.

Associate Editor was Ryan W. Norris.

APPENDIX I

Craniomandibular variables from 7 species of *Cryptotis*. For the Lacandona shrew, the measurements from the holotype precede those of the paratype. Abbreviations of variables are described in “Materials and Methods.”

	<i>C. griseiventris</i>	<i>C. mexicanus</i>	<i>C. pueblensis</i>	<i>C. tropicalis</i>	<i>C. mayensis</i>	<i>C. merriami</i>	<i>C. lacandonensis</i>
HB							
Mean ± SD	78.3 ± 4.4	64.5 ± 4.8	65 ± 5	69 ± 7	65 ± 5	73 ± 9	78, 81
Range	71–85	54–74	53–74	53–78	55–76	60–101	
n	15	36	55	18	29	15	
TL							
Mean ± SD	28.6 ± 2.1	25.1 ± 2	22 ± 3	23 ± 2	28 ± 3	29.0 ± 3	33, 35
Range	24–31	21–29	14–27	18–29	21–33	24–34	
n	15	36	54	18	29	15	
TL/HB × 100							
Mean ± SD	37 ± 33	39 ± 3.5	34 ± 4	34 ± 4	43 ± 4	40 ± 5	43, 42
Range	31–42	32–50.0	26–43	25–41	30–49	29–48	
n	15	36	54	18	22	15	
CBL							
Mean ± SD	20.2 ± 0.4	18.1 ± 0.2	17.0 ± 0.5	17.9 ± 0.6	19.1 ± 0.5	19.6 ± 0.4	20.1, 20.5
Range	19.4–20.9	17.5–18.3	15.5–18.5	16.8–18.6	18.2–20.0	18.5–20.1	
n	11	36	98	16	24	12	
CB							
Mean ± SD	10.3 ± 0.3	8.5 ± 0.3	8.4 ± 0.2	8.8 ± 0.3	9.2 ± 0.3	9.5 ± 0.2	9.6, 9.7
Range	10.1–10.9	7.8–9.1	7.8–9.1	8.3–9.4	8.7–9.8	9.3–10.0	
n	9	33	92	16	22	12	
IO							
Mean ± SD	5.1 ± 0.2	4.1 ± 0.2	4.0 ± 0.2	4.2 ± 0.2	4.5 ± 0.2	4.7 ± 0.2	4.7, 4.8
Range	4.9–5.4	3.7–4.6	3.4–4.6	4.0–4.5	4.1–4.9	4.2–4.9	
n	12	34	110	7	34	16	

APPENDIX I.—Continued

	<i>C. griseoventris</i>	<i>C. mexicanus</i>	<i>C. pueblensis</i>	<i>C. tropicalis</i>	<i>C. mayensis</i>	<i>C. merriami</i>	<i>C. lacandonensis</i>
ZP							
Mean ± SD	2.1 ± 0.1	1.7 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.7 ± 0.1	2.3 ± 0.2	2.3 ± 0.2	2.7, 2.4
Range	1.9–2.4	1.4–2.0	1.1–2.0	1.4–2.0	1.7–2.7	2.0–2.6	
<i>n</i>	12	34	111	26	38	16	
M2B							
Mean ± SD	5.5 ± 0.2	5.0 ± 0.2	5.0 ± 0.3	5.4 ± 0.2	5.3 ± 0.3	5.7 ± 0.3	5.5, 5.4
Range	5.3–5.9	4.4–5.3	4.4–5.6	4.9–5.7	4.5–5.7	5.3–6.3	
<i>n</i>	12	34	110	26	36	16	
U3B							
Mean ± SD	3.0 ± 0.1	2.7 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.8 ± 0.1	3.0 ± 0.1	3.1 ± 0.1	3.1, 3.0
Range	2.8–3.1	2.1–3.1	2.2–3.1	2.6–2.9	2.8–3.3	3.0–3.3	
<i>n</i>	10	34	106	23	34	15	
U1B							
Mean ± SD	2.4 ± 0.1	2.3 ± 0.1	2.2 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.6 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.6, 2.6
Range	2.3–2.5	1.9–2.4	1.9–2.4	2.3–2.6	2.4–2.8	2.5–2.8	
<i>n</i>	10	32	106	23	32	15	
MTR							
Mean ± SD	5.2 ± 0.1	4.5 ± 0.1	4.4 ± 0.2	4.7 ± 0.1	5.0 ± 0.2	5.4 ± 0.2	5.3, 5.2
Range	4.9–5.5	4.1–4.8	3.8–4.8	4.5–5.0	4.6–5.5	5.1–5.6	
<i>n</i>	12	34	111	26	37	16	
TR							
Mean ± SD	7.7 ± 0.2	6.3 ± 0.2	6.2 ± 0.2	6.6 ± 0.2	7.3 ± 0.3	7.5 ± 0.2	7.7, 7.7
Range	7.3–8.2	5.8–6.8	5.3–6.8	6.3–6.9	6.8–8.0	7.1–7.9	
<i>n</i>	11	34	108	24	34	15	
PL							
Mean ± SD	8.9 ± 0.1	7.2 ± 0.2	7.0 ± 0.3	7.5 ± 0.2	8.5 ± 0.4	8.6 ± 0.3	9.1, 9.1
Range	8.6–9.1	6.6–7.6	6.1–7.6	6.9–7.8	7.8–9.1	8.1–9.1	
<i>n</i>	10	33	109	25	31	16	
HCP							
Mean ± SD	4.4 ± 0.1	4.2 ± 0.3	4.1 ± 0.3	4.3 ± 0.1	5.2 ± 0.2	5.0 ± 0.2	5.0, 5.2
Range	4.2–4.7	3.8–5.7	3.7–5.7	4.1–4.6	4.8–5.5	4.7–5.3	
<i>n</i>	11	34	108	25	38	18	
HAC							
Mean ± SD	3.7 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.5 ± 0.1	3.8 ± 0.2	3.7 ± 0.2	3.7, 3.5
Range	3.5–4.0	2.9–3.4	2.9–3.7	3.3–3.7	3.4–4.1	3.4–4.2	
<i>n</i>	11	34	108	25	38	18	
HCV							
Mean ± SD	2.7 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.6 ± 0.1	2.8 ± 0.2	2.8 ± 0.2	2.8, 2.7
Range	2.6–2.8	2.1–2.7	2.1–2.7	2.3–2.9	2.3–3.1	2.6–3.3	
<i>n</i>	11	34	108	25	38	18	
TRD							
Mean ± SD	6.1 ± 0.2	4.9 ± 0.2	4.8 ± 0.2	5.1 ± 0.2	5.5 ± 0.2	5.7 ± 0.3	5.6, 5.8
Range	5.8–6.3	4.3–5.2	4.3–5.2	4.8–5.4	5.0–6.0	5.5–6.6	
<i>n</i>	11	33	107	24	37	18	
LAM							
Mean ± SD	5.2 ± 0.2	4.3 ± 0.2	4.1 ± 0.2	4.4 ± 0.2	4.8 ± 0.2	4.8 ± 0.2	5.0, 5.0
Range	4.9–5.5	3.8–4.6	3.5–4.6	4.2–4.7	4.2–5.2	4.5–5.3	
<i>n</i>	10	32	108	25	38	18	

APPENDIX II

Specimens examined

Cryptotis griseoventris (12).—MEXICO: **Chiapas**; 0.95 km W Bazóm, Huixtán, 2,370 m, (ECO-SC-M 1023); San Cristóbal [= San Cristóbal de Las Casas], 2,400–2,900 m (USNM 75886–75894); Reserva Ecológica Huitepec, 5.5 km NW San Cristóbal de Las Casas, 2,400 m (ECO-SC-M 142); Cerro Tzontehuitz, 11 km NE San Cristóbal de Las Casas, San Juan Chamula, 2,890 m (ECO-SC-M 2051).

Cryptotis lacandonensis (2).—MEXICO: **Chiapas**; Yaxchilán Archaeological Site, Ocosingo, 90 m (MZFC 7107, 7168).

Cryptotis mayensis (38).—BELIZE: **Cayo District**; Baking Pot (BM 65.3881, 66.2333; ROM 37651); 3.3 km E, 1.1 km N Las Cuevas Research Station (WFB 4243, 4271); GUATEMALA: **Petén**: Cerro Cahuí (USAC 89); MEXICO: **Campeche**; 60 km SE Dzibalchén (19°10'N, 89°20'W; ASNHC 6071, ROM 96535); 7.5 km W Escárcega (ASNHC 1286); La Tuxpana, Champotón [= La Tuxpeña; a small port located ~30 mi. SW Campeche] (USNM 170862); **Quintana Roo**; 6 km S, 1.5 km W Tres Garantías (ASNHC 6441); 2 km SE Laguna Chichancanab [= Chickannaab] (ENCB 1240); **Yucatán**; Chichen-Itzá, ~75 ft (USNM 108087); 6 km S

Mérida (KU 91463); 0.5 Km SW Dzilán de Bravo, Dzilán de Bravo, 500 m (CNMA 23796–23801); 13 km W Peto (KU 143892); Chichén Itzá, Tinum (AMNH 91191; FMNH 63928); Centro Agrícola Molas, 14.6 km N Mérida (ECO-SC-M 2354–2356, 2358); Colonia Espino, Mérida (UADY 833); Zona Arqueológica Maya Dzibilchaltún (UADY 834–840); 2.5 km NW Dzityá (SUI 34688); Loltun (ANSHC 3245, 3246).

Cryptotis merriami (18).—GUATEMALA: **Alta Verapaz**; Cobán (BM 43.6.13.6, 43.9.15.4, 43.9.15.3, 7.1.1.34); San Pedro Carchá (ENCB 35699); Hacienda Concepción, Tukurú, 1,100 m (UMMZ 117845); 3 km S Tukurú, Finca Concepción (USNM 570108, 570112); Finca Xicacao (UMMZ 87869); **Baja Verapaz**; 9 km S Pasmola, between km 166 and 167 on Ca-14, Hotel Country Delights (USNM 570122); **Huehuetenango**; Hacienda Santa Gregoria, Barillas (UMMZ 117844); Jacaltenango (USNM 77020, 77048–77050); **Izabal**; Río Bobos, 13.45 km S, 12.4 km E Morales (CM 118752); **Zacapa**; 9.5 km NW Gualan, El Limo, Sierra de las Minas (USNM 570049); no locality (MNHN 1962–2895).

Cryptotis mexicanus (36).—MEXICO: **Oaxaca**; Cerro Zempoaltepetl, 4.5 km N Santa María Yacochi, Totontepec Villa de Morelos (CNMA 29989); 1 km NE La Cumbre, Santa Catarina Ixtepeji (CNMA 43051, 43061); Llano de las Flores, San Juan Atepec (KU 121686); 6.5 km ESE Santa María Yavesía, Santa Catarina Lachatao (MZFC 8050); Puerto de la Soledad, Teotitlán de Flores Magón (MZFC 8353–8354); Cerro San Felipe (USNM 68310, 68314); Cerro Zempoaltepetl, Santa María Yacochi, Santa María Tlahuitoltepec (USNM 68549); Reyes, Santos Reyes Pápalo (USNM 69604, 69606–69608); **Puebla**; 15 km N Tlaxco, Chignahuapan (UAMI 2937, 2944, 2947, 2949); 2 km S Tlacuilotepec, Tlacuilotepec (UAMI 5679); Huauchinango, Huauchinango (USNM 92712); **Veracruz**; 0.5 km N Puerto del Aire, Acultzingo (CNMA 42746, 42749); 0.5 km S Puerto del Aire, Acultzingo (CNMA 42733, 42738, 42741, 42754); 0.625 km N Puerto del Aire, Acultzingo (CNMA 42731–42732); El Sumidero, Acultzingo (CNMA 41953); Las Vigas, Las Vigas de Ramírez (KU 29529, 29531, 29536, 29538, 29544–29545); Xico, Xico (USNM 55076).

Cryptotis pueblensis (111).—MEXICO: **Chiapas**; 8.6 mi SW San Cristóbal de las Casas, Zinacantán (CAS 13949–13950); Huixtla, Huixtla (CNMA 8010); 25 km S, 21 km W Comitán, Tzimol (ENCB 6861); 1 mi S Pueblo Nuevo Solistahuacán, Jilotol (KU 83943); Yajalón (USNM 75895); Valle de Comitán (USNM 77019); **Mexico**; Ex-Lago De Texcoco, 4 km S, 12 km W Texcoco (UAMI 9711–9715,

9721, 9724–9730, 9733–9737, 9739–9743, 9746, 9753–9754, 9768, 9775–9776, 9779–9780, 9782); **Oaxaca**; Las Cuevas, Santiago Lachiguiri (AMNH 145838); Juquila, San Gabriel Mixtepec (AMNH 189436); San Agustín Loxichia, Pochutla, San Agustín Loxichia (AMNH 213757); km 178 Puerto Ángel Road, Río Jalatengo Camp, 4275 ft (CAS 14070, 14074); km 123 (from Highway 110), Putla-Tlaxiaco Road (CAS 14073); 4 km W San Gabriel Mixtepec (CAS 14942–14943); 1.5 km NE Santa Rosa, Santiago Jamiltepec (CNMA 44691, 44693–44694, 44698, 44701); km 193 Oaxaca-Puerto Escondido Road, 2.25 km NE San Gabriel Mixtepec (CNMA 44704–44705, 44707–44709, 44711, 44713, 44715–44717); 20 mi S, 5 mi E Sola de Vega (KU 99547); 27 km (by road) S Juchatengo, 1850 m (KU 121662); 4.5 km N Santa María de Albarradas (KU 143596); Tuxtepec, San Juan Bautista Tuxtepec (USNM 65425); Choapam, San Juan Comaltepec (USNM 68555); Juquila (USNM 71265, 71447–71448, 71450, 71452–71453); **Puebla**; Villa Juárez, 3300 ft (ENCB 457); Huauchinango (USNM 92719–92721); Metlaltoyuca (USNM 93106); **Veracruz**; 3 mi SW Martínez de la Torre (MMNH 4378); Sihuapán, Sierra de Los Tuxtlas, 5 km E San Andrés Tuxtla, San Andrés Tuxtla (CNMA 13913); 3.25 km NE Calcahualco (CNMA 44719–44721); Potrero Viejo, 1700 ft (KU 12629); 5 km N Xalapa, 4500 ft (KU 19094); 7 km NNW Cerro Gordo, Emiliano Zapata (KU 23415–23417); 1 km E Mecayucan, Cotaxtla (KU 23418); Teocelo, Teocelo (KU 29521, 29523); Texolo (Teocelo) (MCZ B9895-B9902); 7 km W El Brinco, Papantla (KU 29522); 5 Km N Huatusco, Huatusco (UAMI 13236); Xico [=Jico] (USNM 55062, 55065, 55080–55081, 55085–55086); Orizaba (USNM 58274–58275, 58284); Catemaco (USNM 65426).

Cryptotis tropicalis (26).—BELIZE: **Cayo District**; Mountain Pine Ridge, 12 mi S Cayo (UMMZ 63008–63011). GUATEMALA: no locality (BMNH 71.11.28.1; NMW 12090); **Alta Verapaz**; Cobán (BMNH 43.6.13.5, 7.1.1.33); **Guatemala**; Guatemala City (USAC 4175); **Huehuetenango**; La Trinidad (USNM 570435); **Sololá**; Panajachel, 4900 ft (AMNH 74295–74301); **Santa Rosa**; 6 Km N La Avellana, Taxisco (AMNH 244327). MEXICO: “Mexico” (MNHN 1869-152); **Chiapas**; Finca Prusia, 1,110 m (UNAM 18, 170); Liquidambar (SMF 11477a); Barranca de Río Malá, Volcán Tacaná (UNAM 9063); Reserva de la Biosfera El Triunfo, 0.75 Km NNE Finca Prusia, Ángel Albino Corzo (CNMA 44751); Reserva de la Biosfera El Triunfo, Finca Prusia, Ángel Albino Corzo (CNMA 44752, 44756).

Short Note

Lázaro Guevara, Consuelo Lorenzo, Stephanie Ortega-García and Víctor Sánchez-Cordero*

Noteworthy records of an endemic shrew from Mexico (Mammalia, Soricomorpha, *Cryptotis griseoventris*), with comments on taxonomy

Abstract: The broad-clawed shrew *Cryptotis griseoventris* Jackson, 1933, is poorly known ecologically and behaviorally because distributional records are relatively scarce. Here, we provide new records based on 11 specimens deposited in mammal collections, more than 50 years since the last confirmed record. Historical records and specimens are reexamined and discussed. We suggest that *C. griseoventris* occurs in a small area (<5000 km²) above 2100 m dominated by pine oak and cloud forests in Los Altos de Chiapas, Mexico, and is likely endangered due to habitat deforestation. We also describe the humerus, a useful structure to delimit species and reconstruct phylogenetic relationships within the genus *Cryptotis*. The morphology of their humerus corroborates its taxonomic relatedness with the *Cryptotis goldmani* species group and yields a more comprehensive knowledge of the ecology and evolution within this group.

Keywords: Central America; *Cryptotis griseoventris*; Eulipotyphla; highlands; small-eared shrews; Soricidae.

*Corresponding author: Víctor Sánchez-Cordero, Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510 México, Distrito Federal, Mexico, e-mail: victor@ib.unam.mx

Lázaro Guevara: Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510 México, Distrito Federal, Mexico; and Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, Mexico

Consuelo Lorenzo: Departamento Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de Las Casas, Carretera Panamericana y Periférico Sur, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, Mexico

Stephanie Ortega-García: Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510 México, Distrito Federal, Mexico

With nearly 35 species, shrews (Eulipotyphla, Soricidae) account for 7% of terrestrial mammals in Mexico, but basic information about geographical distribution and natural history is limited (Ramírez-Pulido et al. 2005, Carraway 2007). In addition, few museum specimens and scarce distributional records for several species make it difficult to assess this component of soricid communities in Central America (Cervantes et al. 2008). One of these cases is *Cryptotis griseoventris* Jackson, 1933 a member of the *Cryptotis goldmani* species group (Woodman and Timm, 1999), commonly known as broad-clawed shrews (Woodman 2010). This group is characterized by modifications of the forelimb that include massive humeri with enlarged processes and elongated and broadened foreclaws (Woodman 2010, 2011a). Until recently, this broad-clawed shrew was known to occur in high-elevation forests dominated by pine and fir- and oak-dominated cloud forests from Mexico and Guatemala (Goldman 1951, Woodman and Timm 1999).

Cryptotis griseoventris has been known from nine specimens obtained by E.W. Nelson and E.A. Goldman in 1895 in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, Mexico (National Museum of Natural History, USNM 75886–75894) and one specimen collected by Francis L. Burnett in 1956 at 9.6 km SE of the same locality (Harvard University, MCZ 48061; Figure 1). Another series was originally collected in Todos Santos Cuchumatán in Sierra de los Cuchumatanes, Guatemala, in 1894–1895 (Woodman and Timm 1999); however, these specimens were recently recognized as a new species, *Cryptotis mam* Woodman 2010 (Figure 1). In addition, Carraway (2007) identified four specimens from owl pellets collected in Kagchiná Volcano, 3.5 km N of Las Margaritas, Chiapas (Museum of the High Plains, Fort Hays State University, MHP 8779). However, these specimens may be referred to as *Cryptotis merriami* Choate, 1970 (Choate 1970, Woodman and Timm 1993, Woodman 2011b). An additional recent record consists of two specimens collected in Yaxchilán, Chiapas, in a lowland area named Selva Lacandona (Museo de

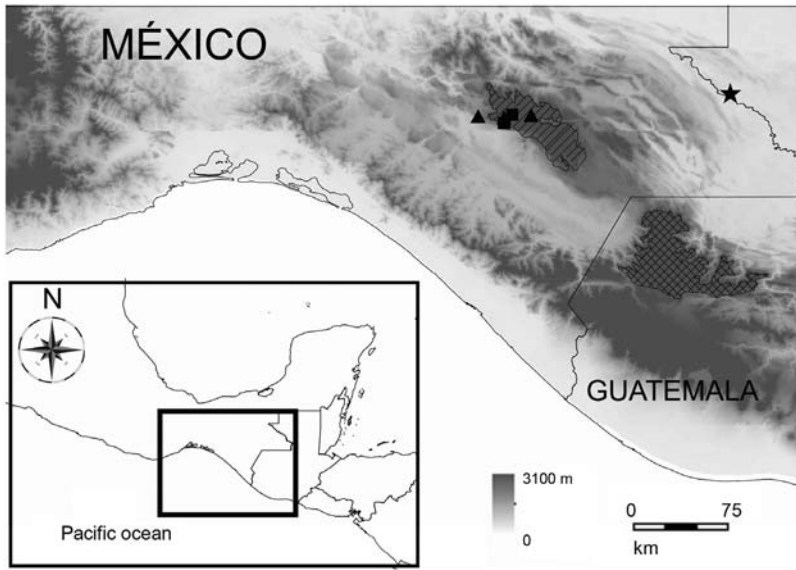


Figure 1 Distribution of *Cryptotis griseoventris* according to IUCN in Mexico (single hatch) and *C. mam* in Guatemala (crosshatch) (see Woodman et al. 2008, Woodman 2010, IUCN 2012). Squares indicate records previously confirmed in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, and triangles are new records in Zinacantán, Huixtán, and San Juan Chamula, Chiapas; star represents two misidentified specimens from Yaxchilán, Chiapas.

Zoología “Alfonso L. Herrera”, MZFC, collector numbers, Arturo Escobedo Morales, AEM 177 and 265; Escobedo-Morales et al. 2006).

As part of a systematic study of the *Cryptotis* genus, we identified 11 recent adult specimens of *Cryptotis griseoventris* near the type locality, in San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Three specimens were collected in a cloud forest during 1993, near San Cristóbal de Las Casas, and represent records previously confirmed, but unpublished (El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, ECO-SC-M 141-142; Colección Nacional de Mamíferos, Universidad Nacional Autónoma de México [UNAM] CNMA 42919). New records are represented by six specimens collected in the municipality of Zinacantán during 1994 (Colección Zoológica Regional Mammalia, Instituto de Historia Natural y Ecología, CZRMA 1292) and 2009 (ECO-SC-M 2177-2181), both occurring in a cloud forest; one specimen collected in a pine-oak forest in Huixtán in 2000 (ECO SC-M-1023); and one specimen collected in a cloud forest in San Juan Chamula in 2008 (ECO-SC-M 2051) (Figure 1). All specimens have large forepaws and claws relative to body size. The color of dorsal pelage is clove brown to mummy brown, and ventral pelage is slightly paler than dorsum. The fourth upper unicuspid (U4), partially visible in labial view of the rostrum and the anterior border of zygomatic plate, is aligned with the metastyle of the first upper molar (M1) and the parastyle of the second upper molar (M2); the coronoid process forms an obtuse angle with the mandibular tooth row (Figure 2).

The third upper molar (M3) shows paracrista, paracone, precentrocrista, mesostyle, usually postcentrocrista, and a protocone, well developed and pigmented. Specimens are larger relative to the average of the genus *Cryptotis* in the following cranial measurements (mean values in mm

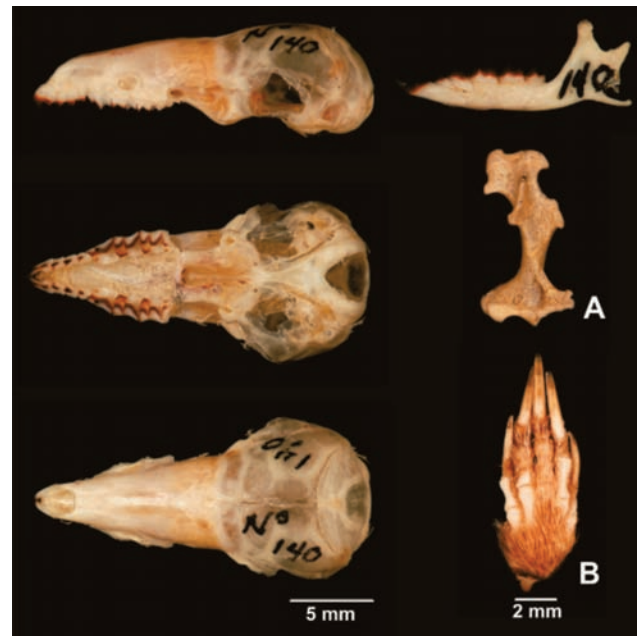


Figure 2 Skull, left mandible, humerus (A) and forepaw (B) of *Cryptotis griseoventris* (CNMA 42919, donated by ECO-SC-M 140). Scales are 5 mm for the skull and mandible and 2 mm for the humerus and forepaw (photograph by C. Loyola).

of four female specimens with digital caliper; ECO-SC-M 142, 1023, and 2051; CNMA 42919): condylobasal length (20.5), cranial breadth (10.9), breadth of zygomatic plate (2.2), breadth across second upper molars (5.7), breadth across third unicuspid (3.1), breadth across first unicuspid (2.5), palatal length (9.0), length of upper molariform teeth (5.2), length through the maxillary tooth row (7.6), height of coronoid process (4.5), height of condylar height (2.7), height of articular process (3.9), and length of mandibular toothrow (6.1). These characteristics match with the description of *C. griseoventris* (Woodman and Timm 1999, Woodman 2010) and were confirmed by comparison with the specimens of the type series.

After our reevaluation of specimens collected in Yaxchilán, Chiapas (Escobedo-Morales et al. 2006), we found that with the exception of body size, the specimens do not show the typical characteristics of *Cryptotis griseoventris* (see *C. griseoventris* description above). In both specimens, the anterior border of the zygomatic plate is aligned with the mesostyle of M1 in labial view, the coronoid process forms a right angle with the mandibular tooth row, and the length of the third claw measured 1.78 and 1.90 mm, respectively, which was smaller than expected for *C. griseoventris*, which is 2.3–3.1 mm (Woodman 2011a). In addition, its presence in the lowland from Chiapas (≤ 90 m) is surprising since the *Cryptotis goldmani* species group has been reported only from the highlands (Figure 1; Woodman and Timm 1999). Therefore, on the basis of their morphology and habitat, we conclude that specimens from Selva Lacandona do not belong to *C. griseoventris*. At present, we are studying their specific identity. In summary, the 11 specimens presented in this research are the only records confirmed since the specimen collected by F.L. Burnett more than 50 years ago.

We also examined the shape of the humerus in five specimens (ECO-SC-M 142, 1023, and 2051; CNMA 42919; CZRMA 1292). It is worth noting that researches on the morphology of the humerus in *Cryptotis* have produced valuable information to discriminate among species and to infer phylogenetic relationships (Woodman and Timm 1999, Woodman 2010). Unfortunately, few postcranial skeletons of shrews are available for study (Woodman and Stephens 2010). In fact, previous to our study, the humerus of *Cryptotis griseoventris* was unknown (Woodman 2010, 2011a). We observed that the humerus is massive, long, and wide, with elongated processes, and the lower edges of teres tubercle and pectoral process are aligned at the same level in anterior view. The medial and lateral epicondyles are prominent and elongated (Figure 2).

The morphology of the humerus of *Cryptotis griseoventris* is similar to that of *Cryptotis goodwini* Jackson,

1933, and *Cryptotis mam*, corroborating its taxonomic relatedness with the *Cryptotis goldmani* species group (Woodman 2010). It is likely that such morphology provides *C. griseoventris* and the other species in the *C. goldmani* group an advantage to dig and forage for subterranean invertebrates (Woodman 2010). Other species of shrews that coexist with *C. griseoventris* are *Cryptotis parvus pueblensis* Jackson, 1933, *Sorex veraepacis chiapensis* Jackson, 1925, and *Sorex stizodon* Merriam, 1895 (Carraway 2007). These species have a smaller body size and reduced forelimbs relative to *C. griseoventris*. Therefore, *C. griseoventris* is the only species in the shrew community in Los Altos de Chiapas with these remarkable morphological characteristics in the forelimbs.

Currently, *Cryptotis griseoventris* is listed as vulnerable on the Red List of Threatened Species due to its reduced distribution of $<20,000$ km² in an area with high levels of habitat destruction (Woodman et al. 2008). However, the reidentification of specimens from Yaxchilán, Chiapas, and the recent description of *Cryptotis mam* as a new species in Guatemala leave *C. griseoventris* as a species with a highly restricted distribution above 2100 m in the region of Los Altos de Chiapas, Mexico. Pine-oak forests in Los Altos de Chiapas have been reduced by 20% due to habitat deforestation (Programa de Acción ante el Cambio Climático en el Estado de Chiapas 2011); therefore, the potential distribution of *C. griseoventris* may be even more restricted (<5000 km²). Our study provides evidence that *C. griseoventris* is more endangered than suggested by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) and should be included at risk of extinction by the Mexican government.

Specimens examined were the following: *Cryptotis griseoventris* (20, includes holotype) – Mexico: Chiapas: San Cristóbal (=San Cristóbal de Las Casas), 2400–2900 m, 16°44'12" N, 92°38'18" W (USNM 75886–75894); Parque Educativo San José Bocomtenelché, Brecha Corta Fuego, Zinacantán, 2333 m, 16°43'13.3" N, 92°42'05" W (ECO-SC-M 2177-2181); Reserva Ecológica Huitepec, 5.5 km NW San Cristóbal de Las Casas, 2400 m, 16°45'13.69" N, 92°40'54.84" W (ECO-SC-M 141-142; CNMA 42919); 0.95 km W Bazóm, Huixtán, 2370 m, 16°44'25.7" N, 92°29'29.9" W (ECO-SC-M 1023); Cerro Tzontehuitz, 11 km NE San Cristóbal de Las Casas, San Juan Chamula, 2890 m, 16°49'09" N, 92°34'50" W (ECO-SC-M 2051); San José Bocomtenelché, Zinacantán, 2380 m, 16°43'12" N y 92°42'03" W (CZRMA 1292). Additional record – 6 mi SE San Cristóbal de Las Casas, 2200 m, 16°41'04.722" N, 92°40'44.256" W (MCZ 48061). *Cryptotis* sp. (2) – Mexico: Chiapas: Yaxchilán, Zona Arqueológica Yaxchilán, 90 m, 16°53' N, 90°58' W (MZFC, collector numbers AEM 177 and 265).

Acknowledgments: The following curators and collection managers provided access to specimens: A. Riechers, CZRMA; S. Peurach and N. Woodman, USNM; L. León-Paniagua, MZFC; and F.A. Cervantes, CNMA. We thank C. Loyola for the photographs and H. Agüín for his assistance in Washington, DC. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments. The Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

Biodiversidad (CONABIO) provided financial support (project JM044/12). We also thank the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for grants and fellowships to LG.

Received June 1, 2013; accepted November 20, 2013; previously published online January 18, 2014

References

- Carraway, L. 2007. Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. Monogr. West N. Am. Nat. 3: 1–91.
- Cervantes, F.A., A. Montiel and A. García. 2008. Shrews (Mammalia, Soricomorpha) from Colima, Mexico. Southwest Nat. 53: 101–104.
- Choate, J. 1970. Systematics and zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas Publications. Mus. Nat. Hist. 19: 195–317.
- Escobedo-Morales, L.A., L. León-Paniagua, J. Arroyo-Cabreres and F. Greenaway. 2006. Distributional records for mammals from Chiapas, México. Southwest Nat. 51: 269–272.
- Goldman, E.A. 1951. Biological investigations in México. Smithsonian Miscellaneous Collections 115: 1–476.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2012. *Cryptotis griseoventris*. Spatial data. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Available at: <http://www.iucnredlist.org>. Accessed May 6, 2013.
- Programa de Acción ante el Cambio Climático en el Estado de Chiapas (PACC). 2011. Anexo técnico III Modelo de Deforestación del Estado de Chiapas. Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Available at: http://www2.inecc.gob.mx/sistemas/peacc/descargas/pacc_chiapas.pdf. Accessed May 14, 2013.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castillo-Morales, A. Salame-Méndez, A. Castro-Campillo and N. González-Ruíz. 2005. Variación y distribución de *Sorex* (Mammalia: Soricomorpha) del centro de México. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 3° Época 2: 178–192.
- Woodman, N. 2010. Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. J. Mammal. 91: 566–579.
- Woodman, N. 2011a. Nomenclatural notes and identification of small-eared shrews (Mammalia: genus *Cryptotis*) from Cobán, Guatemala, in The Natural History Museum, London. Proc. Biol. Soc. Washington 124: 249–258.
- Woodman, N. 2011b. Patterns of morphological variation amongst semifossorial shrews in the highlands of Guatemala, with the description of a new species (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae). Zool. J. Linn. Soc. 163: 1267–1288.
- Woodman, N. and R.B. Stephens. 2010. At the foot of the shrew: manus morphology distinguishes closely-related *Cryptotis goodwini* and *Cryptotis griseoventris* (Mammalia, Soricidae) in Central America. Biol. J. Linnean. Soc. 99: 118–134.
- Woodman, N. and R. Timm. 1993. Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. Fieldiana: Zoology 74: 1–30.
- Woodman, N. and R. Timm. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Fieldiana: Zoology 91: 1–35.
- Woodman, N., J. Matson, A.D. Cuarón and P.C. de Grammont. 2008. *Cryptotis griseoventris*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Available at: www.iucnredlist.org. Accessed May 5, 2013.

V

[A]ll of the differences which exist between species, whether in morphology, physiology, or ecology, in ways of behavior, or even in geographical distribution, have evolved, like the species themselves, in the course of phylogenesis.

Will Hennig

Capítulo I. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. Guevara, L. y F. A. Cervantes (2014).

Los estudios taxonómicos y filogenéticos previos del grupo *Cryptotis mexicanus* se han basado en el análisis de caracteres morfológicos, tanto craneales como postcraneales (*e. g.* Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Woodman 2005). Dichos estudios han contribuido a un mejor entendimiento de la taxonomía y evolución de este grupo de musarañas en Norte América. En este primer capítulo se presenta el artículo de investigación que propone una hipótesis filogenética con base en evidencia molecular entre diversas especies del género *Cryptotis*, con énfasis en el grupo de especies *Cryptotis mexicanus*. Para ello, se optó por la inclusión de muestras de las localidades tipo o tan cercanas a ellas como fuera posible. La planeación del estudio y la obtención de los datos para la publicación de este artículo se realizó como parte de mis estudios de maestría dentro del mismo Posgrado en Ciencias Biológicas, bajo la asesoría del Dr. Fernando A. Cervantes, curador de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM; mientras que parte de los análisis filogenéticos y la preparación completa del manuscrito se realizaron durante los estudios de doctorado. La presente hipótesis filogenética molecular, junto con los primeros estudios basados en morfología, son una base sólida para detectar relaciones inestables que podrían indicar incertidumbre en el límite taxonómico entre especies o linajes potencialmente divergentes que podrían representar a especies actualmente no reconocidas. Ambos puntos son retomados con detalle durante el capítulo III de la presente tesis.

Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica

Lázaro Guevara · Fernando A. Cervantes

Received: 15 April 2013 / Accepted: 5 August 2013 / Published online: 22 August 2013
© Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland 2013

Abstract *Cryptotis mexicanus* species group is the most diverse group of *Cryptotis* shrews in the Mesoamerican highlands (ca. 13 species). In México, eight endemic species occurs and several taxa are endangered. The species' limits and phylogenetic relationships of these taxa have been recently examined using morphology; nevertheless, little is known about phylogenetic relationships among *Cryptotis* species at the molecular level. Therefore, our research included a mitochondrial DNA marker as a source of additional information to corroborate taxonomic identification and produce a phylogenetic hypothesis of the *C. mexicanus* species group. We were particularly interested in the status of *Cryptotis magnus*, a species considered as relict on the basis of primitive characters. Based on the analyses of genetic sequences of a high number of *Cryptotis* species, outgroups, and phylogenetic analyses of parsimony and Bayesian inference, we confirmed that *Cryptotis* genus consists of different lineages that represent species groups. A detailed analysis suggests that *C. magnus* is a species that shares an evolutionary history with the *C. mexicanus* species group because it is imbedded within this group. In particular, our data strongly support that *C. magnus* and *Cryptotis phillipsii* are sister groups, a pair of species that inhabit allopatrically Southern México.

Keywords *Cryptotis magnus* · Highlands · México · mtDNA · Phylogenetics · Soricidae

Introduction

The genus *Cryptotis* (Soricidae, Blarinini) is a group of shrews found only in the New World, commonly known as small-eared shrews. This genus includes at least 35 species and most of them have a disjunct and restricted geographical distribution in highlands (Hall 1981; Hutterer 2005; Woodman 2011; Quiroga-Carmona 2013). Morphological studies have grouped these taxa in four species groups (Choate 1970; Woodman and Timm 1993, 1999, 2000; Woodman 2011): *Cryptotis mexicanus* group inhabits México and Central America, *Cryptotis thomasi* group in north of South America, *Cryptotis parvus* group in North America, and *Cryptotis nigrescens* group from México to north of South America (Fig. 1). Each species group has certain morphological characteristics, although they are not strictly synapomorphic traits (Woodman and Timm 1999; Woodman and Morgan 2005). Three other species, *Cryptotis magnus*, *Cryptotis gracilis*, and *Cryptotis andersi*, have an uncertain relationship and they are known as relict species due to their complex combination of characters and small geographic distribution (Choate 1970).

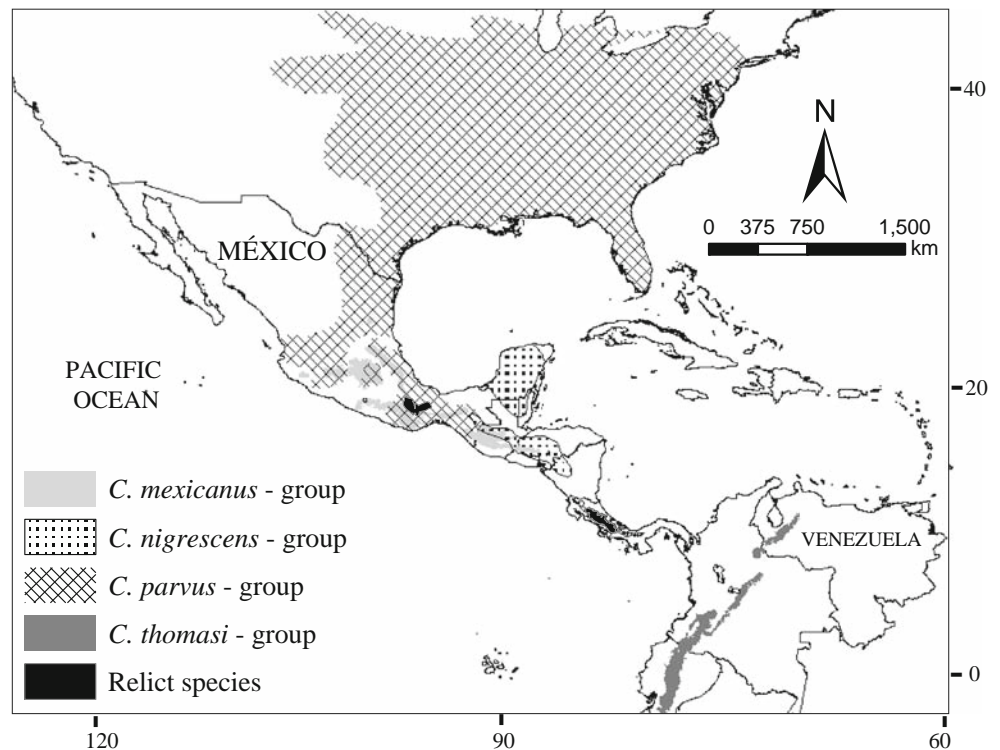
C. mexicanus group is the most diverse species group (ca. 13 species; Woodman 2011), eight of which are endemic to México (Ramírez-Pulido et al. 2005; Carraway 2007). This group is mainly distributed in montane wet forests and cloud forests of Mesoamérica. Given their semifossorial habits (Woodman 2011), several species are extremely difficult to collect and, therefore, poorly represented in mammal collections (Ramírez-Pulido et al. 2004). Moreover, within the *C. mexicanus* species group, the cranial characters are relatively homogeneous (Choate 1970). These conditions have hampered ecological and taxonomic research on Mesoamerican shrews. Nevertheless, the humeri and claws of the species exhibit highly distinctive qualitative characters (Woodman and Timm 1999; Woodman 2005). Taxa display different stages of development in anterior and posterior paws, humeri, distal phalanges, and metacarpal bones that are useful in

Communicated by: Allan McDevitt

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s13364-013-0165-6) contains supplementary material, which is available to authorized users.

L. Guevara (✉) · F. A. Cervantes
Colección Nacional de Mamíferos, Departamento de Zoología,
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-153, 04510 Mexico, Distrito Federal, Mexico
e-mail: llg@ibunam2.ibiologia.unam.mx

Fig. 1 Distribution of four informal groupings and relict species of small-eared shrews of New World genus *Cryptotis*



distinguishing among species (Woodman and Timm 1999; Woodman et al. 2003; Woodman and Morgan 2005).

Research by Woodman and Timm (1999) and Woodman (2005, 2011) on morphology and phylogeny of Mexican shrews pointed out that a subset of the *C. mexicanus* group, known as the broad-clawed shrews or *Cryptotis goldmani* group includes the largest species which show remarkable forelimb modifications. This subset contains *Cryptotis alticolus*, *C. goldmani*, *Cryptotis goodwini*, *Cryptotis griseoventris*, *Cryptotis peregrinus*, *Cryptotis magnimanus*, *Cryptotis mam*, *Cryptotis lacertosus*, and *Cryptotis oreoryctes* (Woodman 2010, 2011). Nearly all of these species are distributed east of the Isthmus of Tehuantepec (Carraway 2007; Woodman 2011), an arid lowland that is considered a geographical barrier for several groups of small mammals that typically dwell cloud forests in Mesoamérica (Fig. 2). The remaining species, *C. mexicanus*, *Cryptotis nelsoni*, *Cryptotis obscurus*, and *Cryptotis phillipsii* are distributed almost exclusively west of the Isthmus and are characterized by forelimbs narrower and shorter (Woodman 2005) and may be more closely related to each other than to *C. goldmani* subset (Choate 1970; Woodman 2005).

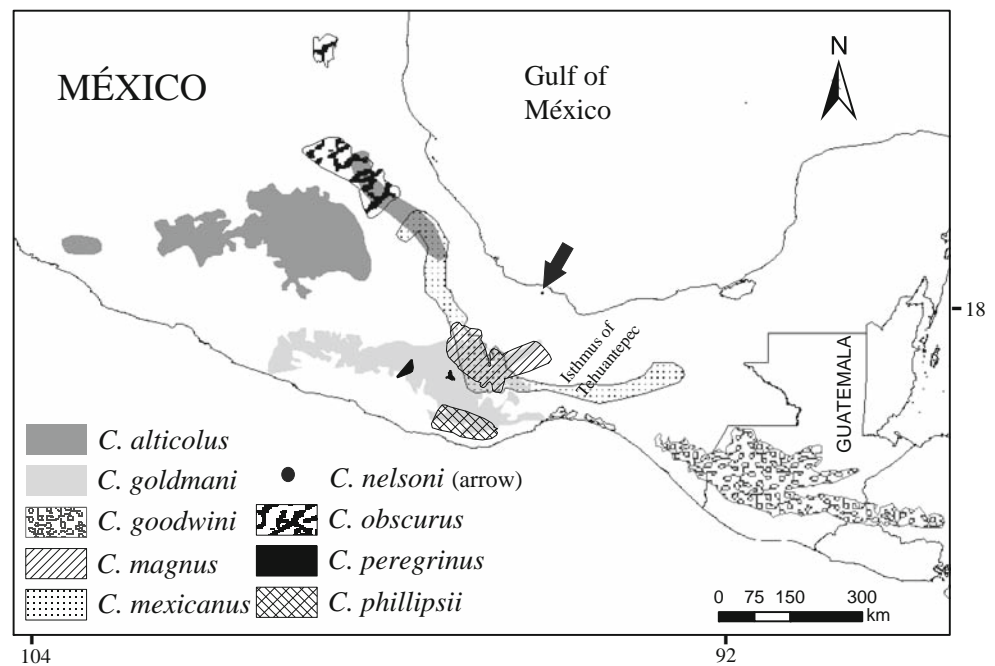
Previously, *C. mexicanus* was a polytypic species consisting of four subspecies (*C. mexicanus mexicanus*, *C. mexicanus nelsoni*, *C. mexicanus obscurus*, and *C. mexicanus peregrinus*; Choate 1970). Later, a reevaluation indicated that the subspecies were well-differentiated taxa and therefore recognized as species (Woodman and Timm 1999). Soon thereafter, a

comparison of cranial, external, and postcranial characters of *C. peregrinus* populations from southern México showed significant intraspecific variation; *C. phillipsii* was recognized as a distinct species (Woodman and Timm 2000). Consequently, *C. peregrinus* was moved to *C. goldmani* subset and *C. phillipsii* was related to *C. mexicanus*, *C. nelsoni*, and *C. obscurus* (Woodman and Timm 2000; Woodman 2005).

It has also been mentioned that the big Mexican small-eared shrew, *C. magnus*, could be related to *C. mexicanus* species group (Woodman 2005; Woodman and Croft 2005). The most conspicuous features of this shrew are its long tail, a massive skull, and bulbous dentition (Choate 1970; Robertson and Rickart 1975). Due to these characteristics, *C. magnus* was initially classified as a “relict” species (Choate 1970). Later, it was proposed that *C. magnus* could be part of the *C. nigrescens* group (Woodman and Timm 1993), but no evidence was provided to support this hypothesis. After a phylogenetic analysis, Woodman (2005) suggested that *C. magnus* has a close relationship with the base of the *C. mexicanus* group, but he decided to place *C. magnus* separated from this species group. Accordingly, the evidence indicates that their phylogenetic relationships are uncertain.

To date, the phylogenetic relationships within the *C. mexicanus* group have been studied mainly based on morphological data and results have allowed a good deal of understanding of the evolution of this group (Woodman and Timm 1999, 2000; Woodman 2005). However, phylogenetic relationships among

Fig. 2 Geographical distributions of taxa of *C. mexicanus* species group and *C. magnus* included in present molecular analyses



some species are still unclear, particularly among the four species previously recognized as being conspecific (*C. mexicanus*, *C. nelsoni*, *C. obscurus*, and *C. phillipsii*). Otherwise, molecular phylogenies that included *Cryptotis* were focused on higher level (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007) and both studies have no detailed conclusions within genus.

Therefore, the purpose of our research is to perform a phylogenetic analysis in order to understand the relationships within the *C. mexicanus* species group at the mtDNA level. We are particularly interested in the phylogenetic relationships among species previously recognized as subspecies of *C. mexicanus* and in the phylogenetic position of *C. magnus*. In addition, we also include several species of *C. goldmani* subset to increase the robustness of our analysis and thus increase the knowledge of the evolutionary history of these small mammals in Mesoamérica.

Materials and methods

We treated genus *Cryptotis* as masculine, following Opinion 2164 of the International Commission on Zoological Nomenclature (2006) and following Woodman (2010). We used a collecting permit (FAUT-0002) issued by the Mexican government to catch *Cryptotis* shrews and followed the American Society of Mammalogists guidelines on sample care and management during captures (Sikes et al. 2011). Voucher samples for DNA and all specimens collected are housed at Colección Nacional de Mamíferos of Instituto de Biología, Universidad

Nacional Autónoma de México, in México City (Appendix I in Electronic supplementary material (ESM)).

Taxon sampling Our phylogenetic analyses included all taxa previously considered subspecies of *C. mexicanus* (*C. nelsoni*, *C. mexicanus*, *C. obscurus*, and *C. phillipsii*); four species of *C. goldmani* subset (*C. alticolus*, *C. goldmani*, *C. goodwini*, and *C. peregrinus*; Fig. 2); *C. parvus* as a member of *C. parvus* species group, *Cryptotis mayensis* as a member of *C. nigrescens* group, and *C. magnus* considered a “relict species”. We did not include more species of *C. nigrescens* species group and any member of *C. thomasi* species group because we do not have tissues samples. Other Blarinini shrews included are *Blarina brevicauda* and *Blarina hylophaga*. As part of the Blarinellini tribe, we included *Blarinella griselda*. From the Nectogalini tribe, we considered *Chimarrogale himalayica*, *Nectogale elegans*, *Neomys anomalus*, *Chodsigoa parca*, *Episoriculus leucops*, and *Soriculus nigrescens*; from the Notiosoricini tribe, we considered *Megasorex gigas* and *Notiosorex crawfordi*; and from the Soricini tribe, we considered *Sorex saussurei* and *Sorex araneus*. As a functional outgroup, we include *Crociodura fuliginosa* (subfamily Crocidurinae).

Extraction, PCR amplification, and sequencing of DNA DNA was extracted from fresh tissue using the DNeasy® Tissue Qiagen® commercial extraction kit consistent with the manufacturer’s instructions. The mitochondrial gene Cytochrome *b* (*Cytb*; 1140 bp) was amplified by polymerase chain reaction (PCR) using a pair of primers: MVZ05 (5′-CGA AGC TTG

ATA TGA AAA ACC ATC GTT G; Smith and Patton 1993) and H15915 (5'-AAC TGC AGT CAT CTC CGG TTT ACA AGA C; Irwin et al. 1991). Cycles for the PCR were 1 cycle at 94° for 1 min (denaturalization), 27 cycles for 1 min at 50 °C (alignment) and 2 min at 72 °C (extension), plus a final 7-min cycle at 72 °C (Carroll and Bradley 2005). Amplified DNA was purified with the Qiagen® QIAquick purification kit for its subsequent sequentiation. Twenty-nine sequences generated can be found in the GenBank genetic sequences data base (submitted). We also included 25 *Cytb* sequences housed in the GenBank database (Appendix I in Electronic supplementary material [ESM](#)).

Sequence analysis The sequence alignment has no insertions/deletions and was made by eye using MESQUITE software, version 2.74 (Maddison and Maddison 2011). We calculate pairwise genetic *p* distances among all pairs of species with MEGA software version 5 (Table 1; Tamura et al. 2011). We chose the uncorrected distances instead of Kimura-2-parameter model because the former yields higher identification success rates (Srivathsan and Meier 2012).

Parsimony analysis The original matrix (1,140 bp) was analyzed using MESQUITE version 2.74 (Maddison and Maddison 2011). Later on, the matrix was analyzed using TNT software combining four searching strategies (Goloboff et al. 2008): ratchet parsimony (Nixon 1999), sectorial searches, tree drifting, and tree fusing (Goloboff 1999). One thousand random addition sequences were used and 10 similar

analyses were done using different starting points. The most parsimonious trees were stored and used to build a consensus tree with the Nelsen option. Branch support was assessed using nonparametric bootstrapping and jackknife with 1,000 replicas of 100 random sequence additions. Frequency values were calculated on the consensus of the most parsimonious trees (Simmons and Freudestein 2011).

Bayesian inference To determine the most appropriate model of DNA substitution for reconstructing relationships (GTR+I+G selected), we executed an Akaike information criteria in jMODELTEST software, version 0.1.1 (Posada 2008). Two Bayesian analyses were carried out with MRBAYES software, version 3.2 (Huelsenbeck and Ronquist 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003; Ronquist et al. 2012): the first was not partitioned into codon positions and the second dividing the data into codon positions (1, 2, 3), then codon positions were treated as unlinked (Marshall et al. 2006); each one was grouped with its own parameter group (parameters: topology, branch length, nucleotide frequency, substitution rates, proportion of invariable sites and gamma distribution). Because predetermined values assume that all characters evolve at the same rate (expected changes by site along the tree), we changed rates at variable sites.

Each Bayesian analysis was based on eight independent runs and each analysis had 12,000,000 generations. These analyses initiate independently from various random points with the expectation that they will not reach stationarity in a local optimum. Also, each analysis consisted of four Markov chains sampled every 1,000 generations. All Bayesian bio-

Table 1 Average genetic distances (uncorrected, shown as percentages) for cytochrome *b* gene sequences among 11 *Cryptotis* species from México and USA

		1	2	3	4	5a	5b	6	7	8	9	10a	10b	10c	11
1	<i>C. alticolus</i>	–	10.5	10.5	13.4	13.8	13.0	13.9	13.4	14.8	14.2	13.4	14.8	14.9	12.2
2	<i>C. goldmani</i>		–	1.4	13.1	12.3	11.4	12.2	11.9	13.1	13.0	13.1	13.1	12.3	11.0
3	<i>C. peregrinus</i>			–	13.1	12.6	12.0	12.5	12.2	13.2	13.0	13.1	13.0	12.2	10.9
4	<i>C. goodwini</i>				–	13.2	12.8	12.4	12.3	14.0	13.6	15.0	16.6	16.2	13.1
5	<i>C. mexicanus</i>					–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
5a	Veracruz						–	4.3	7.4	5.8	13.5	13.8	14.5	15.8	11.8
5b	Oaxaca							–	7.6	5.1	12.7	13.0	14.3	15.0	11.7
6	<i>C. nelsoni</i>								–	6.2	13.2	12.9	13.9	15.2	12.2
7	<i>C. obscurus</i>									–	11.8	12.0	13.9	14.9	11.7
8	<i>C. phillipsii</i>										–	6.3	15.8	15.4	12.8
9	<i>C. magnus</i>											–	15.8	15.6	12.7
10	<i>C. parvus</i>												–	–	–
10a	Texas–Nebraska													–	13.7
10b	Oaxaca														–
10c	Nuevo León														–
11	<i>C. mayensis</i>														

informatic analyses were carried out on the freely available Bioportal (<http://bioportal.uio.no>). We used TRACER software (Rambaut and Drummond 2007) to assess the convergence of the MCMC chains.

Testing the phylogenetic status of *C. magnus* In order to test the evolutionary relationships of *C. magnus*, we performed two additional analyses. Firstly, we reduced our original taxon sampling to one similar to the one assessed by Woodman (2005) namely: *C. alticolus*, *C. mexicanus*, *C. nelsoni*, *C. goldmani*, *C. peregrinus*, *C. phillipsii*, *C. magnus*, and *C. obscurus* as ingroup and *C. parvus* as outgroup. Instead of *C. nigrescens*, we included *Cryptotis mayensis* because it is part of the same species group (Woodman and Timm 1993). *C. griseoventris* was not included since we did not have *Cytb* sequences available. The new matrix was analyzed by parsimony and Bayesian inference with the same steps described for complete matrix. With these analyzes, we want to know if any difference in the phylogenetic hypothesis is due to type of data used (i.e. morphology and DNA) or outgroup sampling.

Secondly, we wanted to test the phylogenetic position of *C. magnus* within *C. mexicanus* species group. Thus, according to our first analysis, we contrasted the hypothesis that *C. magnus* and their resulting sister group do not conform a monophyletic group, to the hypothesis that *C. magnus* and their resulting sister group conform a monophyletic group. We used the Bayes factor to choose the best hypothesis based on Bayesian inference comparing the harmonic mean of the likelihoods between hypotheses (Brandley et al. 2005; Marshall 2010).

Results

Sequence analyses The proportion of nucleotide bases in *Cytb* for *Cryptotis* (1,140 bp) was 29.1 % (T), 28.5 % (C), 28.9 % (A), and 13.5 % (G). The gene presented 591 conserved sites, 549 variable sites, and 453 potentially parsimony informative.

Parsimony analyses We found 80 most parsimonious trees (2,635 steps; CI, 0.29; RI, 0.65), which were useful to generate a consensus tree (2,643 steps, Fig. 3). The monophyly of the *Cryptotis* genus is recovered with no significant value and its sister group is the genus *Blarina*. There are three clades representing each of the three main species groups (*C. parvus*, *C. nigrescens*, and *C. mexicanus*). Within *C. mexicanus* species group, there are three groups (one including *C. goodwini* alone, other with part of the *C. goldmani* subset, and the last one with taxa related to *C. mexicanus* (sensu lato) plus *C. magnus*) support is significant for only a few (see Fig. 3). We obtained that *C. goldmani* subset, with the species *C. alticolus*, *C. goldmani*, and *C. peregrinus* split from the other clades. *C. goodwini* is the sister group to the clade represented by the *C.*

mexicanus subgroup and does not form a monophyletic group with the *C. goldmani* subgroup in any of the 80 more parsimonious trees.

Regarding the status of *C. magnus*, our data indicates that this species has a close relationship with *C. mexicanus* group, being the sister species of *C. phillipsii* supported each one by high values in the jackknife and bootstrap. Moving *C. magnus* to the base of *C. mexicanus* group involves an increase in the length of the consensus tree, from 2,643 to 2,674 (CI, 0.28; RI, 0.65). In addition, excluding *C. magnus* completely from the *C. mexicanus* group implies a change in length of the most parsimonious trees to 2,700 steps (CI, 0.28; RI, 0.64). After carrying out the analysis with the reduced matrix, similar to what Woodman (2005) reported, our results recover the same topology within the *Cryptotis* genus as in the analysis with the complete matrix.

Bayesian inference The two Bayesian analyses show the same topology; the only difference was the total tree length values (the sum of all branch lengths; TL statistic). The monophyly of the genus *Cryptotis* is supported with the highest posterior probability (1.0) and the genus *Blarina* as sister group (Fig. 4). The first branch within the genus *Cryptotis* is *C. parvus* group and immediately we recovered to some species of the *C. goldmani* subset (*C. alticolus*, *C. goldmani*, and *C. peregrinus*). Afterwards, we see a trichotomy involving the rest of the species of the genus. However, several clades are recovered; one branch contains *C. mayensis*, representative of the *C. nigrescens* group, and another branch is *C. goodwini* alone. One clade puts together *C. nelsoni*, *C. mexicanus*, *C. obscurus*, and *C. phillipsii*, including *C. magnus*, but posterior probabilities are weak.

C. magnus is the sister group of *C. phillipsii* in all Bayesian analyses with the highest posterior probability, including reduced matrix (Fig. 5). In fact, when we tested the hypotheses related to the position of *C. magnus*, the harmonic mean estimate for *C. magnus* and *C. phillipsii* being not sister groups hypothesis is $-12,572.02$, which is worse than *C. magnus* and *C. phillipsii* being sister groups ($-12,508.53$). A log difference above 5 is considered very strong evidence in favor of the better model (Kass and Raftery 1995). This result indicates that *C. magnus* shares a common ancestor with *C. phillipsii*.

Discussion

Parsimony analyses and Bayesian inference Topologies between both phylogenetic approaches varied slightly in the resolution; nevertheless, most of the clades within the *Cryptotis* genus are the same. Differences between both hypotheses could be the result of a higher sensibility of the

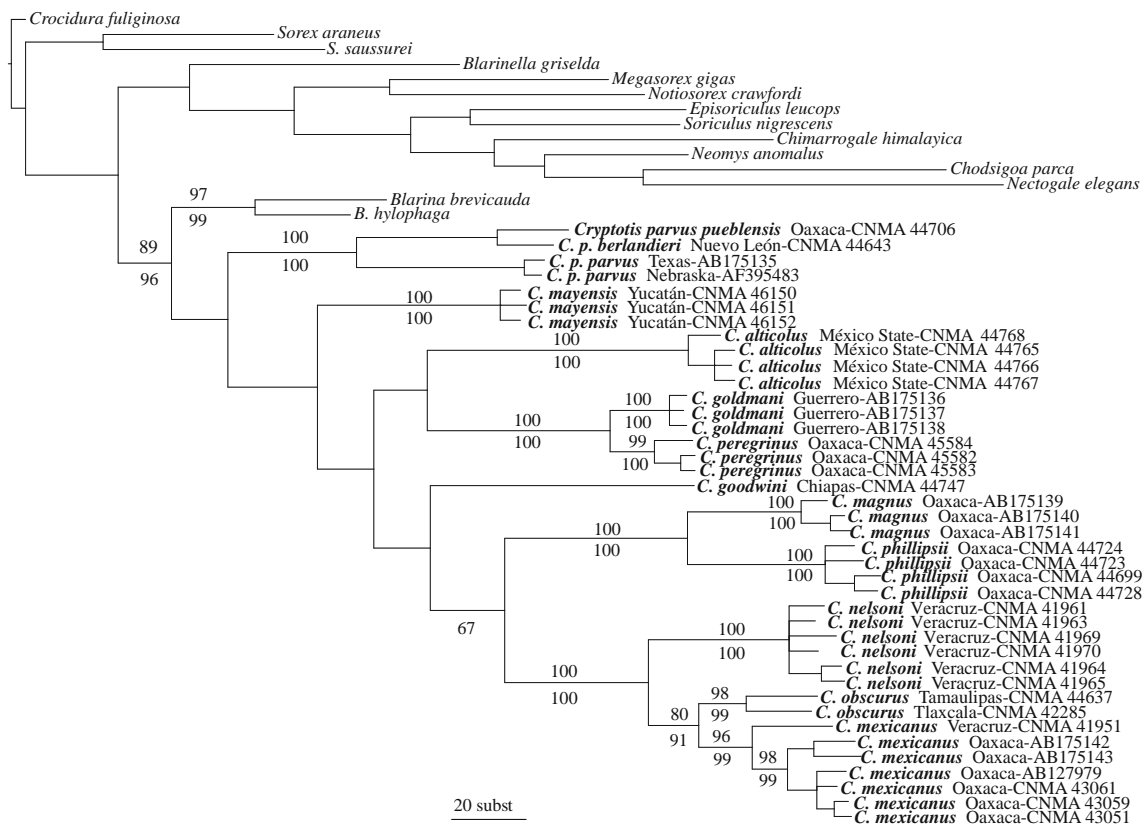


Fig. 3 Consensus tree (L: 2643; CI: 0.29; RI: 0.65) derived from a parsimony analysis among small-eared shrews (genus *Cryptotis*) and related species. Support values for each clade are indicated over (*bootstrap*) and under (*jackknife*) the branches. Branch length is proportional to the number of changes in the branch

parsimony method at the time of solving the polytomies, a fact that comes along with a higher resolution (Goloboff 2003), but less support in bootstrap and jackknife values. The low support value within *Cryptotis* genus in the parsimony analysis is seen in the Bayesian inference as a polytomy. Our main discussion will be based on well-supported or resolved relationships in both analyses.

Phylogenetic relationships among small-eared shrews of the genus Cryptotis Previous molecular phylogenies that included *Cryptotis* were focused on higher level and limited to three (Dubey et al. 2007) or four species (Ohdachi et al. 2006). For this reason, both studies have no detailed discussion within genus and on the status of *C. magnus*. Also, Grenyer and Purvis (2003) used a large proportion of the traditional mammalian order Insectivora in a meta-analysis produced by parsimony, but the resulting tree shows a polytomy among 14 *Cryptotis* species including to *C. magnus*. Our research using a DNA marker is the first to understand better the phylogenetic relationships among taxa of the *C. mexicanus* species group.

As in previous reports, our data support the monophyly of the *Cryptotis* genus (Choate 1970; Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007). It is worth noting that the sampling of other species groups (e.g. *C. nigrescens* and *C. thomasi*) is too limited to

reach any definitive conclusions regarding higher relationships. However, we note that the *C. parvus* is the first lineage branching itself (Choate 1970; Woodman and Timm 1993, 1999; Woodman et al. 2003; Woodman 2005, 2010; Ohdachi et al. 2006). *C. parvus* is known from various Quaternary fossils in North America (Harris 1998; Woodman and Croft 2005) and the divergence of the *C. parvus* species group from other lineages occurred probably at Middle or Late Pliocene (Choate 1970). At present, *C. parvus* has five subspecies and belongs to the *C. parvus* group together with *Cryptotis orophilus* and *C. tropicalis* (Hutterer 2005). Both clades recovered within *C. parvus* correspond to geographically distant populations; samples from Nebraska and Texas in USA correspond to *C. p. parvus*, while individuals from Nuevo León and Oaxaca in México correspond to *Cryptotis p. berlandieri* and *Cryptotis p. pueblensis*, respectively (Hall 1981).

Cytb genetic distances between *Cryptotis p. berlandieri* and *C. p. pueblensis* (4.2 %) may be the result of the expected evolutionary genetic changes which have accumulated during long allopatric periods (Table 1; Baker et al. 2003; Baker and Bradley 2006). It should be noted that sister species of mammals that have been described based on morphology often show divergence values in the Cyt b higher than 5 % (Baker and Bradley 2006). In fact, *C. p. pueblensis* could represent a

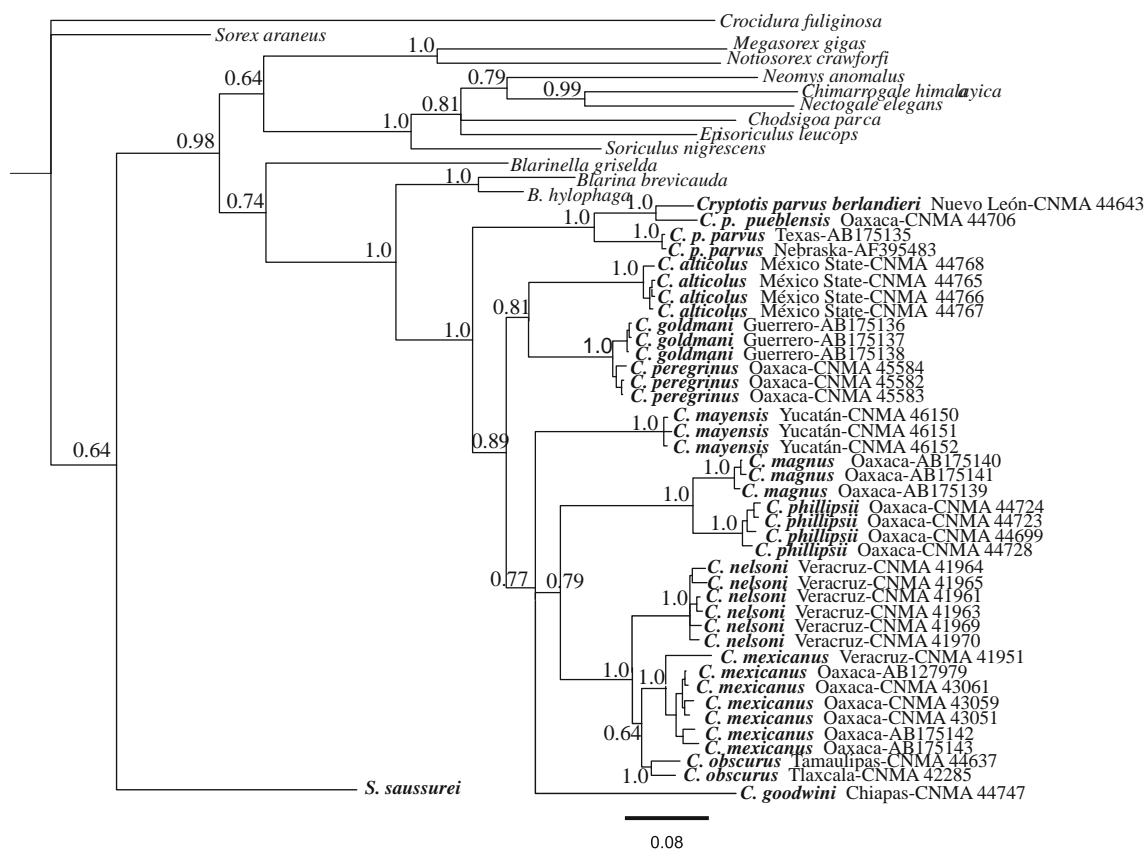


Fig. 4 Bayesian Inference among small-eared shrews (genus *Cryptotis*) and related species based on 12,000,000 generations and eight runs. The numbers indicate the posterior probability for each clade

separate species (Woodman and Croft 2005). The distance value between the samples from USA and Oaxaca is also similar to values reported between sister of bats and rodents (Table 1; Bradley and Baker 2001; Carroll and Bradley 2005; Wickliffe et al. 2005). Our results suggest the need for a thorough taxonomical review of *C. parvus* as it could be composed of several still unrecognized species.

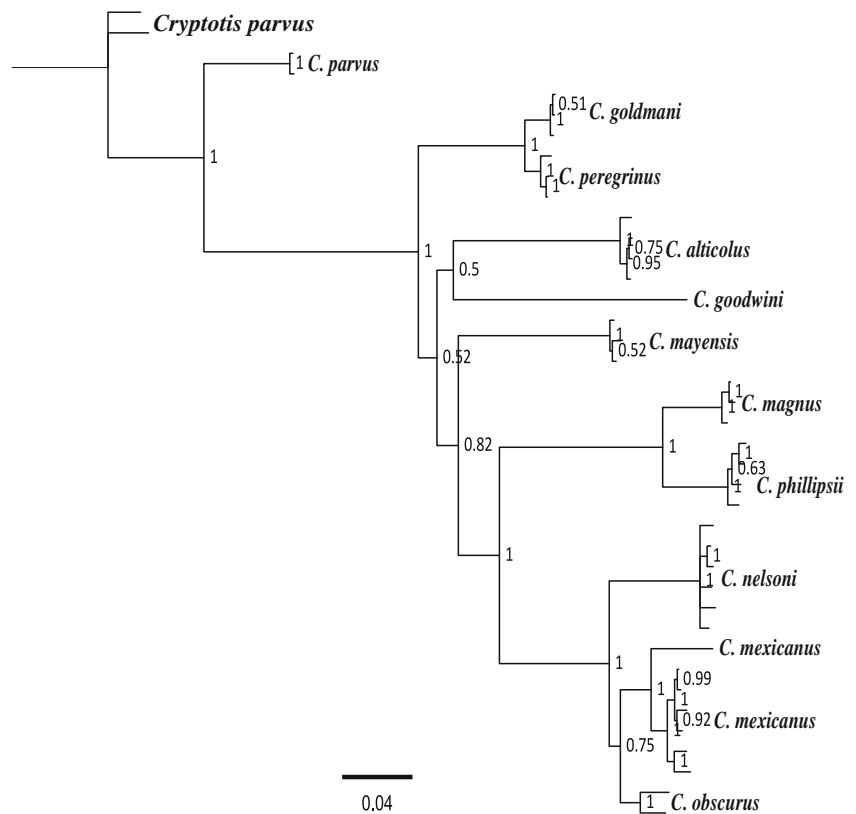
The relationship of *C. mayensis* varies between both analyzes; nevertheless, it always remain separately from other species groups. If the monophyly of the *C. nigrescens* group is discovered (a group to which *C. mayensis* belongs to), then a close relationship with the *C. mexicanus* group may be supported as they may be sister groups according to our data. In order to strengthen this hypothesis, we would also need to incorporate species from the *C. nigrescens* and *C. thomasi* groups into further phylogenetic analyses.

The parsimony analysis of the *C. mexicanus* group (sensu Woodman 2005) always grouped the nine species suggested by Woodman (2005) including *C. magnus* (Fig. 3). *C. goodwini* has been considered closer to *C. griseiventris* within the *C. goldmani* subset (Woodman and Timm 1999; Woodman 2005); therefore, we consider that the inclusion of *C. griseiventris*, as well as the recently described species *C. magnimanus*, *C. mam*,

C. lacertosus, and *C. oreoryctes* (Woodman 2010, 2011) will help elucidate the phylogenetic position of *C. goodwini*. In addition, our analyses show that species of *C. goldmani* subset (*C. alticolus*, *C. goldmani*, and *C. peregrinus*) did not have a strong support in Bayesian and parsimony analyses. Nevertheless, the relationship between *C. goldmani* and *C. peregrinus* still shows high support values in each analysis.

Records show that *C. goldmani* and *C. peregrinus* are parapatric (Carraway 2007). The average *Cytb* genetic distances between both species is relatively low (1.4 %), similar to the intraspecific distance among *C. alticolus* samples from Central México (1.31 %) and markedly lower than intraspecific variation within *C. mexicanus* (4.02–4.64 %). Although the samples of *C. goldmani* and *C. peregrinus* are significantly distant localities (>200 km), all specimens sequenced of *C. goldmani* and *C. peregrinus* display very typical characters as the U4 partially obscured or not visible in lateral view (Carraway 2007) and a foramen associated with the ventral extension of the sinus canal (Woodman and Timm 1999). Accordingly, specimens seemed morphologically closely related and can be difficult to separate (Woodman and Timm 1999). To date, little has been said regarding their present taxonomic status. Our molecular data thus suggest that species limits between *C. goldmani*

Fig. 5 Bayesian Inference among small-eared shrews (genus *Cryptotis*); out-group sampling is similar to Woodman (2005). Numbers indicate the posterior probability for each clade



and *C. peregrinus* need to be further explored since they seem uncertain.

We consistently recovered a clade containing *C. mexicanus*, *C. nelsoni*, *C. obscurus*, *C. phillipsii*, and *C. magnus*, although support is weak. The grouping of the first four species resembles previous arrangements and phylogenetic hypotheses (Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Woodman 2005). The inclusion of *C. magnus* therein stands out and clearly reveals for the first time the phylogenetic position of this endemic shrew from a high mountain top in Oaxaca, México. The status of *C. magnus* will be discussed in detail below.

The most parsimonious trees obtained by Woodman and Timm (1999, 2000) shows a close relationship between *C. mexicanus* and *C. nelsoni*; however, our topology does not recover it. We found that *C. mexicanus* and *C. obscurus* are sister groups and that *C. nelsoni* was sister to the *C. mexicanus*—*C. obscurus* clade. *C. mexicanus*, and *C. obscurus* have parapatric distribution in a relatively small area in Central México. Average genetic distances between *C. mexicanus* and *C. obscurus* were relatively low compared with other species of small mammals with widespread distribution (Table 1; Edwards and Bradley 2002; Baker et al. 2003; Carroll and Bradley 2005). In addition, these species are morphologically similar to each other (Ramírez-Pulido et al. 2004); therefore, based on our molecular analyses and morphological evidence, we suggest that the relationship of *C. obscurus* with various branches of *C. mexicanus*

needs to be supported with additional data by examination of more individuals from more localities.

Last but not least, *C. nelsoni* is a species only known from the type locality in Sierra de Los Tuxtlas, east of México (Merriam 1895; Cervantes and Guevara 2010), a mountain system isolated from other mountains (García-Moreno et al. 2004). Previous hypotheses suggested an uncertain relationship due to the absence of postcranial material of *C. nelsoni* to be evaluated (Woodman and Timm 2000; Woodman 2005). Specimens collected for this study enabled us to examine its postcranial morphology, unknown up to now, and obtain DNA sequences (Cervantes and Guevara 2010). Evidence gathered to date suggests that *C. nelsoni* has been long enough in isolation to become morphologically and genetically different of *C. mexicanus* and *C. obscurus* (Cervantes and Guevara 2010). It is worth noting that the evolutionary relationships of the biota from Los Tuxtlas, Veracruz are still difficult to understand (García-Moreno et al. 2004).

C. magnus, an enigmatic shrew Our data are important evidence that *C. magnus* and *C. phillipsii* are sister groups. Both species occur allopatrically in Southern México as to *C. magnus* is known only from northern Oaxaca, whereas *C. phillipsii* is known only from southern Oaxaca (see Fig. 2). Choate (1970) mentioned that *C. magnus* is not closely related to any other recent species of the genus *Cryptotis*. The long tail and cranial

characters could indicate that *C. magnus* is the only living representative of an ancient lineage and similar to an extinct species from the Early Pleistocene, *C. kansasensis* (Repenning 1967; Choate 1970). Nevertheless, noteworthy dental and cranial differences between both taxa exist (Choate 1970). Woodman and Timm (1993) suggested that *C. magnus* could be part of the *C. nigrescens* group, although no additional information is provided to support this hypothesis. Later, based on phylogenetic analysis of morphological data, Woodman (2005) proposed that *C. magnus* is closely related the *C. mexicanus* group and suggested more rigorous analyses to test this hypothesis. Immediately, Woodman and Croft (2005) included to *C. magnus* within *C. mexicanus* species group, but recently Woodman (2010) was more conservative concluding that *C. magnus* may represent a basal branch of this group.

In our research, *C. magnus* and *C. phillipsii* clustered together within *C. mexicanus* species group (sensu lato) with high support values in the parsimony and Bayesian analyses. In addition, when we reduced the matrix as Woodman (2005), we found again that *C. magnus* and *C. phillipsii* are sister groups within *C. mexicanus* species group. This suggests that the inclusion of *C. magnus* within the *C. mexicanus* species group is not determined by differences in out-group sampling among the studies. Since our analysis is based on a single mitochondrial marker, we could not rule out, therefore, a rapid saturation of this fast evolving mitochondrial gene (Willows-Munro and Matthee 2011). This could certainly suggest that the inclusion of *C. magnus* in the *C. mexicanus* species group may not be certain. Despite this, based on strong morphological data (Woodman 2005), our molecular phylogenetic analysis, and genetic distances (Table 1), we suggest that *C. magnus* shares an evolutionary history with the *C. mexicanus* group and then we propose that *C. magnus* is another member of this species group.

Our results based on molecular evidence then help understand better the evolution of the genus *Cryptotis* in Mesoamérica, particularly the evolutionary history of *C. magnus*. The expansion in taxon sampling of this study not only benefits our understanding of relationships within *C. mexicanus* species group, but also enhances our knowledge about shrew relationships to higher levels. Despite this, additional morphological data and more molecular information are needed to support the deeper phylogenetic relationships of *Cryptotis* and to learn more about the origin and evolution of small-eared shrews from Mesoamérica.

Acknowledgments We thank Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT grant IN215711 to FAC; Posgrado en Ciencias Biológicas scholarship to LG) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (scholarship CVU 215902 to LG) for financial support. S. Hernández-Betancourt for tissues samples of *C. mayensis*. L. Márquez and M. Martínez helped in the molecular laboratory. H. Ochoterena and D. Marshall provided valuable assistance with data. We thank two anonymous reviewers for their constructive comments, which

helped us to improve the manuscript. We also thank staff of Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP): J. C. Castro (Reserva de la Biosfera El Triunfo) and R. O. Maldonado (Parque Nacional Izta-Popo-Zoquiapan y anexas). People from San Juan Lachao and Tlaxiaco (Oaxaca), Acultzingo and San Andrés Tuxtla (Veracruz), Amecameca (México), and Jaltenango (Chiapas) provided exceptional help in the field to find shrews.

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Baker R, Bradley R (2006) Speciation in mammals and genetic species concept. *J Mammal* 87:643–662
- Baker R, O'Neill M, McAilley R (2003) A new species of desert shrew, *Notiosorex*, based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Occas Pap Tex Tech Univ Mus* 222(1):1–12
- Bradley R, Baker R (2001) A test of the genetic species concept: cytochrome-*b* sequences and mammals. *J Mammal* 82:960–973
- Brandley M, Schmitz A, Reeder T (2005) Partitioned bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Syst Biol* 54:373–390
- Carraway L (2007) Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the West N Am Nat* 3:1–91
- Carroll D, Bradley R (2005) Systematics of the genus *Sigmodon*: DNA sequences from beta-fibrinogen and cytochrome *b*. *Southwest Nat* 50:342–349
- Cervantes FA, Guevara L (2010) Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México. *Mamm Biol* 75:451–454
- Choate J (1970) Systematics and zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. University of Kansas Publications. Museum of Natural History 19:195–317
- Dubey S, Salamin N, Ohdachi S, Barrière P, Vogel P (2007) Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonizations. *Mol Phylogenet Evo* 44:126–137
- Edwards CW, Bradley RD (2002) Molecular systematics of the genus *Neotoma*. *Mol Phylogenet Evol* 25:489–500
- García-Moreno J, Navarro-Sigüenza A, Peterson AT, Sánchez-González L (2004) Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol Phylogenet Evol* 33:186–196
- Goloboff P (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15:415–428
- Goloboff P (2003) Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics* 19:91–103
- Goloboff P, Farris F, Nixon K (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786
- Grenyer R, Purvis A (2003) A composite species-level phylogeny of the 'Insectivora' (Mammalia: Order Lipotyphla Haeckel, 1866). *J Zool* 260:245–257
- Hall E (1981) The mammals of North America, vol 2, Secondth edn. Wiley-Interscience, New York
- Harris AH (1998) Fossil history of shrews in North America. In: Wójcik JM, Wolsan M (eds) Evolution of Shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieza, pp 131–156
- Huelsenbeck J, Ronquist F (2001) Mr. Bayes: Bayesian inference for phylogeny. *Bioinformatics* 17:754–755
- Hutterer R (2005) Order Soricomorpha. In: Wilson D, Reeder D (eds) Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd edn. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp 220–311

- International Commission on Zoological Nomenclature (2006) Opinion 2164 (case 3328). *Didelphis* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Didelphidae): gender corrected to feminine, and *Cryptotis* Pomel, 1848 (Mammalia, Soricidae): gender fixed as masculine. Bull Zool Nomencl 63:282–283
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the Cytochrome *b* gene of mammals. J Mol Evol 32:128–144
- Kass RE, Raftery AE (1995) Bayes factor. J Am Stat Assoc 90:773–795
- Maddison WP, Maddison DR (2011) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>
- Marshall D (2010) Cryptic failure of partitioned Bayesian phylogenetic analyses: lost in the land of long trees. Syst Biol 59:108–117
- Marshall D, Simon C, Buckley T (2006) Accurate branch length estimation in partitioned Bayesian analyses requires accommodation of among-partition rate variation and attention to branch length priors. Syst Biol 55:993–1003
- Merriam C (1895) Revision of the shrews of the American genera Blarina and Notiosorex. North Am Fauna 10:1–34
- Nixon K (1999) The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. Cladistics 15:407–414
- Ohdachi S, Hasegawa M, Iwasa M, Vogel P, Oshida T, Lin LK, Abe H (2006) Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences: with special reference to the Soricinae. J Zool 270:177–191
- Posada D (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. Mol Biol Evol 25:1253–1256
- Quiroga-Carmona M (2013) Una nueva especie de musaraña del género *Cryptotis* (Soricomorpha: Soricidae) de la Serranía del litoral en el norte de Venezuela. Mastozool Neotrop 20:123–137
- Rambaut A, Drummond AJ (2007) Tracer v1.4. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer/>
- Ramírez-Pulido J, Castillo-Morales A, Salame-Méndez A, Castro-Campillo A (2004) Características morfológicas y morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha). Acta Zool Mex 20:9–37, n.s
- Ramírez-Pulido J, Arroyo-Cabrales J, Castro-Campillo A (2005) Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. Acta Zool Mex 21:21–82, n.s
- Repenning CA (1967) Subfamilies and genera of the Soricidae. US Geol Surv Prof Paper 656(iv+):1–74
- Robertson P, Rickart E (1975) *Cryptotis magna*. Mamm Species 61:1–2
- Ronquist F, Huelsenbeck J (2003) Mr. Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics 19:1572–1574
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst Biol. doi:10.1093/sysbio/sys029
- Sikes RS, Gannon WL, The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2011) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. J Mammal 92:235–253
- Simmons M, Freudenstein JV (2011) Spurious 99% bootstrap and jackknife support for unsupported clades. Mol Phylogenet Evol 61:177–191
- Smith MF, Patton JL (1993) Diversification of South American murid rodents: Evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. Biol J Linn Soc 50:149–177
- Srivathsan A, Meier R (2012) On the inappropriate use of Kimura-2-parameter (K2P) divergences in the DNA-barcoding literature. Cladistics 28:190–194
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. Mol Biol Evol. doi:10.1093/molbev/msr121
- Wickliffe J, Bradley R, Stangl F, Patton J, Parish D, Jones C, Schmidly D, Baker R (2005) Molecular systematics and phylogeography history of *Thomomys bottae* in Texas. In: Sánchez-Cordero V, Medellín RA (eds) Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología, UNAM, Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México, pp 507–522
- Willows-Munro S, Matthee CA (2011) Exploring the diversity and molecular evolution of shrews (Family Soricidae) using mtDNA cytochrome *b* data. Afr Zool 46:246–262
- Woodman N (2005) Evolution and biogeography of Mexican small-eared shrews of the *Cryptotis mexicana*-group (Insectivora: Soricidae). In: Sánchez-Cordero V, Medellín RA (eds) Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México, pp 523–534
- Woodman N (2010) Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. J Mammal 91:566–579
- Woodman N (2011) Patterns of morphological variation amongst semifossorial shrews in the highlands of Guatemala, with the description of a new species (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae). Zool J Linn Soc 163:1267–1288
- Woodman N, Timm R (1993) Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. Fieldiana Zool 4:1–30
- Woodman N, Timm R (1999) Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Fieldiana Zool 91:1–35
- Woodman N, Timm R (2000) Taxonomy and evolutionary relationships of Phillip's small-eared shrew, *Cryptotis phillipsii* (Schaldach, 1966) from Oaxaca, Mexico (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Proc Biol Soc Washington 113:339–355
- Woodman N, Cuartas-Calle CA, Delgado-V CA (2003) The humerus of *Cryptotis colombiana* and its bearing on the phylogenetic relationships of the species (Soricomorpha: Soricidae). J Mammal 84:832–839
- Woodman N, Croft DA (2005) Fossil shrews from Honduras and their significance for Late Glacial Evolution in body size (Mammalia: Soricidae: *Cryptotis*). Fieldiana Geol 51:1–30
- Woodman N, Morgan J (2005) Skeletal morphology of the forefoot in shrews (Mammalia: Soricidae) of the genus *Cryptotis*, as revealed by digital X-rays. J Morphol 266:60–73

VI

Hay muertos que no hacen ruido, Llorona.
Y es más grande su penar.
La llorona. Son Istmeño

Capítulo II. Riqueza, distribución y conservación de los topos y las musarañas (Mammalia, Eulipotyphla) de México. Guevara, L., F. A. Cervantes, V. Sánchez-Cordero (2015)

Los topos y las musarañas –eulipotiflos- son parte de uno de los órdenes más diversos y ampliamente distribuidos en el planeta (Fig. 7). Ellos se encuentran entre los linajes de mamíferos más viejos que existen y se han adaptado a una gran variedad ambientes, desde los desiertos hasta los bosques lluviosos y la tundra. Este grupo de pequeños mamíferos se caracteriza por su tamaño relativamente pequeño y por su apetito voraz que los obliga a alimentarse constantemente y casi exclusivamente de insectos y artrópodos. En la actualidad, los topos y musarañas son potencialmente vulnerables a los efectos de los cambios asociados con la destrucción del hábitat inducida por el humano y por el calentamiento global (Scholss *et al.* 2011; Woodman *et al.* 2012).

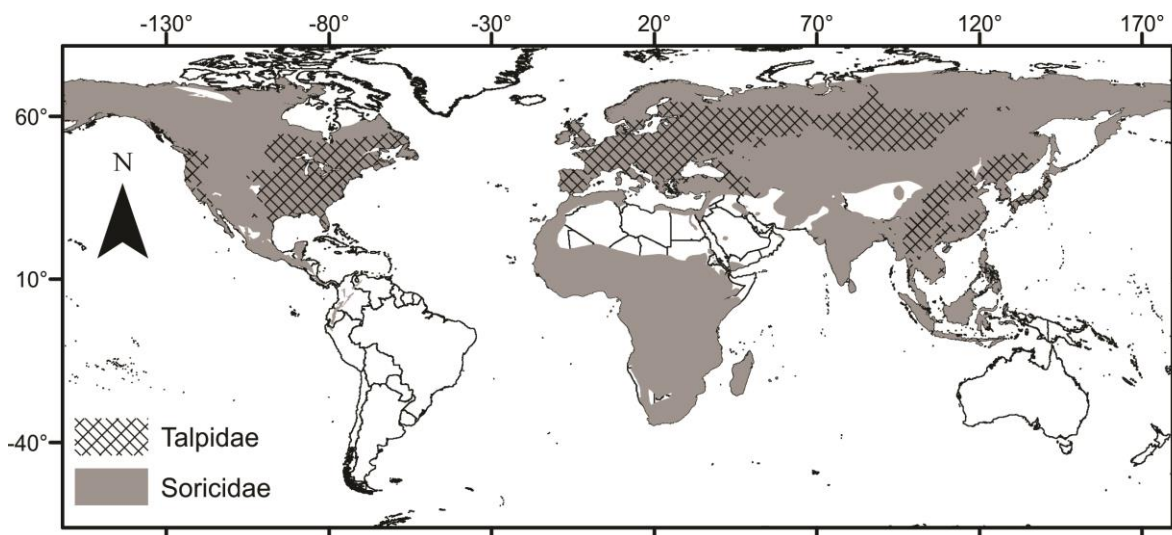


Fig. 7. Distribución geográfica de los topos (Talpidae) y musarañas (Soricidae) en el planeta.

El común denominador para ambos grupos en México es que se encuentran entre los mamíferos menos representados en colecciones biológicas y por lo tanto entre los menos estudiados (Lorenzo *et al.* 2014), esto es debido probablemente a la dificultad que implica tanto su captura en campo como la identificación taxonómica (Ramírez-Pulido *et al.* 2004). La estimación de la densidad de las colectas mediante un *kernel* gaussiano revela la frecuencia en la intensidad de colecta o de captura a través de los años (Fig. 8). Su aumento coincide, en un inicio, con el interés de museos y agencias gubernamentales estadounidenses por realizar exploraciones en México y, en una segunda etapa, con el auge en el estudio de los mamíferos impulsado por universidades y científicos mexicanos. No obstante, al menos antes del inicio del presente siglo, la colecta de topos y musarañas en México podría definirse como contingente, ya que era un resultado casual al tratar

de coleccionar diversas especies de roedores (Carraway 2007). Incluso, algunas especies aún se conocen solo de la localidad tipo o no han sido colectadas nuevamente durante varias décadas (Cervantes y Guevara 2010; Guevara *et al.* 2014a, 2014b). Ante el notable vacío de información sobre su distribución actual, no había sido posible realizar una adecuada valoración del estado de conservación de los topos y las musarañas en México.

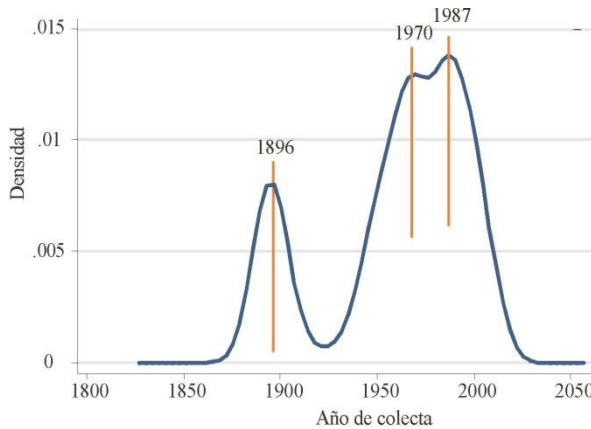


Fig. 8. Registros de ejemplares colectados del orden Eulipotyphla en México por año mostrando las modas.

En el presente trabajo se propuso modelar el nicho ecológico para estimar la distribución actual de las especies de topos y musarañas que habitan en el país, con el fin de incrementar nuestro conocimiento sobre su distribución e identificar a los taxones más amenazados. Se realizó una depuración minuciosa de bases de datos, consulta de colecciones biológicas mexicanas y extranjeras y una búsqueda de registros publicados recientemente. Con lo anterior se obtuvo una base de datos actualizada con los registros de todas las especies de topos y musarañas que alcanzan a distribuirse dentro del territorio mexicano, la cual también sirvió para desarrollar los capítulos III y IV de la presente tesis.

Cabe mencionar que los modelos de nicho ecológico se realizaron usando los registros a través de toda el área de distribución de las especies, ya que no todas las especies son endémicas de México. Debido a que muchas especies (17 de 39) poseen entre 5 y 25 registros, en estos casos utilizamos la técnica de *jackknife* para muestras pequeñas (Pearson *et al.* 2007). En todos los casos se consideró el sesgo geográfico que contienen las colectas para minimizar el sobreajuste de los modelos a los datos de calibración. Para nueve especies no se generaron modelos debido al escaso número de muestra (≤ 5). El tratamiento post-proceso incluyó la eliminación de áreas perturbadas en donde es improbable la existencia de poblaciones viables. Con la finalidad de evaluar el estado de conservación de las especies, se contabilizó el área estimada por especie que se encuentra dentro de las Áreas Protegidas y dentro de dos de los ecosistemas más amenazados del país: el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio; según Challenger y Soberón 2008). A pesar de las limitantes, como el escaso número de muestra para muchas especies, los resultados que se presentan en este trabajo permitieron identificar vacíos de información puntuales que esperamos despierten el interés en el estudio de uno de los grupos de mamíferos más diversos y menos conocidos del país. Asimismo, se sugiere concentrar los esfuerzos de colecta en los sitios identificados como habitables para hacer un mejor uso de recursos económicos y humanos.

**Species richness, distribution, and conservation of moles and shrews
(Mammalia, Eulipotyphla) from Mexico**

Riqueza, distribución y conservación de los topos y las musarañas (Mammalia, Eulipotyphla) de México

Lázaro Guevara^{1,2*}, Fernando A. Cervantes² y Víctor Sánchez-Cordero²

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán 04360, Distrito Federal, México. E-mail: llg@st.ib.unam.mx (LG),

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Ciudad Universitaria 3000, Apartado Postal 70-153, Coyoacán 04360, Distrito Federal, México. E-mail: fac@ib.unam.mx (FAC). victor@ib.unam.mx (VSC).

*Corresponding author

Introduction: Moles (Talpidae) and shrews (Soricidae) are the only representatives of the order Eulipotyphla in Mexico and they account for 7 % of mammals in the country. Despite their richness, even basic aspects such as their species-level taxonomic knowledge and geographical distribution are still uncertain. The scarcity of such information implies that the biology and conservation status of eulipotyphlans are also unclear or unevaluated, which involves a serious impediment to the design of management strategies for a group that tends to be susceptible to climate change and impacts of anthropogenic habitat transformation. Here, we performed a comprehensive assessment of the current state of knowledge and threats to the survival of Mexican moles and shrews using information from natural history collections and spatial environmental data.

Methods: We reviewed the available information in biological collections, databases, and literature records of Mexican eulipotyphlans, and evaluated the bias road in the collection of specimens. The current distribution was estimated for nearly all moles and shrews recorded in Mexico, using ecological niche modeling and retaining the remnant vegetation areas. Finally, we calculated the extent of distribution for each species within protected areas and within the most threatened ecosystems in Mexico to identify the most vulnerable taxa.

Results: The eulipotyphlan diversity of Mexico is represented by three species of moles and 36 of shrews. Of all these, 26 species (67 %) are endemic to the country and 27 (69 %) are listed in a risk category by Mexican government or global assessments. Eleven taxa are known only from no more ten specimens or from very few collecting sites. The shrew *Sorex stizodon* has not been recorded for more than a century. Current distributions of twelve species were not estimated because they are represented by just a few locality records (< 5). The region that could contain most taxonomic richness is the highlands of central and southern Mexico. The species with the highest percentage of transformed habitat are the mole *Scalopus latimanus* and the shrews *Cryptotis merriami*, *C. mexicanus*, *C. obscurus*, and *Sorex ornatus*. Based on the current distribution, the number of records, the current protection within AP and /or potential threats, *Cryptotis griseoventris* and the recently described *C. lacandonensis* should be protected by the Mexican government.

Discussion and Conclusions: This paper provides the first detailed documentation of available information on the taxonomy, nomenclature, current distribution, and threats of moles and shrews in Mexico. Information from natural history collections corroborates the sparse and biased knowledge about the distribution of eulipotyphlans (Ramírez-Pulido *et al.* 2005; Carraway 2007). Our spatial analyses provide evidence that several species may be more endangered than suggested by global approaches (IUCN) and Mexican government legislation. Several species of moles and shrews may be represented sparsely in collections because of insufficient collecting. Our niche models projected onto a map to identify the distribution should be used in directing field survey efforts and scientific collecting in order to increase the information regarding the current population status of moles and shrews.

Key words: bias road, current distribution, field surveys, Insectivora, natural history collections, small mammals.

Introducción

El orden Eulipotyphla es un grupo monofilético que incluye a los erizos del Viejo Mundo (Erinaceidae), a los solenodontes (Solenodontidae) de las Antillas Mayores, a las musarañas (Soricidae) y a los topos (Talpidae; Stanhope *et al.* 1998; Douady *et al.* 2002). Anteriormente se agrupaban en el orden Insectivora junto a los topos dorados del sur de África (Chrysochloridae) y a los tenrecs originarios de Madagascar (Tenrecidae); actualmente, estas dos últimas familias pertenecen a un clado africano denominado Afrotheria (Stanhope *et al.* 1998). Otros esquemas alternativos de clasificación han agrupado a todas estas familias en diversos órdenes, como Soricomorpha, Erinaceomorpha y Lipotyphla (Simpson 1945; Hutterer 2005; Ramírez-Pulido *et al.* 2008; Asher y Helgen 2010; Wilson y Redder 2011). Lo cual refleja que la taxonomía y sistemática de estos mamíferos pequeños han sido un reto constante dentro del estudio evolutivo de los mamíferos (Simpson 1945; Stanhope *et al.* 1998; Douady *et al.* 2002; Douady y Douzery 2003; Nikaido *et al.* 2003; Symonds 2005).

El linaje que dio origen al orden Eulipotyphla es tan antiguo en la historia de los mamíferos que incluso precede a la extinción de los dinosaurios, hace cerca de 66 millones de años (Douady y Douzery 2003; Roca *et al.* 2004). El tiempo transcurrido desde su origen ha producido un grupo con más de 450 especies que se distribuyen en casi todo el planeta y con una gran diversidad de formas y estrategias de vida (Symonds 2005). En México, los eulipotiflos están representados por los topos y las musarañas (Maldonado 1999; Carraway 2007), con más de 35 especies que, en general, se caracterizan por su tamaño relativamente pequeño y por alimentarse principalmente de insectos y artrópodos. La mayoría de los topos son fosoriales, es decir, están adaptados a una vida debajo de la tierra, tienen forma de torpedo, poseen ojos y orejas diminutas y los sentidos olfativo, auditivo y táctil están bien desarrollados (Symonds 2005; Merritt 2010). Los topos mexicanos habitan marginalmente en el extremo norte del país (Maldonado 1999). Por su parte, las musarañas se encuentran entre los mamíferos terrestres de menor tamaño en el planeta, poseen ojos diminutos, cabeza alargada y hocico particularmente puntiagudo y, debido a su apetito voraz, se mantienen activas tanto en el día como en la noche (Churchfield 2002). Las musarañas están distribuidas en casi todo el territorio mexicano (Carraway 2007). Los eulipotiflos integran uno de los componentes mastozoológicos de la biodiversidad en México más importantes en cuanto a su número de especies, apenas por detrás de los roedores, murciélagos, carnívoros y artiodáctilos (incluyendo cetáceos, Asher y Helgen 2010).

El común denominador para ambas familias es que son poco estudiadas y se encuentran entre los mamíferos menos conocidos del país (Carraway 2007; Cervantes *et al.* 2008). Quizá la dificultad que implica, tanto su captura como la identificación taxonómica de los taxones, son factores que han limitado su estudio (Ramírez-Pulido *et al.* 2005; Carraway 2007; Woodman *et al.* 2012). Como consecuencia, el número de especies reconocidas podría ser incierto, sus distribuciones geográficas parcialmente conocidas y su estado de conservación poco evaluado (Cervantes *et al.* 2008; Guevara *et al.* 2014a; Guevara *et al.* 2014b). El notable vacío de información en el conocimiento de su riqueza taxonómica y distribución geográfica no ha permitido realizar una adecuada valoración del estado de conservación y las amenazas que enfrentan en México. Los topos y las musarañas son potencialmente vulnerables a los efectos de los cambios asociados con la destrucción del hábitat inducida por el humano y por el cambio climático (Schloss *et al.* 2012; Woodman *et al.* 2012).

Los estudios recientes sobre eulipotiflos mexicanos incluyen la revalidación y descripción de especies (Yates y Salazar-Bravo 2005; Carraway 2007; Guevara *et al.* 2014b) y estudios sobre taxonomía y sistemática filogenética (Ramírez-Pulido *et al.* 2004, 2005; Esteva *et al.* 2010; Woodman 2010; Guevara y Cervantes 2014). Estos esfuerzos han marcado el inicio de la utilización integral

de los datos obtenidos en acervos biológicos con información geográfica que están siendo manejados para incrementar nuestro conocimiento sobre taxonomía y aspectos ecológicos y evolutivos, que repercuten en la planeación de estrategias de conservación (Graham *et al.* 2004; Sánchez-Cordero *et al.* 2001, 2005).

En este sentido, en las últimas décadas se ha desarrollado el modelado del nicho ecológico (MNE), una herramienta que brinda la opción de combinar la información geográfica relacionada a los ejemplares de museo con variables bioclimáticas que caractericen los requerimientos ambientales de las especies para mantener poblaciones viables (Soberón y Peterson 2005). De esta forma, el MNE permite identificar regiones en el espacio geográfico donde una especie no ha sido registrada, pero es probable que ocurra (Sánchez-Cordero *et al.* 2001, 2005). Por esto, los MNE se han aplicado ampliamente en muchos estudios relacionados con la delimitación de las distribuciones de especies y la planeación de estrategias de conservación (Peterson *et al.* 2011), incluso para taxones con un número reducido de registros (Pearson *et al.* 2007; Jackson y Robertson 2011). Por lo anterior, los objetivos de la presente contribución son explorar y dar a conocer la información disponible en colecciones biológicas y bases de datos en torno al orden Eulipotyphla en México, integrar los cambios nomenclaturales y de clasificación taxonómica recientes y, finalmente, modelar el nicho ecológico de las especies para estimar sus distribuciones actuales e identificar a los linajes más vulnerables en el país.

Material y Métodos

Información taxonómica y geográfica. La actualización taxonómica y nomenclatural se basó en las evaluaciones del estado taxonómico, descripción de taxones nuevos y en propuestas nomenclaturales recientes (Matson y McCarthy 2005; Yates y Salazar-Bravo 2005; Carraway 2007; Esteva *et al.* 2010; Woodman 2012; Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.* 2014a, 2014b; Ramírez-Pulido *et al.* 2014). Para la obtención de los datos geográficos se solicitaron los registros contenidos en el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y se consultaron las bases de datos del Mammal Networked Information System (MaNIS; <http://www.manisnet.org>) y el Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org>) para un registro inicial de 15,732 ejemplares. Una vez teniendo las localidades en grados decimales ($n = 7,778$), se realizó la validación geográfica de los registros de cada especie sobreponiendo la capa de localidades de cada una de las especies sobre el polígono estimado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2013). A la vez, se consultaron las siguientes colecciones biológicas para validar la información taxonómica y geográfica: Colección Zoológica Regional (Mammalia) del Instituto de Historia Natural y Ecología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (CZRMA); Colección Nacional de Mamíferos, Distrito Federal (CNMA); Colección Mastozoológica El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (ECO-SC-M); The University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence (KU); Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Distrito Federal (MZFC); Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, Distrito Federal (UAMI); Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán (UADY); Colección Osteológica del Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Distrito Federal (INAH); Colección de Mamíferos del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, UAEM, Cuernavaca, Morelos (CIByC); Colección Regional Mastozoológica del CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca de Juárez (OAXMA) y el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USNM). Se puso especial atención en el número de ejemplares depositados en colecciones biológicas por cada especie como indicativo del conocimiento de las especies.

Modelado de nicho ecológico. La estimación del nicho ecológico se realizó con el método de máxima entropía en el programa Maxent v. 3.3 (Phillips *et al.* 2006), ya que proporciona información útil y establece una aproximación de la distribución de múltiples taxones (Sánchez-Cordero *et al.* 2005). Al estimar la distribución de las especies se requiere definir el área de estudio en la cual se calibra el modelo (ver Peterson *et al.* 2011) y debe hacerse en función del área accesible que tiene la especie para expandir su distribución (región 'M' en diagrama BAM de Soberón y Peterson 2005). La selección de las áreas de estudio por especie se realizó al intersectar los registros validados con la regionalización biogeográfica de las Ecorregiones Terrestres del Mundo a Nivel III (*Commission for Environmental Cooperation*; <http://www.cec.org>), más un *buffer* adicional de 40 kilómetros para permitir la inclusión de áreas con registro fósil, en los casos en los que existen (Choate 1970; Carraway 2007). Ante la falta de un mayor conocimiento biogeográfico de las especies, consideramos que esta selección de áreas de calibración es un supuesto explícito que puede ser puesto a prueba conforme se obtenga mayor evidencia.

Las coberturas bioclimáticas seleccionadas como predictores de la distribución fueron 19 variables bioclimáticas (<http://www.worldclim.org>): temperatura promedio anual (bio01), oscilación diurna de la temperatura (bio02), isothermalidad (bio03), estacionalidad de la temperatura (bio04), temperatura máxima promedio del periodo más cálido (bio05), temperatura mínima promedio del periodo más frío (bio06), oscilación anual de la temperatura (bio07), temperatura promedio del trimestre más lluvioso (bio08), temperatura promedio del trimestre más seco (bio09), temperatura promedio del trimestre más cálido (bio10), temperatura promedio del trimestre más frío (bio11), precipitación anual (bio12), precipitación del periodo más lluvioso (bio13), precipitación del periodo más seco (bio14), estacionalidad de la precipitación (bio15), precipitación del trimestre más lluvioso (bio16), precipitación del trimestre más seco (bio17), precipitación del trimestre más cálido (18), precipitación del trimestre más frío (bio19) y la variable topográfica que indica la pendiente del terreno (pen; <http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro>), cada una con resolución de 30 segundos ($\approx 1 \text{ km}^2$). Todas las capas fueron recortadas para su análisis de acuerdo al área seleccionada de cada especie. Con la intención de evitar el problema de la multicolinealidad entre variables, se usó el coeficiente de correlación de Pearson para eliminar a las variables bioclimáticas correlacionadas para cada especie en el programa ENMTools (Warren *et al.* 2010; Tablas 1 y 2).

No se generaron modelos de distribución para las especies en las que los registros son insuficientes ($n \leq 4$). Para el caso de las especies con ≥ 5 y ≤ 25 registros utilizamos el método de *Jackknife* (Pearson *et al.* 2007; Tabla 1). En este enfoque, el modelo se calibra usando $n-1$ registros y se evalúa la capacidad de predecir el registro faltante en la etapa de calibración, repitiendo el proceso hasta que todos los registros se han utilizado para la evaluación. Este método requiere la aplicación de un umbral (Pearson *et al.* 2007; Jackson y Robertson 2011). Se eligió el valor más bajo predicho que está asociado con cualquiera de los registros de presencia observados (umbral de presencia más bajo, Pearson *et al.* 2007; *Minimum training presence* en Maxent). Este umbral puede interpretarse como el reconocimiento de píxeles que son al menos tan adecuados para la especie, como aquellos en los que se ha confirmado su presencia. Dicho umbral se eligió debido al control estricto sobre la presencia para estas especies y a que la intención es detectar regiones que potencialmente podrían albergar poblaciones aún no descubiertas (Peterson *et al.* 2011). Se usó el

software desarrollado por Pearson *et al.* (2007) para calcular el porcentaje de registros predichos correctamente y el *P*-valor para evaluar la significancia de las predicciones.

Para el caso de las especies con ≥ 26 registros (Tabla 2), se utilizó el método de validación cruzada (*k*-fold) para evaluar la consistencia de los modelos por cada especie usando diferentes subconjuntos de datos para la calibración, permitiendo un máximo de 50 réplicas. Debido a la incertidumbre en el límite taxonómico entre las musarañas *Cryptotis mexicanus* y *C. obscurus* (Choate 1970; Guevara y Cervantes 2014), se utilizaron los registros por arriba de los 20° 30' para *C. obscurus* y por debajo de los 20° para *C. mexicanus* (ver Choate 1970). La validación independiente del umbral de estos modelos se determinó mediante el área bajo la curva (AUC) del análisis *Receiver Operating Characteristic* (ROC). Se incluye la diferencia entre los datos de calibración y los de evaluación (AUC_{di}). Entre menor sea la diferencia entre los datos de calibración y evaluación, menor es el riesgo de que los modelos estén sobre ajustados, es decir, que sean específicos a los datos de calibración (Warren y Seiffter 2011). Los valores de AUC_{ev} (de evaluación) y AUC_{di} son apropiados para las comparaciones de modelos producidos para la misma especie, en el mismo sitio de estudio o área de calibración y bajo diferentes parámetros (Anderson y González Jr. 2011). Para la evaluación dependiente del umbral, se permitió error de comisión al incluir el 90 % de los datos de calibración (*10 percentile training presence* en Maxent).

Sesgo de muestreo. Maxent compara los valores ambientales en los registros de presencia de las especies con puntos generados a través del área de estudio conocidos como *background*, los cuales son generados bajo el supuesto de que toda el área ha sido muestreada sin sesgo (Phillips *et al.* 2006). Aquí se evaluó si existe un sesgo en el muestreo dirigido hacia las carreteras, ya que este sesgo geográfico podría estar acompañado de sesgo ambiental que afectaría a los modelos (Phillips *et al.* 2009). Debido a la escasez de registros de la familia Talpidae para México, este análisis solo se realizó para la familia Soricidae. Para ello, se utilizó la ruta de caminos en formato *shapefile* disponible a través del *Digital Chart of the World* (<http://www.princeton.edu>). Se importaron los puntos de colecta para la familia en formato *shapefile* (datos observados; 651 localidades únicas) y calculamos la distancia de cada punto al camino más cercano. Después, se generó el mismo número de puntos al azar y se calcularon las distancias a los caminos con el fin de evaluar si ambas distribuciones de puntos son diferentes mediante una prueba no-paramétrica para dos muestras independientes (prueba de Mann-Whitney) en el paquete estadístico Statistica (STATSOFT INC. 2005).

Con base en este cálculo, se creó un *buffer* hacia los caminos igual a la media más 1 desviación estándar del valor observado en los registros y se generó un archivo en formato ASCII para poder ingresarlo al programa Maxent. Al usar este archivo de sesgo, se espera que los datos de *background* posean el mismo sesgo que los datos de presencia (Phillips *et al.* 2009). Con fines de comparación, todos los MNE se realizaron con y sin información sobre el sesgo en el muestreo. Los mapas presentados por especie (Apéndice 1) se seleccionaron de acuerdo a los resultados de la evaluación del modelo y a la inspección visual en el espacio geográfico.

Distribución actual y análisis de amenazas. Se convirtió la distribución estimada a la distribución actual al contabilizar y excluir zonas transformadas por el hombre que reducen la posibilidad de encontrar poblaciones viables de las especies (zonas urbanas, desprovisto de vegetación, asentamientos humanos, sin vegetación aparente; Serie V; INEGI 2014). Con la finalidad de conocer la vulnerabilidad de las especies en México, se calculó el área de distribución actual

por especie que se encuentra dentro de las áreas protegidas (AP) de cualquier categoría (IUCN y UNEP 2014) y dentro de los dos ecosistemas más amenazados de México: el bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio (Challenger y Soberón 2008; selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias según INEGI 2014). Se incluyeron las categorías de riesgo de extinción para cada especie de acuerdo a los estándares del gobierno mexicano (SEMARNAT 2010) e internacionales (IUCN 2013). Las distribuciones por especie se sumaron para presentar la riqueza taxonómica en México; debido al número de especies, esto solo se hizo para la familia Soricidae (Figura 1). Con la finalidad de mostrar el control de calidad sobre los datos de presencia con los que se construyeron los modelos, se muestra el intervalo altitudinal de los registros (Tabla 3) y sus valores de temperatura promedio anual y la precipitación anual (bio01, bio12; <http://www.worldclim.org>) representados en una gráfica de dispersión, junto con los valores climáticos para México y para el área en la que se calibró el modelo (Apéndice 1).

Resultados

Taxonomía y nomenclatura. Se presenta una lista con tres especies de topos y 36 de musarañas registradas en México, lo que representa el 8% y 9% de la diversidad mundial para cada grupo, respectivamente. Nuestra propuesta de las 39 especies alistadas es similar a las listas recientes (Ceballos y Arroyo-Cabrales 2013; Ramírez-Pulido *et al.* 2014), más la inclusión de una especie nueva de musaraña descrita recientemente (Guevara *et al.* 2014b). En contraste con Ceballos y Arroyo-Cabrales (2013) y de acuerdo con Ramírez-Pulido *et al.* (2014), consideramos a *Cryptotis griseoventris* y a *Sorex saussurei* como endémicas de México y a *C. tropicalis* con distribución hasta Guatemala (Woodman *et al.* 2012). El 67 % de las especies son endémicas de México (Tabla 3). Para la familia Talpidae se sigue la propuesta de Yates y Salazar-Bravo (2005) que reconocen como especie válida a *Scapanus anthonyi*, anteriormente considerada como una subespecie de *S. latimanus*. Con esto, *S. latimanus* está representado en México por la subespecie *S. l. occultus*. Por su parte, *Scalopus aquaticus* posee a las subespecies *S. a. inflatus* y *S. a. montanus*. En cuanto a la familia Soricidae, se trata al género *Cryptotis* como masculino (ICZN 2006), por lo que los nombres válidos para *C. magna*, *C. mexicana*, *C. obscura* y *C. parva* son: *C. magnus*, *C. mexicanus*, *C. obscurus* y *C. parvus*, respectivamente. Se integra al listado a *Cryptotis lacandonensis*, una especie nueva descrita de la Selva Lacandona en el sureste tropical mexicano (Guevara *et al.* 2014b). Mantenemos a *C. parvus pueblensis* como una subespecie (Choate 1970; Carraway 2007; Ceballos y Arroyo-Cabrales 2013), aunque existen menciones para ser reconocida a nivel específico (Woodman y Croft 2005; Guevara y Cervantes 2014). Con base en el artículo 31.2.1 del ICZN (1999), la terminación *cola* como parte de un sustantivo es retenida sin importar que el género con el que combina sea femenino o masculino; por lo anterior, los nombres válidos son *C. alticola* y *S. monticola* (ver Woodman 2012). Para el género *Sorex* se consideran las propuestas de Matson y McCarthy (2005), Carraway (2007) y Woodman *et al.* (2012).

Información geográfica y ejemplares de museo. El análisis del sesgo en el muestreo para las musarañas indicó que existe una tendencia significativa a colectarlas cerca de los caminos más cercanos ($X = 3.78$ km, $Z = 4.38$, $P < 0.001$). En este sentido, en las regiones en donde disminuye la red de carreteras como en el Istmo de Tehuantepec o en la Península de Baja California se observa una menor densidad de puntos de colecta. En cuanto al número de ejemplares, algunas especies del orden se conocen por tres o

menos ejemplares colectados en México, como es el caso del topo *Scalopus aquaticus* y de las musarañas *C. lacandonensis*, *C. merriami*, *Notiosorex cockrumi*, *N. villai*, *Sorex arizonae* y *S. stizodon* (Tabla 3). Cabe destacar que para *Scalopus aquaticus* solo se recopilaron dos registros en México, siendo el ejemplar más reciente uno obtenido en 1950. En el caso de las musarañas, los registros más recientes para *C. merriami* y *Sorex sclateri* en México son de 1965, para *N. cockrumi* y *S. macrodon* de 1975 y para *S. stizodon* el único registro fue obtenido en 1895. Las especies con el menor número de localidades (≤ 5 localidades) son *Scapanus anthonyi*, *C. lacandonensis*, *C. nelsoni*, *N. cockrumi*, *N. villai*, *Sorex emarginatus*, *S. macrodon*, *S. orizabae*, *S. sclateri* y *S. stizodon*. En el otro extremo están los taxones que han sido ampliamente colectados en el país, encabezando la lista las musarañas *C. mexicanus*, *C. parvus*, *S. salvini*, *C. obscurus*, *S. saussurei*, *C. goldmani*, *S. veraepacis* y *C. magnus*.

Tabla 1. Prueba de *Jackknife* para los modelos de nicho de 17 especies de musarañas de México de los géneros *Cryptotis*, *Megasorex* *Notiosorex* y *Sorex* con y sin información del sesgo en el muestreo.

	n	Con sesgo		Sin sesgo		Variables ambientales
		éxito	P-valor	éxito	P-valor	
<i>C. alticola</i>	19	91.7	0.000*	94.7	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio07, bio12, bio15, bio18, pen
<i>C. goodwini</i>	16	84.6	0.000*	93.3	0.000*	bio01, bio03, bio04, bio05, bio12, bio15, bio17, bio18, bio19, pen
<i>C. griseoventris</i>	5	80.0	0.000*	80.0	0.000*	bio01, bio03, bio04, bio05, bio07, bio12, bio15, bio18, bio19, pen
<i>C. magnus</i>	25	94.1	0.000*	96.0	0.000*	bio01, bio04, bio05, bio07, bio12, bio15, pen
<i>C. mayensis</i>	25	82.6	0.000*	83.3	0.000*	bio01, bio03, bio04, bio05, bio12, bio15, bio18, pen
<i>C. merriami</i>	16	85.7	0.000*	85.7	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio06, bio12, bio15, bio18, bio19, pen
<i>C. peregrina</i>	5	75.0	0.000*	80.0	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, bio19, pen
<i>C. phillipsii</i>	21	81.3	0.000*	88.9	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, bio19, pen
<i>C. tropicalis</i>	8	87.5	0.225	87.5	0.396	bio01, bio02, bio03, bio05, bio07, bio12, bio14, bio15, bio18, bio19, pen
<i>M. gigas</i>	23	76.2	0.000*	87.0	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, bio19, pen
<i>N. evotis</i>	19	66.7	0.015*	63.1	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio05, bio07, bio12, bio15, bio17, bio18, bio19, pen
<i>S. arizonae</i>	18	94.1	0.000*	94.1	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio07, bio10, bio12, bio14, bio15, bio19, pen
<i>S. ixtlanensis</i>	10	90.0	0.000*	60.0	0.002*	bio01, bio02, bio03, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, pen
<i>S. mediopua</i>	6	75.0	0.114	83.3	0.155	bio01, bio02, bio03, bio04, bio06, bio12, bio14, bio15, bio18, pen
<i>S. milleri</i>	6	50.0	0.000*	50.0	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio10, bio11, bio12, bio14, bio15, bio16, pen
<i>Soreopolus</i>	11	88.9	0.000*	90.0	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, pen
<i>S. ventralis</i>	22	91.0	0.000*	93.8	0.000*	bio01, bio02, bio03, bio04, bio06, bio12, bio14, bio15, bio18, pen

n = número de localidades; éxito de predicción representado en porcentaje. *Especies con significancia estadística durante la evaluación (Pearson et al. 2007). Se muestran las variables ambientales utilizadas por especie (ver Materiales y Métodos)

Modelos de nicho ecológico. En 15 de las 17 especies analizadas bajo el método de *Jackknife* por su pequeño número de muestra (Pearson *et al.* 2007), los resultados predictivos fueron significativos (Tabla 1). En todos los casos el porcentaje de registros correctamente predichos fue mayor al 75%, excepto para *Sorex milleri* y *Notiosorex evotis* (Tabla 1). Las especies con predicciones no diferentes a lo esperado al azar fueron *C. tropicalis* y *S. mediopua*, por lo que no se propone una estimación de su distribución actual. Una posible explicación a este resultado, además del tamaño de muestra, es que en ambas especies los datos de colecta muestran una notable variación en el espacio ambiental, dificultando la estimación del nicho ecológico (Figura 2). Para el caso de las especies con ≥ 26 registros (Tabla 2), todos los modelos mostraron valores relativamente altos de AUC_{ev} (> 0.87), excepto para el caso del topo *Scalopus aquaticus* ($AUC_{ev} = 0.821$) y valores de AUC_{di} fueron bajos (0.014 – 0.041), lo cual sugiere que los modelos no están sobre ajustados a los datos de calibración (Warren y Seifert 2011). Cuando comparamos los modelos realizados con y sin el archivo del sesgo en el muestreo, no encontramos tendencia hacia la mejora en la evaluación de los modelos para alguno de ellos (Tablas 1 y 2). Lo mismo ocurrió al inspeccionar los MNE proyectados en el espacio geográfico.

Tabla 2. Evaluación de modelos de nicho de dos especies de topos de los géneros *Scalopus* y *Scapanus* y 10 especies de musarañas de los géneros *Cryptotis*, *Notiosorex* y *Sorex* de México con y sin información del sesgo en el muestreo.

	n	Con sesgo		Sin sesgo		Variables ambientales
		AUC_{ev}	AUC_{di}	AUC_{ev}	AUC_{di}	
Talpidae						
<i>S. aquaticus</i>	804			0.821 ± 0.043	0.034	bio01, bio02, bio05, bio11, bio12, bio14, bio15, bio19, pen
<i>S. latimanus</i>	595			0.904 ± 0.039	0.018	bio01, bio05, bio07, bio11, bio12, bio14, bio17, bio19, pen
Soricidae						
<i>C. goldmani</i>	30	0.978 ± 0.052	0.006	0.961 ± 0.059	0.012	bio01, bio05, bio07, bio12, bio15, bio18, pen
<i>C. mexicanus</i>	93	0.889 ± 0.107	0.028	0.908 ± 0.101	0.031	bio01, bio02, bio05, bio07, bio12, bio14, bio15, bio18, pen
<i>C. obscurus</i>	42	0.948 ± 0.118	0.021	0.953 ± 0.091	0.015	bio01, bio02, bio03, bio05, bio06, bio07, bio12, bio15, pen
<i>C. parvus</i>	660	0.875 ± 0.057	0.021	0.87 ± 0.066	0.021	bio01, bio02, bio03, bio05, bio08, bio12, bio15, bio17, bio18, pen
<i>N. crawfordi</i>	260	0.871 ± 0.126	0.041	0.874 ± 0.123	0.035	bio01, bio02, bio03, bio07, bio08, bio09, bio12, bio13, bio17, bio19, pen
<i>S. monticola</i>	764	0.906 ± 0.036	0.014	0.911 ± 0.031	0.010	bio01, bio02, bio03, bio07, bio08, bio12, bio14, bio15, bio18, pen
<i>S. ornatus</i>	212	0.942 ± 0.045	0.018	0.944 ± 0.042	0.017	bio01, bio02, bio03, bio07, bio08, bio09, bio10, bio12, bio15, bio18, pen
<i>S. saussurei</i>	38	0.917 ± 0.1	0.028	0.931 ± 0.096	0.021	bio01, bio02, bio03, bio04, bio07, bio12, bio15, bio18, pen
<i>S. salvini</i>	64	0.948 ± 0.084	0.014	0.946 ± 0.094	0.015	bio01, bio02, bio03, bio05, bio12, bio14, bio15, bio18, bio19, pen
<i>S. veraepacis</i>	50	0.935 ± 0.076	0.014	0.945 ± 0.065	0.017	bio01, bio02, bio03, bio05, bio12, bio14, bio18, bio19, pen

n = número de localidades; AUC_{ev} : AUC de datos de evaluación; AUC_{di} : diferencia de AUC entre datos de calibración y de evaluación. Se muestran las variables ambientales utilizadas por especie (ver Materiales y Métodos)

La suma de los modelos de distribución encontró 11,305 km² predichos como habitables para la familia Talpidae y 1,012,197 km² para la familia Soricidae dentro de México (Tabla 3, Apéndice 1). Las especies con la mayor superficie de distribución actual son las musarañas *Notiosorex crawfordi*, *Cryptotis parvus*, *N. evotis*, *Sorex ventralis* y *C. mayensis* (> 125,000 km²), mientras que las especies endémicas de México que poseen distribución más restringida son *S. milleri*, *C. peregrina*, *C. griseoventris* y *C. magnus* (< 5,000 km², Tabla 3). El 75.6 % de la superficie estimada para la familia Soricidae es adecuada para al menos una especie, localizándose principalmente en las zonas desérticas del norte de México y en la Península de Yucatán, en donde se extienden las distribuciones de *N. crawfordi*, *C. parvus* y *C. mayensis*, principalmente. Mientras tanto, la región que podría albergar a la mayor riqueza taxonómica se encuentra en las zonas altas del centro y sur del país al estimar que el 5.89 % de la superficie es habitable incluso para cinco a nueve especies de los géneros *Cryptotis* y *Sorex* (Figura 1), como las especies endémicas de México *C. alticola*, *C. goldmani*, *C. griseoventris*, *C. magnus*, *C. mexicanus*, *C. peregrina*, *C. phillipsii*, *Sorex ixtlanensis*, *S. oreopolus*, *S. saussurei* y *S. ventralis*; además de *S. macrodon*, *S. mediopua*, *S. orizabae*, *S. sclateri* y *S. ventralis* que a pesar de no haber estimado su distribución, también habitan esas zonas.

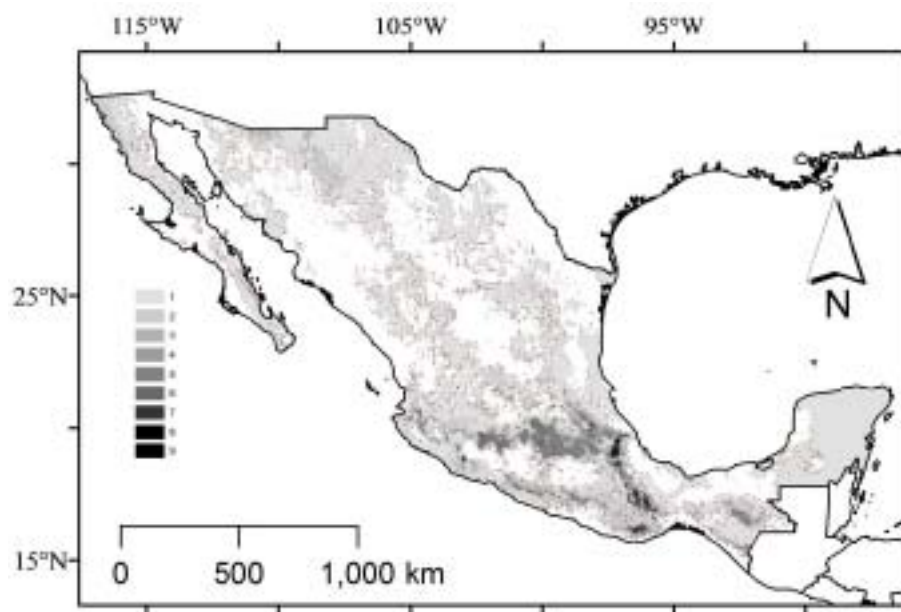


Figura 1. Riqueza de especies de musarañas (orden Eulipotyphla) en México. Las zonas más oscuras muestran la distribución actual estimada para un mayor número de especies (1 a 9 especies).

Al contabilizar el hábitat transformado por el hombre dentro de la distribución predicha como habitable, las especies con el mayor porcentaje de afectación son el topo *Scalopus latimanus* y las musarañas *Cryptotis merriami*, *C. mexicanus*, *Sorex ornatus* y *C. obscurus* (Tabla 3). Por otro lado, las especies con menor proporción de suelo transformado son las musarañas *S. milleri*, *C. peregrina*, *S. arizonae*, *S. monticola*, *C. magnus* y *C. goldmani*. Cabe mencionar que el cálculo del hábitat transformado fue conservador, ya que no se consideró el rubro de áreas de uso en agricultura, debido a que algunas especies pueden tolerar esta transformación (Cervantes et al. 2008; Guevara et al. 2011). De ser incluidas, el área de distribución actual de las especies podría ser menor.

Tabla 3. Número de ejemplares de topos y musarañas colectados en México (*n*), superficie de la distribución actual y porcentaje dentro de hábitat transformado, en áreas protegidas (AP) y en ecosistemas terrestres más amenazados de México (BMM, Bosque Mesófilo de Montaña; BTP, Bosque Tropical Perennifolio). Se presenta la categoría de riesgo de extinción (SEMARNAT 2010 y IUCN 2013) y el intervalo altitudinal de los registros (msnm). El fondo gris señala a las especies endémicas del país.

	<i>n</i>	Cobertura (km ²)	Transformado (%)	Dentro de AP (%)	BMM y BTP (%)	IUCN	SEMARNAT	Altitud (m)
FAMILIA TALPIDAE (topos)								
<i>Scalopus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	2	4,761	3.9	14.2	0.0	LC	P	0 - 1333
<i>Scapanus anthonyi</i> J. A. Allen, 1893	12	-	-	-	-	-	A	1712 - 2389
<i>Scapanus latimanus</i> (Bachman, 1842)	7	6,544	8.4	0.4	0.0	LC	P	0 - 2801
FAMILIA SORICIDAE (musarañas)								
<i>Cryptotis alticola</i> (Merriam, 1895)	60	63,170	3.6	19.3	1	-	PR	2242 - 4134
<i>Cryptotis goldmani</i> (Merriam, 1895)	116	41,824	0.9	1.6	6.3	LC	PR	961 - 3433
<i>Cryptotis goodwini</i> Jackson, 1933	4	1,546	5.0	52.1	32.5	LC	-	1464 - 3085
<i>Cryptotis griseoventris</i> Jackson, 1933	21	3,067	1.5	1.6	0.2	V	-	1912 - 2775
<i>Cryptotis lacandonensis</i> Guevara et al., 2014	2	-	-	-	-	-	-	90
<i>Cryptotis magnus</i> (Merriam, 1895)	105	3,610	0.6	8.0	20.6	V	PR	1300 - 3109
<i>Cryptotis mayensis</i> (Merriam, 1901)	82	125,079	2.3	19.9	11.2	LC	PR	0 - 600
<i>Cryptotis merriami</i> Choate, 1970	1	16,431	7.9	15.9	15.6	LC	-	438 - 1659
<i>Cryptotis mexicanus</i> (Coues, 1877)	461	41,509	6.9	7.2	10.3	LC	-	435 - 3150
<i>Cryptotis nelsoni</i> (Merriam, 1895)	56	-	-	-	-	CE	PR	932 - 1426
<i>Cryptotis obscurus</i> (Merriam, 1895)	160	6,326	6.3	19.2	10.2	V	PR	790 - 2615
<i>Cryptotis parvus</i> (Say, 1823)	396	332,387	4.6	10.4	3.3	LC	PR	0 - 2532
<i>Cryptotis peregrina</i> (Merriam, 1895)	44	2,205	0.2	4.1	4.3	-	PR	2559 - 3056
<i>Cryptotis phillipsii</i> (Schalldach, 1966)	53	5,780	2.0	0.8	4.7	V	-	885 - 2417
<i>Cryptotis tropicalis</i> (Merriam, 1895)	14	-	-	-	-	-	-	444 - 1594
<i>Megasorex gigas</i> (Merriam, 1897)	59	61,335	3.1	8.3	0.9	LC	A	706 - 1412
<i>Notiosorex cockrumi</i> Baker et al., 2003	2	-	-	-	-	LC	A	888 - 1475
<i>Notiosorex crawfordi</i> (Coues, 1877)	86	388,464	1.3	13.4	0.02	LC	A	15 - 2323
<i>Notiosorex evotis</i> (Coues, 1877)	38	143,899	2.9	8.8	0.3	LC	A	2 - 1856
<i>Notiosorex villai</i> Carraway y Timm, 2000	3	-	-	-	-	V	A	750 - 1258
<i>Sorex arizonae</i> Diersing y Hoffmeister, 1977	1	42,061	0.5	14.7	0.0	LC	P	1470 - 2435
<i>Sorex emarginatus</i> Jackson, 1925	8	-	-	-	-	LC	-	1757 - 2496
<i>Sorex ixtlanensis</i> Carraway, 2007	38	16,905	4.4	3.4	23.3	-	-	1185 - 2886
<i>Sorex macrodon</i> Merriam, 1895	11	-	-	-	-	V	A	752 - 1697
<i>Sorex mediopua</i> Carraway, 2007	39	-	-	-	-	LC	-	1480 - 2973
<i>Sorex milleri</i> Jackson, 1947	51	611	0.0	22.6	0.0	V	PR	2521 - 3573
<i>Sorex monticola</i> Merriam, 1890	15	22,794	0.5	9.3	0.0	LC	A	495 - 4027
<i>Sorex oreopolus</i> Merriam, 1892	17	52,222	5.6	19.3	0.9	LC	-	2243 - 3823
<i>Sorex orizabae</i> Merriam 1895	30	-	-	-	-	LC	-	2103 - 3557
<i>Sorex ornatus</i> Merriam, 1895	50	14,259	6.7	9.9	0.0	LC	A	0 - 2659
<i>Sorex saussurei</i> Merriam, 1892	136	53,042	4.3	21.4	1.4	LC	-	1733 - 3941
<i>Sorex sclateri</i> Merriam, 1897	5	-	-	-	-	CE	A	1341 - 1483
<i>Sorex stizodon</i> Merriam, 1895	1	-	-	-	-	CE	A	2130
<i>Sorex ventralis</i> Merriam, 1895	86	131,738	3.6	12.4	1.7	LC	-	1571 - 4129
<i>Sorex salvini</i> Merriam, 1897	234	95,791	1.5	13.2	4.1	LC	A	1403 - 3941
<i>Sorex veraepacis</i> Alston, 1877	109	29,980	4.5	8.9	16.4	LC	A	907 - 3162

El 63 % de las especies del orden poseen registros confirmados dentro de las Áreas Protegidas (AP), mientras que los modelos sugieren que todas las especies en las que se estimó su distribución actual habitan dentro de las AP. Del total de la superficie estimada, el topo *Scapanus latimanus* y las musarañas *C. goldmani*, *C. griseoventris* y *C. phillipsii* tienen menos del 2 % de sus distribuciones dentro de las AP; por el otro lado, la especie con la mayor proporción en AP es *C. goodwini* (52.1 %), aunque su distribución en México es relativamente pequeña (< 1,546 km²). En referencia a los dos ecosistemas terrestres más amenazados del país (Challenger y Soberón 2008), *C. goodwini* (32.5 %), *Sorex ixtlanensis* (23.3 %) y *C. magnus* (20.6 %), son las especies que poseen la mayor distribución actual dentro de los bosques mesófilos de montaña y los bosques tropicales perennifolios. A estas especies habrá que sumar otras más para las que no se estimó su distribución, pero sus registros se ubican en estos ecosistemas, como las musarañas *C. lacandonensis*, *C. nelsoni*, *S. sclateri* y *S. stizodon*.

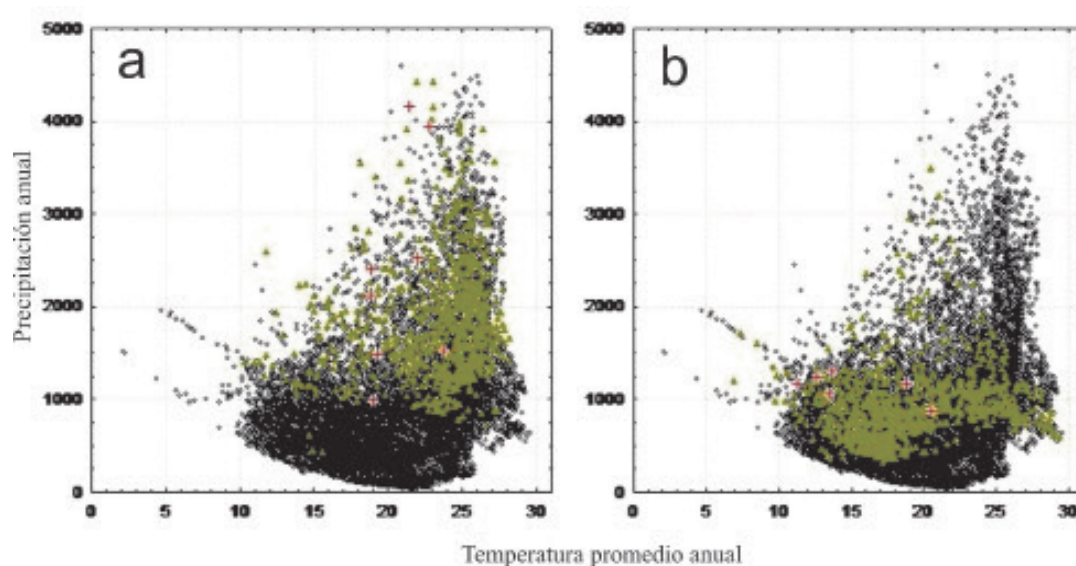


Figura 2. Gráfica de dispersión de las localidades de colecta (cruces rojas) de *Cryptotis tropicalis* (a) y *Sorex mediopua* (b) en el espacio ambiental. Los puntos negros son los valores para México y los puntos verdes los valores para el área de calibración del modelo.

Discussion

Sumado a las revisiones de Maldonado (1999) y Carraway (2007), los resultados de este estudio representan el mayor esfuerzo integral por dar a conocer el estado del conocimiento sobre el orden Eulipotyphla en México. Actualmente, 11 de las 39 especies del orden poseen menos de 10 ejemplares de museo colectados dentro del país. Si bien es cierto que esto puede deberse a la dificultad que implica la captura de topos y musarañas, la cantidad de registros también podría indicar el estado de riesgo de las especies (Escalante-Espinosa 2003). Cualquiera que fuese el caso, la colecta científica sigue siendo un aspecto esencial para la adquisición y validación de datos que van desde la taxonomía alfa hasta el manejo y la toma de decisiones en conservación (Sánchez-Cordero et al. 2001; Patterson 2002; Rocha et al. 2014). Al menos antes del inicio del presente siglo, la colecta de topos y musarañas en México podría definirse como contingente, ya que era un resultado circunstancial al tratar de coleccionar diversas especies de roedores (Ramírez-Pulido et al. 2004; Carraway 2007).

En el caso de las musarañas, sólo los esfuerzos más recientes han explotado el uso de técnicas de bajo precio para colectarlas, como las trampas de caída o tipo "pitfall", aunque sólo se ha realizado en contadas regiones del país (Cervantes *et al.* 2008; Guevara *et al.* 2011).

Es posible que algunas especies de eulipotiflos que no han sido colectadas durante las últimas décadas en México, ya se encuentren extirpadas o extintas (Ceballos y Navarro 1991). El caso más alarmante es la musaraña de San Cristóbal de Las Casas, *Sorex stizodon* que sólo se conoce del holotipo colectado en 1895 (Goldman 1951; Naranjo y Espinoza 2001). Otro caso ejemplar es el del topo *Scalopus aquaticus*, ya que el último registro confirmado dentro del país tiene más de medio siglo y el estado de conservación de sus poblaciones es desconocido (Ceballos y Navarro 1991). Un caso diferente, donde se ha redescubierto a una especie, lo representa la musaraña *Cryptotis nelsoni*, ya que sólo se conocía de la serie tipo colectada en 1894, pero más de un siglo después se obtuvieron nuevos ejemplares y más localidades de colecta en la Sierra de Los Tuxtlas, en la costa este de México (Cervantes y Guevara 2010).

Con base en la distribución actual, el número de registros, la protección actual dentro de AP y/o las amenazas potenciales, consideramos que las musarañas *Cryptotis griseoventris* y la recientemente descrita *C. lacandonensis* deberían estar protegidas por el gobierno mexicano. Actualmente, *C. griseoventris* se encuentra catalogada como vulnerable por las normas internacionales, debido a su distribución restringida y a que su área de distribución está severamente fragmentada debido a la extensa deforestación (IUCN 2013; Guevara *et al.* 2014a). Otras especies también enfrentan elevadas tasas de deforestación dentro de sus áreas históricas como *S. macrodon*, en la que se ha estimado que solo permanece alrededor del 15 % de la cobertura forestal original en su distribución (Sánchez-Cordero *et al.* 2005). Las zonas con mayor riqueza taxonómica y mayor número de endemismos del orden coincide con regiones de particular importancia en la conservación de los mamíferos en México como la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur y Los Altos de Chiapas (Escalante-Espinosa 2003; Vázquez *et al.* 2009). Estas regiones poseen actualmente extensas áreas que han sido transformadas para su uso en la agricultura y el urbanismo (Sánchez-Cordero *et al.* 2005, 2009; PACC 2011). Las especies endémicas que se distribuyen en estas regiones serían las más vulnerables, como las musarañas *Cryptotis alticola*, *C. goldmani*, *C. griseoventris*, *C. phillipsii*, *Sorex oreopolus*, *S. saussurei*, *S. sclateri*, *S. stizodon* y *S. ventralis*. Todas las especies del género *Cryptotis* de estas zonas se encuentran en alguna categoría de riesgo federal o internacional (Tabla 3), mientras que para el género *Sorex*, solo *S. sclateri*, y *S. stizodon* están bajo alguna categoría de riesgo (Semarnat 2010; IUCN 2013).

El cambio climático también podría ser una amenaza para los topos y las musarañas en México, sin olvidar que cada especie reacciona de manera particular (Peterson *et al.* 2001; Trejo *et al.* 2011; Schloss *et al.* 2012). Estimaciones recientes sugieren que cerca del 68 % de la extensión de los bosques mesófilos en México se perderán durante el presente siglo como una consecuencia del cambio climático (Ponce-Reyes *et al.* 2012); de cumplirse este escenario, al menos 24 de las 36 especies de musarañas perderán el hábitat adecuado para su sobrevivencia. Para el caso de los boques tropicales perennifolios, el cambio climático será responsable de una pérdida cercana al 80 % en la distribución para la musaraña *Megasorex gigas* (Trejo *et al.* 2011), representante de un género monotípico y uno de los 12 géneros de mamíferos endémicos de México.

Es importante mencionar que, los estudios recientes en torno a la familia Soricidae en México han contribuido a actualizar el conocimiento sobre la riqueza y distribución actual de las especies (Carraway 2007; Cervantes *et al.* 2008; Cervantes y Guevara 2010; Guevara *et al.* 2014b) y a incrementar el conocimiento sobre su variación morfológica intra e interespecífica (Ramírez-Pulido *et al.* 2004, 2005; Carraway 2007). Como lo indican estudios previos y como lo sugiere la distribución fragmentada en diversas especies de los géneros *Cryptotis* y *Sorex* (Apéndice 1), aún se requieren evaluaciones taxonómicas para esclarecer el límite taxonómico entre algunas especies (Esteva *et al.* 2010; Guevara y Cervantes 2014). Para el caso de la familia Talpidae ha habido un escaso conocimiento generado durante las últimas décadas y se conoce poco sobre el estado de las poblaciones (Ceballos y Navarro 1991), por lo que el paso inmediato a seguir es poner en claro la situación actual de las poblaciones de las tres especies de topo.

A pesar del sesgo significativo de colecta a lo largo de los caminos como en el caso de las musarañas, la comparación entre los MNE que consideran el sesgo contra los que no lo consideran, muestran que los resultados son similares. Esto podría indicar que el sesgo geográfico en el muestreo de este grupo de mamíferos no ha arrastrado un sesgo ambiental. No obstante, otras aproximaciones que evalúan el sesgo geográfico para ser incorporado en el MNE podrían ser exploradas en el futuro (Phillips *et al.* 2009; Anderson y González Jr. 2011). En cuanto al número de muestra, infortunadamente la mayoría de la especies de eulipotiflos en México poseen un número reducido de localidades, por lo que en esos casos las estimaciones deberían tomarse con mayor cautela, a pesar de haber elegido el método más apropiado (Pearson *et al.* 2007). Conforme se incrementa el número de localidades, será posible validar y robustecer los resultados para especies con tamaños de muestra reducidos (Jackson y Robertson 2011). Consideramos que los esfuerzos de colecta deberían enfocarse a los taxones menos representados en las colecciones biológicas y en aquellos que no han sido registrados en décadas. Un paso inicial podría ser el impulso de inventarios dirigido a estas especies, particularmente dentro de las AP (Sánchez-Cordero *et al.* 2005, 2009; Ceballos 2007; Rocha *et al.* 2014). Además, es importante utilizar métodos adecuados de colecta y dar prioridad a las regiones actualmente adecuadas para las especies (Apéndice 1; Raxworthy *et al.* 2003; Woodman *et al.* 2012). A medida que se obtengan más datos y se actualicen sobre los topos y las musarañas en México, las evaluaciones y los análisis subsecuentes podrán redefinir las prioridades de conservación dentro de uno de los grupos de mamíferos más diversos del país.

Agradecimientos

Los siguientes curadores y asistentes ofrecieron, en todo momento, las facilidades para examinar ejemplares en las colecciones bajo su cargo: F. X. González Cózatl y E. Arellano (CMC-CEAMISCH); A. Riechers (CZRMA); C. Lorenzo (ECO-SC-M); J. Arroyo Cabrales (INAH); R. M. Timm (KU); L. León Paniagua (MZFC); M. Briones Salas (OAXMA); S. Hernández Betancourt (UADY); J. Ramírez Pulido y N. González Ruíz (UAMI); N. Woodman y S. Peurach (USNM). S. Ortega García contribuyó invaluablemente en la depuración de la base de datos de la familia Soricidae. LG agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) y al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por las becas y apoyos económicos para realizar los estudios de posgrado.

La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad aportó apoyo económico para la depuración de bases de datos y consulta de museos (CONABIO, FB1587/JM044/12).

Resumen

Introducción. Los topos (Talpidae) y las musarañas (Soricidae) son los únicos representantes del orden Eulipotyphla en México, conformando cerca del 7 % de la mastofauna del país. A pesar de su riqueza, algunos aspectos básicos como la taxonomía alfa y el conocimiento de su distribución geográfica permanecen incompletos. La falta de esta información implica que el estado de conservación de los eulipotiflos también permanezca sin ser evaluado, lo que implica un serio impedimento para el diseño de estrategias de manejo para un grupo que tiende a ser especialmente susceptible al cambio climático y a los impactos en la transformación del hábitat. Por tal motivo, con base en la información de colecciones de historia natural y datos ambientales espaciales se realizó una evaluación del estado actual del conocimiento y las posibles amenazas a la supervivencia de los topos y musarañas mexicanos.

Metodología. Revisamos la información disponible en las colecciones biológicas, bases de datos y registros de la literatura. Evaluamos el sesgo geográfico de colecta y estimamos la distribución actual de casi todas las especies de topos y musarañas registrados en México mediante el modelado de sus nichos ecológicos, reteniendo áreas con hábitat natural remanente. Por último, calculamos la extensión de la distribución de cada especie dentro de las Áreas Protegidas y dentro de los ecosistemas más amenazados en México con la finalidad de identificar a los taxones más vulnerables.

Resultados. La diversidad mexicana de eulipotiflos está representada por tres especies de topos y 36 de musarañas. 26 de estas especies (67 %) son endémicas del país y 27 (69 %) se encuentran bajo alguna categoría de riesgo de acuerdo al gobierno mexicano o por instancias internacionales. Once taxones se conocen por no más de 10 ejemplares o por muy pocas localidades en el país. Una musaraña en particular (*Sorex stizodon*) no ha sido registrada desde hace más de un siglo. Debido al escaso número de localidades (< 5), no se estimó la distribución actual de 12 especies. La región que podría albergar a la mayor riqueza taxonómica se encuentra en las zonas altas del centro y sur del país. Las especies con el mayor porcentaje de hábitat transformado son el topo *Scalopus latimanus* y las musarañas *Cryptotis merriami*, *C. mexicanus*, *C. obscurus* y *Sorex ornatus*. Con base en la distribución actual, el número de registros, la protección actual dentro de AP y/o las amenazas potenciales, las musarañas *Cryptotis griseiventris* y la recientemente descrita *C. lacandonensis* deberían estar protegidas por el gobierno mexicano.

Discusión y conclusiones. Este trabajo proporciona la primera documentación detallada de la información disponible sobre la taxonomía, nomenclatura, distribución y amenazas de los topos y musarañas en México. La información obtenida en colecciones de historia natural corrobora el escaso y sesgado conocimiento sobre la distribución actual de los eulipotiflos (Ramírez-Pulido *et al.* 2005; Carraway 2007). Nuestro análisis espacial proporciona evidencia de que algunas especies podrían estar más amenazadas de lo que actualmente se reconoce por criterios globales (UICN) y por el gobierno mexicano. El bajo número de ejemplares (< 10) de algunos eulipotiflos podría ser consecuencia de la falta de muestreo. Conforme se incrementa el número de localidades, será posible validar y robustecer los resultados de modelado de nicho ecológico para especies con tamaños de muestra reducidos. Nuestros modelos de nicho convertidos a distribución actual deberían ser utilizados para dirigir esfuerzos de estudios de campo y colecta científica, con el fin de incrementar la información sobre el estado actual de las poblaciones de topos y musarañas.

Palabras clave: colecciones biológicas, distribución actual, Insectívora, inventarios, mamíferos pequeños, sesgo a caminos.

Literatura citada

- ANDERSON, R. P., E I. GONZALEZ JR. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling* 222: 2796-2811.
- ASHER, R. J., Y K. M. HELGEN. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology* 10:102.

- CARRAWAY, L. N.** 2007. Shrews (Eulipotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the Western North American Naturalist* 3:1-91.
- CEBALLOS, G.** 2007. Conservation priorities for mammals in megadiverse Mexico: the efficiency of reserve networks. *Ecological Applications* 17:569-578.
- CEBALLOS, G., Y J. ARROYO-CABRALES.** 2013. Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología, nueva época* 2:27-80.
- CEBALLOS, G., Y D. NAVARRO.** 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp: 167-198 en *Latin American Mammalogy: history, diversity and conservation* (Mares, M. A., y D. J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press. Norman, EE.UU.
- CERVANTES, F. A., A. MONTIEL, Y A. GARCÍA.** 2008. Shrews (Mammalia, Soricomorpha) from Colima, México. *The Southwestern Naturalist* 53:101-104.
- CERVANTES, F. A., Y L. GUEVARA.** 2010. Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México. *Mammalian Biology* 75:451-454.
- CHALLENGER, A., Y J. SOBERÓN.** 2008. Los ecosistemas terrestres. Pp. 87-108 en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- CHOATE, J.** 1970. Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. *University of Kansas Publications. Museum of Natural History* 19:195-317.
- CHURCHFIELD, S.** 2002. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply. *Acta Theriologica* 47:169-184.
- DOUADY, C. J., P. I. CHATELIER, O. MADSEN, W. W. DE JONG, F. CATZEFLIS, M. S. SPRINGER, Y M. J. STANHOPE.** 2002. Molecular phylogenetic evidence confirming the Eulipotyphla concept and in support of hedgehogs as the sister group to shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25:200-209.
- DOUADY, C. J., Y E. J. DOUZERY.** 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28:285-296.
- ESCALANTE-ESPINOSA, T.** 2003. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 74:211-237.
- ESTEVA, M. E., F. A. CERVANTES, S. BRANT, Y J. COOK.** 2010. Molecular phylogeny of long-tailed shrews (genus *Sorex*) from México and Guatemala. *Zootaxa* 2615:47-65.
- GOLDMAN, E. A.** 1951. Biological investigations in México. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 115. Washington, EE.UU.
- GRAHAM, C. H., S. FERRIER, F. HUETTMAN, C. MORITZ, Y A. T. PETERSON.** 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19:497-503.
- GUEVARA, L., H. E. RAMÍREZ-CHAVES, Y F. A. CERVANTES.** 2011. Leucismo en la musaraña de orejas cortas *Cryptotis mexicana* (Mammalia: Soricomorpha), endémica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:731-733.
- GUEVARA, L., C. LORENZO, S. ORTEGA-GARCÍA, Y V. SÁNCHEZ-CORDERO.** 2014a. Noteworthy records of an endemic shrew from México (Mammalia, Soricomorpha, *Cryptotis griseoventris*), with comments on taxonomy. *Mammalia* 78: 405-408.
- GUEVARA, L., V. SÁNCHEZ-CORDERO, L. LEÓN-PANIAGUA, Y N. WOODMAN.** 2014b. A new species of small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rainforest, México. *Journal of Mammalogy* 95:739-753.

- GUEVARA, L., y F. A. CERVANTES.** 2014. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. *Acta Theriologica* 59:233-242.
- HUTTERER, R.** 2005. Order Soricomorpha. Pp. 220-311 in *Mammal Species of the world: A taxonomic and geographic reference* (Wilson, D. E., y D. M. Reeder, eds.). The John Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA).** 2014. Uso del Suelo y Vegetación escala 1:250,000, Serie V, Departamento de Uso del Suelo, Dirección General de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México. Sitio del INEGI en Internet: www.inegi.org.mx
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE).** 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE), y UNEP (UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME).** 2014. *The World Database on Protected Areas (WDPA)*. UNEP-WCMC. Cambridge, United Kingdom.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE).** 1999. International code of zoological nomenclature. Cuarta edición International Trust for Zoological Nomenclature. London, United Kingdom.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE).** 2006. Opinion 2164 (Case 3328). *Didelphis* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Didelphidae): gender corrected to feminine, and *Cryptotis* Pomel, 1848 (Mammalia, Soricidae): gender fixed as masculine. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 63:282–283.
- JACKSON, C. R., y M. P. ROBERTSON.** 2011. Predicting the potential distribution of an endangered cryptic subterranean mammal from few occurrence records. *Journal for Nature Conservation* 19:87-94.
- MALDONADO, J. E.** 1999. Family Talpidae. Pp: 53-55 en *Mamíferos del noroeste de México* (Álvarez-Castañeda S. T., y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, Baja California Sur, México.
- MATSON, J. O., y T. J. MCCARTHY.** 2005. A new subspecies of Verapaz shrew (*Sorex veraepacis*) from Guatemala. Pp. 63-70 en *Advances in the Biology of Shrews II* (Merritt, J. F., S. Churchfield, R. Hutterer, y B. I. Sheftel, eds.). Special Publication of the International Society of Shrew Biologist. New York, EE.UU.
- MERRITT, J. F.** 2010. *The biology of small mammals*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- NARANJO, E. J., y E. ESPINOZA.** 2001. Los mamíferos de la reserva ecológica Huitepec, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:58-67.
- NIKAIDO, M., Y. CAO, M. HARADA, N. OKADA, y M. HASEGAWA.** 2003. Mitochondrial phylogeny of hedgehogs and monophyly of Eulipotyphla. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28:276-284.
- PACC (PROGRAMA DE ACCIÓN ANTE EL CAMBIO CLIMÁTICO EN EL ESTADO DE CHIAPAS).** 2011. Anexo técnico III Modelo de Deforestación del Estado de Chiapas. Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Disponible en: http://www2.inecc.gob.mx/sistemas/paacc/descargas/paacc_chiapas.pdf. Consultado el 14 de mayo de 2013.
- PATTERSON, B. D.** 2002. On the continuing need for scientific collecting of mammals. *Mastozoología Neotropical* 9:253-262.
- PEARSON, R. G., C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA, y A. T. PETERSON.** 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117.

- PETERSON, A. T., V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. SOBERÓN, J. BARTLEY, R. W. BUDDEMEIER, Y A. NAVARRO-SIGÜENZA. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modeling* 144:21-30.
- PETERSON, A.T., J. SOBERÓN, R. G. PEARSON, R. P. ANDERSON, E. MARTÍNEZ-MEYER, M. NAKAMURA, Y M. B. ARAÚJO. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press. Princeton, EE.UU.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, Y R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- PHILLIPS, S. J., M. DUDÍK, J. ELITH, C. H. GRAHAM, A. LEHMANN, A., J. LEATHWICK, Y S. FERRIER. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19:181-197.
- PONCE-REYES, R., V. H. REYNOSO-ROSALES, J. E. M. WATSON, J. VANDERWAL, R. A. FULLER, R. L. PRESSEY, Y H. P. POSSINGHAM. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change* 2:448-452.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., A. CASTILLO-MORALES, A. SALAME-MÉNDEZ, Y A. CASTRO-CAMPILLO. 2004. Características morfológicas y morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha). *Acta Zoológica Mexicana* 20:9-37.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., A. CASTILLO-MORALES, A. SALAME-MÉNDEZ, A. CASTRO-CAMPILLO, A., Y N. GONZÁLEZ-RUIZ. 2005. Variación y distribución de *Sorex* (Mammalia: Soricomorpha) del centro de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 3ra. Época 2:178-192.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., J. ARROYO-CABRALES, Y N. GONZÁLEZ-RUIZ. 2008. Mamíferos. CD 1 en Catálogo taxonómico de especies de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad (Ocegueda, S., y J. Lorente-Bousquets, coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., N. GONZÁLEZ-RUIZ, A. L. GARDNER, Y J. ARROYO-CABRALES. 2014. List of Recent Land Mammals of Mexico, 2014. *Special Publications Museum of Texas Tech University* 63:1-69.
- RAXWORTHY, C. J., E. MARTINEZ-MEYER, N. HORNING, R. A. NUSSBAUM, G. E. SCHNEIDER, M. A. ORTEGA-HUERTA, Y A. T. PETERSON. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426:837-841.
- ROCA, A. L., G. BAR-GAL, K., E. EIZIRIK, K. M. HELGEN, R. MARIA, R., M. S. SPRINGER, S. J. O'BRIEN, Y W. J. MURPHY. 2004. Mesozoic origin for West Indian insectivores. *Nature* 429:649-651.
- ROCHA, L. A., A. ALEIXO, G. ALLEN, F. ALMEDA, C. C. BALDWIN, M. V. BARCLAY, J. M. BATES, A. M. BAUER, F. BENZONI, C. M. BERNS, M. L. BERUMEN, D. C. BLACKBURN, S. BLUM, F. BOLAÑOS, R. C. K. BOWIE, R. BRITZ, R. M. BROWN, C. D. CADENA, K. CARPENTER, L. M. CERÍACO, P. CHAKRABARTY, G. CHAVES, J. H. CHOAT, K. D. CLEMENTS, B. B. COLLETTE, A. COLLINS, J. COYNE, J. CRACRAFT, T. DANIEL, M. R. DE CARVALHO, K. DE QUEIROZ, F. DI DARIO, R. DREWES, J. P. DUMBACHER, A. ENGLISH JR., M. V. ERDMANN, W. ESCHMEYER, C. R. FELDMAN, B. L. FISHER, J. FJELDSÅ, P. W. FRITSCH, J. FUCHS, A. GETAHUN, A. GILL, M. GOMON, T. GOSLINER, G. R. GRAVES, C. E. GRISWOLD, R. GURALNICK, K. HARTEL, K. M. HELGEN, H. HO, D. T. ISKANDAR, T. IWAMOTO, Z. JAAFAR, H. F. JAMES, D. JOHNSON, D. KAVANAUGH, N. KNOWLTON, E. LACEY, H. K. LARSON, P. LAST, J. M. LEIS, H. LESSIOS, J. LIEBHERR, M. LOWMAN, D. L. MAHLER, V. MAMONEKENE, K. MATSUURA, G. C. MAYER, H. MAYS JR., J. MCCOSKER, R. W. MCDIARMID, J. MCGUIRE, M. J. MILLER, R. MOOI, R. D. MOOI, C. MORITZ, P. MYERS, M. W. NACHMAN, R. A. NUSSBAUM, D. Ó FOIGHIL, L. R. PARENTI, J. F. PARHAM, E. PAUL, G. PAULAY, J. PÉREZ-EMÁN, A. PÉREZ-MATUS, S. POE, J. POGONOSKI, D. L. RABOSKY, J. E. RANDALL, J. D. REIMER, D. R. ROBERTSON, M.-O. RÖDEL, M. T. RODRIGUES, P.

- ROOPNARINE, L. RÜBER, M. J. RYAN, F. SHELDON, G. SHINOHARA, A. SHORT, W. B. SIMISON, W. F. SMITH-VANIZ, V. G. SPRINGER, M. STIASSNY, J. G. TELLO, C. W. THOMPSON, T. TRNSKI, P. TUCKER, T. VALQUI, M. VECCHIONE, E. VERHEYEN, P. C. WAINWRIGHT, T. A. WHEELER, W. T. WHITE, K. WILL, J. T. WILLIAMS, G. WILLIAMS, E. O. WILSON, K. WINKER, R. WINTERBOTTOM, Y C. C. WITT. 2014. Specimen collection: an essential tool. *Science* 344:814-815.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., A. T. PETERSON, Y P. ESCALANTE-PLIEGO. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. Pp. 359–379 en *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad* (Hernández, H. M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez, y M. Ulloa, eds.). Ediciones Científicas Universitarias Fondo de Cultura Económica, Academia Mexicana de Ciencias, A.C., Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., P. ILLOLDI-RANGEL, M. LINAJE, S. SARKAR, Y A. T. PETERSON. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126:465-473.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., P. ILLOLDI-RANGEL, M. LINAJE, T. ESCALANTE, F. FIGUEROA, Y S. SARKAR. 2009. Deforestation and biodiversity conservation in Mexico. Pp. 279-298 en *Endangered Species: New Research* (Columbus, A., y L. Kuznetsov, eds.). Nova Science Publishers. New Haven, EE.UU.
- SCHLOSS, C. A., T. A. NUÑEZ, Y J. J. LAWLER. 2012. Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:8606-8611.
- SEMARNAT (SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para la inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. Ciudad de México, México.
- SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85:1–350.
- SOBERÓN, J., Y A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- STANHOPE, M. J., V. G. WADDELL, O. MADSEN, W. DE JONG, S. B. HEDGES, G. C. CLEVEN, K. DIANA, Y M. S. SPRINGER. 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:9967-9972.
- STATSOFT INC. 2005. STATISTICA (data analysis software system) version 7.1. Disponible en: <http://www.statsoft.com/>. Tulsa, EE.UU.
- SYMONDS, M. R. 2005. Phylogeny and life histories of the 'Insectivora': controversies and consequences. *Biological Reviews* 80:93-128.
- TREJO, I., E. MARTÍNEZ-MEYER, E. CALIXTO-PÉREZ, S. SÁNCHEZ-COLÓN, R. VÁZQUEZ DE LA TORRE, Y L. VILLERS-RUIZ. 2011. Analysis of the effects of climate change on plant communities and mammals in México. *Atmósfera* 24:1-14.
- VÁZQUEZ, L. B., C. G. BUSTAMANTE-RODRÍGUEZ, Y D. G. BAHENA-ARCE. 2009. Area selection for conservation of Mexican mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 32.1:29-39.
- YATES, T. L., Y J. SALAZAR-BRAVO. 2005. A revision of *Scapanus latimanus*, with the revalidation of a species of Mexican mole. Pp. 479-496 en *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (Sánchez-Cordero, V., y R. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. Ciudad de México, México.

- WARREN, D. L., R. E. GLOR, Y M. TURELLI.** 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33:607-611.
- WARREN, D. L., Y S. N. SEIFERT.** 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21:335-342.
- WILSON, D. E., Y D. M. REEDER.** 2011. Class Mammalia Linnaeus, 1758. In *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3148:56-60.
- WOODMAN, N., Y D. A. CROFT.** 2005. Fossil shrews from Honduras and their significance for late glacial evolution in body size (Mammalia: Soricidae: *Cryptotis*). *Fieldiana Geology* 51:1–30.
- WOODMAN, N.** 2010. Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. *Journal of Mammalogy* 91:566–579.
- WOODMAN, N.** 2012. Taxonomic status and relationships of *Sorex obscurus parvidens* Jackson, 1921, from California. *Journal of Mammalogy* 93:826-838.
- WOODMAN, N., J. O. MATSON, T. J. MCCARTHY, R. P. ECKERLIN, W. BULMER, Y N. ORDÓÑEZ-GARZA.** 2012. Distributional records of shrews (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from Northern Central America with the first record of *Sorex* from Honduras. *Annals of Carnegie Museum* 80:207–237.

Summited: July 2, 2014

Review: August 22, 2014

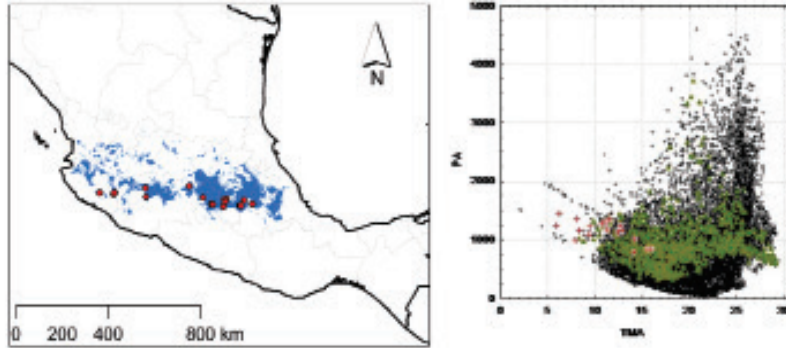
Accepted: October 20, 2014

Associated editor: Consuelo Lorenzo

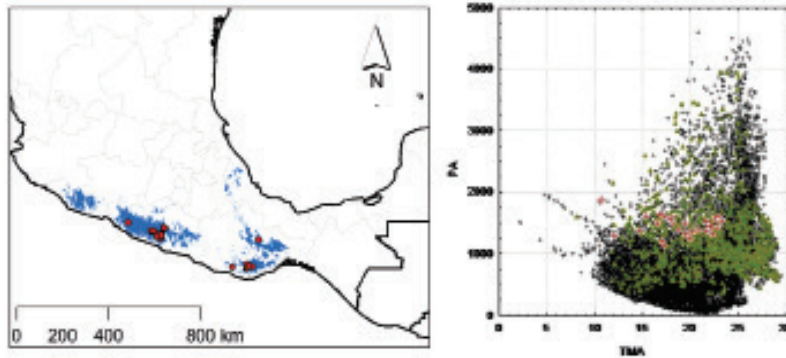
Apéndice 1

Distribución actual de 2 especies de topos de los géneros *Scalopus* y *Scapanus* y 25 de musarañas de los géneros *Cryptotis*, *Megasorex*, *Notiosorex* y *Sorex* dentro de México. De izquierda a derecha se muestra el nombre científico, la distribución actual (azul) con las localidades registradas para México (puntos en rojo) y la ubicación de las localidades con las que se generaron los modelos (cruces en rojo) en el espacio ambiental: temperatura promedio anual (TMA, eje x) y precipitación anual (PA, eje y). También se muestran los valores para ambas variables para México (puntos negros) y para el área de calibración del modelo (puntos verdes). Al final, se presentan las localidades para las especies para las cuales no se generaron modelos de nicho ecológico.

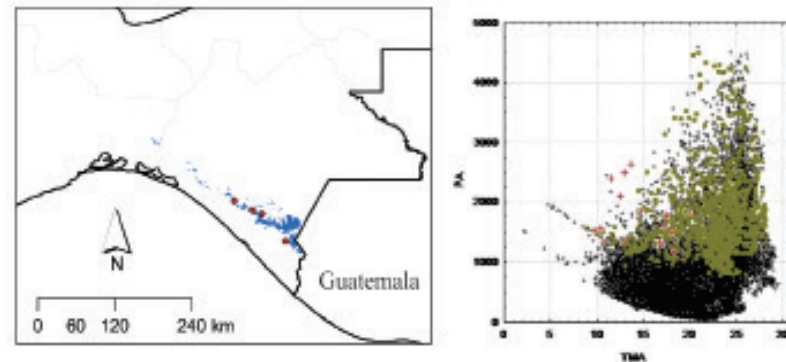
Cryptotis alticola



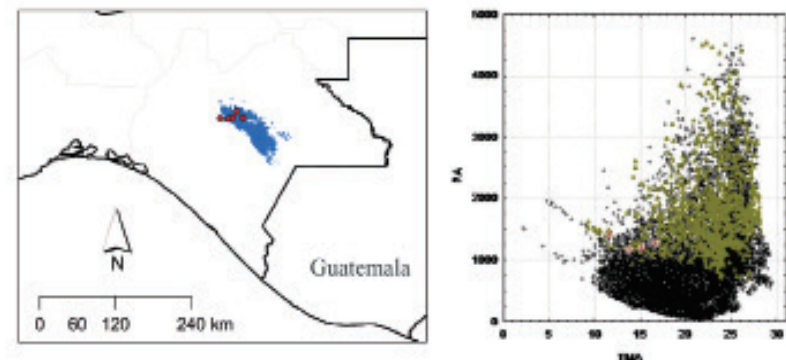
C. goldmani



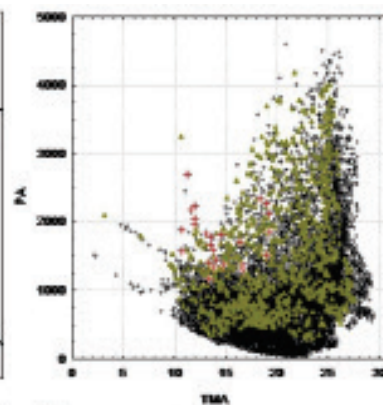
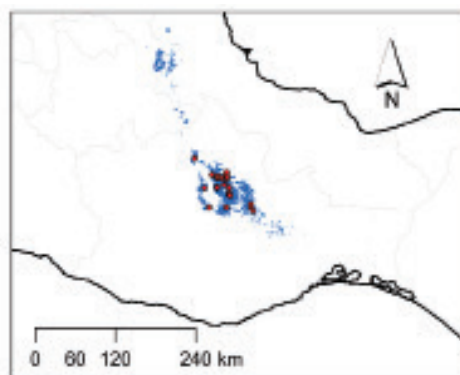
C. goodwini



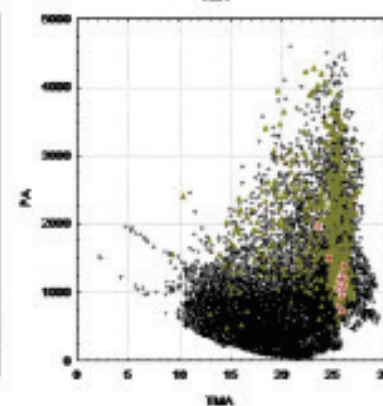
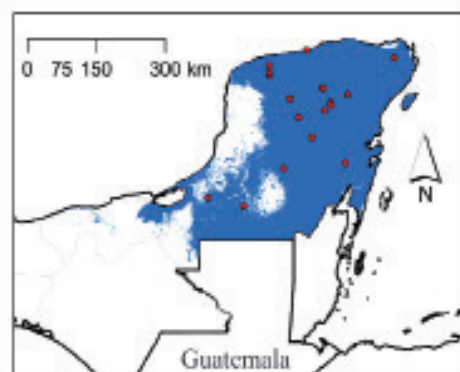
C. griseoventris



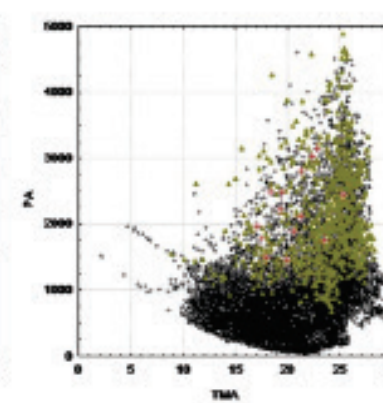
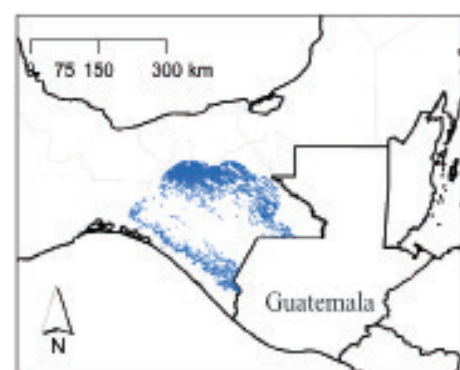
C. magnus



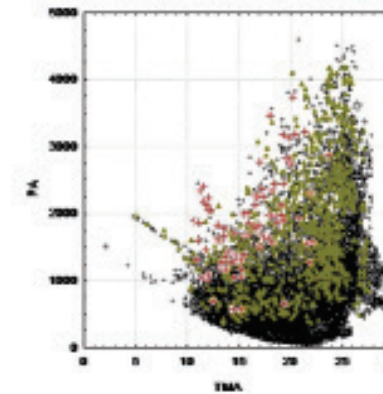
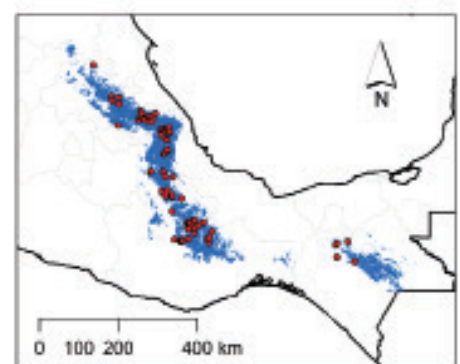
C. mayensis



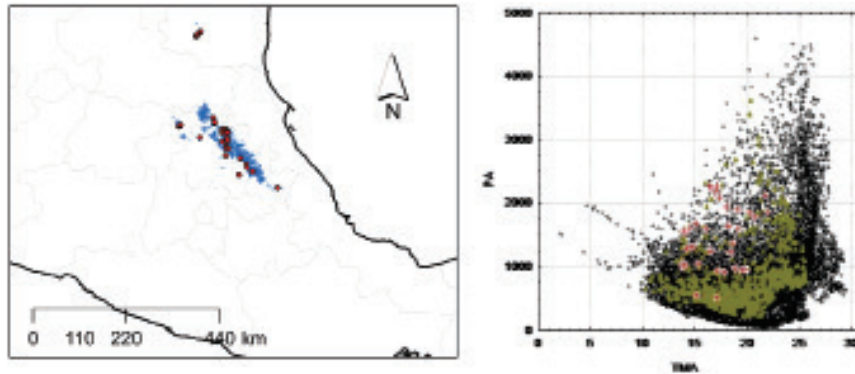
C. merriami



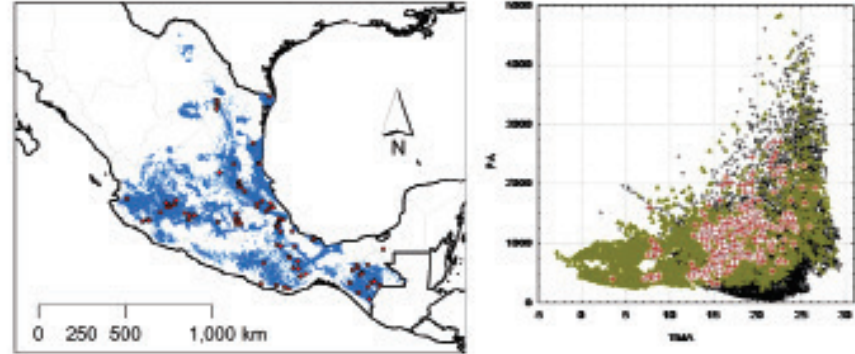
C. mexicanus



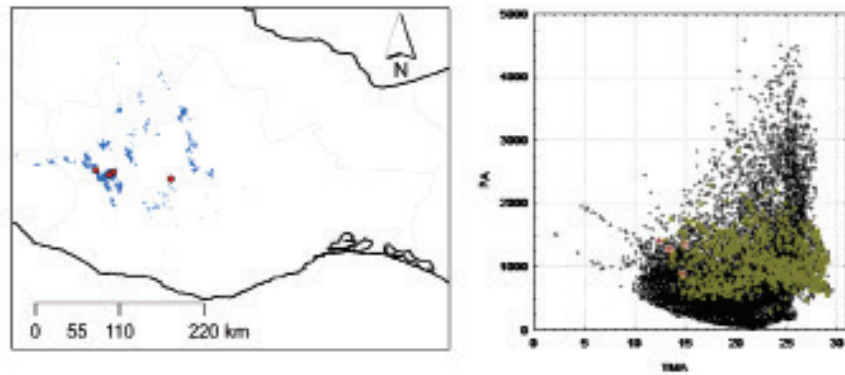
C. obscurus



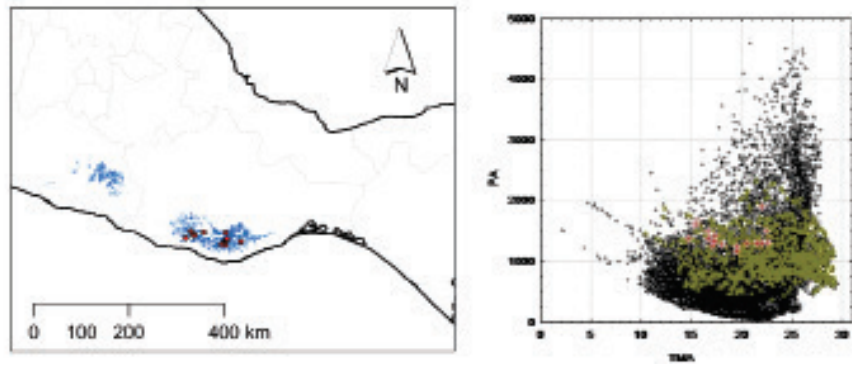
C. parvus



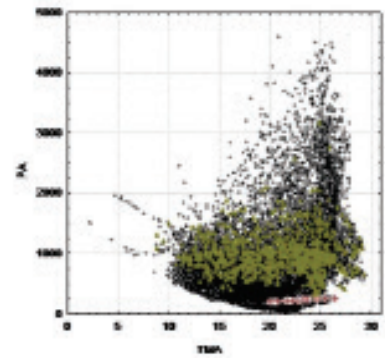
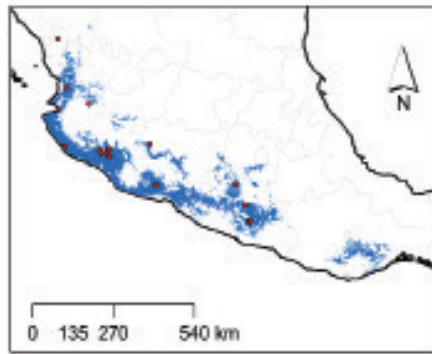
C. peregrinus



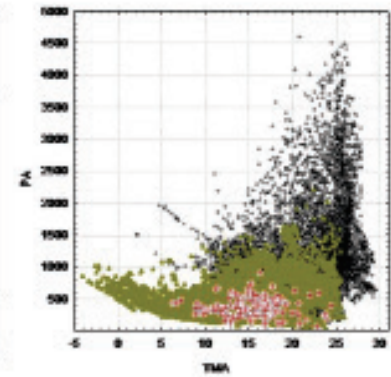
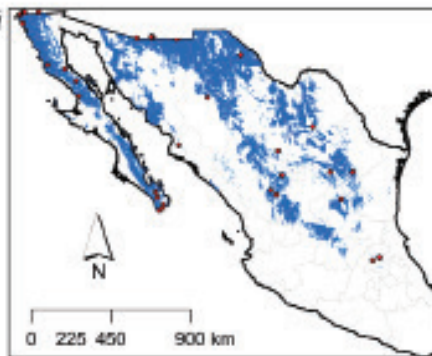
C. phillipsii



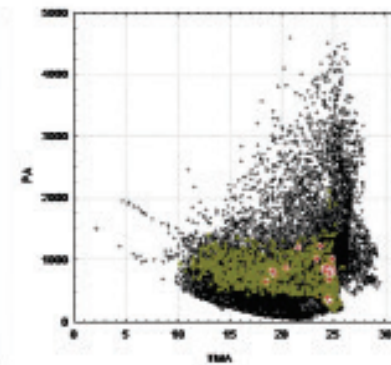
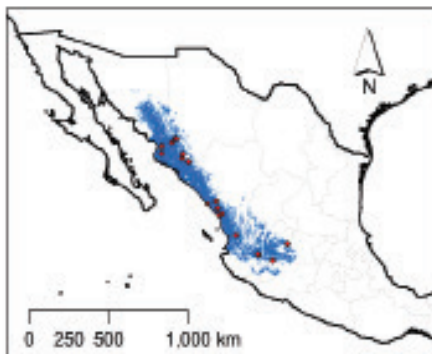
Megasorex gigas



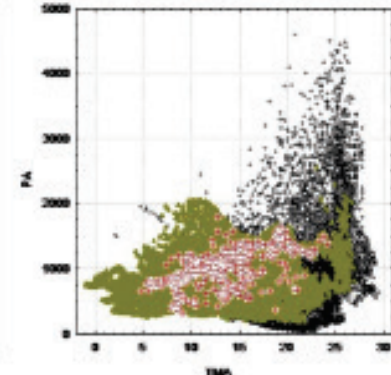
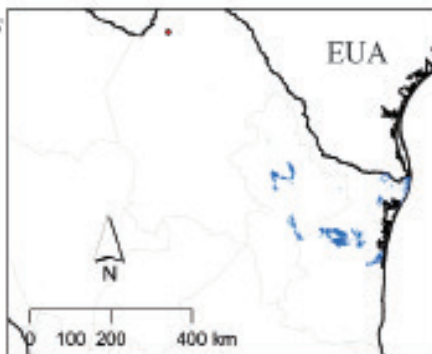
Notiosorex crawfordi



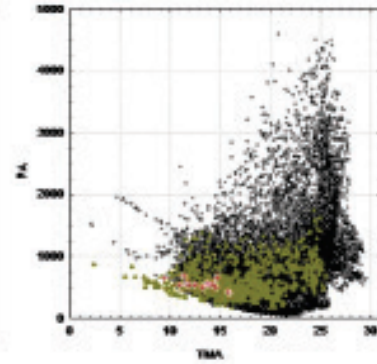
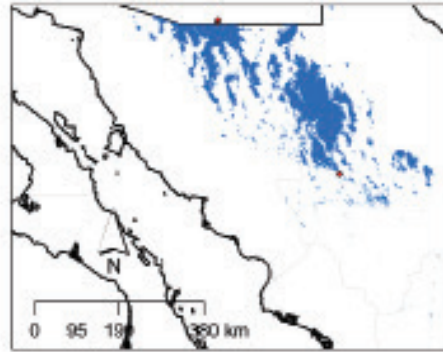
N. evotis



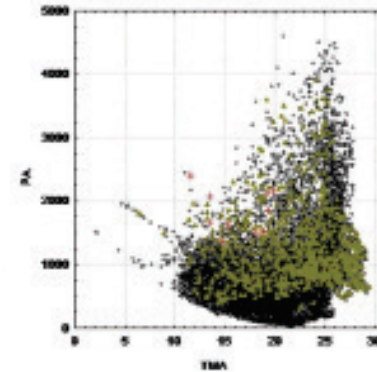
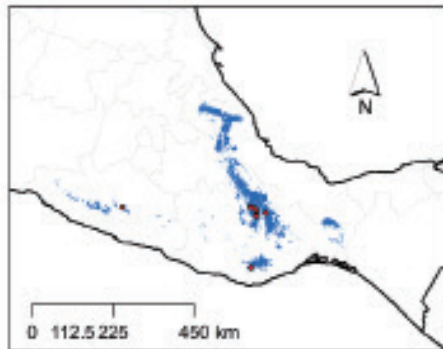
Scalopus aquaticus



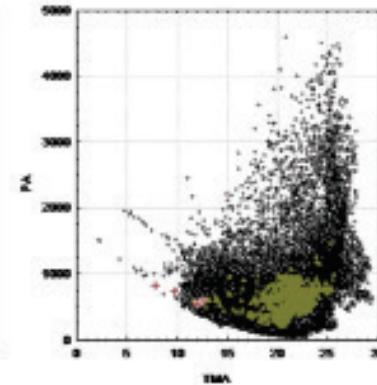
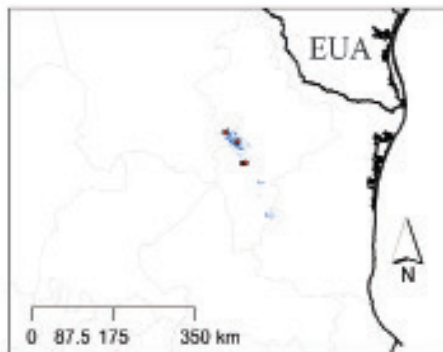
Sorex arizonae



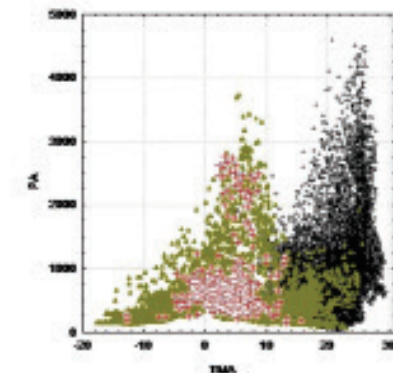
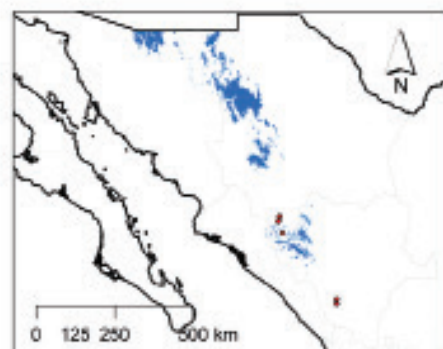
S. ixtlanensis



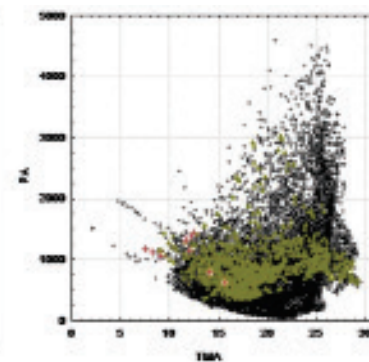
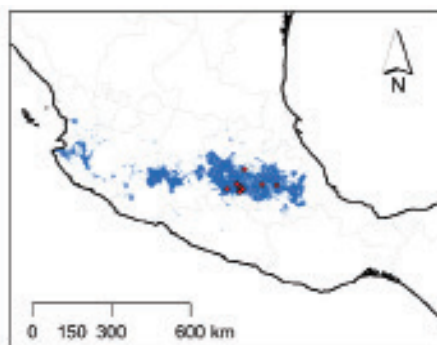
S. milleri



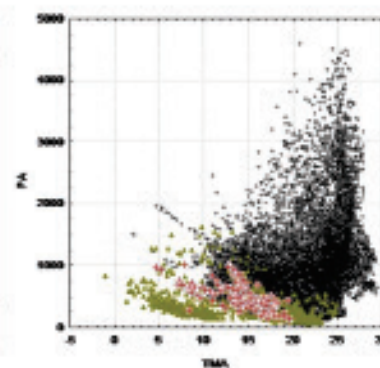
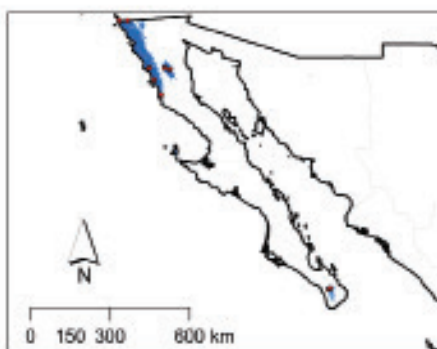
S. monticola



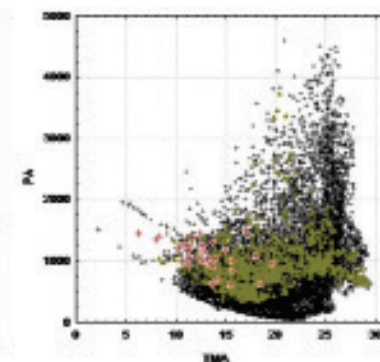
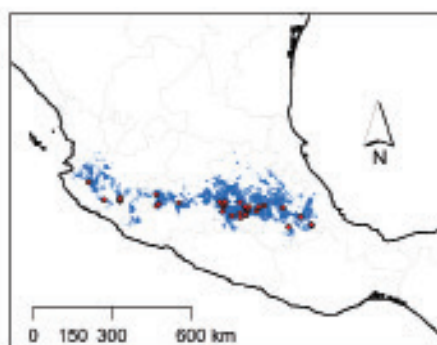
S. oreopolus



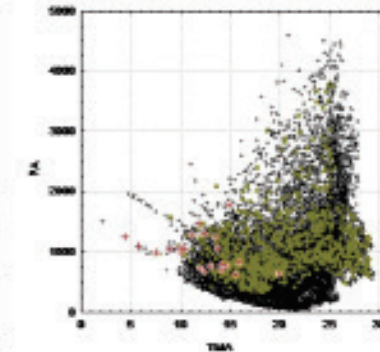
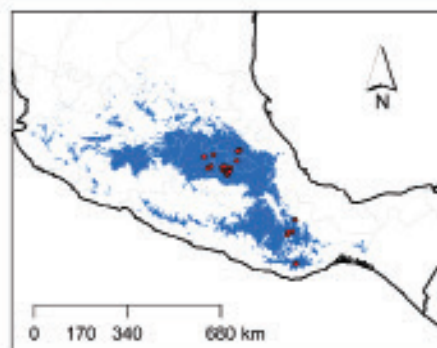
S. ornatus



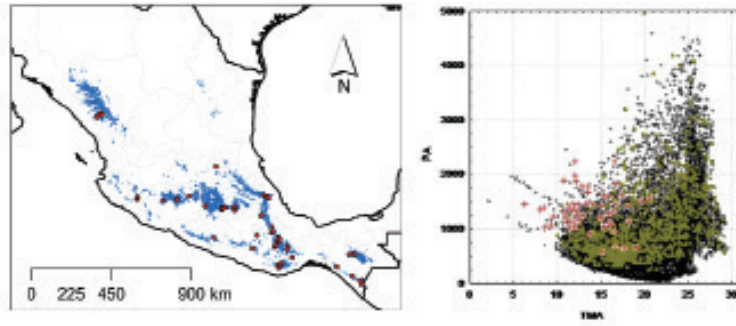
S. saussurei



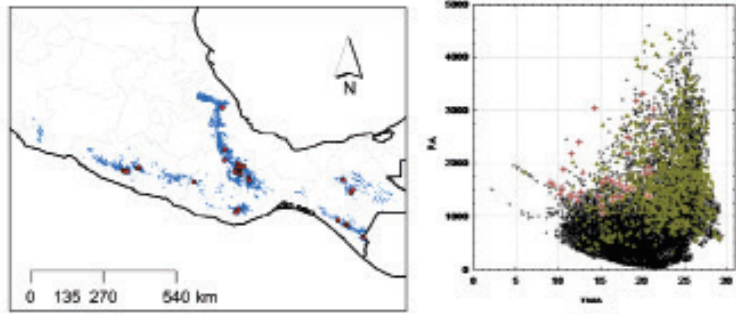
S. ventralis



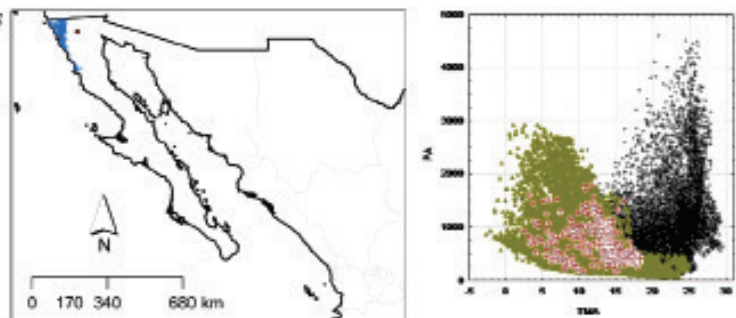
S. salvini



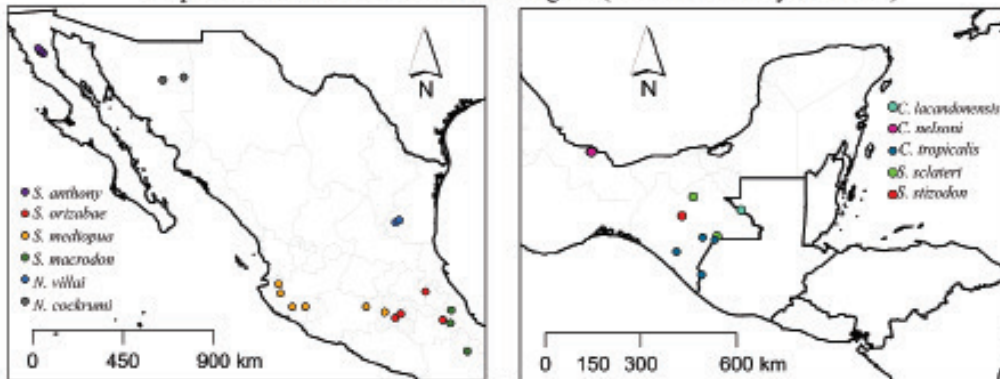
S. veraepacis



Scapanus latimanus



Especies sin modelo de nicho ecológico (ver Materiales y métodos)



VII

Phylogenies are not the end of the story, merely the end of the beginning
Brooks & McLennan

Capítulo III. Biogeography and species delimitation of small-eared shrews (Mammalia, Eulipothypla, *Cryptotis*) in Mesoamerica.

El grupo de especies *Cryptotis mexicanus* comprende a un grupo de al menos 13 especies que se distribuyen desde el noreste de México hasta Honduras. Dentro de este grupo se pueden identificar a dos subgrupos con características morfológicas particulares: los subgrupos *C. goldmani* y *C. mexicanus* (Woodman y Timm 1999). El subgrupo *C. mexicanus* está integrado por las especies *C. magnus*, *C. mexicanus*, *C. nelsoni*, *C. obscurus* y *C. phillipsii* (Guevara y Cervantes 2014). La distribución de estas cinco especies se corresponde cabalmente con la del bosque mesófilo de montaña (**Fig. 9**; González-Ruiz *et al.* 2014), por lo que es probable que los procesos de especiación en el grupo hayan sido influenciados en alguna medida por la contracción y fragmentación que sufrió este tipo de vegetación en el pasado reciente.

Las hipótesis morfológicas (Woodman 1999, 2000; Woodman 2005) y molecular (Capítulo I, Guevara y Cervantes 2014) mostraban una relación no resuelta entre tres especies del grupo *Cryptotis mexicanus*: *C. mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus*, que interpretamos como una señal de incertidumbre en el límite taxonómico entre ellas. En este capítulo se pone a prueba el límite taxonómico entre estas especies que son muy similares morfológica y molecularmente (Woodman y Timm 1999; Woodman 2005; Ramírez-Pulido *et al.* 2004; Guevara y Cervantes 2014). Durante su historia taxonómica, los tres taxones han pasado a ser consideradas parte de una especie politípica debido a sus semejanzas y relaciones filogenéticas inciertas (**Cuadro 4**; Choate 1970; Woodman y Timm 1999, 2000; Guevara y Cervantes 2014). *Cryptotis mexicanus* y *C. obscurus* se distribuyen a través de las tierras altas al Oriente de México, habitando en simpatria en el centro del país. Por su parte, *C. nelsoni* habita alopatricamente en la Sierra de Los Tuxtlas en Veracruz, siendo el único mamífero endémico de estas montañas. La distribución actual de los tres taxones se corresponde con la de muchos otros vertebrados, por lo que estudiar la evolución de este grupo de musarañas podrá dar pistas sobre la biogeografía en esta región de Norteamérica.

Nuestro análisis se basó en la comparación morfológica y de nichos ecológicos. Se consultaron 11 colecciones biológicas para revisar un total de 695 ejemplares referidos a alguna de las tres especies. Se generó una base de datos con información morfológica, morfométrica, geográfica y ambiental para cada ejemplar.

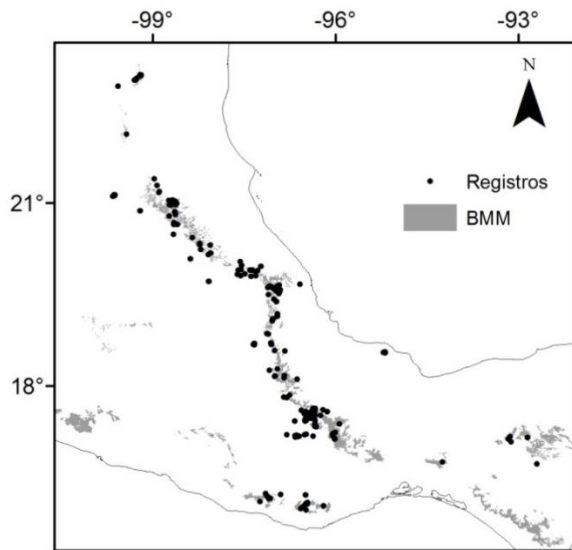


Fig. 9. Registros del grupo de especies *Cryptotis mexicanus* y distribución del bosque mesófilo de montaña (BMM).

Cuadro 4. Cambios taxonómicos y nomenclaturales de *Cryptotis mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus*.

<i>C. mexicanus</i>	Año	<i>C. nelsoni</i>	Año	<i>C. obscurus</i>	Año
<i>Blarina</i> (Soriciscus) <i>mexicana</i>	1877	<i>Blarina nelsoni</i>	1895	<i>Blarina obscura</i>	1895
<i>Blarina mexicana</i>	1884	<i>Cryptotis nelsoni</i>	1912	<i>Cryptotis obscura</i>	1912
<i>Cryptotis mexicana</i>	1911	<i>Cryptotis mexicana nelsoni</i>	1970	<i>Cryptotis mexicana madreá</i>	1954
<i>Cryptotis mexicana mexicana</i>	1912	<i>Cryptotis nelsoni</i>	1999	<i>Cryptotis mexicana obscura</i>	1970
<i>Cryptotis mexicana</i>	1999			<i>Cryptotis obscura</i>	1999

Nuestros resultados sugieren cambios taxonómicos. Gracias al incremento de ejemplares colectados recientemente, fue posible descubrir que la población de *C. mexicanus* que habita en Chiapas es un linaje independiente, por lo que aquí se propone como una especie nueva. El límite taxonómico entre *C. mexicanus* y *C. obscurus* en el centro de México no es apoyado por los análisis. Con lo anterior, nuevas preguntas sobre la separación de los linajes surgen después de combinar diversas fuentes de evidencias. Con base en el modelado de nichos ecológicos y sus transferencias a diferentes periodos del Pleistoceno, se propone un escenario de la especiación de estos taxones que, a su vez, sirven de apoyo para los cambios taxonómicos propuestos.

1 Biogeography and species delimitation of small-eared shrews (Mammalia,
2 Eulipothypla, *Cryptotis*) in Mesoamerica.

3
4 **Lázaro Guevara***, **Víctor Sánchez-Cordero**

5 *Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000,*
6 *C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México (LG)*

7 *Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal*
8 *70-153, 04510 México, Distrito Federal, México (LG, VSC)*

9
10
11 **Abstract**

12 A low interspecific and a high intraspecific morphological variation have produced conflicting
13 taxonomic hypotheses for several mammal species groups. Small-eared shrews from the *Cryptotis*
14 *mexicanus* species group typically occur in montane pine and cloud forests throughout the
15 Mesoamerican region. The frequent fragmentation and expansion of pine and cloud forests due to
16 historical climate change during Pleistocene have likely facilitated gene flow among populations of
17 shrews, which could explain their high similarity in morphological traits and overall size. We evaluated
18 discrete morphological characters and continuous characters to test species limits within a clade
19 comprised of *C. mexicanus*, *C. nelsoni*, and *C. obscurus*. We also characterize the *Grinellian* climatic
20 niche of this clade and projected their potential historical distribution back to the Mid Holocene (≈ 6
21 kyr), the Last Glacial Maximum (≈ 21 kyr), and the Last Interglacial (~ 135 kyr), to identify possible
22 connectivity among populations over time. Small-eared shrew projected present-day and past
23 distributions were compared with two distribution models constructed for pine and cloud forests. The
24 status of *C. nelsoni* is supported by morphological, morphometrical, and geographic isolation. Patterns
25 of morphological and ecological variation were not in agreement with the current taxonomy of small-
26 eared shrews, suggesting that *C. mexicanus* and *C. obscurus* were not independent evolutionary
27 lineages. Historical changes of pine and cloud forest distributions have probably facilitated gene flow
28 among populations located west of the Isthmus of Tehuantepec. This supports the lack of
29 differentiation in morphological characters and other analyzed variables. However, we found that the
30 population from Chiapas –eastern Isthmus of Tehuantepec- has been isolated over a long period during
31 the late Pleistocene, allowing a clear morphological differentiation with conspecifics. This population
32 deserves further analyses to determine a probable recognition of a new species. We conclude that
33 integrating phylogenetic relationships, geographic variation and environmental requirements of species
34 and populations can provide insights into species delimitation and processes of speciation in these
35 taxonomically problematic species groups.

36
37 **Key words:** cloud forest, Maxent, Soricidae, taxonomy, speciation.

38 Mesoamerica, considered a biodiversity hotspot with a rich endemism, holds a complex topography.
39 Two of the most biologically diverse habitats in Mesoamerica are pine and cloud forests, restricted in
40 disjunct high-elevation areas (Luna-Vega *et al.* 1999). This patchy distribution considered as remnant
41 of once contiguous forests, extended throughout wide low-elevation areas during periods of the
42 Pleistocene (Toledo 1982; Ramírez-Barahona and Eguiarte 2014). The frequent contraction and
43 expansion of habitats likely facilitated the isolation and subsequent speciation in several lineages of
44 small mammals (≤ 5 kg) with limited dispersal capabilities restricted to pine and cloud forest habitats
45 (Duellman 1966; Choate 1970; Carleton *et al.* 2002; Ceballos *et al.* 2010). One of the most striking
46 biogeographic pattern observed in Mesoamerica is a relatively deep lineage divergence across the
47 Isthmus de Tehuantepec, a lowland region (≤ 250 m) separating the Sierra Madre de Chiapas and
48 Chiapas highlands from the remaining mountain ranges in northern and western Mexico (Duellman
49 1966; Carleton *et al.* 2002). There are also other less obvious biogeographic barriers for species
50 inhabiting pine and cloud forests from the Mesoamerican highlands (Ávila-Valle *et al.* 2012; Almendra
51 *et al.* 2014). Taxonomic disagreement on delimitation among several lineages in the entire region
52 suggests that some species groups have speciated relatively recently.

53 Small-eared shrews (genus *Cryptotis*) are among the most diverse groups of mammals in
54 Mesoamerica with uncertainty at specific taxonomic levels (Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.*
55 2015), which is also illustrated by the unusually high rate of new species recently discovered
56 (Woodman 2010; 2011; Quiroga-Carmona 2013; Cárdenas and Albuja 2014; Guevara *et al.* 2014).
57 Three closely related *Cryptotis* species endemic to Mexico are particularly interesting from the
58 taxonomic and biogeographic perspectives (Guevara and Cervantes 2014): the Mexican small-eared
59 shrew (*C. mexicanus*), the grizzled shrew (*C. obscurus*), and the Nelson's shrew (*C. nelsoni*).
60 *Cryptotis mexicanus* is one of the most geographically widespread species in the genus and contains
61 localities mainly in the southern tip of the Sierra Madre Oriental, the Transvolcanic Mexican Belt, the
62 Oaxacan Highlands, and the Chiapas Highlands. *Cryptotis obscurus* occurs at the north of the
63 geographic distribution of *C. mexicanus* in the Sierra Madre Oriental and both species occur
64 sympatrically in some localities (Choate 1970; Guevara *et al.* 2015). *Cryptotis nelsoni* is known only
65 from the San Martín Tuxtla volcano in the Sierra de Los Tuxtlas, a mountain massif isolated eastern
66 Mexico (**Figure 1**). *Cryptotis nelsoni* is the only mammal endemic to this Sierra (Cervantes and
67 Guevara 2010).

68 The three *Cryptotis* species are taxonomically closely related with a high morphological
69 similarity (Hall and Dalquest 1963; Choate 1970). Coues (1877) described a species from “Jalapa,
70 [Veracruz] México” under the name *Blarina (Soriciscus) mexicana*. Merriam (1895) expanded the
71 description of *Blarina mexicana* based on more than 100 specimens from Veracruz and Oaxaca, and

72 described two new species, one from Tulancingo, Hidalgo, Mexico on the basis of two specimens,
73 named *B. obscura*, and the other from Volcano of Tuxtla [Volcán San Martín Tuxtla], named *B.*
74 *nelsoni* (Merriam 1895). According to Merriam (1895), *B. obscura* and *B. mexicana* were very similar,
75 although individuals of *B. obscura* were distinctly paler and smaller. *B. nelsoni* showed the largest and
76 heavier skull and was darker than the other species (Merriam 1895). These species were classified into
77 the genus *Cryptotis* (Miller 1911, 1912). Later, Goodwin (1954) described slightly smaller and less
78 reddish specimens from Tamaulipas, Mexico, which were different from the typical form of *C.*
79 *mexicana* in some cranial character, and it was described as a new subspecies, *Cryptotis mexicana*
80 *madrea*. Despite the few specimens available, Choate (1970) was able to observe that specimens from
81 Tamaulipas were larger than specimens further south, but he considered that the difference of that
82 population from Tamaulipas was insufficient to propose their species status. Hall and Dalquest (1963)
83 recognized *Cryptotis obscura* as a species-level distinct from *C. mexicana*, based on a single specimen,
84 and questioned the status of *C. nelsoni*, indicating that it was only subspecifically separable from *C.*
85 *mexicana*. Choate (1970) also noted a slightly differentiation and labeled *C. m. nelsoni* as an
86 “incipient” species that was diverging from *C. mexicana*. He also observed a high similarity in size
87 throughout the geographic range for *C. mexicanus* and *C. obscurus*, and concluded that the two
88 subspecies were well-differentiated (Choate 1970). Finally, Woodman and Timm (1999) recognized
89 these three taxa as well-differentiated separate species, and concluded that the subspecies of *C.*
90 *mexicana* were well-differentiated taxa (Woodman and Tim 1999); however, they did not show any
91 taxonomic analysis or identification key. Interestingly, only one specimen identified as *C. mexicana*
92 has been recorded east of the Isthmus of Tehuantepec (Choate 1970). It is likely that taxonomic status
93 of the population east of the Isthmus of Tehuantepec remains uncertain. Recent evidence suggests that
94 species limits between *Cryptotis mexicanus* and *C. obscurus* remains unclear (Ramírez-Pulido et al.
95 2004; Guevara and Cervantes 2014), while the evolutionary relationships and species limits among the
96 three species have been controversial (Choate 1970; Woodman and Timm 1999; 2000; Woodman
97 2005; Guevara and Cervantes 2014).

98 The pattern of high morphological similarity and evolutionary relationships among these
99 species suggests that the diversification could have evolved relatively recently, during the Plio-
100 Pleistocene (Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Ceballos *et al.* 2010). The three species
101 currently occur in high-elevations restricted to pine and cloud forests (Gonzalez-Ruiz *et al.* 2014;
102 Guevara *et al.* 2015). Late Pleistocene fossils from *C. obscurus* (*C. mexicana obscura*) located ca. 100
103 km north of its current distribution confirms that the geographic distribution within this clade has
104 changed due climatic changes (Findley 1953; Ceballos *et al.* 2010). Current distribution gaps among
105 species are the lowlands at the Isthmus of Tehuantepec and the Gulf Coastal Plain, which presumably

106 represent ecological barriers that have played an important role in the evolutionary diversification of
107 small-eared shrews (**Figure 1**).

108 Ecological niche modelling (ENM) constitutes a potential framework to contribute to identify
109 evolutionary processes of speciation events, and consequently delimiting species (Peterson and
110 Lieberman 2012; Tocchio *et al.* 2014). The *Grinnellian* niche (*i.e.* the set of broad-scale environmental
111 conditions a species requires to establish reproductive populations) is a useful concept to address
112 distributional patterns observed for species groups with a complex taxonomy. ENM characterizes
113 species' environmental requirements to develop spatially explicit hypotheses on the distributions of
114 lineages over evolutionary times (Peterson *et al.* 1999; Martínez-Meyer *et al.* 2004; Soberón 2007;
115 Nogués-Bravo 2009; Peterson *et al.* 2011; Peterson and Lieberman 2012). The tendency for lineages to
116 retain its current niches over evolutionary times (Peterson *et al.* 1999) allows to hypothesize that
117 changes in the geographical area covered by cloud and pine forests during the Pleistocene are expected
118 to have influenced the ancestral' ranges in small-eared shrews (Choate 1970; Woodman and Timm
119 1999; Woodman 2005). Here we used ENM to determine lineages that have a disjunct distribution, and
120 identify the current barriers or unsuitable environments among species groups. We also explored the
121 environmental historical suitability for small-eared shrews through the Mid Holocene (≈ 6 kyr), the
122 Last Glacial Maximum (≈ 21 kyr), and the Last Interglacial (≈ 120 kyr) to identify probable
123 connectivity among populations over evolutionary times. We strongly reinforce our inferences about
124 the species limits and evolution with a detailed study of geographic variation throughout their complete
125 distribution ranges.

126

127

MATERIAL AND METHODS

128 **Voucher specimens examined**

129 This study is based on the detailed revision of specimens deposited in the following museum
130 collections: Colección de Mamíferos del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de
131 Huautla, UAEM, Cuernavaca (CIByC); Colección Nacional de Mamíferos, Distrito Federal (CNMA);
132 Colección Zoológica Regional (Mammalia) del Instituto de Historia Natural y Ecología, Tuxtla
133 Gutiérrez (CZRMA); Colección Mastozoológica El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las
134 Casas (ECO-SC-M); The University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence (KU); Museo de
135 Zoología 'Alfonso L. Herrera', Distrito Federal (MZFC); Colección Regional Mastozoológica del
136 CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca de Juárez (OAXMA); Universidad Autónoma Metropolitana Unidad
137 Iztapalapa, Distrito Federal (UAMI); Museo de Zoología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas
138 (UNICACH), and the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington
139 (USNM). Geographic information was taken directly from specimen tags. Records without latitude

140 and longitude coordinates were georeferenced using the Georeferencing Calculator from MaNIS
141 (available at <http://manisnet.org/search.shtml>) and using original publications by the collectors. To
142 develop ENM we only used localities associated to those specimens examined by us in natural history
143 collections (**Appendix I**). The number of specimens and localities varied with the kind of analysis as
144 follow.

145 Based on the taxonomic history, previous morphological studies, and personal observations on
146 their geographic variation (Goodwin 1954; Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Ramírez-Pulido
147 et al. 2004; Guevara and Cervantes 2014), we defined and used the term “local population” when
148 referring to each population separately (*i.e.* samples 1-6), and “dataset” or “pooled localities”, when
149 using several pooled samples (*i.e.* data sets A-G). Local population 1 comprises all records identified
150 as *C. mexicanus*, located above the Rio Santo Domingo valley in Oaxaca. Population 2 include all
151 records previously identified as *C. mexicanus*, located south of the Rio Santo Domingo. Population 3
152 include all records previously identified as *C. mexicanus*, located in Chiapas, east of the Isthmus of
153 Tehuantepec. Population 4 comprise all records identified as *C. obscurus*, located south of the
154 highlands from Tamaulipas. Population 5 include all records previously identified as *C. obscurus*,
155 located in the highlands from Tamaulipas, and population 6 includes all records previously identified
156 as *C. nelsoni*, from Sierra de Los Tuxtlas, eastern Mexico (**Figure IIA**). Dataset A included all
157 records. Dataset B comprised all records, except population 1. Dataset C included all records, except
158 population 2. Dataset D included all records, except population 3. Dataset E comprised all records
159 except population 4. Dataset F included all records, except population 6, and dataset G included all
160 records except population 6 (**Figure IIB**). This dataset or pooled localities are useful for maintaining a
161 moderate to high number (≥ 40 occurrences points) of localities to train the distribution models.

162

163 **Morphology**

164 We tested the potential morphological characters to identify unique combinations of character states to
165 diagnose small-eared shrew species. Terminology for tooth morphology and dental characteristics
166 follows Choate (1970), and Woodman and Timm (1993, 1999). Dentary teeth are referred to as i1, c1,
167 p4, m1, m2, and m3, whereas that teeth in the upper jaw are referred to as I1, U1, U2, U3, U4, P4, M1,
168 M2, and M3. Anatomical terminology of the humerus follows Reed (1951), and Woodman and Timm
169 (1999). Cranio-mandibular measurements for morphometric analyses were: condylobasal length
170 (CBL); cranial breadth (CB); interorbital breadth (IO), zygomatic plate breadth (ZP); breadth of palate
171 across second molars (M2B); breadth across 1st unicuspid (U1B); breadth across 3rd unicuspid
172 (U3B); length of the upper tooth row (TR); length of molariform tooth row (MTR); palatal length (PL);
173 height of coronoid process (HCP); height of coronoid valley (HCV); height of articular condyle

174 (HAC); lower tooth-row length (TRD), and length from the upper border of the articular condyle to the
175 posterior border of the m3 (LAM) (Woodman and Timm 1999; Guevara *et al.* 2014; **Figure IID**).
176 Measurements were taken with a Mitutoyo electronic caliper, 500-171-20 model at 0.1 mm precision
177 under a stereomicroscope from only sub-adult and adult specimens according to Choate (1970). Each
178 individual was measured for all 20 characters before the next specimen was measured. Tabular
179 univariate statistics include mean \pm SD and total range for each species. To describe and evaluate the
180 degree of differentiation in morphology of the skulls and humeri among samples, principal component
181 analysis (PCA) on correlation matrices were performed on variables after log transformation. To
182 evaluate the effectiveness and relative importance of these variables in separating species, we
183 performed discriminant analyses including some or all populations. After analyzing the results, we
184 restricted a second set of analyses to populations identified as more differentiated. All statistical
185 analyses were run in the R environment (R Development Core Team 2009) and in Statistica software
186 (StatSoft Inc., 2005).

187

188 **Ecological niche modelling**

189 **Study Area**

190 The extent of the study region to calibrate models has important implications in crucial aspects of
191 ecological niche modeling studies, as model validation and model comparisons (Anderson and Raza
192 2010; Barve *et al.* 2011). Hence, we defined and compared three areas of study using a buffer distance
193 of 10, 50 and 150 km around the Terrestrial Ecoregions of México (INEGI, CONABIO, and INE 2008)
194 selected after intersected with the species occurrence data.

195 **Bioclimatic variables**

196 We used 19 bioclimatic data layers downloaded from the WorldClim 1.4 database
197 (<http://www.worldclim.org/>), at a resolution of \sim 1 km: annual mean temperature, mean diurnal range
198 (mean of monthly values of maximum temperature minus minimum temperature), isothermality,
199 temperature seasonality, maximum temperature of the warmest month, minimum temperature of the
200 coldest month, temperature annual range, mean temperature of the wettest quarter, mean temperature
201 of the driest quarter, mean temperature of the warmest quarter, mean temperature of the coldest
202 quarter, annual precipitation, precipitation of the wettest month, precipitation of the driest month,
203 precipitation seasonality, precipitation of the wettest quarter, precipitation of the driest quarter,
204 precipitation of the warmest quarter and precipitation of the coldest quarter. These variables could be
205 potentially relevant for small-eared shrews and typical plants inhabiting cloud and pine forests (Choate
206 1970; Woodman and Timm 1999; Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.* 2015).

207 **Model setting**

208 We used records from datasets or pooled localities (A-G) to calibrate models. ENM were
209 projected within the areas delimited by buffers. We tested if these dataset partitioning resulted in
210 similar models, and their robustness to predict records not included in the calibration dataset. ENM
211 were constructed using Maxent v3.3 software, which uses the principle of maximum entropy to
212 calculate the probable distribution of a species in environmental space projected to a geographic space
213 as its potential distribution (Phillips *et al.* 2006). In all cases, we project our models to the area with the
214 largest area (*i.e.* buffer of 150 km). Specific settings were cross-validate with 10 replicates using a
215 random seed by each dataset. Model transfers were developed via Maxent projection options with
216 clamping permitted. When clamping is used, Maxent set species' response to the most similar
217 conditions present in the calibration area (Radosavljevic and Anderson 2014). Based on our previous
218 partitions, we follow a method to calculate the niche similarity (Rödder *et al.* (2011), by pooling
219 presence data of all populations into a single dataset, and subsequently jackknifing single populations
220 (**Figure IIB**). We were particularly interested in the inter-predictive measure indicating the robustness
221 of the models developed with each sample to predict sample records not included in the training
222 modelling. We achieved this by applying a threshold to convert the continuous prediction of
223 environmental suitability for the species into a binary map, separating the projection region into areas
224 predicted as suitable versus unsuitable for the each "species". The selected threshold was the lowest
225 presence threshold (LPT) of Pearson *et al.* (2007) (= minimum training presence threshold of Maxent
226 software). Given the strict control over occurrences data points, we believe that this threshold is the
227 most appropriate. Using the new binary prediction, we then calculated the cross-species omission rates
228 by determining the proportion of localities of the sample omitted from areas predicted suitable for the
229 "species" modeled. We also examined the degree of geographic overlap between each pair of models.
230 We measured the similarity between predictions of habitat suitability among all pairs of models using
231 the Schoener's *D* index (Schoener 1968). This metric range from 0 (species have completely
232 discordant ENMs) to 1 (species have identical ENMs) (Warren *et al.* 2008). The overlap between each
233 pair of model is calculated by taking the difference in suitability score at each grid cell, after
234 suitabilities are standardized, so that they sum to 1 over the geographic space being measured (Warren
235 *et al.* 2008). This procedure was performed using ENMTools software v1.3 (Warren *et al.* 2008; 2010).
236 We anticipated that if this clade has retained its current niche over evolutionary times, then all datasets
237 should result in highly similar models (Rödder *et al.* 2011). This preliminary test allowed us to identify
238 populations that are probably different in their environmental requirements.

239

240 **Background similarity test**

241 Niche differentiation in contiguous geographical distributions may suggest interruption of gene flow
242 (Tocchio *et al.* 2014), and help to discover a primary species hypotheses (*sensu* Pante *et al.* 2015). For
243 those potentially divergent populations in their environmental requirements identified through the
244 jackknife method (Rödder *et al.* 2011), we used niche similarity test (background test, Warren *et al.*
245 2008) to assess similarity in pairwise combinations of species or populations (Warren *et al.* 2008).
246 Background similarity test consider accessible areas for species or lineages (Tocchio *et al.* 2014). This
247 test compares the current similarity of ENM obtained from two species or populations to the
248 distribution of similarities –null distribution- obtained by comparing the ENM for one species or
249 population to an ENM obtained by extracting locations at random from among the study area for the
250 other species or population. This test was repeated in the opposite direction, and for 100 times in each
251 direction, to create an expected distribution of D values (Warren *et al.* 2008). The null hypothesis (*i.e.*
252 species similarity not different than expected) can be rejected when observed D value is lower (niche
253 divergence) than 100 replicates (Warren *et al.* 2008; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2014). To define the study
254 area, we follow the same method for each population (see above; **Appendix IIC**). Models to the
255 background similarity test were constructed following two methods. First, observed and null models
256 were calibrated and projected across the calibration area, for both species under comparison (Warren *et*
257 *al.* 2008). Second, observed and null models were calibrated across the calibration area of the target
258 population, and projected across the area for both species under comparison (Tocchio *et al.* 2014). We
259 use the same set of random occurrences points in each of the methods (**Appendix III**). Models and
260 replicates in Maxent were created using the same settings described above.

261

262 **Niche identity between small-eared shrews and cloud and pine forests**

263 In order to compare the distribution of shrews to that of cloud forest and pine forest habitats, we tested
264 whether the models obtained from species occurrences for small-eared shrews are similar (identical) to
265 models developed from localities extracted within the cloud and pine forests. Although niches are hard
266 to define independent of organisms (Holt 2009), we believe that generate "ENM" with random points
267 from the vegetation types is a valuable tool to compare and test our models based on species records.
268 Cloud forest and pine forest point occurrences were extracted from the geographical distribution of
269 vegetation types in Mexico (CONABIO, 1999), distributed 150 km around the small-eared shrew
270 localities. We created five different datasets, each with 50 random points within each habitat type. The
271 shortest distance allowed between any two randomly points was 10 km. We generated a present-day
272 distribution model for cloud and pine forests using the same settings as described for small-eared
273 shrews. To determine whether potential distribution of small-eared shrews and cloud/pine forests are
274 indistinguishable, we used niche identity tests in ENMTools software (Warren *et al.* 2008). The test

275 starts by pooling the georeferenced data points for a pair of datasets (*e.g.* different species or
276 populations), randomizing the population identities of these data points, and extracting two new
277 samples with the same sizes as the two original samples (Warren *et al.* 2008). This iteration was
278 repeated to generate 100 pseudo-replicated data sets, and *D* values were calculated between each pair
279 to create a null distribution. The actual observed value of niche identity between small-eared shrews
280 and cloud/pine forests were compared to the null distribution, to test whether they are significantly
281 different from those generated assuming no niche differentiation (Escobar *et al.* 2013). We performed
282 this analysis maintaining the cloud and pine forests separately.

283

284 **Past transferences of ENM**

285 Once the three calibration areas with different extent were compared, we chose the area with the largest
286 extension (150 km), to project distributions to the Mid Holocene (≈ 6 kyr), the Last Glacial Maximum
287 (≈ 21 kyr), and the Last Interglacial (~ 120 kyr), throughout the area comprised from Mexico to
288 Panama. We used two palaeoclimate models (CCSM and MIROC), that simulate different climatic
289 conditions for the Mid Holocene and the Last Glacial Maximum. To know available conditions
290 through the geography in the present, the Mid-Holocene, the Last Glacial Maximum, and the Last
291 Interglacial, we generated random points throughout the area of projection and extracted cell values at
292 random points from 19 bioclimatic variables for comparison (Saupe *et al.* 2013; Pyron *et al.* 2014).

293

294

RESULTS

295 **Morphology**

296 We examined 408 adult specimens from 144 unique localities. According to previous identifications,
297 they correspond to 253 specimens of *C. mexicanus* from 99 localities, 101 specimens of *C. obscurus*
298 from 40 localities, and 54 specimens of *C. nelsoni* from 5 localities. Morphological comparison among
299 the seven samples reveals high morphological similarity. However, the skull of some samples within
300 this monophyletic group exhibit distinct qualitative characters. The most distinguishing population is
301 from Sierra de Los Tuxtla (*C. nelsoni*), which can be diagnosed by a combination of external, cranial
302 and postcranial characters. All specimens showed the U4 not visible in lateral view and the pectoral
303 process of the humerus is below the teres tubercle. The dorsal fur in this population is clearly darker
304 than the remaining populations, and the forepaws are wider. Sample 6 (Chiapas) also presents a
305 remarkably dark fur and massive skull. Sample 8 (highlands from Tamaulipas), previously referred to
306 *C. m. madrea* (Goodwin 1954) and *C. obscurus* (in part, Woodman and Tmm 1999) is characterized by
307 80% of the sample ($n = 43$), showing the U4 partially visible in lateral view. Regarding the populations

308 of central and south Mexico, where distributions of *C. obscurus* and *C. mexicanus* are in contact, we
309 were unable to determine a qualitative differentiation.

310 Morphometric comparison among local populations examined shows that they were very
311 similar in almost all measurements. Highlights the largest Sierra de Los Tuxtlas (sample 6) and
312 Chiapas (sample 3) samples for CBL, CB, M2B, U1B, MTR, AM, TRD, L1 and PW (**Figure 6**).
313 Samples 3, 6, and 5 (from Tamaulipas) also are largest for HCP. The remaining populations located in
314 central Mexico are indistinguishable.

315 In a plot of factor scores, from the first and second PC of skull variables from all six samples
316 (**Figure 7a**), the first factor axis separates the samples into two subsets. The larger samples were
317 represented by *C. nelsoni* (sample 6), and *C. mexicanus* from Chiapas (sample 3), and the smaller
318 samples were represented by the remaining samples (samples 1, 2, 4, and 5). First factor axis accounted
319 for over 60.1% of the explained variance, which is weighted most heavily by the M2B, AM, and CBL
320 (**Table 4**). This corroborated the descriptive statistics in cranial measurements (**Table 3, Figure 6**).
321 Factor 2 represented a combination of two negatively weighed variables (PL and TR) related to the
322 length of the skull. The dentary and humerus showed less distinct characters useful to distinguish
323 amongst samples. The humerus was useful to distinguish all samples from the Sierra de los Tuxtlas
324 (sample 6, *Cryptotis nelsoni*), and the only specimen with available measurements from Chiapas
325 (ECO-SC-M 7561). A plot result from an additional PCA, including only samples 3 and 6 (larger
326 samples) with skull and dentary variables showed a slight separation along the second axis between
327 them, with a main contribution from the variables PL and TR (**Figure 8a**). A plot representing the four
328 smaller samples does not suggest an obvious separation among them (**Figure 8b**). Sample 5 (highlands
329 from Tamaulipas), previously referred as *C. m. madrea* (Goodwin 1954) and *C. obscurus* (in part,
330 Woodman and Timm 1999), cannot be separated from others samples on the basis of skull and dentary
331 variables. Discriminant function analysis among 6 samples using cranio-mandibular variables also
332 showed a clear separation between the larger and smaller samples along first function, which is
333 weighted negatively by AM and LAM (**Figure 7b**). The second function is most influenced by HCP
334 and helps to distinguish sample 5 (highlands from Tamaulipas) from the rest. In summary, multivariate
335 analyses separate the samples 3 (Chiapas, eastern Isthmus de Tehuantepec) and 6 (Sierra de Los
336 Tuxtlas) from the samples previously referred to *C. mexicanus* or *C. obscurus*, based on its broader
337 maxillary and longer skull.

338

339 **Ecological niche modelling**

340 Environmental values extracted from all localities showed that this clade inhabits conditions ranging
341 from 10.7 to 22.2°C in average annual temperature ($\bar{X} = 16.3^\circ\text{C}$), and from 560 to 3466 mm ($\bar{X} = 1694$

342 mm) in average rainfall. A scatterplot of environmental values (environmental space) of unique
343 localities of all samples reveals that sample 6 (= *Cryptotis nelsoni*) inhabits relatively wetter and
344 warmer environments than the remaining of populations (**Figure 2**). Sample 5 (highlands from
345 Tamaulipas) inhabits relatively less rainy environments, but similar in annual mean temperature than
346 sample 6. Scatterplot provides no clear separation between samples 1, 2, 3, and 4.

347 Cross-population omission rates were low in almost all cases using the 150 km buffer, varying
348 from 0 to 20%. Datasets 3 and 4 predicted 80% of records not include in the training dataset, while
349 samples 6 and 7 predicted 100% of records. The observed *D* values after comparison among all
350 datasets yielded values ranging from 0.69 to 0.94, using the largest geographical extent to train the
351 models (*i.e.* 150 km, **Table 1**). Similar values were obtained using the 10 and 50 km buffers, ranging
352 from 0.66 to 0.93 and 0.70 to 0.95, respectively. Due to this similarity, we decided to discuss our
353 results using the largest extent.

354 The most striking similarity decrease value was observed when dataset B was omitted to
355 calibration dataset (**Table 1**). For this reason, the background similarity test was conducted comparing
356 this population against the geographically nearest populations C and E (**Figure IIC**). Comparing
357 datasets from B and C, observed *D* values, following method 1 and 2, were 0.445 and 0.682,
358 respectively. Comparing B populations from E, observed *D* values following method 1 and 2, were
359 0.406 and 0.474, respectively. After comparing the observed values against expected values, both
360 approaches resulted in very similar results, indicating that the null hypothesis (species similarity not
361 different than expected) was not rejected.

362 The identity test between shrews and cloud and pine forests observed overlap values ranged
363 from moderate to high (*sensu* Rödder and Enlger 2011, **Table 2**). Distribution models produced for
364 small-eared shrews and habitat types were never identical, when compared to expected values (**Figure**
365 **3**). A greater similarity was observed between models of small-eared shrews and localities within the
366 cloud forest, than localities from pine forest (**Table 2**).

367 Overlap values for past projections of cloud and pine forest distributions, compared with small-
368 eared shrews past distributions were moderate to high, even using different datasets extracted from
369 each habitat type (**Table 2; Figures 4, 5 and IID**). The similarity was greater for identity test with
370 cloud forest than with pine forest. The cloud forest showed a tendency toward expansion during the
371 LIG according to CCSM. However, the MIROC showed a trend towards reduction and lower
372 availability in the highlands from Chiapas (**Figure 5**). During the LI and the Mid-Holocene, the area of
373 cloud forest showed similar size to the current area, and it isolated east-west of the Isthmus of
374 Tehuantepec, the Sierra de Los Tuxtlas and the highlands from Tamaulipas. A notable connectivity
375 was observed across the Isthmus of Tehuantepec during the LGM. An additional time barrier detected

376 is the Rio Santo Domingo, Oaxaca, except during the LGM. Pine forest habitat showed an increase in
377 area in all three periods compared with cloud forest (**Figure IID**).

378

379

DISCUSSION

380 **Taxonomy of small-eared shrews**

381 As mentioned in several previous contributions (Sites and Mashall 2002; Zapata and Jimenez 2011), a
382 critical argument to test species limits is geographic sampling and sample size. In some regions from
383 Mesoamerica shrews are extremely hard to collect, and therefore, poorly represented in mammal
384 collections (Carraway 2007; Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.* 2014, 2015). It is likely that limited
385 number of specimens has prevented the increase of studies on taxonomy, evolution, and biogeography
386 of shrews in Mesoamerica (Cervantes *et al.* 2008; Guevara *et al.* 2015), despite the fact that they are an
387 ideal group to formulate hypotheses about the evolution in regions of high biodiversity and endemism.
388 Fortunately, recent field work and careful scrutiny in regional biological collections from Mexico has
389 allowed documenting more specimens and localities that may permit the detailed re-examination of
390 species limits among shrews (Guevara *et al.* 2015).

391 Within small mammals like shrews, there is usually a pattern of high morphological similarity
392 between closely related species, then species boundaries are frequently difficult to delimit based
393 exclusively on morphology (Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Baker and Bradley 2006;
394 Guevara *et al.* 2014). Today, taxonomy needs to incorporate new concepts and approaches to achieve a
395 comprehensive assessment of the origin, taxonomic limits and evolution of species (Padial *et al.* 2010;
396 Chan *et al.* 2011). Species delimitation should not exclusively characterized by apomorphies, since
397 evidence also comes from current gene flow or geographical position (Wiley and Mayden 2000). Then,
398 determining the environmental requirements and distribution of Mesoamerican small-eared shrews has
399 important implications for understanding the taxonomy biogeographic history of these taxa and the
400 cloud/pine forests with which they are extremely associated. We demonstrated that patterns of
401 morphological and ecological variation observed among local populations in small-eared shrews are
402 incongruent with current taxonomy. Previous studies have indicated that specimens of the *Cryptotis*
403 *mexicanus*-group (*sensu* Woodman 2005) are quite similar in cranial characters (Choate 1970;
404 Woodman and Timm 1999; Ramírez-Pulido *et al.* 2004; Woodman 2005).

405 Carraway (2007) argued that *Cryptotis mexicanus* can be distinguished from *C. obscurus* by
406 zygomatic processes project to posterior edge of M3 or beyond, whereas in *C. obscurus*, this processes
407 project posteriorly only to the midpoint of M3. We observed that this character is highly variable and
408 does not contribute to discriminate between the two species. This result is partially in concordance with
409 previous morphological and morphometric analyses based on smaller sample size (Ramírez-Pulido *et*

410 *al.* 2004). These later authors noted that although the two species share traits and overlap in overall
411 size, the set of differences allow identifying them as distinct species (Ramírez-Pulido *et al.* 2004). Our
412 quantitative analyses of skull structures discriminated larger samples (3 and 6) from the smaller
413 samples. Differences among smaller samples (1, 2, 4, and 5) can be subtle or either potentially
414 differences could be present in other characters not included in our study. For example, the DFA
415 showed that the HCP can be useful for discriminating the population from highlands of Tamaulipas,
416 which is also observed in the descriptive statistics.

417 We supported the taxonomic status of *Cryptotis nelsoni* (sample 6) given the morphological
418 differentiation and geographic isolation preventing gene flow with other populations (**Figures 4, 5, 6,**
419 **7, and 8**). Conversely, we reject lineage divergence between *C. mexicanus* and *C. obscurus* given the
420 long-term connectivity facilitating gene flow between populations, and lack of differentiation in
421 ecological requirements and morphological characters (**Figures 4, 5, 7, and 8**). Nevertheless the
422 sample 5 (Tamaulipas) is distinctly larger in some measurements than samples 1-4 from central
423 Mexico, their overall size overlaps (**Figure 6 and 8**). We argue that sample 5 does not warrant the
424 recognition of species, as has been detected between populations of the Chapman's Handley's mouse
425 *Handleyomys chapmani* (Almendra *et al.* 2014).

426 Following the principle of priority, we conclude that *C. mexicanus* is the senior synonym and
427 must be used for the taxon that ranges from Tamaulipas to Oaxaca, west of Isthmus of Tehuantepec
428 (**Figure 10**). We propose that the population from Chiapas represents a lineage to recognize with the
429 species rank based on overall size and geographic isolation (**Figures 4, 5, 6, 7, and 8**). This split is
430 common within sister species in several groups (Duellman 1966; Choate 1970; Peterson *et al.* 1999),
431 including examples in mammals (Sullivan *et al.* 2000; Arellano *et al.* 2003; 2005; Almendra *et al.*
432 2014; but see Kerhoulas and Arborgast 2010; Hardy *et al.* 2013). Based on connectivity suggested by
433 MIROC through Last Glacial Maximum and the morphological similarity (**Figs. 4, 6, 7a, 8a**), it is
434 likely that *C. nelsoni* is more related to the undescribed species from Chiapas than with *C. mexicanus*
435 (*sensu stricto*), distributed to west of Isthmus of Tehuantepec.

436

437 **Niche modeling and speciation**

438 A pertinent caveat must be pointed around our use of ecological niche modeling; first, models
439 projected onto the geography do not predict distribution of shrews through time, but environmental
440 suitability given the information contained in current occurrence records. Second, there is solid
441 evidence that Pleistocene communities differed from present-day communities in Mesoamerica
442 (Arroyo-Cabrales *et al.* 2007, 2010, Ceballos *et al.* 2010); therefore, rearrangements of interspecific
443 interactions may also have affected the distribution of all mammals (Martínez-Meyer *et al.* 2004;

444 Ceballos *et al.* 2010). In the absence of sufficient fossil record we cannot confirm the presence of
445 shrews in those times suggested by models. Nonetheless, here we used information from morphology
446 and DNA to support the suggested connectivity among populations through time. In addition, a
447 manually verified datasets of shrews improved the ecological niche models quality (Guevara *et al.*
448 2015).

449 Wiley (1978) argued that what a species is and how a species is originate is difficult to
450 disentangle. Consequently, combining independent evidence results in more robust hypothesis about
451 the delimitation of species (Padiál *et al.* 2010), and offer important information on processes promoting
452 lineage splitting and divergence (Peterson *et al.* 2011; Peterson and Lieberman 2012). Geographic and
453 ecological information of species are critical in taxonomic studies because nearly all species display
454 geographic variation throughout its geographical range (Endler 1978; Hey 2009). Ecological niche
455 modelling (*Grinnellian* niche) has been recently used for addressing species limits (*e.g.* Raxworthy *et al.*
456 2007; Rissler and Apodaca 2007; Stockman and Bond 2007; Rosell *et al.* 2010), including small
457 mammals (Martínez-Gordillo *et al.* 2010). Here we used this approach for addressing taxonomic status
458 and speciation process of small-eared shrews in Mesoamerica.

459 Given the high geographic correspondence of small-eared shrews and current cloud forest
460 distributions (Gonzalez-Ruiz *et al.* 2014), several authors have proposed that the ancestral population
461 of this clade and others may have been split by vicariant events of expansion and contraction of cloud
462 and pine forests due to climate change (Choate 1970; Woodman and Timm 1999; Arroyo-Cabrales *et*
463 *al.* 2010; Ceballos *et al.* 2010). Conditions of temperature and precipitation inhabiting by small-eared
464 shrews are within the environmental boundaries known to the cloud forest of the region (**Figure 2**;
465 Gual-Díaz and González-Medrano 2014). Altitude ranges at which the specimens have been collected
466 vary between 400 to 3160 masl. Thus, lowlands separating mountain ranges appeared to play an
467 important role in the divergence within small-eared shrews. Our analyses support the idea of niche
468 conservatism (Peterson *et al.* 1999), given the highly similar distribution models produced to calibrate
469 the distribution models, using all data sets comprised of different combinations of occurrence points
470 (**Figure 4**). Additionally, when we tested whether ecological niches have diverged among three
471 samples apparently divergent after preliminary analyses (*Jackknife* method; Rödder *et al.* 2011), the
472 background similarity test did not found differences even when hypothesis of accessible areas were
473 considered (**Figure 3**).

474 Our study suggest that small-eared shrews populations (samples 1-6) have tracked their
475 ancestral niche through a complex geography resulting in interrupted gene flow among disjunct
476 populations in different evolutionary times during the Late Pleistocene. Distribution models projections
477 into the Mid-Holocene, LIG, and LI showed that lowlands – nowadays covered by tropical rain forest

478 (Toledo 1982) - have presented suitable conditions for the expansion of the cloud forests and pine
479 forests, revealing a dynamic shaping of geographic barriers (Peterson and Lieberman 2011), which
480 could induce differential pressures to gene flow among local populations of shrews. We were able to
481 identify geographical and ecological barriers that could act in the present and through the Late
482 Pleistocene. A noticeable example is the Santo Domingo River, which seems to be separating samples
483 3 and 4. Santo Domingo River has played as a geographical barrier in the diversification of rodents
484 (*Habromys*, Carleton *et al.* 2002; *Megadontomys*, Vallejo and González-Cózatl 2012). The genetic
485 distances between samples on both sides of the river are relatively high (4.3%, Guevara and Cervantes
486 2014), which suggests that they have been in isolation. Similarly, environmental suitability for small-
487 eared shrews and cloud forest indicate that the Isthmus of Tehuantepec has also acted as a dynamic
488 ecological barrier during this time period (Ramírez-Barahona and Eguiarte 2014). Genetic samples
489 from eastern the Isthmus helps to better understand the effects of environmental changes on the
490 distribution and speciation on this clade.

491 We hypothesized a constant geographic isolation of samples 6 (Sierra de Los Tuxtlas) and 3
492 (Chiapas) through the Late Pleistocene. Based on morphological evidence, we could corroborate those
493 populations that have probably been isolated for longer, and can be diagnosed using qualitative and
494 quantitative characteristics. Model transferences suggest *C. nelsoni* have been isolated since at least the
495 LI, but likely with connectivity during the LIG, and is supported by our model transference of cloud
496 forest. *Cryptotis nelsoni* seeming preference for wettest environments at San Martín Tuxtla volcano
497 (Cervantes and Guevara 2010), it could be explained by the current availability of environments that
498 exist through the Sierra de Los Tuxtlas (**Figure 2**; Saupe *et al.* 2012; Pyron *et al.* 2014). Niche
499 conservatism may promote the retention of a single ancestral niche in all descendants if it is equally
500 available to them (Pyron *et al.* 2014). In the case of *C. nelsoni*, there are currently only small patches
501 of cloud and “elfin” forests in the highlands of the Sierra de Los Tuxtlas (Cervantes and Guevara 2010)
502 and it is likely that this species is restricted to this habitat. The potential range of environmental
503 conditions which *C. nelsoni* is capable of occupying is constrained by geography, which can be
504 observed in the placement of environments associated with the five occurrence localities regarding the
505 environmental combinations represented within the Sierra de Los Tuxtlas (**Figure 9**). This suggests
506 that *C. nelsoni* tends to maintain their current niche through evolutionary time, rather the ancestral
507 niche of the clade (Pyron *et al.* 2014).

508 In this regard, a clade can be seen as a whole of a wider domain of possibilities (Holt 2009),
509 within which species “can move” depending strictly on environmental conditions in their accessible
510 areas. However, environmental combinations equally accessible for each lineage are hard to be met due
511 to the changing geological and climatic history, even in a short time and a relatively small area. If

512 monophyletic groups are composed of an ancestral *something* and all descendants are linked to that
513 *something* (Wiley and Mayden 2000), then discussions about niche conservatism or divergence should
514 take into account both environmental requirements of each lineage in the clade and environments that
515 have been accessible to them through time (Barve *et al.* 2011; Saupe *et al.* 2013; Pyron *et al.* 2014).

516 Given that each trait or diagnostic character is likely to change at different rates and in
517 different order during the speciation process (Hey 2009; de Queiroz 2007), no single method exists to
518 study the species delimitation or detect unknown species. Species limits require identify of causes of
519 their boundaries and determine the evolutionary trajectories of lineages (Padial *et al.* 2010; Zapata and
520 Jimenez 2011; Tocchio *et al.* 2014). An integrative approach to test species limits within apparently
521 morphologically homogeneous mammals could be reevaluated starting from a phylogenetic hypothesis
522 and divergence time estimation to detect taxonomic uncertainty, while analyses designed to detect
523 actual divergence among potentially dependent or independent entities may include ecological niche
524 approaches and morphology revisited.

525

526 **ACKNOWLEDGEMENTS**

527 We are very grateful to the following curators and collection managers: F. A. Cervantes and Y.
528 Hortelano (**CNMA**); A. Riechers (**CZRMA**); C. Lorenzo and J. Bolaños (**ECO-SC-M**); J. Ramirez-
529 Pulido and N. González-Ruíz (**UAMI**); E. Velazquez (**UNICACH**); S. Peurach and N. Woodman
530 (**USNM**). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) provided
531 financial support to visit biological collections from Mexico and USA. LG was supported by grants
532 from Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and Consejo Nacional de Ciencia y
533 Tecnología (CONACYT). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) provided
534 collection permits and valuable assistance to fieldwork in Sierra de Los Tuxtlas. We thank N.
535 Woodman and R. M. Timm for early discussions of interesting taxonomic topics on this clade. XXX
536 anonymous reviewers provided valuable comments on previous versions of this manuscript. Any use of
537 trade or product is for descriptive purposes only and does not imply endorsement by the United States
538 government.

539

540 **LITERATURE CITED**

- 541 Almendra AL, Rogers D, González-Cózatl FX (2014) Molecular phylogenetics of the *Handleyomys*
542 *chapmani* complex in Mesoamerica. *Journal of Mammalogy* 95:26–40
543 Anderson RP (2012) Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche
544 modeling of species distributions. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 126: 66–80
545 Anderson RP, Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species
546 geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane
547 rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37: 1378-1393.

548 Arroyo-Cabrales J, Polaco OJ, Laurito C, Johnson E, Alberdi MT, Zamora AL (2007) The
 549 proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169:17-23.
 550 Arroyo-Cabrales J, Polaco OJ, Johnson E, Ferrusquía-Villafranca I (2010) A perspective on mammal
 551 biodiversity and zoogeography in the late Pleistocene of Mexico. *Quaternary International* 212:
 552 187-197.
 553 Ávila-Valle Z, Castro-Campillo A, León-Paniagua L, Salgado-Ugalde IH, Navarro-Sigüenza AG,
 554 Hernández-Baños BE, Ramírez-Pulido J (2012) Geographic variation and molecular evidence
 555 of the Blackish Deer Mouse complex (*Peromyscus furvus*, Rodentia: Muridae). *Mamm Biol.*
 556 77:166-177
 557 Baker R, Bradley R (2006) Speciation in mammals and genetic species concept. *J Mammal* 87:643–
 558 662
 559 Baker R, O'Neill M, McAliley R (2003) A new species of desert shrew, *Notiosorex*, based on nuclear
 560 and mitochondrial sequence data. *Occas Pap Tex Tech Univ Mus* 222:1+1-12.
 561 Campbell JA (1999) Distribution patterns of amphibians in Middle America. Pp. 111-210. *In: Patterns*
 562 *of distribution of amphibians. A global perspective* (Duellman, W. E., eds). JHU Press.
 563 Carleton MD, Sánchez O, Urbano-Vidales G (2002) A new species of *Habromys* (Muroidea:
 564 Neotominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity
 565 patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings*
 566 *of the Biological Society of Washington*, 115: 488-533.
 567 Carraway L (2007) Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the West N Am Nat*
 568 3:1-91
 569 Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Ponce E (2010) Effects of Pleistocene environmental changes on the
 570 distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73:
 571 464–473
 572 Cervantes FA, Guevara L (2010) Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew
 573 (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México. *Mamm Biol* 75:451-454.
 574 Coues E (1877). Precursory notes on American insectivorous mammals, with descriptions of new
 575 species. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey.* 630-652pp.
 576 Chan LM, Brown JL, Yoder AD (2011) Integrating statistical genetic and geospatial methods brings
 577 new power to phylogeography. *Mol Phylogenet Evol* 59:523-537
 578 Choate J (1970) Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*.
 579 University of Kansas Publications. Museum of Natural History 19:195-317
 580 Findley JS (1953) Pleistocene Soricidae from San Josecito Cave, Nuevo León, México. University of
 581 Kansas Publications, Museum of Natural History, 5:633-639.
 582 González Christen A (2008) La diversidad alfa, beta y gamma de la mastofauna en la Sierra de Santa
 583 Marta, Veracruz, México. Pp.103–124. *In: Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*
 584 *II* (Lorenzo, C., Espinoza, E., Ortega, J. Eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología. A.C.,
 585 San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México,
 586 González-Ruiz, N, Ramírez Pulido J, Gual Díaz M (2014) Mamíferos del bosque mesófilo de montaña
 587 en México. Pp. 305- 326. *In: Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y*
 588 *manejo* (Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa, comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento
 589 *y Uso de la Biodiversidad.* México. 352 p.
 590 Goodwin GG (1954) A new short-tailed shrew and a new free-tailed bat from Tamaulipas, Mexico.
 591 *American Museum novitates*; no. 1670.
 592 Gual-Díaz M, González-Medrano F (2014) Los bosques mesófilos de montaña en México. Pp. 27- 68.
 593 *In: Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (Gual-Díaz, M. y

594 A. Rendón-Correa, comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la
595 Biodiversidad. México. 352 p.

596 Guevara L, FA Cervantes (2014) Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha,
597 Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. *Acta Theriologica*
598 59:233–242.

599 Guevara, L., Sánchez-Cordero V, León-Paniagua L, Woodman N (2014). A new species of small-eared
600 shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rain forest, Mexico. *Journal of*
601 *Mammalogy* 95: 739-753.

602 Hall E, W Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. University of Kansas Publications, Museum of
603 Natural History 14:165–362.

604 Hardy DK, González-Cózatl FX, Arellano E, Rogers DS (2013) Molecular phylogenetics and
605 phylogeographic structure of Sumichrast's harvest mouse (*Reithrodontomys sumichrasti*:
606 Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and*
607 *Evolution* 68: 282-292.

608 Hey J (2009) On the arbitrary identification on the real species. *In: Speciation and patterns of diversity.*
609 (Eds: Roger Butlin, Jon Bridle y Dolph Schluter). Pp. 15-28.ey 2009

610 Holt RD (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary
611 perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19659–19665

612 Ibarra-Cerdeña CN, Zaldívar-Riverón A, Peterson AT, Sánchez-Cordero V, Ramsey JM (2014).
613 Phylogeny and Niche Conservatism in North and Central American Triatomine Bugs
614 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), Vectors of Chagas' Disease. *PLoS neglected tropical*
615 *diseases* 8: e3266.

616 International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (2006) Opinion 2164 (case 3328).
617 *Didelphis* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Didelphidae): gender corrected to feminine, and
618 *Cryptotis* Pomel, 1848 (Mammalia, Soricidae): gender fixed as masculine. *Bulletin of Zoological*
619 *Nomenclature* 63:282–283

620 Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Espinosa-Organista D, Morrone JJ (1999) Historical relationships of
621 the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of
622 Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26:1299-1305.

623 Martínez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove W (2004) Ecological niches as stable distributional
624 constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change
625 projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305–314.

626 Merriam C (1895) Revision of the shrews of the American genera *Blarina* and *Notiosorex*. *North Am*
627 *Fauna* 10:1-34

628 Miller Jr. GS (1911). Three new shrews of the genus *Cryptotis*. *Proceedings of the Biological Society*
629 *of Washington*. 24:221-224.

630 Miller Jr. GS (1912). List of North American land mammals in the United States National Museum,
631 1911. *Bulletin of the United States National Museum*. 79:1-455.

632 Moreno PA, Albuja L (2014) Una nueva especie del género *Cryptotis* Pomel 1848 (Mammalia:
633 Soricomorpha: Soricidae) de Ecuador y comentarios sobre el estatus taxonómico de *Cryptotis*
634 *equatoris* Thomas (1912). *Papéis Avulsos de Zoologia* 54(28):403-418

635 Nogués-Bravo D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and*
636 *Biogeography*.18: 521–531

- 637 Padial JM, Miralles A, I de la Riva, Vences M (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in*
638 *Zoology*. 7:1-16
- 639 Pante E, Puillandre N, Viricel A, Arnaud-Haond S, Aurell D, Castelin M, *et al.* (2015) Species are
640 hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology* 24:
641 525–544
- 642 Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2007) Predicting species distributions from
643 small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of*
644 *Biogeography* 34:102-117.
- 645 Perry Jr, JP, Graham A, Richardson DM (2000) The history of pines in Mexico and Central America.
646 Pp. 137-149. *In: Ecology and biogeography of Pinus* (DM Richardson, ed) Cambridge
647 University Press.
- 648 Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary
649 time. *Science* 285:1265–1267
- 650 Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB
651 (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Monographs in Population Biology.
652 Princeton University Press. 314pp.
- 653 Pyron AR, Costa GC, Patten MA, Burbrink FT (2014) Phylogenetic niche conservatism and the
654 evolutionary basis of ecological speciation. *Biol. Rev* 000-000
- 655 Quiroga-Carmona M (2013) Una nueva especie de musaraña del género *Cryptotis* (Soricomorpha:
656 Soricidae) de la Serranía del Litoral en el norte de Venezuela. *Mastozoología neotropical*, 20(1),
657 123-137
- 658 de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* 56:879–886.
- 659 Radosavljevi, A., R. P. Anderson (2014) Making better MAXENT models of species distributions:
660 complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41: 629–643.
- 661 Ramírez-Barahona S, LE Eguiarte (2014) Changes in the distribution of cloud forests during the last
662 glacial predict the patterns of genetic diversity and demographic history of the tree fern
663 *Alsophila firma* (Cyatheaceae). *Journal of Biogeography* 41: 2396–2407.
- 664 Ramírez-Pulido J, Arroyo-Cabrales J, Castro-Campillo A (2004) Características morfológicas y
665 morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia, Soricomorpha). *Acta Zool Mex (n.s.)*
666 20:9-37
- 667 Raxworthy C, Ingram C, Rabibisoa N, Pearson R (2007) Applications of ecological niche modeling for
668 species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from
669 Madagascar. *Syst. Biol.* 56:907–923
- 670 Rissler LJ, Apodaca JJ (2007) Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models
671 and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides*
672 *flavipunctatus*). *Syst. Biol.* 56(6):924–942
- 673 Rödder D, S Lötters, Mehmed Öz, S Bogaerts, K Eleftherakos, M Veith (2011) A novel method to
674 calculate climatic niche similarity among species with restricted ranges—the case of terrestrial
675 Lycian salamanders. *Org Divers Evol* 11:409–423
- 676 Rosell J, Olson M, Weeks A, Arturo De-Nova J, Lemos RM, Camacho JP, Feria T, Gómez-Bermejo R,
677 Montero JC, Eguiarte L (2010) Diversification in species complexes: Test of species origin and
678 delimitation in the *Bursera simaruba* clade of tropical trees (Burseraceae). *Mol Phylogenet Evol*
679 57: 798-811.
- 680 Saupe EE, Barve V, Myers CE, Soberón J, Barve N, Hensz CM, *et al.* (2012) Variation in niche and
681 distribution model performance: the need for a priori assessment of key causal factors.

682 Ecological Modelling, 237, 11-22. Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and
683 geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123.

684 Tocchio LJ, R Gurgel-Gonçalves, LE Escobar, AT Peterson (2014) Niche similarities among white-
685 eared opossums (Mammalia, Didelphidae): Is ecological niche modelling relevant to setting
686 species limits?. *Zoologica Scripta*, 44: 1-10.

687 Toledo VM (1982) Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93–111 *In: Biological*
688 *diversification in the tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, New York.

689 Vallejo RM, González-Cózatl FX (2012). Phylogenetic affinities and species limits within the genus
690 *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae) based on mitochondrial sequence data. *Journal of*
691 *Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50:67–75.

692 Warren D, Glor R, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism:
693 quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62-11: 2868–2883.

694 Wiley EO (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Biology* 27: 17-26.

695 Wiley EO, Mayden RL (2000) The evolutionary species concept. *Species concepts and phylogenetic*
696 *theory: a debate*, 70-89.

697 Woodman N (2005) Evolution and biogeography of Mexican small-eared shrews of the *Cryptotis*
698 *mexicana*-group (Insectivora: Soricidae). *In: Sánchez-Cordero V, Medellín RA (eds).*
699 *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa.* Instituto de Biología, UNAM;
700 Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México. pp. 523-534

701 Woodman N (2011) Patterns of morphological variation amongst semifossorial shrews in the highlands
702 of Guatemala, with the description of a new species (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae). *Zool*
703 *J Linn Soc* 163:1267-1288

704 Woodman N, Timm R (1999) Geographic variation and evolutionary relationships among broad-
705 clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana:*
706 *Zoology* 91:1-35

707 Woodman N, Timm R (2000) Taxonomy and evolutionary relationships of Phillips' small-eared shrew,
708 *Cryptotis phillipsii* (Schaldach, 1966) from Oaxaca, Mexico (Mammalia: Insectivora: Soricidae).
709 *Proc Biol Soc Wash* 113:339–355

710 Zapata F, Jiménez I (2011) Species delimitation: Inferring gaps in morphology across geography. *Syst.*
711 *Biol.* 61(2):179–194.

712

713

714

715

716

717

718

719

720

721 **Table 1.** Niche overlap in geographical space in terms of Schoener's index (D value) among data sets
 722 A-G using a 150 km buffer to calibrate models. Values from 0 (species have completely discordant
 723 ENMs) to 1 (species have identical ENMs) (Warren *et al.* 2008).
 724

Sample (150 km)	A	B	C	D	E	F	G
A	-	0.79	0.85	0.91	0.85	0.91	0.94
B		-	0.69	0.77	0.71	0.76	0.78
C			-	0.84	0.76	0.84	0.84
D				-	0.81	0.89	0.90
E					-	0.83	0.83
F						-	0.90

725

726

727 **Table 2.** Niche overlap in geographical space in terms of Schoener's index (D value) among models
 728 generated from shrews (data sets A-G) and random samples extracted from cloud and pine forests (CF
 729 1-5; PIF 1-5).

Samples	A	B	C	D	E	F	G
CF1	0.57	0.57	0.52	0.53	0.58	0.56	0.55
CF2	0.53	0.55	0.47	0.49	0.51	0.52	0.52
CF3	0.64	0.64	0.57	0.60	0.62	0.63	0.64
CF4	0.62	0.63	0.55	0.58	0.60	0.60	0.61
CF5	0.53	0.53	0.47	0.48	0.54	0.52	0.51
PIF1	0.50	0.43	0.48	0.49	0.53	0.47	0.51
PIF2	0.46	0.39	0.44	0.45	0.49	0.43	0.47
PIF3	0.54	0.48	0.50	0.51	0.58	0.50	0.55
PIF4	0.41	0.34	0.39	0.41	0.44	0.40	0.43
PIF5	0.48	0.41	0.45	0.46	0.52	0.47	0.49

730

731

732 **Table 3.** Factor loadings of the first 2 principal components (PC) axes based on 11 log-transformed
 733 skull variables from 6 local populations of *Cryptotis* described in text.

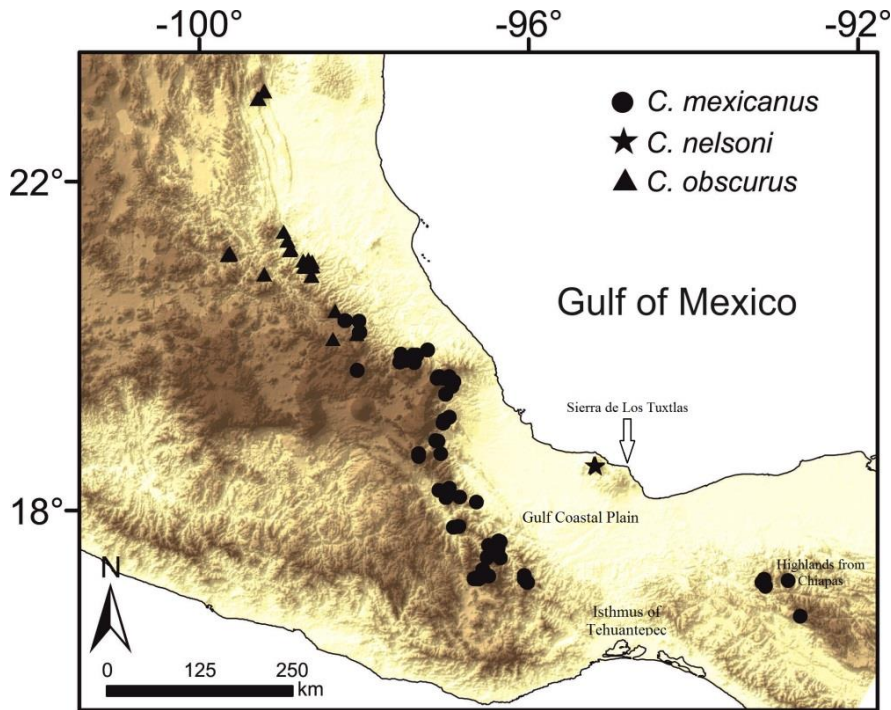
	PC 1	PC 2
CBL	-0.85	-0.24
CB	-0.74	0.23
IO	-0.71	0.12
PZ	-0.50	-0.17
M2B	-0.87	0.26
U3B	-0.84	0.28
U1B	-0.83	0.32
MTR	-0.84	-0.22
TR	-0.72	-0.58
PL	-0.69	-0.59
AM	-0.86	0.36
Eigenvalue	6.61257	1.27252
Explained variance (%)	60.1	71.7

734

735 **Table 4.** Standardized coefficients of canonical variables based on 15 log-transformed
 736 craniomandibular variables from 6 local populations of *Cryptotis* described in text.

	DF 1	DF 2
HCP	0.09	-0.98
TR	0.34	-0.71
U1B	-0.41	-0.55
CBL	-0.07	-0.22
HAC	0.17	-0.16
PZ	-0.05	-0.16
IO	0.32	-0.04
U3B	0.02	0.01
PL	0.39	0.05
AM	-0.71	0.15
TRD	0.12	0.18
CB	0.21	0.19
HCV	-0.10	0.26
M2B	-0.31	0.27
LAM	-0.51	0.36
Cum.Prop	0.65	0.86
MTR	-0.35	0.90
Eigenval	3.53	1.12

737

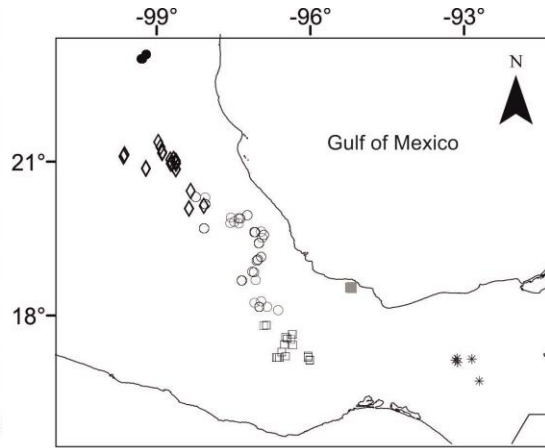
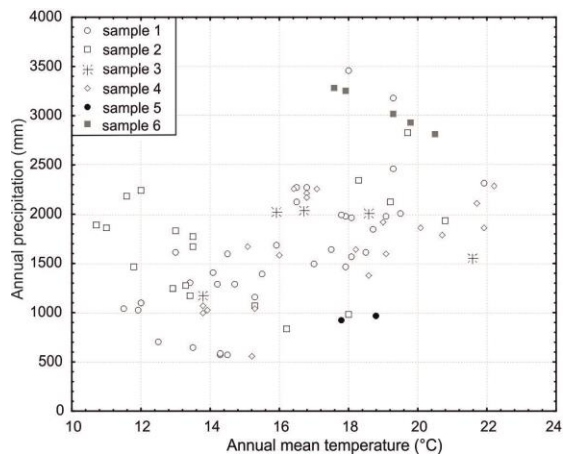


738

739 **Figure 1.** Map of central and southern Mexico, indicating the distributions of three species of small-
 740 eared shrews, genus *Cryptotis*. Color shades represents lowlands -lights- and highlands -darks-.

741

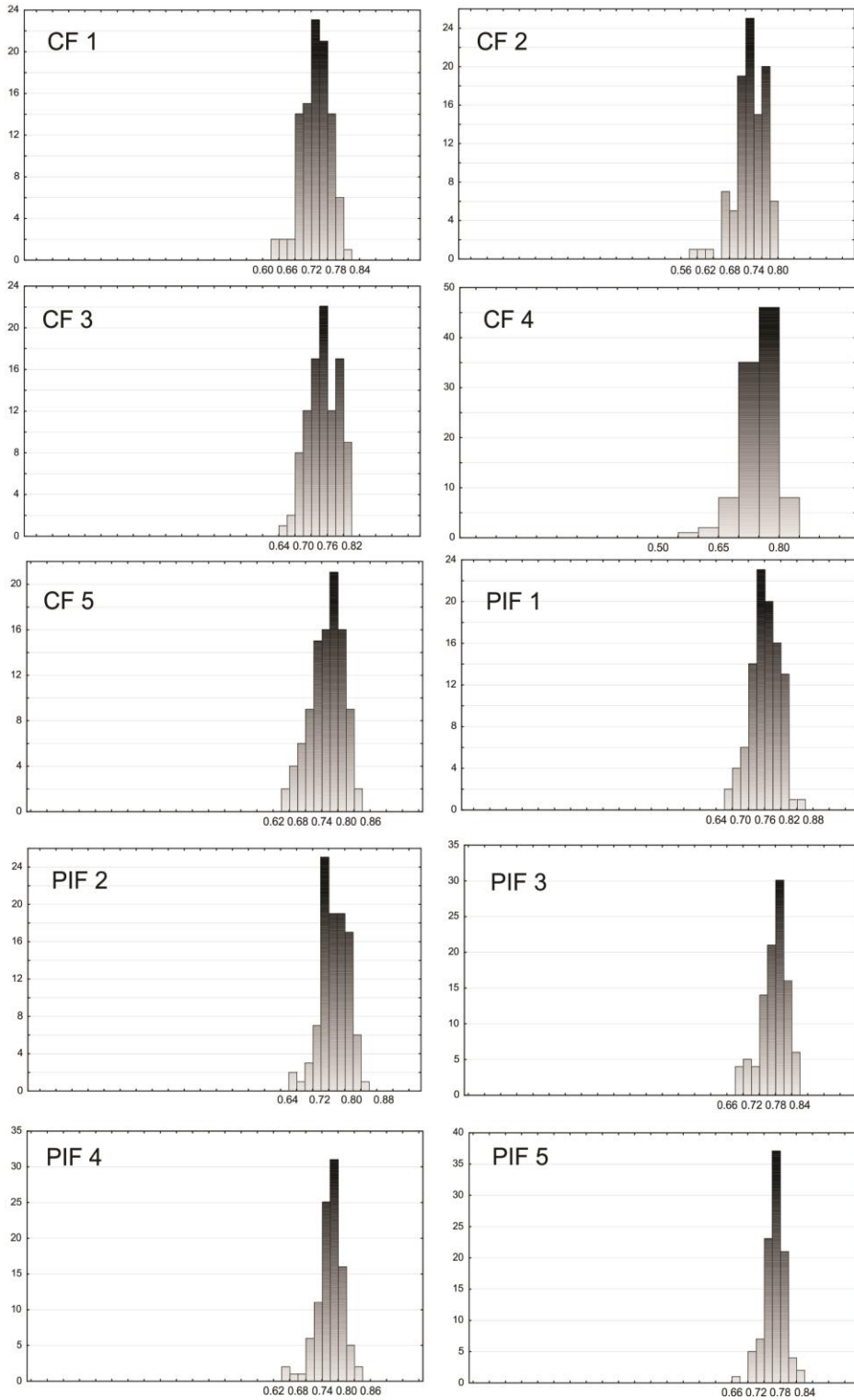
742



743

744

745 **Figure 2.** Left. Scatterplot showing the environments associated with the localities from local
 746 populations along two variables. Right. Geographic location of local populations or samples.
 747



748

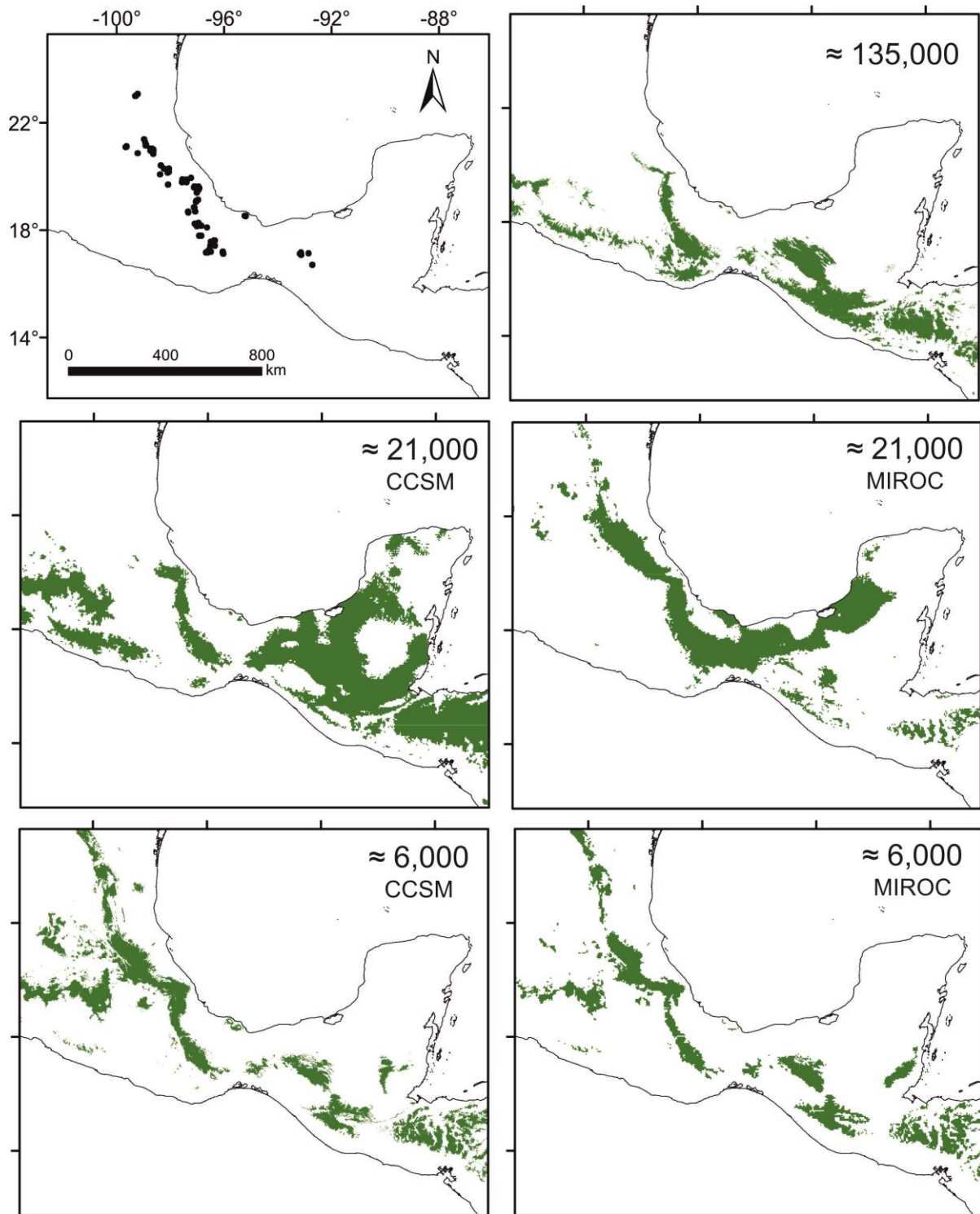
749

750

751

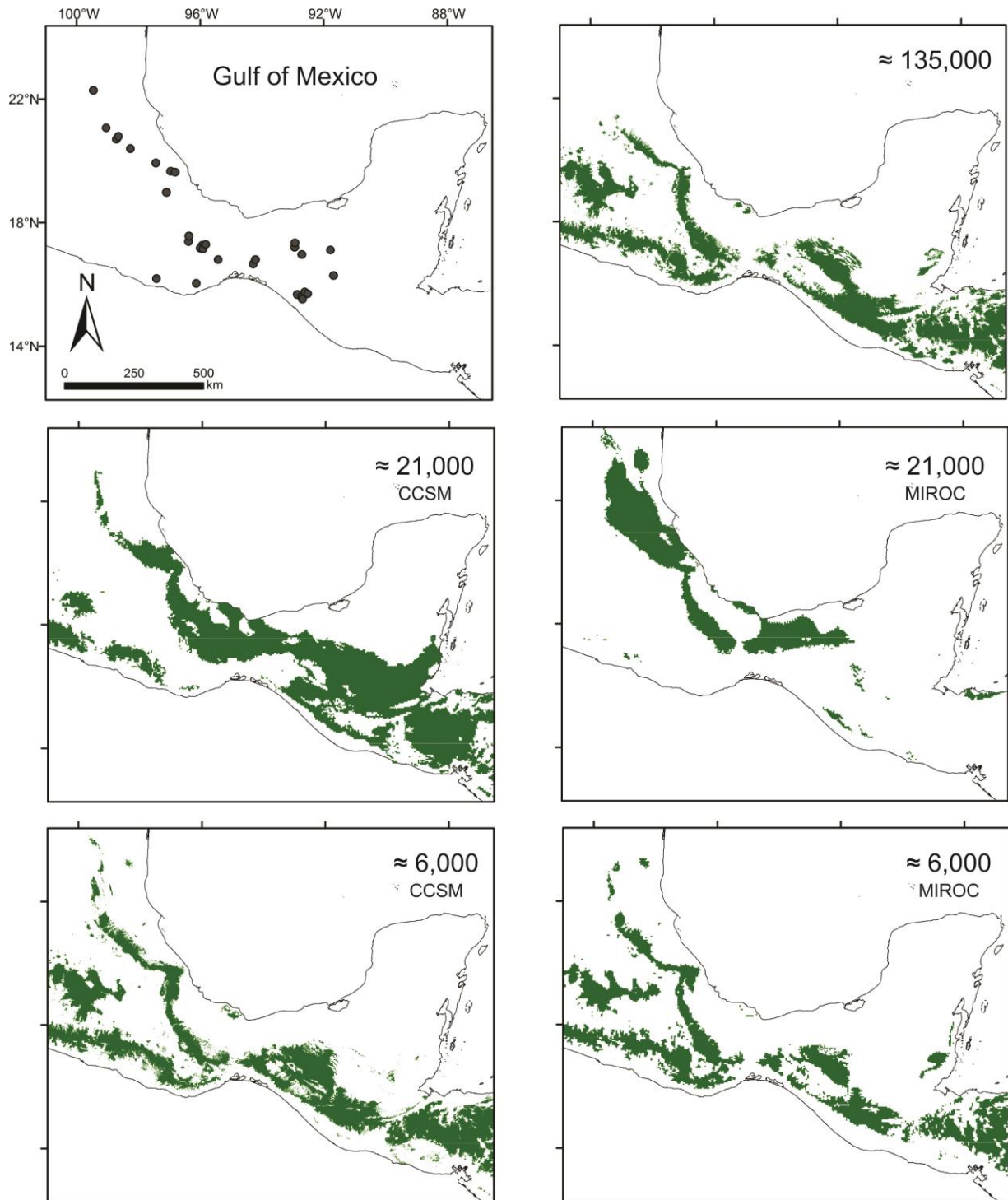
752

Figure 3. Null distributions to compare observed values among cloud and pine forests and data sets of shrews (see Table 2) to test niche identity.



753
 754
 755
 756
 757
 758
 759

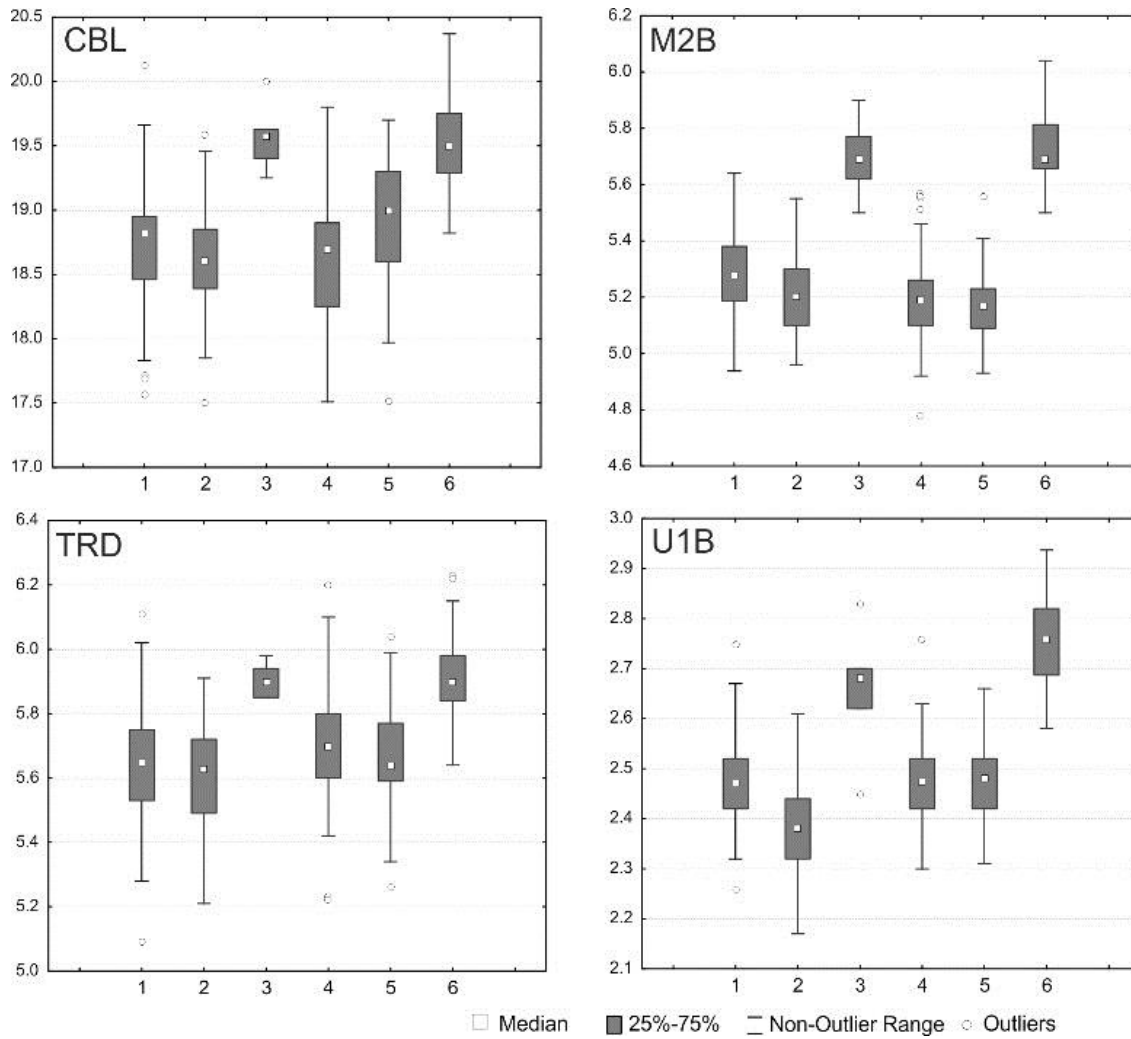
Figure 4. Occurrences points from shrews (upper right) used to generate ecological niche models and model transferences into the Last Interglacial (≈ 135 ka).PRE), the Last Glacial Maximum (CCSM and MIROC; ≈ 21 ka) and the Mid-Holocene (≈ 6 ka).



760
761
762

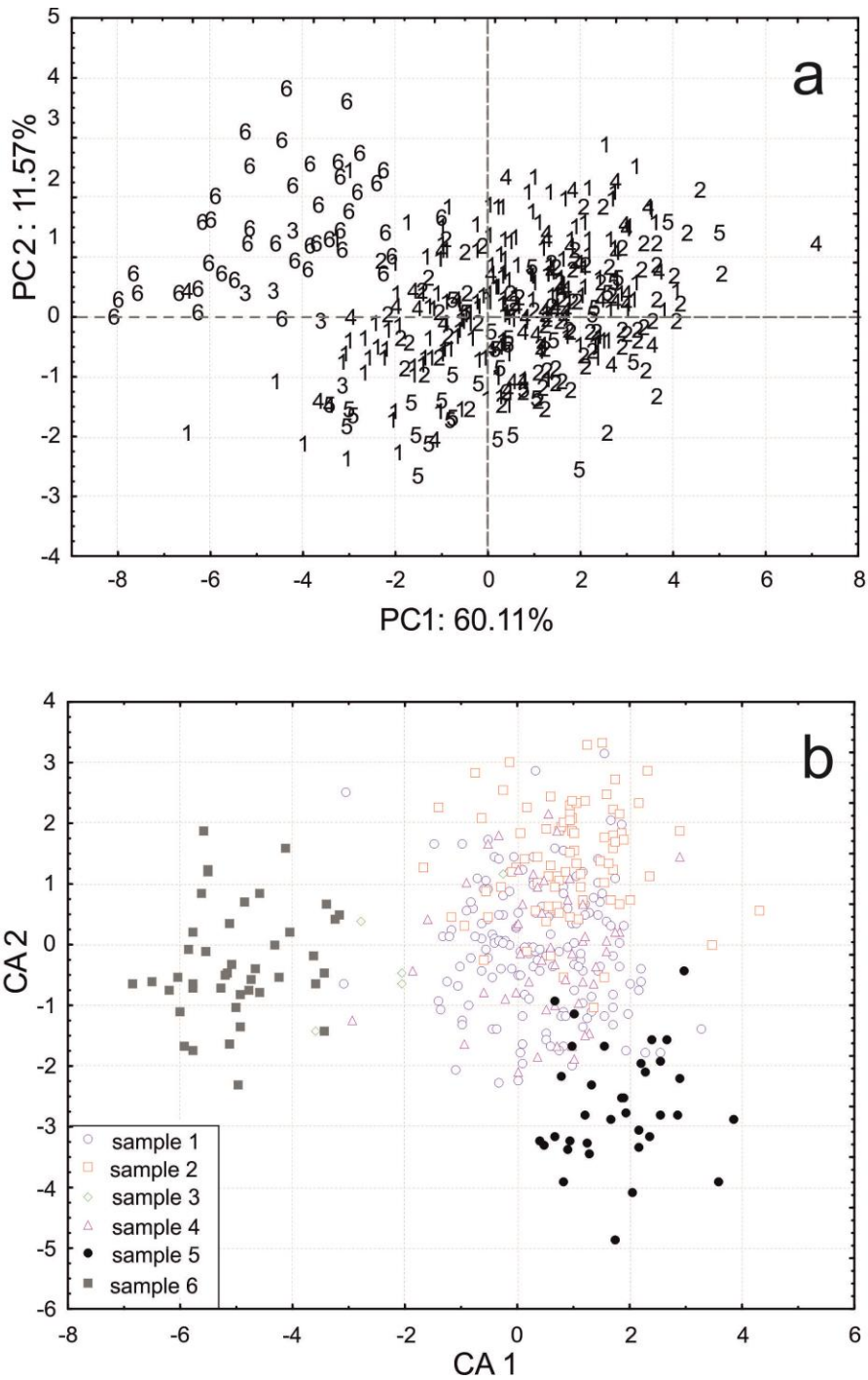
763 **Figure 5.** Random points extracted for current cloud forest distribution (upper right) used to generate
764 “ecological niche models” and model transferences into the Last Interglacial (≈ 135 ka).PRE), the Last
765 Glacial Maximum (CCSM and MIROC; ≈ 21 ka) and the Mid-Holocene (≈ 6 ka).

766
767



768
 769
 770
 771
 772

Figure 6. Box plots of four skull variables selected for the six local populations of shrews compared.

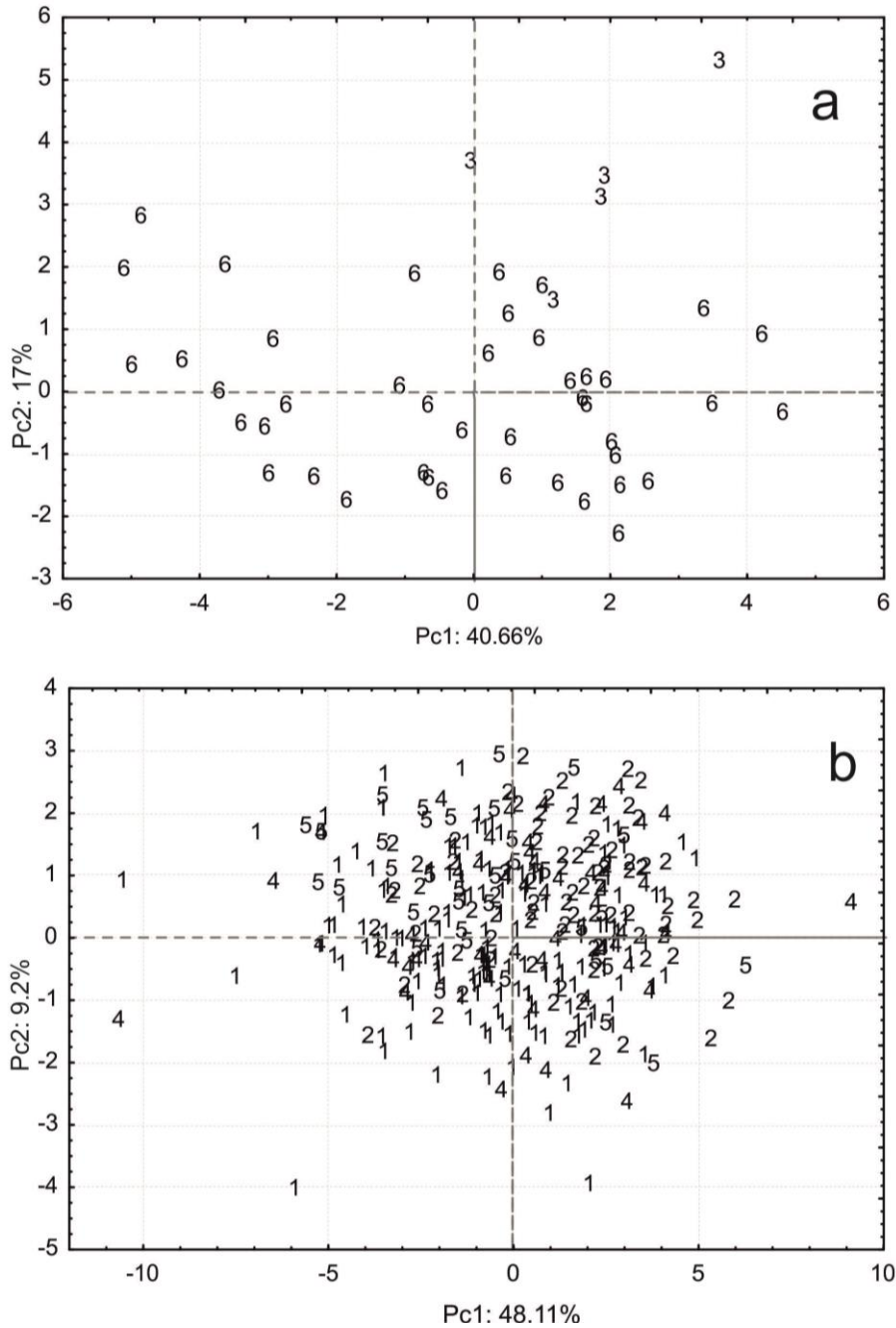


773

774 **Figure 7.** a) Plot of the first 2 principal components from a principal component analysis (PCA) of 11
 775 skull measurements from six local populations of small-eared shrews, genus *Cryptotis*. b) Plot of the
 776 first 2 canonical axes from a discriminant function analysis (DFA) of 15 craniomandibular
 777 measurements from the six local populations.

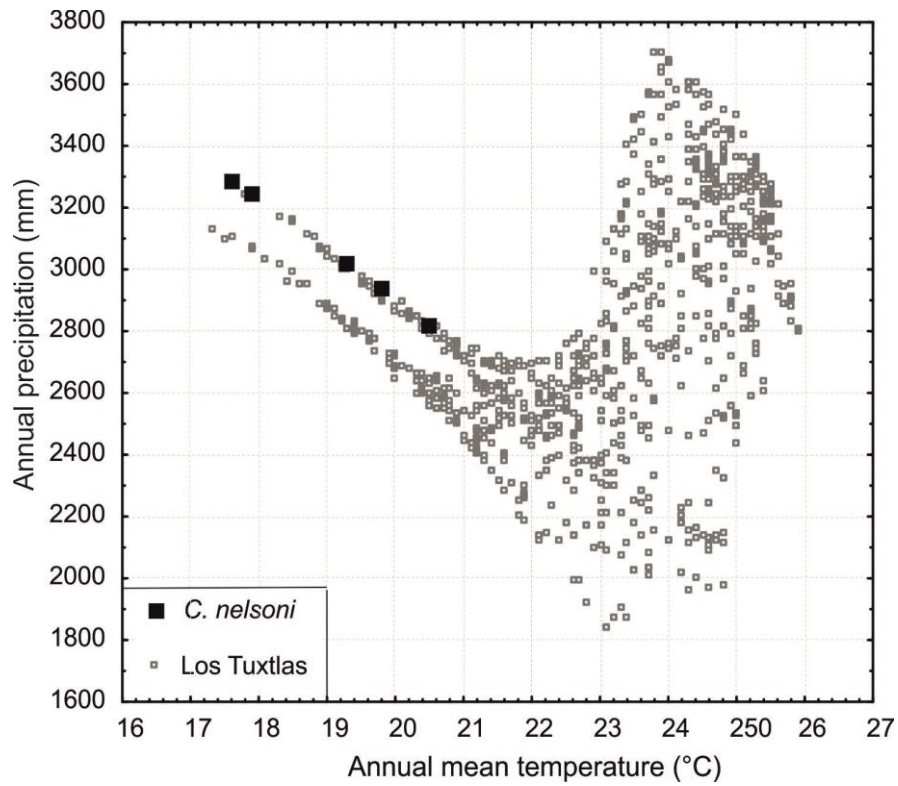
778

779



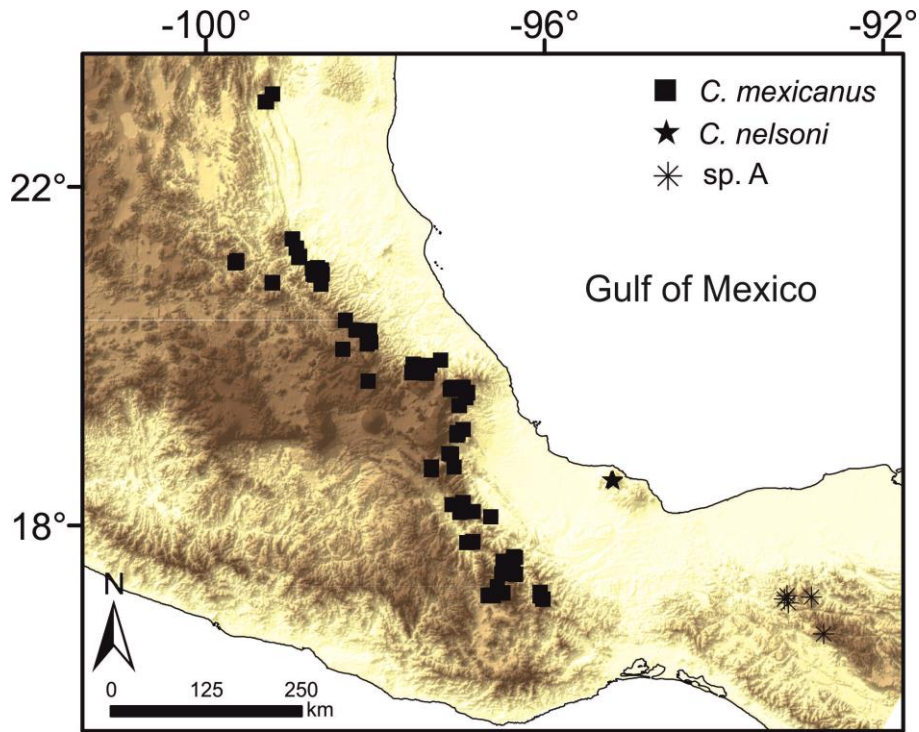
780
 781
 782
 783
 784
 785
 786
 787
 788

Figure 8. **a)** Plot of the first 2 principal components from a principal component analysis (PCA) of 15 craniomandibular measurements from the larger local populations discovered in a previous analysis. **b)** Plot of the first 2 principal components from a principal component analysis (PCA) of 15 craniomandibular measurements from the smaller species.



789
790
791
792

793 **Figure 9.** Distribution in environmental space associated with the occurrence localities from *Cryptotis*
794 *nelsoni* in black solid squares. Grey squares indicate environmental combinations available within the
795 Sierra de Los Tuxtlas, which is the hypothesized accessible region to *C. nelsoni*.
796



797

798

799 **Figure 10.** Map showing the new hypothesis of species delimitations within small-eared shrews
 800 occurring in Mesoamerica.

801

802

803

804

VIII

Discusión general y conclusiones

Al menos durante las dos últimas décadas, la sistemática dentro del género *Cryptotis* ha sido estudiada utilizando caracteres tradicionalmente informativos dentro de los mamíferos, como la morfología craneal, postcraneal y externa (Woodman and Timm 1993, 1999, 2000; Ramírez-Pulido *et al.* 2004; Woodman 2005, 2010, 2011; Quiroga-Carmona 2013). Algunas excepciones incluyen el uso de marcadores moleculares, aunque el objetivo de esos estudios ha estado enfocado en comprender las relaciones entre categorías superiores (Grenyer y Purvis 2003; Ohdachi *et al.* 2006; Dubey *et al.* 2007). Sin duda, son los estudios morfológicos los que han permitido proponer delimitaciones entre las especies e hipótesis acerca de sus relaciones filogenéticas (Woodman y Timm 1993, 1999 2000; Woodman 2005; Woodman y Morgan 2005; excepto Guevara y Cervantes 2014). Sin embargo, incluso cuando las pieles y los esqueletos completos están disponibles para su evaluación taxonómica, la identificación y la delimitación de especies no es fácil entre las musarañas (Choate 1970; Harris 1998; Woodman y Timm 1999; Baker y Bradley 2006; Carraway 2007), tal como se observa en un número indefinido de ejemplares en las colecciones biológicas que permanecen mal identificados, sin identificar e incluso especies sin describir (Woodman y Timm 1999; Carraway 2007; Guevara *et al.* 2014a; 2014b; Guevara *et al.* 2015).

Recientemente, Baker y Bradley (2006), Reeder *et al.* (2007) y Ceballos y Ehrlich (2009) expusieron que la diversidad de mamíferos, uno de los grupos mejor conocidos en el planeta, aún no está bien conocida. Algunas estimaciones consideran que el número de especies podría ir de las cerca de 5,400 reconocidas actualmente, hasta alrededor de 7,000 especies, con el mayor desconocimiento concentrado entre los mamíferos pequeños (≤ 5 kg), como en los murciélagos, roedores y las musarañas (Baker y Bradley 2006); sin excluir a los de mayor talla (*e.g.* en Tapiridae, Cozzuol *et al.* 2013; en Carnivora, Helgen *et al.* 2013). Es posible que dichas estimaciones hayan estimulado un aumento en el trabajo taxonómico para acelerar la descripción de especies de mamíferos en la última década; como ejemplo, durante el transcurso de este proyecto (2011-2014) se han descrito cinco especies del género *Cryptotis* (*Cryptotis oreoryctes* Woodman 2011; *C. aroensis* Quiroga-Carmona & Molinari 2012; *C. venezuelensis* Quiroga-Carmona 2013; *C. niausa* Moreno y Albuja 2014; *C. lacandonensis* Guevara *et al.* 2014), incrementando el ritmo observado en las pasadas dos décadas (Hutterer 2005).

En este sentido, el descubrimiento y la descripción (y re-descripción) de especies es parte de un proceso de generación de hipótesis evolutivas que mejoran e incrementan nuestra comprensión sobre la evolución biológica y las relaciones geográficas históricas (Carvalho *et al.* 2014). Pero por ser basadas en hipótesis, las especies también deberían ser puestas a prueba periódicamente (Wheeler *et al.* 2012; Zapata y Jimenez 2012; Pante *et al.* 2015), es decir, especies actualmente reconocidas también podrían ser sometidas a nuevos estudios integrando más datos y métodos nuevos de análisis, ante la posibilidad de estar sobreestimando el número de especies. La eliminación de sinónimos implica, probablemente, mucho más estudio del grupo bajo estudio e investigación comparativa (Choate 1970; Carvalho *et al.* 2014). Ante la limitante en recursos humanos, económicos y la necesidad de catalogar confiablemente a la biodiversidad, una inquietud que surge es saber hacia qué especies deberíamos concentrar esos estudios y cómo deberíamos hacerlo (Wheeler *et al.* 2012).

Los estudios morfológicos dentro del género *Cryptotis* indicaban una relación no resuelta entre tres especies del grupo *Cryptotis mexicanus* (*sensu* Guevara y Cervantes 2014): *C. mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus* (Woodman y Timm 1999, 2000; Woodman 2005); mientras la información molecular brindaba una mayor resolución, pero con inestabilidad de acuerdo a los bajos valores de apoyo (Capítulo I, Guevara y Cervantes 2014). Ramírez-Pulido *et al.* (2004) encontraron dificultades para diferenciar a *C. mexicanus* de *C. obscurus* (no se incluyó a *C. nelsoni*), pero Carraway (2007) propuso caracteres que permitían distinguir a las tres especies. Ninguno de los autores cuestionó el estado taxonómico de las tres especies (Ramírez-Pulido *et al.* 2004; Carraway 2007). Sumado a observaciones personales en la morfología y la historia taxonómica, nosotros interpretamos la región en la hipótesis filogenética olecular que involucra a estas tres especies y sus valores de divergencia genética como una señal de incertidumbre en el límite taxonómico (Guevara y Cervantes 2014). Una vasta revisión en colecciones biológicas y bases de datos (Capítulo II, Guevara *et al.* 2015) nos permitió incluir nuevos ejemplares de un mayor número de localidades para un nuevo análisis taxonómico y biogeográfico (Capítulo III). Como resultado, concluimos que el patrón de variación morfológica y el aislamiento geográfico entre las poblaciones no apoya a la taxonomía actual de *C. mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus* (*sensu* Carraway 2007), por lo que se proponen cambios taxonómicos (Capítulo III). Un caso similar lo presentan las musarañas *C. goldmani* y *C. peregrinus*, ya que la evidencia molecular, morfológica y ecológica sugiere que son conespecíficas (pers. obs.).

Otra de las ventajas del uso de datos moleculares es que permiten identificar con mayor facilidad a las especies crípticas (Baker y Bradley 2006; Ceballos y Ehrlich 2009). La divergencia genética (> 13%) y los análisis filogenéticos moleculares generaron dudas acerca del estado taxonómico y la relación de *C. goodwini* con las especies del subgrupo *C. goldmani* (Guevara y Cervantes 2014, ver Introducción). Además, recientemente se sugirió que *Cryptotis goodwini* era un complejo de especies cercanamente relacionadas (Woodman 2010, 2011; Woodman *et al.* 2012). Con base en esos antecedentes, al comparar morfológicamente a los ejemplares de la serie tipo de *C. goodwini* (Guatemala) con ejemplares colectados en México, ha sido posible definir un conjunto de características que separan a *Cryptotis goodwini* (*sensu* Woodman 2011) en dos grupos (pers. obs.). Al considerar la morfología postcranial, las poblaciones registradas en México podrían estar más relacionadas con *C. lacertosus* (pers. obs.; N. Woodman pers. comm.), una especie recién descrita que por ahora sólo se conoce de la Sierra de Cuchumatanes al oeste de Guatemala (Woodman 2010). Por ahora es prudente mencionar que la obtención de más ejemplares con esqueleto completo de *C. goodwini* (*sensu* Woodman 2011) entre México y Guatemala contribuirán a esclarecer su situación taxonómica.

Por otro lado, algunos registros valiosos, a pesar de haber sido colectados muchos años atrás, no habían sido publicados o aún se encontraban sin examinar (Capítulos II, Guevara *et al.* 2015). Darlos a conocer ha permitido la actualización en el conocimiento acerca de la distribución geográfica y las tolerancias ambientales de diversas especies (Woodman *et al.* 2012; Guevara *et al.* 2014a, 2014b; Guevara *et al.* 2015). Este fue el caso de los registros nuevos de *Cryptotis griseoventris* en el estado de Chiapas, México (Artículo requisito, Guevara *et al.* 2014a), que ahora permitirán proponer nuevas hipótesis sobre su origen, historia biogeográfica y para redefinir las prioridades de conservación (Capítulo II, Guevara *et al.* 2015). Otro resultado que se desprendió de la actualización de la distribución geográfica fue la descripción de la especie nueva *Cryptotis lacandonensis* (Guevara *et al.* 2014a; 2014b), con base en dos ejemplares que anteriormente estaban

identificados como *C. griseoventris* (Escobedo-Morales *et al.* 2006; Carraway 2007). Su descubrimiento partió del uso de información geográfica y modelos de nicho ecológico, y fue corroborado con evidencia morfológica y molecular (Guevara *et al.* 2014b), en un flujo de trabajo que podría contribuir, al menos en un inicio, a detectar una posible separación entre linajes (de Queiroz 2007).

Debido a que la especiación (*i.e.* separación y divergencia de linajes) es generalmente un proceso gradual, algunas especies podrían no ser reconocidas fácilmente con el uso de caracteres morfológicos tradicionales (Wiens y Servedio 2002; de Queiroz 2007; Hey 2009), por el hecho de encontrarse en etapas tempranas del proceso de divergencia (zona gris *sensu* de Queiroz 2007); tal como lo reconoció Choate (1970) para el caso de *Cryptotis nelsoni*, a la cuál denomino una especie “incipiente”. Teniendo en cuenta este hecho, una manera de re-evaluar el estado taxonómico es incluyendo diversas fuentes de información o de evidencia (*e.g.* morfología, DNA, nicho *Grinelliano*). De esta forma, se espera que cada una de ellas pueda brindar evidencia de la separación y divergencia de los linajes (Wiens y Servedio 2002; de Queiroz 2007), con el fin de proponer hipótesis robustas acerca del estado taxonómico de los linajes y, por lo tanto, nombres científicos más estables. Una interrogante es cuál es el mejor método para integrar la información (Padiál y De la Riva 2010; Padiál *et al.* 2010).

Proponer un flujo de trabajo infalible para identificar hipótesis de especies primarias y re-evaluar especies actualmente reconocidas simplificaría la complejidad del proceso de especiación. Sin embargo, dos propuestas generales podrían desprenderse de este proyecto. Primero, aun cuando el uso de un solo marcador molecular mitocondrial es riesgoso para delimitar especies, sí es útil para identificar especies potenciales e incertidumbre en el límite taxonómico (Hey 2009; Pante *et al.* 2015), tal como fue considerado para el clado que contiene a *C. mexicanus*, *C. nelsoni* y *C. obscurus* (Guevara y Cervantes 2014). Después, otros análisis podrían incluir material nuevo y otros criterios de delimitación, como la morfología reconsiderada y el uso de modelos de nicho ecológico para ser comparados entre especies o para detectar aislamiento geográfico entre ellas (Capítulo III). Segundo, con el uso de bases de datos verificadas manualmente es común la detección de registros anómalos, ya sea por su ubicación geográfica o por las condiciones ambientales asociadas (Guevara *et al.* 2014a; Guevara *et al.* 2015). Esos errores pueden deberse a errores en la identificación taxonómica o a una georreferenciación imprecisa (Maldonado *et al.* 2015). Aun cuando ambos casos son difíciles de tratar y requieren mayor atención para identificar el error (Maldonado *et al.* 2015), también son una oportunidad para identificar desacuerdo respecto a la delimitación entre las especies o especies potencialmente nuevas para la ciencia. Nuevamente, análisis precisos posteriores deberían incluir la consulta directa de ejemplares y criterios robustos de delimitación, como la morfología, el DNA y el uso de modelos de nicho ecológico (Artículo requisito). Ambas propuestas generales tendrían el propósito de actualizar el estado taxonómico y acelerar el descubrimiento de especies, principalmente en regiones que cuentan con recursos económicos limitados, pero que a su vez poseen la mayor biodiversidad del planeta.

Comprender el límite taxonómico y las relaciones evolutivas entre las especies es uno de los primeros pasos para dilucidar los procesos que originan y mantienen la diversidad biológica en el planeta (Brooks y McLennan 2002). No obstante las limitaciones y advertencias en la interpretación de los modelos de nicho ecológico en la delimitación de especies (Tocchio *et al.* 2014; A. T. Peterson pers. comm.), su uso en la sistemática como parte de un programa integral de investigación tiene un futuro prometedor, sobre todo al ser usados con el fin de tratar de descifrar los procesos

que pudieron haber causado la separación de especies ancestrales y, en consecuencia, influir en la divergencia (Chan *et al.* 2014; Tocchio *et al.* 2014; Pante *et al.* 2015; Capítulo III). La estimación de los requerimientos ecológicos de las especies en conjunto con información morfológica y molecular provee un medio de retroalimentación para evaluar propuestas taxonómicas.

IX

Literatura citada

- Anderson RP, Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 37:1378-1393
- Anderson RP, Gonzalez Jr. I (2011) Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling* 222:2796-2811
- Anderson RP (2012) Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 126: 66–80
- Baker R, Bradley R (2006) Speciation in mammals and genetic species concept. *Journal of Mammalogy* 87:643–662
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810–1819
- Bond JE, Stockman AK (2008) An integrative method for delimiting cohesion species: finding the population-species interface in a group of Californian trapdoor spiders with extreme genetic divergence and geographic structuring. *Systematic Biology* 57:628–646
- Brooks DR, McLennan DA (2002) The nature of diversity. An evolutionary voyage of discovery. The University of Chicago Press, 676pp
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497
- Carraway L (2007) Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. Monographs of the West N Am Nat 3:1-91
- Carvalho MR, Ebach MC, Williams DM, Nihei SS, Trefaut Rodrigues M, Grant T, *et al.* (2014). Does counting species count as taxonomy? On misrepresenting systematics, yet again. *Cladistics*, 30: 322-329
- Ceballos G, Ehrlich PR (2009) Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 3841–3846
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Ponce E (2010) Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73: 464–473
- Cervantes FA, Montiel A, García A (2008) Shrews (Mammalia: Soricomorpha) from Colima, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53:101-104
- Cervantes FA, Guevara L (2010) Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México. *Mammalian Biology* 75:451-454
- Challenger A, Soberón J (2008) Los ecosistemas terrestres. Pp. 87-108 en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México.
- Churchfield S (1990) The natural history of shrews. Cornell University Press.

- Chan LM, Brown JL, Yoder AD (2011) Integrating statistical genetic and geospatial methods brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59:523-537
- Choate J (1970) Systematics and Zoogeographic of Middle American shrews of the genus *Cryptotis*. *University of Kansas Publications. Museum of Natural History* 19:195-317
- Cracraft J (2002). The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Ann. Missouri Bot. Garden.* 89:127-144
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 290-295
- Crawford DL, Dragoo JW, Smith FA, Chavez AN (2011) Diversification within the Mexican Vole (*Microtus mexicanus*) and the Role of Post-Pleistocene Climate Change. *Western North American Naturalist*, 71:176-194
- Davis JI, Nixon KC (1992) Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.* 41:421-435
- Denys C, E. Lecompte, L. Granjon, M. Baylac, P. Cordeiro, R. Cornette, G. Dobigny, E. Fichet-Calvet, JP Hugot, C. Meslage, V. Millien, P. Petrillo, V. Volobouev, M. Welz (2003). Integrative systematics: the importance of combining various techniques for increasing knowledge of African murinae. *En: Singleton, G. R., Hinds, L. A., Krebs, C. J. y Spratt, D. M. (eds) Rats, mice and people: rodent biology and management: pp 499-506*
- Dubey S, Salamin N, Ohdachi S, Barrière P, Vogel P (2007) Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonizations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:126-137
- de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879-886
- du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthe CA (2012) Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 75-86
- Endelbrecht A, Taylor PJ, Daniels SR, Rambau RV (2011) Cryptic speciation in the southern African vlei rat *Otomys irroratus* complex: evidence derived from mitochondrial cyt *b* and niche modeling. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 192-206
- Esselstyn JA, Maher SP, Brown RM (2011) Species Interactions during Diversification and Community Assembly in an Island Radiation of Shrews. *PLoS ONE* 6(7): e21885. doi:10.1371/journal.pone.0021885
- Esteva M, Arroyo-Cabrales J, Flores-Martínez A, Johnson E, Polaco OJ (2005) Fossil shrews from San Josecito cave, Nuevo Leon, Mexico. *Special Publications of the International Society of Shrew Biologists*, No. 1. Pp. 31-47
- Endler JA (1977) Geographic variation, speciation and clines. Princeton University Press.
- Glor RE, Warren D (2011) Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution* 65: 673-683
- Godsoe W (2010) Regional variation exaggerates ecological divergence in niche models. *Systematic Biology* 59: 298-306
- González-Ruiz N, Ramírez Pulido J, Gual Díaz M (2014) Mamíferos del bosque mesófilo de montaña en México. Pp. 305- 326. *In: Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa, comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 352 pp.

- Graham C, Ron R, Santos J, Schneider C, Moritz C (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793
- Grenyer R, Purvis A (2003) A composite species-level phylogeny of the 'Insectivora' (Mammalia: Order Lipotyphla Haeckel, 1866). *Journal of Zoology* 260:245–257
- Guevara L, Cervantes FA (2014) Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. *Acta Theriologica* 59:233-242
- Guevara L, Lorenzo C, Ortega-García S, Sánchez-Cordero V (2014a) Noteworthy records of an endemic shrew from México (Mammalia, Soricomorpha, *Cryptotis griseoventris*), with comments on taxonomy. *Mammalia* 78:405-408
- Guevara L, Sánchez-Cordero V, León-Paniagua L, Woodman N (2014b) A new species of small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rain forest, Mexico. *Journal of Mammalogy* 95:739-753
- Harris, AH (1998) Fossil history of shrews in North America: pp. 133-156. In: Evolution of Shrews (J. M. Wójcik and M. Wolsan, eds). Polish Academy of Sciences, Białowieża, xii + 458 pp.
- Helgen KM, Kays R, Helgen LE, Tsuchiya –Jerep MTN, Miguel Pinto C, Koepfli KP, Eizirik E, Maldonado JE (2009) Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis, *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation* 41: 65–74
- Hendry A, L Lohmann, Conti E, Cracraft J, Crandall K, Faith D, Häuser C, Joly C, Kogure K, Larigauderie A, Magallón S, Moritz C, Tillier S, Zardoya R, Prieur-Richard A, Walther B, Yahara T, Donoghue M (2010) Evolutionary biology in biodiversity science, conservation, and policy: a call to action. *Evolution* 64:1517-1528
- Hennig W (1966) Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana. 263pp.
- Hey J (2009) On the arbitrary identification on the real species. *En: Speciation and patterns of diversity*. (Eds: Roger Butlin, Jon Bridle y Dolph Schluter). Pp. 15-28
- Hoisington-López JL, Waits LP, Sullivan J (2012) Species limits and integrated taxonomy of the Idaho ground squirrel (*Urocitellus brunneus*): genetic and ecological differentiation. *Journal of Mammalogy* 93:589-604
- Holt RD (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19659–19665
- Hutchinson GE (1978) An introduction to population ecology. Yale University Press. New Haven, 260 pp.
- Hutterer R (2005) Order Soricomorpha. Pp. 220-311 In Mammal Species of the world: a taxonomical reference. Third edition (D. E. Wilson, y D. A. Reeder, eds.). John Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- Jackson ST, Overpeck JT (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26:194–220
- Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12:334–350
- Lorenzo C, Hernández-Betancourt S, Guevara L (2014) La AMMAC a través de sus congresos. En: 30 años de la Mastozoología en México (Lorenzo, C., S. F. Hernández-Betancour, eds.). El Colegio de la Frontera Sur. Universidad Autónoma de Yucatán. Asociación Mexicana de

- Mastozoología, A. C., DIMYGEN Laboratorio y Centro para la Gestión de la Sustentabilidad. ISBN 978-607-7637-96-7. pp. 271-290.
- Martínez JJ, di Cola V (2011) Geographic distribution and phenetic skull variation in two close species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Zoologischer Anzeiger* 250:175–194
- Martínez-Gordillo D, Rojas-Soto OR, Espinosa de los Monteros A (2010) Ecological niche modeling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 23:259-270
- Martínez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove W (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305–314
- Moreno PA, Albuja L (2014) Una nueva especie del género *Cryptotis* Pomel 1948 (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae) de Ecuador y estatus taxonómico de *Cryptotis equatoris* Thomas (1912). *Papéis Avulsos de Zoologia* 54:403-418
- Nogués-Bravo D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography* 18:521–531
- Nogués-Bravo D, Rodríguez J, Hortal, J, Batra P, Araújo, MB (2008) Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth *PLoS Biology* 6: e79
- Ohdachi S, Hasegawa M, Iwasa M, Vogel P, Oshida T, Lin LK, Abe H (2006) Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology* 270:177–191
- Padial JM, Miralles A, I de la Riva, Vences M (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7:1-16
- Padial JM, De la Riva I (2010) A response to recent proposals of Integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnaean Society* 101:747–756
- Pante E, Puillandre N, Viricel A, Arnaud-Haond S, Aurell D, Castelin M, et al. (2015) Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology* 24: 525–544
- Peterson AT (2009) Phylogeography is not enough: the need for multiple lines of evidence. *Frontiers in Biogeography* 1:19–25.
- Peterson AT (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817–827
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–1267
- Peterson AT, Nyári A (2008) Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution* 62:173–183
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB (2011). Ecological Niches and Geographic Distributions. Monographs in Population Biology. Princeton University Press. 314pp.
- Peterson AT, BS Lieberman (2012) Species' Geographic Distributions Through Time: Playing Catch-up with Changing Climates. *Evolution: Education & Outreach* 5:569–581
- Peterson AT, J Soberon (2012) Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems* 146:789-796.

- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259
- Phillips SJ, Dubik M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J, Ferrier S (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19:181-197
- Pine RH, Woodman N, Timm RM (2002) Rediscovery of Ender’s small-eared shrew, *Cryptotis endersi* (Insectivora: Soricidae), with a redescription of the species. *Mammalian Biology* 67:372-377
- Prost S, Klietmann J, Kolfshoten T v, Robert P. Guralnick RP, Waltari E, Vrieling K, Stiller M, Nagel D, Rabeder G, Hofreiter M, Sommer RS (2012) Effects of Late Quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global Change Biology* 19:1865-1874
- Pyron AR, Costa GC, Patten MA, Burbrink FT (2014) Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biol. Rev* 000-000
- Quiroga-Carmona M, Molinari J (2012) Description of a new shrew of the genus *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha: Soricidae) from the Sierra de Aroa, an isolated mountain range in northwestern Venezuela, with remarks on biogeography and conservation. *Zootaxa* 3441:1-20
- Quiroga-Carmona M (2013) Una nueva especie de musaraña del género *Cryptotis* (Soricomorpha: Soricidae) de la Serranía del Litoral en el norte de Venezuela. *Mastozoología Neotropical* 20:123-137
- Rader RB, Belk MC, Shiozawa DK, Crandall KA (2005) Empirical tests for ecological exchangeability. *Animal Conservation* 8:239–247
- Ramírez-Pulido J, Castillo-Morales A, Salame-Méndez A, Castro-Campillo A (2004) Características morfológicas y morfométricas de cinco especies de *Cryptotis* (Mammalia: Soricomorpha). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20:9-37
- Ramírez-Pulido J, Castillo-Morales A, Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, González-Ruiz N (2005) Variación y distribución de *Sorex* (Mammalia: Soricomorpha) del centro de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 3ra. Época 2:178-192
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL, Arroyo-Cabrales J (2014) List of Recent Land Mammals of Mexico, 2014. *Special Publications Museum of Texas Tech University* 63:69 pp.
- Raxworthy C, Ingram C, Rabibisoa N, Pearson R (2007) Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56:907–923
- Rissler LJ, Apodaca JJ (2007) Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* 56:924–942
- Roca AL, Bar-Gal GK, Eizirik E, Helgen KM, Maria R, Springer MS et al. (2004) Mesozoic origin for West Indian insectivores. *Nature* 429: 649-651.
- Rocha LA, Aleixo A, Allen G, Almeda F, Balwin CC, Barclay MV, et al. (2014) Specimen collection: an essential tool. *Science* 344:814-815.
- Rödter D, S Schmidlein, S Schick, S Lötters (2011) Climate envelope models in systematics and evolutionary research: theory and practice. 243-264. *En: Climate change, Ecology, and*

- Systematics (ed. Trevor R. Hodgkinson, Michael B. Jones, Stephen Waldren y John A.N. Parnell. Cambridge University Press.
- Rosell J, Olson M, Weeks A, Arturo De-Nova J, Lemos RM, Camacho JP, Feria T, Gómez-Bermejo R, Montero JC, Eguiarte L (2010) Diversification in species complexes: Test of species origin and delimitation in the *Bursera simaruba* clade of tropical trees (Burseraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 798-811
- Sánchez-Cordero, V, Peterson AT, Escalante-Pliego P (2001) El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. Pp. 359–379 en Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad (Hernández, H.M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez, y M. Ulloa, eds.) Ediciones Científicas Universitarias Fondo de Cultura Económica, Academia Mexicana de Ciencias, A.C., Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.
- Sánchez-Cordero, V, Illoldi-Rangel P, Linaje M, Sarkar S, Peterson AT (2005) Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126:465-473.
- Schloss CA, Núñez TA, Lawler JJ (2011) Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. doi: 10.1073/pnas.1116791109
- Shaw KL (2012) Species and Speciation: Overview. *En: eLS*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0001742.pub2
- Shenbrot G (2009) On the conspecificity of *Allactaga holstoni* Thomas, 1920 and *Allactaga firouzi* Womochel, 1978 (Rodentia: Dipodoidea). *Mammalia* 73:231-237
- Shenbrot G (2013) Geographic range, morphometric variation and niche differentiation in greater Egyptian gerboa, *Jaculus orientalis*. *Mammalia* 77:317-328
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115–1123.
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19644–19650
- Tocchio, LJ, R Gurgel-Gonçalves, LE Escobar, AT Peterson (2014) Niche similarities among white-eared opossums (Mammalia, Didelphidae): Is ecological niche modelling relevant to setting species limits?. *Zoologica Scripta* 44:1-10
- Waltari E, Hijmans RJ, Peterson AT, Nyári AS, Perkins SL (2007) Locating pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* 2: e563.
- Waltari E, Guralnick RP (2009) Ecological niche modeling of montane mammals in the Great Basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography* 36:148–161
- Warren D, Glor R, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868–2883
- Wheeler QD, Knapp S, Stevenson DW, Stevenson J, Blum SD, Boom B M et al. (2012) Mapping the biosphere: exploring species to understand the origin, organization and sustainability of biodiversity. *Systematics and Biodiversity* 10:1-20.
- Wiens J (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193–197

- Wiens J, Servedio MR (2002) Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267:631-636
- Wiens J, Graham C (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519-539
- Wiley EO, Mayden RL (2000) The Evolutionary Species Concept. *En: Species Concepts and Phylogenetic Theory* (Ed. QD Wheeler y R Meier), pp. 70-89, Columbia University Press, New York.
- Wiley EO, Lieberman BS (2011) *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*. 2nd Edition. 432 pp.
- Woodman N (2005) Evolution and biogeography of Mexican small-eared shrews of the *Cryptotis mexicana*-group (Insectivora: Soricidae). In: Sánchez-Cordero V, Medellín RA (eds). *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México. pp. 523-534
- Woodman, N (2010) Two new species of shrews (Soricidae) from the western highlands of Guatemala. *Journal of Mammalogy* 91:566-579
- Woodman N (2011) Patterns of morphological variation amongst semifossorial shrews in the highlands of Guatemala, with the description of a new species (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:1267-1288
- Woodman N, Timm R (1993) Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. *Fieldiana: Zoology* 4:1-30
- Woodman N, Timm R (1999) Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana: Zoology* 91:1-35
- Woodman N, Croft DA (2005) Fossil shrews from Honduras and their significance for Late Glacial Evolution in body size (Mammalia: Soricidae: *Cryptotis*). *Fieldiana: Geology* 51:1-30
- Woodman N, Morgan J (2005) Skeletal morphology of the forefoot in shrews (Mammalia: Soricidae) of the genus *Cryptotis*, as revealed by digital X-rays. *Journal of Morphology* 266:60-73
- Woodman, N, Matson JO, Mccarthy TJ, Eckerlin RP, Bulmer W, N. Ordoñez-Garza N (2012) Distributional records of shrews (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) from Northern Central America with the first record of *Sorex* from Honduras. *Annals of Carnegie Museum* 80:207-237
- Yesson C, Culham A (2006) Phyloclimatic modeling: combining phylogenetics and bioclimatic modeling. *Systematic Biology* 55: 785-802
- Zapata F, Jiménez I (2011) Species delimitation: Inferring gaps in morphology across geography. *Systematic Biology* 61(2):179-194
- Zink RM (2012) The geography of speciation: case studies from birds. *Evolution: Education & Outreach* 5:541-546