

# Diversidad críptica en la CNMA: descubriendo nuevas especies de roedores mexicanos

Cryptic diversity at the CNMA:  
discovering new species of Mexican rodents

Francisco X. González-Cózatl<sup>1\*</sup>, Duke S. Rogers<sup>2</sup> y Elizabeth Arellano Arenas<sup>1</sup>

**Resumen.** En este trabajo se demuestra que la CNMA posee una diversidad importante de formas crípticas de roedores que están siendo descubiertas como nuevas especies gracias al empleo de marcadores moleculares. Estudios recientes en los que se evalúa la sistemática de cinco especies de roedores, utilizando principalmente secuencias del gen citocromo *b*, reportan o sugieren la existencia de siete nuevas formas de mamíferos mexicanos que, en virtud de la ausencia de variación morfológica aparente, eran consideradas como poblaciones con-específicas. Estos resultados demuestran que la diversidad de mamíferos en nuestro país está subestimada y que, seguramente, en los próximos años, se seguirá revelando la existencia de formas nuevas que ahora permanecen ocultas bajo el cobijo de especies crípticas. El reconocimiento de nuevas entidades específicas permitirá que nuestro país consolide su posición privilegiada, como poseedor de una de las mastofaunas más diversas del planeta.

**Palabras clave:** Sistemática, biodiversidad, marcadores moleculares, citocromo *b*.

**Abstract.** This paper demonstrates that CNMA holds an important diversity of cryptic forms of rodents that are being uncovered as new species thanks to the use of molecular markers. Recent studies on the systematics of five species of rodents, based mainly on cytochrome *b* sequence data, report or suggest the existence of seven new forms of Mexican mammals that, in the

absence of apparent morphological variation, were regarded as conspecific populations. These results show that Mexican mammal diversity is underestimated, and that further studies will undoubtedly continue to reveal the existence of new forms that now remain concealed under the shelter of cryptic species. The recognition of new specific entities will consolidate México's status as holder of one of the most diverse mammal fauna of our planet.

**Key words:** Systematics, biodiversity, molecular markers, cytochrome *b*.

## INTRODUCCIÓN

---

El descubrimiento y reconocimiento de especies de mamíferos en México se puede dividir en varios periodos históricos (Ramírez-Pulido y Britton, 1981). Estos se han caracterizado porque la descripción de nuevas formas biológicas se basó, fundamentalmente, en la evaluación de atributos morfológicos. Sin embargo, cada vez es más evidente que el proceso de especiación no siempre va acompañado de cambios morfológicos significativos, lo que complica la delimitación precisa de entidades taxonómicas. Por lo tanto no es difícil pensar que el número real de especies es seguramente mayor al que se ha estimado con base en atributos morfológicos.

<sup>1</sup> Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Chamilpa. C.P. 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

<sup>2</sup> Department of Biology and M. L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo, UT 84602, USA

\* Correspondencia: xavier@buzon.uaem.mx

Actualmente estamos ante otro momento histórico en el que estudios recientes están demostrando que existe un número importante de especies crípticas en la mastofauna mexicana que no habían sido descubiertas (Sullivan et al., 1997; 2000; Peppers y Bradley, 2000; Edwards et al., 2001; 2002a; 2002b; Carleton et al., 2002; Matocq, 2002; Riddle et al., 2000a; 2000b; Amman y Bradley, 2004; Bradley et al., 2004; Arellano et al., 2005; Villalba, 2006). El término “especies crípticas” se refiere a la existencia de dos o más especies distintas clasificadas como una sola entidad taxonómica en virtud de que aparentemente son indistinguibles morfológicamente (Bickford et al., 2007), aunque el término “especies hermanas” es también usado para referirse a estas entidades (Mayr, 1942; Sáez y Lozano, 2005; Bickford et al., 2007).

El descubrimiento de nuevas formas en nuestra mastofauna radica, principalmente, en el creciente empleo de marcadores moleculares que han permitido detectar niveles importantes de variación genética en poblaciones con-específicas que aparentemente son similares en morfología. Este avance en el conocimiento de nuestra diversidad es resultado también de la creciente práctica para la preservación de distintos tipos de tejidos animales que constituyen la materia prima para los análisis con marcadores moleculares. En este sentido, la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM (CNMA) se ha constituido como un entidad pionera y promotora en el estudio de la sistemática de mamíferos en México, estableciendo como una prioridad, la creación de una colección de tejidos que ha servido para el desarrollo de diversos trabajos sobre la sistemática molecular de distintos grupos de mamíferos.

En este trabajo, se presentan varios estudios de caso en los cuales se demuestra que la CNMA posee una diversidad significativa de formas crípticas de roedores que están emergiendo como nuevas especies gracias al empleo de marcadores moleculares, principalmente secuencias de ADN, que han sido analizadas con métodos de detección de variación genética y análisis filogenéticos rigurosos.

Aunque existe un número importante de trabajos que describen nuevas especies de roedores mexicanos, solo se hace referencia a aquellos que utilizaron ejemplares o tejidos albergados en la CNMA.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda bibliográfica de trabajos publicados sobre sistemática de grupos de roedores mexi-

canos en los que se describen nuevas especies o se sugiere la existencia de especies crípticas empleando marcadores moleculares. Esta búsqueda incluyó revistas que se especializan en documentar estudios de sistemática de diversos grupos de organismos. Asimismo, se revisaron trabajos de tesis sobre el tema en cuestión. Posteriormente, se seleccionaron solo aquellos estudios en los que se emplearon ejemplares o tejidos resguardados en la CNMA. Para fines taxonómicos, la información obtenida se presenta haciendo referencia a cada una de las especies originales (crípticas) y destacando la evidencia que sustenta el reconocimiento de dos o más formas específicas dentro de las mismas.

Aunque la delimitación de especies se puede basar en una gran variedad de conceptos, en este estudio las especies son reconocidas, en primera instancia, en función del concepto filogenético de especie (CFE; Cracraft, 1983; Nixon y Wheeler, 1990). Particularmente, la demarcación de éstas se fundamenta en el principio de monofilia recíproca, establecida en la propuesta de exclusividad genealógica (Baum y Shaw, 1995), y en la diagnosticabilidad de linajes, que es inherente al CFE.

Adicionalmente, la delimitación de especies se apoya en el grado de diferenciación genética entre linajes, el cual se evalúa bajo el contexto del concepto genético de especie aplicado a datos de secuencias del gen citocromo *b* (Bradley y Baker, 2001; Baker y Bradley, 2006).

## RESULTADOS

Se encontró información de 5 especies crípticas de roedores mexicanos que están restringidas en su distribución, a las tierras altas de varios sistemas montañosos de nuestro país. El Cuadro 1 muestra las especies que fueron estudiadas, el área de distribución de las poblaciones que representan especies válidas y el nombre asignado o que le correspondería a las mismas. En el Apéndice 1 se indican los números de catálogo de los ejemplares y/o tejidos que alberga la CNMA y que fueron utilizados en cada uno de los estudios.

### *Reithrodontomys microdon*

Esta especie, que habita bosques fríos y húmedos por arriba de los 2500 m, es poco conocida en virtud de sus hábitos arborícolas que la hacen difícil de coleccionar (Hooper, 1952). Por mucho tiempo *R. microdon* fue reconocida como una especie formada por tres poblaciones alopatricas distribuidas en Chiapas y Guatemala (*R. m. microdon*), Oaxaca (*R. m. albilabris*) y el Eje

Cuadro 1. Lista de especies crípticas con ejemplares resguardados en la CNMA, indicando aquellas poblaciones que representan especies válidas y el nombre de las especies resultantes. 1 = nuevas especies y 2 = especies que aún no han sido descritas formalmente, pero que de acuerdo al principio de prioridad en nomenclatura, sería el que se le asignaría. A las especies designadas como sp. se les deberá asignar un nombre específico.

ESPECIES CRÍPTICAS	POBLACIONES DE ESPECIES VÁLIDAS	ESPECIES RESULTANTES
<i>Reithrodontomys microdon</i>	Guerrero	<i>Reithrodontomys bakeri</i> <sup>1</sup>
	Chiapas	<i>Reithrodontomys microdon</i>
	Oaxaca	<i>Reithrodontomys albilabris</i> <sup>1, 2</sup>
<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Veracruz, Norte de Oaxaca y Chiapas	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>
	Hidalgo y Norte de Oaxaca	<i>Reithrodontomys sp.</i> <sup>1</sup>
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Oeste del Istmo de Tehuantepec	<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>
	Este del Istmo de Tehuantepec	<i>Reithrodontomys australis</i> <sup>1, 2</sup>
<i>Peromyscus fuvvus</i>	Sierra Madre Oriental	<i>Peromyscus fuvvus</i>
	Norte de Oaxaca	<i>Peromyscus sp.</i> <sup>1</sup>
<i>Cratogeomys merriami</i>	Edo. México, Norte de Morelos, Centro-poniente de Puebla y Distrito Federal	<i>Cratogeomys merriami</i>
	Sur de Tlaxcala, Centro-oriente de Puebla y Centro-poniente de Veracruz	<i>Cratogeomys fulvescens</i> <sup>1</sup>
	Sur de Hidalgo, Norte de Tlaxcala, Centro-norte de Puebla y Oeste de Veracruz	<i>Cratogeomys perotensis</i> <sup>1</sup>

Volcánico Transversal (*R. m. wagneri*; Hooper, 1952; Hall, 1981). En el trabajo comparativo más completo sobre la sistemática del género *Reithrodontomys*, Hooper (1952:170) menciona que, aunque las tres formas están reproductivamente aisladas, las diferencias morfológicas entre ellas no tienen mayor valor que el que corresponde a subespecies.

Recientemente, Bradley et al. (2004) reportaron la colecta de algunos especímenes de *Reithrodontomys* cerca de Filo de Caballo, Guerrero, que, morfológicamente se ajustaban a la descripción de *R. microdon*. Sin embargo, al analizar datos de secuencias del gen mitocondrial citocromo *b* de estos especímenes, junto con ejemplares adicionales colectados en las inmediaciones de Omiltemi, Guerrero y compararlos con los de otras poblaciones de *R. microdon* (Oaxaca y Chiapas), se observó que los niveles de divergencia genética entre los especímenes de Guerrero y los representantes de *R. microdon* de otras poblaciones eran de una magnitud mayor a la reportada para distintas especies de *Reithrodontomys* (distancia > 11.2% corregida con el modelo de dos parámetros de Kimura; Kimura, 1980). En los análisis filogenéticos, todos los ejemplares de Guerrero se posicionaron como una entidad monofilética separada de otras poblaciones de *R. microdon* (Fig. 1; clado II-C). Además, se identificaron cuatro

aminoácidos diagnósticos para las muestras de Guerrero. En función de lo anterior, Bradley et al. (2004) concluyeron que los especímenes de Guerrero representaban una nueva especie, a la que se describió como *R. bakeri*.

Posteriormente, en un estudio en el que se estimó la filogenia del género *Reithrodontomys*, empleando también secuencias del gen mitocondrial citocromo *b*, Arellano et al. (2005) demostraron que las poblaciones de *R. microdon*, de Oaxaca y Chiapas, no constituían un grupo monofilético (clados II-A y II-B; Fig. 1). Además, se encontró que estas poblaciones mostraban altos niveles de divergencia genética entre sí (entre 9 y 10% de distancia sin corregir). Adicionalmente, de acuerdo con Bradley et al. (2004), existen al menos cuatro diferencias en aminoácidos entre estos grupos. Esto permitió sugerir que las poblaciones de Oaxaca y Chiapas representan especies distintas (Arellano et al., 2005). En este mismo trabajo se confirmó que *R. bakeri* representa un linaje distinto a las poblaciones de Oaxaca y Chiapas (clado II-C; Fig. 1). Desafortunadamente, en los trabajos de Arellano et al. (2005) y Bradley et al. (2004) no se incluyeron representantes de las poblaciones de *R. microdon wagneri* por lo que se desconoce la afinidad de este grupo con el resto de las poblaciones de *R. microdon* y con *R. bakeri*.

*Reithrodontomys mexicanus*

En nuestro país, este grupo se distribuye en las tierras altas de la Sierra Madre Oriental, Michoacán, Oaxaca y Chiapas (Hall, 1981). Aunque no se ha reportado variación morfológica aparente entre las poblaciones de esta especie, al estimar la filogenia del género *Reithrodontomys* usando secuencias del gen citocromo *b*, Arellano et al. (2005) encontraron que esta especie constituye un grupo polifilético. Las distintas muestras de México incluidas en su estudio, formaron dos grupos independientes perfectamente diferenciados, sin que existiera una relación hermana entre ellos (clados I y III; Fig. 1). Uno de estos linajes incluye ejemplares restringidos a la Sierra Madre Oriental y Norte de Oaxaca (clado III, Fig. 1), mientras que el segundo grupo corresponde a muestras que incluyen la distribución histórica de *R. mexicanus* sensu stricto, desde Tamaulipas hasta Suramérica (clado I, Fig. 1).

Sorprendentemente, a pesar de que individuos de ambos clados son simpátricos en Oaxaca, la distancia genética entre estos grupos fue significativamente alta (> 11% sin corregir), que es de una magnitud semejante a la reportada para distintas especies de *Reithrodontomys*. Estos altos niveles de divergencia son apoyados por otro tipo de datos moleculares; los individuos del clado III poseen seis diferencias alozímicas fijadas (Arellano et al., 2003) y tienen un complemento cromosómico distinto (Urbina-Sánchez et al., 2006), con respecto a representantes del clado I. Por lo tanto, es claro que las poblaciones incluidas en el clado III (Sierra Madre Oriental y Norte de Oaxaca) representan una nueva especie.

*Reithrodontomys sumichrasti*

Esta especie tiene una distribución amplia en México que incluye dos segmentos alopatricos separados por las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec. Hooper (1952) hace alusión a la gran variabilidad repartida a lo largo de la distribución de la especie, sin embargo resalta el cuidado que debe haber al evaluar a las poblaciones ya que si se consideran los extremos no sería difícil sospechar la presencia de más de una especie. Aunque Hall (1981) ha señalado que se pueden reconocer dos grupos en función de su patrón de coloración, este no parece corresponder a los dos segmentos alopatricos arriba señalados. No obstante, al analizar secuencias del gen mitocondrial citocromo *b*, Sullivan et al. (2000) demostraron que existe una profunda separación genética entre las poblaciones a ambos lados del Istmo de Tehuantepec (hasta 7.7% en distancias sin corregir). Al reconstruir la historia evolutiva de representantes de *R. sumichrasti*, las poblaciones al este del Istmo

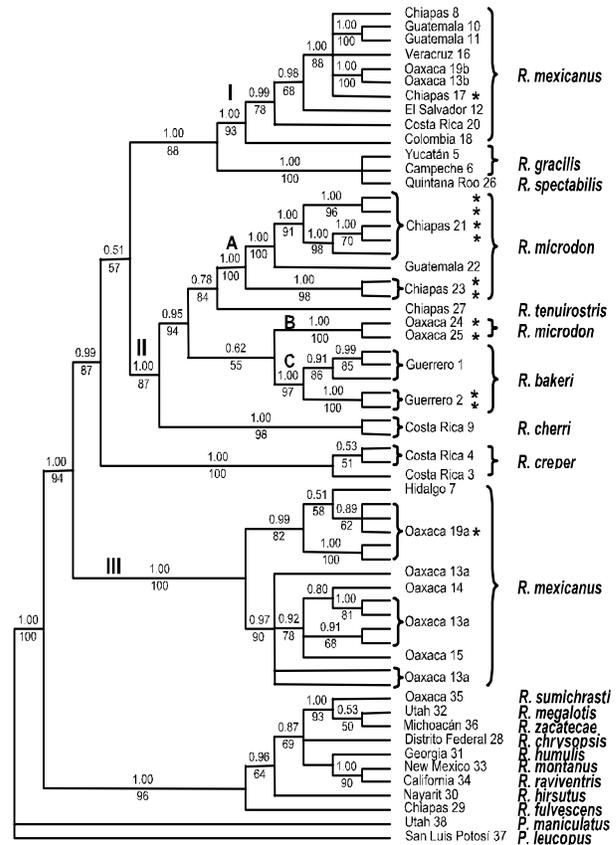


Figura 1. Filogenia del género *Reithrodontomys* derivada de secuencias del gen mitocondrial citocromo *b*. Valores de probabilidad posterior se muestran sobre las ramas, mientras que valores de bootstrap se encuentran por debajo de ellas. (modificado de Arellano et al., 2005). \* Señala las muestras resguardadas en la CNMA.

de Tehuantepec forman un grupo monofilético bien diferenciado (clado A; Fig. 2), en relación a las poblaciones que se distribuyen hacia el oeste del Istmo, y que a su vez, también constituyen una entidad monofilética (clado B; Fig. 2). Estos resultados son apoyados por evidencia cromosómica en la cual se observa que los cariotipos de poblaciones de Michoacán y Chiapas son distintos (Engstrom et al., 1981; Urbina-Sánchez et al., 2006). En este sentido, Sullivan et al. (2000) sugieren que *R. sumichrasti*, como es reconocida actualmente, está constituida por dos especies distintas, cuyos rangos de distribución estarían delimitados por el Istmo de Tehuantepec.

*Peromyscus fuvvus*

Esta especie es endémica de México y se distribuye exclusivamente en regiones de bosque mesófilo de la Sierra Madre Oriental, desde San Luis Potosí hasta el Norte de Oaxaca. Aunque históricamente sus poblaciones han sido consideradas como especies distintas, actualmente todas ellas son incluidas en una sola



cias de ADN mitocondrial (de los genes citocromo *b* y citocromo oxidasa) y atributos morfométricos y morfológicos. El análisis filogenético de las secuencias de ADN confirmó la existencia de tres linajes genéticamente diferenciados que correspondían a los tres grupos con distinto cariotipo (Fig. 4). Los valores de divergencia genética sin corregir entre los tres grupos oscilaron entre 4.5 – 5.4 % para el citocromo *b* y entre 4.4 – 4.5 % para el citocromo oxidasa. Adicionalmente, análisis multivariados de caracteres craneales también permitieron discriminar entre los tres grupos. En este contexto, Hafner et al. (2005), restringen el nombre *C. merriami* a las poblaciones de los estados de México, norte de Morelos, centro-poniente de Puebla y el Distrito Federal. Además, retoman el nombre *C. fulvescens* para referirse a los miembros de este género del sur de Tlaxcala, centro-oriente de Puebla y la región centro-poniente de Veracruz. Finalmente, retoman el nombre *C. perotensis* para aquellas poblaciones distribuidas en el sur de Hidalgo, norte de Tlaxcala, centro-norte de Puebla y oeste de Veracruz.

## DISCUSIÓN

Los trabajos mencionados reportan o sugieren la existencia de siete nuevas especies de mamíferos mexicanos que, en virtud de la ausencia de variación morfológica aparente, habían permanecido relegados a un estatus conespecífico. Si bien en varios casos aún no se hace la descripción formal de las nuevas especies, la magnitud de la evidencia, particularmente de los datos moleculares, permite apoyar que todos estos grupos son especies válidas.

Todos los grupos reportados en este trabajo fueron analizados usando datos de secuencias del gen citocromo *b*, un marcador mitocondrial que ha sido ampliamente utilizado en la evaluación de variación genética a niveles inter e intraespecíficos. Empleando este gen, se ha reportado que especies morfológicamente distintas de roedores (*Habromys ixtlani* y *H. lepturus*; Carleton et al., 2002) pueden presentar niveles de divergencia genética tan bajos como 3.3% (Rogers et al., 2007). En el caso de las tres especies encontradas en *Cratogeomys merriami* (*C. merriami*, *C. fulvescens* y *C. perotensis*; Hafner et al., 2005), que también pueden diferenciarse en función de atributos morfológicos y cromosómicos, se registró una distancia genética entre los linajes que oscila entre 4.5 – 5.4 %. Por lo tanto, resulta lógico suponer que aquellos grupos que presentan niveles de diferenciación genética intraespecífica mayor, como en el caso de *R. microdon*, *R. mexicanus*,

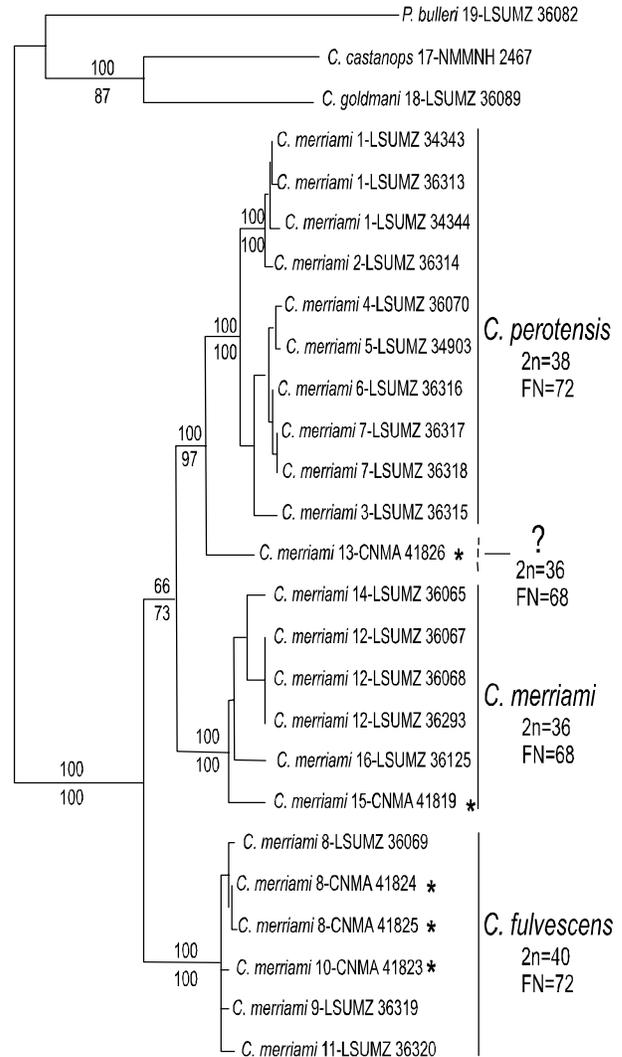


Figura 4. Filogenia de *Cratogeomys merriami* basada en secuencias de los genes mitocondriales citocromo *b* y citocromo oxidasa. Los valores sobre las ramas representan valores de bootstrap obtenidos por el criterio de máxima verosimilitud, mientras que debajo de cada nodo se muestran valores de bootstrap para máxima parsimonia. El número diploide se indica para los tres principales linajes obtenidos (modificado de Hafner et al., 2005). \* Señala las muestras resguardadas en la CNMA. Los resultados mostrados en esta figura están basados en el análisis de un número mayor de muestras, aunque no todas aparecen en esta figura (ver Apéndice 1).

*R. sumichrasti* y *P. furvus*, albergan más de una entidad específica. Este grado importante de variación genética intraespecífica, invariablemente coincide con el reconocimiento de linajes monofiléticos perfectamente acotados en los análisis filogenéticos. Además, cada uno de estos linajes poseen atributos únicos que los hace diagnosticablemente distintos. En todos los casos de estudio se muestra que existen claras diferencias entre linajes, ya sea en aminoácidos, número cromosómico diploide o aloenzimas.

Por lo tanto, bajo el concepto filogenético de especie, estos linajes representarían especies válidas ya que se ajustan al principio de diagnosticabilidad de los mismos y su delimitación como grupos monofiléticos en la filogenia. No obstante, varios de los autores de los trabajos revisados señalan la conveniencia de confrontar los resultados de sus estudios con otro tipo de información, como datos morfológicos finos o secuencias de genes nucleares, antes de hacer la descripción formal de estas nuevas formas (Harris et al., 2000; Sullivan et al., 2000; Arellano et al., 2005).

Cabe destacar que todos los ejemplos mencionados corresponden a grupos de roedores cuya distribución se restringe a las partes altas de varios sistemas montañosos de nuestro país, cuyas características constituyen un escenario físico-geográfico muy heterogéneo que alberga una de las biotas más diversas de nuestro planeta (Ferrusquía-Villafranca, 1993). En consecuencia, no debe sorprendernos que las distintas poblaciones de grupos de organismos que ocurren en estas regiones, puedan representar formas que, aunque en algún momento pudieron constituir una única población panmíctica, actualmente se encuentran aisladas y diferenciadas genéticamente. Este patrón de aislamiento y diferenciación de grupos de organismos restringidos a las tierras altas de nuestro país no es exclusivo de los mamíferos y existen muchos ejemplos de esto en otros taxa (Nieto-Montes de Oca et al., 2001; Parra-Olea y Wake, 2001; Canseco-Márquez et al., 2002; Canseco-Márquez y Parra-Olea, 2003; Nieto-Montes de Oca, 2003; Parra-Olea et al., 2005).

El reto taxonómico que representan las especies crípticas ha sido reconocido por sistématas a lo largo de la historia (Bickford et al., 2007). Estas formas, que morfológicamente pueden ser indistinguibles, son generalmente clasificadas como una sola especie, aunque en muchos casos representan distintos linajes evolutivos. Al revisar los estudios descritos anteriormente, resulta evidente que el uso de marcadores moleculares (principalmente el análisis de secuencias de ADN) ha enriquecido la habilidad de los sistématas para detectar y diferenciar especies crípticas, y en consecuencia, ha permitido refinar el conocimiento de nuestra diversidad biológica. Casos como los anteriores han sido presentados frecuentemente en los últimos años al reevaluar la sistemática de una gran variedad de grupos biológicos usando herramientas moleculares (Sáez y Lozano, 2005; Witt et al., 2006; Bickford et al., 2007). Adicionalmente, el reconocimiento de nuevas formas biológicas es acompañado del uso, cada vez mayor, del concepto filogenético de especie, el cual es considerado más objetivo y un mejor indicador de

biodiversidad para fines de conservación (Soltis y Gitzendanner, 1999). Aunque ciertamente, las técnicas moleculares no son la panacea para la delimitación de especies, los datos moleculares pueden marcar la pauta para la detección de variación genética intraespecífica y de patrones filogenéticos de diversidad, que posteriormente puede ser contrastados con otro tipo de datos (Witt et al., 2006).

## CONCLUSIONES

---

Es evidente que la diversidad de especies de mamíferos mexicanos esta subestimada y, seguramente, en los próximos años, se seguirá revelando la existencia de formas nuevas, que ahora permanecen ocultas bajo el cobijo de especies crípticas. Aunque en algunos casos estos descubrimientos serán resultado de futuras colectas en campo, en otros, nuevas especies serán reconocidas a partir de la revisión y análisis de material resguardado en colecciones biológicas (Patterson, 1996; 2001). Indudablemente, el reconocimiento de nuevas entidades específicas permitirá que nuestro país consolide su posición privilegiada como poseedor de una de las mastofaunas más diversas del planeta (Mittermeier et al., 1997; Ceballos et al., 2002). Sin embargo, también es cierto que el reconocimiento de especies crípticas resultará en la reducción de las áreas de distribución y el tamaño poblacional de las especies, como se reconocen actualmente. Esta situación indudablemente tiene implicaciones muy importantes en la toma de decisiones en conservación (Agapow et al., 2004).

## AGRADECIMIENTOS

---

Los comentarios de un revisor anónimo contribuyeron a mejorar varios aspectos del trabajo.

## LITERATURA CITADA

---

- Agapow, P., O. R. P. Bininda-Emonds, K. A. Crandall, J. L. Gittleman, G. M. Mace, J. C. Marshall y A. Purvis. 2004. The Impact of Species Concept on Biodiversity Studies. *The Quarterly Review of Biology* 79: 161-179.
- Amman, B. R. y R. D. Bradley. 2004. Molecular evolution in *Baiomys* (Rodentia: Sigmodontinae): evidence for a genetic subdivision in *B. musculus*. *Journal of Mammalogy* 85: 162-165

- Arellano, E., D. S. Rogers y F. A. Cervantes. 2003. Genic differentiation and phylogenetic relationships among tropical harvest mice (*Reithrodontomys*: subgenus *Aporodon*). *Journal of Mammalogy* 84: 129-143.
- Arellano E., F. X. González-Cózatl y D. S. Rogers. 2005. Molecular systematics of Middle American harvest mice subgenus *Aporodon*, genus *Reithrodontomys*, estimated by mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 529-540.
- Baker, R. J. y R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy* 87: 643-662.
- Baum, D. A. y K. L. Shaw. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. *In* Experimental and molecular approaches to plant biosystematics, P. C. Hock y A. G. Stevenson (eds.). Missouri Botanical Garden, St. Louis. p. 289-303.
- Bickford, D., D. J. Lohman, N. S. Sodhi, P. K. L. Ng, R. Meier, K. Winker, K. K. Ingram e I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155.
- Bradley, R. D. y R. J. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-*b* sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82: 960-973.
- Bradley, R. D., F. Menendez-Harclerode, M. J. Hamilton y G. Ceballos. 2004. A new species of *Reithrodontomys* from Guerrero México. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 231: 1-12.
- Canseco-Márquez, L., J. R. Mendelson III y G. Gutiérrez-Mayén. 2002. A new species of large *Tantilla* (Squamata: Colubridae) from the Sierra Madre Oriental of Puebla, México. *Herpetologica* 58: 492-49.
- Canseco-Marquez L. y G. Parra-Olea. 2003. A new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Pletodontidae) from northern Oaxaca, Mexico. *Herpetological Journal* 13: 21-26.
- Carleton, M. D. 1989. Systematics and evolution. *In* Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia), G. L. Kirkland, Jr. y J. N. Layne (eds.). Texas Tech University Press. p. 7-141.
- Carleton, M. D., O. Sánchez y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico. With generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forest. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 488-533.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002. The Mammals of Mexico: Composition, Distribution, and Conservation Status. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 218: 1-27.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1: 159-187.
- Edwards, C. W., C. F. Fulhorst y R. D. Bradley. 2001. Molecular phylogenetics of the *Neotoma albigula* species group: further evidence of a paraphyletic assemblage. *Journal of Mammalogy* 82: 267-279.
- Edwards, C. W. y R. D. Bradley. 2002a. Molecular systematics and of the genus *Neotoma*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 489-500.
- Edwards, C. W. y R. D. Bradley. 2002b. Molecular systematics and the historical phylogeography of the *Neotoma mexicana* species group. *Journal of Mammalogy* 83: 20-30.
- Engstrom, M. D., R. C. Dowler, D. S. Rogers, D. J. Schmidly y J. W. Bickham. 1981. Chromosomal variation within four species of harvest mice (*Reithrodontomys*). *Journal of Mammalogy* 62: 159-164.
- Ferrusquía-Villafranca. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. *In* Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution, T. P. Ramamoorthy, R. Byr, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press. p. 3-107.
- Hafner, M. S., J. E. Light, D. J. Hafner, S. V. Brant, T. A. Spradling y J. W. Demastes. 2005. Cryptic species in the Mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy* 86: 1095-1108.
- Harris, D. J. y D. S. Rogers. 1999. Species limits and phylogenetic relationships among populations of *Peromyscus fuvvus*. *Journal of Mammalogy* 80: 530-544.

- Harris D. J., D. S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology* 9: 2129–2135.
- Hall, E. R. 1968. Variation in the blackish deer mouse, *Peromyscus furvus*. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 39: 149-154.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America* 2nd ed. John Wiley and Sons, New York. Vol. 2. p. 601–1181, +90.
- Hooper, E. T. 1952. A systematic review of harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 77: 1–255.
- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* species group (Mammalia: Rodentia: Muroidea). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 326: 1-24.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120.
- Matocq, M. D. 2002. Morphological and molecular analysis of a contact zone in the *Neotoma fuscipes* species complex. *Journal of Mammalogy* 83: 866-883.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press. 334 p.
- Merriam, C. H. 1895. Monographic revision of the pocket gophers, family Geomyidae (exclusive of the species of *Thomomys*). *North American Fauna* 8: 1–220.
- Mittermeier, R. A., P. Robles-G. y C. Goettsch de M. 1997. Megadiversidad. Los países biológicamente más ricos del mundo. Agrupación Sierra Madre, S. C. y CEMEX, México, D. F. 501 p.
- Nieto-Montes de Oca, A. 2003. A new species of the *Geophis dubius* group (Squamata: Colubridae) from the Sierra de Juárez of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica* 59: 572-585.
- Nieto-Montes de Oca, A., J. A. Campbell y O. Flores-Villela. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, México. *Herpetologica* 57: 32-47.
- Nixon, K. C. y Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- Parra-Olea, G. y D. B. Wake. 2001. Extreme morphological and ecological homoplasy in tropical salamanders. *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 7888-7891.
- Parra-Olea, G., M. García-París, J. Hanken y D. B. Wake. 2005. Two new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae) from the Mountains of Northern Oaxaca, Mexico. *Copeia* 3: 461–469.
- Patterson, B. D. 1996. The ‘species alias’ problem. *Nature* 380: 589.
- Patterson, B. D. 2001. Fathoming tropical biodiversity: the continuing discovery of Neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 7: 191-196.
- Peppers, L. L. y R. D. Bradley. 2000. Cryptic species in *Sigmodon hispidus*: Evidence from DNA sequences. *Journal of Mammalogy* 81: 332-343.
- Ramírez-Pulido, J. y M. C. Britton. 1981. An historical synthesis of Mexican Mammalian taxonomy. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94: 1-17.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner y L. F. Alexander. 2000a. Comparative phylogeography of Bailey’s pocket mouse (*Chaetodipus bailey*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 161-172.
- Riddle, B. R., D. J. Haffner y L. F. Alexander. 2000b. Phylogeography and systematics of *Peromyscus eremicus* species group and historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 145-160.
- Rogers, D. S., C. C. Funk, J. R. Miller y M.D. Engstrom. 2007. Molecular phylogenetic relationships among crested-tailed mice (Genus *Habromys*). *Journal of Mammalian Evolution* 14: 37-55.
- Russell, R. J. 1968. Revision of pocket gophers of the genus *Pappogeomys*. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 16: 581-776.
- Sáez, A. G. y E. Lozano. 2005. Body doubles. *Nature* 433: 111.

- Soltis, P. S. y M. A. Gitzendanner. 1999. Molecular systematics and the conservation of rare species. *Conservation Biology* 13: 471-483.
- Sullivan, J., J. A. Markert y W. C. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46: 426-440.
- Sullivan, J. E. Arellano y D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: Concerted versus independent responses to past climatic fluctuations. *The American Naturalist* 155: 755-768.
- Tamura, K. y M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10: 512-526.
- Urbina-Sánchez, I., M. A. Aguilar-Santamaría, E. Arellano, F. X. González-Cozátl, y D. S. Rogers. 2006. Karyotypes of three species of *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae). *The Southwestern Naturalist* 51: 564-568.
- Villalba, A. L. 2006. Filogeografía de *Oryzomys chapmani* utilizando secuencias del gen mitocondrial citocromo *b*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 71 p.
- Witt, J. D. S., D. L. Threlloff y P. D. N. Hebert. 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology* 15: 3073-3082.

*Apéndice 1.* Ejemplares resguardados en la CNMA cuyos tejidos fueron utilizados en los estudios mencionados en este trabajo. Para cada grupo se indica el área geográfica en donde se colectaron los ejemplares. En aquellos casos en los que en la publicación original solo se hace referencia al número de catálogo del colector, además de éste, se proporciona el número de catálogo de la CNMA correspondiente.

---

*Reithrodontomys bakeri.* Guerrero: CNMA40380, CNMA40381

*Reithrodontomys microdon.* Oaxaca: CNMA35252, CNMA42282; Chiapas: CNMA35488, CNMA35493, CNMA35394, CNMA35395, CNMA42280, CNMA42281

*Reithrodontomys mexicanus.* Oaxaca: CNMA33895; Chiapas: CNMA42279

*Reithrodontomys sumichrasti.* Este del Istmo de Tehuantepec: JMV1571 = CNMA35508, JMV1640 = CNMA35514, JMV1524 = CNMA35506, JMV1523 = CNMA35505

*Peromyscus furvus.* Sierra Madre Oriental: EAA645 = CNMA39687, EAA682 = CNMA39688, YHM244 = CNMA34263, YHM291 = CNMA35296, YHM293 = CNMA35297, YHM298 = CNMA35298; Norte de Oaxaca: EAA340 = CNMA39888, EAA321 = CNMA39884, EAA341 = CNMA39889, DSR4930 = CNMA39894

*Cratogeomys perotensis.* Hidalgo: CNMA37206, CNMA41904; Tlaxcala: CNMA41905; Puebla: CNMA42510, CNMA41906; Veracruz: CNMA42508, CNMA41909, CNMA41910, CNMA41911

*Cratogeomys fulvescens.* Veracruz: CNMA41824, CNMA41825; Puebla: CNMA41907, CNMA41823; Tlaxcala: CNMA41908

*Cratogeomys merriami.* Puebla: CNMA41826; Estado de México: CNMA41819

---