

Informe final* del Proyecto L313
Sistemática y biogeografía del género Reithrodontomys (Rodentia: Muridae)

Responsable: Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Biología
Departamento de Zoología
Dirección: Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, DF, 04510 , México
Correo electrónico: fac@ibunam.ibiologia.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel: 5622 9144
Fecha de inicio: Octubre 30, 1997
Fecha de término: Noviembre 10, 1999
Principales resultados: Base de datos, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Cervantes Reza, F. A. 2000. Sistemática y biogeografía del género Reithrodontomys (Rodentia: Muridae). Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L313.** México D. F.

Resumen:

El género Reithrodontomys está formado por 20 especies divididas en dos subgéneros: Reithrodontomys y Aporodon (Hall, 1981; Musser and Carleton, 1993). Trece de las especies del género (65%) ocurren en México y tres de ellas (30%) son endémicas. Su distribución se extiende desde el suroeste de Canadá hasta el oeste de Colombia y Ecuador. El trabajo más completo sobre la sistemática del género fue realizado por Hooper (1952) con base en información morfológica y de distribución. Estudios más recientes han abordado el tema de las relaciones filogenéticas de algunas especies usando marcadores moleculares. Estos trabajos sugieren que el género y el subgénero son efectivamente monofiléticos, pero tal parece que la organización dentro de cada subgénero no coincide con los grupos de especies antes propuestos (Arellano 1994). Además, se reportó que existe considerable variación intraespecífica en poblaciones mexicanas de R. microdom, R. fulvescens y R. mexicanus. El grado de variación genética sugiere que las diferentes poblaciones podrían presentar diferentes entidades taxonómicas. Al igual que en otros grupos, las tierras altas del centro de México parecen ser un importante centro de divergencia para este género. De acuerdo con Hooper, los dos subgéneros se diferenciaron a consecuencia del establecimiento de una barrera geográfica en la región del Istmo de Tehuantepec. Estas ideas son apoyadas por los patrones ecogeográficos descritos por Sánchez (1993) para las especies distribuidas en México. Este panorama muestra que las especies reconocidas del género Reithrodontomys probablemente no fueron unidades discretas. Es también claro que las relaciones filogenéticas dentro de cada subgénero son inciertas. Con base en esto, es necesario tener una hipótesis más sólida de las relaciones dentro del género que permita identificar las unidades taxonómicas naturales en este grupo de roedores. Los patrones biogeográficos derivados de la historia evolutiva de este género, una vez corroborados con otros taxa, podrán ser utilizados para detectar áreas de endemismo y en consecuencia áreas prioritarias de conservación.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

**Sistemática y biogeografía del género *Reithrodontomys* (Rodentia:
Muridae)**

Informe Final L313

Responsable
Dr. Fernando A. Cervantes Reza

PROYECTO L313
Sistemática y biogeografía del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae)

Informe Final

INTRODUCCIÓN

A pesar de siglos de trabajo dentro de la Sistemática, el establecimiento de límites de especies y las relaciones filogenéticas entre muchos taxa siguen pobremente entendidos. Entre las razones que han propiciado esto se puede mencionar que: (1) muchas de las especies “naturales” no han sido colectadas, estudiadas y formalmente descritas; y (2) hay muchas entidades taxonómicas morfológicamente similares que son consideradas como una sola especie debido al poco conocimiento que se tiene de ellas (Barrowclough, 1992; Good, 1994). Hasta no hace muchos años, los sistématas basaban sus descripciones de la diversidad biológica principalmente en caracteres morfológicos. Sin embargo, en las últimas tres décadas el uso de datos moleculares, los avances en análisis de datos y la aplicación de conceptos de especies operacionales, han revelado la existencia de múltiples entidades taxonómicas en donde formalmente se había reconocido sólo a una especie. Esto ha sido especialmente cierto en taxa que se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales (Myers y Patton, 1989; Brownlow, 1996 para mamíferos; Escalante-Pliego, 1992; Barrowclough y Gutiérrez, 1990 para aves; Daugherty et al. 1990 para reptiles; Hillis, 1988; Highton et al., 1989 para anfibios). La detección de especies críticas es con frecuencia un evento accidental y, en muchos casos, es el resultado de una reevaluación sistemática de determinado grupo. Estas reevaluaciones son necesarias principalmente cuando el análisis incluye muestras de poblaciones con altos niveles de polimorfismo para lo cual se recomienda utilizar caracteres no morfológicos o usar métodos de análisis más poderosos. En este estudio se reevaluó la sistemática de las especies del género *Reithrodontomys*, un grupo de roedores caracterizado por una gran diversidad morfológica y ecológica (Howell, 1914; Hooper, 1952; Carleton, 1980; Sánchez, 1993) así como una alta variabilidad cromosómica y genética (Carleton and Myers, 1979; Robbins and Baker, 1980; Engstrom et al., 1981; Arellano, 1994). Además, se ha observado una diversidad significativa no solo entre especies, sino incluso a nivel intraespecífico (Engstrom et al., 1981; Arellano, 1994). Estas características del género *Reithrodontomys* crean la necesidad de una reevaluación de sus límites de especie y de sus relaciones filogenéticas. Otra razón que hace importante el tener conocimiento acerca de la filogenia de este género son sus características de distribución. Este grupo de roedores se distribuye sobre una gran extensión de México y está asociado a una variedad de hábitats y climas, seis de sus especies son endémicas al país y uno de sus principales centros de divergencia se ubica en las regiones altas del centro de México (Hooper, 1952; Sánchez, 1993).

Actualmente se reconocen 20 especies divididas en 2 subgéneros: *Reithrodontomys* y *Aporodon* (Hall, 1981; Musser and Carleton, 1993). Trece de las especies del género (65%) ocurren en México y seis de ellas (30%) son endémicas. El trabajo más completo sobre la taxonomía y sistemática de este grupo fue realizado hace más de 45 años por Hooper (1952) con base en datos de morfología y distribución geográfica. En su estudio, Hooper concluyó que los patrones de diferenciación

geográfica han jugado un papel significativo en la evolución de cada especie. El proposito grupos de especies de acuerdo al grado de especialización morfológica a partir de una forma ancestral. De acuerdo con Hooper, los dos subgéneros se diferenciaron como consecuencia del establecimiento de una barrera geográfica en la región del Istmo de Tehuantepec. Estas ideas son apoyadas por los patrones ecogeográficos descritos por Sánchez (1993) para las especies distribuidas en México. Subsecuentes fragmentaciones dentro de cada subgénero dieron origen a los grupos de especies conocidos ahora.

En este proyecto se plantea la propuesta de abordar la sistemática y taxonomía del género *Reithrodontomys*, con énfasis en las especies mexicanas, utilizando marcadores moleculares. El principal objetivo es el de tener una mejor idea de su historia evolutiva así como de la delimitación de sus especies. Los objetivos específicos de este trabajo son: 1) construir una hipótesis filogenética del género *Reithrodontomys* utilizando marcadores moleculares; 2) evaluar la variabilidad genética en especies con distribución amplia y/o disyunta; 3) realizar una revisión sistemática y taxonómica del género con énfasis en las especies mexicanas; 4) proponer una hipótesis biogeográfica para la evolución del género basada en la información filogenética obtenida; y 5) Identificar áreas de endemismo comparando la hipótesis propuesta en este estudio con los patrones biogeográficos de otros grupos taxonómicos.

Como un producto colateral de este proyecto se plantea formar una base de datos de información de registros de colecta del género *Reithrodontomys* en colecciones de México y el extranjero. La creación de esta base de datos surge como posibilidad de resumir información de las regiones y especies que mejor se han explorado dentro de este taxón.

METODOS

Recolecta

A la presentación del proyecto a la CONABIO se contaba con un gran porcentaje de las especies del género. Se hizo trabajo de recolecta para obtener ejemplares de las especies faltantes y muestras geográficas adicionales de las especies con amplia distribución. Adicionalmente se solicitó préstamos de tejido a diferentes museos. Dos de las especies con las que no se contaba (*R. hirsutus* y *R. burti*) eran de suma importancia por ser endémicas de México, además de que no se ha reportado ningún tipo de información en por lo menos 40 años. El trabajo de recolecta se realizó en los Estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca.

Se procesaron en el laboratorio muestras de tejido de ejemplares pertenecientes a 15 de las 20 especies que constituyen el género. Estas muestras a su vez representaron 55 diferentes poblaciones geográficas dentro y fuera del territorio mexicano. Ocho muestras más de diferentes taxa (*Megadontomys chryophilus*, *Neotomodon alstoni*, *Onychomys torridus*, *Peromyscus maniculatus*, *P. mexicanus*, *P. truei*, *Baiomys taylori* y *Neotoma albigula*) fueron procesadas para ser utilizadas como grupos externos durante el análisis filogenético. Estos taxa fueron seleccionados de acuerdo a la información reportada anteriormente acerca de las relaciones de *Reithrodontomys* con otros grupos de roedores de la familia Muridae.

Los datos obtenidos se analizaron bajo los métodos de máxima parsimonia y distancia utilizando grupos externos para polarizar caracteres (Watrous and Wheeler, 1981). Dentro del método de máxima parsimonia se aplicaron varias estrategias de peso de caracteres para disminuir posibles homoplasias debido a la saturación y con el fin de explorar el efecto de modelos alternativos de evolución en la historia de este grupo de roedores. En el caso del método de distancias se evaluaron 24 diferentes modelos evolutivos para ver cuál era el que mejor se ajustaba a los datos. Los diferentes grupos de datos se analizaron con ambos métodos por separado y en combinación para evaluar si las hipótesis filogenéticas resultantes eran congruentes. Dicha congruencia fue probada por medio de dos estadísticos (la prueba de Templeton [Templeton, 1983] y la prueba de Kishino-Hasegawa [Kishino and Hasegawa, 1989]) que comparan topologías alternativas. Finalmente, la filogenia que mejor explicó las relaciones del género fue estadísticamente comparada con una hipótesis propuesta anteriormente basada en datos morfológicos y de distribución (Hooper, 1952). Todos los análisis fueron realizados utilizando el programa PAUP*4.0b (Swofford, 1998).

RESULTADOS

Se logró recolectar dos muestras geográficas de una de las especies endémicas faltantes (*R. hirsutus*) en los estados de Jalisco y Nayarit. La otra especie (*R. burti*), no fue posible capturar a pesar de los varios intentos realizados. El no haber podido recolectar esta especie, no solo es desafortunado para este proyecto, sino que llama la atención, sobre todo por su valor como especie endémica. Aunado a esto, se tienen información recopilada por los investigadores locales del estado de Sonora, quienes han realizado recolectas periódicas durante seis años y no han reportado algún ejemplar de *R. burti*. Estos hechos parecen indicar que las poblaciones de *R. burti* ya no son abundantes como lo eran antes o, en el peor de los casos, que tal vez ya no existan, al menos en las localidades visitadas.

Filogenia del género *Reithrodontomys*

Aunque las filogenias derivadas de los diferentes grupos de datos moleculares mostraron diferencias en la posición de algunas ramas, estas discrepancias no resultaron ser significativamente diferentes ($P=0.05$). Del mismo modo, las filogenias resultantes de los dos métodos fueron significativamente congruentes, a pesar de lagunas diferencias en el patrón de las ramas. Esta congruencia mostrada en los resultados al analizar diferentes tipos de datos y utilizando diferentes métodos permitió tener mayor confianza en la historia evolutiva obtenida. Finalmente, la comparación de las relaciones filogenéticas construidas con lo propuesto anteriormente por Hooper (1952) mostró ser estadísticamente significativa ($P=0.05$).

Los resultados demostraron que el género es un grupo monofilético con respecto a los taxa que se analizaron. Dentro del género, el subgénero *Reithrodontomys* no se agrupan consistentemente en todos los análisis. De la misma manera, los grupos de especies propuestos anteriormente por Hooper (1952) no fueron totalmente recuperados en este estudio. Específicamente, los grupos *megalotis* y *tenuirostris* parecen más bien representar dos o más grupos de especies cada uno. En comparación los grupos de especies *mexicanus* y *fulvescens* resultaron ser bastante sólidos. Además, el grupo *fulvescens* confirmó constituir una rama basal en la evolución

del género y bien podría representar a un subgénero aparte. Por otro lado, algunas relaciones entre especies fueron corroboradas. Los casos de la relación cercana entre *R. gracilis* con *R. spectabilis* (Jones and Lawlor, 1965), *R. tenuirostris* con *R. microdon* (Hooper, 1952), *R. raviventris* con *R. zacatecae* y estas dos *R. sumichrasti* (Hooper, 1952) fue confirmada también. Por otro lado, la relación de *R. creper* y de *R. humulis* con el resto de las especies fue incierta a lo largo de los análisis.

Variación intraespecífica y límites de especies

El desarrollo de un análisis filogenético comúnmente implica la necesidad de estimar de los límites taxonómicos de los grupos en estudio. En particular, para el presente trabajo, se evaluaron los límites de especies dentro del género *Reithrodontomys*. Para hacer esta evaluación, se consideró el concepto de concordancia genealógica (Avice and Ball, 1990) como marco teórico para establecer dichos límites. Bajo este concepto, una especie se delimita con base en la congruencia filogenética de dos o más marcadores independientes.

Los niveles de variación intraespecífica de las especies del género *Reithrodontomys* habían sido evaluados en pocos estudios anteriormente. Los resultados del presente trabajo demuestran que las especies *R. mexicanus*, *R. microdon* y *R. sumichrasti* presentan altos niveles de variación genética. Las once muestras de *R. mexicanus* incluidas en el análisis filogenético fueron divididas en tres linajes bien definidos. El primero se separa de manera basal dentro del subgénero *Aprodon* y agrupa las muestras distribuidas de la región de las tierras altas del norte de Oaxaca hacia el norte por la Sierra Madre Oriental. El segundo linaje agrupa a la mayoría de las muestras incluidas (siete) y este clado se asocia a *R. gracilis* y *R. spectabilis* de acuerdo al grupo de especies *mexicanus*. El tercer linaje está formado por una muestra proveniente de Costa Rica, el cual se relaciona estrechamente con las poblaciones de *R. microdon* y *R. tenuirostris*. Dentro de *R. microdon*, las tres poblaciones incluidas también mostraron un patrón de relaciones no monofilético. La población proveniente de las tierras altas de Oaxaca muestra una trayectoria evolutiva diferente a la de las otras dos poblaciones, las cuales se distribuyen en Chiapas y en el mismo ancestro, dentro de ellas existen niveles de diferenciación genética bastante significativos. En particular, es notable la divergencia que se presenta entre poblaciones distribuidas a ambos lados del Istmo de Tehuantepec, esta misma observación había sido mencionada antes al evaluar la morfología de algunas poblaciones con el mismo patrón de distribución.

Los niveles de divergencia presentes dentro de lo que ahora se considera *R. mexicanus* y *R. microdon* sugieren la existencia de más de una entidad taxonómica a nivel de especie en cada caso. El hecho de que los diferentes marcadores generaran los mismos resultados permite proponer a estos linajes como nuevas especies bajo el concepto de concordancia genealógica. En el caso de *R. sumichrasti*, no se puede llegar a la misma conclusión ya que no fue posible obtener resultados de ambos marcadores para todas las muestras. Sería necesario completar esta información para hacer una propuesta taxonómica más sólida.

Sistemática y taxonomía

La filogenia generada en este proyecto, con base en las especies incluidas, apoya el reconocimiento del género *Reithrodontomys* dentro de la clasificación taxonómica. Sin embargo, sugiere la necesidad de algunos cambios a nivel

subgenérico. El subgénero *Aporodon* debe permanecer como tal, pero el ahora conocido como subgénero *Reithrodontomys* podría ser subdividido por la menos en dos subgéneros. Dentro del subgénero *Aporodon*, la especie *R. creper* debe excluirse del grupo de especies *tenuirostris*. Este grupo incluiría solo a *R. microdon*, considerando la muestra proveniente de Oaxaca que será nombrada como nueva especie, *R. tenuirostris* y la población proveniente de Costa Rica hasta ahora considerada como *R. mexicanus* y que se describirá como nueva especie. Se recomienda que el grupo de especies *mexicanus* persista, incluyendo solo aquellas poblaciones que en este estudio estuvieron asociadas a *R. gracilis* y *R. spectabilis*. El linaje de *R. mexicanus* restante será excluido del grupo *mexicanus* después de ser nombrado como una nueva especie.

Para el subgénero *Reithrodontomys*, el grupo de especies *fulvescens* puede considerarse como un grupo real, pero no así el grupo megalotis. Este último debería ser constituido solo por las especies *R. megalotis*, *R. zacatecae* y *R. sumichrasti*. No se sugieren cambios a nivel de especie dentro de este subgénero; sin embargo se confirmó que *R. Zacatecae* es realmente una entidad taxonómica a nivel de especie completamente diferente de *R. megalotis*.

Biogeografía y endemismos

Los patrones evolutivos encontrados para el género *Reithrodontomys* fortalecen la idea de que las tierras del centro y sur de México representan un importante centro de divergencia, de acuerdo con Hooper (1952). El Istmo de Tehuantepec ha sido sin duda una barrera geográfica determinante en la evolución del género. Sin embargo, no parece ser el punto que dio origen a la división de las especies en dos subgéneros como fue sugerido por Hooper (1952). Esta barrera ha tenido su efecto más bien a nivel específico como lo mostraron la separación de las poblaciones de *R. sumichrasti* distribuidas a ambos lados del Istmo. Otro punto geográfico relevante de la evolución del género está localizado en las tierras altas del norte de Oaxaca. Esta región parece haber tenido un efecto importante en la divergencia de linaje dentro de *R. sumichrasti* y lo que ahora se considera como *R. mexicanus*. En ambas especies las poblaciones que se distribuyen del norte de Oaxaca hacia la Sierra Madre Oriental presentan niveles considerables de diferenciación genética y además forman linajes que se separan del resto de las poblaciones conespecíficas. En el caso particular de *R. mexicanus*, como se mencionó anteriormente, el linaje distribuido en las regiones mencionadas merece sin duda alguna la asignación de especie. Este patrón biogeográfico ha sido también sugerido por Sullivan et al. (1997) en un análisis de las relaciones entre las especies del género *Peromyscus* que conforman el grupo *aztecus*. De la misma manera existen datos no publicados de diferentes especies de roedores distribuidas en la parte centro y norte de Oaxaca que muestran claros indicios de divergencia intraespecífica (Rogers, comunicación personal).

Como se sabe, la misma complejidad biogeográfica de México ha permitido la evolución de taxa endémicos. El Género *Reithrodontomys* incluye 6 especies que solo se distribuyen en el territorio mexicano. La existencia de dos entidades taxonómicas nuevas dentro del género se suma a la riqueza única de nuestro país, además de que representarían especies endémicas para México.

Base de datos

Se enviaron un total de 138 solicitudes a diversas instituciones pidiendo información de los registros de ejemplares del género *Reithrodontomys* depositados en sus colecciones mastozoológicas. A estas solicitudes respondieron 61 instituciones, 55 de ellas proporcionando información del género en cuestión. El origen de estos listados fue: 3 de Canadá, 1 de El Salvador, 46 de los Estados Unidos y 5 de México. Desafortunadamente no todos los registros recibidos fueron incorporados debido a que en la base de datos que se construyó en este proyecto se incorporaron principalmente registros de especies distribuidas en el territorio mexicano. Por otro lado, como se mencionó en el informe anterior, la mayoría de los listados no poseen información de georreferenciación y en muchas ocasiones los datos son tan escasos que es muy difícil identificar con certeza la localidad de colecta. Es por eso que la parte de georreferenciación ha sido la que más tiempo ha requerido dentro de la conformación de la base de datos. Ha sido también una lástima que no se han podido incorporar muchos de los registros de colecta debido a que no cuentan con datos y georreferenciación y ha sido imposible localizarlos en un mapa.

En cuanto a lo requerido por la CONABIO después de la evaluación del segundo informe, se realizaron todas las correcciones y/o aclaraciones necesarias. Anexo a este informe, se incluye un apartado con la descripción de las acciones tomadas para cada punto indicado en dicha evaluación. Durante este tercer periodo de actividades se incorporaron 574 ejemplares correspondientes a 272 localidades georreferenciadas. Actualmente la base de datos cuenta con 959 ejemplares, 440 localidades, 435 sitios georreferenciados y 7 colecciones. De acuerdo al convenio de este proyecto, se propuso incluir al menos 750 registros curatoriales, 650 localidades con por lo menos el 70% de estas georreferenciadas. Las 440 localidades casi cumplen con el 70% acordado y se cuenta con suficientes registros para cumplir con lo propuesto, sin embargo la falta de datos de georreferenciación a impedido que se puedan capturar en la *base*.

DISCUSIÓN

La manera ideal de conocer y entender la sistemática de un grupo taxonómico es realizando un análisis que incluya a todas sus unidades constitutivas. En muchas ocasiones esto no es posible debido a diversas limitaciones de muestreo. Sin embargo, esto no debe detener las investigaciones pues es importante conocer al menos la evolución de las entidades disponibles. En el caso del género *Reithrodontomys*, se podría discutir que su historia evolutiva no se ha estimado completamente en este estudio, no obstante los resultados pueden considerarse como una aproximación confiable de su evolución ya que la representación en muestras incluidas abarca la mayor parte del taxón. Tomando en cuenta lo anterior, se puede considerar que este estudio ha permitido tener una mejor panorámica de la sistemática del género. Existen varios puntos que se pueden resaltar en cuanto al valor de este trabajo. Considerando que la clasificación taxonómica debe reflejar la genealogía de un grupo, la consistencia de las relaciones obtenidas aquí permite hacer las sugerencias mencionadas en cuanto a cambios en su clasificación. El descubrimiento de nuevas especies dentro de lo que se consideraba una sola entidad no solo es importante por su valor para la riqueza biológica de una región, sino porque en el caso de estudios de otro tipo (ecológico, de

comportamiento, etc.) este conocimiento será la base para delimitar las unidades de comparación. El hecho de saber que *R. mexicanus*, *R. microdon* y probablemente *R. sumichrasti* están conformadas por más de una entidad taxonómica a nivel de especie, seguramente cambiará el curso y las conclusiones de otras investigaciones. En este mismo sentido y considerando que en la actualidad es sumamente delicado el aspecto de manejo y conservación de recursos, los resultados de este estudio son de alto valor pues están ayudando a identificar regiones de importancia biológica. En particular es necesario hacer hincapié acerca del valor de las tierras altas del norte de Oaxaca que está mostrando ser un centro de evolución al menos para especies de roedores. En este sentido, es importante hacer o reforzar las recomendaciones de conservación para esta región del país.

Aunque en este informe se han presentado brevemente los resultados y la importancia del presente estudio, debe señalarse que se producirán las publicaciones correspondientes que incluyan las descripciones formales de nuevas especies así como las recomendaciones correspondientes en cuanto a biogeografía y conservación de las regiones mencionadas. Una vez que estas publicaciones estén disponibles, se enviarán los sobretiros correspondientes a la CONABIO.

LITERATURA CITADA

- Arellano, E. 1994. Allozymic relationships among six species of the harvest mice (subgenus *Aporodon*). Unpublished M.S. Thesis, Brigham Young University Provo, Utah, 38 pp.
- Avise, J. C. and R. M. Ball, Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7:45-67
- Barrowclough, G. G. 1992. Systematics, biodiversity, and conservation biology. Pages 121-143, in *Systematics, Ecology, and the biodiversity crisis* (N. Eldredge ed.) Columbia University Press. New York, NY.
- Barrowclough, G. G. and R. J. Gutierrez. 1992. Genetic variation and differentiation in the Spotted Owl (*Strix occidentalis*). *Auk* 107:737-744.
- Brownlow, C. A. 1996. Molecular taxonomy and the conservation of the red wolf and other endangered carnivores. *Conservation biology*, 10:390-396.
- Carleton, M. D. and P. Myers. 1979. Karyotypes of some harvest mice, genus *Reithrodontomys*. *Journal of Mammalogy*, 60:307-313.
- Daugherty, C. H., A. Cree, J. M. Hay y M. B. Thompson. 1990. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature*, 34:177-179.
- Engstrom, M. D., R.C. Dowler, D. S. Rogers, D. J. Schmidly, and J. W. Bickham. 1981. Chromosomal variation within four species of harvest mice (*Reithrodontomys*). *Journal of Mammalogy*, 62:159-162
- Escalante-Pliego, B.P. 1992. Genetic differentiation in yellowthroats (Parulinae: *Geothlypis*). In B.D. Bell, ed., *Acta XX Congressus internationalis Ornithologici*. Wellington, N.Z.: New Zealand Ornithological Congress.
- Good, D.A. 1994. Species limits in the genus *Gerrhonotus* (Squamata:Anguidae). *Herpetological Monographs*, 8:180-202
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. Second ed. John Wiley & Sons, New York, 2:601-1181+90

- Hillis, D.M. 1988. Systematics of the *Rana pipens* complex: Puzzle and paradigm. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19:39-63.
- Highton, R., G.C. Maha, and L. R. Maxson. 1989. Biochemical evolution in the slimy salamanders of the *Plethodon glutinosus* complex in the eastern United States. *Illinois Biological Monographs*, 57:1-153.
- Hooper, E.T. 1952. A systematic review of harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 77:1-255.
- Howell, A.H. 1914 Revision of the American harvest mice (Genus *Reithrodontomys*). *North American Fauna*, 36:1-97.
- Jones, J.K., Jr., and T.E Lawlor. 1965. Mammals from Isla Cozumel, Mexico, with description of a new species of harvest mouse. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 16:409-419.
- Kishino, H., and M. Hasegawa. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea. *Journal of Molecular Evolution*, 29:170-179.
- Musser, G.G. and M.D. Carleton. 1993. Family Muridae. Pp. 501-755, in *Mammal Species of the World* (D. E. Wilson and D.M. Reeder, eds.). *Smithsonian Institution Press*, 1206 pp.
- Myers, P. and J.L. Patton. 1989. A new species of *Akodon* from the cloud forest of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 720:1-28.
- Nelson, K., R.J. Baker, H.S. Shellhammer, and R.K. Chesser. 1984. Test of alternative hypotheses concerning the origin of *Reithrodontomys raviventris*: genetic analysis. *Journal of Mammalogy*, 65:668-673.
- Robbins, L.W. and R.J. Baker 1980. G- and C-band studies on the primitive Karyotype for *Reithrodontomys*. *Journal of Mammalogy*, 61:708-714.
- Sánchez, O. 1993. Análisis de algunas tendencias ecogeográficas del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) en México. Pp. 25-44, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, (R.A. Medellín y G. Cevallos eds.) *Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F.*
- Sullivan, J., J.A. Market, and 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. 1998. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4.0 (prerelease test version). *Sinauer, Sunderland, Massachusetts*.
- Templeton, A. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes. *Evolution*, 37:221-244.
- Watrous, L.E. and A.D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic zoology*, 30:1-11.