

Programa de Estudios de Posgrado

SISTEMÁTICA DE LAS MUSARAÑAS DESÉRTICAS DEL GÉNERO *Notiosorex* (MAMMALIA: EULIPOTYPHLA)

ΤΕSIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales (Orientación en Ecología)

Presenta

Alejandro Issac Camargo Pérez

La Paz, Baja California Sur, febrero de 2021.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 15:00 horas del día 29 del Mes de enero del 2021, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Sistemática de las musarañas desérticas del género Notiosorex (Mammalia: Eulipotyphla)"

Presentada por el alumno:

Alejandro Issac Camargo Pérez

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

	fuld wy
Dr. Sergio/Ticul Álvarez Castañeda	Dr. David Polly
Birector de Tesis	Co-Tutor de Tesis
	Junie E. Maldonedo Mtz
Dr. Pedro Peña Garcillán	Dr. Jesus E. Maldonado
Co-Tutor de Tesis	Co-Tutor de Tesis
Dr. Joaquin Arroyo Cabrales Co-Tutor de Tesis	
	the work of the second s
Dra. Gracia A	cia Gómez Anduro,
Directora de Es Formación de	tudios de Posgrado y Recursos Humanos
Directora de Es Formación de	tudios de Posgrado y Recursos Humanos



La Paz, Baja California Sur, a 15 de febrero de 2021.

Los miembros del comité de tesis del estudiante ALEJANDRO ISSAC CAMARGO PÉREZ del Programa de Doctorado en el Uso Manejo y Preservación de los recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el VoBo dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio: Plagramme
- Filtros utilizados: Puntuación de similitud.
- Porcentajes de similitud:
 2%

Se muestra captura de pantalla

Riesgo de plagio MEDIO Parafrasea 0% Citas incorrecta 0% Concentración

Firmas del comité icul Álvarez Castañeda Sergio

.

Pedro Peña Garcillán

P. David Polly/

Joaquín Arroyo Cabrales

Juin E. Maldonedo Mtz

Jesús E. Maldonado



Av. Instituto Politécnico Nacional No. 195, Playa Palo de Santa Rita Sur, CP. 23096, La Paz, B.C.S., México. Tel: (52) 612 123 8484 www.cibnor.gob.mx

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Director de Tesis

> Dr. P. David Polly Indiana University Co-Tutor de Tesis

Dr. Pedro Peña Garcillán Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Co-Tutor de Tesis

> Dr. Jesús E. Maldonado Smithsonian Conservation Biology Institute Co-Tutor de Tesis

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales Instituto Nacional de Antropología e Historia Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda Dr. P. David Polly Dr. Pedro Peña Garcillán Dr. Jesús E. Maldonado Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Jurado de Examen

Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda Dr. P. David Polly Dr. Pedro Peña Garcillán Dr. Jesús E. Maldonado Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Suplentes

Dra. Patricia Cortés Calva Dra. Alina Gabriela Monroy Gamboa

Resumen

Las musarañas desérticas del género Notiosorex son un grupo de cuatro especies con pocas características morfológicas distintivas. De hecho, una de las especies, N. cockrumi fue reconocida usando exclusivamente marcadores genéticos. En las primeras clasificaciones, estas las musarañas fueron descritas como una única especie, N. crawfordi. Nuevas especies vivientes y fósiles de Notiosorex han sido distinguidas, y actualmente se conoce que N. crawfordi forma parte de un grupo de especies con altos niveles de diferenciación genética a lo largo de su distribución en Norteamérica. Para clarificar el estado taxonómico de Notiosorex y dilucidar la sistemática de las especies del género, se analizaron especímenes de las especies actuales y extintas, incluyendo material recién recolectado y otras áreas cercanas a las localidades tipo. Se realizó una reconstrucción filogenética utilizando los genes mitocondriales Citocromo b (Cytb; 1,140 pb) y Citocromo c oxidasa subunidad I (COI; 542 pb) y el nuclear intrón 7 de fibrinógeno beta (β -fib I7; 385 pb). Los análisis se apoyaron con morfometría geométrica para evaluar la variación de forma de la mandíbula y del cráneo entre especies. Los análisis moleculares y morfológicos muestran topologías prácticamente idénticas, ubicando a las poblaciones al oeste del Río Colorado en un clado diferenciado con valores altos probabilidad. El filogrupo formado por las poblaciones de California y la península de Baja California presenta distancias genéticas entre 12.46 – 15.58% entre poblaciones del oeste y este del Río Colorado. Estos resultados soportan la existencia de una especie politípica no descrita al oeste del Río Colorado.

Palabras clave: filogenética, nomenclatura, paleontología, taxonomía, zonas áridas.

ORCID: 0000-0001-6572-4112

Vo. Bo. Dr. Sergi Ticul Álvarez Castañeda

Director de Tesis

Summary

The desert shrews of the genus *Notiosorex* are a group of four species with few distinctive morphological features. In fact, one of the species, N. cockrumi, was recognized exclusively using genetic markers. In the earliest classifications, these shrews were described as a single species, N. crawfordi. New living and fossil species were later distinguished, and N. crawfordi is now recognized as one member of a group of species with high levels of genetic differentiation throughout their distribution in North America. To clarify the taxonomic status of Notiosorex and to elucidate the systematics of the species of the genus, specimens of current and extinct species were analyzed, including recently collected material from areas close to the original type localities. A phylogenetic reconstruction was performed using the mitochondrial genes Cytochrome b (Cytb; 1,140 bp) and Cytochrome c oxidase subunit I (COI; 542 bp) and the nuclear intron 7 of fibrinogen beta (β -fib I7; 385 bp). The analyses were supported by geometric morphometry to evaluate the variation in the shape of the jaw and skull between species. The molecular and morphological analyses yielded similar topologies, both placing the populations west of the Colorado River in a differentiated clade with high probability values. The phylogroup formed by the populations of California and the Baja California peninsula show genetic distances between 12.46 – 15.58% between populations west and east of the Colorado River. These results suggest the existence of a previously unrecognized polytypic species west of the Colorado River.

Key words: arid zones, nomenclature, paleontology, phylogenetics, taxonomy.

ORCID: 0000-0001-6572-4112

Vo. Bo. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda

Director de Tesis

Dedicatoria

A mis padres, a mis hermanas,

A Luciana, Leonardo y Sofia.

A la magia de las musarañas.



Agradecimientos

Al programa de Posgrado del Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste, S. C. por todo el apoyo y facilidades para formarme como Doctor en Ciencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención y beca de movilidad al extranjero (CVU 579618).

Al Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda por dirigir esta tesis, por apoyarme, y compartir su experiencia.

Al Dr. David Polly por todo el apoyo que me ha brindado y las facilidades durante mi estancia de investigación en la Universidad de Indiana.

A mis Co-Tutores Dr. Pedro Peña Garcillán, Dr. Jesús E. Maldonado, y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por todos los conocimientos que me compartieron durante este proceso de formación profesional.

A la Southwestern Association of Naturalist (SWAN) por el premio para investigación estudiantil "Howard McCarley" en 2018 y 2020, y el premio estudiantil para viaje "Bruce Stewart".

A la American Society of Mammalogist (ASM) por el premio "Latin American Student Field Research".

A El Colegio de Sinaloa por la beca de disertación doctoral "Dr. Hugo Aréchiga Urtuzuástegui", y al M. en C. Carlos Zazueta por su amabilidad y disposición.

Al Dr. Arthur H. Harris, curador de la colección de mamíferos de la Universidad de Texas en El Paso (UTEP) por facilitarme el acceso a los fosiles de musarañas, y a Vicky Zhuang y Verónica Gómez por las fotografías.

A los curadores y personal asociado de las siguientes colecciones científicas que facilitaron el acceso a las musarañas: John Stuhler, Texas Tech University (TTU); Jessica Light, Biodiversity Research and Teaching Collections at Texas A&M University (TCWC); Adam Routrey, University of Michigan Museum of Paleontology (UM); Robert M. Timm, The University of Kansas, Natural History Museum (KU); Celia Lopéz González, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango (CRD); Evelyn Rios, Hidalgo Rodriguez Vela, Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL); Rogelio Rosas Valdez, Universidad Autónoma de Zacatecas Colección de Vertebrados (CVMZ) y Noé González Ruiz, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI).

A la Dra. Patricia Cortés Calva representante del "Nodo CIBNOR Código de Barras" y a Griselda Gallegos Simental por el apoyo en la obtención de las secuencias de ADN.

Al personal del Departamento de Posgrado: Dra. Gracia Gómez, Lic. Osvelia Ibarra, Lic. Leticia González, Ing. Horacio Sandoval, Tania Nuñez, Adriana Franzoni, Ana María Talamantes, María Esther Ojeda, Susana Luna y psiq. Guillermo Escobedo por su compromiso y amabilidad en el trabajo que realizan en beneficio del Posgrado.

A Mayra de La Paz Cuevas y Carmen Izmene Gutiérrez Rojas por facilitar el proceso de ingreso de los ejemplares recolectados en la colección del CIBNOR, especialmente por toda la ayuda que me han brindado.

A mis amigos de la colección de mamíferos por su apoyo incondicional, a Leticia Cab por la elaboración de los mapas, Ernesto Pérez y Abraham Carranza por su apoyo en el trabajo de campo, y a Lilia López por su amistad.

Al Dr. Alejandro Maeda Martínez y al M. en C. Juan Cruzado Cortés por la donación de musarañas a la colección de mamíferos del CIBNOR, las cuales fueron muy importantes en el desarrollo de esta tesis. A Alberto Castillo por ayudarme con los dibujos, y a la Dra. Martha Esteva por facilitarme las secuencias de *Sorex*.

A la Dra. Alina Gabriela Monroy por los consejos y sugerencias para mejorar el contenido de esta tesis.

A mis amigos del Posgrado Daniela Maldonado, Abel Ramos, Esteban Velázquez y Martha Ceceña por ayudarme en momentos difíciles.

A Myriam Urias, Zareth Padilla, Kathleen Galindo y Amaia Fuertes por su apoyo constante.

A todas las personas que me han ayudado en mi formación académica y personal.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	x
Abreviaturas	xi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Tribu Notiosoricini	4
2.2 Historia natural de las musarañas desérticas	5
2.3 Taxonomía del género Notiosorex	6
2.4 Historia fósil de las especies extintas del género Notiosorex	8
3. JUSTIFICACIÓN	10
4. HIPÓTESIS	11
5. OBJETIVOS	12
5.1 Objetivo general	12
5.2 Objetivos específicos	12
6. MATERIALES Y MÉTODOS	13
6.1 Obtención de especímenes de <i>Notiosorex</i>	13
6.2 Secuencias genéticas obtenidas de GenBank	14
6.3 Extracción y secuenciación del ADN	14
6.4 Amplificación de genes mitocondriales	16
6.5 Amplificación del intrón 7 del gen betafibrinogeno	16
6.6 Alineación y edición	17
6.7 Análisis de distancias genéticas	17
6.8 Reconstrucción filogenética utilizando el método de Máxima Verosimilitud	17
6.9 Aproximación Bayesiana	17
6.10 Filogeografia de <i>Notiosorex</i>	18
6.11 Registros de las especies actuales y extintas de Notiosorex utilizados en los análisis	
morfométricos	20
6.12 Análisis de la variación mandibular entre las especies de Notiosorex	21
6.13 Análisis de la variación craneal entre las especies de Notiosorex	22
6.14 Paleofilogeografía del género Notiosorex utilizando puntos de referencia o landmarks	5.23
6.15 Delimitación de las especies de Notiosorex con distribución en la costa del Pacífico	24
6.16 Taxonomía de Notiosorex con distribución en el desierto californiano	26
6.17 Variación en la coloración del pelaje entre las musarañas del desierto Californiano	28
7. RESULTADOS	30
7.1 Registros de especímenes de <i>Notiosorex</i>	30
7.2 Filogenia mitocondrial (Cytb) del género Notiosorex	31
7.3 Discontinuidades genéticas en la distribución de Notiosorex	32
7.4 Filogenia mitocondrial (COI) del género Notiosorex	33
7.5 Filogenia nuclear (FGB) del género Notiosorex	34

7 6 Eilogeografía de Notiosorex	34
7.7 Variación en la forma de la mandíbula entre las especies de Notiosorex	36
7.8 Variación en la forma del crángo entre las especies de <i>Notiosorex</i>	
7.8 Variación en la forma del craneo entre las especies de <i>Notiosorex</i>	
7.9 Reconstruction mogenetica del genero <i>Notiosorex</i> utilizando puntos de referencia o	40
ianamarks	40
7.10 Delimitación de las especies de <i>Notiosorex</i> con distribución en la costa del Pacífico	41
7.11 Variación en el tamano del craneo y mandibula de las especies de <i>Notiosorex</i>	44
7.12 Análisis de la variación en la coloración del pelaje entre las poblaciones del desierto	
bajacaliforniano	47
7.13 Descripción taxonómica de las poblaciones de Notiosorex al oeste del Río Colorado	49
7.14 Taxonomía y nomenclatura del género Notiosorex	50
7.15 Taxonomía y nomenclatura del morfotipo de Baja California y California	53
7.16 Taxonomía y nomenclatura de la población insular de Notiosorex	55
7.17 Taxonomía de Notiosorex evotis	57
8. DISCUSIÓN	61
8.1 Historia evolutiva de las especies actuales y extintas de Notiosorex	61
8.2 Historia evolutiva de Notiosorex tataticuli	63
8.3 Historia natural y distribución de las nuevas especies descritas de Notiosorex al oeste	del
Río Colorado	64
8.4 Delimitación de especies de Notiosorex de la costa del Pacífico	66
8.5 Clasificación y evolución de las poblaciones de <i>Notiosorex</i> con distribución en la Faja	
Volcánica Transmexicana	67
8.6 Filogeografía del género <i>Notiosorex</i>	69
9. CONCLUSIONES	73
10. LITERATURA CITADA	75
11. ANEXOS	
Anexo A. Individuos de la tribu Notiosoricini examinados.	
Anexo B. Resultados de los análisis de ANOVA de los caracteres craneodentales de las	
especies de Notiosorex y tres subespecies del oeste del Río Colorado	95
Anexo C Evidencia del primer artículo	101
Anexo D. Envidencia del segundo artículo	117

Lista de figuras

Figura 1. Fragmento de mandíbula de Hesperosorex lovei en donde se destaca la ubicación de la faceta condilar superior en forma triangular. Dibujo realizado a partir del holotipo USNM 24384.

Figura 2. Espícula pterigoidea señalada en la mandíbula del paratipo Beckiasorex hibbardi. Dibujo realizado a partir del ejemplar UM 60450.5 Figura 3. Cráneos en vista dorsal de Notiosorex que ilustran las diferencias en el techo de la fosa glenoidea: en N. villai no se extiende lateralmente desde el cráneo y N. crawfordi extendiéndose lateralmente desde el cráneo (Modificado de Carraway, 2007).8 Figura 4. Representación gráfica del muestreo utilizado para capturar musarañas desérticas. Los círculos representan las trampas de caída y las líneas, las vallas de deriva......14 Figura 5. Barreras biogeográficas en la distribución actual de los grupos geográficos y las especies reconocidas de Notiosorex utilizados en la reconstrucción filogeográfica. DS = Desierto Figura 6. Localidades de las especies de Notiosorex y cuatro grupos biogeográficos incluidos en Figura 7. Landmarks utilizados en los análisis morfométricos de la mandíbula (Modificado de Figura 8. Puntos de referencia utilizados en los análisis morfométricos del cráneo (Modificado Figura 9. Localidades de los ejemplares Notiosorex con distribución en la costa del Pacífico incluidos en los análisis morfométricos. SMO=Sierra Madre Occidental. Los círculos blancos son Figura 10. Vista dorsal y ventral del cráneo y mandíbula de Notiosorex. Las medidas morfológicas: 1) longitud del rostro, 2) menor amplitud interorbital, 3) longitud condilobasal, 4) amplitud entre los segundos molares, 5) longitud del tercer diente unicúspide al tercer molar, 6) longitud del paladar, 7) longitud de los dientes unicúspides, 8) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar, 9) longitud de la apófisis coronoides al punto posterior de la faceta condilar superior, 10) altura de la apófisis coronoides, 11) altura del valle coronoideo, 12) altura del cóndilo articular, 13) longitud de la mandíbula, 14) longitud de la apófisis coronoides: punto ventral de la faceta condilar inferior, 15) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar mandibular, 16) longitud del primer diente unicúspide inferior, 17) longitud del segundo diente inferior, 18) longitud del primer molar inferior, 19) longitud del segundo molar inferior, 20) longitud del tercer molar, 21) longitud desde el cóndilo articular superior hasta el borde posterior del tercer molar y 22) profundidad del dentario a la altura del primer molar......27 Figura 11. Representación gráfica de las cuatro regiones anatómicas utilizadas para el análisis colorimétrico de Notiosorex; dorsal anterior (DA), dorsal media (DM), ventral (V), y región lateral media del cuerpo (LM)......29 Figura 12. Localidades donde se recolectaron musarañas de la Tribu Notiosoricini a partir de Figura 13. Filogenia mitocondrial (Cytb) de los géneros, Tribus, subfamilias y Familias de eulipotiflos construida utilizando el método de Máxima Verosimilitud y el modelo evolutivo

Figura 14. Filogenia mitocondrial (*Cytb*) de las especies y grupos biogeográficos de *Notiosorex*. Los valores dentro del árbol indican la probabilidad Bayesiana y arriba de la diagonal se presentan los valores de soporte del análisis de Máxima Verosimilitud. Figura 15. Filogenia mitocondrial (COI) construida utilizando el algoritmo del vecino más cercano de las especies de Notiosorex y un grupo biogeográfico del desierto californiano.......33 Figura 16. Hipótesis filogenética de Notiosorex basada en el intrón nuclear 7 del gen del betafibrinógeno (385 pb). La inferencia bayesiana muestra las probabilidades posteriores por encima de las ramas y los análisis de Máxima Verosimilitud con valores de soporte de bootstrap Figura 17. Árbol filogenético de la Máxima Verosimilitud utilizando el modelo evolutivo GTR+G+I Figura 18. Análisis de Componentes Principales de las especies Notiosorex basado en la forma Figura 19. Análisis de Variables Canónicas de las especies Notiosorex basado en la forma de la Figura 20. Análisis de Componentes Principales de las especies Notiosorex basado en la forma Figura 21. Análisis de Variables Canónicas de las especies Notiosorex basado en la forma de la mandíbula de especies vivas......40 Figura 22. Árbol de Máxima Verosimilitud de reconstrucción filogeográfica de Notiosorex basado en la forma de mandíbula de las especies vivas y fósiles......41 Figura 23. Dispersión para componentes principales (CP) de variación de forma. Desplazamiento de las gradillas de deformación correspondientes al primer y segundo CP de variación en la vista ventral. Las flechas representan la magnitud relativa de los cambios. Los puntos grises indican N. cockrumi, los puntos negros representan N. crawfordi, los triángulos negros son Notiosorex de las poblaciones de la costa del Pacífico y los triángulos blancos Notiosorex de las poblaciones de Figura 24. Análisis canónicos intraespecíficos de conjuntos de variables que trazan la variación de la forma del cráneo de Notiosorex. Variación de la forma craneal de Notiosorex trazada por análisis canónicos intraespecíficos de conjuntos de variables craneales. Los puntos grises indican N. cockrumi, los puntos negros representan N. crawfordi y los triángulos negros son Notiosorex de las poblaciones de la costa del Pacífico. N. evotis y triángulos blancos son Notiosorex de poblaciones de la provincia de la FVT......44 Figura 25. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo Notiosorex tataticuli tataticuli de Baja California Sur (CIB 23981).51 Figura 26. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo de Notiosorex tataticuli ocanai (CIB 27981) de Baja California......54 Figura 27. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo de Notiosorex tataticuli arroyoi (CIB 32011) de la isla San Martín en Baja California......56 Figura 28. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del neotipo Notiosorex evotis

Lista de tablas

Tabla 1. Lista de localidades de examinadas de Notiosorex con distribución en la costa del Tabla 2. Valores de correlación obtenidos para los caracteres morfológicos más importantes (negrita) de los primeros cinco CP para especies de Notiosorex y variables canónicas. CP = componente principal, VC = variable canónica......43 **Tabla 3.** Medidas craneodentales de las especies actuales de *Notiosorex*. La media y la desviación estándar (DE) se dan en mm.44 Tabla 4. Varianza explicada por cada uno de los componentes principales para cada variable craneodental dentro de Notiosorex del desierto californiano.47 **Tabla 5.** Porcentaje de varianza explicada del análisis canónico para variables craneodentales Tabla 6. Coeficientes de factor para las variables de color tricromáticas X, Y y Z para cada Notiosorex occidental al Río Colorado de la piel de estudio para los dos primeros ejes de CP. También se dan los valores propios y la proporción de varianza explicada. dorsal anterior (DA); Tabla 7. Descripción de la coloración de tres morfogrupos de Notiosorex al oeste del Río Colorado. Las claves de color se tomaron con los cuadros de color de suelo de Munsell (Munsell

Abreviaturas

- m.a. millones de años
- K2P Kimura 2 Parámetros
- NJ Neighbor Joining
- MV Máxima Verosimilitud
- IB Inferencia Bayesiana
- AVC Análisis de Variables Canónicas
- ACP Análisis de Componentes Principales
- PBC Península de Baja California
- FVT Faja Volcánica Transmexicana

1. INTRODUCCIÓN

Las musarañas o sorícidos están entre los grupos más antiguos de mamíferos actuales y se caracterizan esencialmente por tener un hocico alargado, bigotes sensoriales, extremidades cortas; son plantígrados y pentadáctilos con garras pequeñas, caja craneal diminuta y no presentan arcos cigomáticos [1]. Poseen un plan estructural similar al de los mamíferos primitivos y se han conservado sin cambios morfológicos evidentes por más de 45 millones de años [2,3]. Exhiben una amplia distribución geográfica y se les puede encontrar en prácticamente todo el mundo con excepción de Oceanía (Australia, Nueva Guinea y Nueva Zelanda), el extremo sur de Sudamérica y la Antártida[4]. Las especies se asocian a diferentes tipos de hábitat como bosques, selvas tropicales o desiertos, con un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta alta montaña, incluso algunas especies presentan adaptaciones a vida semiacuática [5,6].

La taxonomía y sistemática de las musarañas están aún lejos de ser resueltas. La historia evolutiva de las musarañas y su clasificación están cargadas de discusiones incluso hasta la relación entre los linajes individuales del mismo Orden en el que se les agrupa [7]. En términos de clasificación taxonómica la primera agrupación de musarañas fue dentro del Orden Bestiae, que incluía a los armadillos, cerdos, erizos, topos y marsupiales [8].

El Orden Insectivora fue propuesto por Cuvier [9] y agrupa a los sorícidos con los erizos, musarañas elefante, musarañas arborícolas, topos, tenrecs, topos dorados, desmanes, almiquíes y lémures voladores. Esta clasificación fue asignada a partir de rasgos primitivos comunes al tronco ancestral mamiferoide como; tamaño pequeño, patas plantígradas, hábitos nocturnos, dentición completa y alimentación basada en insectos. Las características artificiales de clasificación que definían al grupo hicieron que el Orden Insectivora acogiera una gran cantidad de especies divergentes, fue conocido como un "taxón cajón de sastre", el cual es un término utilizado en taxonomía para referirse a los grupos que fueron creados con motivo de catalogar a las especies que no encajan en ninguna otra clasificación [10,11].

Gregory [12] propone una nueva clasificación para las musarañas y las congrega dentro del Orden Soricomorpha, compuesto por seis familias; musarañas (Soricidae), topos (Talpidae), almiquíes (Solenodontidae) y tres familias extintas; Nesophontidae⁺, Nyctitheriidae⁺ y Geolabididae⁺. Debido a la inclusión de estas familias extintas esta clasificación fue ampliamente utilizada en la literatura paleontológica.

La presencia del ciego cólico o *caecum* fue el fundamento para dividir a los insectívoros en Menotyphla (musarañas arbóreas, musarañas elefante y lémures voladores; [13]). Lipotyphla para los restantes grupos carentes de *caecum* (erizos, topos, tenrecs, topos dorados, desmanes y almiquíes: Los lémures voladores, las musarañas arbóreas o tupayas, y las musarañas elefantes fueron luego promovidos al nivel de Orden como Dermoptera [14], Scandentia [15] y Macroscelidea [16]. Lipotyphla persistió para los grupos remanentes [11]. Reconstrucciones filogenéticas moleculares sugirieron que los lipotifos eran polifiléticos y que los topos dorados (Chrysochloridae) y tenrecs (Tenrecidae) no estaban relacionados con los otros grupos de Lipotyphla, y que este clado poseía una historia evolutiva diversificada en África. Se estableció Afrosoricidae como un nuevo Orden compuesto por estas dos familias [17].

Las clasificaciones más recientes ubican a las musarañas en el Orden Eulipotyphia junto con los erizos (Erinaceidae), topos (Talpidae) y almiquíes (Solenodontidae). Agrupación que ha sido consistente con la mayoría de las filogenias moleculares [18,19].

El origen del Orden Eulipotyphla se remonta a la era del Mesozoico (aproximadamente 76 m.a.) y su diversificación empezó cuando la familia Talpidae divergió de la familia Solenodontidae, conteniendo a estos últimos como grupo basal; es decir, se separaron más tempranamente que otros eulipotiflos (71 m.a.). Posteriormente, en el límite del periodo Cretácico y del Paleógeno (65 m.a.) ocurrió la división de los erizos (Erinaceidae) y las musarañas (Soricidae; [20]).

La familia Soricidae es la tercera familia de mamíferos con mayor número de especies, incluye tres subfamilias; Crocidurinae, Myosoricinae y Soricinae con 26 géneros y 440 especies [21,22]. La sistemática de la familia Soricidae fue definida principalmente por características del cráneo y dentarias de especies existentes y fósiles. A partir de esta clasificación han sido propuestas varias hipótesis del origen, evolución y dispersión de las musarañas entre las tribus y los géneros de sorícidos [23,24]. Las subfamilias actuales se empezaron a originar durante la época del Eoceno, siendo las subfamilias Soricinae y Crodidurinae las últimas en aparecer (38 m.a.; [18,20]).

Las musarañas se clasifican dentro de subfamilia Soricinae y debido a la amplia diversidad de especies es utilizado el término Tribu para agrupar taxones de acuerdo al número de caracteres en común [23]. Una Tribu es un rango superior al de género y debajo de subfamilia, pero sin valor taxonómico, [25]. En Norteamérica las musarañas se agrupan en cinco Tribus: Anourosoricini, Blarinelli, Blarinini, Notiosoricini y Soricini, y aparecieron por primera vez durante el Eoceno Medio [23]. Desde su aparición se ha registrado ampliamente la existencia de especies actuales y fósiles de musarañas, con excepción de Sudamérica, de donde no se cuenta con evidencia de registro fósil, por lo que se considera que su colonización es reciente [2].

La Tribu Anourosoricini [26] está constituida por el género *Anouroneomys*, con dos especies fósiles que existieron desde mediados del Mioceno (16 m.a.). La Tribu Blarinelli comprende a tres géneros extintos: *Alluviosorex*, *Anchiblarinella* y *Parydrosorex*, presentes desde el Mioceno hasta comienzos del Plioceno (15 m.a.; [26]). Hutchison [27] describió la especie *Alluvisorex chasseae*, que está relacionada directamente con las musarañas desérticas de los géneros *Hesperosorex* y *Notiosorex* (Tribu Notiosoricini). Sin embargo, los dos registros existentes carecen del extremo dentario posterior.

Blarinini es la Tribu que presenta mayor diversidad de especies en Norteamérica, se ha registrado desde comienzos del Mioceno (16 m.a.) y se encuentra comprendida por los géneros: *Adeloblarina*[†], *Blarina*, *Cryptotis*, *Paracryptotis*[†] y *Tregosorex*[†]. Solamente *Cryptotis* se distribuye en Sudamérica. La Tribu Soricini presenta registros en Norteamérica que contienen al género *Antesorex*[†] de principios del Mioceno (24 m.a.), *Planisorex* de finales del Plioceno (2.5 m.a.) y *Sorex* con registros que van desde finales del Mioceno (11 m.a.) hasta la actualidad, siendo además uno de los géneros mayor diversidad de especies dentro de la Clase Mammalia, con 77 especies actuales [22].

2. ANTECEDENTES

2.1 Tribu Notiosoricini

Los linajes dentro de la Tribu Notiosoricini son exclusivos de Norteamérica. La Tribu está formada por cuatro géneros; dos de ellos son conocidos a partir de registros fósiles (*Beckiasorex* y *Hesperosorex*) y dos con registros recientes (*Megasorex* y *Notiosorex*). El registro más antiguo de las especies de la Tribu es de finales del Mioceno (11 m.a.) y todas las especies presentan adaptaciones a las zonas áridas y semiáridas [28]. El registro más antiguo es del estado de Wyoming, EE. UU., y desde entonces, los registros se han ido encontrando posteriormente hacia el sur, desde California, Nevada a Texas hasta el sur de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), en Hidalgo [2].

Hesperosorex lovei es conocida solamente por el holotipo al este de Wyoming en EE.UU., de mediados del Plioceno (7 m.a). Presenta la distribución más boreal de la Tribu Notiosoricini y se caracteriza por la presencia de ligera pigmentación en el primer y segundo molar, faceta condilar superior de forma triangular y punta de apófisis o proceso coronoide espatulada y ligeramente inclinada anteriormente (Fig. 1; [23,29]).



Figura 1. Fragmento de mandíbula de *Hesperosorex lovei* en donde se destaca la ubicación de la faceta condilar superior en forma triangular. Dibujo realizado a partir del holotipo USNM 24384. Dalquest [30] describe a *Beckiasorex hibbardi* a partir del holotipo y dos paratipos con distribución en Beck Ranch, en el centro de Texas, a principio del Plioceno (4 m.a.). *Beckiasorex* se caracteriza por la presencia de la espícula pterigoidea y presenta una morfología similar a la de *Notiosorex* (Fig. 2: [30]).



Figura 2. Espícula pterigoidea señalada en la mandíbula del paratipo *Beckiasorex hibbardi*. Dibujo realizado a partir del ejemplar UM 60450.

Merriam [31] describió a la especie *Notiosorex gigas* con localidad tipo en Jalisco, basado en la forma del cráneo y fórmula dental. Posteriormente, esta especie se excluyó del género *Notiosorex* y se describió a la especie *Megasorex* gigas [31]. Las características distintivas son mayor tamaño, cráneo arqueado que se eleva ligeramente por encima del rostro, falta de pigmentación dental, y distribución en el suroeste de México, en los estados de Nayarit, Jalisco, Guerrero, Colima y Oaxaca [32]. Basado en un estudio de aloenzimas, George [33] sugirió una relación más cercana de *Megasorex* con *Neomys* (perteneciente a la Tribu Neomyini) que respecto a *Notiosorex*. En contraste, Ducommun et al. [34] encontraron una mayor similitud en la morfología del pelo entre *Megasorex* y *Notiosorex* que con *Neomys*, y sugirió que *Megasorex* y *Notiosorex* deben tratarse como géneros distintos. Reconstrucciones filogenéticas del gen mitocondrial Citocromo *b* (*Cytb*) han apoyado la monofilia entre *Megasorex* y *Notiosorex*.

2.2 Historia natural de las musarañas desérticas

Las musarañas del género *Notiosorex* se distribuyen por el suroeste de EE. UU. y el norte y centro de México, en altitudes de 0 a 2,080 msnm. Son totalmente terrestres y no realizan excavaciones [36]. La distribución de *Notiosorex* incluye entornos muy variables y las especies se caracterizan por la capacidad de sobrevivir en las zonas áridas de Norteamérica como resultado de adaptaciones morfológicas que les han permitido prosperar en áreas prácticamente inhabitables para otras musarañas, donde la aridez es extrema, y en algunos casos no existe agua disponible [28,34,37].

La distribución de las especies del género *Notiosorex* aún no se comprende claramente debido a la escasez de especímenes en colecciones científicas, y la mayoría de esos registros se han

recolectado accidentalmente o recuperados a partir de egagrópilas. En consecuencia, hay poca información respecto a la ecología del mamífero más pequeño de los desiertos norteamericanos. Aunque se captura con mayor frecuencia en matorrales desérticos también se conocen registros de praderas, bosques de pino encino y chaparrales. *Notiosorex* es el único género en Norteamérica que habita zonas áridas y semiáridas [38], y es uno de los géneros de mamíferos más raros del suroeste de EE. UU. y México [36].

Estudios en cautiverio de individuos procedentes de Arizona revelan que las crías nacen a final del verano, y las crías que viven hasta 40 semanas en un mismo nido [39]. Al nacer, las crías son ciegas, sin pelo, con los dedos de los patas delanteros y traseros desarrollados, pero aún sin garras y las orejas no se distinguen. A los tres días, todos los dedos de las patas traseras tienen garras pequeñas, las vibrisas del hocico son más largas y miden menos de dos milímetros, las orejas son visibles, la piel está muy arrugada y un pequeño remanente del cordón umbilical aún permanece. A los once días, pierden el color rosado y el pelo es mucho más grueso sobre el cuerpo y las crías aún permanecen completamente dentro de la madriguera. A los cuarenta días presentan el tamaño de un adulto, y están completamente cubiertos de pelo, se alimentan activamente por sí mismos fuera del nido. El crecimiento del cuerpo y del cráneo se mantiene constante durante el resto de vida, algo de peso adicional se obtiene durante el desarrollo de la adultez y ciertas suturas en el cráneo se cierran y los dientes se desgastan [39].

Las observaciones sobre la dieta de *Notiosorex* documentan el consumo de artrópodos de los Órdenes Araneae y Scorpionida [40–42]. El comportamiento en cautiverio de dos adultos de *Notiosorex* capturados en Baja California Sur, México, muestra que las presas se paralizan al ser mordidos por las musarañas, lo que ha sugerido que *Notiosorex* podría tener algún tipo de toxina en la saliva que le permite cazar con mayor eficacia [42]. La presencia de toxinas en la saliva ha sido encontrada en otras cuatro especies de eulipotiflos [43]. Las toxinas se producen en las glándulas salivales parótidas y submaxilares y son suministradas a la presa a través de mordeduras en el cuerpo [44].

2.3 Taxonomía del género Notiosorex

Notiosorex crawfordi fue descrita por Coues [45] con el nombre de Sorex (Notiosorex) crawfordi, con localidad tipo en Fort Bliss (cercana a El Paso, Texas, EE. UU.). En la descripción original de

N. crawfordi se señala que son musarañas pequeñas, orejas externas visibles y cola corta de menos de la mitad de la longitud de cabeza y cuerpo, con 28 dientes, dientes anteriores ligeramente puntiagudos y de color naranja a rojizo, molares sin pigmentación, tres dientes unicúspides formando una serie uniforme, y el tercer diente unicúspide de más de la mitad del tamaño que el segundo.

En el mismo trabajo de Coues [45] describe a *N. c. evotis* a partir de un individuo que fue colectado en Mazatlán, Sinaloa. Coues [45] le asignó un número de catálogo del Museo Nacional de Historia Natural, Smithsonian (USNM 9066), pero el espécimen no se encuentra en la colección y no se tiene identificado su paradero. No obstante, Dobson [46] ilustró independientemente los dientes de un espécimen de lo que llamó *N. crawfordi* de Mazatlán, localidad tipo de *N. c. evotis*. Basado en esta ilustración Merriam [31] consideró la validez de esta subespecie y cita que "los dientes están más compactos que en *N. crawfordi*, y el segundo o medio unicúspide más pequeño, siendo de altura intermedia entre el primero y tercero, en *N. crawfordi* el primero y el segundo esencialmente igual". Mientras no se dispusiera de otro material que no fuera la ilustración de Dobson, la relación *N. c. evotis* fue incierta, hasta la revisión morfométrica de 36 especímenes de la costa del Pacífico en México, y se postula la validez específica de *N. evotis* con base en un análisis de mediciones cráneo-dentales y la aplicación de una función discriminante [47].

Findley [48] revisa la taxonomía de tres individuos de *Notiosorex* de Tamaulipas, registros del margen oriental del área de distribución en México; sin embargo, la asignación taxonómica de estos individuos se establece dentro de *N. crawfordi* por "motivos geográficos". Posteriormente Álvarez [49] identificó a estos individuos como *N. crawfordi*, pero indica que "cuando se disponga de una muestra mayor, probablemente se encontrará que *N. crawfordi* del noreste de México representa una nueva especie". Schmidly y Hendricks [50] examinaron todos los especímenes anteriormente mencionados y los mantuvieron dentro de *N. crawfordi* porque era "el nombre que se aplica actualmente a las musarañas del desierto en Texas y en el norte de México".

Fue hasta la revisión de Carraway y Timm [47] que los tres individuos de la Sierra Madre Oriental fueron propuestos a nivel específico, y describen a la especie como *N. villai* basándose en diferencias morfológicas en la fosa glenoidea, en *N. villai* se extiende lateralmente más allá de la curvatura del cráneo cuando se ven desde la parte dorsal (Fig. 3). Los registros de *N. villai* son escasos y solamente se conoce la serie tipo, se desconoce su posición filogenética, no obstante, es la única especie del género que presenta una diferencia morfológica evidente.



Figura 3. Cráneos en vista dorsal de *Notiosorex* que ilustran las diferencias en el techo de la fosa glenoidea: en *N. villai* no se extiende lateralmente desde el cráneo y *N. crawfordi* extendiéndose lateralmente desde el cráneo (Modificado de Carraway, 2007).

Con base en secuenciación del gen mitocondrial Citocromo *b* y de un intrón del fibrinógeno beta nuclear, Baker et al. [51] describieron una nueva especie: *N. cockrumi*, cuya distribución geográfica incluye tres localidades, la localidad tipo es al sur de Arizona, EE. UU. y dos registros más de la región central del Desierto de Sonora, México. Los autores no describen características morfológicas para diferenciarla de *N. crawfordi* y la consideran como una especie críptica. Los límites de la distribución de *N. cockrumi* tampoco se encuentran definidos.

Evidencia procedente de análisis genéticos ha sugerido la posibilidad de una quinta especie de *Notiosorex* existente en la península de Baja California, México debido a las discontinuidades genéticas encontradas entre las poblaciones [35,51,52].

2.4 Historia fósil de las especies extintas del género Notiosorex

Notiosorex posee un registro fósil ampliamente distribuido que consta de cuatro especies extintas. Carraway [28] examinó 811 registros fósiles depositados en colecciones paleontológicas que estaban identificados como *N. crawfordi* y nombró dos nuevas especies basándose en diferencias encontradas en la forma de las mandíbulas. No reconoce registros fósiles de la especie *N. crawfordi*.

Notiosorex harrisi es la especie más pequeña del género y su primer registro fósil se identifica a finales del Mioceno en el noreste de Arizona, EE. UU. Se distribuye en los depósitos de Wisconsin y Holoceno de Nuevo México en EE. UU. y hay registros de Pleistoceno / Holoceno del sur de Chihuahua, México; los primeros registros de esta especie la identificaron como *N. crawfordi* [53].

Notiosorex jacksoni fue descrita por Hibbard [32] y menciona que sus dientes son más generalistas y menos especializados que otras especies del género, con ocurrencias fósiles en EE.UU., en el Plioceno de Kansas y el Pleistoceno de California [54]. *N. repenningi* es la especie fósil con la mandíbula más grande del género y se conoce solamente de su localidad tipo en Chihuahua, México, de principios del Plioceno [55].

Notiosorex dalquesti es la especie fósil más reciente y ampliamente distribuida, con presencia en Arizona, California, Chihuahua, Kansas, Nevada, Nuevo México, Nuevo León, Oklahoma, Texas y Zacatecas desde California hasta Kansas hacia el sur hasta Nuevo León y Zacatecas; sus registros comprenden desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno [28].

3. JUSTIFICACIÓN

Los análisis moleculares han indicado la posibilidad de una especie diferenciada de Notiosorex con distribución en la península de Baja California, México [35,52,56]. Sin embargo, la variación morfológica en las poblaciones de Baja California no ha sido detectada porque las diferencias son mínimas o difíciles de evaluar utilizando pocos individuos [47]. Las primeras clasificaciones de las musarañas desérticas se incluían dentro de N. crawfordi. Actualmente, se han descrito nuevas especies vivientes y fósiles de Notiosorex: N. villai [47], N. cockrumi [51], N. dalquesti y N. harrisi [28]. Por lo tanto, se ha hecho evidente que N. crawfordi es parafilético y tiene altos niveles de diferenciación genética a lo largo de su distribución en Norteamérica [56]. No se conocen los límites entre las especies del género y se han documentado registros de musarañas en simpatríade la costa del Pacífico, aunado a una posible hibridación entre las especies de esta región. Para clarificar el estado taxonómico de Notiosorex y dilucidar la sistemática de las especies del género se analizaron especímenes de las especies actuales y extintas, incluyendo material recién recolectado y otras áreas cercanas a las localidades tipo. Los estudios de las relaciones evolutivas entre las especies biológicas o taxones ampliamente distribuidos en los desiertos como las musarañas del género Notiosorex constituyen una herramienta idónea en un contexto evolutivo para documentar patrones biogeográficos, procesos demográficos históricos como expansión y contracción poblacional, barreras geográficas que promueven la especiación, extinción y eventos de vicarianza. En este contexto, el estudio de la sistemática del género Notiosorex permitirá entender la dinámica de los procesos evolutivos que causan la diversidad de especies contenidas dentro del género, clarificar la taxonomía de las especies conocidas y describir nuevos taxones.

4. HIPÓTESIS

A través del tiempo, las poblaciones de *Notiosorex* han estado sometidas a procesos de expansión y contracción en el espacio geográfico de su distribución. Estos procesos demográficos históricos, aunados a la formación de barreras geográficas, generan procesos evolutivos en las especies actuales y extintas. La hipótesis cierta verificar es que el género *Notiosorex* sería parafilético, es decir, sus poblaciones no comparten el mismo ancestro común inmediato y existen taxones no descritos dentro del complejo de especies *N. crawfordi*.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Evaluar las relaciones evolutivas y taxonómicas entre las especies de Notiosorex.

5.2 Objetivos específicos

- 1. Realizar una reconstrucción de la historia evolutiva de *Notiosorex* utilizando dos genes mitocondriales (*Cytb* y *COI*), y el nuclear betafibrinógeno 7 (*FGB*–17).
- 2. Comparar la mandíbula y el cráneo de las especies actuales y extintas del género *Notiosorex* utilizando puntos geométricos, para realizar una reconstrucción filogenética.
- 3. Clarificar la taxonomía y nomenclatura de las poblaciones de *Notiosorex* al noroeste de su distribución geográfica.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Obtención de especímenes de Notiosorex

Se realizaron expediciones en 22 localidades ubicadas dentro de la distribución mexicana de *Notiosorex*, en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa y Nayarit (Fig. 4). Para la colecta de musarañas se realizaron tres tipos de métodos. En el primero se utilizaron trampas tipo Sherman, tradicionalmente utilizadas para el muestreo de mamíferos terrestres pequeños. Las trampas Sherman fueron cebadas con una mezcla de avena y sardina y colocadas rodeando parches de vegetación o troncos podridos y en hojas de palmeras, los cuales pueden servir como refugio para las musarañas. En cada una de las localidades se utilizaron 240 trampas/noche durante cinco noches en cada localidad. En el caso de la población de *Notiosorex* con distribución en la isla San Martín, Baja California, el muestreo fue complementado con 40 trampas de golpe tipo Víctor durante la misma cantidad de noches, debido a que el único registro insular fue colectado utilizando este tipo de trampas [57].

Se implementó una técnica de muestreo con trampas de caída o *pitfall* utilizando cinco cubetas plásticas de un galón (3.76 lts). Las trampas fueron colocadas utilizando vallas de deriva formadas por cinta negra de plástico de aproximadamente 5 m de largo por 15 cm de ancho, dependiendo de las condiciones de la vegetación en algunos sitios éstas fueron más cortas (de hasta 1 m). Fueron colocadas en sitios con las mismas características de las trampas convencionales. La primera cubeta fue colocada en el centro y las otras cuatro a los extremos de un pentágono (Fig. 4).

En cada localidad se colocaron cuatro estaciones de muestreo, en la mitad de las estaciones se agregaron escorpiones vivos recolectados en la misma localidad, a modo de carnada o cebo. Los escorpiones fueron localizados con una lámpara de luz ultravioleta o luz negra debido a que la cutícula de sus exoesqueletos presenta propiedades de fluorescencia [58] y colectados manualmente utilizando pinzas entomológicas. Además se usaron como atrayentes, otros artrópodos que cayeron en las cubetas fueron mantenidos vivos en estas dos estaciones, y al sexto día todos los individuos que no fueron consumidos por las musarañas fueron liberados en el mismo sitio.



Figura 4. Representación gráfica del muestreo utilizado para capturar musarañas desérticas. Los círculos representan las trampas de caída y las líneas, las vallas de deriva.

Las cuatro estaciones de muestreo fueron revisadas cubeta por cubeta dos veces diariamente, en la mañana y en la noche. Cuando los individuos se encontraron vivos fueron sacrificados siguiendo las recomendaciones de la Asociación Americana de Mastozoología [59]. De cada musaraña colectada se obtuvieron las medidas somáticas convencionales: longitud total, longitud de la cola vertebral, longitud de la pata posterior derecha, longitud de la oreja en milímetros y el peso total en gramos. Los ejemplares fueron taxidermizados, y adicionalmente se conservaron cráneos, mandíbulas, esqueletos y tejidos para su ingreso permanente en la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB).

6.2 Secuencias genéticas obtenidas de GenBank

Con motivo de evaluar la posición filogenética del género *Notiosorex* con respecto a otros eulipotiflos se utilizaron secuencias del gen mitocondrial *Cytb* (800 pb) de los géneros: *Anourosorex* [60], *Blarina* [61], *Blarinella* [62], *Chimarrogale* [63], *Chodsigoa*, *Crodicura* [60], *Cryptotis* [64], *Episoriculus* [60], *Erinaceus* [65], *Hemiechinus* [66], *Megasorex* [60], *Mesechinus* [66], *Mogera* [67], *Solenodon* [68], *Sorex* [69,70], *Soriculus* [71] y *Suncus* [60]. Se utilizaron dos secuencias de 802 pares de bases (pb) de *Notiosorex* con distribución en Zacatecas [72].

6.3 Extracción y secuenciación del ADN

Se aisló ADN utilizando el protocolo de Aljanabi y Martínez [73]. Para la extracción se colocaron de ~30 a 100 mg de tejido muscular de *Notiosorex* en un tubo Eppendorf de 1.5 ml. El tejido

muscular fue preservado en alcohol y posteriormente se eliminó este contenido colocándolos en una centrífuga de vacío a 30 °C durante 10 minutos. Se adicionaron 500 µL de buffer de lisis (100 nM NaCl; 50 mM Tris pH 8.0: 100 Mm EDTA; 1% SDS) y se añadieron 20 µL de proteinasa K (solución stock de 10 mg/mL; Sigma No. Cat. P2308). Se homogenizó el tejido en partículas finas y se incubó en baño María a 65°C por tres horas, hasta que el tejido quedó lisado. Se agregaron 200 µL de NaCl saturado (~6M) y se agitó vigorosamente por 5 minutos para posteriormente incubar en baño de hielo durante 10 minutos. La mezcla se centrifugó a 11200 ×g durante 10 minutos y se transfirieron 500 µL del sobrenadante a un microtubo limpio. Se adicionaron 350 µL de cloroformo: alcohol isoamílico (24:1), y se agitó vigorosamente por aproximadamente 5 minutos.

La mezcla se centrifugó a 21,952 xg durante 5 minutos, 500 μ L del sobrenadante fueron transferidos a un microtubo limpio. Adicionando 1,000 μ L (2 volúmenes) de etanol al 100% y se mezcló por inversión, se llegó a apreciar una turbidez en la mezcla (ADN), en este paso se dejó reposar por una noche a -20 °C. Posteriormente, se centrifugó la mezcla a 21,952 xg durante 10 minutos y se decantó el etanol. Se agregaron 500 μ l de etanol al 80% y la mezcla se agitó en vórtex, seguido por un centrifugado a 21,952 xg durante 5 min. Se decantó el etanol y se secó en centrífuga de vacío a 30°C durante 5 a 10 min. Ya obtenido el ADN se disolvió en 100 μ L de agua destilada y almacenado a -20 °C.

En el caso de *N. villai* se realizó extracción de ADN del paratipo (KU 54933) a partir de 5 mg de hueso pulverizado de las falanges diluido en 180 µl de buffer de lisis y 20 µl de proteinasa K, y se incubó con agitación durante 6 horas a 56 ° C. Posteriormente, se agregaron 200 µl de buffer AL y 200 µl de etanol al 100% con agitación durante 10 s. Para la extracción de pequeños fragmentos de se utilizaron columnas siguiendo el protocolo del kit comercial QIAquick DNeasy[®].

El ADN obtenido fue visualizado en geles de agarosa. Para la preparación de los geles se pesó la agarosa de acuerdo a la concentración deseada (1% para la extracción de ADN; 1.5% para PCR). Se calentó en horno de microondas hasta que la agarosa se fundió completamente (aproximadamente un minuto) y se añadió una gota de bromuro de etidio para obtener una concentración final de 10 μg/mL. La mezcla se vertió sobre un molde y se acomodó el peine, se

dejaron solidificar los geles aproximadamente de 10 a 15 minutos, y se colocaron en una cámara de electroforesis, la cual se llenó con buffer TBE 1X. Las muestras se mezclaron con el buffer de carga y fueron colocadas una en cada pozo. Se conectaron los cables a la cámara de electroforesis y a la fuente de poder. Se ajustó el voltaje a 110 V y se dejó correr durante 1 hora. Una vez contenido el producto deseado dentro del gen, se utilizó un transiluminador de luz UV para visualizar el ADN.

6.4 Amplificación de genes mitocondriales

Una vez extraído el ADN se amplificaron genes mitocondriales, el primero fue el gen Citocromo *b* (*Cytb* 800 pb), las condiciones especificadas en el termociclador fueron: desnaturalización a 93 °C por 2 min, alineamiento a 45 °C durante 1.5 min, y extensión a 72 °C durante 2 min por 32 ciclos de doble cadena y 35 ciclos para la amplificación de una sola cadena utilizando los cebadores MVZ05 y MVZ16 siguiendo las condiciones descritas en Smith y Patton [74].

El gen Citocromo oxidasa subunidad I (*COI*, 567 pb) con los cebadores LCLCO1490/HCO2198 siguiendo la metodología propuesta por Ivanova et al. (2007), basada en desnaturalización a 94 °C por 2 min, alineamiento a 52 °C durante 40 segundos, y extensión a 72 °C durante 2 min por 30 ciclos de doble cadena y 30 ciclos para la amplificación de una sola cadena por 10 min. Debido a que el ADN de *N. villai* se obtuvo a partir de las falanges del paratipo (KU 54933) recolectado en 1953, se obtuvieron fragmentos muy pequeños de ADN (~ 400 pb) y solamente se amplificó un fragmento de ~ 343 pb del gen *COI* con el cebador dgLCO-1490/dgHCO-2198 [75].

6.5 Amplificación del intrón 7 del gen betafibrinogeno

Para el locus 7 del intrón del betafibrinógeno nuclear se siguieron las condiciones logradas por Wickliffe et al. [76] y los cebadores β -fib I7L/ β -fib I7U con una desnaturalización 94 °C por 2 min, alineamiento a 54 °C durante 40 segundos, y extensión a 72 ° durante 2 min. Los amplicones de PCR se limpiaron usando el kit de purificación de PCR QIAquick[®] [77], y las plantillas se secuenciaron en ciclo en ambas direcciones usando la química del terminador Big Dye (Applied Biosystems Inc.). En todos los casos se usó el secuenciador ABI 3730[®] (Applied Biosystems).

6.6 Alineación y edición

Las secuencias de los genes mitocondriales y el nuclear fueron obtenidas mediante una revisión de los electroferogramas de cada fragmento amplificado, utilizando el programa BioEdit versión 7.0.7.0 [78]. Las secuencias se verificaron manualmente y se tradujeron en aminoácidos para verificar la presencia de codones de parada y para confirmar la alineación de las secuencias genéticas.

6.7 Análisis de distancias genéticas

Una vez alineadas las secuencias se analizaron las distancias entre las secuencias genéticas de cada marcador molecular a partir de los modelos de sustitución de nucleótidos Jukes Cantor (JC; [79]); Kimura 2 Parámetros (K2P; [79]), y las distancias *p*. Las distancias genéticas entre las especies de *Notiosorex* se calcularon con el programa MEGA 10.1.7 ([80].

Se realizó una filogenia local de la Tribu Notiosoricini utilizando el algoritmo del vecino más cercano o *Neighbor Joining* (NJ), el cual se basa en una matriz de distancias genéticas para construir un árbol con base en la similitud de secuencias [81].

6.8 Reconstrucción filogenética utilizando el método de Máxima Verosimilitud

Para la reconstrucción de la filogenia de los linajes recientes dentro de *Notiosorex* todos los árboles fueron enraizados utilizando a *Megasorex gigas* por pertenecer ambos a la Tribu Notiosoricini [35]. Los modelos de sustitución más apropiados para el conjunto de datos (secuencias mitocondriales y nucleares) se determinaron utilizando el criterio de información de Akaike(AiC; [82]) implementado en el programa jModelTest 2.1.1 [83]. Los análisis de Máxima Verosimilitud (MV; [84]) se ejecutaron en PAUP ver. 4.0b10 [85], utilizando una búsqueda heurística con 1,000 réplicas. La confiabilidad se evaluó usando cada una de las tres posiciones de cada codón por separado mientras se empleaban pesos iguales y soporte nodal usando *Bootstrapping* no paramétrico.

6.9 Aproximación Bayesiana

Las reconstrucciones basadas en Inferencia Bayesiana exploran un espacio filogenético cuyas dimensiones se establecen en función del número de topologías, ramas y parámetros del modelo de sustitución. Los análisis bayesianos se realizaron en el programa MrBayes ver. 3.0b4 [86], usando cuatro corridas separadas con simulaciones de Monte Carlo de cadena de Markov

partiendo de un árbol aleatorio. Se permitió que cada ejecución durara 20 millones de generaciones, muestreando a intervalos de 1,000 generaciones. El primer 25% de las muestras fueron descartadas y los árboles muestreados remanentes se analizaron para obtener la probabilidad posterior de cada nodo. La confiabilidad se evaluó usando cada una de las tres posiciones de codón por separado mientras se aplicaban pesos iguales y soporte nodal usando *Bootstrapping* no paramétrico.

6.10 Filogeografia de Notiosorex

Las poblaciones de *Notiosorex* se agruparon de acuerdo a provincias biogeográficas, adicionalmente de las especies conocidas se formaron dos filogrupos de *Notiosorex a posteriori*. El filogrupo del Desierto Californiano se sitúa en el noroeste de la distribución geográfica del género, correspondiente a los estados de California, Baja California y Baja California Sur; limita al este con el Río Colorado y se extiende hasta el límite sur de la península en la región del Cabo, Baja California Sur. El filogrupo del Desierto Sonorense es afín al Desierto de Sonora como su nombre lo indica, los límites de este grupo no se encuentran definidos. El del Desierto de Chihuahua se delimita por el río Grande al sureste y por las Montañas Rocosas al noroeste. El de la FVT se encuentra limitado por el río Conchos y el río Grande al norte, la FVT al sur, la Sierra Madre Oriental al este y la Sierra Madre Occidental al oeste. El filogrupo de la Costa del Pacífico presenta un área delimitada por el río Fuerte y la Sierra de Barobampo al norte, la FVT al sur y la Sierra Madre Occidental al este. El filogrupo de la Provincia Tamaulipeca limita con el río Grande al norte y la Sierra Madre Oriental al oeste y sur (Fig. 5).



Figura 5. Barreras biogeográficas en la distribución actual de los grupos geográficos y las especies reconocidas de *Notiosorex* utilizados en la reconstrucción filogeográfica. DS = Desierto Sonorense, SMOC = Sierra Madre Occidental, SMO = Sierra Madre Oriental. P

La historia filogeográfica de las especies actuales de *Notiosorex* se exploró con los genes mitocondriales *Cytb* y *COI* en el programa ARLEQUIN versión 3.5.1.3 [87] y se empleó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA; [88]) para investigar cómo se divide la variación genética entre grupos de poblaciones, entre poblaciones y entre individuos dentro de las poblaciones. En este mismo programa se implementó un análisis de las diferencias pareadas de las secuencias (*mismatch*), el cual permite hacer inferencias de eventos demográficos antiguos ([89]). Las pruebas de neutralidad D de Tajima [90] y Fs de Fu [91] fueron realizadas en cada uno de los grupos identificados, debido a que si se encuentra un valor negativo estadísticamente significativo, éste se considera como señal de expansión poblacional reciente. Finalmente, se calcularon los valores de probabilidad (P) de la suma de la desviación cuadrada (SSD) y el índice Raggedness de Harpending (Hrg; [89]), donde un resultado no significativo en la SSD y en el Hrg indica que el modelo de expansión poblacional no puede ser rechazado. Las pruebas se ejecutaron con 10,000 réplicas en el programa ARLEQUIN versión 3.5.1.3 [87].

6.11 Registros de las especies actuales y extintas de *Notiosorex* utilizados en los análisis morfométricos

Se revisaron 220 individuos de *Notiosorex*, *N. cockrumi* (n = 14), *N. crawfordi* (n = 85), *N. evotis* (n = 18), *Notiosorex* con distribución en el desierto californiano (n = 73), *N. villai* (n = 3) y un grupo biogeográfico de la Faja Volcánica Transmexicana, que tiene la distribución más austral del género (n = 8). Para las especies extintas se incluyeron ejemplares fósiles de *N. dalquesti* (n = 8), *N. harrisi* (n = 9) y *N. jacksoni* (n = 2; Anexo A; Fig. 6).



Figura 6. Localidades de las especies de *Notiosorex* y cuatro grupos biogeográficos incluidos en los análisis morfométricos.

Los ejemplares analizados provienen de siguientes colecciones científicas: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB), Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango (CRD), Universidad Autónoma de Zacatecas Colección de Vertebrados (CVMZ), The University of Kansas, Natural History Museum (KU), Biodiversity Research and Teaching Collections at Texas A&M University (TCWC), Texas Tech University (TTU), Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI), Texas Tech University, University of Texas (TTU), University of Michigan Museum of Paleontology (UM), University of Texas Biodiversity Collections (UTEP) y Laboratorio de Paleobiología, Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL).

Solamente se incluyeron musarañas clasificadas como adultas [92]. Las medidas morfométricas se registraron a partir de imágenes digitales de las muestras que se capturaron utilizando una cámara fotográfica Canon[®] EOS 50D (15.1 megapíxeles) con un lente macro que se fijó en un trípode directamente sobre los cráneos y las mandíbulas. El lente se ajustó para que los márgenes del visor se alinearan con márgenes de un papel milimétrico en direcciones XY, se incluyó una escala adicional en TPSDIG, versión 2.16 [93] para estandarizar los tamaños individuales.

6.12 Análisis de la variación mandibular entre las especies de Notiosorex

El análisis de la mandíbula se realizó utilizando 16 puntos de referencia o *landmarks*: 1) punto posterior del incisivo lateral (punto posterior de la curva lateral del alvéolo, 2) unión entre incisivo y primer antemolar, 3) unión entre el primer y segundo antemolar, 4) unión entre el segundo antemolar y el primer molar, 5) unión entre primer y segundo molar, 6) unión entre segundo y tercer molar, 7) punto más posterior del tercer molar, 8) borde anterior de rugosidad en la apófisis coronoides, 9) Punto posterior de rugosidad en la apófisis coronoides, 9) Punto posterior de rugosidad en la apófisis condilar, 12) borde ventral del cóndilo en la apófisis condilar, 13) punto anterior de la curva que conecta proceso condilar y angular, 14) punto de curvatura más dorsal entre el proceso angular y el cuerpo de la mandíbula, 15) curvatura más ventral de la parte posterior del cuerpo mandibular (Fig. 7).


Figura 7. Landmarks utilizados en los análisis morfométricos de la mandíbula (Modificado de Polly, 2007).

6.13 Análisis de la variación craneal entre las especies de Notiosorex

La configuración de los puntos de referencia del cráneo fue la siguiente: 1) línea media dorsal del *foramen magnum*, 2) línea media ventral del *foramen magnum*, 3) línea media del margen posterior del paladar, 4) línea media del margen anterior de la premaxila, 5) margen posterior del incisivo superior, 6) margen posterior del incisivo superior, 7) margen posterior del primer antemolar, 8) margen posterior del segundo antemolar, 9) punto más posterior del área metastilar del cuarto premolar superior, 10) margen posterior del cuarto antemolar, 11) punto más posterior del área metastilar del primer molar superior, 13) punto más posterior del área metastilar del segundo molar superior, 14) margen posterior del paladar en la unión lateral del proceso pterigoideo, 15) centro de depresión en fosa glenoidea, 16) punto más anterior de la caja cerebral lateral, 17) punto lateral del punto más ancho de la caja craneana, 18) proceso paroccipital, y 19) borde lateral del *foramen magnum* (Fig. 8).



Figura 8. Puntos de referencia utilizados en los análisis morfométricos del cráneo (Modificado de Polly, 2007).

Los puntos de referencia se superpusieron utilizando el ajuste Procrustes GLS para eliminar los efectos de rotación, traslación y tamaño y luego se proyectaron en el espacio tangente euclidiano [93]. Los residuales de los Procrustes se calcularon restando la forma media o consenso, posteriormente se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) en la matriz de covarianza de los residuales [94]. Las puntuaciones de los ACP resultantes se utilizaron como variables de forma para una prueba MANOVA para las diferencias de forma entre los grupos. Se utilizó la validación cruzada con Análisis de Variables Canónicas (AVC) para determinar la probabilidad de identificar individuos usando la forma del cráneo o mandíbula.

6.14 Paleofilogeografía del género Notiosorex utilizando puntos de referencia o landmarks

Los patrones paleofilogeográficos se evaluaron utilizando un árbol morfométrico de Máxima Verosimilitud (MV) calculado utilizando el módulo CONTML de PHYLIP [95–97]. El árbol se construyó utilizando unidades taxonómicas operativas (OTU's) ajustadas por la ubicación biogeográfica de cada una de las especies reconocidas y dos morfogrupos. Se calculó una forma media poblacional para cada OTU después de superponer los Procustes. Las formas medias se usaron en un ACP para generar puntuaciones como se indicó anteriormente. Los resultados del ACP se utilizaron como caracteres cuantitativos continuos para la construcción de un árbol de Máxima Verosimilitud.

6.15 Delimitación de las especies de Notiosorex con distribución en la costa del Pacífico

Se evaluó la identidad taxonómica y la variación morfológica de 18 individuos de la región costera del Pacífico, que virtualmente representan a la especie *Notiosorex evotis* (Tabla 1; Fig. 9). Debido a que parte del objetivo es taxonómico, se incluyeron ejemplares tipo de *Notiosorex* en el análisis siempre que fuera posible.

Se utilizaron topotipos de *N. cockrumi* (*n* = 13) adicionalmente, estos ejemplares se identificaron usando marcadores genéticos por ser esta especie simpátrica en su distribución con *N. crawfordi*, y es difícil de distinguir usando características externas [51]. El holotipo de *N. crawfordi* se conserva en alcohol [31], por lo que en su lugar se utilizó un individuo recolectado lo más cerca posible de la localidad tipo, a 86 km al noroeste (KU 764889). Adicionalmente, se analizaron 48 individuos de Texas para representar la variación morfológica dentro de la especie *N. crawfordi* (Anexo A).

Tabla	1.	Lista	de	localidades	de	examinadas	de	Notiosorex	con	distribución	en	la	costa	del
Pacífic	ю.													

Estado	Localidades	Colección y número de catálogo
Sinaloa	(1) 1 mi S of El Cajón	KU 100319
	(2) 10 km W Chaix	CIB 27876–27878
		CIB 28196
	(3) El Fuerte	KU 75184
	(4) 5 mi NW of El Carrizo	KU 105409
	(5) 10 km S, 38 km E, Sinaloa	KU 125477
	(6) 20 km N, 5 km E, Badiraguato	KU 96419–98889
	(7) 5.6 km N, 3 km W Villa Unión	CIB 27875 Topotipo
	(8) Isla Palmito del Verde	KU 98880–90581
Nayarit	(9) San Blas	CIB 31460
Jalisco	(10) 6.41 km NW, Soyatlán del Oro	CIB 29625
	(11) 21 mi SW of Guadalajara	KU 42583–42585



Figura 9. Localidades de los ejemplares *Notiosorex* con distribución en la costa del Pacífico incluidos en los análisis morfométricos. SMO=Sierra Madre Occidental. Los círculos blancos son las localidades examinadas.

Se tomaron 19 puntos de referencia bidimensionales del lado ventral del cráneo digitalizado a partir de fotografías y se superpusieron usando el ajuste Procrustes GLS para eliminar los efectos de rotación, traslación y tamaño y luego se proyectaron en el espacio tangente euclidiano (Fig. 8: [98]). Los residuos de Procrustes se calcularon restando la forma media o consenso, después de lo cual se realizó un ACP en la matriz de covarianza de los residuales [94].

Los valores del ACP resultante se utilizaron como variables de forma para un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) para probar las diferencias de forma entre los grupos de *Notiosorex* y se efectuó un Análisis de Función Discriminante (AFD). Se utilizó el AFD para determinar la probabilidad de identificar a los individuos de *Notiosorex* utilizando la forma del cráneo. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa MorphoJ 1.6d [99] y PAST versión 2.17b [100].

6.16 Taxonomía de Notiosorex con distribución en el desierto californiano

Se tomaron 22 medidas longitudinales del cráneo y mandíbula de individuos adultos de *Notiosorex*. Las medidas fueron: 1) longitud del rostro, 2) menor amplitud interorbital, 3) longitud condilobasal, 4) amplitud entre los segundos molares, 5) longitud del tercer diente unicúspide al tercer molar, 6) longitud del paladar, 7) longitud de los dientes unicúspides, 8) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar, 9) longitud de la apófisis coronoides al punto posterior de la faceta condilar superior, 10) altura de la apófisis coronoides, 11) altura del valle coronoideo, 12) altura del cóndilo articular, 13) longitud de la mandíbula, 14) longitud de la apófisis coronoides: punto ventral de la faceta condilar inferior, 15) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar, 16) longitud del primer diente unicúspide inferior, 17) longitud del segundo diente inferior, 18) longitud del primer molar inferior, 19) longitud del segundo molar inferior, 20) longitud del tercer molar y 22) profundidad del dentario a la altura del primer molar (Fig. 10).



Figura 10. Vista dorsal y ventral del cráneo y mandíbula de *Notiosorex*. Las medidas morfológicas: 1) longitud del rostro, 2) menor amplitud interorbital, 3) longitud condilobasal, 4) amplitud entre los segundos molares, 5) longitud del tercer diente unicúspide al tercer molar, 6) longitud del paladar, 7) longitud de los dientes unicúspides, 8) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar, 9) longitud de la apófisis coronoides al punto posterior de la faceta condilar superior, 10) altura de la apófisis coronoides, 11) altura del valle coronoideo, 12) altura del cóndilo articular, 13) longitud de la mandíbula, 14) longitud de la apófisis coronoides: punto ventral de la faceta condilar inferior, 15) longitud del primer diente unicúspide al tercer molar molar inferior, 16) longitud del primer diente unicúspide inferior, 17) longitud del segundo diente inferior, 18) longitud del primer molar inferior, 19) longitud del segundo molar inferior, 20) longitud del tercer molar, 21) longitud desde el cóndilo articular superior hasta el borde posterior del tercer molar y 22) profundidad del dentario a la altura del primer molar.

Con fines descriptivos y comparativos, se analizó la estadística estándar (media, error estándar y rango en milímetros) para cada variable, especie y morfogrupo. La asignación morfométrica de los individuos a cada linaje se determinó con ACP. La significación estadística de los CP se evaluó siguiendo el método de significancia *Broken stick* [101,102]. Se ejecutó un AVC derivadas de la

clasificación de Funciones Discriminantes multigrupo y se calcularon utilizando las 22 variables craneodentales y mandibulares. Para explicar la variación en los datos, un ACP utilizando solamente cráneos completos y no rotos (parte sur de la península de Baja California [n = 21], parte norte de la península de Baja California y California [n = 10], isla San Martín [n = 11]). Las diferencias entre los grupos geográficos de *Notiosorex* se examinaron mediante análisis de varianza unidireccionales (ANOVA) para cada una de las 22 variables morfométricas. Los análisis morfométricos se realizaron utilizando el programa PAST versión 2.17b [100].

6.17 Variación en la coloración del pelaje entre las musarañas del desierto Californiano

El color del pelaje de 63 musarañas de musarañas desérticas de la península de Baja California se determinó con un espectrofotómetro X-Rite Digital Swatchbook® (X-Rite, Inc., Grandville, Michigan, EE. UU; Apéndice I). Complementariamente, se realizó una comparación visual directa con la paleta de colores Munsell Soil Color Gráficos [103]. Se tomaron medidas espectrofotométricas en interiores de la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. El espectro de reflectancia (390–700 nm) del objeto medido, así como los valores de espacios de color (CIE; X, Y y Z), el sistema CIE se utiliza como referencia para definir los colores que percibe el ojo humano y otros espacios de color. La coloración del pelaje, se midió en cuatro áreas del cuerpo de las musarañas: dorsal anterior, dorsal media, dorso y lateral (Fig. 11).



Figura 11. Representación gráfica de las cuatro regiones anatómicas utilizadas para el análisis colorimétrico de *Notiosorex*; dorsal anterior (DA), dorsal media (DM), ventral (V), y región lateral media del cuerpo (LM).

El color se midió en muestras individuales utilizando un puerto de 3 mm de diámetro. Se registraron cinco mediciones de la coloración del pelaje de cada individuo y se promediaron para análisis estadísticos. Cada carácter medido se transformó logarítmicamente para reducir la variación en la magnitud de las variaciones entre las poblaciones de *Notiosorex*. Se utilizaron condiciones de luz uniformes para registrar los colores de las tablas de colores de suelo de Munsell. Para cada color, se registraron la clave, el tono del gráfico, el croma y el nombre del color (por ejemplo, 10YR 8/4, tono / croma del gráfico).

La variación en CIE X, Y y Z de la coloración del pelaje de cada muestra se analizó a partir de ACP. Las diferencias entre los residuales de los Componentes Principales entre los tres morfogrupos peninsulares se analizaron utilizando un ANOVA.

7. RESULTADOS

7.1 Registros de especímenes de Notiosorex

Se recolectaron 74 musarañas en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco. Solamente dos individuos fueron colectados en trampas Sherman. Los 72 individuos restantes fueron colectados utilizando trampas *pitfall* complementadas con vallas de deriva. El 78.37% de los individuos registrados fueron capturados en las cubetas que se encontraban cebadas con escorpiones. Ningún ejemplar fue colectado en trampas de golpe. El promedio de colecta por localidad fue de 2.3 individuos y la única especie de musaraña colectada adicional a la Tribu Notiosoricini, fue *Sorex ornatus juncensis*, en las planicies de San Quintín, Baja California ([104]; Fig. 12).



Figura 12. Localidades donde se recolectaron musarañas de la Tribu Notiosoricini a partir de exploraciones en campo.

7.2 Filogenia mitocondrial (Cytb) del género Notiosorex

Se analizó la posición filogenética de *Notiosorex* y hubo un total de 186 secuencias del gen mitocondrial *Cytb* en el conjunto de datos final, correspondiente a distintas especies, géneros, subfamilias y familias de eulipotiflos. Las secuencias mitocondriales analizadas del gen *Cytb* presentan 398 nucleótidos variables y 357 nucleótidos parsimoniosamente informativos (GenBank no. MW182523–MW182554). Dentro de la Familia Soricinae se mantuvo una topología constante en los análisis de Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud con cuatro agrupaciones, la cual es congruente con las Tribus de la subfamilia Soricinae (Fig. 13).



Figura 13. Filogenia mitocondrial (*Cytb*) de los géneros, Tribus, subfamilias y Familias de eulipotiflos construida utilizando el método de Máxima Verosimilitud y el modelo evolutivo GTR+G+I.

7.3 Discontinuidades genéticas en la distribución de Notiosorex

Los análisis filogenéticos basados en Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud confirmaron la monofilia de *N. evotis*. Las secuencias de *Cytb* agruparon a todos los individuos de la costa del Pacífico en un clado monofilético con un soporte de 1.0 según lo medido por la probabilidad posterior bayesiana y del 97% proporcionado por los valores de *bootstrap* del análisis de Máxima Verosimilitud (Fig. 14). Las secuencias mitocondriales de gen *Cytb* además revelaron cuatro clados principales dentro de *Notiosorex* y un subclado de *N. crawfordi* que no se encuentra bien soportado. *Notiosorex evotis* presenta distancias genéticas entre 8–9% con respecto a las poblaciones del desierto Californiano.

Las comparaciones entre las distancias genéticas de *N. evotis* indicaron una divergencia de secuencia media alta con respecto a *N. crawfordi* (17.71%), *N. cockumi* (16.69%). Las musarañas del desierto al oeste del Río Colorado, de California y la península de Baja California (PBC) formaron un clado monofilético que a su vez presenta dos grupos. El primer grupo incluyó especímenes de California y Baja California, mientras que el grupo más reciente representó musarañas desérticas de Baja California Sur (Fig. 14).



Figura 14. Filogenia mitocondrial (*Cytb*) de las especies y grupos biogeográficos de *Notiosorex*. Los valores dentro del árbol indican la probabilidad Bayesiana y arriba de la diagonal se presentan los valores de soporte del análisis de Máxima Verosimilitud.

7.4 Filogenia mitocondrial (COI) del género Notiosorex

La historia evolutiva del género *Notiosorex* fue inferida a partir de 659 pb del gen mitocondrial *COI*, el set de datos genéticos presenta un conjunto de datos que incluyó 38 secuencias de sorícidos. Las secuencias mitocondriales *COI* presentaron 310 nucleótidos variables, 349 conservados y 222 sitios parsimoniosamente informativos.

La historia evolutiva se infirió utilizando el algoritmo del vecino más cercano el cual presenta un árbol óptimo con longitud de rama = 0.845. El porcentaje de árboles replicados en los que los taxones asociados se agruparon en la prueba de arranque (1,000 réplicas) se muestra junto a los nodos ramas, la longitud de las ramas fue construido con las mismas unidades que las distancias evolutivas utilizadas para inferir el árbol filogenético. Las distancias evolutivas se calcularon utilizando el método de la distancia p y están en las unidades del número de diferencias de base por sitio. La variación de la tasa entre los sitios se modeló con una distribución gamma (parámetro de forma = 1). La reconstrucción filogenética para las especies de *Notiosorex* fue concordante con la distribución conocida de cada grupo biogeográfico. La especie *N. villai* se mantiene en un clado diferente de otros linajes del género (Fig. 15).



Figura 15. Filogenia mitocondrial (*COI*) construida utilizando el algoritmo del vecino más cercano de las especies de *Notiosorex* y un grupo biogeográfico del desierto californiano.

7.5 Filogenia nuclear (FGB) del género Notiosorex

Los análisis filogenéticos basados en IB y MV confirmaron la monofilia de *N. evotis*, secuencias del gen β-fib agruparon a los individuos de Sinaloa, Nayarit y Jalisco en un clado monofilético con soporte de 1.0 según lo medido por la probabilidad posterior bayesiana y del 97% medido por los valores de *bootstrap* del análisis de NJ (Fig. 16). Los resultados también revelaron cuatro clados principales dentro de *Notiosorex*, con *Notiosorex* del desierto Californiano como la especie hermana de *N. evotis* a una distancia genética (2KP) de 8.51% y 2.05% en las secuencias de nDNA. El análisis filogenético de sólo las secuencias de nDNA (GenBank no. MW182555– MW182586) produjo una topología congruente con la del análisis de las secuencias de mtDNA, por esta razón solamente se hace énfasis en la población de la costa del Pacífico.

Los especímenes de esta región se agrupan en dos subclados en la filogenia del gen nuclear, uno de la Provincia de las Tierras Bajas del Pacífico y el otro de la Provincia de la FVT de mayor elevación. El grupo de alta elevación forma un subclado hermano derivado de los individuos de las Tierras Bajas, una división que está fuertemente respaldada con una probabilidad posterior bayesiana de 1.0 y una confianza de arranque del 91% (Fig. 16). La divergencia en las secuencias de ADN entre poblaciones intraespecíficas es del 2.21% en el gen *8-fib 17*.

7.6 Filogeografía de Notiosorex

Las secuencias mitocondriales de *Notiosorex* sugieren que las poblaciones al oeste del Río Colorado pueden encontrar una historia evolutiva distinta de *N. crawfordi*. En general, la topología del árbol de Máxima Verosimilitud entre las especies de *Notiosorex* fue consistente con la distribución conocida de cada grupo biogeográfico (Fig. 17).



Figura 16. Hipótesis filogenética de *Notiosorex* basada en el intrón nuclear 7 del gen del betafibrinógeno (385 pb). La inferencia bayesiana muestra las probabilidades posteriores por encima de las ramas y los análisis de Máxima Verosimilitud con valores de soporte de *bootstrap* seguido de la diagonal. El área marcada en gris corresponde a *N. evotis*.



Figura 17. Árbol filogenético de la Máxima Verosimilitud utilizando el modelo evolutivo GTR+G+I entre los grupos biogeográficos de *Notiosorex*.

7.7 Variación en la forma de la mandíbula entre las especies de Notiosorex

Los resultados del análisis de ANOVA del tamaño del centroide de la mandíbula mostraron diferencias significativas entre las poblaciones de *Notiosorex*. Las especies más pequeñas son *N. villai* (5.45–5.97) y *N. harrisi* (6.56–6.87), mientras que las especies más grandes son *N. evotis* (12.15–12.95) y poblaciones de la FVT (11.11–12.7).

La ejecución de MANOVA en el conjunto de datos de forma mostró diferencias significativas entre los grupos (p = 0,0001, L de Wilk). El porcentaje de especímenes correctamente clasificados por AVC con base en la matriz de forma fue del 99.22% para cada especie. La proyección de las puntuaciones individuales en estos ejes se muestra en la Fig. 18. Los dos primeros ejes variables canónicos explican el 84.52% (VC1 = 69.12% y VC2 = 15.48%) de la variabilidad entre las poblaciones en relación con la variación dentro de las poblaciones de *Notiosorex*.



Figura 18.-Análisis de Componentes Principales de las especies *Notiosorex* basado en la forma de la mandíbula de especies vivas y fósiles.

Los principales cambios de forma en la mandíbula están asociados con la VC1 y se localizan en la apófisis coronoides en el borde anterior y el punto posterior de rugosidad muscular. La VC2 describe un efecto localizado menor en los cambios de forma localizados en el punto más posterior del incisivo lateral (punto más posterior de la curva lateral del alvéolo) y la unión entre el segundo antemolar y el primer molar (Fig. 19).



Figura 19. Análisis de Variables Canónicas de las especies *Notiosorex* basado en la forma de la mandíbula de especies vivas y fósiles.

7.8 Variación en la forma del cráneo entre las especies de Notiosorex

El Análisis de Componentes Principales (ACP) reveló que los primeros seis Componentes Principales (CP) representaron casi el 60% de la variación total de forma craneal de *Notiosorex*. El primer componente (CP1) explicó el 19.1% de la varianza total y recapituló muchas de las diferencias de la forma correlacionadas con el tamaño del centroide. CP1 separa claramente las poblaciones de *N. evotis* y a las poblaciones del desierto californiano, *N. cockrumi* y *N. crawfordi*. La mayor variación craneal entre estos taxones se encuentra en el centro de la depresión de la fosa glenoidea, el punto más anterior de la caja craneal lateral y el punto lateral del punto más ancho de la caja craneal.

El segundo componente (CP2) explicó el 11.39% y separa las poblaciones de la FVT y *N. villai* de las otras especies de *Notiosorex*. La mayor variación se encuentra en la línea media del margen

anterior de la premaxila, el punto lateral del punto más ancho de la caja craneal y la línea media ventral del foramen magnum. El CP1 y CP2 separan ampliamente a especies del género (Fig. 20).



Figura 20. Análisis de Componentes Principales de las especies *Notiosorex* basado en la forma del cráneo de especies vivas.

La forma del cráneo fue significativamente diferente entre los grupos biogeográficos de *Notiosorex* (MANOVA: $F_{32, 300} = 10.81$, *P* <0.01). El porcentaje de especímenes correctamente clasificados por el AVC en la matriz de forma de cráneo total fue del 96.48% para cada especie. Los dos primeros ejes variables canónicos explican el 57.36% (VC1 = 30.17% y VC2 = 27.18%) de la variación entre las poblaciones en relación con la variación dentro de las poblaciones de *Notiosorex*.

Las especies más pequeñas son *N. villai* (13.90–14.41), *N. cockrumi* (20.16–22.30) y *N. crawfordi* (20.14–27.55), mientras que las especies más grandes son las poblaciones del desierto californiano (20.08–30.81), *N. evotis* (21–25.61) y poblaciones de la FVT (22.54–24.53).

Todas las especies se discriminan a lo largo del primer eje y las principales deformaciones de forma asociadas con el primer eje se localizan en el centro de una depresión en el centro de la fosa glenoidea, el punto más anterior de la caja craneal lateral, el punto lateral del punto más ancho de la caja craneal y la línea media del margen anterior de la premaxila. Las poblaciones de *Notiosorex* con distribución en la FVT y *N. villai*, con valores positivos, tienen procesos coronoides y angulares cortos, mientras que *N. cockrumi*, *N. crawfordi*, *N. evotis* y *Notiosorex* del desierto californiano, con puntajes negativos, tienen lo contrario y se superponen algo entre los grupos (Fig. 21).



Figura 21. Análisis de Variables Canónicas de las especies *Notiosorex* basado en la forma de la mandíbula de especies vivas.

7.9 Reconstrucción filogenética del género *Notiosorex* utilizando puntos de referencia o *landmarks*

El análisis de Máxima Verosimilitudde 16 puntos de referencia de la mandíbula recuperó un árbol con cinco nodos (Ln Probabilidad = 52,05918). El árbol tiene sus raíces con la especie *N. harrisi*, que se considera la especie ancestral del género. El nodo A tiene *N. villlai*, el nodo B una politomía con *N. crawfordi* y el fósil *N. dalquesti*, el nodo C agrupa las especies *N. jacksoni*, *N.*

evotis, Notiosorex del desierto californiano y el nodo D agrupa *N. cockrumi* y el morfogrupo de la FVT (Fig. 22).



Ln Likelihood= 52.05918

Figura 22. Árbol de Máxima Verosimilitud de reconstrucción filogeográfica de *Notiosorex* basado en la forma de mandíbula de las especies vivas y fósiles.

7.10 Delimitación de las especies de Notiosorex con distribución en la costa del Pacífico

El Análisis de Componentes Principales (ACP) de la forma del cráneo ventral separa *N. cockrumi, N. crawfordi* y *N. evotis* (Fig. 23). Los primeros cinco componentes principales, que en conjunto explican el 65.1% de la varianza total, son significativos utilizando el método de *Broken Stick*. El primer y segundo eje de CP del análisis del cráneo explicaron el 23.73% y el 15.14% de la varianza, respectivamente.



Figura 23. Dispersión para componentes principales (CP) de variación de forma. Desplazamiento de las gradillas de deformación correspondientes al primer y segundo CP de variación en la vista ventral. Las flechas representan la magnitud relativa de los cambios. Los puntos grises indican *N. cockrumi*, los puntos negros representan *N. crawfordi*, los triángulos negros son *Notiosorex* de las poblaciones de la costa del Pacífico y los triángulos blancos *Notiosorex* de las poblaciones de la FVT. El individuo con una estrella indica el neotipo.

A pesar de la considerable variación intrapoblacional de *Notiosorex*, hay poca superposición entre las tres especies analizadas. El CP1 describe un desplazamiento posterior de la fosa glenoidea en relación con el resto del cráneo en *N. crawfordi* en comparación con los otros taxones y el CP2 describe un paladar comprimido anteroposteriormente y una pared de la caja encefálica desplazada posteriormente en *N. evotis* y *N. crawfordi* en comparación con *N. cockrumi* (Tabla 2). Los individuos de *N. crawfordi* analizados no se encimaron con las otras dos especies, y solo había una ligera superposición morfométrica entre *N. evotis* y *N. cockrumi* (Fig. 23). La forma media del cráneo fue significativamente diferente en las tres especies (MANOVA: F = 10.85, P <0.01).

Landmark	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	FD1	FD2
1	-0.3883	-0.0172	-0.1775	-0.3034	-0.4605	0.3804	-0.0745
2	-0.0540	-0.2298	-0.2041	0.7011	0.0608	0.3170	-0.0712
3	0.1087	-0.0494	0.1544	-0.0600	-0.0432	-0.0059	-0.0561
4	-0.2286	0.1825	-0.5970	-0.0432	0.1758	-0.3011	-0.0419
5	-0.1201	0.1609	-0.1759	0.0464	0.1649	-0.2744	-0.0205
6	-0.0530	0.1349	-0.0591	0.0487	0.0427	-0.2507	-0.0168
7	-0.1100	0.0251	0.0519	0.0227	-0.0447	-0.2261	-0.0132
8	-0.0731	-0.0832	0.0906	-0.0821	-0.1008	-0.2003	-0.0070
9	-0.0106	-0.1162	0.1394	-0.0160	0.0042	-0.1563	0.0362
10	0.0099	-0.0576	0.1809	-0.0744	-0.1158	-0.1447	-0.0108
11	-0.0247	-0.1700	0.1717	0.0260	0.0194	-0.0961	0.0468
12	-0.0169	-0.1369	0.2249	-0.0260	-0.0595	-0.0895	-0.0050
13	-0.0632	-0.1901	0.2040	0.0241	0.0743	-0.0425	0.0425
14	0.0418	-0.1502	0.2194	-0.0447	0.0358	-0.0206	-0.0002
15	0.6946	-0.3085	-0.3445	-0.0528	0.0710	0.0649	0.0084
16	0.4027	0.3297	-0.1374	-0.2485	-0.2980	0.0916	0.0657
17	0.1215	0.6838	0.2257	0.2458	0.0309	0.2185	0.1015
18	-0.0449	0.0747	0.1377	-0.0640	0.3024	0.3489	0.0338
19	-0.1918	-0.0826	-0.1050	-0.0997	0.1403	0.3869	-0.0176
% de							
varianza	23.7313	15.1492	11.3694	8.0793	6.7778		
explicada							

Tabla 2. Valores de correlación obtenidos para los caracteres morfológicos más importantes (negrita) de los primeros cinco CP para especies de *Notiosorex* y variables canónicas. CP = componente principal, VC = variable canónica.

El Análisis de Variables Canónicas (AVC) también encontró diferencias significativas (P <0.0001) en la vista ventral del cráneo. El AVC maximiza las diferencias entre grupos y encuentra funciones lineales que discriminan entre los grupos para clasificar las muestras. Estos grupos son tan distintivos que las Variables Canónicas (VC) pudieron clasificar correctamente al 100% de todos los individuos del análisis. Las VC mostraron además que *N. crawfordi* se diferencia de *N. evotis* y *N. cockrumi* en tener un cráneo más generalmente alargado con una región faríngea comprimida (Fig. 24). El AVC también mostró que *N. evotis* difiere de *N. crawfordi* y *N. cockrumi* en tener un paladar relativamente corto en relación con una región faríngea larga y una caja cerebral comprimida, todo en la dirección anteroposterior (Fig. 24).



Figura 24. Análisis canónicos intraespecíficos de conjuntos de variables que trazan la variación de la forma del cráneo de *Notiosorex*. Variación de la forma craneal de *Notiosorex* trazada por análisis canónicos intraespecíficos de conjuntos de variables craneales. Los puntos grises indican *N. cockrumi*, los puntos negros representan *N. crawfordi* y los triángulos negros son *Notiosorex* de las poblaciones de la costa del Pacífico. *N. evotis* y triángulos blancos son *Notiosorex* de poblaciones de la provincia de la FVT.

7.11 Variación en el tamaño del cráneo y mandíbula de las especies de Notiosorex

Las medidas de la especie *N. crawfordi* son menores que las de *Notiosorex* de la península de Baja California y California (Tabla 3). Las medidas con las mayores diferencias son: longitud de la apófisis coronoides, punto ventral de la faceta condilar inferior, longitud del canino inferior y longitud del cuarto premolar inferior. Según los ANOVA unidireccionales, todos los caracteres craneodentales altamente significativos (P <0.001).

Tabla 3. Medidas craneodentales de las especies actuales de *Notiosorex*. La media y la desviación estándar (DE) se dan en mm.

Medida	N. cockrumi	N. crawfordi	N. evotis	Morfogrupo Californiano	N. villai
1	4.88±0.03	4.84±0.01	5.67±0.29	4.68±0.25	5.19
	14.6-5.1	4.4-5.2	5.28-5.97	4.18-5.03	5.0-5.3
2	3.74±0.02	3.76±0.01	4.14±0.47	3.7±0.26	3.83
	3.5-3.9	3.4-4.1	3.74–4.81	3.08-4.27	3.6-4
3	16.14±0.07	16.08±0.04	16.95±0.83	16.78±0.73	17.11
	15.71–16.78	14.95–17.25	16.18–17.96	15.5-17.96	16.9–17.2

4	4.77±0.02	4.83±0.01	5.11±0.23	4.68±0.29	5
	4.6–5	4.4-5.1	4.89-5.41	3.76-5.49	4.9-5.1
5	4.37±0.02	4.31±0.01	4.47±0.27	4.1±0.3	4.6
	4.1-4.6	4.1-4.6	4.08-4.68	3.68-4.72	4.4-4.7
6	7±0.05	6.79±0.02	7.44±0.14	6.76±0.41	7.2
	6.5–7.3	6.2–7.3	7.29–7.62	6.27-8.18	7.0-7.4
7	1.96±0.02	1.88±0.01	2.02±0.15	1.66±0.26	2.2
	1.7–2.1	1.5-2.2	1.84-2.19	1.18-2.12	2–2.3
8	6.18±0.03	6.03±0.05	6.69±0.25	6.11±0.24	6.4
	6-6.5	5.1-6.8	6.39–6.97	5.66-6.72	6.1–6.8
9	3.53±0.05	3.3±0.02	3.52±0.03	3.2±0.36	3.35
	3–3.9	2.7-3.9	3.48-3.54	2.45-3.66	3.3-3.4
10	4.1±0.04	4.02±0.01	4.09±0.12	3.86±0.3	4.05
	3.7-4.4	3.4-4.6	3.92-4.16	3.29-4.36	4-4.1
11	2.43±0.02	2.25±0.02	2.38±0.06	2.24±0.31	2.35
	2.3-2.6	1.8-2.7	2.29-2.42	1.63-2.69	2.3–2.4
12	2.9±0.03	2.79±0.03	2.69±0.16	2.67±0.30	2.95
	2.7–3	2.5-3.5	2.52-2.9	2.11-3.02	2.9–3
13	7.08±0.05	7.04±0.02	7.07±0.04	7.06±0.41	7.4
	6.7–7.4	6.4-7.7	7.01-7.09	6.45-8.18	7.3–7.5
14	3.77±0.05	3.74±0.02	3.61±0.09	3.25±0.38	3.75
	3.3-4.1	3.2-4.3	3.49-3.7	1.82-3.7	3.7–3.8
15	4.72±0.03	4.71±0.01	4.59±0.01	4.55±0.41	5.05
	4.3-4.9	4.4-5.1	4.58-4.6	3.87-5.23	5.0-5.1
16	0.76±0.01	0.76±0.29	0.47±0.01	0.4±0.16	0.9
	0.7–0.9	0.6–0.9	0.45-0.47	0.5-0.68	0.9–0.9
17	1.05±0.02	1.01±0.01	0.73±0.02	0.62±0.16	1.05
	0.9–1.2	0.9-1.2	0.71-0.75	0.23-0.85	1-1.1
18	1.48±0.02	1.44±0.01	1.68±0.1	1.26±0.23	1.45
	1.4–1.7	1.1-1.6	1.53–1.75	0.9-1.63	1.1–1.5
19	1.38±0.02	1.36±0.01	1.28±0.08	1.31±0.26	1.4
	1.3-1.6	1.2-1.5	1.24-1.39	0.71-1.98	1.4-1.4
20	0.97±0.01	0.98±0.01	0.99±0.02	0.77±0.22	1
	0.9-1	0.9–1	0.97-1.0	0.83-0.97	0.9-1.1
21	3.56±0.03	3.46±0.02	4.6±0.11	3.43±0.26	3.45
	3.4–3.7	3.1-3.9	4.49-4.7	2.98-3.94	3.4–3.5
22	1.12±0.01	1.12±0.01	1.07±0.02	0.9±0.2	1.2
	1-1.2	0.9-1.4	1.05-1.09	0.55-1.21	1.2-1.2

La variación morfométrica dentro del linaje al oeste del Río Colorado, no presentó dimorfismo sexual en términos de tamaño (prueba t, P> 0.05). En consecuencia, los machos y las hembras de cada especie se combinaron en análisis posteriores. Veintiuno de los 22 caracteres craneodentales mostraron diferencias significativas en el ANOVA (P <0.05); la única excepción fue la menor amplitud interorbital (LIB; Tabla 3). Se encontraron diferencias máximas entre los especímenes de la Isla San Martín y los de Baja California Sur, siendo diferentes 20 de 22 variables (P <0.05; Tabla 4). Hay un aumento general de tamaño de las localidades del sur al norte en las poblaciones continentales, pero los ejemplares de la isla San Martín son los más pequeños, mientras que los de la parte sur de la península son los más grandes.

Se realizó un ACP en 22 variables craneodentales de *Notiosorex* del oeste del Río Colorado. Los primeros tres ejes canónicos de los CP explicaron el 76.4% de la variación (CP1 = 58%; CP2 = 9.7% y CP3 = 8.6%). Veintiuna de las 22 variables son positivas (Apéndice II). Los análisis multivariados confirmaron la estrecha similitud morfológica entre los taxones, todos resultaron positivos para el CP1, siendo el más alto la longitud de la apófisis coronoides-punto posterior de la faceta condilar superior (LPC). Para el CP2, todas las cargas fueron positivas excepto cinco negativas, siendo la más alta la longitud palatina (PL). Las cargas en el CP1 fueron todas positivas y de magnitud similar, lo que sugiere que este eje representa el tamaño total. Los primeros tres componentes principales explicaron el 76.4% de la variación total, con CP1 = 58.0%, CP2 = 9.7%, CP3 = 8.6% y CP4 = 5.6% (Tabla 4).

Los CP mostraron que los dos primeros componentes principales fueron significativos utilizando el método de la vara rota, que comprende el 64.56% de la varianza total. La carga más alta para las variables en CP1 fue la longitud de la apófisis coronoides-punto posterior de la faceta condilar superior (LPC); en CP2, longitud palatina (PL); y en CP3, longitud de P4 – M3 (LPM). El análisis de variantes canónicas realizado en los tres grupos de muestra separó los tres grupos en el eje 1 (VC1; Datos suplementarios S4) y las muestras del grupo norte del resto de los demás en VC2. La profundidad dentaria a m1 (DDM) y la longitud de la fila de dientes de unicúspides (LUT) tuvieron las cargas más grandes y más pequeñas en la VC1. Las diferencias entre los grupos geográficos son todas variables relacionadas asociadas con la región rostral del cráneo.

Medida	CP1	CP2	CP3	CP4
1	0.257940	0.243464	0.094540	0.825267
2	0.159726	-0.058748	0.005682	0.725554
3	0.631414	0.161651	0.399310	0.240386
4	0.457735	0.313477	0.523664	0.284290
5	0.203707	0.149360	0.851476	0.222349
6	-0.078862	0.864219	0.245027	-0.124041
7	0.653546	0.039832	0.530939	0.341252
8	0.146082	0.100534	0.830137	-0.259991
9	0.904977	-0.134636	0.272014	0.144161
10	0.762561	0.004400	0.189614	-0.203329
11	0.699956	-0.219064	0.421660	0.438607
12	0.845540	-0.027677	0.171570	0.374868
13	0.879594	0.295441	0.170230	0.031924
14	0.801691	-0.006678	0.230612	0.203176
15	0.878833	0.112423	0.161407	0.245809
16	0.223811	0.672777	0.037786	0.510763
17	0.432947	0.582123	0.069757	0.590992
18	0.807753	0.064049	0.222675	0.459328
19	0.848226	0.215037	-0.005442	0.336419
20	0.808418	0.103174	0.055929	0.496979
21	0.828594	0.370756	0.070188	0.229655
22	0.782191	0.473421	0.109897	0.339231
Expl.Var	9.551945	2.348943	2.700146	3.441842
Prp.Totl	0.434179	0.106770	0.122734	0.156447
% total	58.00430	9.70305	8.64687	5.65885

Tabla 4. Varianza explicada por cada uno de los componentes principales para cada variable craneodental dentro de *Notiosorex* del desierto californiano.

7.12 Análisis de la variación en la coloración del pelaje entre las poblaciones del desierto bajacaliforniano

Se observaron diferencias en la coloración del pelaje entre los especímenes de California y el norte de Baja California, la isla San Martín y la parte sur de la península de California (Tabla 7). El color del pelaje, en términos de los cuatro caracteres, mostró diferencias significativas cuando se compararon los tres grupos geográficos (ANOVA, P <0.0001).

Cada grupo mostró un patrón geográfico similar al obtenido con los cuadros Munsell. Las cargas en CP1 fueron todas positivas y de magnitud similar; en consecuencia, el conjunto de datos se transformó en logaritmos. CP1 = 79,6% y CP2 = 13,4%. Las variables CIE X, Y y Z obtenidas a

partir de datos espectrofotométricos discriminaron a las musarañas examinadas en tres grupos distintos (Tabla 6).

Medida	VC1	VC2
1	0.49456	-0.31304
2	-0.05866	0.58026
3	-0.95212	0.73632
4	0.87660	-0.28711
5	-0.72819	0.05077
6	-0.18825	-0.74628
7	-1.93090	0.38254
8	1.05904	0.48357
9	0.07356	0.11003
10	-0.14384	0.07268
11	-0.86622	1.01316
12	-0.53283	-0.28500
13	1.80815	-0.06486
14	-0.30281	0.46575
15	-0.39402	-0.23003
16	0.27009	-0.56367
17	0.84262	-0.40753
18	-0.02739	-0.45555
19	-0.31953	0.05114
20	0.14662	-1.54256
21	0.76252	0.31536
22	-2.81009	1.08372
% total	83.99713	12.21137

Tabla 5. Porcentaje de varianza explicada del análisis canónico para variables craneodentales dentro de *Notiosorex* del desierto Californiano.

Se observaron diferencias en la coloración del pelaje entre los especímenes de California y el norte de Baja California, la isla San Martín y la parte sur de la península de Baja California (Tabla 8). El color del pelaje, en términos de los cuatro caracteres, mostró diferencias significativas cuando se compararon los tres grupos geográficos (ANOVA, P <0.0001). Cada grupo mostró un patrón geográfico similar al obtenido con los cuadros de Munsell.

Tabla 6. Coeficientes de factor para las variables de color tricromáticas X, Y y Z para cada *Notiosorex* occidental al Río Colorado de la piel de estudio para los dos primeros ejes de CP. También se dan los valores propios y la proporción de varianza explicada. dorsal anterior (DA); dorsal media (DM), dorso ventral (VB), región lateral media del cuerpo (LM).

	Factor 1	Factor 2
DA-X	-0.864216	-0.484198
DA-Y	-0.918694	0.339655
DA-Z	-0.893960	0.019581
DM-X	-0.863167	-0.487133
DM-Y	-0.918357	0.362671
DM-Z	-0.892589	0.021879
VB-X	-0.846285	-0.508125
VB-Y	-0.919507	0.354555
VB-Z	-0.898782	0.008397
LM-X	-0.857657	-0.493625
LM-Y	-0.917367	0.367399
LM-Z	-0.915523	0.370903
eigenvalor	9.560006	1.619692
% varianza	0.796667	0.134974

Tabla 7. Descripción de la coloración de tres morfogrupos de *Notiosorex* al oeste del Río Colorado. Las claves de color se tomaron con los cuadros de color de suelo de Munsell (Munsell Color Co. 1975).

Morfogrupo	Anterior dorsal	Dorsal media	Ventral	Lateral
Paia California Sur	7.5YR 6/3	7.5YR 6/3	7.5YR 6/2	7.5YR 6/2
Daja California Sul	Gris claro	Gris claro	Gris rosáceo	Gris rosáceo
Daia California	7.5YR 4/1	7.5YR 4/1	7.5YR 5/1	7.5YR 4/1
Daja California	Gris oscuro	Gris oscuro	Gris	Gris oscuro
Isla Can Martín	7.5YR 2.5/3	7.5YR 2.5/3	7.5YR 7/8	10YR 2/2
	Gris muy oscuro	Marrón muy oscuro	Amarillo rojizo	Marrón oscuro

7.13 Descripción taxonómica de las poblaciones de Notiosorex al oeste del Río Colorado

La estructura del clado, las diferencias genéticas de alto nivel y el soporte nodal obtenidos de los análisis informados en este documento son consistentes con el concepto de especie filogenética [105]. Dentro de la especie, cada clado es morfológicamente distinto en la ordenación multivariante de las variables craneodentales. Sobre la base de la distinción morfológica y molecular combinada de estos grupos, parece que deberían reconocerse tres subespecies. Se utiliza el concepto de subespecie defendido por Lidicker [106].

7.14 Taxonomía y nomenclatura del género Notiosorex

Subfamilia Soricinae Fischer, 1814 Tribu Notiosoricini Reumer, 1984 Género *Notiosorex* Coues, 1877 *Notiosorex tataticuli*, nueva especie Musaraña desértica de Ticul

El holotipo es un macho adulto con número de catálogo CIB23981, colectado por Evelyn Ríos (número de colector 2335) el 3 de noviembre de 2013, en México: Baja California Sur; a 4 km N, 6.6 km W de El Sargento (24.1189° N, -110.0670° W, 675 msnm). El holotipo se encuentra almacenado en la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste preservado en piel en taxidermia, cráneo, mandíbula, esqueleto. Adicionalmente, se preservó músculo, hígado, riñón y corazón en etanol al 95% y se albergó en la colección de tejidos congelados. El ejemplar se encuentra en buen estado y cumple con todas las características diagnósticas para referencias taxonómicas futuras (Fig. 25).



Figura 25. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo *Notiosorex tataticuli tataticuli* de Baja California Sur (CIB 23981).

La serie tipo consta de nueve individuos colectados en la misma localidad del holotipo con número de catálogo CIB 23980, 23982, 23983, 25225, 25226, 27873, 27886, 29343, y 29344 (Apéndice I). Los dientes son proporcionalmente más pequeños que en las otras especies de *Notiosorex*, en particular los molares inferiores; el dentario es poco profundo.

Notiosorex tataticuli tiene la media más grande de la longitud condilobasal dentro del género *Notiosorex*. La coloración del pelaje dorsal es gris claro (7.5YR 7/1), en individuos recolectados en Sierra de La Laguna, Baja California Sur, la coloración dorsal es de un tono gris ligeramente más oscuro (7.5YR 5/1); la coloración ventral varía de gris rosado (7.5YR 6/2) a blanco rosado (7.5YR 8/2); la coloración de la cola es de color marrón oscuro (10YR 2/1) a marrón (7.5YR / 4/2). *Notiosorex tataticuli* es de tamaño pequeño, la coloración de su pelaje es en diferentes tonos de gris; presenta glándula de olor en el lateral derecho; orejas relativamente grandes comparada con otros sorícidos; la cola vertebral es corta, de menos de un tercio de la longitud total. Los dientes anteriores están ligeramente pigmentados en vista labial; hay tres dientes unicúspides superiores, y el alvéolo del primer incisivo inferior se extiende por debajo del primer molar paracónido. Desde el punto de vista lingual, ambos molares superiores no están pigmentados. El peso total es de 3.0 a 6.0 grs. Se recolectó una hembra lactante en el mes de julio de 2015 (CIB 27565) y posteriormente un segundo ejemplar en enero de 2016 en Baja California Sur (CIB 27501).

La coloración del pelaje de guarda dorsal en *N. tataticuli* es homogénea. A diferencia de *N. tataticuli*, el pelaje dorsal en *N. evotis* es de aproximadamente 4 a 6 mm, y muestra un patrón de bandas más oscuras en la parte dorsal, con una banda distal estrecha de aproximadamente 1 mm que es de color marrón grisáceo muy oscuro (10YR 3/2), una banda estrecha de color blanco rosado aproximadamente 1 mm (7.5 YR 8/2) medialmente, y una banda ancha de color gris oscuro de aproximadamente tres mm (7.5YR 3/0) proximalmente. *Notiosorex evotis* se distribuye en la Costa del Pacífico de los estados mexicanos de Sinaloa, Nayarit, Jalisco y Michoacán. La Tabla 3 proporciona las medidas craneodentales del holotipo, así como la media y el rango de los nueve paratipos.

Notiosorex tataticuli está asociada con tipos de vegetación. En la Sierra de la Laguna se asocia con pinos (*Pinus cembroides*), madroños (*Arbutus xalapensis*), robles (*Quercus brandegeei*) y agaves (*Agave promontorii*). En las planicies de Magdalena en Baja California Sur se encuentra en matorral de sarcocaule, principalmente asociada a las especies de plantas como cardón (*Pachycereus pringlei*), pitaya (*Stenocereus gummosus*) y gobernadora (*Larrea divaricata*), y en la proximidad a la costa se registraron en asociación con mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y mangle negro (*Avicennia germinans*).

La distribución geográfica de *Notiosorex tataticuli* se extiende desde el oeste del Río Colorado hasta el Desierto de Mojave, pasando por las Sierras Transversales de California y Nevada en los Estados Unidos de América y por toda la península de Baja California en México. Se puede encontrar desde el nivel del mar hasta 2,200 msnm en Sierra La Laguna (Fig. 6). En los oasis de Comondú y Todos Santos en Baja California Sur, se encontraron en vegetación ribereña y bosque tropical caducifolio. *Notiosorex tataticuli* es sinóptico con *Chaetodipus ammophilus, C. arenarius, C. rudinoris, C. spinatus, Dipodomys merriami, Neotoma bryanti, Peromyscus maniculatus* y *P. eva.* Los registros de *N. tataticuli* se asociaron a vegetación arbustiva dominante sarcocrasicaule [107], palo Adán (*Fouquieria diguetii*), palo verde peninsular (*Parkinsonia florida*), cardón (*Pachycereus pringlei*) y choya (*Cylindropuntia cholla*). El epíteto específico *tataticuli* significa "padre Ticul", y está compuesto por *tata*, una palabra en tarasco que significa padre, y Ticul, en honor de José Ticul Álvarez Solórzano. José Ticul Álvarez Solórzano tuvo una destacada carrera en la mastozoología en México; su investigación contribuyó a la comprensión de la sistemática y la taxonomía de mamíferos y reptiles mexicanos recientes del Pleistoceno.

7.15 Taxonomía y nomenclatura del morfotipo de Baja California y California

Familia Soricidae Fischer, 1814 Subfamilia Soricinae Fischer, 1814 Tribu Notiosoricini Reumer, 1984 Género *Notiosorex* Coues, 1877 **Notiosorex tataticuli ocanai** nueva subspecie

El holotipo es una hembra adulta CIB 27981, recolectada por Issac Camargo (número original 614) el 21 de noviembre de 2015 en México: Baja California; 22.5 km S San Quintín (30° 22' 17" N, -115° 51' 52" W; 15 msnm). El holotipo consiste en una piel de estudio para museo con cráneo y mandíbulas, tejido hepático y muscular conservados en etanol al 95%. Todas las partes del cuerpo están en buenas condiciones (Fig. 26). Toda la serie tipo se encuentra depositada en la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Adicional al holotipo la serie cuenta con cinco paratipos colectados en la localidad, con número de catálogo: CIB 27880, 27882, 32017–32019, todos colectados por Issac Camargo (ver Apéndice I).



Figura 26. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo de *Notiosorex tataticuli ocanai* (CIB 27981) de Baja California.

Notiosorex t. ocanai se caracteriza por la coloración del pelaje dorsal gris oscuro (7.5YR / 4 1), la coloración de la parte ventral es gris (7.5YR / 5 1) y cola marrón oscuro (10YR 2/1). La longitud condilobasal en promedio es menor de 17.0 mm, la longitud de la dentadura unicúspide en promedio es menor de 1.5 mm y su coloración general es gris oscuro. *Notiosorex t. ocanai* en promedio es más pequeña (Tabla 3). Se puede distinguir de *N. t. tataticuli* porque la coloración de su pelaje es más oscura que *N. t. tataticuli*: la coloración del pelaje dorsal es gris oscuro (7.5YR / 4 1) en comparación con gris claro (7.5YR 7/1), gris en la parte ventral (7.5YR / 5 1) contra gris rosado (7.5YR 6/2) a blanco rosado (7.5YR 8/2), y la cola de marrón (7.5YR / 4/2) a marrón oscuro (10YR 2/1) en comparación con marrón oscuro (10YR 2/1; Tabla 7). La Tabla 3 proporciona las medidas craneodentales del holotipo, así como la media y el rango de los cinco paratipos. *Notiosorex t. ocanai* se distribuye en la parte norte de la península de Baja California, California, y probablemente en el oeste de Nevada, EE. UU.; y su límite oriental es el Río Colorado (Fig. 5). Su hábitat incluye bosques de chaparral y zonas de boscosas en el norte de la

península de Baja California en México y California, en EE. UU. Se distribuye en las planicies de San Quintín en Baja California, asociada a matorral rosetófilo costero, y en El Rosario está asociado con matorrales pantanosos. En Cataviña y Punta Prieta esta especie vive en una zona de transición desde los desiertos costeros del Golfo de California hasta el centro de la península. *Notiosorex t. ocanai* se asocia con tipos heterogéneos de vegetación de chaparral. Esta subespecie se encontró asociada con las especies de mamíferos *Sorex ornatus, Neotoma bryanti, Peromyscus maniculatus, P. fraterculus* y *Reithrodontomys megalotis*. El epíteto subespecífico honra a Aurelio Ocaña, por su carrera ejemplar en la mastozoología. Aurelio Ocaña fue un colaborador cercano de José Ticul Álvarez Solórzano durante más de 30 años. Es un coleccionista mexicano que ha realizado importantes contribuciones al conocimiento de los mamíferos recientes y del Pleistoceno en México.

7.16 Taxonomía y nomenclatura de la población insular de Notiosorex

Subfamilia Soricinae Fischer, 1814 Tribu Notiosoricini Reumer, 1984 Género *Notiosorex* Coues, 1877 *Notiosorex tataticuli arroyoi* nueva subspecie

El holotipo es una hembra adulta CIB 32011, recolectada por Issac Camargo (número original 987) el 19 de octubre de 2017 en México: Baja California; Isla San Martín (30.4900 ° N, - 116.1100 ° W, 5 msnm). El holotipo consiste en una piel de estudio de museo con cráneo y mandíbulas acompañantes de tejido muscular y hepático conservado en etanol al 95%. Toda la serie tipo se encuentra depositada en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, y todas las partes del cuerpo están en buenas condiciones (Fig. 27). Complementarios al holotipo, la serie tipo alberga diez paratipos CIB 24050–24054, 32012–32016 (Apéndice I).



Figura 27. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del holotipo de *Notiosorex tataticuli arroyoi* (CIB 32011) de la isla San Martín en Baja California.

Notiosorex t. arroyoi es más pequeña y más oscura que *N. t. tataticuli* y *N. t. ocanai*. En la mandíbula inferior, la altura del cóndilo articular es inferior a 2.5 mm. Los dientes son significativamente más pequeños en comparación con *N. t. tataticuli* y *N. t. ocanai*. Longitud de U1 – M3 inferior a 6.0 mm, y m2 (> 65%), m3 (> 50%), y la profundidad del dentario en m1 (> 70%). Tiene una coloración distintiva, dorsalmente marrón muy oscuro (7.5YR / 2.5 / 3), partes inferiores de color amarillo rojizo (7.5YR / 7 8), con una cola gris oscuro (5YR / 3/1; Tabla 7). *Notiosorex t. arroyoi* se puede distinguir de *N. t. tataticuli* por su tamaño que es significativamente menor (Tabla 3). *Notiosorex t. arroyoi* es más oscura que *N. t. tataticuli* y la coloración del pelaje dorsal es gris claro (7.5YR 7/1) contra marrón muy oscuro (7.5YR / 2.5 / 3), partes inferiores de gris rosado (7.5YR 6/2) a blanco rosado (7.5YR 8/2) en comparación con rojizo amarillo (7.5YR / 7 8) y cola de marrón oscuro (10YR 2/1) a marrón (7.5YR / 4/2) versus gris muy oscuro (5YR / 3/1; Tabla 7). *Notiosorex t. arroyoi* se puede distinguir de *N. t. ocanai* por su tamaño que es marcadamente menor (Tabla 3). *Notiosorex t. arroyoi* se puede distinguir de *N. t. tataticuli* por su tamaño que es utamaño de pelaje dorsal es gris claro (7.5YR 7/1) contra marrón muy oscuro (7.5YR / 2.5 / 3), partes inferiores de gris rosado (7.5YR 6/2) a blanco rosado (7.5YR 8/2) en comparación con rojizo amarillo (5YR / 7 8) y cola de marrón oscuro (10YR 2/1) a marrón (7.5YR / 4/2) versus gris muy oscuro (5YR / 3/1; Tabla 7). *Notiosorex t. arroyoi* se puede distinguir de *N. t. ocanai* por su tamaño significativamente menor (Tabla 3). *Notiosorex t. arroyoi* se marcadamente más

oscura que los individuos analizados de *N. t. ocanai*, pelaje dorsal gris oscuro (7.5YR / 4 1) en comparación con marrón muy oscuro (7.5YR / 2.5 / 3), partes inferiores grises (7.5YR / 5 1) versus amarillo rojizo (7.5YR / 7 8) y cola oscura marrón (10YR 2/1) en comparación con gris muy oscuro (5YR / 3/1). Se enumeran los valores externos y craneodentales para el holotipo, así como la media y el rango de 10 paratipos (Tabla 3). *Notiosorex t. arroyoi* solo se distribuye en la isla San Martín, frente a la costa occidental de la península de Baja California (Fig. 5). El epíteto subespecífico honra a Joaquín Arroyo Cabrales por su destacada carrera en la mastozoología de México de los mamíferos actuales y del Pleistoceno.

7.17 Taxonomía de Notiosorex evotis

El estado taxonómico de *Notiosorex* se ha visto obstaculizado por la falta de especímenes de comprobante en colecciones científicas y varios especímenes tipo extraviados. Este estudio ha agregado material nuevo y lo ha analizado en el contexto de otros especímenes de museo, lo que respalda la elevación de *N. evotis* al estado de especie válida. Sin embargo, el problema de su holotipo faltante (USNM 9066) todavía afecta su taxonomía. Se describe un nuevo holotipo que satisface las disposiciones del Artículo 75, referido a Neotipos, del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica [108]. Fundamentado en aclarar la identidad taxonómica y la localidad tipo de *N. evotis* (Artículo 75.3.1), además proporcionamos razones y referencias para suponer que el material tipo original se ha perdido (Artículo 75.3.4). A continuación, se describe un neotipo de la localidad más cercana al holotipo original.

Subfamilia Soricinae Fischer, 1814 Tribu Notiosoricini Reumer, 1984 Género *Notiosorex* Coues, 1877 *Notiosorex evotis*, neotipo

El neotipo se trata de una hembra adulta CIB 27875 (número de coleccionista original 472), recolectada por Issac Camargo el 5 de noviembre de 2017. El especímen consiste en una piel de museo disecada con cráneo, mandíbulas y esqueleto acompañantes alojado en la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, más órganos internos y tejido muscular conservados en etanol al 95%; todas las partes del cuerpo están en buenas condiciones (Fig. 28).


Figura 28. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo, y mandíbula del neotipo *Notiosorex evotis* (CIB 27875; México, Sinaloa, Mazatlán (5.6 km N, 3 km W Villa Unión).

Las medidas del neotipo, longitud total = 84 mm; longitud de la cola = 26 mm; longitud del retropié = 11 mm; longitud de la oreja = 6 mm; mayor longitud del cráneo = 14.41 mm; ancho rostral = 4.34 mm; anchura mínima interorbital = 3.36 mm; ancho craneal = 7.11 mm; longitud del diente unicúspide maxilar = 1.45 mm; longitud de la dentadura compleja maxilar = 3.79 mm; ancho en M2-M2 = 4.06 mm; longitud de la mandíbula = 7.82 mm; longitud de la dentadura mandibular = 4.95 mm; altura de la apófisis coronoides = 4.3 mm y longitud de la apófisis coronoides -punto ventral de la faceta condilar superior = 3.8 mm. El pelaje dorsal es marrón grisáceo muy oscuro (7.5 YR 3/2), el pelaje lateral es gris oscuro (7.5 YR 4/1), el pelaje ventral es gris claro (7.5 YR 7/1) con una mancha marrón amarillenta (7.5 YR 5 / 5) y la cola es de color marrón muy oscuro (7.5 YR 2/2).

La localidad del neotipo localizada a 5.6 km N, 3 km W de Villa Unión, Mazatlán, Sinaloa, México (23.2148 ° N, -106.1069 ° W, 75 msnm) se encuentra a 31 km al SE de la localidad original (Mazatlán, Sinaloa, México). El neotipo quedó atrapado en una maleza, maizal abandonado

bordeado por un crecimiento de mezquite, arbusto espinoso y cactus dispersos. La especie se distribuye en Sinaloa, Nayarit y Jalisco, México (Fig. 1).

Notiosorex evotis se puede distinguir de *N. crawfordi* y *N. cockrumi* por su mayor tamaño; anchura rostral > 5.29 mm, anchura mínima interorbital > 17.13 mm, longitud condilobasal > 17.12 mm, anchura craneal > 3.96 mm, longitud del unicúspide maxilar > 2.04 mm y longitud de la mandíbula > 7.01 mm. *N. evotis* es más oscuro que *N. crawfordi*. La especie *N. cockrumi* muestra una tendencia positiva en el carácter del punto lateral del punto más ancho de la caja craneal y una tendencia negativa en la línea media ventral del foramen magnum, el proceso paroccipital y el borde lateral del foramen magnum contra *N. evotis*. *N. crawfordi* se diferencia de *N. evotis* por una reducción en los caracteres de la línea media del margen posterior del paladar y el margen posterior del incisivo superior, mientras que es positivo en la línea media dorsal del foramen magnum, el borde lateral del foramen magnum y la línea media ventral del foramen magnum. *N. evotis* también puede diferenciarse mediante marcadores genéticos, presenta distancias genéticas de > 17% para *Cytb* 4.05% para β-fib I7 y con *N. cockrumi* > 16% para *Cytb* y 3.44% para β-fib I7.

N. evotis se distribuye en la costa del Pacífico, habita áreas con vegetación tropical y se ha encontrado en palmas secas, pastizales, matas de arbustos espinosos en zonas áridas y una población insular en la isla Palmito Verde en Sinaloa, México. En la localidad encontramos *N. evotis* asociada a llanuras de mezquite-cactus y en cultivos de alfalfa, a pocos metros del cause del río Fuerte, Sinaloa. Se recolectaron en noviembre cuatro individuos a 19 km W de Choix (26.7257 ° N, -108.5165 ° W, 456 msnm); un macho (CIB 27878) y tres hembras (CIB 27876, 27877 y 28196). Sus medidas somáticas fueron: longitud total = 80–94 mm; longitud de la cola vertebral = 25–29 mm; longitud del retropié = 10–11 mm, longitud de la oreja = 6–8 mm, anchura rostral 5.28–5.96 mm, anchura mínima interorbital = 3.74–4.81 mm, longitud condilobasal = 16.18–17–95 mm, crianza craneal = 7.29–7.61 mm, longitud de dentadura unicúspide maxilar = 1.84–2.18 mm. El registro más austral fue una hembra adulta (CIB 29625) recolectada en septiembre de 2016 a 6.41 km al NO de Soyotlán del Oro, Jalisco (20.3400 ° N, - 104.3200 ° W, 649), longitud total = 80 mm; longitud de la cola vertebral = 29; longitud del retropié = 10 mm, anchura mínima interorbital = 2,36 mm, anchura mínima interorbital = 4.68 mm, longitud de la oreja = 7 mm, anchura rostral = 5,36 mm, anchura mínima interorbital = 4.68 mm, longitud condilobasal = 17.45 mm, anchura craneal = 7.57 mm, longitud

del diente unicúspide maxilar = 2.08 mm. Esta musaraña tiene una coloración similar a la del neotipo.

8. DISCUSIÓN

8.1 Historia evolutiva de las especies actuales y extintas de Notiosorex

La Tribu Notiosoricini comprende a los géneros *Megasorex* y *Notiosorex* y estos presentan mayor afinidad con las musarañas de la Tribu Neomiyini; sin embargo, el clado Notiosoricini se mantiene diferenciado del resto de sorícidos. En contraste, Ducommun, et al. [34] encontraron mayor similitud en la morfología del pelo entre *Megasorex* y *Notiosorex* que con *Neomys*, y sugirieron que *Megasorex* y *Notiosorex* deben tratarse como géneros distintos porque existen diferencias morfológicas entre ellos. El árbol filogenético del gen *Cytb* (Fig. 2) mostró una estrecha relación entre *Megasorex* y *Notiosorex* y apoyó la opinión de que deberían ser tratados como géneros separados, ya que estaban genéticamente bien diferenciados. Las musarañas del género *Notiosorex* se agrupan junto con *Megasorex* en un clado particular con valor de soporte nodal de 90%, ambos géneros se mantienen en subclados con valores de soporte superiores al 90%, este clado corresponde a la Tribu Notiosoricini.

La topología de la reconstrucción filogenética de las especies actuales y fósiles de *Notiosorex* y las longitudes de las ramas indican que *N. harrisi* es la especie más ancestral y que *N. villai* es bastante similar a ella, lo que las hace morfológicamente similares al ancestro común más reciente del clado (Fig. 16). La posición de *N. harrisi* es consistente con el registro fósil, donde se conoce desde el Mioceno tardío del noreste de Arizona hasta los depósitos de Wisconsin y el Holoceno de Nuevo México, con un registro del Pleistoceno / Holoceno del sur de Chihuahua [28].

Las especies *N. harrisi* y *N. villai* son los miembros más pequeños del género *Notiosorex* con respecto al tamaño del cráneo y la mandíbula. *N. villai* se conocía anteriormente solamente por el holotipo y dos paratipos [47]. Sin embargo, se reubicó al individuo (UANL LP-6) que fue recolectado en el municipio de Nuevo León y registrado como *N. crawfordi* [109] por similitud en tamaño y características morfométricas con la serie tipo de *N. villai*. La similitud morfológica entre las especies *N. villai* y *N. harrisi*, junto con su limitada distribución y abundancia, sugieren que *N. villai* es una especie relicto de *Notiosorex*.

Los grupos de especies de *N. crawfordi* se agrupan cerca de *N. cockrumi* en el diagrama de CPA, pero los dos se separan en diferentes clados basados en los mismos datos morfométricos

mediante el algoritmo de construcción de árboles de Máxima Verosimilitud. Baker et al. [51] describieron *N. cockrumi* como una especie críptica; sin embargo, los resultados muestran que usando morfometría geométrica las dos especies son distinguibles en la forma de la mandíbula y el craneo. No hay barreras fisiográficas evidentes que separen a *N. cockrumi* de *N. crawfordi*, lo que dificulta establecer los límites entre las distribuciones de las dos especies.

Las longitudes de las ramas de los árboles filogenéticos sugieren que *N. cockrumi* puede ser una especie recientemente diferenciada y *N. crawfordi* podría ser su antepasado directo. Aunque *N. cockrumi* forma un clado con otros taxones, tiene una longitud de rama muy corta tanto en la reconstrucción filogenética del cráneo, como en los árboles de la mandíbula, lo que sugiere que no se deriva mucho de los taxones que se encuentran debajo de él. Además, *N. crawfordi* tiene una longitud de rama muy corta con respecto a la extinta *N. dalquesti* (Fig. 23). Las ocurrencias fósiles de *N. dalquesti* están ampliamente representadas en los estados de Arizona [110,111], California [112], Nuevo México [53,113], Texas [114], Nevada [115], Tamaulipas [116] y Zacatecas [117]. Esta especie bien puede ser un ancestro ampliamente distribuido que ha dado lugar a *N. crawfordi*, también ampliamente distribuido, así como a varias especies con áreas de distribución más restringidas como *N. cockrumi*. El registro de Zacatecas de *N. dalquesti*, que consiste en un fragmento de mandíbula [117], se encuentra dentro del área del morfogrupo de *Notiosorex* de la FVT indicando que esta área ya estaba ocupada por *Notiosorex* en el Pleistoceno.

Las especies vivas más grandes del género, *N. evotis* y *N. tataticuli*, se agrupan en el mismo clado. Carraway [28] colocó *N. evotis* y a *N. jacksoni* en el mismo grupo. *N. jacksoni* es incluso más grande que *N. evotis* y *N. tatiticuli*, y sus registros se remontan a 4.1 millones de años; *N. jacksoni* se conoce únicamente de Kansas [32], Texas [30] y California [54]. Recientemente, las poblaciones de *Notiosorex* de California han sido reconocidas como *N. tataticuli* [118]. Hibbard [32] mencionó que las especies encontradas en el mismo sitio de la localidad tipo de *N. jacksoni* tienen actualmente una distribución más sureña. Por lo tanto, se sugiere que *N. jacksoni* podría ser el ancestro directo de *N. evotis* y *N. tataticuli*.

Las especies fósiles *N. dalquesti* y *N. harrisi* son de diferente tamaño y solo están relacionadas de forma lejana de acuerdo a los árboles morfométricos. Los primeros registros de *N. harrisi*

datan de finales del Mioceno, desapareciendo del registro fósil durante el Plioceno y reapareciendo por poco tiempo en el Pleistoceno con distribución simpátrica con *N. dalquesti* en Arizona [28]. *N. dalquesti* y *N. harrisi* podrían estar bajo procesos demográficos de expansión y contracción en sus poblaciones a lo largo del tiempo. Actualmente, las especies de *N. cockrumi* y *N. crawfordi* se encuentran en simpatría en Arizona, la misma zona donde también coexistieron especies extintas de *Notiosorex*. Esta área puede ser un área clave en los procesos de especiación para el género *Notiosorex*.

8.2 Historia evolutiva de Notiosorex tataticuli

El Río Colorado es una barrera geográfica que probablemente contribuye al proceso de especiación de las musarañas del desierto. La divergencia genética de las poblaciones de musaraña de *Notiosorex* separadas por el río es evidente, ya que las distancias genéticas entre las poblaciones al este y al oeste del Río Colorado oscilan entre 11.11 y 15.58% para el ADNmt y entre 4.11 y 5.27% para el ADN nuclear. Se ha documentado que el Río Colorado funciona como barrera para los escorpiones (*Centruroides*; [119]) y los cactus (*Lophocereus*; [120]). También se ha sugerido el papel del Río Colorado como barrera a nivel de especie entre *Chaetodipus baileyi* y *C. rudinoris, Neotoma lepida* y *N. devia, N. bryanti* y *N. devia,* y *Peromyscus fraterculus* y *P. eremicus* [121–123].

Las distancias genéticas porcentuales obtenidas entre el linaje californiano en relación con *N. crawfordi* (15.58%) y *N. cockrumi* (14,16%) son similares a las de *N. crawfordi* y *N. cockrumi* (13.87%; [51]). Las distancias dentro de las especies de *Notiosorex* son mayores que las obtenidas previamente para especies hermanas de mamíferos que se encuentran a ambos lados del Río Colorado (> 15,58% para *Cytb*), como *Neotoma varia – N. bryanti* (2.7%; [122]), *Chaetodipus baileyi – C. rudinoris* (8.7%) y *Peromyscus eremicus – P. fraterculus* (8.7% para Co3; [124,125]). La magnitud de la distancia genética entre *Notiosorex* al oeste del Río Colorado está por encima del 10% de diferencia, más fuerte que los valores propuestos por Bradley y Baker [126] a nivel de especie para roedores y murciélagos usando el parámetro Kimura 2.

También encontramos diferencias morfológicas y morfométricas entre los especímenes recolectados al oeste del Río Colorado y los que viven al este (*N. crawfordi*). Las diferencias morfológicas entre estos linajes fueron evidentes y diferían de las reportadas en la descripción

de *N. cockrumi*, lo que implica que la morfología externa es altamente conservadora dentro del género *Notiosorex*, pero distinguible entre especies. Los análisis dentro del linaje occidental muestran dos haplogrupos monofiléticos con distancias genéticas entre 0.58 y 1.44% en mtDNA. El desierto californiano incluye dos subgrupos que presentan una diferencia del 1.81%. El primer clado incluye especímenes de la parte sur de la península (Baja California Sur), mientras que el segundo incluye poblaciones en la isla San Martín, Baja California y poblaciones continentales del norte de la península de Baja California y California.

Los especímenes de cada subgrupo dentro del desierto californiano y la población que habita la isla San Martín se pueden separar por diferencias en el tamaño del cráneo y una evidente coloración oscura. Cada subgrupo tiene características únicas y está geográficamente aislado. Encontramos variaciones morfométricas y de color más marcadas en el clado que vive al oeste del Río Colorado que en las especies restantes de *Notiosorex*. En general, el conjunto de datos apoya la hipótesis de que la población de *Notiosorex* al oeste del Río Colorado debe considerarse una especie distinta de las descritas actualmente. Además, este nuevo taxón está compuesto por tres poblaciones distintas sin superposición geográfica, que difieren en morfología y coloración.

El uso de marcadores genéticos ha permitido de forma práctica y precisa, verificar la amplia variabilidad genética en las poblaciones naturales. Gran parte de las clasificaciones de los seres vivos se basan en el uso de marcadores moleculares, los cuales tienen importancia en el reconocimiento y delimitación de las entidades biológicas [126]. Los marcadores moleculares son herramientas útiles para la reconstrucción filogenética de las especies y a partir de la delimitación de los linajes se puede inferir información sobre la historia evolutiva de las poblaciones en un determinado tiempo y espacio [127,128].

8.3 Historia natural y distribución de las nuevas especies descritas de *Notiosorex* al oeste del Río Colorado

Notiosorex tataticuli es poco común y difícil de recolectar. Se encontraron individuos en la mayor parte de su área de distribución; sin embargo, parece que solo se encuentran en hábitats restringidos. Son más abundantes en áreas cercanas a cuerpos de agua o con cobertura vegetal. Se ha reportado que *Notiosorex tataticuli* depreda escorpiones que son presas más grandes que ellas, y en algunos casos poseen toxinas similares a las de escorpiones y arañas [42].

Notiosorex t. ocanai se distribuye en la parte norte de la península de Baja California, California, y probablemente en el oeste de Nevada; su límite oriental podría ser el Río Colorado (Fig. 29). El hábitat incluye arbustos y bosques de pinos del norte de la península de Baja California en México y California, EE. UU. Al norte de su distribución geográfica, en California, se extiende dentro del matorral costero, pero algunos estudios reportan que es muy abundante en pocas localidades, asociadas con matorrales desérticos, desierto ribereño, chaparral mixto y asociaciones de pino (*Pinus edulis*) y enebro [129].



Figura 29. Distribución y nomenclatura de las especies de *Notiosorex* al noroeste.

La subespecie *Notiosorex tataticuli arroyoi* es endémica de la isla San Martín en Baja California y tiene aproximadamente 1.5 km de diámetro, con un área de 3.18 km², y está rodeada de acantilados de hasta 4.5 m, excepto en el lado sureste, donde hay una pequeña playa de arena y una laguna de marea. La isla es parte de un cinturón volcánico compuesto de andesita terciaria y basalto, con poco suelo en la mayor parte de la isla [130]. La isla está cubierta por una densa vegetación de matorrales costeros, incluidos los cactus *Myrtillocactus cochal* y *Stenocereus*

gummosus, líquenes, arbustos y plantas perennes sufrutescentes (*Encelia californica* y *Euphorbia misera*), suculentas, *Dudleya anthonyi* y *D. cultrata* [131]. Otras especies de mamíferos que se encuentran en la isla son *Neotoma bryanti martinensis*, una subespecie endémica de la isla que se considera extinta y el ratón venado endémico *Peromyscus maniculatus exiguus* [132].

8.4 Delimitación de especies de Notiosorex de la costa del Pacífico

Notiosorex evotis forma un clado de poblaciones en las regiones costeras del Pacífico subdividido en dos subclados, el primero contiene poblaciones de la provincia de las Tierras Bajas del Pacífico y el segundo contiene poblaciones de la provincia de la FVT (Fig. 15). Estos dos grupos tienen distancias genéticas de 2.21% para *Cytb* y 1.84% para el gen nuclear β-fib I7. La divergencia entre estos subclados puede deberse a barreras de dispersión asociadas con diferencias topográficas y ambientales entre dos provincias biogeográficas: el clado de tierras bajas se clasifica dentro de la provincia de tierras bajas del Pacífico en Sinaloa, y las poblaciones de tierras altas en Nayarit y Jalisco en la provincia biogeográfica de la FVT [133]. *Notiosorex evotis* está restringido en el margen oriental de su área de distribución por la Sierra Madre Occidental.

La Sierra Madre Occidental está asociada como barrera geográfica para procesos de especiación en otros mamíferos como el ratón de bolsillo *Chaetodipus artus* [134], los ratones ciervo *Peromyscus schmidlyi* [135] y *P. simulus* [136] y la rata de madera *Hodomys alleni* [137]. El límite norte de la distribución de *N. evotis* está delimitado por dos barreras geográficas: la Sierra de Barobampo y el Río Fuerte [138], lo que restringe la conectividad entre las especies de musaraña del desierto.

La especie hermana de *Notiosorex evotis* es *N. tataticuli* (Fig. 15; probabilidad posterior bayesiana de 0.91 y 85% de *bootstrap*), que se distribuye más al norte en la región costera del Pacífico en la Provincia Florística de California. El clado *Notiosorex evotis* está profundamente separado de *N. crawfordi* y *N. cockumi*.

Se encontraron diferencias inter-específicas en la forma del cráneo de las tres especies de *Notiosorex* analizadas. La forma del cráneo de *N. evotis* difiere de las especies de *N. cockrumi* y *N. crawfordi* en que tiene un paladar más ancho y corto y un área timpánica más amplia que *N. crawfordi*. Carraway y Timm [47] mencionan que las poblaciones de *Notiosorex* del norte de la costa del Pacífico muestran características intermedias entre *N. evotis* y *N. crawfordi*. Los

resultados de variación en la forma del cráneo muestran características morfológicas útiles en el reconocimiento de las especies de *Notiosorex* pues en todos los análisisse mostraron diferencias entre estas dos especies mencionadas. El análisis de la variación en la forma del cráneo de las poblaciones de *Notiosorex* en la región de la costa del Pacífico indica que *N. evotis* tiene una distribución alopátrica. Jones y colaboradores [139] registraron *N. crawfordi* en Sinaloa (KU 75184), sin embargo, el análisis no apoya esta identificación taxonómica, que se reclasifica como *N. evotis*. Por lo tanto, todas las poblaciones de *Notiosorex* en la costa del Pacífico de Sinaloa y Nayarit son *N. evotis*.

Las especies de musaraña del desierto son filogenética y morfológicamente distintas. Se ha considerado que las especies de *Notiosorex* son crípticas porque sus diferencias eran difíciles de detectar utilizando técnicas morfométricas tradicionales, todas las cuales están sustancialmente influenciadas por el tamaño [28,140]. Se ha demostrado que la morfometría geométrica, que se centra únicamente en la forma, es una herramienta poderosa para diferenciar incluso las poblaciones de musarañas más estrechamente relacionadas y se ha utilizado recientemente para estudiar la especiación y la evolución de las musarañas [96,141–147].

El potencial de selección o deriva para causar cambios fenotípicos en las musarañas es considerable debido a su baja vagilidad y su capacidad para persistir en microhábitats localizados [96,97]. No se encontró evidencia sólida de variación entre las poblaciones de *N. evotis*, lo que sugiere una divergencia muy reciente o altos niveles de flujo de genes. Actualmente, las poblaciones pueden no estar interconectadas debido a la fragmentación de sus hábitats causada por la agricultura intensiva en el estado de Sinaloa, que ocupa el 38% de su superficie [148], lo cual puede representar una barrera ecológica.

8.5 Clasificación y evolución de las poblaciones de *Notiosorex* con distribución en la Faja Volcánica Transmexicana

Los resultados de la variación en morfométrica sugieren que cada población de *Notiosorex* analizada tiene una forma particular a cada grupo biogeográfico. Las muestras de *Notiosorex* del morfogrupo de la FVT se encuentran comprendidas por siete individuos de Durango y dos de Zacatecas. Todos los resultados morfométricos soportan la existencia de un morfogrupo diferenciado de *N. crawfordi*. Álvarez-Córdova y colaboradores [72] ubican la posición filogenética de una población en el estado de Zacatecas, los resultados de su investigación la sitúan dentro de *N. crawfordi*. Los resultados de la filogenia mitocondrial (*Cytb*), ubican a estos

individuos (CVZM 0252 Y CVZM 053) en un subclado de *N. crawfordi*, pero la evidencia morfométrica soporta la existencia de un grupo definido.

Evidencia paleontológica sugiere que *N. crawfordi* no habita en la FVT, Jau-Mexia et al. [117] analizaron un fragmento de mandíbula y la clasificaron dentro de la especie *N. crawfordi*. Posteriormente, Carraway [28] inspeccionó al mismo espécimen y lo reclasificó dentro de *N. dalquesti,* especie que describe en su investigación. Por tanto, el ejemplar de Zacatecas reportado por Jau-Mexia et al. [117] y reclasificado como *N. dalquesti* se encuentra dentro del área de distribución de la que podría considerarse un linaje diferenciado de *Notiosorex* en la FVT y si se considera que esta región biogeográfica estaba ocupada por *Notiosorex* desde principios del Pleistoceno, la historia evolutiva de las poblaciones de la FVT podría ser distinta de la de *N. crawfordi*.

Las poblaciones de la FVT difieren de la morfología de *N. crawfordi*, sin embargo, la ubicación filogenética la posiciona en un subclado de *N. crawfordi*. Debido al número limitado de ejemplares de *Notiosorex* de la FVT es prácticamente imposible determinar los límites geográficos de grupo, si se trata de una especie, dos especies separadas, o subespecies de *N. crawfordi*. El ejemplar de *Notiosorex* en el estado de Hidalgo, México ([28]; TTU 24185) y colectado en 1973 se encuentra extraviado de la colección científica (John Stuhler com. pers). Adicional a este registro Álvarez y González-Ruiz [149] registraron a *Notiosorex* en las grutas de Xoxafi en el estado de Hidalgo, México, Rojas-Martínez et al. [150] presentan registros adicionales los cuales revalidan la existencia de *Notiosorex* en Hidalgo, y amplían su distribución en 31 km al SW en el municipio de Tetepango y 75 km SE, en el límite E de la FVT.

Adicionalmente, son conocidos fósiles del género *Notiosorex* provenientes de la época del Mioceno tardío (dos fragmentos mandibulares), encontrados en la cuenca carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo [151]. A partir de registros paleontológicos se demuestra que *Notiosorex* habita en la FVT desde hace al menos cinco millones de años [152]. En términos generales todas las especies de *Notiosorex* son difíciles de observar y detectar en la naturaleza, por lo que los registros de ocurrencia de las poblaciones de la FVT han pasado desapercibidos, debido a que, usualmente en los ambientes áridos y semiáridos de México, no se colocaban trampas para capturar musarañas. Los registros históricos y actuales de *Notiosorex* en los desiertos de la FVT

demuestran que su distribución es antigua y que los ambientes habitables para *Notiosorex* (zonas semiáridas) se han conservado estables desde el Mioceno.

Las diferencias morfométricas entre las especies de *Notiosorex* y el morfogrupo de la FVT soportan la existencia de un grupo diferenciado del resto de las especies descritas de *Notiosorex*. Las barreras geográficas respaldan la hipótesis de que el número potencial de especies de *Notiosorex* en su distribución actual puede ser mayor que el reportado. Específicamente, los datos morfométricos apoyan la posibilidad de que las poblaciones conocidas como *N. crawfordi* de la FVT son en realidad una especie diferente. Esta hipótesis requiere la confirmación de la identidad genética a través de muestreos en la parte más sureña de la distribución de *Notiosorex* además de análisis filogenéticos de especímenes que incluyan mayor número de genes para esclarecer la genealogía de estas poblaciones que habitan desde el estado de Durango hasta el estado de Hidalgo, México.

Los individuos de *Notiosorex* con distribución en la FVT utilizados en la presente tesis no exhiben la totalidad de la información genética (filogenia multilocus) utilizada para describir a *Notiosorex tataticuli*, aunado a que se desconoce la posición filogenética de las poblaciones del estado de Hidalgo, se considera la recomendación 73.A del artículo 73.1 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica [108] referente a la designación de un holotipo "un autor que establezca un nuevo taxón de grupo de especies nominal debe designar su holotipo de manera que facilite su reconocimiento posterior".

8.6 Filogeografía del género Notiosorex

El área de distribución del género *Notiosorex* incluye varias barreras fisiográficas que restringen el flujo de genes (Fig. 5); en algunos casos, estas barreras representan el límite de distribución de varias especies. Actualmente, se reconocen al menos cinco especies de este género: *N. cockrumi* en el cálido desierto de Sonora [51]; *N. evotis* en la Costa del Pacífico [47]; *N. t. ocanai* en Baja California y California y *N. t. tataticuli* en Baja California Sur [118], *N. villai* en la provincia de Tamaulipeca [47]; y *N. crawfordi*, ampliamente distribuidos en áreas del Desierto Templado de Sonora, Desierto de Chihuahua y FVT. El área de distribución de *N. crawfordi* incluye barreras fisiográficas y diferentes condiciones climáticas que limitan el desplazamiento de individuos, como las del Desierto Chihuahuense, la FVT y el Desierto Templado de Sonora; por lo tanto, es probable la existencia de especies crípticas morfológicamente similares a *N. crawfordi*, como en el caso de *N. cockrumi* para el Desierto Sonorense.

Las barreras consideradas en este estudio han sido reportadas como conductoras del aislamiento para varios mamíferos a nivel de especie y subespecie, por lo que podrían haber producido un efecto similar en la distribución amplia y diversa de *Notiosorex*. A continuación, se comenta cada una de las áreas geográficas donde se ha registrado la presencia de *Notiosorex*, bordeadas por barreras fisiográficas y presentando características particulares que favorecen la separación de especies.

N. tataticuli ocanai incluye áreas de suave pendiente en la llanura costera donde prevalece el clima árido y la vegetación de matorrales [107]. El Río Colorado también se ha considerado una barrera geográfica que promueve los procesos de especiación entre las especies de *Neotoma varia* y *Neotoma bryanti* [122], los roedores *Peromyscus eremicus* y *P. fraterculus, Chaetodipus baileyi* y *C. rudinoris* [153]; y a nivel de subespecífico para *Peromyscus maniculatus* [154] y *Reithrodontomys megalotis* [155]. En el pasado, el Río Colorado habría sido aún más una barrera. El riego agrícola lo ha agotado desde 1900. Y en tiempos glaciares habría transportado más agua debido a las mayores precipitaciones en sus cabeceras [156].

N. tataticuli ocanai está separado de *N. t. tataticuli* por el Desierto Central y el Desierto del Vizcaíno. Actualmente, no existe una barrera fisiográfica que divida estas dos áreas. Sin embargo, a lo largo de la península en sus extremos norte y sur existen dos regímenes climáticos muy diferenciados (con una zona más o menos de transición entre ambas) que produce la existencia distribución de especies restringidas al norte mediterráneo y de especies restringidas al sur tropical-subtropical. Estos dos extremos serían ambientes separados ecológicamente de manera que (excepto especies generalistas ecológicamente) comparten pocas especies [157]. Las distancias genéticas entre las poblaciones de Baja California y California revelan discontinuidades genéticas a través del Desierto Central y el Desierto del Vizcaíno, apoyando aún más esta hipótesis de una especie diferenciada. Por otro lado, *Peromyscus fraterculus y P. eva* son ejemplos del aislamiento peninsular a nivel de especie [158], mientras que ejemplos de variación subespecífica incluyen especies de roedores como *Ammospermophilus leucurus, Dipodomys merriami y Thomomys nigricans* [159–161].

No existen barreras fisiográficas evidentes que sirvan como herramienta para delimitar a las poblaciones del desierto Sonorense; pero sí podría existir una barrera climática permeable entre las poblaciones de *Notiosorex*. Si bien el bajo número de especímenes de *N. cockrumi* no ha permitido establecer límites precisos en su área de distribución [51], existe un registro de *Notiosorex* en la base de datos del portal VertNet (www.vertnet.org) depositado en la colección científica de la Universidad de Texas (TTU 6323) cuya localidad es en Álamos, Texas, EE. UU.; sin embargo, este ejemplar se encuentra perdido (John Stuhler com. pers.). Debido a las características de las musarañas desérticas podría ser que estos individuos sean identificados en un futuro como *N. cockrumi* por las características ambientales de la localidad referida.

El área de distribución geográfica de *N. crawfordi* comprende valles y cuencas de Chihuahua, Nuevo México, Nevada, Texas y Arizona. En cuanto a las poblaciones de *Notiosorex* que se encuentran en la FVT y la Provincia Tamaulipeca, los resultados de las filogenias reconstruidas por medio de secuencias genéticas y puntos de referencia o *landmarks* soportan la monofilia entre los grupos. En el área de distribución de *N. crawfordi* existen barreras físicas como los ríos Conchos y Grande lo que sugiere fuertemente que la combinación de barreras físicas y ecológicas podría limitar el flujo genético entre poblaciones. En particular, la población que prospera en la provincia Tamaulipeca es reconocida como una especie diferenciada. Por su parte, los individuos de la FVT se consideran parte de la distribución de *N. crawfordi* [28,47]. Los resultados de la filogenia mitocondrial del gen *Cytb* sugieren que podría ser otra especie contenida dentro de *N. crawfordi*, sin embargo, en el presente trabajo no se realiza una descripción taxonómica de estas poblaciones debido a que no se pudo definir el límite austral de este filogrupo/morfogrupo.

Dos individuos de Zacatecas se mantienen en un subclado dentro de *N. crawfordi*. Las poblaciones de *Notiosorex* que viven en la FVT son probablemente las menos estudiadas del género. Este morfotipo de *Notiosorex* podría tener como límites al este la Sierra Madre Oriental y al oeste la Sierra Madre Occidental; ambas sierras han sido descritas como barreras fisiográficas que han fomentado la diversificación de especies de mamíferos (*Peromyscus, Neotoma*; [124,162]). Esto demuestra la alta eficiencia de las barreras de elevación para promover la diversificación de especies.

N. evotis se distribuye exclusivamente en la costa del Pacífico Mexicano, en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco y Michoacán. Esta región biogeográfica alberga diferentes tipos de vegetación que incluyen principalmente bosque tropical caducifolio. Las poblaciones de *Notiosorex* pudieran estar restringidas por dos barreras combinadas, la Sierra Barabampo y el río Fuerte. Otras especies de mamíferos también se distribuyen solo en el área de la costa del Pacífico, *Peromyscus schmidlyi* y *P. simulus, Chaetodipus artus, Hodomys alleni* y *Handleyomys melanotis* [163].

La reconstrucción filogenética mitocondrial *COI* soporta la monofilia de la especie *N. villai* que está restringida a la provincia de Tamaulipeca, limitada por la Sierra Madre Oriental. Las barreras analizadas podrían ser impermeables a la dispersión de individuos de *Notiosorex*, debido a que el género comprende especies de poca vagilidad. Además, las barreras pluviales y fisiográficas se han reportado como promotoras de la separación espacial en otras especies. Por otro lado, estas barreras biogeográficas pueden haber ocasionado una distribución restringida para algunas especies de mamíferos, como *Sorex nanus, Sylvilagus nuttallii, Lepus townsendii, Neotamias quadrivittatus, Lemmiscus curtatus, Cynomys leucurus, Onychomys arenicola, Peromyscus schmidly, Reithrodontomys zacatecae, Sorex milleri, Cryptotis obscura, Peromyscus ochraventer, Neotoma angustapalata, Sciurus alleni, Cynomys mexicanus, y Myotis planiceps [163].*

9. CONCLUSIONES

Los análisis filogenéticos ubican a las poblaciones en cinco clados monofiléticos y su posición filogenética molecular entre las musarañas del género *Notiosorex* revela la existencia de una nueva especie, la cual se describe con tres subespecies al oeste del Río Colorado. El cambio evolutivo de las poblaciones fósiles de *Notiosorex* no presenta una línea ancestral-descendiente que la divida en dos especies separadas. Por lo tanto, una sola población de *Notiosorex* aislada podría tener cambios evolutivos a lo largo del tiempo. Las características ambientales unidas a las barreras geográficas a través del tiempo han sido determinantes en la distribución de las especies actuales y extintas.

El análisis filogenético de *N. evotis* forma dos subclados principales: uno que incluye las poblaciones del estado de Sinaloa, y el otro incluye poblaciones de Nayarit y Jalisco. Los límites entre los dos grupos parecen estar relacionados con el decline ecotonal entre la provincia de la Costa del Pacífico y la provincia de la FVT, que actúa como una barrera geográfica. El análisis de función discriminante reveló claras diferencias en la forma del cráneo entre las tres especies de *Notiosorex* al noroeste de su distribución. Teniendo en cuenta estas múltiples líneas de evidencia del conjunto de datos, se confirma que *N. evotis* es una especie alopátrica y se asigna un neotipo para estabilizar su taxonomía.

Desde un punto de vista evolutivo, las especies actuales de *Notiosorex* se extendien sin un registro fósil que reemplace repentinamente dos especies del Pleistoceno y el Holoceno dentro de unos pocos miles de años como máximo. Las posibilidades son una rápida evolución filética, posiblemente de *N. dalquesti*; expansión de poblaciones de *N. crawfordi* no registradas en un registro fósil actual; o un evento de especiación seguido de una rápida expansión del rango y reemplazo de las otras especies. Una de las posibles explicaciones para la baja variación entre las especies son los cuellos de botella de la población. Esto encaja con tamaños de población muy restringidos en el Pleistoceno seguido de una rápida expansión geográfica.

El área de distribución del género *Notiosorex* incluye barreras pluviales y fisiográficas que limitan el flujo genético entre las poblaciones, y a través del tiempo estas poblaciones han quedado incomunicadas y se han diversificado. Por ejemplo, el Golfo de California separa la península de Baja California del continente, y diferentes grandes ríos que actúan como barreras

restringen la dispersión de individuos de las poblaciones de *Notiosorex*. Los ríos considerados como barreras de dispersión son el Río Colorado (*N. tataticuli –N. crawfordi*), río Conchos (*N. crawfordi*– FVT), río Bravo o Grande (*N. crawfordi*– *N. villai*, y el morfogrupo de la FVT). Se puede considerar al desierto de Sonora como zona de distribución exclusiva para *N. cockrumi* y al río Fuerte en combinación con la Sierra de Barobampo para *N. cockrumi – N. evotis*. Estos ríos son considerados barreras intransitables para las musarañas desérticas y podrían ser la causa de la diferenciación a nivel de específico y subespecífico de las poblaciones de *Notiosorex* causando implicaciones en la dispersión entre poblaciones. En consecuencia, con el paso del tiempo, las especies de musarañas con poca vagilidad, en geografía con barreras pluviales y fisiográficas son potenciales diversificadores de las especies contenidas en el género.

10. LITERATURA CITADA

- 1. Fischer G. Zoognosia: tabulis syntopicis illustrate. 1813.
- Harris AH. Fossil history of shrews in North America. JM Wójcik and M Wolsan, editors, Evolution of shrews Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Bial/owiez⁻a. 1998. pp. 133–156.
- 3. Wojcik, J. M., and M. Wolsan (eds.). 1998. Evolution of Shrews. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Bialowieza, Poland, 458 pp.
- 4. Wojcik JM, Wolsan M. The evolution of shrews. Trends Ecol Evol. 1999.
- 5. Abe H. Distribution and radiation in soricid shrews. Mamm Sci. 1983;46: 49–57.
- 6. Churchfield S. The natural history of shrews. Cornell University Press; 1990.
- Symonds MRE. Phylogeny and life histories of the 'Insectivora': controversies and consequences. Biol Rev. 2005;80: 93–128. doi:10.1017/S1464793104006566
- Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio duodecima. 1. Regnum Animale. 1 & 2 Holmiae, Laurentii Salvii. Holmiae [Stockholm], Laurentii Salvii. 1758.
- Cuvier. Le regne animal distribue_r d'apres son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie compar_ee. Deterville, Paris; 1817.
- Simpson GG. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull Amer Museum Nat Hist. 1945;85.
- Butler, M. P. The problem of insectivore classification. Stud Vertebr Evol. 1972; 253–265.
 Available: https://ci.nii.ac.jp/naid/10003919539
- 12. Gregory WK. The orders of mammals (Vol. 27). The Trustees; 1910.
- 13. Haeckel E. Ystematische Einleitung in die allgemeine Entwicklungsgeschichte. 1866.
- 14. Beard KC. Phylogenetic Systematics of the Primatomorpha, with Special reference to Dermoptera. Mammal Phylogeny. 1993. doi:10.1007/978-1-4613-9246-0_10

- 15. Wagner JA. Die saugethiere in abbildungen nach der natur. Weiger, Leipzig.; 1855.
- 16. Butler PM. The skull of Ictops and the classification of the Insectivora. Proc Zool Soc London. 1956. doi:10.1111/j.1096-3642.1956.tb00449.x
- Stanhope MJ, Waddell VG, Madsen O, De Jong W, Hedges SB, Cleven GC, et al. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. Proc Natl Acad Sci U S A. 1998;95: 9967–9972. doi:10.1073/pnas.95.17.9967
- Douady CJ, Catzeflis F, Kao DJ, Springer MS, Stanhope MJ. Molecular evidence for the monophyly of Tenrecidae (mammalia) and the timing of the colonization of Madagascar by Malagasy tenrecs. Mol Phylogenet Evol. 2002. doi:10.1006/mpev.2001.1055
- The origin and evolution of mammals. Choice Rev Online. 2005. doi:10.5860/choice.42-6488
- Douady CJ, Douzery EJP. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora." Molecular Phylogenetics and Evolution. Academic Press Inc.; 2003. pp. 285–296. doi:10.1016/S1055-7903(03)00119-2
- Fischer VWG. Adversaria zoologica. Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou. 1817.
- Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL, Upham NS. How many species of mammals are there? J Mammal. 2018;99: 1–14. doi:10.1093/jmammal/gyx147
- Repenning, A. C. Subfamilies and genera of the Soricidae. Geol Surv Prof Pap. 1967;565:
 1–74. Available: https://ci.nii.ac.jp/naid/10003934150
- 24. Reumer JWF. Speciation and evolution in the Soricidae (Mammalia: Insectivora) in relation with the paleoclimate. Rev suisse Zool. 1989. doi:10.5962/bhl.part.117758
- Comisión Internacional de Nomenclatura. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica online. Fernandosantiago.Com.Br. 1999. Available: http://www.fernandosantiago.com.br/cinb.pdf
- 26. Bown T. The Fossil Insectivora of Lemoyne Quarry (Ash Hollow Formation, Hemphillian),

Keith County, Nebraska. Trans Nebraska Acad Sci Affil Soc. 1980 [cited 2 Feb 2021]. Available: https://digitalcommons.unl.edu/tnas/284

- 27. Hutchinson JH. Notes on some upper Miocene shrews from Oregon. 1966.
- Carraway LN. Fossil History of *Notiosorex* (Soricomorpha: Soricidae) Shrews With Descriptions of New Fossil Species. West North Nat. 2010;2: 144–163. doi:10.3398/064.070.0202
- 29. Hibbard CW. Notes on Late Cenozoic Shrews. Trans Kansas Acad Sci. 1957;60: 327. doi:10.2307/3626384
- Dalquest WW. A new Genus and Species of Shrew from the Upper Pliocene of Texas. J Mammal. 1972;53: 570–573. doi:10.2307/1379046
- Merriam CH. Revision of the shrews of the American genera *Blarina* and *Notiosorex*. North Am Fauna. 1895;10: 1–30.
- 32. Hibbard CW. Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon. Kansas; 1950.
- George SB. Evolution and Historical Biogeography of Soricine Shrews. Syst Biol. 1986;35:
 153–162. doi:10.1093/sysbio/35.2.153
- Ducommun M-A, Jeanmaire-Besançon F, Vogel P. Shield morphology of curly overhair in 22 genera of Soricidae (Insectivora, Mammalia). Rev suisse Zool. 1994. doi:10.5962/bhl.part.79920
- 35. Ohdachi SD, Hasegawa M, Iwasa MA, Vogel P, Oshida T, Lin L-K, et al. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. J Zool. 2006;0: 060606025751016-??? doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00125.x
- Hoffmeister DF, Goodpaster WW. Life History of the Desert Shrew Notiosorex crawfordi.
 Southwest Nat. 1962. doi:10.2307/3668846
- 37. Lindstedt SL. Regulated hypothermia in the desert shrew. J Comp Physiol B. 1980;137:
 173–176. doi:10.1007/BF00689217

- Manville RH, Hall ER, Kelson KR. The Mammals of North America. J Mammal. 1959;40:
 621. doi:10.2307/1376296
- 39. Stephens F. California Mammals. West Coast Publication; 1906.
- Punzo F. Natural history and ecology of the Desert Shrew, Notiosorex crawfordi from the Northern Chihuahuan Desert, whith notes on captive breeding. Mammalia. 2003;67: 541– 549. doi:10.1515/mamm-2003-0408
- Álvarez-Castañeda ST, Correa-Ramírez MM, Trujano-Álvarez AL. Notes on *Notiosorex* crawfordi (coues) from two oases in the Baja California peninsula, México. J Arid Environ. 2006;66: 773–777. doi:10.1016/j.jaridenv.2005.12.004
- 42. Camargo I, Alvarez-Castaneda ST. Analyses of predation behavior of the desert shrew *Notiosorex crawfordi*. Mammalia. 2019;83: 276–280. doi:10.1515/mammalia-2018-0008
- 43. Folinsbee KE. Evolution of venom across extant and extinct eulipotyphlans. Comptes Rendus Palevol. 2013;12: 531–542. doi:10.1016/j.crpv.2013.05.004
- 44. Tomasi TE. Function of venom in the short-tailed shrew, *Blarina brevicauda*. J Mammal. 1978;59: 852–854. doi:10.2307/1380150
- Coues E. American Insectivorous Mammals Precursory Notes on American Insectivorous Mammals, with Descriptions of New Species. Elliott Coues . Am Nat. 1877;11: 613–615. doi:10.1086/271966
- 46. Dobson's Monograph of the Insectivora A Monography of the Insectivora, Systematic and Anatomical. G. E. Dobson . Am Nat. 1884. doi:10.1086/273788
- Carraway L, Timm R. Revision of the extant taxa of the genus *Notiosorex* (Mammalia : Insectivora : Soricidae). Proceedings of the Biological Society of Washington. 2000. pp. 302–318.
- 48. Findley JS. Taxonomy and distribution of some American shrews. niversity Kansas Publ Museum Nat Hist. 1955; 613–618.
- 49. Alvarez T. The recent mammals of Tamaulipas, Mexico. Univ Kansas Publ Museum Nat Hist. 1963. doi:10.5962/bhl.part.14574

- Schmidly DJ, Hendricks FS. Mammals of the San Carlos Mountains of Tamaulipas, Mexico. Martin RE. RC (eds. ., editor. Lubbock, Texas: Contributions in mammalogy in honor of Robert L. Packard. Special Publ. Mus. Texas Tech Univ.; 1984.
- 51. Baker RJ, O'Neill MB, McAliley LR. A New Species of Desert Shrew, *Notiosorex*, Based on Nuclear and Mitochondrial Sequence Data. Ocasional Pappers Museum of Texas Tech University. 2003. pp. 1–11.
- Manning RW, Heaney MR, Sagot M, Baker RJ. Noteworthy record of Crawford's desert shrew (*Notiosorex crawfordi*) from southern Nevada. Southwestern Naturalist. 2014. doi:10.1894/N12-JKF-40.1
- 53. Lear LL, Harris AH. Holocene fauna of Big Manhole Cave, Eddy County, New Mexico.
 Southwest Nat. 2007;52: 110–115. doi:10.1894/0038-4909(2007)52[110:HFOBMC]2.0.CO;2
- 54. Cassiliano ML. Biostratigraphy of Blancan and Irvingtonian mammals in the Fish Creek-Vallecito section, southern California, and a review of the Blancan–Irvingtonian boundary. J Vertebr Paleontol. 1999;19: 169–186. doi:10.1080/02724634.1999.10011131
- 55. Lindsay EH, Jacobs LL. Pliocene small mammal fossils from Chihuahua, Mexico. Pliocene small mammal Foss from Chihuahua, Mex. 1985.
- McAliley MB; Baker, RJ LO. Molecular Evidence for Genetic Subdivisions in the Desert Shrew, Notiosorex crawfordi. Southwest Nat. 2007;52: 410–417. doi:10.1894/0038-4909(2007)52[410:MEFGSI]2.0.CO;2
- Schulz TA, Radovsky FJ, Budwiser PD. First Insular Record of Notiosorex crawfordi, with Notes on Other Mammals of San Martin Island, Baja California, Mexico. J Mammal. 1970;51: 148–150. doi:10.2307/1378542
- 58. Pavan M, Vachon M. Sur l'existence d'une substance fluorescente dans les téguments des scorpions (Arachnides). C R Hebd Seances Acad Sci. 1954.
- 59. Sikes RS. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education: J Mammal. 2016;97: 663–688.

doi:10.1093/jmammal/gyw078

- Dubey S, Salamin N, Ohdachi SD, Barrière P, Vogel P. Molecular phylogenetics of shrews (Mammalia: Soricidae) reveal timing of transcontinental colonizations. Mol Phylogenet Evol. 2007;44: 126–137. doi:10.1016/j.ympev.2006.12.002
- 61. Brant S V., Ortí G. Molecular phylogeny of short-tailed shrews, *Blarina* (Insectivora: Soricidae). Mol Phylogenet Evol. 2002;22: 163–173. doi:10.1006/mpev.2001.1057
- 62. Bannikova AA, Abramov A V., Lebedev VS, Sheftel BI. Unexpectedly high genetic diversity of the asiatic short-tailed shrews *Blarinella* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae). Dokl Biol Sci. 2017;474: 93–97. doi:10.1134/S0012496617030012
- Yuan S-L, Jiang X-L, Li Z-J, He K, Harada M, Oshida T, et al. A Mitochondrial Phylogeny and Biogeographical Scenario for Asiatic Water Shrews of the Genus *Chimarrogale*: Implications for Taxonomy and Low-Latitude Migration Routes. Murphy WJ, editor. PLoS One. 2013;8: e77156. doi:10.1371/journal.pone.0077156
- Guevara L, Cervantes FA. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamérica. Acta Theriol (Warsz). 2014;59: 233–242. doi:10.1007/s13364-013-0165-6
- 65. Bannikova AA, Lebedev VS, Abramov A V., Rozhnov V V. Contrasting evolutionary history of hedgehogs and gymnures (Mammalia: Erinaceomorpha) as inferred from a multigene study. Biol J Linn Soc. 2014;112: 499–519. doi:10.1111/bij.12299
- 66. He K, Chen J-H, Gould GC, Yamaguchi N, Ai H-S, Wang Y-X, et al. An Estimation of Erinaceidae Phylogeny: A Combined Analysis Approach. Kolokotronis S-O, editor. PLoS One. 2012;7: e39304. doi:10.1371/journal.pone.0039304
- Shinohara A, Kawada SI, Son NT, Koshimoto C, Endo H, Can DN, et al. Molecular phylogeny of East and Southeast Asian fossorial moles (Lipotyphla, Talpidae). J Mammal. 2014;95: 455–466. doi:10.1644/13-MAMM-A-135
- 68. Turvey ST, Peters S, Brace S, Young RP, Crumpton N, Hansford J, et al. Independent evolutionary histories in allopatric populations of a threatened Caribbean land mammal.

Divers Distrib. 2016. doi:10.1111/ddi.12420

- Demboski JR, Cook JA. Phylogenetic diversification within the sorex cinereus group (soricidae). J Mammal. 2003;84: 144–158. doi:10.1644/1545-1542(2003)084<0144:PDWTSC>2.0.CO;2
- Esteva M, Cervantes FA, Brant S V., Cook JA. Molecular phylogeny of long-tailed shrews (genus *Sorex*) from México and Guatemala. Zootaxa. 2010;2615: 47–65. doi:10.11646/zootaxa.2615.1.3
- 71. Ohdachi S, Masuda R, Abe H, Adachi J, Dokuchaev NE, Haukisalmi V, et al. Phylogeny of Eurasian Soricine Shrews (Insectivora, Mammalia) Inferred from the Mitochondrial Cytochrome *b* Gene Sequences. Zoolog Sci. 1997;14: 527–532. doi:10.2108/zsj.14.527
- Álvarez-Córdova F, Rosas-Valdez R, Martínez-Salazar EA. A new record and phylogenetic position of *Notiosorex crawfordi* (Eulipotyphla, Soricidae) with distribution in Zacatecas, Mexico, using mitochondrial DNA. Mammalia. 2020;84: 407–412. doi:10.1515/mammalia-2018-0190
- Aljanabi SM, Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. Nucleic Acids Res. 1997;25: 4692–4693. doi:10.1093/nar/25.22.4692
- 74. SMITH MF, PATTON JL. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. Biol J Linn Soc. 1993;50: 149–177. doi:10.1111/j.1095-8312.1993.tb00924.x
- 75. Geller J, Meyer C, Parker M, Hawk H. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys. Mol Ecol Resour. 2013;13: 851–861. doi:10.1111/1755-0998.12138
- 76. Wickliffe JK, Hoffmann FG, Carrol DS, Dunina-Barkovskaya Y, Bradley RD, Baker R. Intron 7 (FGB-I7) of the Fibrinogen, B Beta Polypeptide (FGB): A nuclear DNA Phylogenetic Marker for Mammals. Occasional Papers Museum of Texas Tech Universitys. 2003. pp. 1–5.
- 77. Qiagen FS. QIAquick [®] Spin Handbook Orders 800-572-9613 Fax 800-713-5951 •

Technical 800-DNA-PREP (800-362-7737) QIAGEN Companies QIAGEN Worldwide. 2002. Available: www.qiagen.co.jpwww.qiagen.com

- 78. Hall TA. BIOEDIT: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/ NT. Nucleic Acids Symp Ser. 1999.
- 79. Gojobori T, Ishii K, Nei M. Estimation of average number of nucleotide substitutions when the rate of substitution varies with nucleotide. J Mol Evol. 1982;18: 414–422. doi:10.1007/BF01840889
- 80. Stecher G, Tamura K, Kumar S. Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) for macOS. Russo C, editor. Mol Biol Evol. 2020;37: 1237–1239. doi:10.1093/molbev/msz312
- Salemi M, 1968-, Vandamme A-M, 1960-. phylogenetic handbook. Cambridge University
 Press; 2003. Available: https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300093274
- Akaike H. Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. Biometrika. 1973;60: 255–265. doi:10.1093/biomet/60.2.255
- Barriba D, Posada D. jModelTest 2.0 Manual v0.1.1. 2014. Available: http://groups.google.com/group/
- Felsenstein J. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. J
 Mol Evol. 1981;17: 368–376. doi:10.1007/BF01734359
- Hancock JM, Zvelebil MJ, Cummings MP. PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)). Dictionary of Bioinformatics and Computational Biology. 2004. doi:10.1002/9780471650126.dob0522.pub2
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees.
 Bioinforma Appl NOTE. Yang and Rannala; 2001. Available: http://brahms.biology.rochester.edu/software.html.
- 87. Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. Evol Bioinforma. 2005;1: 117693430500100. doi:10.1177/117693430500100003

- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics. 1992;131.
- Harpending HC. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. Hum Biol. 1994.
- 90. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. Genetics. 1989;123.
- 91. Fu Y-X. Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. Genetics. 1997;147: 915–925. doi:10.1093/genetics/147.2.915
- 92. Jackson HHT. A Taxonomic review of American long-tailed shrews (genera Sorex and Microsorex) By Hartley H. T. Jackson. A Taxonomic review of American long-tailed shrews (genera Sorex and Microsorex) By Hartley H. T. Jackson. 2011. doi:10.5962/bhl.title.36837
- 93. Rohlf FJ. tpsDig, version 2.26. Dep Ecol Evol State Univ New York Stony Brook. 2016.
- 94. Mardia K V., Dryden IL. The complex Watson distribution and shape analysis. J R Stat Soc Ser B (Statistical Methodol. 1999;61: 913–926. doi:10.1111/1467-9868.00210
- 95. Felsenstein J. Maximum Likelihood and Minimum-Steps Methods for Estimating Evolutionary Trees from Data on Discrete Characters. Syst Biol. 1973;22: 240–249. doi:10.1093/sysbio/22.3.240
- 96. Polly PD. Paleophylogeography of *Sorex araneus*: molar shape as a morphological marker for fossil shrews. Mammalia. 2003.
- Caumul R, Polly PD. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: Skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). Evolution (N Y). 2005. doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb00955.x
- Rohlf FJ, Slice D. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst Zool. 1990. doi:10.2307/2992207
- 99. Klingenberg CP. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics.
 Mol Ecol Resour. 2011. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x

- 100. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol Electron. 2001.
- 101. Frontier S. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: Comparaison avec le moddle du bâton brisé. J Exp Mar Bio Ecol. 1976. doi:10.1016/0022-0981(76)90076-9
- 102. Jackson DA. Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristical and statistical approaches. Ecology. 1993. doi:10.2307/1939574
- Munsell Colour Company, Munsell Colour Company. Munsell Soil Colour Charts. Geoderma. 1975.
- 104. Camargo I, Alvarez-Castañeda ST. Rediscovery of the extinct Tule shrew (*Sorex ornatus juncencis*) in the San Quintin plains: A taxonomic reevaluation after 90 years without new records. Mammalia. 2019. doi:10.1515/mammalia-2017-0133
- 105. Cracraft J. Species concepts in systematics and conservation biology an ornithological viewpoint. Systematics Association Special Volume. 1997.
- 106. Lidicker WZ. The nature of subspecies boundaries in a desert rodent and its implications for subspecies taxonomy. Syst Zool. 1962. doi:10.2307/2411463
- 107. González-Abraham CE, Garcillán PP, Ezcurra E, Ecorregiones GDT De. Ecoregions of the Baja California peninsula: A synthesis. Bol la Soc Bot Mex. 2010;87: 69–82. doi:10.17129/botsci.305
- 108. Ride WDJL. International code of zoological nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature; 1999.
- Rodríguez-Vela H. Notiosorex crawfordi (Coues, 1877) en el matorral desértico micrófilo de Nuevo León, Mexico. Vertebr Mex. 1999; 5–8.
- 110. Mead JI, Phillips AM. The Late Pleistocene and Holocene Fauna and Flora of Vulture Cave, Grand Canyon, Arizona. Southwest Nat. 1981;26: 257. doi:10.2307/3670906
- 111. Czaplewski N. The Verde local fauna: Small vertebrate fossils from the Verde Formation, Arizona. 1990. Available: https://www.researchgate.net/publication/301220204

- Chandler RM. Recent advances in the study of neogene fossil birdsfossil birds of the San Diego formation, late pliocene, blancan, San Diego country, California. Ornithol Monogr. 1990 [cited 2 Feb 2021]. Available: http://elibrary.unm.edu/sora/om/om044.pdf.
- 113. Findley JS. Shrews from Hermit Cave, Guadalupe Mountains, New Mexico. J Mammal. 1965;46: 206. doi:10.2307/1377840
- 114. Harris AH, Hearst J. Late Wisconsin Mammalian fauna from dust cave, Guadalupe Mountains National Park, Culberson County, Texas. Southwest Nat. 2012. doi:10.1894/0038-4909-57.2.202
- Kotler BP. A Record of *Notiosorex crawfordi* (Insectivora: Soricidae) from the Great Basin Desert, Nevada. Southwest Nat. 1985. doi:10.2307/3671280
- Dalquest WW, Roth E. Late Pleistocene Mammals from a Cave in Tamaulipas, Mexico.
 Southwest Nat. 1970;15: 217. doi:10.2307/3670350
- Jau-Mexia, Polaco N, Arroyo-Cabrales J. New mammals for the Pleistocene of Zacatecas, Mexico - Google Académico. Curr Res Pleistocene . 2000;17: 124–125.
- Camargo I, Álvarez-Castañeda ST. A new species and three subspecies of the desert shrew (*Notiosorex*) from the Baja California peninsula and California. J Mammal. 2020. doi:10.1093/jmammal/gyaa045
- 119. Gantenbein B, Fet V, Barker MD. Mitochondrial DNA reveals a deep, divergent phylogeny in Centroides exilicauda (Wood, 1863) (Scorpiones: Buthidae). Scorpions. 2001.
- 120. Nason JD, Hamrick JL, Fleming TH. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran desert columnar cactus. Evolution (N Y). 2002;56: 2214–2226. doi:10.1111/j.0014-3820.2002.tb00146.x
- 121. Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. Mol Phylogenet Evol. 2000;17: 161– 172. doi:10.1006/mpev.2000.0842
- 122. Patton J, Patton JL, Huckaby DG, Álvarez-Castañeda ST. Evolutionary History of the

Neotoma lepida Group. The Evolutionary History and a Systematic Revision of Woodrats of the *Neotoma lepida* Group. 2012. doi:10.1525/california/9780520098664.003.0006

- Cornejo-Latorre C, Cortés-Calva P, Álvarez-Castañeda ST. The evolutionary history of the subgenus Haplomylomys (Cricetidae: *Peromyscus*). J Mammal. 2017. doi:10.1093/jmammal/gyx107
- 124. Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF. Phylogeography and systematics of the Peromyscus eremicus species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. Mol Phylogenet Evol. 2000;17: 145–160. doi:10.1006/mpev.2000.0841
- 125. Riddle BR, Jezkova T, Hornsby AD, Matocq MD. Assembling the modern Great Basin mammal biota: insights from molecular biogeography and the fossil record. J Mammal. 2014;95: 1107–1127. doi:10.1644/14-MAMM-S-064
- Bradley RD, Baker RJ. A Test of the Genetic Species Concept: Cytochrome-b Sequences and Mammals. J Mammal. 2001;82: 960–973. doi:10.1644/1545-1542(2001)082<0960:ATOTGS>2.0.CO;2
- 127. Avise JC. Mitochondrial DNA Polymorphism and a Connection Between Genetics and Demography of Relevance to Conservation. Conservation Biology. 1995. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09030686.x
- 128. Avise JC. Perspective: Conservation genetics enters the genomics era. Conserv Genet.2010. doi:10.1007/s10592-009-0006-y
- 129. Armstrong DM, Jones JK. *Notiosorex crawfordi*. Mamm Species. 1972. doi:10.2307/3504060
- 130. Camargo I, Romero-Callejas E, Cornejo-Latorre C, Rios E, Álvarez-Castañeda ST. Prevalence and intensity of flea *Tunga monositus* (Siphonaptera) in an insular population of *Peromyscus maniculatus* (Rodentia) from Northwest Mexico. Mammalia. 2017. doi:10.1515/mammalia-2016-0013
- 131. Vanderplank S, Mata S. The Succulent Scrub of Isla San Martín nd, Baja California, Mexico.
 Cactus Succul J. 2010;82: 252–258. doi:10.2985/0007-9367-82.6.252

- 132. Cortés-Calva P, Yensen E, Alvarez-Castañeda ST. *Neotoma martinensis*. Mamm Species. 2001;657: 1–3. doi:10.1644/1545-1410(2001)657<0001:nm>2.0.co;2
- 133. Tania E, Rodríguez-Tapia G. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. 2017[cited 2 Feb 2021]. doi:10.11646/zootaxa.4277.2.8
- 134. Best TL, Lackey JA. Chaetodipus artus. Mamm Species. 1992. doi:10.2307/3504094
- López-González C, Correa-Ramírez MM, García-Mendoza DF. Phylogeography of *Peromyscus schmidlyi*: An endemic of the Sierra Madre Occidental, Mexico. J Mammal. 2014. doi:10.1644/13-MAMM-A-166
- Schmidly DJ, Bradley RD. Morphological variation in the sinaloan mouse *Peromyscus simulus*. Rev Mex Mastozoología (Nueva Epoca). 1995. doi:10.22201/ie.20074484e.1995.1.1.158
- 137. Edwards CW, Bradley RD. Molecular systematics of the genus *Neotoma*. Mol Phylogenet Evol. 2002. doi:10.1016/S1055-7903(02)00294-4
- 138. Hafner DJ, Riddle BR. Boundaries and barriers of North American warm deserts: An evolutionary perspective. Palaeogeography and Palaeobiogeography: Biodiversity in Space and Time. 2011. doi:10.1201/b11176-10
- 139. Knox Jones J, Alvarez T, Raymond Lee M, Raymond Hall E, Fitch HS, Eaton TH, et al. 1 The following persons obtained specimens mentioned beyond. Nat Hist. W. L. Cutter; 1950.
 Available: http://certification.space/fiction-noteworthy-mammals-from-sinaloa-mexico.pdf
- 140. Carraway LN. Shrews (Eulypotyphla : Soricidae) of Mexico. 2007;1857: 1–91.
- 141. Polly D. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype. Russ J Theriol. 2007;6: 73–84.
- 142. White TA, Searle JB. Mandible asymmetry and genetic diversity in island populations of the common shrew, Sorex araneus. J Evol Biol. 2008;21: 636–641. doi:10.1111/j.1420-9101.2007.01481.x
- 143. Poroshin EA, Polly PD, Wójcik JM. Climate and morphological change on decadal scales:

Multiannual variation in the common shrew *Sorex araneus* in northeast Russia. Acta Theriol (Warsz). 2010;55: 193–202. doi:10.4098/j.at.0001-7051.106.2009

- Polly PD. On morphological clocks and paleophylogeography: Towards a timescale for Sorex hybrid zones. Springer, Dordrecht; 2001. pp. 339–357. doi:10.1007/978-94-010-0585-2_21
- 145. Thier N, Ansorge H, Stefen C. Assessing geographic differences in skulls of *Neomys fodiens* and *Neomys anomalus* using linear measurements, geometric morphometrics, and nonmetric epigenetics. Mammal Res. 2020;65: 19–32. doi:10.1007/s13364-019-00448-z
- 146. Rychlik L, Ramalhinho G, Polly PD. Response to environmental factors and competition: skull, mandible and tooth shapes in Polish water shrews (*Neomys*, Soricidae, Mammalia). J Zool Syst Evol Res. 2006;44: 339–351. doi:10.1111/j.1439-0469.2006.00374.x
- Nováková L, Vohralík V. Discrimination of the sympatric species of water shrews *Neomys fodiens* and *N. milleri* (Soricomorpha, Soricidae). Zool Anz. 2019;283: 27–32. doi:10.1016/j.jcz.2019.08.004
- 148. INEGI. Banco de información INEGI. In: 2017. 2017.
- 149. Alvarez T, González-Ruíz N. Nuevos registros de *Notiosorex crawfordi* (Insectivora: Soricidae) para México. Acta Zoológica Mex. 2001.
- 150. Lombera Nopal S, Canales Almaraz V, López Mejía M, Mejía Vera G, Castillo-Cerón J. Confirmación de la distribución de Notiosorex crawfordi en Hidalgo, México. Acta Zoológica Mex. 2014. doi:10.21829/azm.2014.301142
- 151. Castillo-Cerón, J. M., & Palma A. Micromamíferos fósiles. 1994.
- 152. Kaspar T, TC K, JR JJ. The desert shrew, *Notiosorex crawfordi*, in Hidalgo, Mexico. desert shrew, *Notiosorex crawfordi*, Hidalgo, Mex. 1977.
- 153. Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF. Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: Historical vicariance of the Baja California peninsular desert. Mol Phylogenet Evol. 2000;17: 161– 172. doi:10.1006/mpev.2000.0842

- 154. Kalkvik HM, Stout IJ, Doonan TJ, Parkinson CL. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. Ecography (Cop). 2012;35: 54–64. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.06994.x
- 155. Nava-García E, Guerrero-Enríquez JA, Arellano E. Molecular Phylogeography of Harvest Mice (*Reithrodontomys megalotis*) Based on Cytochrome b DNA Sequences. J Mamm Evol. 2016;23: 297–307. doi:10.1007/s10914-015-9318-5
- 156. Righter RW, Weatherford GD, Brown FL. New Courses for the Colorado River: Major Issues for the Next Century. West Hist Q. 1987. doi:10.2307/969096
- 157. Garcillán PP, González Abraham CE, Ezcurra E. The cartographers of life: Two centuries of mapping the natural history of Baja California. Journal of the Southwest. 2010. doi:10.1353/jsw.2010.0001
- 158. Álvarez-Castañeda ST, Cortés-Calva P, González-Cózatl FX, Rojas D, Leyva I. Comparison of distribution and habitat characteristics between an endemic and a wide-ranging cryptic species of *Peromyscus* on the Baja California Peninsula cus group on the Baja California Peninsula . Accurate information about their microhabitat is lacki. West North Am Nat. 2010;70: 323–333.
- 159. Whorley JR, Alvarez-Castañeda ST, Kenagy GJ. Genetic structure of desert ground squirrels over a 20-degree-latitude transect from Oregon through the Baja California peninsula. Mol Ecol. 2004. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02257.x
- 160. Álvarez-Castañeda ST, Lidicker WZ, Rios E. Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. J Mammal. 2009. doi:10.1644/07-MAMM-A-398.1
- 161. Trujano-Alvarez AL, Álvarez-Castañeda ST. Phylogenetic structure among pocket gopher populations, genus *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae), on the Baja California Peninsula. Zool J Linn Soc. 2013;168: 873–891. doi:10.1111/zoj.12042
- 162. Edwards CW, Bradley RD. Molecular systematics and historical phylobiogeography of the *Neotoma mexicana* species group. J Mammal. 2002. doi:10.1644/1545-

163. Sergio Ticul Álvarez-Castañeda, Ticul Álvarez, Noé González-Ruiz. Keys for Identifying Mexican Mammals. 2017.

11. ANEXOS

Anexo A. Individuos de la tribu Notiosoricini examinados.

- Notiosorex Faja Volcánica Transmexicana (n=10): DURANGO: Peñón Blanco (24.7908°N 104.0292°W; CIB 31482), 3.2 km N, 1.3 km W Súchil (23.6468°N -103.9110°W; CRD 787), 17 km E, 28 km N Ceballos (26.7393°N -103.9641°W; UAM 801, UAM 1222, UAM 1607, UAM 1859-1860).
 ZACATECAS: Tlalticoaloya, Susticacán (26.6055°N -103,1604°W; CVZM 252-253).
- **Notiosorex cockrumi** (*n* = 12): **ARIZONA**: Leslie Canyon National Wildlife Refuge 1432m (31.5612°N -109.5074°W; TTU 82981-82984,82986-82988, 82991, 82993, 82994, 83502, 83504, 83505 **Paratipos**).
- **Notiosorex crawfordi** (n = 85): **COLORADO**: Phantom Canyon, Eightmile Creek 2145m (38.5669° N, -105.0900° W; KU 125350, 125360,125261), Mesa Verde National Park; Museum (37.2983°N -108.4150°W; KU 105109). CHIHUAHUA: 2 km W Minaca 28.454°N -107.4366°W; KU 109475); 3.5 Mi E of Los Lamentos, 30.5537 °N -105.7656°W; KU 76488). COAHUILA: 3 mi NW of Cuatro Cienegas (27.0166N° -102.0975W° KU 51572). New Mexico: 7.5 mi W of Animas; 0.5 mi N Hwy 9; Antelope Pass (31.9448 N° -108.9319W°; KU 145525, 145258). Texas: Alice, La Copita Ranch (27.0214N° -98.126W°; TCWC 53283, 63458); Chaparral WMA (28.3260°N -99.4075W°; TTU 88237,88236, 88238, 88239, 88240, 88241, 88259, 88260, 88261, 88262, 88263, 88264, 97880, 97881, 97882, 97883, 97884, 97885, 97886, 97887, 97888, 97889, 97890, 97891, 97892, 97893, 98009, 98152, 98240, 98282, 98305, 98306, 98307, 98308, 98309, 98310, 98311, 98312, 98314, 98315, 98316, 98317, 98318, 98319, 98320, 98321, 98322, 97885); 1 mi SE Post (33.1829°N -101.3690°W; TTU 7025, 7026, 7027, 8177, 8602, 8605, 8606, 8607, 8608, 8609, 8611,8613,8685,8684,9305,8693,11970); 10.0 mi S Post (33.0460N-101.3769W; TTU

35743); Ranch Post, Jack Lotts (33.1930°N- 101.3809°W; TCWC 40000, 41913, 48634, 48635); La Salle Co, Drift Fence No. 94 (28.2744°N -99.1036°W; TTU 98558); Zavala (28.8801N -99.7232W; TTU 93323).

- **Notiosorex dalquesti** (*n* = 9): **New Mexico**: Howell Ridge Cave (31.8873°N -108.45246°N; UTEP 32-519); Dry Cave, Balcony Room (32.3723°N -104.4815°W; UTEP 12-141, 12-294); Big Manhole Cave (32.2028°N -104.4858°W; UTEP 120-150, 120-260, 120-337, 120-650, 120-740, 120-1311).
- Notiosorex evotis (n = 18): SINALOA: 5.6 km N, 3 km W Villa Union (23.2418°N -108.5155°W; CIB 27875 Neotipo); 19 km W Choix (26.7257°N -108.5155°W; CIB 27876, 27877, 27878, 28196, 29201); El Fuerte (26.4161°N -108.6172°W; KU 75184); 10 km S, 38 km E of Sinaloa (25.7321°N -107.8440°W; KU 125477); El Rosario (22.9902°N -105.8569°W; KU 90581); 20 km N, 5 km E of Badiraguato (25.5461°N -107.5047°W; KU 96419, 98889); 1 mi S of El Cajon (26.7958°N -108.1723°W; KU 100319); 5 mi NW of El Carrizo (25.9933°N 109.0217°W; KU 105409); Isla Palmito Del Verde; 6 mi NW of Teacapan (22.62133°N 105.77076°W; KU 98880). JALISCO: 6.41 km NW, Soyatlán del Oro (20.3400°N-104.3200°W; CIB 29625); 21 mi SW of Guadalajara (20.4603°N -103.5621°W; KU 42583, 42584). NAYARIT: San Blas (21.5312°N -105.2861°W; CIB 31460).
- **Notiosorex harrisi** (*n* = 8): **New Mexico**: Harris' Pocket, Dry Cave (32.3723°N -104.4815°W; UTEP 3-31, 6-5810); Howell's Ridge Cave (31.8873°N -108.4524°W; UTEP 32-5); Shelter Cave (32.1883°N -106.6078°W; UTEP 54-127); U-Bar Cave (31.4744°N -108.4336°W; UTEP 5689-86-17, 5689-133-33, 5689-153-61); Big Manhole Cave (32.2028°N -108.4524°W; UTEP 120-366).

- **Notiosorex jacksoni** (*n*=2): **KANSAS:** Fox Canyon Quarry (37.0458°N -100.5527°W; UM 24358-24359).
- **Notiosorex tataticuli arroyoi** (*n* = 11): **B**AJA **C**ALIFORNIA: Isla San Martín (30.4974°N-116.1132°W; CIB 24050, 24051, 24052, 24053, 24054, 32011, 32012, 32013, 32014, 32015, 32016).

Notiosorex tataticuli ocanai (n = 10): CALIFORNIA: Lakeside; Head of Wildcat Canyon (32.9061°N-116.883°W; KU 92627); Mint Canyon; 14805 Sierra Highway (34.4781°N -118.3884°W; KU 160254).
 BAJA CALIFORNIA: 22.5 km S San Quintín (30.3333°N -115.8333°W; CIB 27880
 Paratipo, CIB 27881 Holotipo, CIB 27882, CIB 32017, CIB 32018, CIB 32019 Paratipos); 1 km SE Cataviña (29.7259°N -114.7134°W; CIB 27883); 2.6 km S Punta Prieta (28.9044°N - 114.1563°W; CIB 27884).

Notiosorex tataticuli tataticuli (n = 52): BAJA CALIFORNIA SUR: El Sauzal. 24 km S, 4 km E San Ignacio 27.174°N-112.868°W; CIB 31745); 6 km S, 16 km E San Juanico 26.204°N - 112.318°W CIB 27498); 6 km S, 16 km E San Juanico (26.204°N -112.318W CIB 27872); San José de Comondú (26.059°N -111.821°W; CIB 9846-9848); 28 km N, 52 km W, Las Pocitas (24.648°N -111.647°W; CIB 18893); 5 km N, 30 km W Santa Rita (24.635°N -111.666°W CIB 24055);12.2 km S, 15.2 km W Santa Rita (24.635°N -111.666°W CIB 24055);12.2 km S, 15.2 km W Santa Rita (24.635°N -111.666°W CIB 24056); El Comitán, 17.5 km W La Paz 24.138°N -110.467°W CIB 27874, CIB 27502); 7 km N, 4.5 km W El Sargento (24.125°N -110.651°W; CIB 29345); 3.9 km N, 6.5 km W El Sargento (24.124°N - 110.060°W CIB 23270); 7.1 km N, 4.7 km W El Sargento (24.123°N -110.065°W CIB 23979); 4 km N, 6.6 km W El Sargento (24.119°N -110.067°W CIB 23981 Holotipo, CIB 31573 Paratipo, CIB 23980-23983 Paratipos, CIB 25225-25226 Paratipos), 7 km N, 4.5 km W El Sargento (24.119°N -110.650°W CIB 27563-27567, CIB 27873, CIB 27886 Paratipo); 3.9 km N, 6.5 km W El Sargento (24.119°N -110.065°W CIB 23984, CIB 29341-29344 Paratipos); 3
km S, 8.7 km W La Paz 24.098°N -110.383°W CIB 20928); Chametla, 8 km W La Paz (24.098°N -110.383°W CIB 21408); 1.2 km S, 6.6 km E El Sargento (24.082°N -110.062 CIB 27499, CIB 27501); 1 km S, 6.6 km E El Sargento (24.082°N -110.062°W CIB 27500); 4 km S, 7 km W El Sargento (24.048°N -110.068°W, CIB 31572); 3 km N, 2.6 km W Los Planes (23.996°N -109.962°W, CIB 23075); San Bartolo (23.698°N -109.799°W, CIB 27503); La Calambrina, Sierra de La Laguna (23.547°N -110.016°W CIB 20867); Palo extraño 23.517°N -109.935°W, CIB 22675); El Edén, 4 km N, 21 km W Santiago (23.516°N -109.929°W, CIB 22676-22677); Agua del Tulito, Cañón de la Zorra, Sierra de la Laguna (23.4871°N - 109.5153°W, CIB 3471), 6.2 km S, 2 km E Todos Santos (23.389°N -110.2102°W, CIB 30813).

N. villai (n = 4): NUEVO LEÓN: 23.7 km N, 19 km E Sabinas Hidalgo (26.7447°N -100.0308°W, UANL LP-6). TAMAULIPAS: 5.6 km W Primavera (23.4320°N -98.8000°W, CIB 31459); Palmillas (23.3020°N -99.5520°W, KU 54933 Paratipo); 0.3 mi SW Rancho Carricitos, San Carlos Mt (25.993482°N -100.801412°W, TCWC 30492 Paratipo).

Beckiasorex hibbardi (*n*=1): **Texas**: Beck Ranch (32.7166°N- 100.9166°W; UM 60450 Paratipo).

Hesperosorex lovei (n=1): Wyoмing: Teton County (43.7541°N -110.7187°W; USNM 21384 Holotipo).

Megasorex gigas (*n*=1): NAYARIT: 10.2 km NW Tepic (21.5084°N -104.9943°W; CIB 28197).

Anexo B. Resultados de los análisis de ANOVA de los caracteres craneodentales de las especies de *Notiosorex* y tres subespecies del oeste del Río Colorado.

Se utilizó la prueba post-hoc de Holm-Sidak para acceder a la significancia estadística de las comparaciones en el cráneo y la mandíbula. El asterisco resalta la existencia de diferencias significativas.

Madida granoal	Diferencia			
	entre medias	t	Ρ	Significancia
Longitud del rostro				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.67	6.27	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	0.71	4.79	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.65	4.39	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs</i> . Isla San Martín	0.49	3.49	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.18	1.50	0.135	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.22	1.39	0.165	*
Baja California y California <i>vs</i> . Isla San Martín	0.16	1.01	0.312	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.06	0.36	0.716	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.04	0.31	0.756	*
Amplitud interorbital				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.63	5.34	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	0.37	4.34	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Baja California y California	0.38	3.22	0.002	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.34	3.04	0.003	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.26	2.54	0.013	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.29	2.31	0.023	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.25	1.91	0.059	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.04	0.32	0.750	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.03	0.31	0.753	*
Longitud condilobasal				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	1.32	9.06	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	1.25	7.98	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	1.22	7.78	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.97	5.66	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.90	4.98	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.87	4.81	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.35	2.68	0.009	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.10	0.52	0.604	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.07	0.36	0.716	*
Amplitud entre los segundos molares				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.66	7.07	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	0.31	4.60	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.39	4.41	<0.001	*

Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.35	4.32	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.38	3.67	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.28	3.00	0.003	*
Baja California y California <i>vs</i> . Isla San Martín	0.27	2.72	0.008	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.11	1.11	0.270	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.08	1.06	0.290	*
longitud del tercer diente unicúspide al tercer mola	r			
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.62	6.38	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.49	4.78	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.39	4.72	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.46	4.22	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.23	3.10	0.003	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.26	2.92	0.004	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.33	2.90	0.005	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.16	1.56	0.122	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.13	1.19	0.235	*
longitud del paladar				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.67	6.27	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.71	4.79	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.65	4.39	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.49	3.49	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.18	1.50	0.135	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.22	1.39	0.165	*
Baja California y California <i>vs</i> . Isla San Martín	0.16	1.01	0.312	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.06	0.36	0.716	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.04	0.31	0.756	*
longitud de los dientes unicúspides				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.68	7.83	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.45	4.49	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.42	3.95	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.42	3.78	< 0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.26	3.22	0.002	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.23	3.18	0.002	*
Baja California y California <i>vs</i> . Isla San Martín	0.26	2.99	0.004	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.03	0.31	0.752	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.03	0.30	0.765	*
longitud del primer diente unicúspide al tercer mola	ar			
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.93	11.20	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.52	8.21	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.66	7.53	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.59	6.73	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.41	5.80	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.34	3.65	<0.001	*
Baja California y California <i>vs.</i> Isla San Martín	0.27	2.90	0.005	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.14	1.84	0.069	*

Isla San Martín vs. N. evotis	0.07	0.92	0.359	*
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.68	13.84	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.74	13.07	< 0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.40	8.76	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.46	8.57	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.52	8.27	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.28	4.65	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.24	3.99	< 0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.22	3.88	< 0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.16	3.25	0.002	*
longitud de la apófisis coronoides al punto posterio	r de			
la faceta condilar superior				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.42	4.50	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.38	4.29	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.33	4.07	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.29	3.85	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.35	3.38	0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.31	3.12	0.002	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.09	1.33	0.185	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.07	0.75	0.455	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.04	0.40	0.688	*
altura de la apófisis coronoides				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.59	12.0	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.50	8.84	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.37	8.11	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.37	5.89	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.28	5.22	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.22	4.48	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.22	3.66	<0.001	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.15	2.49	0.014	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.13	2.29	0.024	*
altura del valle coronoideo				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.60	13.01	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	0.51	8.64	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.41	7.71	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.37	6.55	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.23	5.36	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.19	4.95	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.14	2.47	0.015	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.09	1.95	0.054	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.10	1.88	0.063	*
longitud de la mandíbula				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.68	7.83	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.45	4.49	< 0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.42	3.95	<0.001	*

Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.42	3.78	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.26	3.22	0.002	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.23	3.18	0.002	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.26	2.99	0.004	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.03	0.31	0.752	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.03	0.30	0.765	*
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.68	13.84	< 0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.74	13.07	< 0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.40	8.76	< 0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.46	8.57	< 0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.52	8.27	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.28	4.65	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.24	3.99	< 0.001	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.22	3.88	<0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.16	3.25	0.002	*
longitud del primer diente unicúspide al tercer n	nolar			
mandibular				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.91	12.75	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.68	12.19	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.78	12.13	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.60	8.78	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.47	7.71	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.37	7.14	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.31	4.53	<0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.23	4.12	<0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.10	2.15	0.034	*
longitud del primer diente unicúspide inferior				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.77	10.18	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.67	6.92	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.55	6.30	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.52	5.61	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.25	3.55	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.22	3.49	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.15	1.62	0.109	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.12	1.37	0.172	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.10	1.32	0.189	*
longitud del tercer molar				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.44	7.56	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.29	5.52	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.25	5.49	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.19	4.17	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.22	3.94	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.22	3.94	<0.001	*
Baja California y California <i>vs.</i> Isla San Martín	0.15	2.86	0.005	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.07	1.40	0.162	*

Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.04	1.05	0.294	*
longitud del primer molar inferior				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.55	16.29	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.29	10.99	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.26	9.85	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.28	9.20	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.29	8.97	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.27	8.87	<0.001	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.26	8.04	< 0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.03	1.22	0.224	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.02	0.69	0.490	*
longitud del segundo molar inferior				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.75	19.05	< 0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.50	14.64	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.51	11.67	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.39	10.45	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.25	8.79	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.36	8.60	<0.001	*
Baja California y California <i>vs.</i> Isla San Martín	0.24	6.09	<0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.14	4.41	<0.001	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.15	3.58	<0.001	*
longitud del tercer molar				
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.51	12.87	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	0.56	11.05	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.48	10.51	<0.001	*
Baja California Sur vs. Isla San Martín	0.43	8.86	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.13	2.68	0.009	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.08	2.17	0.032	*
Baja California y California vs. Isla San Martín	0.08	1.75	0.083	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.05	1.26	0.210	*
Isla San Martín <i>vs. N. evotis</i>	0.05	1.15	0.251	*
Baja California Sur vs. N. crawfordi	1.49	26.57	<0.001	*
Baja California Sur vs. N. evotis	1.01	24.95	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	1.12	21.08	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	1.14	20.334	<0.001	*
Baja California y California vs. N. crawfordi	0.48	9.872	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.37	6.21	<0.001	*
Baja California y California <i>vs.</i> Isla San Martín	0.35	5.62	<0.001	*
Isla San Martín vs. N. crawfordi	0.13	2.67	0.009	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.11	2.43	0.017	*
profundidad del dentario a la altura del primer mola	r			
Baja California Sur vs. N. crawfordi	0.40	14.85	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs. N. evotis</i>	0.48	13.93	<0.001	*
Baja California Sur vs. Baja California y California	0.43	13.84	<0.001	*
Baja California Sur <i>vs.</i> Isla San Martín	0.33	10.00	<0.001	*

Baja California y California vs. N. crawfordi	0.15	4.54	<0.001	*
Baja California y California vs. N. evotis	0.10	3.40	0.001	*
Baja California y California <i>vs</i> . Isla San Martín	0.08	2.97	0.004	*
Isla San Martín <i>vs. N. crawfordi</i>	0.07	2.79	0.006	*
Isla San Martín vs. N. evotis	0.05	1.610	0.111	*