

Análisis morfométrico entre las dos subespecies de *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Muridae) de la región central de México

SONIA NAÑEZ-JIMENEZ y MATIAS MARTINEZ-CORONEL

Grupo Zonas Híbridas
Departamento de Biología
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Av. Michoacán y la Purísima
Apartado Postal 55-535
09340 México, D.F.

NAÑEZ-JIMÉNEZ, S. y M. MARTÍNEZ-CORONEL, 1995. Análisis morfométrico entre las dos subespecies de *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Muridae) de la región central de México. *An. Esc. nac. Cienc. biol.*, Méx. **41**: 197-210.

RESUMEN: Con base en un análisis de variación morfométrica se evaluó el *estatus* taxonómico de las poblaciones de *Peromyscus maniculatus fulvus* y *P. m. labecula* de la región central de México. De cada uno de los 418 ejemplares en que se basó el estudio, se midieron 15 variables craneales cuantitativas, mismas que se sometieron a un análisis estadístico multivariante. En la muestra estudiada se incluyen representantes de ambas taxa provenientes del área reconocida tradicionalmente como la zona de contacto entre estas subespecies, así como topotipos de la segunda subespecie. Los resultados muestran que las poblaciones del taxón del centro de México se segregan en dos clases de tamaño, ambos reconocidos previamente por Osgood (1909) a nivel subespecífico. Asimismo, existe evidencia para reconocer que la zona de contacto entre estas subespecies corre por el norte y oeste del estado de Tlaxcala y no a través del territorio de los estados de Hidalgo, Distrito Federal y Edo. de México como se suponía. Por último, se discute la validez de aplicar el concepto de subespecie *sensu* Lidicker a las dos clases de tamaño encontrados.

INTRODUCCIÓN

De las diferentes especies que conforman el género *Peromyscus*, *P. maniculatus* presenta la distribución geográfica más amplia y a la que mayor número de subespecies se le reconocen, 67. Los miembros del taxón se distribuyen desde el Yukón en Alaska hasta el centro del estado de Oaxaca, México (Hall, 1981). Dentro de esta gran área la especie exhibe gran variabilidad morfológica y cariológica, así como una amplia tolerancia ecológica.

Carleton (1989) menciona que a pesar de la gran cantidad de estudios que se han llevado a cabo con diferentes poblaciones de *P. maniculatus*, su taxonomía es poco conocida, hecho que se refleja en la falta de concordancia entre los resultados de los análisis morfoló-

gicos y moleculares; ante esta situación, él sugiere la necesidad de llevar a cabo análisis más detallados de las poblaciones de esta especie, principalmente en las zonas de contacto entre subespecies.

Tomando en consideración lo anotado por Carleton (1989) y dado que para las poblaciones de *Peromyscus maniculatus* del centro de México no se han realizado estudios taxonómicos desde la obra de Osgood (1909), se planteó como objetivo revisar el *status* taxonómico de estas poblaciones a través de un análisis morfométrico.

Tradicionalmente para la región central de México se reconocen dos subespecies de *Peromyscus maniculatus*: *P. m. fulvus* y *P. m. labecula*, que se diferencian principalmente en su coloración y tamaño (Osgood, 1909). En el presente trabajo con base en un análisis multivariante y empleando caracteres morfométricos, se evaluó la variación geográfica de estas poblaciones suponiendo que existen dos formas separables a nivel subespecífico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se examinaron 177 ejemplares adultos de *Peromyscus maniculatus fulvus*, 238 de *P. m. labecula*, así como tres topotipos de esta última subespecie. Todos ellos provenientes de 94 localidades del Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Puebla y Tlaxcala (figura 1; apéndice 1) y se encuentran depositados en las colecciones de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) y de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-I).

Se consideraron como adultos aquellos ejemplares que corresponden a las categorías de edad 4 y 5 de acuerdo al esquema de clasificación propuesto por Hoffmeister (1951). Estas categorías han resultado ser las representantes del estadio adulto para la especie en otras regiones (Koh y Peterson, 1983), así como en otras especies del género (Williams y Ramírez-P., 1984).

Inicialmente, los ejemplares fueron asignados a una determinada subespecie con base en la combinación de los caracteres usados tradicionalmente, como son coloración, forma del cráneo y distribución geográfica (Osgood, 1909; Hall, 1981).

Caracteres cuantitativos. Se analizaron 15 variables craneales, las que se midieron de acuerdo con Koh y Peterson (1983) y Williams y Ramírez-Pulido (1984) con un calibrador digital (Mitutoyo), con aproximación de 0.05 mm, siendo éstas: longitud máxima del cráneo (LOCR), longitud del paladar (LOPA), longitud del foramen incisivo (LOFI), longitud de la hilera maxilar de dientes (HMXD), anchura a través del tercer molar superior (M3M3), anchura cigomática (ANCI), anchura mastoidea (ANMA), anchura de la caja craneana (ANCC), anchura interorbital (ANIN), anchura del rostro (ANRO), longitud de los nasales (LONA), altura del cráneo (ALCR), longitud de la mandíbula (LOMA), altura de la mandíbula (ALMA), longitud de la hilera mandibular de dientes (HMMD). En el caso de estructuras pareadas siempre se midió el lado izquierdo del cráneo.

Análisis estadísticos. Los ejemplares examinados se trabajaron sin importar el sexo, dado que no existen diferencias sexuales significativas entre éstos. Con excepción de los topotipos de *P. m. labecula*, con las demás muestras se integraron OTUs (unidades taxonómicas operacionales) (figura 1), para explorar la variación geográfica entre las poblaciones de las dos subespecies examinadas. Cada OTU consiste de los ejemplares provenientes de una sola localidad, si el número era menor de cinco se agregaron otras localidades cercanas y ecológicamente parecidas, excepto la OTU 41 que sólo consta de tres ejempla-

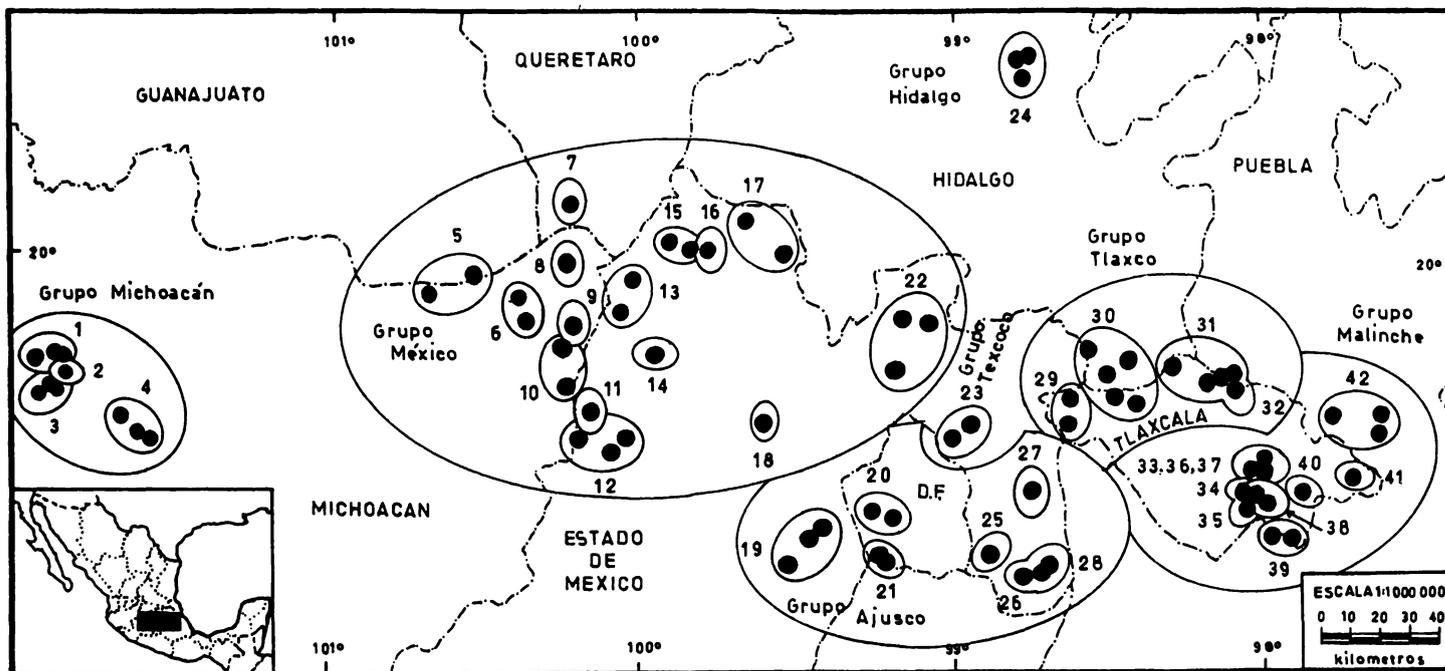


FIG. 1. Mapa de la región central de México en donde se muestra la ubicación geográfica de las localidades de donde proceden los ejemplares examinados de *Peromyscus maniculatus*. Asimismo, las 42 unidades taxonómicas operacionales (UTOs) que integraron estas localidades y a su vez los siete grupos geográficos que se conformaron con estas UTOs. Los grupos Michoacán, México y Ajusco son los representantes tradicionales de *P. m. labecula*, en tanto que los grupos Hidalgo, Texcoco, Tlaxco y Malinche lo son de *P. m. fulvus*.

res. La pertenencia de una localidad a determinada OTU dependió de la previa identificación subespecífica. De acuerdo al patrón de distribución que presentan las 42 OTUs obtenidas, se pueden reconocer siete grupos geográficos que de oeste a este son: Michoacán, México y Ajusco, representantes de *P. m. labecula* y Texcoco, Hidalgo, Tlaxco y La Malinche, representantes de *P. m. fulvus*.

Se evaluó la hipótesis nula de "no existen diferencias geográficas significativas en la morfometría de las poblaciones de *Peromyscus maniculatus* del centro de México". Para contrastar ésta, se utilizaron técnicas estadísticas multivariantes (paquetes estadísticos SAS: *Statistical Analysis System*, ver. 6.02, 1988 y NTSYS: *Numerical Taxonomy System*, ver. 1.5 para PC, Rohlf, 1989), así como nueve de las 15 variables originales: LOCR, LOFI, LOPA, HMXD, M3M3, ANCI, ANCC, ANIN y LONA, que mostraron menor correlación entre ellas. Las variables elegidas fueron transformadas a logaritmos naturales con el propósito de linealizarlos, hacer más homogéneas las varianzas entre los grupos y ajustarlas más a una distribución multinormal (Gnanadesikan, 1977), de esta manera se trabajó en todos los análisis. El siguiente paso consistió en calcular las medias de cada variable por OTU con las que se integró una matriz de medias. A esta matriz se le aplicó un análisis de conglomerados (NT-SYS) y un Análisis de componentes principales, ACP (PROC PRINCOMP, SAS). Para el análisis de conglomerados se empleó como medida de distancia entre OTUs, la distancia euclidiana y como técnica de agrupamiento el método de ligamiento promedio de medias aritméticas no ponderadas, UPGMA (Sneath y Sokal, 1973). Por lo que respecta al ACP, los componentes se derivaron de una matriz de covarianza.

Una vez explorada la variación geográfica entre los grupos reconocidos de *P. maniculatus* del centro de México se utilizó un análisis discriminante: análisis discriminante paso a paso, APP, (PROC STEPDISC, SAS); análisis canónico discriminante, ACD (PROC CANDISC, SAS) y análisis discriminante lineal, ADL (PROC DISCRIM, SAS), para contrastar estos resultados con los derivados de las otras técnicas estadísticas. El APP se empleó para seleccionar de las 15 variables originales, las que mejor se discriminan o diferencian entre ambas subespecies, independientemente de si existe o no alta correlación entre ellas. El ACD se empleó para observar el comportamiento de los ejemplares en el espacio multivariado, para lo cual se utilizaron las variables seleccionadas por el APP y por último el ADL sirvió para situar a ejemplares de ubicación dudosa en una clasificación que se construyó previamente. En este último análisis, fueron incluidos como referencia los topotipos de *P. m. labecula*.

RESULTADOS

Análisis de agrupamiento. El dendrograma resultante de este análisis muestra la formación de dos conglomerados a partir de las 42 OTUs (figura 2). El primer conglomerado se encuentra conformado por las OTUs 33, 34, 36, 37, 38, 39, 40 y 42, que representan ejemplares tradicionalmente asignables a *P. m. fulvus* y que pertenecen al grupo La Malinche. El segundo conglomerado se encuentra integrado por todas las OTUs que representan ejemplares asignables a *P. m. labecula* y las OTUs 23 (Texcoco); 24 (Hidalgo); 29, 30, 31, 32 (Tlaxco); 35 y 41 (La Malinche), asignables a *P. m. fulvus*.

Análisis de componentes principales (ACP). Los resultados del ACP muestran que los tres primeros componentes explican el 88% de la varianza total contenida en las nueve variables originales (tabla 1).

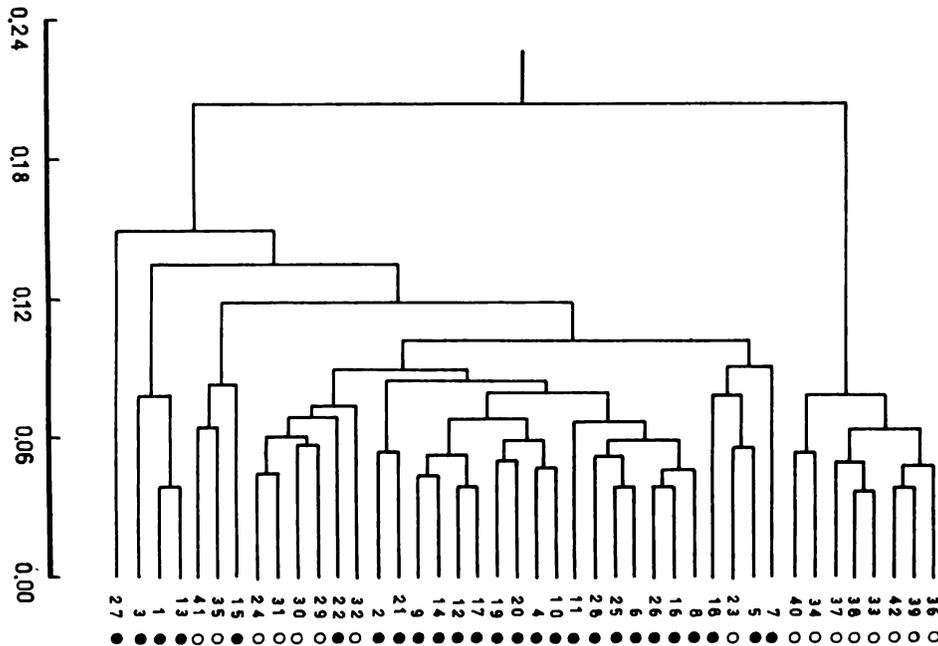


FIG. 2. Dendrograma resultante de 42 UTOs de *Peromyscus maniculatus*, basado en distancias euclidianas y obtenido por el método de pares aritméticos no ponderados. Los círculos claros representan a *P. m. fulvus* mientras que los círculos oscuros a *P. m. labecula*. Para la ubicación geográfica de las UTOs ver la figura 1.

El primer componente es esencialmente un factor de tamaño y con excepción de ANCC y ANIN, las variables restantes poseen correlación positiva con este componente, siendo la variable LOFI la que más contribuye a explicarlo. Sobre este componente se observa la segregación de dos grupos de OTUs que fueron ordenadas principalmente por diferencias en tamaño (figura 3). En el extremo izquierdo de la figura se observa un grupo conformado por las OTUs de La Malinche, que representan ejemplares pequeños y asignables a *P. m. fulvus*. El otro grupo se ubica en posición central y extremo derecho, conformado éste por las OTUs de los grupos restantes que representan ejemplares de tamaño mediano a grande y asignables a *P. m. labecula*, así como a *P. m. fulvus*. Los representantes de esta última subespecie provienen de los grupos Hidalgo, Texcoco y Tlaxco.

El segundo y principal componente se comprende como un factor de forma y el contraste se presenta principalmente entre la variable LOFI, la que posee correlación negativa, y el resto de las variables. Estas últimas poseen cargas positivas y todas ellas contribuyen en magnitud similar a explicar dicho componente, a excepción de M3M3 y ANIN que aportan poco. Sobre este componente, la ordenación de las OTUs no es tan clara como en el primero. En la parte superior de la figura 3 se ubican las OTUs que incluyen a ejemplares con cráneo grande pero con la magnitud de la LOFI pequeña, como son los ejemplares del grupo Michoacán y algunos del grupo México y La Malinche. En la parte inferior se sitúan las OTUs que incluyen a ejemplares con cráneo pequeño y LOFI grande, repre-

TABLA 1. Análisis de componentes principales de *Peromyscus maniculatus* de la parte central de México. Los componentes se derivaron de una matriz de varianza-covarianza integrada por las medias de 42 OTUs.

	CP1	CP2	CP3
Eigenvalores	0.0073	0.0015	0.0005
Proporción de la Varianza	0.6797	0.1467	0.0548
Proporción acumulada	0.6797	0.8265	0.8813
Eigenvectores			
LOCR	0.0853	0.3765	0.1981
LOFI	0.9227	-0.3364	0.0018
LOPA	0.1905	0.4374	-0.8021
HMXD	0.1804	0.4895	-0.0200
M3M3	0.1628	0.1505	0.2997
ANCI	0.0887	0.3334	0.2891
ANCC	-0.0250	0.2738	0.0967
ANIN	-0.0255	0.0631	0.0891
LONA	0.1916	0.3182	0.3550

CP1=Componente principal uno.

CP2=Componente principal dos.

CP3=Componente principal tres.

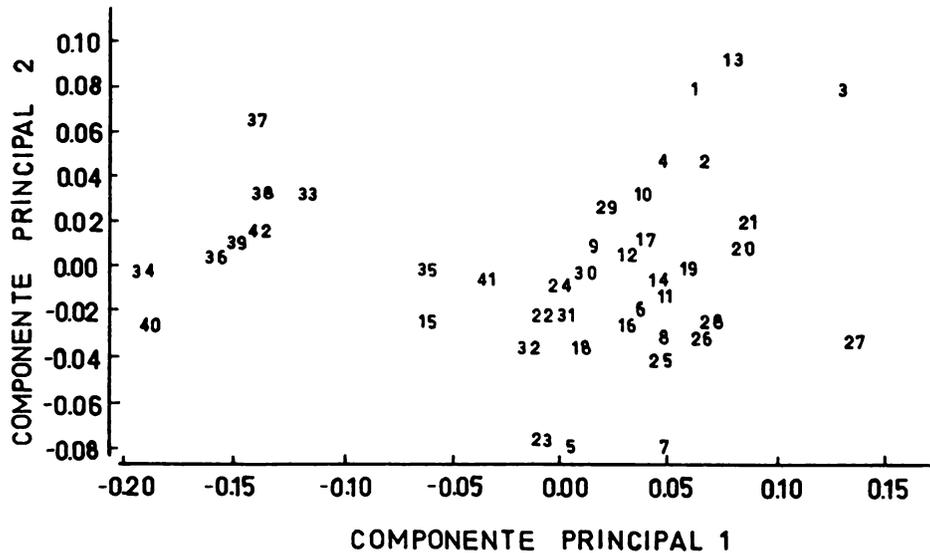


FIG. 3. Diagrama de dispersión sobre el primer y segundo componente principal para 42 OTUs de *Peromyscus maniculatus*. Para identificar la ubicación geográfica de las OTUs ver la figura 1.

sentantes de Texcoco y algunos ejemplares de México. En la parte central se ubican la mayoría de las OTUs con características intermedias.

Por lo que respecta al tercer componente, igual que el componente dos, se comprende como un factor de forma. El mayor contraste se presenta entre LOPA, con alta correlación negativa y LONA, M3M3, ANCI y LOCR con correlación positiva, sobre éste la segregación de las OTUs no es clara de acuerdo al taxa o grupo que corresponden.

El patrón de variación geográfica que exhiben las poblaciones de *P. maniculatus* del centro de México (figuras 2 y 3) muestra que éstas se separan en dos tamaños de acuerdo a su procedencia: una clase quedó conformada por ejemplares pequeños y está representada por el grupo La Malinche, este grupo tradicionalmente se asigna a *P. m. fulvus* (en adelante nombraremos a esta clase como clase pequeña), la otra clase quedó conformada por ejemplares medianos y grandes, asignados tradicionalmente a *P. m. fulvus* (grupos Texcoco, Hidalgo y Tlaxco) y a *P. m. labecula* (grupos Michoacán, México y Ajusco), en adelante nos referimos a esta clase como clase grande.

Análisis discriminante. Tomando en cuenta los resultados de la variación geográfica, el siguiente paso consistió en encontrar la combinación de variables que mejor discriminaran entre las dos clases de tamaño encontradas. Para esto, se aplicó un análisis discriminante paso a paso (APP), empleándose el grupo La Malinche como representante de la clase pequeña y el Ajusco como representante de la clase grande. El análisis seleccionó nueve de las 15 variables originales (tabla 2), dentro de las que LOFI y LOCR resultaron ser las más importantes para diferenciar entre ambas clases.

Las nueve variables elegidas por el APP sirvieron de base a un análisis canónico discriminante (ACD), que se empleó para observar el comportamiento de los integrantes de cada grupo en el espacio multivariante (tabla 3, figura 4). En el diagrama de dispersión obtenido se observa la segregación de dos grupos, claramente separados por el primer

TABLA 2. Resultados del análisis discriminante paso a paso entre los grupos Malinche y Ajusco representantes de dos clases de tamaño de *Peromyscus maniculatus* del centro de México. Nueve de 15 variables fueron seleccionadas por esta técnica, la cual empleó un nivel de probabilidad de $P \leq 0.15$ para la entrada y permanencia de las variables en el modelo. Se presentan las variables tal y como fueron seleccionadas, el coeficiente de correlación parcial (R^2), el valor de F calculado para cada variable (F), el nivel de probabilidad para el estadístico F ($P > F$), el valor de la lambda de Wilks (Wilks) y el nivel de probabilidad basado en una aproximación de F para la lambda de Wilks ($P < Wilks$).

Variable	R^2	F	$P > F$	Wilks	$P < Wilks$
LOFI	0.7396	531.214	0.0001	0.2603	0.0001
LOCR	0.0805	16.290	0.0001	0.2394	0.0001
HMMD	0.0439	8.504	0.0040	0.2288	0.0001
ANIN	0.0284	5.372	0.0216	0.2223	0.0001
LOMA	0.0176	3.272	0.0721	0.2184	0.0001
ALMA	0.0214	3.978	0.0476	0.2138	0.0001
ANCC	0.0140	2.572	0.1105	0.2108	0.0001
HMXD	0.0136	2.476	0.1174	0.2079	0.0001
LOPA	0.0153	2.772	0.0977	0.2047	0.0001

TABLA 3. Análisis canónico discriminante de *Peromyscus maniculatus* de la región central de México. Se emplearon las nueve variables craneales seleccionadas por el análisis paso a paso (tabla 2) y se consideraron como grupos *a priori* los siete grupos geográficos mostrados en la figura 1.

	CAN1	CAN2
CORRELACION CANONICA	0.87	0.39
EIGENVALORES	3.35	0.18
Proporción de la varianza	89.44	4.83
Proporción acumulativa	89.44	94.27
COEFICIENTES CANONICOS		
LOCR	- 16.20	7.88
LOFI	18.43	- 2.37
LOPA	5.42	- 7.92
HMXD	- 3.06	5.73
ANCC	- 6.62	- 13.54
ANIN	- 2.79	4.27
LOMA	- 8.13	20.56
ALMA	4.79	- 0.12
HMMD	6.95	10.45
MEDIAS POR GRUPO		
MICHOACAN	0.7434	1.0420
MEXICO	1.0577	- 0.0861
AJUSCO	1.6086	0.2394
HIDALGO	0.5666	- 0.8923
TEXCOCO	1.3054	- 1.1782
TLAXCO	0.4419	- 0.6726
MALINCHE	- 2.7684	0.0564

* CAN 1=Primera variable canónica.

CAN 2=Segunda variable canónica.

eje canónico. Uno de ellos es el representado únicamente por los ejemplares de La Malinche y el otro por los grupos restantes. Como se puede ver, estos resultados son similares con los obtenidos por el análisis de conglomerados y el ACP.

Por último, con las nueve variables elegidas por el APP, a través de un análisis discriminante lineal (ADL) se construyó un modelo de clasificación que utilizó como alternativas al grupo La Malinche como representante de la clase pequeña y al grupo Ajusco como

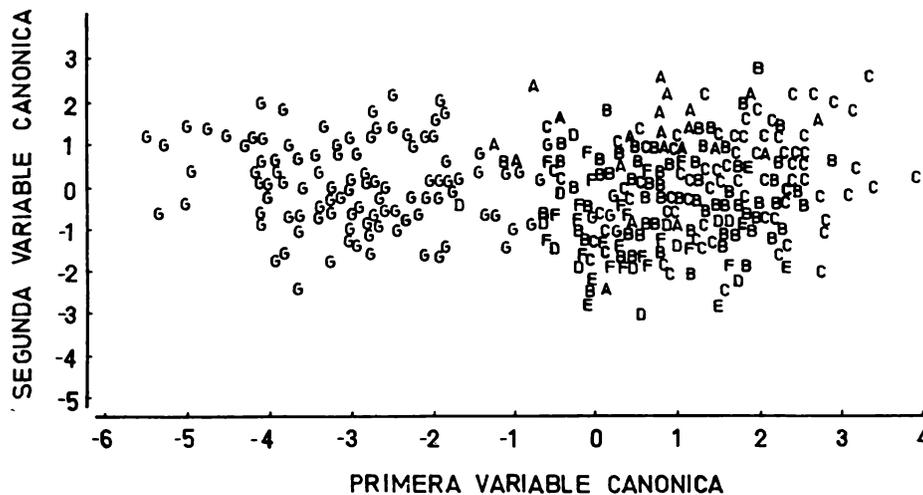


FIG. 4. Diagrama de dispersión sobre la primera y segunda variable canónica para 415 ejemplares de *Peromyscus maniculatus* examinados. La A, identifica a los ejemplares representantes del grupo Michoacán; la B, a los de México; la C, a los del Ajusco; la D, a los de Hidalgo; la E a los de Texcoco; la F a los de Tlaxco y la G a los de la Malinche. Un total de 107 ejemplares permanecen como observaciones escondidas. Para identificar la ubicación geográfica de las UTOs ver la figura 1.

representante de la clase grande. Este modelo sirvió como criterio para clasificar los ejemplares de los grupos examinados: Michoacán, México, Ajusco, Hidalgo, Texcoco, Tlaxco y La Malinche; asimismo, en este análisis se incluyó como referencia los topotipos de *P. m. labecula*.

La matriz de clasificación que se obtuvo de este análisis (tabla 4) muestra que de los 418 ejemplares clasificados, 120 fueron ubicados dentro de la clase pequeña y 298 quedaron dentro de la clase grande. Los ejemplares que fueron clasificados en la clase pequeña, la mayoría (109) corresponden al grupo La Malinche. Por lo que respecta a los topotipos de *P. m. labecula*, estos fueron ubicados dentro de la clase grande.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Osgood (1909) en la revisión del género *Peromyscus*, reconoce que en la parte central de México existen dos subespecies de *Peromyscus maniculatus*: *P. m. fulvus* y *P. m. labecula*. Diferenciándose los ejemplares asignados a la primera subespecie por ser de tamaño pequeño, color más claro y con el cráneo más pequeño y menos anguloso que los asignados a la segunda. Asimismo, menciona que la zona de contacto entre ambas subespecies corre de norte a sur a través de la porción este de los estados de Hidalgo, Distrito Federal y México. Encontrándose la primera subespecie distribuida desde esta zona hacia el este y sur de México, hasta el centro del estado de Oaxaca, en tanto que la segunda se distribuye desde este límite hacia el oeste, hasta Durango y Colima (Hall, 1981).

TABLA 4. Matriz de clasificación resultante del análisis discriminante lineal aplicado a *Peromyscus maniculatus* de la región central de México. Para la construcción del modelo se emplearon como grupos de referencia a la Malinche y al Ajusco, y como grupos de ubicación dudosa a todos los siete grupos examinados, además de los topotipos de *Peromyscus maniculatus labecula*.

	Número de ejemplares clasificados como		
	Malinche	Ajusco	Total
Michoacán	2	25	27
México	5	101	106
Ajusco	1	104	105
Hidalgo	2	17	19
Texcoco	0	10	10
Tlaxco	1	31	32
Malinche	109	7	116
Topotipos	0	3	3
Total:	120	298	418

Los resultados del presente análisis dejan ver claramente que las poblaciones de *Peromyscus maniculatus* del centro de México se separan en dos clases de tamaños: una pequeña conformada por ejemplares pequeños y representada únicamente por el grupo La Malinche y otra grande integrada por ejemplares de tamaño mediano a grande y representada por los grupos Michoacán, México, Ajusco, Texcoco, Hidalgo y Tlaxco (figuras 2, 3 y 4) y topotipos de *P. m. labecula*. Este hecho permite reconocer tentativamente dos subespecies y es congruente con lo asentado por Osgood (1909).

Los grupos ubicados dentro de la clase grande, que representan a *P. m. labecula*, resultaron los más parecidos a los topotipos de esta subespecie (tabla 4). Por otra parte, aunque no fue posible revisar el tipo o topotipos de *P. m. fulvus*, se considera que la clase pequeña se puede asignar a esta subespecie.

El reconocimiento de dos subespecies de *Peromyscus maniculatus* en la parte central de México trae consigo ahora la ubicación y delimitación de la zona de contacto entre éstas. Tradicionalmente se ha tomado como referencia la propuesta por Osgood (1909), y que Hall (1981) ha reproducido; además, con base en los trabajos de Davis (1944), Ramírez-P. (1969) y Villa-R. (1952). Tomando como base el mapa, así como las localidades extremas que presenta Hall (*op. cit.*) para las subespecies examinadas, los ejemplares de los grupos Hidalgo, Texcoco y Tlaxco corresponden a *P. m. fulvus* y no a *P. m. labecula*, hecho que es incongruente con los resultados del presente análisis.

Se considera que esta discordancia se debe al escaso número de ejemplares revisados en los trabajos anteriores (Davis, 1944; Ramírez-P., 1969; Villa-R., 1952) provenientes del área que Osgood marcó como zona de contacto entre *P. m. fulvus* y *P. m. labecula*, y a que las subespecies están definidas principalmente con base en la coloración (Osgood, 1909), mientras que aquí están definidos con base en un cambio en la morfología craneal

y un número mayor de ejemplares procedentes del área de interés. Se considera que los límites mostrados por la morfometría son más confiables que los basados principalmente en la coloración, pues ésta es un carácter muy variable y que se ve influido por el color del sustrato donde habitan los organismos (Dice, 1947; Dice y Blossom, 1937). Por lo tanto, la ubicación de la zona de contacto entre las subespecies *P. m. fulvus* y *P. m. labecula* debe reconocerse más al oriente de la propuesta por Osgood (*op. cit.*). Esto es, a lo largo de la parte norte y oeste del estado de Tlaxcala, existiendo como límite natural en esta zona las sierras de Calpulalpan y la de Tlaxco.

Como se mencionó antes, en la revisión del género *Peromyscus* Osgood (1909) emplea el concepto subespecie sólo para reconocer y describir variantes geográficas (variantes de color), y éste es el esquema que prevalece para los taxa estudiados. Por su parte Lidicker (1962) argumenta que si la categoría subespecífica sirve sólo como un instrumento para describir variantes geográficas o bien como una herramienta para catalogar tales variantes, ésta carece de valor sistemático; en cambio, si los estudios infraespecíficos están basados en descubrir la diversidad evolutiva o grados de relación filogenética, entonces no debe haber objeción al uso del trinomio. De manera que si al término subespecie se le da una connotación evolutiva, esta categoría debe representar un paso de divergencia durante el fenómeno de especiación (Lidicker, 1962; Hewitt, 1990).

Bajo un contexto evolutivo, la aplicación del concepto de subespecie a los dos grupos de *Peromyscus maniculatus* reconocidos para el centro de México, requiere de más evidencia que la morfométrica (Hewitt, 1990). En consecuencia, el siguiente paso es llevar a cabo análisis cariológicos y moleculares en estas poblaciones. No obstante, parece razonable suponer, aunque de manera tentativa, que las formas encontradas representan dos subespecies *sensu* Lidicker, pues las diferencias parecen ser consecuencia de factores históricos, esto es, el aislamiento al que estuvieron sometidas a finales del pleistoceno las poblaciones del taxón con distribución en el altiplano mexicano respecto de las que se distribuían más al sur, aislamiento que fue favorecido por los cambios climatológicos que durante este periodo se registraron en la región central de México (Alvarez, 1966; Bradbury, 1989; Brown, 1985; Heine, 1973; Hibbard, 1968).

AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero agradecimiento al M. en C. Ticul Alvarez, curador de la Colección de Mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, y al doctor José Ramírez Pulido, curador de la Colección de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, por haber permitido la revisión de los ejemplares base del presente estudio. Al M. en C. Ticul Alvarez, al doctor Joaquín Arroyo-Cabrales y al biólogo Salvador Gaona Ramírez, por los comentarios que indudablemente enriquecieron este manuscrito.

SUMMARY

A morphometrical analysis was practiced to evaluate the taxonomic status of *Peromyscus maniculatus fulvus* and *P. m. labecula* from central México. The analysis is based on 418 specimens of both subspecies and 15 quantitative skull characters. The results of the multivariate statistical analysis allow of recognizing two morphs, both previously recognized by Osgood (1909) as subspecies. Moreover it was shown that the contact zone between

these taxa is located along the Northern and Western of Tlaxcala state and not across the Hidalgo, Distrito Federal and State of México territories, as it was supposed. Finally, the application of the subspecies concept *sensu* Lidicker to both morphs is discussed.

APÉNDICE 1

Lista de las localidades de donde proceden los ejemplares de *Peromyscus maniculatus* examinados. Las localidades se presentan ordenadas de oeste a este y de norte a sur, dentro de cada grupo geográfico, entre corchetes se da el tamaño total de la muestra de cada grupo. Después del grupo se da el estado, nombre de la localidad, el número de ejemplares procedentes de la misma y entre paréntesis la OTU a la que pertenece y colección donde se encuentran depositados los ejemplares. La ubicación de las localidades y grupos geográficos se presenta en la Figura 1, excepto la localidad de los topotipos de *Peromyscus maniculatus labecula*.

Grupo Michoacán [27]. MICHOACÁN: 7 km N, 4.5 km E Nahuatzén, 2,800 m, 7 (1, ENCB); 6 km N, 7 km E Nahuatzén, 2,680 m, 1 (1, ENCB); 1 km N, 3.5 km E Cherán, 2,500 m, 1 (1, ENCB); 8.5 km E Nahuatzén, 2,600 m, 5 (2, ENCB); 3.5 km S, 4 km E Nahuatzén, 2,530 m, 4 (3, ENCB); 4 km S, 6.5 km E Nahuatzén, 2,600 m, 2 (3, ENCB); 6 km S Nahuatzén 2,540 m, 1 (3, ENCB); 6 km W Pátzcuaro, 2,030 m, 1 (4, ENCB); 5 km W Pátzcuaro, 2,160 m, 2 (4, ENCB); 7 km SE Pátzcuaro, 2,380 m, 2 (4, ENCB); Los Tanques, 4 km S Pátzcuaro, 2,380 m, 1 (4, ENCB).

Grupo México [106]. MICHOACÁN: 9 km N, 8 km W Maravatío, 1,990 m, 1 (5, ENCB); 1 km E, Ucareo, 2,420 m, 4 (5, ENCB); 6 km E, Maravatío, 2,060 m, 5 (6, ENCB); 7 km S, 11 km E Maravatío, 2,070 m, 1 (6, ENCB); Tenencia de Guerrero, 8 km W Amealco, 2,590 m, 6 (7, ENCB); 1 km NW Tepuxtepec, 2,390 m, 6 (8, ENCB); 3 km SW San Francisco, 1 (10, ENCB); 21 km N, 13 km E, Zitácuaro, 2,650 m, 5 (10, ENCB). ESTADO DE MÉXICO: 1 km N, 9 km W El Oro, 2,630 m, 9 (9, ENCB); 4 km W La Providencia, 3,050 m, 5 (11, ENCB); 6 km NW Villa Victoria, 2,400 m, 1 (12, ENCB); Cuesta del Carmen, 3 km N, 1 km W Lengua de Vaca, 2,760 m, 8 (12, ENCB); 7.5 km S, 2 km E Palizada, 2,000 m, 3 (12, UAM-I); 4 km N, 1 km W Temascalcingo, 2,360 m, 2 (13, ENCB); 6.5 km S, 6 km W Temascalcingo, 2,560 m, 4 (13, ENCB); San Felipe del Progreso, 2,620 m, 10 (14, ENCB); 12.5 km N, 4.5 km W Acambay, 2,450 m, 1 (15, ENCB); 9 km N, 5.5 km E Acambay, 2,740 m, 5 (15, ENCB); 9 km N, 7.5 km E Acambay, 2,700 m, 2 (16, ENCB); 9 km N, 7.5 km E Acambay, 2,740 m, 12 (16, ENCB); .5 km N, 19 km E Aculco, 2,650 m, 4 (17, ENCB); 8.5 km N, 1.5 km E Jilotepec, 2,320 m, 2 (17, ENCB); 4 km N Temoaya, 2,870 m, 5 (18, ENCB); San Sebastián Shala FES-Cuatitlán, 2 (22, ENCB); 5 km NE Zumpango, 2,260 m, 1 (22, UAM-I); Cuevas 8 km NE, Zumpango, 2,260 m, 1 (22, UAM-I).

Grupo Ajusco [105]. ESTADO DE MÉXICO: 1 km E. Calpulhuac, 2,600 m, 4 (19, ENCB); 4 km N, 1.5 km E Santiago Tilapa, 2,750 m, 10 (19, ENCB); 7.5 km E Tenango de Arista, 2,600 m, 2 (19, ENCB). DISTRITO FEDERAL: 5 km NW Ajusco, 3,050 m, 1 (20, ENCB); 2 km NE Ajusco, 2,700 m, 5 (20, ENCB); Hacienda San Ignacio, Xochimilco, 2 (20, ENCB); Llano de la Campana, Ejido de San Nicolás Contreras, 1 (20, UAM-I); 2.5 km S, 2 km W Parres, 2,900 m, 5 (21, ENCB); 2.5 km W, 2 km S Parres, 2,900 m, 1 (21, ENCB). ESTADO DE MÉXICO: Cerro Ayaqueme, 6 km N, 6.5 km W Juchitepec, 2,910 m, 16 (25, ENCB); 6 km S, Amecameca 2,450 m, 3 (26, ENCB); 3 km E Popopark, 2,480 m, 34 (26, ENCB, UAM-I); 2.5 km E. Popopark, 2,470 m, 2 (26, ENCB); Popopark, 7 km E Amecameca, 2 (26, ENCB); 3 km S, 4 km W Río Frío, 3,250 m, 8 (27, ENCB); 1.5 km E San Pedro Nejapa, 2,700 m, 5 (28, ENCB); 2.1 km E San Pedro Nejapa, 2,750 m, 3 (28, ENCB); 1.5 km N, 4 Km E San Pedro Nejapa, 2,910 m, 1 (28, ENCB).

Grupo Hidalgo [19]. HIDALGO: 1 km W Metztlán, 1,290 m, 7 (24, ENCB); 2 km W Metztlán, 1,290 m, 3 (24, ENCB); 2.8 km W Metztlán, 1,260 m, 5 (24, ENCB); 2 km NE Metztlán, 1,260 m, 3 (24, ENCB); 4 km S Metztlán, 1 (24, ENCB).

Grupo Texcoco [10]. ESTADO DE MÉXICO: Ex-Lago de Texcoco, 4 km S, 12 km W Texcoco, 2,250 m, 3 (23, UAM-I); Ex-Lago de Texcoco, 4 km S, 12 km W Texcoco, 2,260 m, 6 (23, UAM-I); 6 km W Texcoco, 2,220 m, 1 (23, UAM-I).

Grupo Tlaxco [32]. HIDALGO: 2 km E Apan, 2,450 m, 1 (30, ENCB); 1 km SE Iroló, 2,440 m, 1 (30, ENCB); 6.5 km SW Apan, 2,600 m, 6 (30, ENCB). TLAXCALA: 5 km W Calpulalpan, 2,600 m, 6 (29, UAM-I); 8 km S, 7 km W Calpulalpan, 2,900 m, 3 (29, UAM-I); 17.5 km E Calpulalpan, 2,410 m, 1 (30, UAM-I); 10 km NE Calpulalpan, 3,100 m, 2 (30, ENCB); 15 km N, 3 km E Tlaxco, 2,865 m, 2 (31, UAM-I); 7 km N Tlaxco, 2,820 m, 1 (31, UAM-I); Límite Puebla-Tlaxcala 15 km N Tlaxco, 2,856 m, 2 (31, UAM-I); 23 km NW Tlaxco, 2,660 m, 1 (31, UAM-I); 5 km NW Tlaxco, 2,660 m, 1 (31, UAM-I); Conxoquio 5 km E, Tlaxco, 3,200 m, 5 (32, UAM-I).

Grupo Malinche [116]. TLAXCALA: 5 km S, 11 km E Apizaco, 2,450 m, 24 (33, UAM-I); 2 km N Malintzín IMSS, 2,810 m, 8 (34, UAM-I); 17 km S, 11 km E Apizaco, 3,300 m, 8 (35, ENCB); 1 km S, 15.5 km E Apizaco, 2,630 m, 6 (36, UAM-I); 2 km S, 15.5 km E Apizaco, 2,550 m, 11 (36, UAM-I); 6 km S, 14 km E Apizaco, 2,350 m, 12 (37, UAM-I); 2 km S, 12.5 km W Huamantla, 2,800 m, 4 (38, UAM-I); Monte la Malinche, 2 km S, 11 km W Huamantla, 2,750 m, 7 (38, UAM-I); 12.5 km S, 14 km E Apizaco, 2,700 m, 2 (38, UAM-I); 3 km NW Los Pilares, 2,870 m, 2 (38, UAM-I); 2 km N Zitlaltepec, 2,570 m, 2 (39, UAM-I); 8.5 km W Zitlaltepec, 3,000 m, 2 (39, UAM-I); 7 km E Huamantla, 2,410 m, 16 (40, UAM-I); 11.5 km NE San Lorenzo Cuapiaxtla, 3 (41, ENCB). PUEBLA: 7 km N, 8 km W Libres, 2,330 m, 1 (42, UAM-I); 9 km N, 10 km E Libres, 2,300 m, 5 (42, UAM-I); 9 km E Libres, 2,310 m, 3 (42, UAM-I).

Topotipos. JALISCO: 7 km W Ocotlán, 1,360 m, (ENCB).

BIBLIOGRAFÍA

- ALVAREZ, T., 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinahua, Estado de México, México. *Acta Zool. Mexicana*, **8**:1-16.
- BRADBURY, J.P., 1989. Late Quaternary lacustrine paleoenvironments in the Cuenca de Mexico. *Quaternary Science Review*, **8**:75-100.
- BROWN, R.B., 1985. A summary of Late-Quaternary pollen records from Mexico west of the Isthmus of Tehuantepec. Pollen Records of Late Quaternary North America Sediments, 71-93.
- CARLETON, M.D., 1989. Systematics and evolution. pp. 7-141. in: *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia). (G. L. Kirkland, Jr., and I. N. Layne, eds). Texas Tech. University Press, Lubbock, vi+367 pp.
- DAVIS, W.B., 1944. Notes on mexican mammals. *J. Mammal.*, **25**:370-403.
- DICE, L.R., 1947. Effectiveness of selection by owls of deer-mice (*Peromyscus maniculatus*) which contrast in color with their background. *Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Michigan*, **34**:1-20.
- DICE, L.R. and P.M. BLOSSOM, 1937. Studies of mammalian ecology in southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals. *Publ. Carnegie Inst., Washington, D.C.*, **485**:1-129.
- GNANADESIKAN, R., 1977. Methods for statistical data analysis of multivariate observations. John Wiley & Sons., 311 pp.
- HALL, E.R., 1981. The mammals of North America. John Wiley & Sons, Inc. Vol. II:VI+601-1181+90.
- HEINE, K., 1973. Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40 000 años en México. *Comunicaciones*, **7**:51-58.
- HEWITT, G.M., 1990. Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone. *Can. J. Zool.*, **68**:1701-1715.
- HIBBARD, C.W., 1968. Paleontology. pp. 6-26. in: *Biology of Peromyscus*. (J. A. King, Ed.). Spec. Publ. No. 2. American Society of Mammalogists.
- HOFFMEISTER, D.F., 1951. A taxonomic and evolutionary study of the piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biol. Monog.*, **21**:x+104.
- KOH, H.S. and R.L. PETERSON, 1983. Systematic studies of deer mice, *Peromyscus maniculatus* Wagner (Cricetidae, Rodentia): analysis of age and secondary sexual variation in morphometric characters. *Can. J. Zool.*, **61**:2618-2628.
- LIDICKER, JR., W.S., 1962. The nature of subspecies boundaries in a desert rodent and its implications for subspecies taxonomy. *Syst. Zool.*, **11**:160-171.
- OSGOOD, W.H., 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *N. Amer. Fauna*, **28**:1-285.
- RAMÍREZ-P., J., 1969. Contribución al estudio de los mamíferos del parque nacional "Lagunas de Zempoala", Morelos, México. *An. Inst. Biol., Universidad Nacional Autónoma de México*. **40. Ser. Zool. (2)**:253-290.
- ROHLF, F.J., 1989. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. ver. 1.5. Applied Biostatistics Inc., 3. Heritage Law Setauket New York.
- SAS. Institute Inc., 1988. SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc., 1028 pp.
- SNEATH, P.H.A. and R.R. SOKAL, 1973. Numerical Taxonomy. *The principles and practice of numerical classification*. Freeman, San Francisco. California. XV+573.
- VILLA-R., B., 1952. Mamíferos silvestres del valle de México. *An. Inst. Biol., Universidad Nacional Autónoma de México*, **23**:269-492.
- WILLIAMS, S.L. and J. RAMÍREZ-P., 1984. Morphometric variation in the volcano mouse, *Peromyscus* (*Neotomodon*) *alstoni* (Mammalia: Cricetidae). *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, **53**:163-183.

Recibido: diciembre de 1992. Aceptado: enero de 1993.