



ANÁLISIS PRELIMINAR DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS GRUPOS DE ESPECIES DEL GÉNERO *Peromyscus*

Sergio Ticul Álvarez-Castañeda¹ y Noé González-Ruiz^{2,3}

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Mar Bermejo núm. 195, La Paz, Baja California Sur C.P. 23090, México. CE: sticul@cibnor.mx

² Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa, División de C.B.S., Departamento de Biología.

³ Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional Ciencias Biológicas, IPN, Carpio y Plan de Ayala s/n, CE: artilituratus@hotmail.com.

Resumen: Se realizó un análisis de los grupos de especies del género *Peromyscus*. El análisis de máxima parsimonia de la morfología externa y del aparato reproductor masculino mostró que dentro del género *Peromyscus* existen cuatro clados bien definidos que contienen once de los trece grupos reconocidos para el género. El clado *eremicus* coincide con el subgénero *Haplomylomys* y contiene los grupos *eremicus* y *californicus*. Los tres clados restantes pertenecen al subgénero *Peromyscus* y son el clado *maniculatus* (grupos *maniculatus* y *leucopus*), *boylii* (grupos *aztecus*, *boylii*, *melanophrys* y *truei*), y *mexicanus* (grupos *furvus*, *megalops*, *mexicanus*). Los grupos *hooperi* y *crinitus* presentaron características ancestrales del género, por lo que no fueron asignados a ningún clado.

Palabras clave: *Peromyscus*, grupos de especies, Sistemática, clasificación.

Abstract: We carry out analysis of the species groups of the genus *Peromyscus*. The maximum parsimony analysis of the external morphology and male reproductive system, showed four clade into the *Peromyscus* that contains the 11 of the 13 groups actually establish for the genus. The clade *eremicus* is related with the subgenus *Haplomylomys* and contains the groups *eremicus* and *californicus*. The three remaining clade belong to the subgenus *Peromyscus* and they are the clade *maniculatus* (groups *maniculatus* and *leucopus*), *boylii* (groups *aztecus*, *boylii*, *melanophrys* and *truei*), and *mexicanus* (groups *furvus*, *megalops*, *mexicanus*). The groups *hooperi* and *crinitus* have ancestral characteristic of the genus, for this reason were not assigned to any clade.

Keywords: *Peromyscus*, species group, systematic, classification.

INTRODUCCIÓN

Peromyscus es uno de los géneros de mamíferos mejor representados en el Continente Americano y es de los más intensamente analizados a nivel mundial en prácticamente todos los tópicos que se desprenden del estudio de los mamíferos. Su distribución es muy amplia, se extiende desde

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.

Canadá hasta Panamá y se puede encontrar en prácticamente cualquier hábitat terrestre de Norte América, desde las regiones alpinas hasta las selvas lluviosas tropicales, y desde zonas montañosas (< 4,000 msnm) hasta el nivel del mar. El género ha jugado un papel esencial en la maduración y crecimiento de la Sistemática de los mamíferos. Las publicaciones relacionadas con el género han ayudado a la comprensión de las hipótesis y teorías de la Sistemática, así como también de la evolución (Carleton, 1989). En la actualidad la cantidad de especies reconocidas se ha aumentado notablemente, pero aún no hay acuerdo en relación con el número, que fluctúa de 53 (Hafner *et al.*, 2001) a 57 (Musser y Carleton, 2005; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005).

Peromyscus es un género taxonómicamente heterogéneo, complejo y con gran variación entre y dentro de las especies (Carleton, 1989; Ramírez-Pulido *et al.*, 2001). A pesar de esto, esta variación presenta una discontinuidad morfológica que se ha utilizado para agruparlo, primero en subgéneros y, posteriormente, en grupos de especies. En un principio la existencia de estos grupos se basó en las características morfológicas que compartían las especies que lo conformaban; sin embargo, con las nuevas herramientas y métodos de análisis –en particular la morfología de los cariotipos y la biología molecular– han propiciado un cambio sustancial en la Sistemática de género y se ha encontrado, en general, que estos grupos se mantienen muy robustos. A pesar de que en la actualidad los grupos de especies de *Peromyscus* no tienen valor taxonómico, se ha comprobado que las especies dentro de cada grupo han evolucionado de una forma común y se pueden considerar como grupos monofiléticos (Carleton, 1989).

Osgood (1909) en su revisión del género, propone que las especies se clasifiquen en diferentes grupos, en función de las características morfológicas que tienen en común y dependiendo de las similitudes de la especie nominal en relación con las otras, así propone los grupos: *maniculatus*, *leucopus*, *boylei*, *truei*, *melonophrys*, *lepturus*, *mexicanus* y *megalops*; todos ellos dentro del subgénero *Peromyscus*. Esta clasificación ha facilitado el trabajo dentro del género *Peromyscus*, razón por la cual es ampliamente reconocida y retomada por diferentes autores (Hooper y Musser, 1964; Hooper, 1968; Hall, 1981; Carleton, 1989; Cuadro 1). En pocas ocasiones se ha modificado el número de grupos, pero muchas especies han sido reubicadas dependiendo principalmente del tipo de análisis; así por ejemplo, Hooper (1968) propone además al grupo *crinitus* y no considera a los *megalops* y *lepturus*. Carleton (1989) en su trabajo sobre sistemática y evolución de los Peromíscinos hace un magnífico análisis de los grupos de especies del género *Peromyscus*, elevando a nivel de género varios de los hasta entonces conocidos como subgéneros de *Peromyscus* (*Habromys*, *Isthomys*, *Megadontomys* y *Osgoodomys*). Además, incrementa el número de grupos proponiendo a *hooperi*, *aztecus* y *fervus* dentro del subgénero *Peromyscus*, e incluye dos más para el subgénero *Haplomylomys* (*californicus* y *eremicus*).

En la actualidad el género presenta diferentes controversias en todos sus niveles de clasificación pero, en general, se ha llegado a un consenso en cuanto a la validez de los subgéneros y grupos de especies desde la clasificación de Carleton (1989). Ahora las discusiones se han centrado en dos puntos particulares que, dependiendo de las diferentes autoridades, las conclusiones no siempre son coincidentes: por un lado la estabilidad y conformación de cada uno de los grupos de especies y, por otro, el reconocimiento de las especies y subespecies ya existentes. Pero a pesar de que los

Cuadro 1. Relación histórica de los grupos de especies del género *Peromyscus*. Los números indican la cantidad de especies por grupo o subgénero, cuando es cero es que el autor no reconoce el grupo. Los números superíndices explican los cambios más importantes dentro de los grupos, basándonos en Carleton (1989): 1) las especies están incluidas en el grupo *boylei*; 2) considera todo o parte del grupo *aztecus*; 3) la especie (*P. crinitus*) está dentro del subgénero *Haplomylomys*; 3a) parte de las especies están dentro del grupo *eremicus*; 4) las especies están contenidas en el grupo *lepturus*; 5) especie aún no descrita (*P. hooperi*); 5a) especie descrita pero no reconocida; 6) incluye todo el género *Habromys*, parte del grupo *furvus* y *mexicanus*; 7) las especies están incluidas dentro del grupo *mexicanus*; 8) incluye todo los grupos *furvus*, *mexicanus* y *megalops*.

	Osgood (1909)	Hall y Kelson (1959)	Hooper (1968)	Hall (1981)	Carleton (1989)	Musser y Carleton (2005)
Subgénero <i>Haplomylomys</i>	4	11	10	9	10	8
Grupo <i>californicus</i>	0	0	0	0	1	1
Grupo <i>eremicus</i>	0	0	0	0	9	7
Subgénero <i>Peromyscus</i>	32	40	38	41	43	45
Grupo <i>aztecus</i>	0 ¹	0 ¹	0 ¹	0 ¹	3	4
Grupo <i>boylei</i>	4 ²	6 ²	8 ²	10 ²	8	10
Grupo <i>crinitus</i>	0 ³	0 ³	2 ^{3a}	3 ^{3a}	1	1
Grupo <i>furvus</i>	0 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	3	3
Grupo <i>hooperi</i>	0 ⁵	0 ⁵	0 ⁵	0 ^{5a}	1	1
Grupo <i>lepturus</i>	7 ⁶	10 ⁶	0	0	0	0
Grupo <i>leucopus</i>	2	2	2	2	2	2
Grupo <i>maniculatus</i>	4	6	6	6	7	4
Grupo <i>megalops</i>	3	5	0 ⁷	0 ⁷	3	3
Grupo <i>melanophrys</i>	3	2	3	3	3	4
Grupo <i>mexicanus</i>	4	5	14 ⁸	14 ⁸	7	7
Grupo <i>truei</i>	5	4	3	3	5	6

estudios sobre la sistemática del género son cada vez más cuantiosos, pocos han enfocado sus intereses principales a estudiar las relaciones filogenéticas que guardan entre sí los diferentes grupos de especies, motivo por el cual abordamos de manera preliminar este tema.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se obtuvieron las características morfológicas de 49 especies del género *Peromyscus* (Apéndice 1). Con excepción de *P. madrensis*, *P. mayensis*, *P. polionotus* y *P. mekisturus* que son consideradas raras y no se tuvo acceso a ejemplares de colección, todas las especies ($n = 49$) del género fueron considerada en nuestro análisis. Para obtener esta información se examinaron los ejemplares

adultos (Apéndice 2) de las colecciones de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB) y del Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California (MVZ).

En nuestro análisis fueron utilizadas características morfológicas externas y la morfología del aparato reproductor masculino. Las primeras se emplearon por la importancia que tienen en la asignación taxonómica de las especies (Osgood, 1909; Hooper y Musser, 1964; Hall, 1981; Carleton, 1989) y las segundas porque se han utilizado de manera exitosa dentro de la clasificación de la subfamilia Neotominae (Hooper, 1958; Hooper y Musser, 1964; Carleton, 1980; Bradley y Schmidly, 1987).

Para obtener las características del aparato reproductor masculino se realizó una revisión bibliográfica de las principales publicaciones que tratan este tema (Hooper, 1958; Burt, 1960; Hooper y Musser, 1964; Linzey y Layne, 1969; Carleton, 1980; 1989; Bradley y Schmidly, 1987). Toda esta información fue complementada con la proveniente de otras publicaciones relacionadas (Schmidly, 1974a; 1974b; Merritt, 1978; Veal y Caire, 1979; Hoffmeister, 1981; Young y Jones, 1983; Lackey *et al.*, 1985; Rickart y Robertson, 1985; Álvarez-Castañeda, 1998; 2001; 2002; 2005a; 2005b, en prensa a, b; Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 2001; Roberts *et al.*, 2001; Vázquez *et al.*, 2001; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2002; 2003a; 2003b; Álvarez-Castañeda y Méndez, 2005; González-Ruiz y Álvarez-Castañeda, 2005; Rios y Álvarez-Castañeda, en prensa; Rios *et al.*, en prensa; Trujado-Álvarez y Álvarez-Castañeda, en prensa; Trujado-Álvarez *et al.*, en prensa).

Con excepción de los tubérculos accesorios en los molariformes, el resto de las características dentales no se pudieron comparar a nivel de grupo de especies, debido a que la variación dentro y entre de las especies es alta (Hooper, 1957).

Las características relacionadas con la morfología externa fueron obtenidas directamente de los ejemplares de museo como sigue: El tamaño corporal fue clasificado en: 0 = grande (≥ 210 mm), 1 = chico (< 210 mm). La longitud de cola se consigna en relación con el tamaño del cuerpo y cabeza: 0 = aproximadamente igual a la del cuerpo y cabeza (\leq al 110 %), 1 = más grande que el cuerpo y cabeza ($>$ al 110 %). La longitud de oreja en: 0 = chicas (longitud de la oreja más chica que la longitud de la pata), 1 = grandes (longitud de la oreja más grande que la longitud de la pata). En el caso de las características de coloración del pelaje, la línea lateral se consideró: 0 = ausente o 1 = presente; el anillo de pelo color oscuro alrededor del ojo: 0 = ausente o 1 = presente; la mancha pectoral de color ocráceo: 0 = ausente o 1 = presente. Los tubérculos accesorios de los molares: 0 = ausente, 1 = pueden o no presentar y 2 = presente. Bulas auditivas: 0 = pequeñas ($<$ de 12 % de la longitud total del cráneo), 1 = medias (>12 % y < 18 %), 2 = grandes (>18 %).

Del aparato reproductor masculino se consideraron las características mencionadas por Carleton (1980): la forma del glande: 0 = en forma de vaso, 1 = cilíndrico. La relación entre la longitud y el ancho del glande, con las siguientes proporciones: 0 = 1-3:1, 1 = 4-6:1 y 2 = 7-9:1. La presencia de la punta protáctil del glande: 0 = ausente y 1 = presente. En el glande pueden existir vértices (*lappet*): vértices ventrales: 0 = ausente, 1 = presentes y 2 = para grupos en los que en unas

especies esté presente y en otras ausente; vértices dorsales: 0 = ausentes, 1 = presentes y 2 = para grupos en los que en unas especies esté presente y en otras ausente. La relación entre la longitud del cartílago de la punta del báculo y la longitud del báculo: 0 = $> 0.09:1$, 1 = $0.1-0.3:1$. El grosor del báculo: 0 = grueso y 1 = delgado. La relación entre la longitud y el ancho del báculo: 0 = $1-4:1$, 1 = $5-8:1$ y 2 = $9-12:1$. La relación entre la longitud del báculo con respecto a la longitud total del cráneo: 0 = $< 40\%$, 1 = aproximadamente 40% , 2 = $>40\%$. El número de glándulas mamarias: 0 = seis, un par axilar y dos inguinales, 1 = cuatro, dos pares inguinales.

El análisis cladístico se realizó por los métodos de máxima parsimonia (MP) utilizando los datos de presencia y ausencia para cada una de las características morfológicas de los grupos de *Peromyscus* (Apéndice 1). Se empleó el programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 2001). El método de máxima parsimonia (MP) se corrió con 1000 pseudorréplicas, con la adición aleatoria de los grupos, el árbol fue construido por la reconexión diseccionada (TBR), canje de ramas y búsqueda heurística. Se utilizó a *Neotomodon alstoni* como grupo externo, debido que esta especie fue considerada como parte del género *Peromyscus* (Williams y Ramírez-Pulido, 1984; Carleton, 1989).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de máxima parsimonia (Fig. 1) identifica cuatro clados. El primero, que nombraremos clado *eremicus*, contiene los grupos *californicus* y *eremicus*, ambos son los únicos que pertenecen al subgénero *Haplomylomys*. Los tres restantes son parte del subgénero *Peromyscus*: el *maniculatus* lo representan los grupos *maniculatus* y *leucopus*; el clado *mexicanus* lo constituyen los grupos *furvus/megalops/mexicanus* y el *boyllii* lo conforman los grupos *aztecus/boyllii/melanophrys/truei* (Fig. 1; Cuadro 2). *Peromyscus hooperi* es la única especie integrante del grupo *hooperi* y *P. crinitus* forma el grupo *crinitus*. Estas dos especies se comportan como clados independientes que no están relacionadas claramente con ninguno de los otros grupos de especies, ya que cuando se utilizó el método de consenso estricto más de 50% de los clados presentan politomía con el clado *maniculatus*.

Durante la historia de la Sistemática del género *Peromyscus* estos clados por arriba del nivel de grupo de especies ya habían sido mencionados de manera indirecta. Avise *et al.*, (1979) en un análisis de aloenzimas encuentran que las especies del género *Peromyscus* se disponen en tres “agrupaciones” bien marcadas, la primera corresponde al subgénero *Haplomylomys*, que coincide con el clado *eremicus* que nosotros proponemos, la segunda es el conglomerado de *maniculatus-leucopus*, que coincide con el clado *maniculatus* y la tercera agrupación contiene a las especies de los grupos *boyllii-truei* (clado *boyllii*).

Con excepción del trabajo de Avise *et al.* (1979) la mayoría de investigaciones dentro de la sistemática del género *Peromyscus* se han enfocado a estudiar las relaciones entre las diferentes especies y la conformación de los grupos; sin embargo, estos estudios han dado muestras indirectas de las asociaciones que guardan los grupos de especies y, en general, dan un sustento mayor a los resultados encontrados en este trabajo.

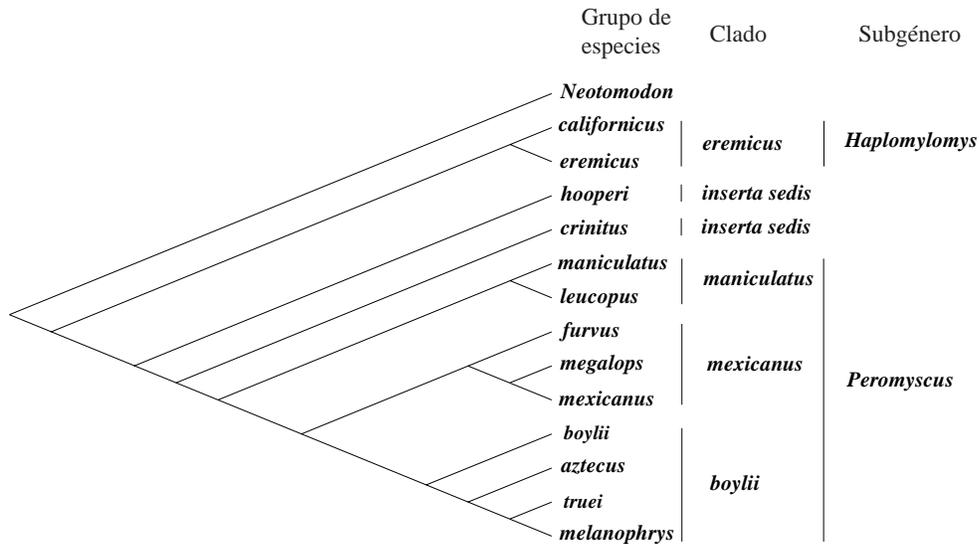


Figura 1. Análisis de la morfología de los grupos de especies de *Peromyscus* con base en el método de máxima parsimonia de datos de ausencia y presencia de cada uno de los grupos (Apéndice 1). Se muestran cuatro clados, que contienen por lo menos dos grupos de especies y que se nombra en la base de la rama que les da origen. *Peromyscus hooperi* y *P. crinitus* forman clados independientes y no se asocia a ningún otro clado, por lo que se consideran como *insertae sedis*. Se utilizó a *Neotomodon alstoni* como grupo externo. La longitud del árbol es de 47, índice de consistencia = 0.575, e índice de retención = 0.646, se corrió con 1000 pseudoreplicas, con la adición aleatoria de los grupos, el árbol fue construido por la reconexión diseccionada (TBR), canje de ramas y búsqueda heurística.

Los grupos *hooperi* y *crinitus* no se relacionaron con ningún otro grupo de especies e, incluso, con ninguno de los subgéneros, por este motivo consideramos a estos dos grupos como *insertae sedis* (Fig. 1). *Peromyscus hooperi* y *P. crinitus* tienen poca relación filogenética entre ellas, pero varios estudios han demostrado que presentan características plesiomórficas, como por ejemplo el cariotipo ancestral del género *Peromyscus* (Greenbaum y Baker, 1978; Schmidly *et al.*, 1985), es principalmente por esta razón que son tratadas como un estado intermedio entre los subgéneros *Haplomylomys* y *Peromyscus* (Carleton, 1989). En nuestro estudio, estas especies se apartan del resto de los clados del género, por lo que las consideramos como especies relictos y se deberían mantener dentro de su propio grupo de especies.

En particular *Peromyscus crinitus*, único integrante del grupo *crinitus*, fue erróneamente ubicada dentro del subgénero *Haplomylomys* (Osgood, 1909) por presentar cuatro glándulas mamarias; sin embargo, esta característica no es rara dentro del subgénero *Peromyscus* (Carleton, 1989). Estudios subsecuentes que involucran diferentes tópicos como cariotipos, aloenzimas y citocromo *b* han mostrado una estrecha relación de *P. crinitus* con el subgénero *Peromyscus* especialmente con el grupo *maniculatus* (Linzey y Layne, 1969; Zimmerman *et al.*, 1978; Schmidly

Cuadro 2. Clasificación de las especies del género *Peromyscus* dentro de los grupos de especies, modificado de Carleton (1989), con las especies descritas hasta 2007. El asterisco indica las especies consideradas como *insertae sedis* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004; Musser y Carleton, 2005).

Género *Peromyscus*
Subgénero *Haplomylomys*

Grupo *californicus*
Peromyscus californicus (Gambel, 1848)

Grupo *eremicus*
Peromyscus caniceps (Burt, 1932)
Peromyscus dickeyi (Burt, 1932)
Peromyscus eremicus (Baird, 1858)
Peromyscus eva Thomas, 1898
Peromyscus fraterculus (Miller, 1892)
Peromyscus guardia Townsend, 1912
Peromyscus interparietalis (Burt, 1932)
Peromyscus merriami Mearns, 1896
Peromyscus pembertonii Burt, 1932
Peromyscus pseudocrinitus Burt, 1932

Subgénero *Peromyscus*

Grupo *aztecus*
Peromyscus aztecus (Saussure, 1860)
Peromyscus hyllocetes Merriam, 1898
Peromyscus spicilegus J. A. Allen, 1897
Peromyscus winkelmanni Carleton, 1977

Grupo *melanophrys*
Peromyscus mekisturus Merriam, 1898
Peromyscus melanophrys (Coues, 1874)
Peromyscus perfulvus Osgood, 1945
Peromyscus slevini Mailliard, 1924*

Grupo *mexicanus*
Peromyscus grandis Goodwin, 1932
Peromyscus guatemalensis Merriam, 1898
Peromyscus gymnotis Thomas, 1894
Peromyscus mexicanus (de Saussure, 1860)
Peromyscus stirtoni Dickey, 1928
Peromyscus yucatanicus Allen y Chapman, 1897
Peromyscus zarhynchus Merriam, 1898

Grupo *boyllii*
Peromyscus beatae Thomas, 1903
Peromyscus boyllii (Baird, 1855)
Peromyscus levipes Merriam, 1898
Peromyscus madrensis Merriam, 1898
Peromyscus polius Osgood, 1904*
Peromyscus schmidlyi Bradley *et al.*, 2004
Peromyscus simulus Osgood, 1904
Peromyscus stephani Townsend, 1912

Grupo *maniculatus*
Peromyscus maniculatus (Wagner, 1845)
Peromyscus melanotis Allen y Chapman, 1897
Peromyscus keenii (Rhoads, 1894)
Peromyscus polionotus (Wagner, 1843)
Peromyscus sejugis Burt, 1932

Grupo *truei*
Peromyscus attwateri (J. A. Allen, 1895)
Peromyscus bullatus Osgood, 1904
Peromyscus difficilis (J. A. Allen, 1891)
Peromyscus gratus Merriam, 1898
Peromyscus pectoralis Osgood, 1904*
Peromyscus nasutus (J. A. Allen, 1891)
Peromyscus sagax Elliot, 1903*
Peromyscus truei (Shufeldt, 1895)

Grupo *furvus*
Peromyscus furvus J. A. Allen y Chapman, 1897
Peromyscus mayensis Carleton y Huckaby, 1975
Peromyscus ochraventer Baker, 1951*

Grupo *megalops*
Peromyscus megalops Merriam, 1898
Peromyscus melanocarpus Osgood, 1904*
Peromyscus melanurus Osgood, 1909

Grupo *leucopus*
Peromyscus gossypinus (Le Conte, 1853)
Peromyscus leucopus (Rafinesque, 1818)

Grupo *hooperi*
Peromyscus hooperi Lee y Schmidly, 1977

Grupo *crinitus*
Peromyscus crinitus (Merriam, 1891)

et al., 1985). En nuestros análisis de morfología externa y del aparato reproductor masculino esta especie se ubica en un clado independiente, pero en una posición intermedia entre los clados *eremicus* y *maniculatus* (Fig. 1).

Peromyscus hooperi, único integrante del grupo *hooperi*, es la especie morfológicamente más divergente de todas las que actualmente se reconocen para el género. Sus características morfológicas han hecho que se le ubique dentro del subgénero *Peromyscus* y en un grupo de especies propio (Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989), pero las disimilitudes morfológicas hacen que no tenga relación con ninguno de los cuatro clados del subgénero *Peromyscus* (Fig. 1). Morfológicamente muestra afinidad con los dos subgéneros de *Peromyscus*, por un lado la topografía dental (las cúspides y los lóbulos) y la proporción entre las glándulas del pene, la hacen semejante al subgénero *Haplomyloms* y, por otro, la punta protáctil del pene, las proporciones del báculo y el número de glándulas mamarias (un par axilar y dos pares inguinales) tienen más similitud con el subgénero *Peromyscus* (Álvarez-Castañeda, 2002). Schmidly *et al.* (1985) realizaron un estudio de aloenzimas con 26 especies del género, incluyendo a *P. hooperi*, pero este análisis no proporcionó evidencias de una relación estrecha entre esta especie y el resto de los grupos de especies del género e incluso con ninguno de los subgéneros. Además, las características exclusivas de la especie como el tamaño de la glándula posterior y anterior de la próstata y la presencia de alas dorsales en el margen distal de estas glándulas, la hacen diferente a los otros grupos de *Peromyscus* (Schmidly *et al.*, 1985).

Clado *eremicus*. Lo componen los grupos *eremicus* y *californicus*, ambos únicos integrantes del subgénero *Haplomyloms*. Osgood (1909) reconoce a este clado por su distintiva simplicidad en la topografía de los molares; sin embargo, Hooper (1957) encontró una amplia variación en la presencia de cúspides y crestas dentro de todo el género, por lo que la definición de este clado basado exclusivamente en la topográfica dental, carecía de validez. Nuestras evidencias morfológicas establecen una estrecha relación entre las especies del clado, este resultado coincide con otros estudios que han demostrado –de manera indirecta– la monofilia del clado. Estudios con aloenzimas que incluyen a las especies del grupo *eremicus* (*P. caniceps*, *P. dickeyi*, *P. eremicus*, *P. guardia*, *P. interparietalis*, *P. merriami*) y *californicus* (*P. californicus*) agrupan a estas especies en una rama distinta al resto de los grupos del subgénero *Peromyscus* (Avice *et al.*, 1974a; 1974b). Los análisis de cariotipos mostraron semejanzas entre las especies de estos grupos (Greenbaum y Baker, 1978; Yates *et al.*, 1979; Robbins y Baker, 1981), no obstante la diferencia del cromosoma 2 del cariotipo de *P. californicus*, pero que a pesar de ello, se ha comprobado que en realidad es un estado acrocéntrico de grupo *eremicus* (Stains y Baker, 1984; Carleton, 1989). Recientemente estudios del citocromo *b*, muestran la solidez de este clado (Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001). Si bien en estos estudios de aloenzimas, citocromo *b* y cariotipos, el grupo *californicus* se aparta del grupo *eremicus* como una rama basal, en todos los casos se ha demostrado la estrecha relación que existe entre ambos.

Este clado se asocia principalmente con matorral xerófilo y regiones pedregosas. La mayor parte de las especies se encuentran en los desiertos del norte de México, pero su distribución general es desde San Francisco hasta Sinaloa y desde Texas hasta la parte norte del Altiplano

Mexicano (Dawson, 2005). De acuerdo con los registros fósiles y con la distribución actual, este clado existió durante todo el Pleistoceno en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos (Hibbard, 1968).

Clado *maniculatus*. Está conformado por los grupos *maniculatus* y *leucopus*. Las relaciones morfológicas entre estos dos grupos son evidentes (Anexo 1): de hecho, muchas de las subespecies que actualmente corresponden a *P. maniculatus* fueron incorrectamente asociadas a *P. leucopus* (e. g. *coolidgei*, *rufinus* y *sonoriensis*) y en áreas en donde las especies de estos dos grupos ocurren en simpatría, se dificulta la asignación específica de esos ejemplares (Rich *et al.*, 1996). Diversos estudios han demostrado una relación cercana entre estos dos grupos de especies y, por lo tanto, la consolidación de este clado, por ejemplo, estudios con cariotipos (Stains y Baker, 1984; Rogers *et al.*, 1984; Smith, 1990) aloenzimas (Avisé *et al.*, 1979) y citocromo *b* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000) muestran que los grupos *maniculatus* y *leucopus* se comportan como hermanos y no se asocian directamente con ningún otro grupo de especies.

Clado *boylei*. Comprende los grupos *aztecus*, *boylei*, *truei*, *melanophrys*. Entre todos los clados encontrados dentro del género *Peromyscus*, éste es el más complicado taxonómicamente y es también el que contiene el mayor número de especies ($n = 24$), por lo que la congruencia del clado es compleja. A pesar de que en este clado se ha probado que las especies que conforman cada uno de los grupos tienen una evolución común (Tiemann-Boege *et al.*, 2000), la relación entre los grupos es todavía incierta.

A través de la historia se han hecho cambios taxonómicos importantes que dan evidencia de la relaciones morfológicas cercanas que existen entre las diferentes especies de este clado, prueba de esto es que hasta antes de la propuesta formal de Carleton (1989), los grupos *boylei* y *aztecus* eran considerados como un solo de especies (Cuadro 1), de hecho *P. aztecus* fue considerada como una subespecie de *P. boylei*. Otro ejemplo relevante es *P. polius* que originalmente era considerada como parte del grupo *truei* (Osgood, 1909), pero Hoffmeister (1951) lo reasigna al grupo *boylei*, aunque comenta que probablemente pueda pertenecer al grupo *melanophrys*.

Como se comprueba en nuestro análisis, el parecido morfológico entre las especies de clado *boylei* es evidente e históricamente bien conocido (Carleton, 1989); sin embargo, la biología molecular da mayor certidumbre sobre la correspondencia entre estos grupos de especies. Sullivan *et al.* (1991) en un análisis de aloenzimas observan que los grupos *aztecus* y *boylei* se comportan como especies hermanas pero, como ellos mismos lo hacen notar, la relación es débil. También se ha encontrado una correlación entre los grupos *boylei* y *truei* por medio de aloenzimas (Avisé *et al.*, 1979) y ADN mitocondrial (DeWalt *et al.*, 1993). Bradley *et al.* (2000; 2004) y Durish *et al.* (2004) dan evidencias adicionales de la relación entre los grupos *aztecus*, *boylei* y *truei* al considerarlos como hermanos, además mencionan que la divergencia entre estas especies y grupos de especies es más baja que las registradas para otras especies hermanas del género *Peromyscus*. Un estudio similar con citocromo *b* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000) muestra una concordancia clara entre los grupos *aztecus>truei*, *aztecus/boylei* y *boylei>truei*, pero en ningún caso los árboles probaron ser monofiléticos; sin embargo, se pudo deducir un clado polifilético entre los tres grupos de especies (*aztecus*, *boylei* y *truei*). La explicación a estos hallazgos puede ser variada, por un lado

es posible que el citocromo *b* no tenga suficiente resolución para establecer las relaciones a este nivel de divergencia, también se puede interpretar como grupos parafiléticos que requieren más análisis, pero la explicación más congruente para esta politomía es que hubo una radiación rápida o simultánea entre los grupos *aztecus*, *boyllii* y *truei*.

De acuerdo con Carleton (1989) la posición sistemática del grupo *melanophrys* es poco clara. Investigaciones con cariotipos posicionan a *P. melanophrys* en una policotomía junto con *P. pectoralis* (especie no asignable a ningún grupo, Tiemann-Boege *et al.*, 2000) y seis especies del grupo *mexicanus* (Stains y Baker, 1984). Por su parte, Zimmerman *et al.* (1978) por medio de un estudio de los alelos de 14 especies de *Peromyscus*, sugieren que existe una unión entre el grupo *melanophrys* y *leucopus* y estos, a su vez, se asocian con los grupos *boyllii*, *crinitus*, *maniculatus* y *truei*. Schmidly *et al.* (1985), señalan una afinidad entre el grupo *melanophrys* y los grupos *boyllii*, *crinitus*, *leucopus*, *maniculatus* y *truei*.

De igual forma como encontramos en nuestro análisis morfológico, otros estudios que han utilizando diferentes criterios de análisis como cariotipos, aloenzimas y ADN mitocondrial, también han señalado las estrechas relaciones entre los grupos *aztecus*, *boyllii* y *truei*, pero en estos mismos estudios la posición sistemática del grupo *melanophrys* es incierta todavía; sin embargo, tales evidencias parecen circunstanciales debido a que la mayoría de los análisis son parciales al considerar pocas especies y sólo una del grupo *melanophrys* (*P. melanophrys*). Con investigaciones posteriores que tomen en cuenta a la mayoría de las especies involucradas, se podrían aportar mejores evidencias que permitirían un mejor soporte a este clado.

Clado *mexicanus*. Está constituido por grupos de especies de distribución exclusivamente neotropical como *mexicanus*, *furvus* y *megalops*. Una prueba fehaciente de la coherencia del clado es que todas las especies que lo conforman son morfológicamente muy parecidas en distintas características craneales, en la dentición y morfología estomacal (Carleton, 1989).

Evidencia adicionales a la morfología dan una idea más acabada de la correspondencia entre los grupos de especies de este clado. Carleton y Huckaby (1975) sugieren una afiliación cercana entre *P. mayensis* (grupo *furvus*) y las especies del grupo *mexicanus*. En los análisis de cariotipos entre las especies del grupo *mexicanus* se muestra un patrón idéntico de bandeo cromosómico G (Rogers *et al.*, 1984; Stains y Baker, 1984), algo inesperado dada la gran variación morfológica del grupo; sin embargo, con ayuda del cariotipo se puede agrupar a una especie del grupo *furvus* (*P. furvus*), cinco del grupo *mexicanus* (*P. guatemalensis*, *P. gymnotis*, *P. mexicanus*, *P. yucatanicus*, *P. zarhynchus*) y dos del grupo *megalops* (*P. megalops* y *P. melanurus*); el resto de la especies de este clado podrían tener el mismo patrón de bandeo, pero hasta el momento no han sido analizadas. En su trabajo de aloenzimas Rogers y Engstrom (1992) encontraron que todas las especies del grupo *mexicanus* fueron genéticamente similares, pero guardaron poca semejanza en las distancias genéticas con *P. megalops*, *P. melanocarpus* y *P. ochraventer*, de hecho estas últimas no se relacionan cercanamente con otras especie del subgénero *Peromyscus* pero tampoco entre ellas mismas, entonces la poca relación aloenzimática de estas tres especies con el grupo *mexicanus* es clara, pero su posición dentro del subgénero *Peromyscus* no está todavía definida.

En la actualidad las especies de este clado son las menos estudiadas de todo el género y, por

esto mismo, muchas de las relaciones existentes entre ellas no son muy claras todavía, por lo que es necesario un análisis más a fondo para determinar las relaciones de las especies y grupos del clado *mexicanus*.

CONSIDERACIONES FINALES Y FUTUROS ESTUDIOS

A pesar de la gran cantidad de estudios de tópicos muy diversos sobre la sistemática del género, esta información disponible no permite hacer interpretaciones concluyentes sobre las relaciones que guardan entre sí muchas de las especies de *Peromyscus*. Estamos seguros que la explosión de información que se generará en los próximos años, sobre todo la que proviene de la biología molecular, proporcionará resultados mejor acabados sobre la sistemática del género. Sin embargo, en nuestra opinión, los nuevos estudios que exploren la Sistemática del grupo deben ser enfocados a la resolución de problemas concretos:

1) A pesar de los múltiples estudios que se han generado hasta el momento, hay incertidumbre sobre la estabilidad y reconocimiento de los subgéneros (Carleton, 1989), pues hasta el momento no hay estudios suficientes que comprueben la monofilia de cada subgénero, sobre todo al incluir en los análisis especies con posición incierta entre uno u otro subgénero como es el caso *Peromyscus hooperi* (Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989).

2) Aunque el concepto de “grupo” no ha sido claramente definido (ver discusión de Carleton, 1989), la mayoría de los estudios buscan insistentemente el origen común de las especies que constituyen cada grupo, en este sentido la monofilia de algunos ha sido comprobada de manera parcial, donde se menciona la relación estrecha entre algunas especies del grupo. En casi todos los casos, cuando se hace un consenso de la información disponible, la monofilia de los grupos ha sido aclarada de manera exitosa, incluso cotejando diferentes métodos de análisis, como morfología, aloenzimas, cariotipos y citocromo *b*. Este es el caso de la mayoría de los grupos de *Peromyscus* como es el grupo *eremicus* (Linzey y Layne, 1969; Lawlor, 1971; Avise *et al.*, 1974a; 1974b; Greenbaum y Baker, 1978; Carleton, 1980; Robbins y Baker, 1981; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001); el grupo *maniculatus* (Avise *et al.*, 1979; Calhoun *et al.*, 1988; Calhoun y Greenbaum, 1991) a pesar de la falta de información de *P. sejugis* y *P. slevini* (Álvarez Castañeda y Cortés-Calva, 1999); grupo *leucopus* (Dice, 1940; Price y Kennedy, 1980; Engstrom *et al.*, 1982; Robbins *et al.*, 1985); grupo *boylii* (Carleton, 1977; Carleton *et al.*, 1982; Bradley y Schmidly, 1987; Bradley *et al.*, 1996; 2000; 2004; Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004), en este grupo la monofilia es evidente sólo si se excluyen algunas especies que por medio del análisis del citocromo *b* se consideran como *inserta sedis* (*Peromyscus polius*, Durish *et al.*, 2004; Cuadro 2); grupo *aztecus* (Sullivan *et al.*, 1997); grupo *truei* (Carleton, 1989; Bradley *et al.*, 1996; Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004) a pesar de controversia de incluir a *P. pectoralis* y *P. sagax* (Durish *et al.*, 2004, Cuadro 2); grupo *melanophrys* (Hooper y Musser, 1964; Zimmerman, 1974; Lee y Elder, 1977; Zimmerman *et al.*, 1978); sin embargo, se conoce poco sobre la relación de *P. mekisturus* con las otras dos especies del grupo (Carleton, 1989; González-Ruiz y Álvarez-

Castañeda, en prensa, Cuadro 2); grupo *mexicanus* (Hooper y Musser, 1964; Linzey y Layne, 1969; Carleton, 1973; 1989; Huckaby, 1980; Rogers *et al.*, 1984; Stains y Baker, 1984; Rogers y Ångstrom, 1992); grupo *californicus* (Stains y Baker, 1984; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001); grupo *crinitus* (Linzey y Layne, 1969; Greenbaum y Baker, 1978; Zimmerman *et al.*, 1978; Schmidly *et al.*, 1985) y grupo *hooperi* (Lee y Schmidly, 1977; Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989). En la mayoría de los grupos hace falta poner a prueba su consistencia al considerar especies de otros grupos que estén filogenéticamente cercanas.

3) A pesar que en la mayoría de los grupos del género *Peromyscus* las monofilias son más o menos claras, los *furvus* y *megalops* no han tenido suficiente atención que aclare las relaciones de las especies dentro de cada grupo. En particular el grupo *furvus* es considerado como tal, debido a que *P. mayensis* (Carleton y Huckaby, 1975) y *P. ochraventer* (Carleton, 1973; Huckaby, 1980) son más similares en diversas características a *P. furvus* que con cualquier otra especie del género; sin embargo, pocas son las evidencias que permiten determinar a este grupo como compacto y es, quizás, el que presenta más divergencia morfológica entre las especies que lo conforman. La propuesta del grupo *megalops* se basa en la morfología externa (Osgood, 1909) y debido a que tienen características gástricas muy similares y diferentes al resto de los grupos (Carleton, 1973). A pesar de esto Rogers y Engstrom (1992) comentan que las diferencias en aloenzimas entre *P. megalops* y *P. melanocarpus* son lo suficientemente marcadas como para ser consideradas dentro del mismo grupo, hasta el momento no se han hecho análisis adicionales que prueben de manera clara la estabilidad de estos grupos.

4) Existen algunas especies que, a pesar de que han sido relativamente bien estudiadas, su posición dentro de los grupos actuales de *Peromyscus* es incierta, por lo que el análisis detallado de estas especies dará mayor certidumbre y cohesión a los grupos (Cuadro 2):

Peromyscus polius originalmente formaba parte del grupo *truei* (Osgood, 1909), posteriormente fue colocado en el grupo *boyliei* (Hoffmeister, 1951; Bradley *et al.*, 1996) a pesar de que análisis con cariotipos y de aloenzimas no sustentan esa opinión (Kilpatrick y Zimmerman, 1975; Zimmerman *et al.*, 1975; Schmidly *et al.*, 1985; Houseal *et al.*, 1987). Recientemente Tiemann-Boege *et al.* (2000) encuentran a esta especie más relacionada con el grupo *truei*, pero de manera conservativa la consideran *inserta sedis*. Durish *et al.* (2004) no concuerdan con la opinión de Tiemann-Boege *et al.* (2000), pero tampoco la asigna a ningún grupo de especies.

Peromyscus ochraventer fue ubicada dentro del grupo *furvus* (Carleton, 1989); sin embargo, análisis de cariotipos (Rogers *et al.*, 1984) y de aloenzimas (Rogers y Engstrom, 1992) demuestran la poca relación que tiene con este grupo.

Peromyscus slevini es históricamente considerada dentro del grupo *maniculatus* (Hooper, 1968; Hall, 1981; Carleton, 1989); sin embargo, Carleton y Lawlor (2005) lo posicionan dentro del grupo *melanophrys*. No se han hechos estudios detallados de las relaciones de esta especie.

Peromyscus melanocarpus se clasifica dentro del grupo *megalops* por sus evidentes similitudes morfológicas (Carleton, 1989), a pesar de esto, estudios posteriores han demostrado la poca afinidad de esta especie con *P. megalops* (Rogers y Engstrom, 1992) y *P. furvus* (Harris *et al.*, 2000).



Peromyscus pectoralis y *P. sagax* fueron clasificadas tentativamente dentro de grupo *boylii* (Carleton, 1989; Bradley *et al.*, 1996), pero Tiemann-Boege *et al.* (2000) al analizar el citocromo *b*, mencionan que guardan una mayor relación con el grupo *truei*, pero al no ser las evidencias contundentes las considera como *inserta sedis*. Durish *et al.* (2004) considera que la posición filogenética de *P. sagax* es incierta pero cercanamente emparentada con el grupo *truei*, por su lado a *P. pectoralis*, a diferencia de Tiemann-Boege *et al.* (2000), la asigna tentativamente al grupo *truei*.

5) Quizás uno de los problemas más serios que enfrenta cualquier investigador que pretende estudiar las relaciones filogenéticas fuera y dentro de los grupos del género *Peromyscus* es la ausencia de muestras de especies probablemente extintas (e. g. *P. slevini*, *P. pembertoni*) o raras (e. g. *P. mekisturus* y *P. bullatus*). Desafortunadamente los futuros estudios carecerán de consistencia o resolución al no contemplar estas especies.

Finalmente, los grupos de especies del género *Peromyscus* han recibido una atención renovada, ahora la meta es la búsqueda de la monofilia de los grupos de especies y de los caracteres sinapomórficos que sugieran al ancestro común. Sin embargo, a nuestro juicio, hay cuatro factores que dificultan un modelo jerárquico: la naturaleza polimórfica de los datos, la variación entre las especies, la puesta en marcha de muchos y diferentes métodos de estudio y la consistente falta de muestras. Lo anterior ha ocasionado que los estados discretos de carácter sean poco conspicuos y, por lo tanto, la amalgamación entre y dentro los grupos de especies sea, hasta el momento, coherente pero desafortunadamente poco consistente.

Hoy día es precipitado hacer interpretaciones concluyentes sobre las relaciones que guardan entre sí muchas de las especies de *Peromyscus*, pues no hay una idea acabada de la cantidad de especies debido a que la descripción, cambio y la sinonimia de las especies es inminente en los próximos años; también hace falta documentación firme sobre el parentesco y hay dudas sobre la monofilia de muchos de los grupos de especies. Son por estos motivos que en este estudio no buscamos una clasificación y no recomendamos que la Sistemática del género se revalué basados únicamente en nuestros datos; sin embargo, ponemos en evidencia la congruencia entre los grupos de especies que pocos estudios habían expuesto y los resultados dan mayor certidumbre a la estructuración del género que, sin duda, serán de gran utilidad para aquella persona interesada en analizar los procesos de especiación y evolución del género *Peromyscus*.

AGRADECIMIENTOS

Al maestro en Ciencias Ticul Álvarez† y al biólogo Juan Carlos López Vidal de la Colección Mastozoológica del Laboratorio de Cordados Terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y al doctor James L. Patton del Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California, por las facilidades brindadas para examinar los especímenes de las colecciones bajo su responsabilidad. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT grant 39467Q, SEMARNAP-2002-co1-019).

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, S. T. 1998. *Peromyscus pseudocrinitus*. *Mammalian Species*, 601:1-3
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2001. *Peromyscus sejugis*. *Mammalian Species*, 658:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2002. *Peromyscus hooperi*. *Mammalian Species*, 709:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2005a. *Peromyscus melanotis*. *Mammalian Species*. 764:1-4.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2005b. *Peromyscus winkelmanni*. *Mammalian Species*. 765:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. En prensa a. *Peromyscus nasutus*. *Mammalian Species*.
- Álvarez-Castañeda, S. T. En prensa b. *Peromyscus levipes*. *Mammalian Species*.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 1999. Familia Muridae. Pp. 445-568 in *Mamíferos del Noroeste de México* (S. T. Álvarez-Castañeda y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, sc.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2002. *Peromyscus slevini*. *Mammalian Species*, 705:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2003a. *Peromyscus pembertonii*. *Mammalian Species*, 734:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2003b. *Peromyscus eva*. *Mammalian Species*, 738:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, y C. Gómez-Machorro. 1998. *Peromyscus caniceps*. *Mammalian Species*, 602:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y L. Méndez. 2005. *Peromyscus madrensis*. *Mammalian Species*, 774:1-2
- Avise, J. C., M. H. Smith y R. K. Selander. 1974a. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. vi. The *boylei* species group. *Journal of Mammalogy*, 55:751-763.
- Avise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander, T. E. Lawlor y P. R. Ramsey. 1974b. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. v. Insular and mainland species of the genus *Haplomys*. *Systematic Zoology*, 23:226-238.
- Avise J. C., M. H. Smith y R. K. Selander. 1979. Biochemical polymorphism and systematics in the Genus *Peromyscus* vii. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species groups. *Journal of Mammalogy*, 60:177-192.
- Bradley, R. D. y D. J. Schmidly. 1987. The glans penes and bacula in Latin American taxa of the *Peromyscus boylei* group. *Journal of Mammalogy*, 68:595-616.
- Bradley, R. D., D. J. Schmidly y C. W. Kilpatrick. 1996. The relationships of *Peromyscus sagax* to the *P. boylei* and *P. truei* species groups in Mexico based on morphometric, karyotypic, and allozymic data. Pp. 95-106, in *Contribution in Mammalogy: A memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.* Museum of Texas Tech University.
- Bradley, R. D., I. Tiemann-Boege, C. W. Kilpatrick y D. J. Schmidly. 2000. Taxonomic status of *Peromyscus boylei sacarensis*: inference from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*, 81:875-884.
- Bradley, R. D., D. S. Carroll, M. L. Haynie, R. Muñiz Martínez, M. J. Hamilton y C. W. Kilpatrick.

2004. A new species of *Peromyscus* from western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 85:1184-1193.
- Burt, W. L. 1960. Bacula of North American Mammals. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 113:1-59.
- Calhoun, S. W. y I. F. Greenbaum. 1991. Evolutionary implications of genetic variation among insular populations of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus oreas*. *Journal of Mammalogy*, 72:248-262.
- Calhoun, S. W., I. F. Greenbaum y K. P. Fuxa. 1988. Biochemical and karyotypic variation in *Peromyscus maniculatus* from western North America. *Journal of Mammalogy*, 69:34-45.
- Carleton, M. D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 146: 1-43.
- Carleton, M. D. 1977. Interrelationships of populations of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia, Muridae) in Western Mexico. *Occasional Papers Museum of Zoology, University of Michigan*, 675:1-47.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy with New World Cricetinae. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-145.
- Carleton, M. D. 1989. Systematic and evolution. Pp. 7-141, in *Advances in the Study of Peromyscus* (G. L. Kirland y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press.
- Carleton, M. D. y D. G. Huckaby. 1975. A new species of *Peromyscus* from Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 56:444-451.
- Carleton M. D. y T. E. Lawlor. 2005. *Peromyscus* from Santa Catalina Island, Sea of Cortez, Mexico: taxonomic identities and biogeographic implication. *Journal of Mammalogy*, 86:814-825.
- Carleton, M. D., D. E. Wilson, A. L. Gardner y M. A. Bogan. 1982. Distribution and systematics of *Peromyscus* (Mammalia: Rodentia) of Nayarit, Mexico. *Smithsonian Contribution in Zoology*, 352:1-46.
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2001. *Peromyscus dickeyi*. *Mammalian Species*, 659:1-2.
- Dawson, W. D. 2005. Peromyscine biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology. Pp. 145-156, in *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO, México, DF.
- DeWalt, T. S., E. G. Zimmerman y J. V. Planz. 1993. Mitochondrial-DNA phylogeny of the species of the boylii and truei groups of the genus *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 74:352-362.
- Dice, L. R. 1940. Intergradation between two species of deer- mouse (*Peromyscus maniculatus*) across North Dakota. *Contribution Laboratory Vertebrate Biology, University of Michigan*, 13:1-14.
- Durish, N. D., K. E. Halcomb, C. Kilpatrick y R. D. Bradley. 2004. Molecular systematics of the

- Peromyscus truei* species group. *Journal of Mammalogy*, 85:1160-1169.
- Engstrom, M. D., D. J. Schmidly y P. K. Fox. 1982. Nongeographic variation and discrimination of species within the *Peromyscus leucopus* species group (Mammalia: Cricetidae) in eastern Texas. *Texas Journal of Sciences*, 34:149-162.
- González-Ruiz, N. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2005. *Peromyscus bullatus*. *Mammalian Species*, 770:1-3.
- González-Ruiz, N. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus mekisturus*. *Mammalian Species*.
- Greenbaum, I. F. y R. J. Baker. 1978. Determination of the primitive karyotype of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 59:820-834.
- Hafner, D. J., B. R. Riddle y S. T. Álvarez-Castañeda. 2001. Evolutionary relationships of white-footed mice (*Peromyscus*) on the islands in the Sea of Cortez, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 82:775-790.
- Hall, E. R. 1981. *Mammals of North America. Second edition*. John Wiley and Sons, New York, 2:601-1181.
- Harris, D., D. S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus fuscus* (Rodentia: Muridae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Ecology*, 9:2129-2135.
- Hibbard, C. W. 1968. Paleontology. Pp. 6-26, in *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special Publication, American Society of Mammalogy, 2: xiii.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolution study of the pinon mouse, *Peromyscus truei*. Illinois Biological monographs, 21:1-104.
- Hoffmeister, D. F. 1981. *Peromyscus truei*. *Mammalian Species*, 161:1-5
- Hooper, E. T. 1957. Dental patterns in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous publications*, Museum of Zoology, University of Michigan, 99:1-59.
- Hooper, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous publications*, Museum of Zoology, University of Michigan, 105:1-24.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. Pp. 27-74, in *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special publications, American Society of Mammalogy, 2:1-593.
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. 1964. Notes on classification of the rodents genus *Peromyscus*. *Occasional papers of the Museum of Zoology*, University of Michigan, 635:1-13.
- Houseal, T. W., I. F. Greenbaum, D. J. Schmidly, S. A. Smith y K. M. Davis. 1987. Karyotypic variation in *Peromyscus boylii* from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 68:281-296.
- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia; Muroidea). *Contribution in Sciences, Los Angeles County Museum of Natural History*, 326:1-24.
- Kilpatrick, C. W. y E. G. Zimmerman. 1975. Genetic variation and systematics of four species of mice of the *Peromyscus boylii* species group. *Systematic Zoology*, 24:143-162.
- Lackey, J. A., D. G. Huckaby y B. G. Ormiston. 1985. *Peromyscus leucopus*. *Mammalian Species*, 247:1-10.
- Lawlor, T. E. 1971. *Evolution of Peromyscus on northern islands in the Gulf of California, Mexico*.

- Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 16:91-124.
- Lee, M. R. y F. B. Elder. 1977. Karyotype of eight species of Mexican rodentia (Muridae). *Journal of Mammalogy*, 58:479-487.
- Lee, M. R. y D. J. Schmidly. 1977. A new species of *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) from Coahuila, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 58:263-268.
- Linzey, A. V. y J. N. Layne. 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates*, 2355:1-47.
- Merritt, J. F. 1978. *Peromyscus californicus*. *Mammalian Species*, 85:1-6.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 895-1532, in *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Third edition (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University press, Baltimore, USA.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285.
- Price, P. K. y M. L. Kennedy. 1980. Genic relationships in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*, and the cotton mouse, *Peromyscus gossypinus*. *American Midland Naturalist*, 103:73-82.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21:21-82.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo y A. Salame-Méndez. 2001. Los *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa (UAMI). *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 83:83-114.
- Rich, S. M., C. W. Kilpatrick, J. L. Shippee y K. L. Crowell. 1996. Morphological differentiation and identification of *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* in northeastern North America. *Journal of Mammalogy*, 77: 985-991.
- Rickart, E. A. y P. B. Robertson. 1985. *Peromyscus melanocarpus*. *Mammalian Species*, 241:1-3
- Riddle, B. R., D. J. Hafner y L. F. Alexander. 2000. Phylogeography and systematics of *Peromyscus eremicus* species group and historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:145-160.
- Rios, E. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus guardia*. *Mammalian Species*
- Rios, E., N. González-Ruiz y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus gratus*. *Mammalian Species*.
- Robbins, L. W. y R. J. Baker. 1981. An assessment of the nature of chromosomal rearrangements in 18 species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 31: 194-202.
- Robbins, L. W., M. H. Smith, M. C. Wooten y R. K. Selander. 1985. Biochemical polymorphism and its relationships to chromosomal and morphological variations in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, 66:498-510.
- Roberts, H. R., D. J. Schmidly y R. D. Bradley. 2001. *Peromyscus simulus*. *Mammalian Species*, 669:1-3.

- Rogers, D. K. y M. D. Engstrom. 1992. Evolutionary implications of allozymic variation in tropical *Peromyscus* of the *mexicanus* species group. *Journal of Mammalogy*, 73:55-69.
- Rogers, D. S., I. F. Greenbaum, S. J. Gunn y M. D. Engstrom. 1984. Cytosystematic value of chromosomal inversion data in the genus *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 65: 457-465.
- Schmidly, D. J. 1974a. *Peromyscus attwateri*. *Mammalian Species*, 48:1-3.
- Schmidly, D. J. 1974b. *Peromyscus yucatanicus*. *Mammalian Species*, 49:1 -3.
- Schmidly, D. J., M. R. Lee, W. S. Modi y E. G. Zimmerman. 1985. Systematics and notes on the biology of *Peromyscus hooperi*. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University*, 97:1-40.
- Smith, S. A. 1990. Cytosystematic evidence against monophyly of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 71:654-667.
- Stains, H. J. y R. H. Baker. 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic, and classical data sets. *Journal of Mammalogy*, 65: 643-654.
- Sullivan, J. M., C. W. Kilpatrick y P. D. Rennert. 1991. Biochemical systematics of the *Peromyscus boylii* species group. *Journal of Mammalogy*, 72:669-680.
- Sullivan, J., J. A. Markert y C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*, 46: 426-440.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 4.0b7. Sinauer, Sunderland, MA.
- Tiemann-Boege, I., C. W. Kilpatrick, D. J. Schmidly y R. D. Bradley. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) base mitochondrial Cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16:366-378.
- Trujado-Álvarez, A. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus mexicanus*. *Mammalian Species*.
- Trujado-Álvarez, A., S. T. Álvarez-Castañeda y P. González. En prensa. *Peromyscus ochraventer*. *Mammalian Species*.
- Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 2001. *Peromyscus aztecus*. *Mammalian Species*, 649:1-4.
- Veal, R. y W. Caire. 1979. *Peromyscus eremicus*. *Mammalian Species*, 118:1-6.
- Williams, S. L. y J. Ramírez-Pulido. 1984. Morphometric variation in the volcano mouse *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia: Cricetidae). *Annals of Carnegie Museum*, 53: 163-183.
- Yates, T. L., R. J. Baker y R. K. Barnett. 1979. Phylogenetic analysis of karyological variation in three genera of Peromyscine rodents. *Systematic Zoology*, 28:40-48.
- Young, C. J. y J. K. Jones, Jr. 1983. *Peromyscus yucatanicus*. *Mammalian Species*, 196:1-3.
- Zimmerman, E. G. 1974. Chromosomes of the Mexican plateau mouse, *Peromyscus melanophrys*, and a new sex-determining mechanism in mammals. *Canadian Journal of Genetics Cytology*, 16:797-804.
- Zimmerman, E. G., B. J. Hart y C. W. Kilpatrick. 1975. Biochemical genetics of the *truei* and



boylei groups of the genus *Peromyscus* (Rodentia). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 52:541-545.

Zimmerman, E. G., C. W. Kilpatrick y B. J. Hart. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*. *Evolution*, 32:565-579.



Apéndice 1. Estado de carácter de los 13 grupos de especies del género *Peromyscus*. Las abreviaturas de los grupos son: Azt = *aztecus*, Boy = *boylli*, Cal = *californicus*, Cri = *crinitus*, Ere = *eremicus*, Fur = *furvus*, Hoo = *hooperi*, Leu = *leucopus*, Man = *maniculatus*, Meg = *megalops*, Mel = *melanophrys*, Mex = *mexicanus*, Tru = *truei*, Neo = *Neotomodon alstoni*. Para los detalles de los estados de carácter ver el texto.

Característica	Cal	Ere	Hoo	Man	Leu	Cri	Azt	Boy	Tru	Mel	Fur	Meg	Mex	Neo
Tamaño	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
Cola	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0
Orejas	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Línea lateral	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Anillo del ojo	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
Mancha pectoral	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Tubérculos accesorios	0	0	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	0
Bullas auditivas	2	2	2	0	1	1	0	1	2	2	1	1	1	1
Forma glande	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Long/ancho glande	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1
Punta protractil	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Vértice ventral (lappet)	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	2	1	1	0
Vértices dorsal (lappet)	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	0
Long. cartilago/long báculo	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grosor báculo	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Long./ancho. báculo	1	0	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1
Long. báculo	2	2	1	1	1	0	2	2	2	2	2	2	2	0
Glándulas mamarias	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0



Apéndice 2. Especímenes examinados. Los acrónimos de los museos corresponden a: CIB, Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste. ENCB, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California, Berkeley.

Peromyscus attwateri: OKLAHOMA: Arbuckle Mts., 3 mi N Springer (81655-81656 MVZ); TEXAS: 3.5 mi E Sonora (98067-98069 MVZ). ***Peromyscus aztecus***: PUEBLA: 3 km N, 3 km E Huachinango (28080, 28083-28097 ENCB). ***Peromyscus beatae***: VERACRUZ: 2 km N Nueva Vaqueria, 2690 m (29973-29979 ENCB). ***Peromyscus boylii***: SONORA: Isla San Pedro Nolasco, parte E (1241-1260 CIB). ***Peromyscus bullatus***: PUEBLA: 9.5 km N, 6.2 km E Oriental (15061-15064 ENCB); 6 km S, 8 km W San José Alchichica, 2250 m (15617, 15619, 15622 ENCB). ***Peromyscus californicus***: BAJA CALIFORNIA: 10 mi E Rancho Melling (3253-3255 CIB). ***Peromyscus crinitus***: SONORA: Tanque Papagos, El Pinacate (4445-4459 CIB). ***Peromyscus difficilis***: CHIHUAHUA: 2 km S Gómez Farias (4497-4521 CIB); ZACATECAS: 7 km N, 11 km W Valparaiso, 2500 m (549-555 CIB). ***Peromyscus eremicus***: SONORA: Isla Tiburón, W punta monumento (1366-1381 CIB). ***Peromyscus eva***: BAJA CALIFORNIA SUR: 4 km N, 22 km W La Paz (7449-7464 CIB); Valle de La Laguna, Sierra de la Laguna (7467-7483 CIB). ***Peromyscus fraterculus***: BAJA CALIFORNIA: 6 km N, 7 km E, El Rosario (2634-2647 CIB); 23 km E, El Rosario (2648-2657 CIB); BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Montserrat (531-533, 1272-2174, 2839 CIB). ***Peromyscus fuvvus***: VERACRUZ: 5 km N Jalapa-Enríquez (97011-97012 MVZ). ***Peromyscus gossypinus***: FLORIDA: 20 mi W Pensacola (35333-35343 MVZ). ***Peromyscus grandis***: GUATEMALA: 5 km NE Chilasco (154367-154370 MVZ); 5 km NE Chilasco (154371-154374 MVZ). ***Peromyscus gratus***: DISTRITO FEDERAL: 20 km N, 1.5 km W Tlalpan (272, 736 CIB). ***Peromyscus guardia***: BAJA CALIFORNIA: E side of Isla Angel de La Guarda; Isla Angel de La Guarda; Gulf of California Islands (59649-59650 MVZ). ***Peromyscus guatemalensis***: CHIAPAS: Cerro Mozotol, 10.8 mi NW (by road) Motozintla de Mendoza (159524-159549 MVZ). ***Peromyscus gymnotis***: CHIAPAS: 15.5 mi SE (by road) Mapastepec (159578-161262 MVZ). ***Peromyscus hooperi***: COAHUILA: 23 km W Ocampo (4479-4482 CIB); SAN LUIS POTOSÍ: 5.5 km S, 12.5 km W Cedral, 2100 m (12308 ENCB). ***Peromyscus hyllocetes***: MICHOACÁN: 8.5 km S Pátzcuro, 2280 (24434-24445, 25587-25593 ENCB). ***Peromyscus leucopus***: SAN LUIS POTOSÍ: 1 km N Aptesco, 840 m (33785-33787, 33789-33798 ENCB). ***Peromyscus levipes***: ESTADO DE MÉXICO: 9 km Villa del Carbón, 2400 m (23801 ENCB); 2.7 km N, 9 km W Villa del Carbón (23802-23806 ENCB); 1 km W San Bartolito, 2500 m (3769-3774 ENCB). ***Peromyscus maniculatus***: BAJA CALIFORNIA: 10 km N Bahía de los Angeles (1488-1502 CIB); Isla San Luis Gonzaga (1503-1517 CIB). ***Peromyscus megalops***: GUERRERO: 3 mi W Omiltemi (113565-113570 MVZ); 4 km W Omilteme, 2480 m (36749-36753, 36755-36759, 36761-36768 ENCB). ***Peromyscus melanocarpus***: OAXACA: 1 km N La Esperanza, 1525 m (35777 ENCB); 11 km SW La Esperanza, 2000 m (35778-37779 ENCB); 13 km W Atepec, 2820 m (35780 ENCB); 6.5 mi SSW Vista Hermoza, 7100 ft. (5387 ENCB ENCB). ***Peromyscus melanophrys***: SAN LUIS POTOSÍ: 3.5 km N, 26.2 km W Salinas, 2190 m (13351-13353, 13356-13369 ENCB). ***Peromyscus melanotis***: ESTADO DE MÉXICO: 15.5 km S, 7 km W Zinacantepec, 3470 m (19371-19398 ENCB). ***Peromyscus melanurus***: OAXACA: Jiquila, Santa Rosa, 1300 m (16068 ENCB). ***Peromyscus***

Apéndice 2.- Continuación

merriami: SONORA: 1 km S, Presa Alvaro Obregón (10883-10884 CIB). ***Peromyscus mexicanus***: CHIAPAS: Cerro La Victoria 9.1 km S, 2 km E Solosuchiapa (646-650 CIB). ***Peromyscus nasutus***: NUEVO MÉXICO: French's Ranch, 12 mi NW Carrizozo (51118-151122 MVZ); Malpais Lava Beds, near Carrizozo (50810-50818 MVZ). ***Peromyscus ochraventer***: SAN LUÍS POTOSÍ: 3 km N, 6 km E El Platinito, 780 m (33838-33840 ENCB). ***Peromyscus pectoralis***: NUEVO LEÓN: La Calera, 2 mi SW Ciudad Santa Catarina (92115-92133 MVZ). ***Peromyscus pembertoni***: SONORA: Isla San Pedro Nolasco; Gulf of California Islands (59643-59644 MVZ). ***Peromyscus perfulvus***: MICHOACÁN: 1 mi E, 6 mi S Tacambaro (100593, 100595, 100597-100598 MVZ). ***Peromyscus polius***: CHIHUAHUA: Canon del Potrero, 7 mi W El Souz (76870-76876 MVZ). ***Peromyscus pseudocrinitus***: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Coronados (651-659, 5325-5340 CIB). ***Peromyscus sagax***: MICHOACÁN: La Palma, 1550 m (27136-27138 ENCB). ***Peromyscus schmidly***: SONORA: 1 km N, 2 km E, Yecora (10848-10849 CIB); 2 km E, Yecora (10886, 10889, 10890 CIB). ***Peromyscus sejugis***: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Santa Cruz (660-687 CIB). ***Peromyscus simulus***: NAYARIT: San Blas (120710 MVZ); SINALOA: 9.1 km N, 4.8 km W Maza tlán, 20 m (37242-37244 ENCB). ***Peromyscus keeni***: ALASKA: Forrester Island; Alexander Archipelago (20879-20893 MVZ). ***Peromyscus slevini***: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Santa Catalina (703-717, 2849-2853 CIB). ***Peromyscus spicilegus***: JALISCO: Huascato (71-73, 82, 549-551 ENCB). ***Peromyscus stephani***: BAJA CALIFORNIA: Isla San Esteban (1518-1551 CIB). ***Peromyscus stirtoni***: EL SALVADOR: 2 mi W Volcan de Conchagua, Pine Peaks (131822-131826 MVZ). ***Peromyscus truei***: BAJA CALIFORNIA: 10 mi E Rancho Melling (3359-3368 CIB); BAJA CALIFORNIA SUR: Sierra de la Laguna (718-726 CIB). ***Peromyscus winkelmanni***: MICHOACÁN: 13 km W Dos Aguas, 2040 m (9679-9683 ENCB); 3 km W Dos Aguas, 2200 m (9675, 9678 ENCB). ***Peromyscus yucatanicus***: QUINTANA ROO: Xpuja 25 km SW Playa del Carmen, 10 m (37321-37332 ENCB). ***Peromyscus zarhynchus***: CHIAPAS: Mahosik, Tenejapa, 18 mi NE San Cristóbal de las Casas (141767-141773 MVZ). ***Neotomodon alstoni***: PUEBLA: 1.5 km S, 12 km E Ciudad Serdán (19786-19824 ENCB).