



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Variabilidad fenotípica de la “rata negra” *rattus rattus*
(Linnaeus, 1758) en el Perú**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Bióloga con mención en
Zoología

AUTOR

Laura Andrea GRAHAM ANGELES

ASESOR

Dr. Victor Raul PACHECO TORRES

Lima, Perú

2023



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Graham, L. (2023). *Variabilidad fenotípica de la “rata negra” rattus rattus (Linnaeus, 1758) en el Perú*. [Tesis de Pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Laura Andrea Graham Angeles
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	75013096
URL de ORCID	http://orcid.org/0000-0003-1966-6534
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Víctor Raúl Pacheco Torres
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	06651155
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0002-1005-135X
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Irma Lucrecia Franke Jahncke
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	08192773
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	César Augusto Aguilar Puntriano
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	06667817
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Cesar Augusto Arana Bustamante
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	09348713
Datos de investigación	

Línea de investigación	A.1.1.2. Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas terrestres
Grupo de investigación	Diversidad de mamíferos y sus parásitos y su implicancia en enfermedades zoonóticas emergentes – DIMAPA
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Promoción de Tesis de Pregrado. B19100054 – PTPGRADO.
Ubicación geográfica de la investigación	Edificio: Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de San Marcos País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Jesús María 15072 Calle: Av. Gral. Antonio Álvarez de Arenales 1256 Latitud: -12.07739 Longitud: -77.03701
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2019 - 2023
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, Ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN PRESENCIAL DE TESIS)**

Siendo las 10:10 horas del 12 de diciembre de 2023, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del Jurado formado por los profesores que suscriben, se inició la sesión para optar al **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** de **LAURA ANDREA GRAHAM ANGELES**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° UNMSM-20220100335, la titulando expuso su tesis: **VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE LA “RATA NEGRA” *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) EN EL PERÚ**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 18..., calificativo: Aprobado con mención honoraria.....

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** a **LAURA ANDREA GRAHAM ANGELES** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 11:15 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 12 de diciembre de 2023.

Dra. IRMA LUCRECIA FRANKE JAHNCKE
(PRESIDENTA)

Dr. VICTOR RAÚL PACHECO TORRES
(ASESOR)

Dr. CESAR AUGUSTO AGUILAR PUNTRIANO
(MIEMBRO)

Mg. CESAR AUGUSTO ARANA BUSTAMANTE
(MIEMBRO)



CERTIFICADO DE SIMILITUD

Yo, Víctor Raúl Pacheco Torres, en mi condición de asesor de la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas, de la Facultad de Ciencias Biológicas; cuyo título es "VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE LA "RATA NEGRA" *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) EN EL PERÚ" presentado por la bachiller Laura Andrea Graham Angeles para optar al Título Profesional de Biólogo (a) con mención en: Zoología.

CERTIFICO: que se ha cumplido con lo establecido en la Directiva de Originalidad y de Similitud de Trabajos Académicos, de Investigación y Producción Intelectual. Según la revisión, análisis y evaluación mediante el software de similitud textual, el documento evaluado cuenta con el porcentaje de 6% de similitud, nivel **PERMITIDO** para continuar con los trámites correspondientes y para su publicación en el repositorio institucional.

Se emite el presente certificado en cumplimiento de lo establecido en las normas vigentes, como uno de los requisitos para la obtención del grado/ título/ especialidad correspondiente.

VÍCTOR RAÚL PACHECO TORRES

DNI: 06651155

05 de diciembre 2023



DEDICATORIA

A mis padres, hermanos y sobrinos. Gracias por estar pendientes de mi avance.

AGRADECIMIENTO

Agradezco a mi asesor de tesis, Víctor Pacheco PhD, por brindarme este interesante tema, por sus consejos, ánimo y paciencia. Además, por permitirme formar parte del Departamento de Mastozoología, que significa mucho para mí, académica y personalmente.

A mis padres, Nelly Angeles y Gary Graham, a mis hermanos Alejandra, Gerardo y Andres, que, cada uno a su manera, siempre me alentaron a terminar esta tesis.

A mis amigos de masto, especialmente a Andrea Aragon y Andderson Solis, por su amistad, compañía, consejos y empatía; a Elizabeth Escobar y Ruby Díaz, por su ejemplo, conocimientos y constante ánimo. Así también a YangJosé Juárez, José Luis Martínez, María Pumacajia, Daniel Llancahahua, Renzo Cortez, Mariela Carrasco, Gianira De la Fuente quienes me han dado palabras de ánimo, consejos y/o hemos compartido momentos agradables durante todo este tiempo. Así mismo a todas las personas que quizá olvido mencionar pero que han estado presentes y han amenizado este proceso, muchas gracias.

Agradezco a Pamela Sánchez, por sus sugerencias y apoyo inicial con este tema. A Maggie Noblecilla por ese libro de *Rattus rattus* que me ayudó bastante. A José Serrano, por sus buenas ideas y su apoyo con la parte estadística.

Agradezco a los miembros del grupo de investigación “Diversidad de mamíferos y sus parásitos y su implicancia en enfermedades zoonóticas emergentes” - DIMAPA, con quienes participamos en proyectos cuyos resultados permitieron, en parte, el presente trabajo.

Finalmente, agradezco al Vicerrectorado de Investigación y Posgrado - VRIP de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por el financiamiento de promoción de tesis de pregrado bajo el código de proyecto B19100054.

INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA

DNI del Bachiller	75013096
Correo del Asesor	vpachecot@unmsm.edu.pe
Grupo de investigación	DIMAPA – Diversidad de Mamíferos y sus Parásitos
Fuente de Financiamiento	Vicerrectorado de Investigación y Posgrado - VRIP de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Código de proyecto – B19100054
Disciplina OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, Ciencias biológicas del comportamiento
Título en inglés	Phenotypic variability of the “Black Rat” <i>Rattus rattus</i> (Linnaeus, 1758) in Peru

ÍNDICE GENERAL

I.	INTRODUCCIÓN	1
I.1.	Introducción	1
I.2.	Planteamiento del Problema	2
I.3.	Objetivos	2
•	Objetivo General	2
•	Objetivos Específicos	2
I.4.	Importancia y alcance de la investigación	3
I.5.	Limitaciones de la investigación	3
II.	REVISIÓN LITERARIA	3
II.1.	Marco teórico y Antecedentes del Estudio	3
II.3.	Bases teóricas	6
II.4.	Definición de términos.....	7
III.	HIPÓTESIS Y VARIABLES	7
III.1.	HIPÓTESIS.....	7
III.2.	Variables	7
III.3.	Operacionalización de las Variables.....	8
IV.	MATERIALES Y MÉTODOS	9
IV.1.	Área de Estudio	9
IV.2.	Diseño de investigación	9
IV.3.	Población y Muestra	9
IV.4.	Procedimientos, Técnicas e instrumentos de recolección de información	10
•	Grupos de edades	10

• Variables externas y craneodentales.....	11
• Definición de grupos <i>a priori</i>	14
• Definición de grupos geográficos.....	14
• Definición de grupos por fenotipo de coloración	15
• Caracteres morfológicos	17
IV.5. Análisis estadísticos	18
V. RESULTADOS	19
V.1. Presentación y análisis de los resultados	19
• Análisis cualitativo por grupos geográficos.....	19
Variación de fenotipos de coloración	19
Variación morfológica externa y craneal	24
• Análisis cualitativo por fenotipos de coloración	31
Variación ontogenética.....	31
Variación por dimorfismo sexual	33
Variación morfológica externa y craneal	35
• Análisis cuantitativo por dimorfismo sexual	38
• Análisis cuantitativo por grupos geográficos.....	40
Variación morfométrica externa y craneal.....	40
• Análisis cuantitativo por fenotipos de coloración	42
Variación morfométrica externa y craneal	42
VI. DISCUSIÓN	45
VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	49
BIBLIOGRAFÍA.....	51

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clases y estados de edades diagnosticados para los especímenes en estudio. Modificado de Yu y Lin (1999). M1: Primer molar superior, M2: Segundo molar superior, M3: Tercer molar superior.	10
Tabla 2. Variables craneales tomadas en <i>Rattus rattus</i> en milímetros. *Variables que siguen a Agrawal (2000), **Variables que siguen a Musser (1970, 1973)	11
Tabla 3. Número de individuos revisados por cada grupo geográfico y departamentos representados	15
Tabla 4. Número de individuos revisados y descripción de la coloración del pelaje en vista dorsal y ventral por fenotipo de <i>Rattus rattus</i> según Smithe (1975).	16
Tabla 5. Frecuencias observadas y esperadas por fenotipos de coloración de los cuatro grupos geográficos de <i>Rattus rattus</i> en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. Fen I = Dorso marrón y vientre blanco, Fen II = Dorso marrón y vientre marrón claro, Fen III = Dorso sepia y vientre sepia claro, Fen IV= Dorso marrón y vientre jaspeado.....	22
Tabla 6. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos externos por grupos geográficos de <i>Rattus rattus</i> en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. *Contadas a partir de 2cm de la base de la cola.....	25
Tabla 7. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos craneales en grupos geográficos de <i>Rattus rattus</i> en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson.	25
Tabla 8. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos externos en grupos fenotípicos de <i>Rattus rattus</i> en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. *Contadas a partir de 2cm de la base de la cola.	36

Tabla 9. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos craneales en grupos fenotípicos de <i>Rattus rattus</i> en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson.	36
Tabla 10. Valores de significancia del Análisis multivariado de varianza (MANOVA) respecto del sexo realizado para especímenes de <i>Rattus rattus</i>	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Medidas tomadas en cráneo de <i>Rattus rattus</i> (MUSM 37784) en vista dorsal, ventral y lateral. Escala 10mm. Las abreviaturas siguen las medidas de la Tabla 2.....	13
Figura 2. Vista dorsal del pelaje de los cuatro fenotipos establecidos de <i>Rattus rattus</i> en Perú (individuos adultos). 1. Fenotipo I (MUSM 43949), 2. Fenotipo II (MUSM 47983), Fenotipo III: (MUSM 43036) y 4. Fenotipo IV (MUSM 34608). Escala 50mm. 20	
Figura 3. Vista ventral del pelaje de los cuatro fenotipos establecidos de <i>Rattus rattus</i> en Perú (individuos adultos). 1. Fenotipo I (MUSM 43949), 2. Fenotipo II (MUSM 47983), Fenotipo III: (MUSM 43036) y 4. Fenotipo IV (MUSM 34608). Escala 50mm. 21	
Figura 4. Mapa de distribución de frecuencias de fenotipos de <i>Rattus Rattus</i> según grupo geográfico.....	23
Figura 5. Comparaciones morfológicas externas entre estados de carácter: número y disposición de mamas torácicas postaxiales (A, B, C) y almohadillas plantares e hipotenar (D, E) de <i>Rattus rattus</i>	27
Figura 6. Comparaciones morfológicas craneales entre los estados de carácter de: forma de interparietal (A, D, G), número de forámenes postpalatales (B, E, H), espina en fosa mesopterigoidea (C, F, I), longitud del foramen incisivo y longitud de paladar (J, M), cúlide extra en molar superior 3 (K, N) y forma de punta de nasales (L, Ñ) de <i>Rattus rattus</i>	28

Figura 7.	Distribución de las frecuencias de los caracteres externos por grupos geográficos de <i>Rattus rattus</i> . Almohadillas plantares (izquierda) e Hipotenar (derecha).....	29
Figura 8.	Distribución de frecuencias de caracteres craneales según grupo geográfico de <i>Rattus rattus</i> de Perú. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: Número de forámenes postpalatinos (ppf), foramen incisivo, espina en fosa mesopterigoidea y forma de interparietal.	30
Figura 9.	Individuo adulto (A: MUSM 53239) y juvenil (B: MUSM 50732) del Fenotipo I de <i>Rattus rattus</i> , ambos pertenecientes al grupo geográfico Costa centro (CC). Escala 50mm.....	31
Figura 10.	Individuo adulto (A: MUSM 47983) y juvenil (B: MUSM 47984) del Fenotipo II de <i>Rattus rattus</i> , ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.....	32
Figura 11.	Individuo adulto (A: MUSM 43036) y juvenil (B: MUSM 20253) del Fenotipo III de <i>Rattus rattus</i> , pertenecientes a los grupos geográficos Selva norte (SN) y Sierra/Bosque montano (S-BM), respectivamente. Escala 50mm.	33
Figura 12.	Individuo adulto (A: MUSM 43024) y juvenil (B: MUSM 43022) del Fenotipo IV de <i>Rattus rattus</i> , ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.....	33
Figura 13.	Individuo macho (A: MUSM 43337) y hembra (B: MUSM 53239) del Fenotipo I de <i>Rattus rattus</i> , ambos pertenecientes al grupo geográfico Costa centro (CC). Escala 50mm.....	34
Figura 14.	Individuo macho (A: MUSM 47983) y hembra (B: MUSM 43021) del Fenotipo II de <i>Rattus rattus</i> , ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.....	34
Figura 15.	Individuo macho (A: MUSM 43024) y hembra (B: MUSM 43404) del	

Fenotipo IV de *Rattus rattus*, pertenecientes a los grupos geográficos Selva norte (SN) y Selva sur (SS), respectivamente. Escala 50mm..... 35

Figura 16. Diagrama de dispersión de especímenes adultos para los componentes 1 y 2 extraídos del ACP, comparando hembras (círculo) y machos (triángulo) de *Rattus rattus* de Perú. 39

Figura 17. Diagrama de boxplots del análisis univariado por variable morfométrica craneal entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú..... 40

Figura 18. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por componentes principales (PCA) de variables morfométricas craneales entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú. 41

Figura 19. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por Factor Discriminante (DFA) de variables morfométricas craneales entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú.....42

Figura 20. Diagrama de boxplots del análisis univariado análisis univariado por variable morfométrica craneal entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú..... 43

Figura 21. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por componentes principales (PCA) entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú..... 44

Figura 22. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por Factor Discriminante (DFA) de variables morfométricas craneales entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú.....44

RESUMEN

Rattus rattus (Linnaeus, 1758), más conocida como la rata negra, fue introducida al Perú accidentalmente a mediados del siglo XVI junto con la llegada de los españoles y desde entonces su distribución se ha extendido por todo el territorio, constituyendo una plaga. En lo extenso de su distribución en Perú, se encuentran diferentes fenotipos de patrones de coloración dorsoventral, los cuales no han sido evaluados en cuanto a su distribución geográfica, morfología, morfometría e implicancia en la taxonomía de *Rattus rattus*. En el presente estudio se evaluó esta variabilidad fenotípica con un enfoque morfológico y morfométrico mediante dos criterios de agrupamiento: grupos geográficos (Costa norte, Costa Centro, Sierra-Bosque Montano, Selva norte y Selva Sur) y grupos fenotípicos (Fenotipo I, II, III y IV). Los grupos evaluados no presentaron caracteres morfológicos ni morfométricos contundentes para soportar alguna diferenciación taxonómica entre fenotipos ni grupos geográficos, pero sí presentaron una tendencia en variación morfológica y morfométrica donde los individuos de los grupos geográficos de Selva norte y Selva sur son en promedio más pequeños en caracteres externos y craneales que los de Costa norte y Costa centro, en concordancia con la regla de Bergmann. Así mismo, se observa una tendencia en variación fenotípica, donde los individuos de la Costa norte y Costa centro, son en general más claros que los de Selva norte y Selva sur, siguiendo la Regla de Gogler.

Por otro lado, se sugiere que la subespecie de *Rattus rattus* que fue siendo introducida a través del tiempo por la costa de Perú desde la invasión española sea *Rattus rattus frugivorus*, debido a su semejanza con el Fenotipo I, de dorso marrón y vientre blanco, que predomina en las regiones costeras por donde la especie suele ingresar al país. Y, posterior a su dispersión por el humano hacia el interior del país, *R. rattus frugivorus* habría modificado su fenotipo y dimensiones para adaptarse a su entorno.

Conocer las tendencias de variabilidad fenotípica de *Rattus rattus* en Perú, permite un estudio más profundo sobre los factores que conducen a esta variabilidad, los

patógenos asociados y su riesgo zoonótico. Se recomienda evaluar de forma más exhaustiva los fenotipos de coloración mediante métodos como RGB, realizar más colectas de la especie en regiones como Puno, Tacna, Arequipa y Moquegua, entre otros y evaluar la variabilidad genética de la especie mediante herramientas moleculares.

Palabras clave: fenotipo de coloración, variabilidad ambiental, *Rattus rattus frugivorus*, Regla de Gogler, Regla de Bergmann.

ABSTRACT

Rattus rattus (Linnaeus, 1758), better known as the black rat, was accidentally introduced to Peru in the mid-16th century along with the arrival of the Spanish and since then its distribution has spread throughout the territory, constituting a plague. Throughout its distribution in Peru, different phenotypes of dorsoventral coloration patterns are found, which have not been evaluated in terms of their geographical distribution, morphology, morphometry, and implication in the taxonomy of *Rattus rattus*. In the present study, this phenotypic variability was evaluated with a morphological and morphometric approach using two grouping criteria: geographical groups (North Coast, Central Coast, Sierra-Montana Forest, North Amazon and South Amazon) and phenotypic groups (Phenotype I, II, III and IV).

The evaluated groups did not present strong morphological or morphometric characters to support any taxonomic differentiation between phenotypes or geographic groups, but they did present a trend in morphological and morphometric variation where individuals from the geographic groups of North Amazon and South Amazon are on average smaller in size of external and cranial characters than those of the North Coast and Central Coast, in accordance with Bergmann's rule. Likewise, a trend in phenotypic variation is observed, where individuals from the North Coast and Central Coast are generally lighter than those from the North Amazon and South Amazon, following Gogler's Rule.

On the other hand, it is suggested that the subspecies of *Rattus rattus* that was introduced over time along the coast of Peru since the Spanish invasion is *Rattus rattus frugivorus*, due to its similarity to Phenotype I, with a brown back and white belly, which predominates in the coastal regions where the species usually enters the country. And, after its dispersal by humans into the interior of the country, *R. rattus frugivorus* would have modified its phenotype and dimensions to adapt to its environment.

Knowing the phenotypic variability trends of *Rattus rattus* in Peru allows a more in-

depth study of the factors that lead to this variability, the associated pathogens and their zoonotic risk. It is recommended to evaluate coloration phenotypes using methods more exhaustively such as RGB, carry out more collections of the species in regions such as Puno, Tacna, Arequipa and Moquegua, among others, and evaluate the genetic variability of the species using molecular tools.

Key words: coloration phenotype, environmental variability, *Rattus rattus frugivorus*, Gogler's Rule, Bergmann's Rule.

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Introducción

La familia Muridae es la familia que contiene mayor número de especies dentro del Orden Rodentia, con un total de 816 especies y 155 géneros distribuidos alrededor del mundo exceptuando la Antártida (Denys et al. 2017). Dentro de esta familia, la tribu Rattini posee 43 géneros y 185 especies, de las cuales, 65 son del género *Rattus* Fischer, 1803, siendo el género más diverso, exitoso y ampliamente distribuido, representando uno de los ejemplos más espectaculares de radiación adaptativa en la evolución de los mamíferos (Chaimanee & Jaeger 2001, Musser & Carleton 2005, Denys et al. 2017).

Dentro de Rattini, la especie *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), conocida comúnmente como rata negra es originalmente nativa del subcontinente de la India (Burgin 2017). A pesar de ser una especie de gran importancia sanitaria y socioeconómica; y ser estudiada en países asiáticos a lo largo del tiempo (Dhaliwal 1962, Musser 1985, Cavagna et al. 2002, Loong et al. 2016, Hemamali & Boyagoda 2020), se sigue considerando poco conocida en los campos de taxonomía y evolución (Aplin et al. 2011, Hemamali & Boyagoda 2020). Su amplia distribución alrededor del mundo ocasionó la diversificación de la especie en un complejo de al menos cuatro linajes filogenéticos donde los taxones son morfológicamente muy similares, pero genéticamente distintos (Ellerman 1941, Aplin et al. 2011, Lack 2012, Hemamali & Bogayoda 2020).

En las Américas incluyendo al Perú, no hay investigaciones que hayan evaluado la existencia de subespecies de *Rattus rattus*. En Perú, *Rattus rattus* presenta diferentes patrones de coloración dorsoventral a lo largo de su distribución cuyos patrones de distribución, morfología, morfometría e implicancias taxonómicas no han sido revisadas (Pacheco, V. 2018, com. pers.).

Tomando en cuenta la problemática, esta tesis propone evaluar la variabilidad en el fenotipo de coloración de las 'ratas negras' en lo extenso de su distribución en Perú, con un enfoque morfológico y morfométrico; y así dar un primer paso al estudio de la

taxonomía de la especie en Perú.

Conocer la variabilidad fenotípica de esta especie en Perú permite un estudio más profundo sobre los factores que conducen a estas tendencias de variabilidad y diferencias a nivel geográfico en carga de patógenos de *Rattus rattus*, lo cual recae directa e indirectamente en el riesgo zoonótico para las personas.

I.2. Planteamiento del Problema

- Determinación del problema

En Perú, *Rattus rattus* presenta diferentes fenotipos de coloración dorsoventral en lo extenso de su distribución, cuyas implicancias taxonómicas no han sido revisadas.

- Formulación del problema

¿Cuál es la relación entre los fenotipos de coloración y la morfología, morfometría y distribución geográfica de *Rattus rattus* en Perú?

I.3. Objetivos

- **Objetivo General**

- Determinar la variabilidad fenotípica intraespecífica de *Rattus rattus* en el Perú y su implicancia taxonómica.

- **Objetivos Específicos**

- Establecer los grupos morfológicos de *Rattus rattus* presentes en el Perú determinados en base a la proximidad geográfica y caracteres morfológicos externos.
- Caracterizar y analizar las variaciones morfológicas entre grupos geográficos y grupos fenotípicos de *Rattus rattus*.
- Establecer la relación entre la variabilidad geográfica y fenotípica de *Rattus rattus*

con otros factores como edad, sexo, variables morfológicas y morfométricas.

I.4. Importancia y alcance de la investigación

La importancia de este trabajo radica *per se* en el aporte al conocimiento de la taxonomía de una especie introducida en Perú, que es generalmente estudiada por ser portadora de enfermedades que afectan a la salud pública y la economía.

I.5. Limitaciones de la investigación

Una limitación fue la cantidad de muestras completas (cráneo, carcasa y piel) para hacer la comparación craneal y externa entre algunos grupos fenotípicos o geográficos establecidos para *Rattus rattus*.

II. REVISIÓN LITERARIA

II.1. Marco teórico y Antecedentes del Estudio

La rata “negra”

Rattus rattus (Linnaeus, 1758), más conocida como la rata negra, fue introducida al Perú accidentalmente a mediados del siglo XVI junto con la llegada de los españoles (Cossíos 2010) y desde entonces su distribución se ha extendido por todo el territorio, constituyendo una plaga (Aplin et al. 2011).

Rattus rattus se caracteriza externamente por tener un pelaje abundante, bastante corto, brillante y presentar pelos de guardia más largos y oscuros, siendo más prominentes en la grupa. La coloración del pelaje dorsal varía desde negro oscuro hasta marrón grisáceo e incluso puede ser rojizo brillante, en general la base de los pelos es de color gris. La coloración del pelaje ventral varía desde blanco puro, blanco amarillento o blanco grisáceo y en ocasiones presenta el mismo color del dorso, pero ligeramente más claro. Las patas son anchas y largas, la superficie dorsal de la pata presenta una raya oscura

de color marrón o gris mientras que la superficie plantar (palma) no presenta pigmentación. Las garras son cortas, afiladas y sin pigmentos. Las orejas son casi desnudas, largas y los pelos que las cubren son oscuros.

Presenta vibrisas rígidas y largas (Burgin 2017). Además, la cola de *Rattus rattus* es más larga que la longitud cabeza-cuerpo (Yiğit et al. 1998), es casi desnuda y de un solo color, que puede ir desde marrón pálido a negro oscuro y está cubierta de notorias escamas (Burgin 2017).

Presenta un cráneo grácil y estrecho con el hueso nasal angosto y generalmente liso, con bordes curvados en los lados de la base (Burgin 2017). El cráneo es mediano y la caja craneal es ligeramente ancha, los huesos parietales e interparietales están bordeados por crestas que son casi convexas. El cráneo no es tan liso, es redondeado y curvado hacia abajo lateral y posteriormente a nivel del parietal e interparietal. La cresta media en el supraoccipital es prominente, razón por la que, en vista planar, los cóndilos occipitales no se pueden observar. El foramen incisivo es largo. El proceso pterigoideo no toca la punta anterior de la bulla timpánica (Yigit et al. 1998). Los incisivos superiores son opistodontes (Graham-Angeles y Pacheco 2023, in prep.), las superficies anteriores son lisas (Yigit et al. 1998).

Además, tiene de cinco a seis pares de mamas agrupadas en: un par de torácicas axilares, dos pares de torácicas postaxiales (anteriores y posteriores), dos pares de abdominales (anteriores y posteriores) y un par de inguinales (Ellerman 1941, Agrawal 2000, Burgin 2017). Siguiendo los linajes propuestos por Aplin et al. (2011), el Linaje I del complejo *Rattus rattus* o RrC - LI, que corresponde a las “ratas de barco”, posee un número cromosómico de $2n=38$. Este cariotipo está compuesto por 18 cromosomas metacéntricos/ submetacéntricos, 4 telocéntricos y 16 acrocéntricos. El cromosoma X e Y son acrocéntricos (Yiğit et al. 1998, Burgin 2017) y su número fundamental es $FN=58$ (Burgin 2017). Los caracteres diagnósticos más importantes para distinguir entre las subespecies de *Rattus rattus* incluyen: el color del pelaje, almohadillas de la pata, cola, morfología del oído y pares de glándulas mamarias en las hembras, así como la medición

del peso corporal, longitud de: cabeza, cola, oreja, pata trasera, longitud total y diferencias en medidas craneales (Dhaliwal 1962, Adhikari et al. 2018).

Distintos fenotipos o fases de coloración para *Rattus rattus* ya se han reportado previamente. Por ejemplo, Patton et al. (1975) en las Islas Galápagos, Ecuador, encontró siete combinaciones dorso-ventrales de coloración y en diferentes frecuencias entre las islas, que pueden ser entendidas de la siguiente manera: 1) Dorso marrón rojizo – vientre crema; 2) dorso marrón rojizo – vientre gris pizarra; 3) dorso marrón rojizo oscuro – vientre crema; 4) dorso marrón rojizo oscuro – vientre gris pizarra; 5) dorso marrón rojizo oscuro – vientre gris pizarra claro; 6) dorso negro – vientre gris pizarra claro; 7) dorso negro – vientre gris pizarra. En Turquía, Yiğit et al. (1998) encontraron que eran comunes cuatro formas de color con estados de color intermedios, asignándoles el nivel subespecífico a cada patrón dorsoventral definido: 1) Dorso marrón negruzco oscuro – vientre grisáceo; 2) dorso marrón oscuro – vientre blanco amarillento; 3) dorso marrón oscuro – vientre gris claro y 4) dorso marrón oscuro – vientre blanco puro. En la India, Agrawal (2000) mencionó, sin referirse a subespecies, que *Rattus rattus* puede presentar dos variaciones de coloración: 1) Dorso marrón – vientre blanco y 2) dorso marrón – vientre grisáceo. Teta y Jayat (2021) reconocieron tres variantes de coloración para *Rattus rattus* en Argentina: 1) Dorso gris plumizo oscuro – vientre gris claro; 2) dorso marrón amarillento – vientre marrón más claro; y 3) dorso gris perla – vientre blanco puro.

Según Davis & Baker (1971) las subespecies de *Rattus rattus* reconocidas en América son: *Rattus rattus rattus* (Linnaeus, 1758), con dorso gris plumizo oscuro provisto de brillo metálico y vientre gris más claro con localidad tipo Upsala, Suecia; *R. rattus alexandrinus* (Geoffroy, 1803), caracterizada por dorso gris leonado y vientre pardo más claro con localidad tipo en Alejandría, Egipto y, finalmente, *R. rattus frugivorus* (Rufinesque 1814), con dorso gris perla o café y vientre blanco puro con localidad tipo en Sicilia, Italia (Cabrera 1914, Ellerman 1941, Schwarz and Schwarz 1965, Coto 2007).

Autores como Caslick (1956), Tomich y Kami (1966), Masoia (1967), Davis y Baker (1971) y Patton et al. (1975) consideraron que estas tres 'subespecies' no representan nada más que fases de coloración cuya variación podría tener bases genéticas; mientras que, Aplin et al. (2011) consideraron que el Linaje I del complejo *Rattus rattus* o RrC - LI, que corresponde a las "ratas de barco", presenta gran variabilidad en patrones de coloración dorso-ventral así como variabilidad en caracteres craneales.

La nomenclatura de las poblaciones americanas sigue siendo un problema (Tomich & Kami 1966, Coto 2007), por lo que algunos autores a nivel más regional, sobre todo en trabajos de parasitología, sin entrar a detalle en la taxonomía, señalan como hospederos de parásitos a estas tres subespecies de *Rattus rattus* (Tantaleán et al. 2005, Ruiz et al. 2015) reconocidas para América.

En Perú, no se ha realizado investigaciones sobre los distintos fenotipos de coloración de *Rattus rattus*, por lo que en este estudio se presentan los resultados de una revisión morfológica y morfométrica de los distintos fenotipos de coloración y la relación con su distribución e implicancias taxonómicas.

II.3. Bases teóricas

La variabilidad fenotípica se refiere a las diferencias en rasgos observables entre organismos. Estas variaciones pueden afectar la adaptación de los organismos a su medio, donde los individuos mejor adaptados tienen mayor posibilidad de sobrevivir y reproducirse. La variabilidad fenotípica en las poblaciones es el resultado de la variación genética y de dos fuentes de variación no genéticas, que son: la variación inducida ambientalmente o plasticidad fenotípica en sentido estricto (EIV) y la variación estocástica del desarrollo o ruido del desarrollo (SDV). Estas dos variaciones son principios biológicos generales porque ocurren en todos los reinos de la vida y tienen en común que están mediados por mecanismos epigenéticos, pero difieren en calidad y función. La plasticidad fenotípica en sentido estricto es direccional y contribuye a la optimización del

fenotipo en el entorno que habita, mientras que el ruido del desarrollo es aleatorio y contribuye a la cobertura de apuestas evolutivas (Vogt 2020).

II.4. Definición de términos

Fenotipo: Se refiere a cualquier rasgo observable de un organismo y puede ser desde el color de pelaje o el tamaño del organismo hasta la presencia/ausencia de una enfermedad. Frecuentemente, el término "fenotipo" se utiliza para relacionar una diferencia en la secuencia de ADN entre individuos con una diferencia en uno de esos rasgos, sin embargo, los fenotipos pueden estar igual o más influenciados por los efectos ambientales que por los efectos genéticos (NIH 2023).

Comensalismo: Relación o interacción entre dos organismos o especies en la que uno recibe beneficios y el otro no experimenta efectos (daños ni beneficios) (Mathis & Bronstein 2020).

Superficie plantar: superficie de la pata con la que un organismo se apoya en el suelo, conocida como 'planta' de la pata.

III. HIPÓTESIS Y VARIABLES

III.1. HIPÓTESIS

Hipótesis nula (H0): Los distintos fenotipos de *Rattus rattus* en Perú son variaciones individuales presentes en todas las poblaciones sin formar estructura geográfica.

Hipótesis alternativa (H1): Los distintos fenotipos de *Rattus rattus* en Perú están estructurados geográficamente y merecen un reconocimiento taxonómico apropiado.

III.2. Variables

- Fenotipos de coloración

- Morfología
- Morfometría
- Distribución geográfica

III.3. Operacionalización de las Variables

Variable	Definición conceptual	Definición operacional	Dimensiones	Indicadores
Fenotipos de coloración	Coloración del pelaje como rasgo observable de un individuo	Patrón dorsoventral del pelaje según la Guía de coloración de Smithe (1975)	Coloración dorsal del pelaje Coloración ventral del pelaje	Color de la base del pelo dorsal Color de la punta del pelo dorsal Color de la base del pelo ventral Color de la punta del pelo ventral
Morfología	Análisis cualitativo de la forma de los organismos vivos	Análisis cualitativo de cuatro caracteres externos y 11 caracteres craneales mediante observación en estereoscopio y lentes de aumento	Caracteres externos	Disposición y número de mamas Tamaño de las almohadillas plantares Tamaño de la almohadilla hipotenar Número de filas de escamas presentes en 1cm de largo de la cola
			Caracteres craneales	Forma de la base de los nasales Forma de la punta de los nasales Cresta supraorbital Forma de interparietal Presencia de la cúspide extra en M3 Longitud de paladar Número de forámenes postpalatales (ppf) por lado Longitud del foramen incisivo Nivel de la fosa mesopterigoidea Espina en fosa mesopterigoidea Sutura premaxilar
Morfometría	Análisis cuantitativo de la forma y tamaño de los organismos vivos	Análisis cuantitativo de cinco variables externas y 19 variables craneales mediante datos de campo y vernier digital	Variables externas en milímetros	Longitud total Longitud de cola Longitud de oreja Longitud de pata Peso
			Variables craneales en milímetros	ONL, ZB, BBC, IB, BN, LN, BR, LB, BB HB, LO, LD, HBC, LIF, BZP, BBP BIF, BMF, BM1
Distribución geográfica	Espacio geográfico en el que habitan	Localidades de colecta de los especímenes	Coordenadas	Latitud Longitud

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Área de Estudio

El área de estudio abarca 85 localidades de 20 departamentos de Perú. Las localidades y coordenadas geográficas de los especímenes revisados se obtuvieron de las etiquetas o cuadernos de campo, las cuales fueron verificadas y se detallan en el Anexo 1. Con el fin de presentar las frecuencias de caracteres y fenotipos en los análisis cualitativos de variación geográfica, se eligieron las coordenadas centrales de cada grupo geográfico. Los mapas se realizaron en el programa ArcMap 10.4.1.

IV.2. Diseño de investigación

Se revisaron 122 especímenes conservados en alcohol, cráneos y/o pieles, depositados en la colección del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de San Marcos (MUSM), de los cuales una parte fue obtenida mediante los proyectos del Grupo de Investigación de Diversidad de Mamíferos y sus Parásitos (DIMAPA). De ellos, 39 se utilizaron para los análisis de morfología craneal, 41 para morfología externa, 40 para morfometría craneal, 45 para morfometría externa y 94 para distribución geográfica. Los especímenes revisados provinieron de 20 de los 24 departamentos del Perú.

IV.3. Población y Muestra

- **Población:** Individuos de la especie *Rattus rattus* presentes en Perú.
- **Muestra:** Especímenes de *Rattus rattus* depositadas en el departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la UNMSM.

IV.4. Procedimientos, Técnicas e instrumentos de recolección de información

- **Grupos de edades**

Las edades se determinaron en base al grado de desgaste oclusal de los molares, siguiendo una definición modificada de Yu y Lin (1999) (Tabla 1). Para los análisis cuantitativos morfológicos y morfométricos externos y craneales se utilizaron especímenes subadultos y adultos o edades III y IV, respectivamente (Musser 1971, Prado & Percequillo 2011). Los especímenes juveniles (edades I y II) y adultos (edad V) solo fueron tomados en cuenta para análisis cualitativos que incluyen distribución de fenotipos. Para este proceso se utilizó estereoscopio y lentes de aumento 3.5X.

Tabla 1. Clases y estados de edades diagnosticados para los especímenes en estudio. Modificado de Yu y Lin (1999). M1: Primer molar superior, M2: Segundo molar superior, M3: Tercer molar superior.

Edad	Estado	Descripción
I	Juvenil	M3 no está completamente erupcionado; no hay desgaste en la superficie oclusal en M1 y M2, por lo que se puede notar con claridad sus cúspides.
II	Juvenil	M3 completamente erupcionado, poco desgaste en las superficies oclusales en M1 y M2. En M1, se pueden notar las cúspides con claridad gracias a los arcos que se forman, incluido el anterostilo. En M2, se puede notar la división del metacono con el hipocono mientras que la separación entre paracono-protocono y enterostilo ya está desgastada.
III	Subadulto	Superficie oclusal de los molares superiores desgastada; enterostilo- protocono-paracono e hipocono- metacono conectados en M3, formando un solo lago de esmalte o cercanos a unirse, aunque a veces solo se conecta el paracono y metacono. En M2, el metacono se conecta con el hipocono

Edad	Estado	Descripción
		por el desgaste. Tanto en M1 como en M2, ya no se notan con claridad los arcos de las cúspides.
IV	Adulto	Desgaste total en M3 o la conexión anterocono-protocono-paracono e hipocono-metacono se completan en M2.
V	Adulto	Desgaste total de M2 y M3, las cúspides de ambos molares forman cada una un lago de esmalte por el desgaste de sus 'muros'; enterostilo-protocono-paracono e hipocono-metacono conectados en M1.

- **Variables externas y craneodentales**

Se utilizaron 23 variables en total (cinco externas y diecinueve craneales). Las 5 variables externas son: Peso (P, gramos), Longitud total o de cabeza- cuerpo (LT, mm), Longitud de la cola (LC, mm), Longitud del pie trasero (LP, mm) y Longitud de oreja (LO, mm), las cuales fueron tomadas de las etiquetas de cada individuo. Las 19 variables craneales fueron tomadas en milímetros (mm) siguiendo a Agrawal (2000) y Musser (1970, 1973), mediante un calibrador digital (Tabla 2, Figura 1). Para realizar las mediciones craneales, se utilizó el calibrador digital Fowler Sylvac Ultra-cal IV (± 0.01 mm).

Tabla 2. Variables craneales tomadas en *Rattus rattus* en milímetros. *Variables que siguen a Agrawal (2000), **Variables que siguen a Musser (1970, 1973)

Nº	Medidas craneodentales	Variables	Descripción de la variable
1	ONL	Longitud occipitonasal*	Desde el punto más delantero de los nasales hasta el punto más posterior de la superficie occipital.
2	ZB	Mayor ancho cigomático*	Ancho máximo a través de la superficie externa de los dos arcos cigomáticos medidos

			en ángulo recto con respecto al eje largo del cráneo.
3	BBC	Ancho del cráneo*	Mayor ancho del cráneo justo por encima del escamoso.
4	IB	Ancho interorbital*	Ancho mínimo de los huesos frontales entre las dos órbitas.
5	BN	Ancho de nasales*	Ancho máximo combinado de ambos huesos nasales.
6	LN	Longitud de nasales*	Longitud máxima de nasales en el eje anteroposterior.
7	BR	Ancho de premaxila*	Ancho del proceso nasal del premaxilar en un punto en su margen inferior a medio camino entre la sutura fronto-maxilar y el reborde masetero del maxilar.
8	LB	Longitud de bulla*	La longitud de la bulla, excluyendo la trompa de Eustaquio ósea.
9	BB	Ancho de la Bulla**	Desde el borde dorsolateral del meato auditivo interno directamente hasta el punto donde la bulla toca el hueso basioccipital.
10	HB	Altura de la Bulla**	Desde la superficie dorsal de la bulla hasta su superficie ventral.
11	LO	Longitud orbital*	Máxima longitud de la fosa orbital en el eje antero-posterior.
12	LD	Longitud del diastema*	Desde un punto en el lado ventral-lateral del premaxilar donde se encuentra con los incisivos hasta el punto más adelantado en la base del primer diente maxilar.
13	HBC	Altura del cráneo*	Altura del cráneo desde el paladar hasta el extremo posterior de nasales.
14	LIF	Longitud del foramen incisivo*	Longitud máxima del agujero palatino anterior a lo largo del eje anteroposterior.
15	BZP	Ancho de la placa cigomática**	La menor distancia entre los bordes anterior y posterior de la placa cigomática.
16	BBP	Ancho del puente palatino en M1**	La menor distancia entre el borde lingual del alveolo del primer molar y el borde lingual del alveolo del molar opuesto.
17	BIF	Ancho del foramen incisivo*	Ancho máximo combinado de ambos forámenes palatinos anteriores.
18	BMF	Ancho de la fosa mesopterigoidea**	Distancia desde un borde de la fosa mesopterigoidea hasta la otra.
19	BM1	Ancho máximo de la hilera molar*	Ancho máximo de M1.

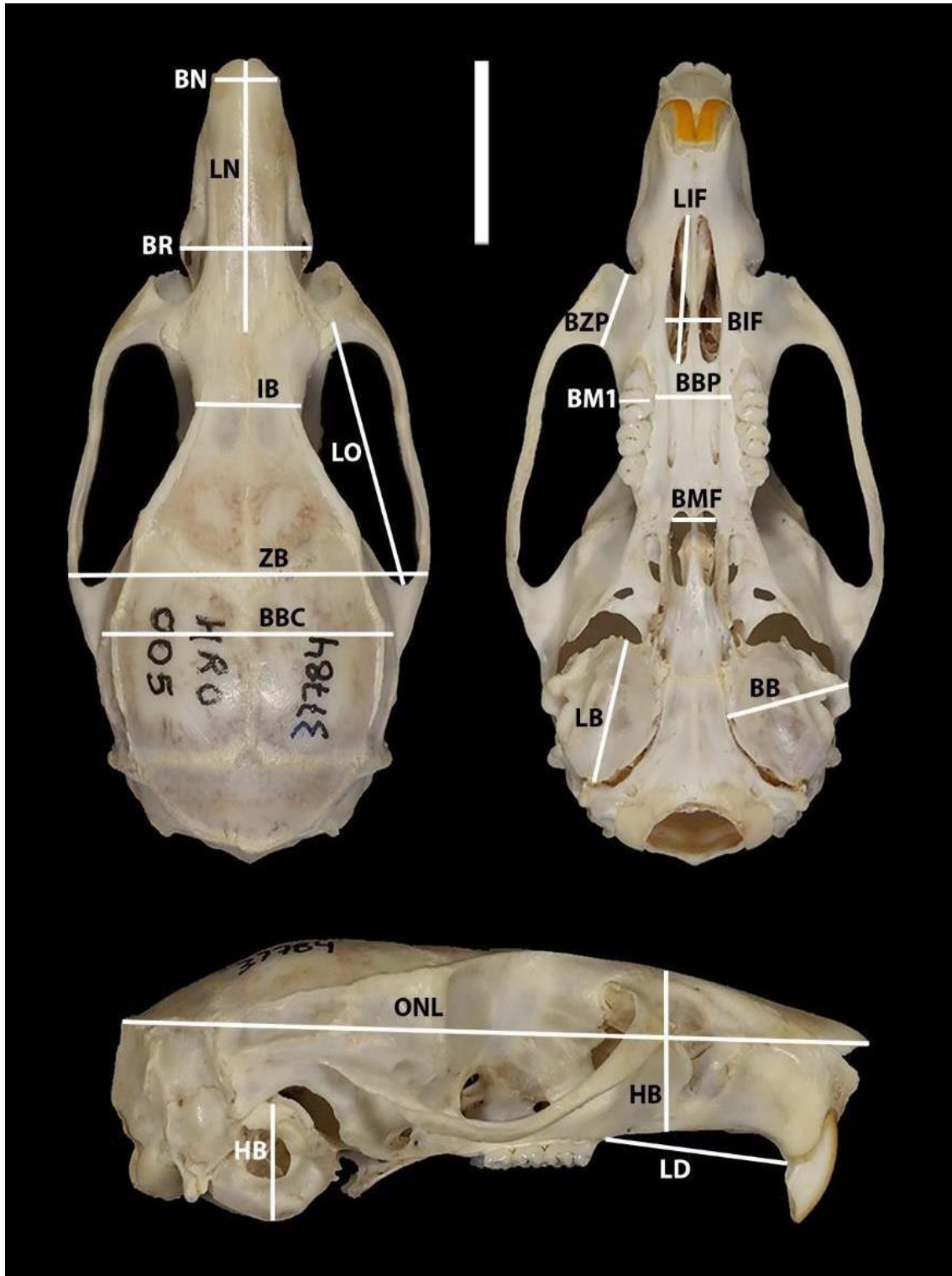


Figura 1. Medidas tomadas en cráneo de *Rattus rattus* (MUSM 37784) en vista dorsal, ventral y lateral. Escala 10mm. Las abreviaturas siguen las medidas de la Tabla 2.

- **Definición de grupos *a priori***

Debido a que *Rattus rattus* es de naturaleza invasora y presenta una gran variabilidad fenotípica en sus patrones de coloración de pelaje a lo largo de su distribución, se tomaron en cuenta dos criterios de agrupamiento para evaluarla en el Perú: **1)** grupos geográficos *a priori* utilizando el criterio de proximidad geográfica y **2)** grupos por fenotipo de coloración *a priori* utilizando el criterio de semejanza morfológica externa. Se utilizaron ambos criterios de agrupamiento para los análisis de variación geográfica, morfológica y morfométrica tanto externa como craneal. Además, los grupos por fenotipo de coloración se utilizaron para los análisis cualitativos de ontogenia y dimorfismo sexual, mientras que, los grupos geográficos se usaron para el análisis cuantitativo de dimorfismo sexual.

- **Definición de grupos geográficos**

Para realizar análisis cualitativos de variación geográfica y cuantitativos de morfología y morfometría (externa y craneal) así como de dimorfismo sexual, se utilizaron especímenes adultos, ubicados en cinco grupos geográficos en base a cercanía geopolítica y similitud en altitudes.

El grupo Costa Norte (CN) está conformado por Tumbes, Piura, Lambayeque y Ancash. El grupo Costa Centro (CC) lo conforman los departamentos de Lima e Ica. Ambos grupos, Costa Norte y Costa Centro se encuentran a altitudes que rondan los 1000 msnm hacia el nivel del mar. El caso específico de Ancash de Costa Norte hace referencia a la localidad de Humedal Villa María, Nuevo Chimbote a 17msnm mientras que, Ancash de Sierra/BM, a la localidad de Quitaracsa, Yuracmarca, Huaylas a 3255 msnm. Caso similar al de Piura para Costa Norte, que hace referencia a Manglar de La Bocana en San Felipe de Vichayal, Paíta a -5 msnm y al Estuario de Virrilá, Sechura a 11 msnm, mientras que, Piura para Sierra/BM hace referencia a la localidad de El Carmen de la Frontera, Huancabamba a 2771 msnm. El grupo Sierra-Bosque Montano abarca los departamentos de Huánuco, Junín, Arequipa, Ayacucho, Huancavelica, Apurímac, con altitudes entre

800-3524 msnm, los cuales se agruparon por el bajo número de muestras que hubiera tenido Sierra o Bosque Montano cada uno por separado. El grupo Selva Norte (SN) está conformado por los departamentos de Amazonas, Loreto, San Martín y Ucayali mientras que, el grupo Selva Sur (SS), por los departamentos Madre de Dios y Cusco. Las altitudes de ambos grupos rondan los 95 a 1000 msnm.

Estos mismos grupos se utilizaron también para probar análisis morfométricos univariados y multivariados. El número de individuos revisados por cada grupo geográfico se encuentra en la Tabla 3.

Tabla 3. Número de individuos revisados por cada grupo geográfico y departamentos representados

Grupo Geográfico	N° de especímenes	Departamentos
CN (Costa norte)	17	Tumbes, Piura (Paita/Sechura), Lambayeque, Ancash (Chimbote)
CC (Costa centro)	27	Lima, Ica
S-BM (Sierra/Bosque montano)	17	Piura (Huancabamba), Ancash (Huaylas), Huánuco, Junín, Arequipa, Ayacucho, Huancavelica, Apurímac
SN (Selva norte)	38	Amazonas, Loreto, San Martín y Ucayali
SS (Selva sur)	23	Cusco, Madre de Dios
Total	122	

- **Definición de grupos por fenotipo de coloración**

Las agrupaciones fueron hechas tomando en cuenta que, cualitativamente no existe variación ontogenética ni dimorfismo sexual en cuanto a fenotipos de coloración (ver

sección de **Análisis cualitativo por fenotipos de coloración**) es por esto que, para realizar el mapa de distribución de fenotipos se pudo agrupar adultos, juveniles, machos y hembras. Para los análisis cuantitativos de variación geográfica, morfológica y morfométrica (externa y craneal) por fenotipo, se agruparon especímenes adultos machos y hembras con el mismo fenotipo, ya que no existe dimorfismo sexual. Por lo que, basados en el patrón de coloración dorsoventral, se definieron cuatro grupos *a priori*: Fenotipo I (Fen I) – Dorso marrón y vientre blanco, Fenotipo II (Fen II) – Dorso marrón y vientre marrón grisáceo; Fenotipo III (Fen III) – Dorso sepia y vientre marrón grisáceo claro; Fenotipo IV (Fen IV) – Dorso marrón y vientre ligeramente jaspeado (base gris y resto de pelo crema). El número de individuos entre juveniles y adultos revisados por cada fenotipo y la descripción de la coloración de cada fenotipo siguiendo a Smithe (1975) se encuentra en la Tabla 4.

Tabla 4. Número de individuos revisados y descripción de la coloración del pelaje en vista dorsal y ventral por fenotipo de *Rattus rattus* según Smithe (1975).

Grupo por fenotipo	N° de especímenes	Vista	Descripción del color
Fenotipo I Dorso marrón y vientre blanco	47	Dorsal	221 A – Warm Sepia los 2/3 del pelo desde la base, volviéndose más claro en la punta, jaspeado de 239 – Ground Cinnamon y 221 A – Warm Sepia (MUSM 43394)
		Ventral	54 – Cream Color en la base, volviéndose más claro en la punta. (MUSM 53239)
Fenotipo II Dorso marrón, vientre marrón grisáceo	12	Dorsal	Entre 81 – Pearl Gray a 84 – Medium Neutral Gray desde la base hasta más de la mitad, 123 C – Yellow Ocher en el medio y 219 – Sepia en la punta, jaspeado de 119 B – Dark Drab (MUSM 47983)

Grupo por fenotipo	N° de especímenes	Vista	Descripción del color
		Ventral	85 – Light Neutral Gray desde la base hasta más de la mitad y 92 – Pale Horn de la mitad hasta la punta jaspeado con 45 – Smoke Gray (MUSM 43021)
Fenotipo III Dorso sepia, vientre grisáceo claro	14	Dorsal	Sepia 219 (MUSM 20251)
		Ventral	Light Neutral Gray 85 en la base y Dark drab 119B en la punta (MUSM 20251)
Fenotipo IV Dorso marrón, vientre jaspeado (base gris y punta crema)	25	Dorsal	Entre 91 – Grayish Horn y 129 Olive Brownish Olive en la base, 123 A – Cinnamon al medio, y 121 – Vandyke Brown en la punta (MUSM 34608)
		Ventral	83 – Dark neutral gray en la base, 84 – neutral gray al medio y 92 – Pale Horn en la punta (MUSM 34608)
Total	93		

- **Caracteres morfológicos**

De los individuos adultos, se evaluaron cuatro caracteres morfológicos externos:

Disposición y número de mamas, tamaño de las almohadillas plantares (de la superficie plantar), tamaño de la almohadilla hipotenar y número de filas de escamas presentes en 1cm de largo de la cola (Musser 1971, Prado 2012, Brito et al. 2021) y once craneales: Forma de la base y punta de los nasales, sutura premaxilar, cresta supraorbital, forma de interparietal, presencia de la cúspide extra en M3, longitud de paladar, número de forámenes postpalatales (ppf) a cada lado, longitud del foramen incisivo, nivel de la fosa mesopterigoidea y espina en fosa mesopterigoidea (Graham-Angeles & Pacheco 2023 in prep.) para determinar la variabilidad entre grupos geográficos y entre grupos fenotípicos definidos previamente.

IV.5. Análisis estadísticos

Se determinó la normalidad de los datos morfométricos craneales mediante la prueba de Shapiro–Wilks (Carleton y Musser 1989, Voss 1991, Musser et al. 1998), prueba necesaria para realizar análisis multivariados (Field 2009). Las 19 variables resultaron normales, por lo que todas fueron utilizadas para los análisis estadísticos finales (Anexo 2).

Se realizaron análisis exploratorios univariados mediante la realización de boxplots de cada una de las medidas craneales, donde el eje “y” contiene la escala de medida logaritmizada (originalmente tomada en milímetros), y el eje “x” indica las agrupaciones geográficas. En cada línea vertical trazada en el gráfico, el punto central se refiere a la media de la variable en cuestión, para cada conglomerado, y la línea se refiere al intervalo de confianza del 95%. Esta metodología permite visualizar quiebres abruptos, o tendencias morfométricas, directamente relacionadas con la geografía. Un segundo análisis también fue realizado siguiendo los mismos parámetros, pero, en esta ocasión, usando como grupos los fenotipos para evaluar la correspondencia de estos con cada variable craneométrica.

Para los análisis multivariados con las 19 variables craneales, se realizó un MANOVA para evaluar diferencias morfométricas por dimorfismo sexual y de manera exploratoria un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) para evaluar diferencias morfométricas relacionadas al dimorfismo sexual, variación geográfica y fenotípica. El PCA muestra la dispersión de los datos sin ninguna manipulación o agrupamiento *a priori* por lo que las tendencias observadas en la separación de los grupos pueden ser consideradas “reales”. Posteriormente, con la finalidad de cuantificar las distancias entre los grupos geográficos designados *a priori*, se realizó un Análisis de Factor Discriminante (DFA, por sus siglas en inglés) usando el paquete MASS (Ripley et al. 2013). Para la prueba de MANOVA se utilizó el programa Past 4.03 (Hammer et al. 2003) y para todas las demás pruebas estadísticas se utilizó la plataforma R (R

Development Core Team) con la interfaz Rstudio 1.2.5001 (RStudio Team 2020).

V. RESULTADOS

V.1. Presentación y análisis de los resultados

- **Análisis cualitativo por grupos geográficos**

Variación de fenotipos de coloración

En total, se establecieron cuatro fenotipos de coloración dorsoventral siguiendo a Smithe (1975) (**Figura 2, 3**). Dentro de cada grupo geográfico se distribuyen estos fenotipos de coloración en diferentes frecuencias (**Tabla 5**), encontrándose que, el Fenotipo I, de dorso marrón y vientre blanco es predominante pero no exclusivo de los grupos geográficos Costa norte y Costa centro. Este Fenotipo se presentó en menor proporción en los grupos Sierra-Bosque Montano y Selva Norte. El Fenotipo II se distribuye en las regiones Selva Norte y Selva Sur. El Fenotipo III se distribuye en los grupos Sierra-BM, Selva Norte y Selva Sur, mientras que el Fenotipo IV se distribuye en las regiones Selva Norte y Selva Sur (**Tabla 5, Figura 4**). Según los resultados del Test del Chi cuadrado, la distribución de fenotipos sí está relacionada a los grupos geográficos con un $p\text{-valor} = 8.103e^{-11}$, siendo el Fenotipo I predominante en Costa norte y Costa centro, mientras que los fenotipos III y IV en Selva norte y Selva sur.

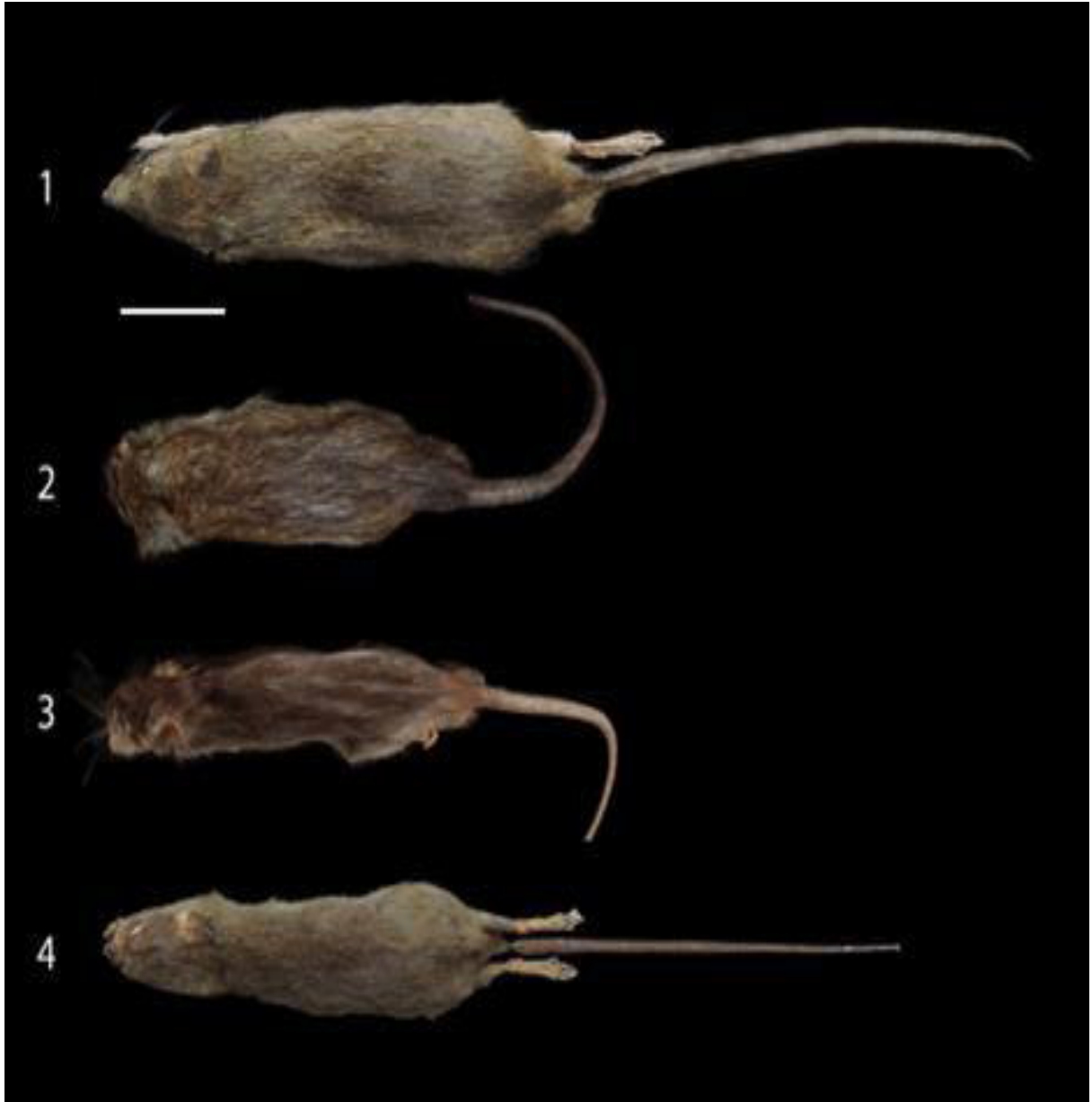


Figura 2. Vista dorsal del pelaje de los cuatro fenotipos establecidos de *Rattus rattus* en Perú (individuos adultos). 1. Fenotipo I (MUSM 43949), 2. Fenotipo II (MUSM 47983), Fenotipo III: (MUSM 43036) y 4. Fenotipo IV (MUSM 34608). Escala 50mm.



Figura 3. Vista ventral del pelaje de los cuatro fenotipos establecidos de *Rattus rattus* en Perú (individuos adultos). 1. Fenotipo I (MUSM 43949), 2. Fenotipo II (MUSM 47983), Fenotipo III: (MUSM 43036) y 4. Fenotipo IV (MUSM 34608). Escala 50mm.

Tabla 5. Frecuencias observadas y esperadas por fenotipos de coloración de los cuatro grupos geográficos de *Rattus rattus* en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. Fen I = Dorso marrón y vientre blanco, Fen II = Dorso marrón y vientre marrón claro, Fen III = Dorso sepia y vientre sepia claro, Fen IV= Dorso marrón y vientre jaspeado.

Grupo Geográfico	Fen I		Fen II		Fen III		Fen IV		Pearson's Chi-squared test
	FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Costa Norte	10	4	0	1	0	2	0	3	X-squared = 73.18 df = 12, p-value = 8.103e-11
Costa Centro	10	4	0	1	0	2	0	3	
Sierra/BM	8	5	0	2	5	2	0	4	
Selva Norte	3	13	10	5	7	6	14	10	
Selva Sur	0	6	2	2	2	3	11	5	

FO = Frecuencia Observada, FE = Frecuencia Esperada

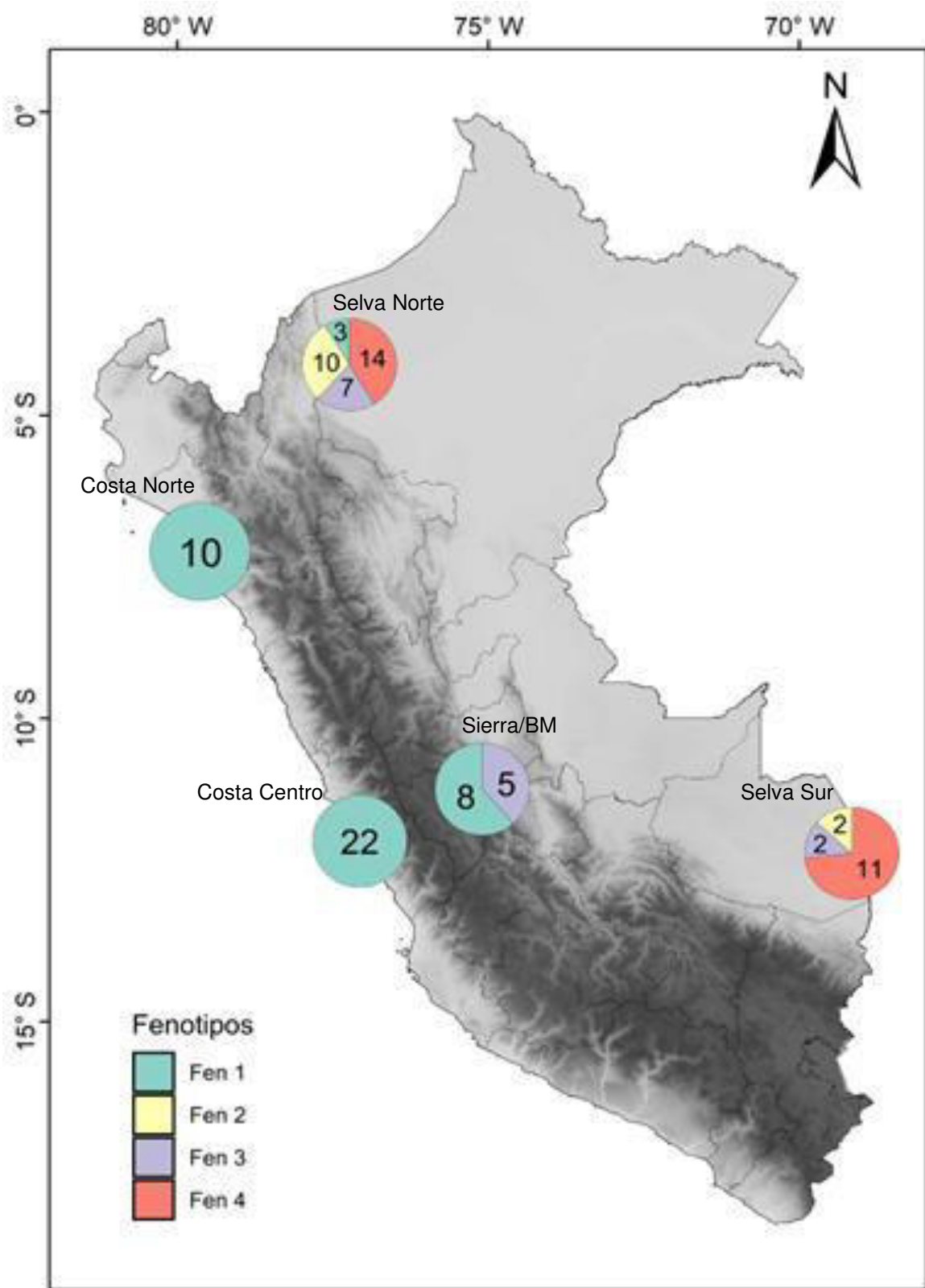


Figura 4. Mapa de distribución de frecuencias de fenotipos de *Rattus Rattus* según grupo geográfico.

Variación morfológica externa y craneal

Además de la variación geográfica por fenotipos, se evaluaron las variaciones morfológicas externas (**Tabla 6, Figura 5**) y craneales (**Tabla 7, Figura 6**) en cada grupo geográfico (**Figura 7 y 8**).

Según los resultados del Test de Chi cuadrado de caracteres morfológicos externos por grupos geográficos (**Tabla 6**), el número y disposición de mamas torácicas postaxiales (p-valor= 0.006) y tamaño de almohadillas plantares (p-valor= 0.0004), incluyendo la hipotenar (p-valor= 0.005) están relacionadas a los grupos geográficos, pudiéndose interpretar que en Costa centro se encuentra la mayor proporción de individuos con una disposición asimétrica 1/2 de mamas torácicas postaxiales, seguida por la disposición simétrica 1/1 para todos los grupos geográficos y que en general, es más común encontrar individuos con almohadillas plantares grandes en Costa norte, Costa centro y Sierra/BM que en Selva norte y Selva sur. Por otro lado, el número de escamas por centímetro de cola (p-valor= 0.47) no está relacionado a los grupos geográficos.

Según los resultados del Test de Chi cuadrado de caracteres morfológicos craneales en grupos geográficos (**Tabla 7**), solo el carácter craneal de longitud de Foramen incisivo está relacionado con los grupos geográficos con un p-valor de 0.0009139, donde el nivel del foramen incisivo sobrepasa el nivel del Molar 1 (M1) con mayor frecuencia en los grupos Costa norte y Costa centro que en los grupos Sierra-Bosque Montano, Selva norte y Selva sur. Mientras que, los otros diez caracteres craneales evaluados no se relacionaron con algún grupo geográfico según el p-valor resultante.

Tabla 6. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos externos por grupos geográficos de *Rattus rattus* en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. *Contadas a partir de 2cm de la base de la cola.

Carácter	Estado	Costa Norte		Costa Centro		Sierra/BM		Selva Norte		Selva Sur		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Número y disposición de mamas	Simétricas 1/1	3	3	4	5	3	2	5	3	0	1	X-squared = 21.56 df = 8, p-value = 0.006
	Simétricas 2/2	3	1	0	3	2	1	0	2	2	0	
	Asimétricas 1/2	3	5	12	8	2	4	5	5	0	1	
Tamaño de almohadillas	Grande	8	7	16	14	6	5	4	8	2	2	X-squared = 20.25 df = 4, p-value = 0.0004
	Mediano-grande	0	1	0	2	0	1	5	1	0	0	
Tamaño de hipotenar	Grande	7	6	15	12	1	1	3	7	0	1	X-squared = 15.04 df = 4, p-value = 0.005
	Mediano	1	2	1	4	0	0	6	2	1	0	
Número de escamas	08-09	6	4	7	7	1	3	4	4	1	1	X-squared = 7.63 df = 8, p-value = 0.47
	10	1	3	6	5	4	2	2	3	1	1	
	11-13	1	2	3	3	1	1	3	2	0	0	

FO = Frecuencia Observada, FE = Frecuencia Esperada

Tabla 7. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos craneales en grupos geográficos de *Rattus rattus* en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson.

Carácter	Estado	Costa Norte		Costa Centro		Sierra/BM		Selva Norte		Selva Sur		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Base Nasales	Paralelos	8	7	7	6	4	4	8	8	6	8	X-squared = 7.5899 df = 4, p-value = 0.1078
	Forma en 'V'	0	1	0	1	1	1	1	1	4	2	
Punta Nasales	Roma corta	8	7	7	6	4	5	8	8	9	9	X-squared = 2.5398 df = 4,
	Punta prominente	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	

Carácter	Estado	Costa Norte		Costa Centro		Sierra/BM		Selva Norte		Selva Sur		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
p-value = 0.6375												
Cresta supraorbital	Mediana a prominente	8	7	6	6	5	5	8	8	9	9	X-squared = 1.7351 df = 4, p-value = 0.7843
	No prominente	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	
Forma de interparietal	Pequeño y ancho	0	2	0	1	1	1	3	2	4	2	X-squared = 10.504 df = 8, p-value = 0.2314
	Amplio y corto	2	3	4	3	2	2	4	3	2	4	
	Amplio y ancho	6	3	3	3	2	2	2	4	4	4	
Cúspide extra en M3	Ausente	5	7	7	6	5	4	9	8	9	9	X-squared = 8.8516 df = 4, p-value = 0.06492
	Presente	3	1	0	1	0	1	0	1	1	1	
Longitud de paladar	Sobrepasa M2	4	6	4	5	4	4	8	6	8	7	X-squared = 4.4161 df = 4, p-value = 0.3526
	No sobrepasa o mismo nivel que M2	4	2	3	2	1	1	1	3	2	3	
Número de ppf a cada lado	Simétrico 1/1	4	5	7	5	2	3	7	6	6	7	X-squared = 7.5425 df = 8, p-value = 0.4794
	Simétrico 2/2	3	2	0	2	2	1	2	2	3	3	
	Asimétrico 1/2 o 2/1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
Foramen incisivo	A nivel o menos del M1	2	5	1	4	5	3	7	6	9	6	X-squared = 18.666 df = 4, p-value = 0.0009139
	Sobrepasa M1	6	3	6	3	0	2	2	3	1	4	
Fosa mesopterigo idea	Sobrepasa maxilar	8	8	6	7	5	5	9	9	10	10	X-squared = 4.6917 df = 4, p-value = 0.3204
	No sobrepasa maxilar	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Espina en fosa mesopterigo idea	Pequeña bífida	3	4	4	4	2	3	3	4	9	6	X-squared = 7.4408 df = 8, p-value = 0.4899
	Prominente	3	2	2	2	2	1	2	2	0	3	
	Sin espina	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	
Sutura premaxilar	Debajo de lacrimal	8	8	7	7	5	5	9	9	10	10	X-squared = NaN df = 4, p-value = NA
	Sobre lacrimal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

FO = Frecuencia Observada, FE = Frecuencia Esperada

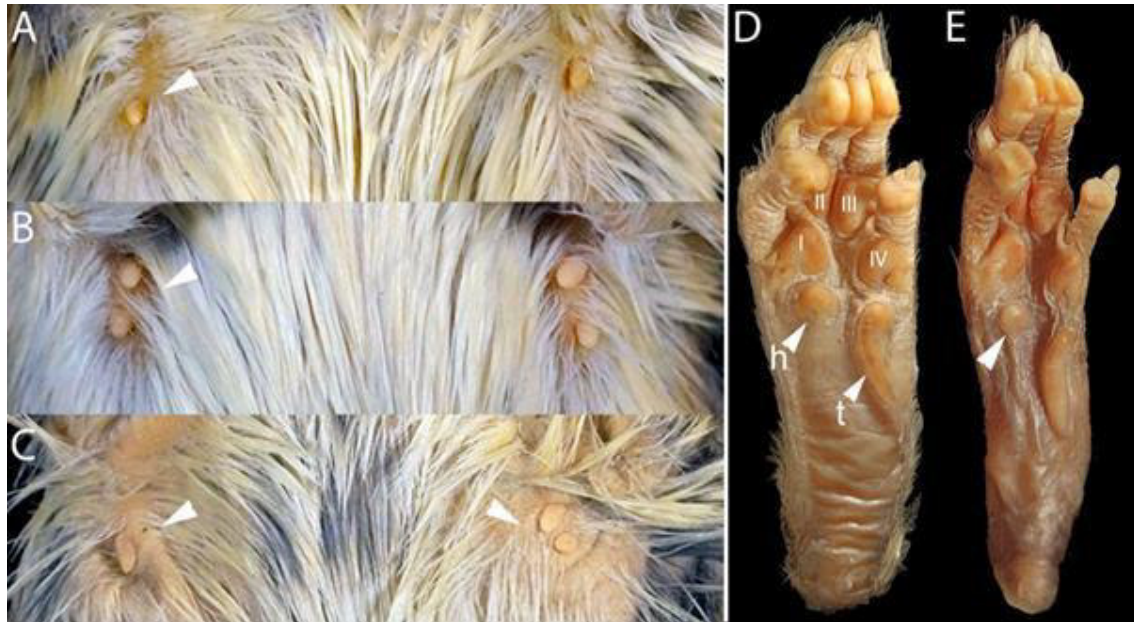


Figura 5. Comparaciones morfológicas externas entre estados de carácter: número y disposición de mamas torácicas postaxiales (A, B, C) y almohadillas plantares e hipotenar (D, E) de *Rattus rattus*. Caracteres a notar: Disposición de mamas A) Simétrica en número 1/1, B) Simétrica en número 2/2, C) Asimétrica en número 1/2, D) Almohadillas plantares I-IV grandes y pad hipotenar grande y E) Almohadillas plantares I-IV medianas y almohadilla hipotenar mediana. Abreviaciones: h, almohadilla hipotenar; t, almohadilla tenar; I, II, III y IV, almohadillas interdigitales I- IV. Las fotos no se encuentran en la misma escala.

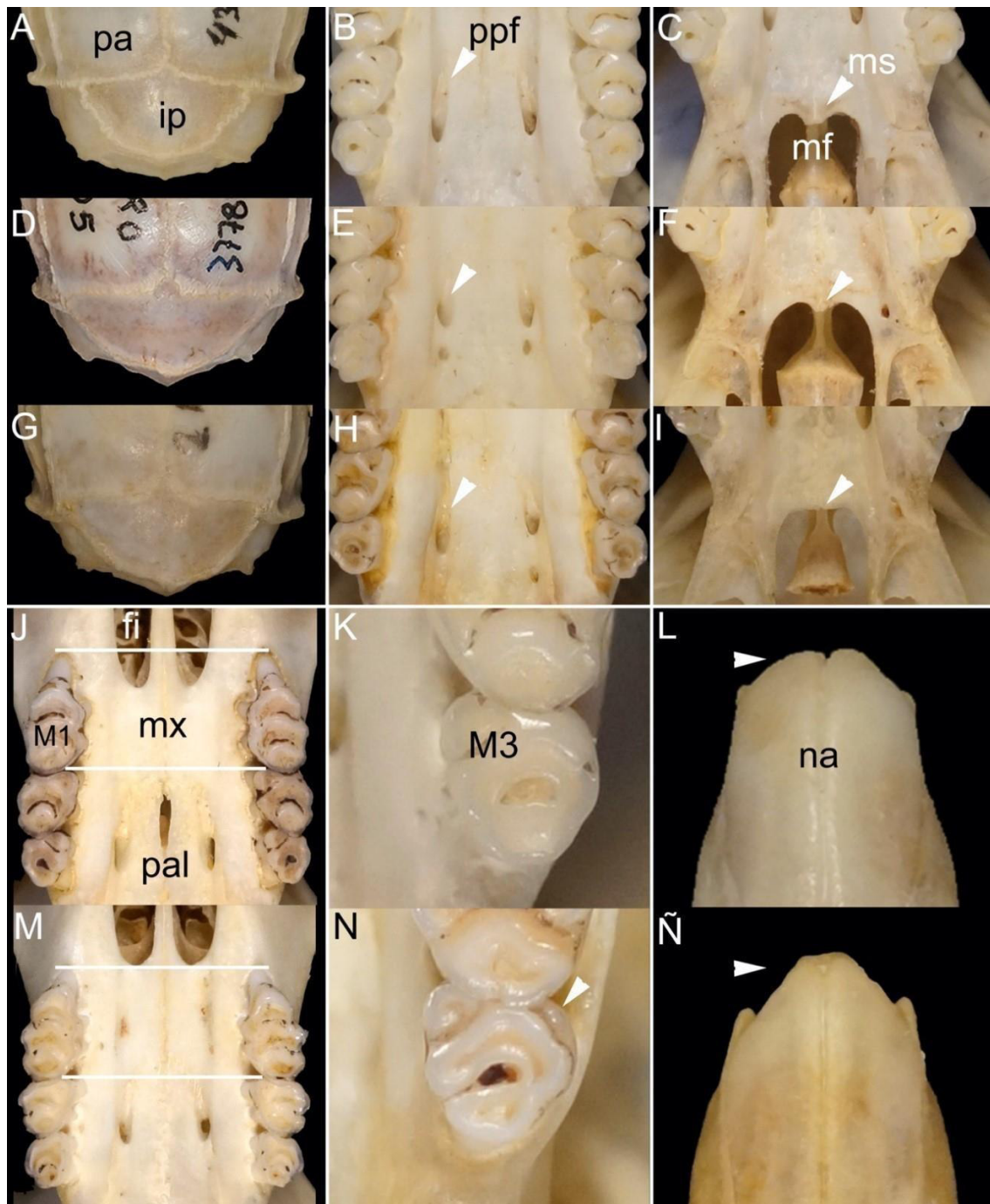


Figura 6. Comparaciones morfológicas craneales entre los estados de carácter de: forma de interparietal (A, D, G), número de forámenes postpalatales (B, E, H), espina en fosa mesoptergoidea (C, F, I), longitud del foramen incisivo y longitud de paladar (J, M), cúspide extra en molar superior 3 (K, N) y forma de punta de nasales (L, Ñ) de *Rattus rattus*. Caracteres a notar: Forma de hueso interparietal pequeño y ancho (A) amplio y corto (D) o amplio y ancho (G); disposición de forámenes postpalatales simétrica en número 1/1 (B), simétrica en número 1/1 (E) o asimétrico en número 1/2 o 2/1 (H); espina

en fosa mesopterigoidea prominente (C), pequeña bífida (F) o ausente (I); foramen incisivo que sobrepasa (J) o no sobrepasa (M) el nivel del M1; largo de paladar que no sobrepasa (J) o sobrepasa (M) el nivel del M2; cúspide extra en M3 ausente (K) o presente (N); punta de nasales roma corta (L) o prominente (Ñ). Abreviaciones: pa, parietal; ip, interparietal; ppf, forámenes postpalatales; ms, espina mesopterigoidea; mf, fosa mesopterigoidea; fi, foramen incisivo; mx, maxilar; pal, paladar; M1, primer molar superior; M3, tercer molar superior, n, nasal.

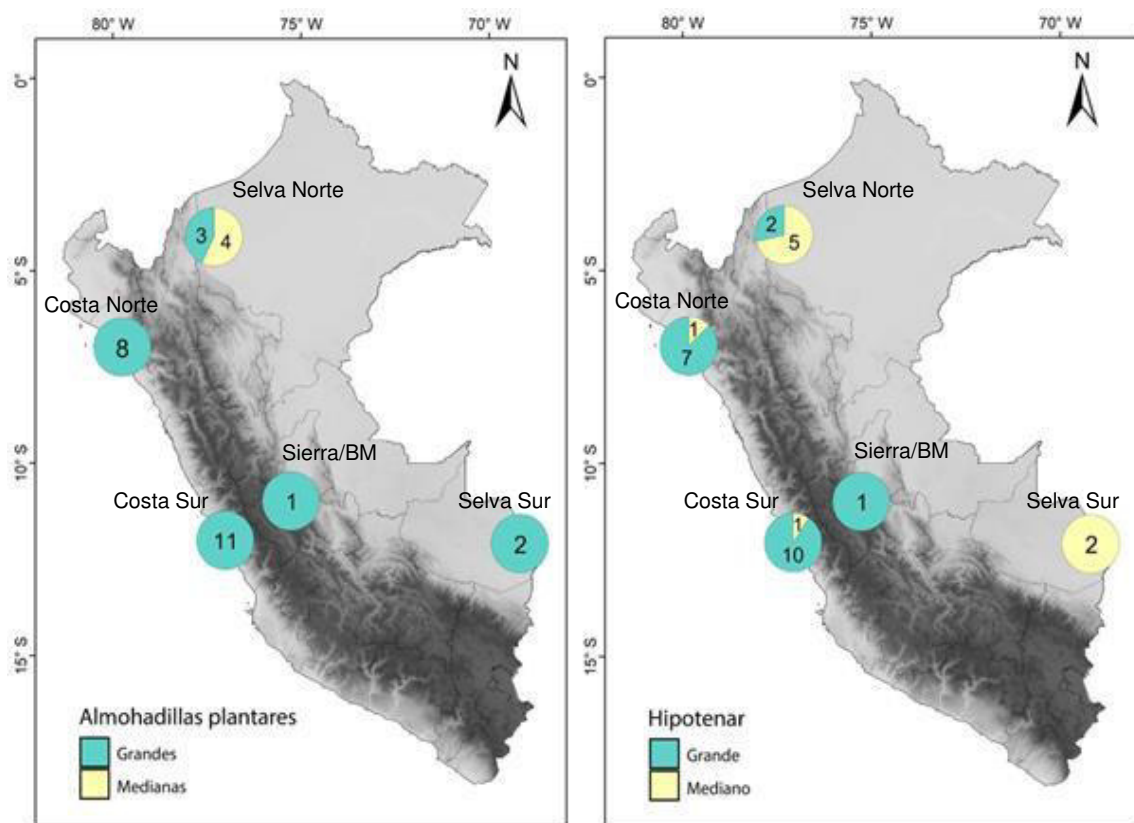


Figura 7. Distribución de las frecuencias de los caracteres externos por grupos geográficos de *Rattus rattus*. Almohadillas plantares (izquierda) e Hipotenar (derecha).

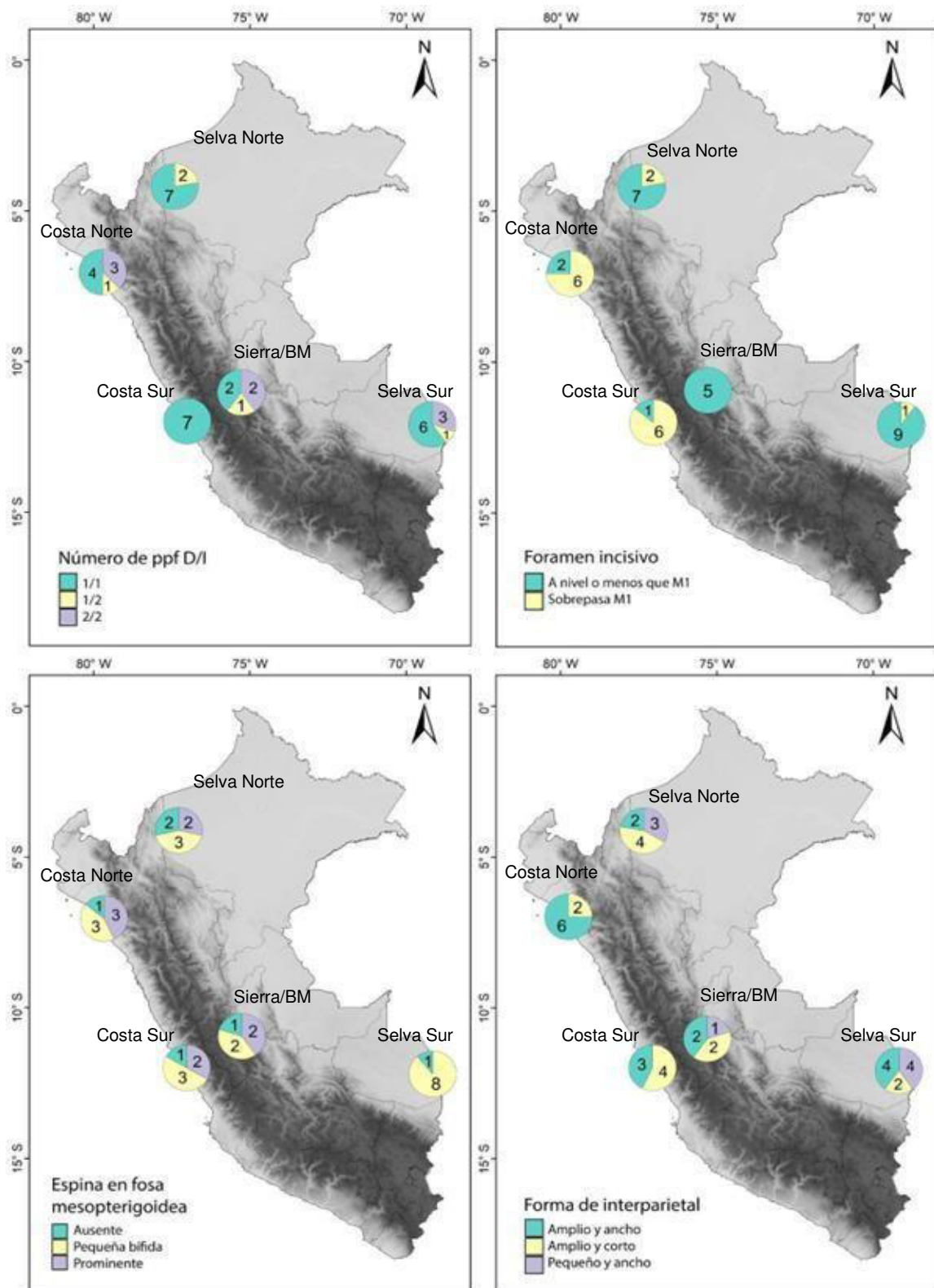


Figura 8. Distribución de frecuencias de caracteres craneales según grupo geográfico de *Rattus rattus* de Perú. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: Número de forámenes postpalatinos (ppf), foramen incisivo, espina en fosa mesopteroidea y

forma de interparietal.

- **Análisis cualitativo por fenotipos de coloración**

Variación ontogenética

En cada fenotipo de coloración, el patrón dorsoventral de especímenes adultos es similar al de juveniles, pudiendo ser de la misma intensidad de color en Fenotipos I y II (**Figura 9, 10**) o un poco más intenso en los Fenotipos 3 y 4 (**Figura 11, 12**). Debido a esto, se pudo incluir individuos juveniles para el análisis cualitativo de variación de fenotipos de coloración por grupos geográficos.



Figura 9. Individuo adulto (A: MUSM 53239) y juvenil (B: MUSM 50732) del Fenotipo I de *Rattus rattus*, ambos pertenecientes al grupo geográfico Costa centro (CC). Escala 50mm.

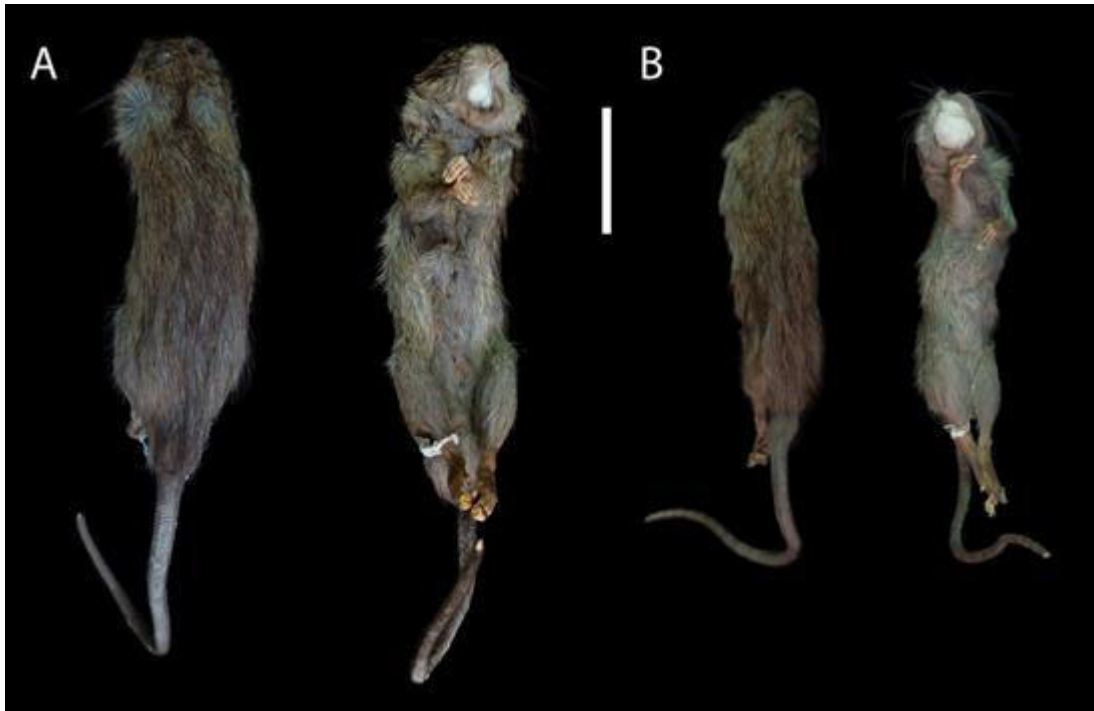


Figura 10. Individuo adulto (A: MUSM 47983) y juvenil (B: MUSM 47984) del Fenotipo II de *Rattus rattus*, ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.



Figura 11. Individuo adulto (A: MUSM 43036) y juvenil (B: MUSM 20253) del Fenotipo III de *Rattus rattus*, pertenecientes a los grupos geográficos Selva norte (SN) y Sierra/Bosque montano (S-BM), respectivamente. Escala 50mm.



Figura 12. Individuo adulto (A: MUSM 43024) y juvenil (B: MUSM 43022) del Fenotipo IV de *Rattus rattus*, ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.

Variación por dimorfismo sexual

Dentro de cada grupo fenotípico definido, se encontró que individuos machos y hembras no presentan dimorfismo sexual en cuanto a coloración de pelaje (**Figura 13, 14, 15**).



Figura 13. Individuo macho (A: MUSM 43337) y hembra (B: MUSM 53239) del Fenotipo I de *Rattus rattus*, ambos pertenecientes al grupo geográfico Costa centro (CC). Escala 50mm.

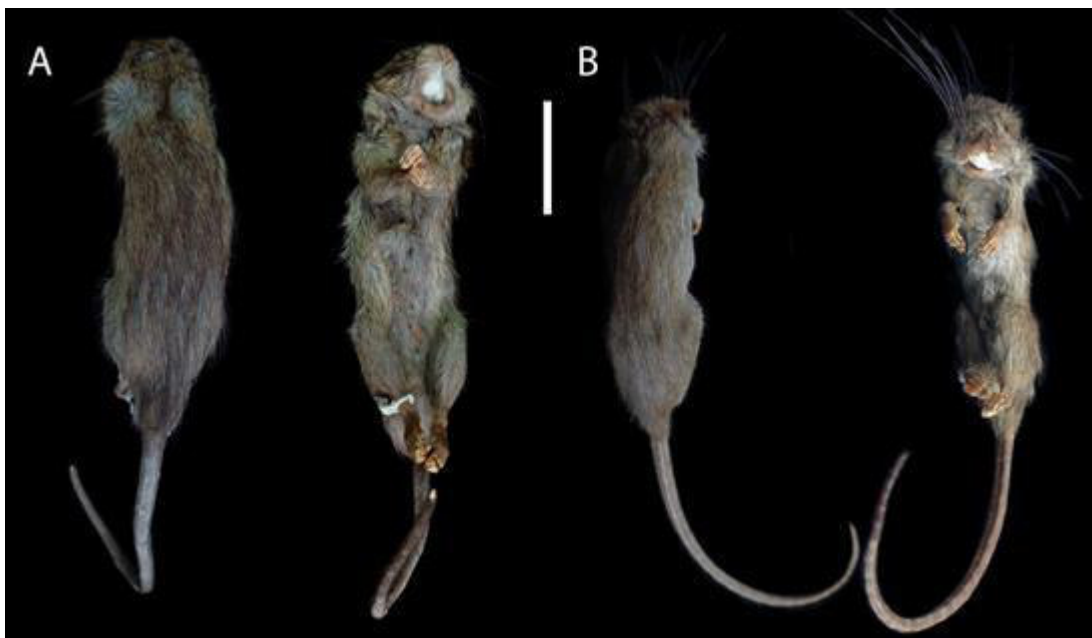


Figura 14. Individuo macho (A: MUSM 47983) y hembra (B: MUSM 43021) del Fenotipo II de *Rattus rattus*, ambos pertenecientes al grupo geográfico Selva norte (SN). Escala 50mm.



Figura 15. Individuo macho (A: MUSM 43024) y hembra (B: MUSM 43404) del Fenotipo IV de *Rattus rattus*, pertenecientes a los grupos geográficos Selva norte (SN) y Selva sur (SS), respectivamente. Escala 50mm.

Variación morfológica externa y craneal

Además de evaluar la variación ontogenética y de dimorfismo sexual entre fenotipos, se evaluaron las variaciones morfológicas externas (**Tabla 8, Figura 5**) y craneales (**Tabla 9, Figura 6**) en individuos adultos machos y hembras de cada grupo fenotípico.

Según los resultados del Test de Chi cuadrado para caracteres morfológicos externos en grupos fenotípicos (**Tabla 8**), el tamaño de las almohadillas plantares ($p\text{-valor} = 8.12e^{-05}$) incluyendo la hipotenar ($p\text{-valor} = 0.0005735$) estarían relacionadas a los grupos fenotípicos. Esto se observa con mayor claridad para el Fenotipo I, que presenta mayor incidencia de almohadillas plantares (I-IV) e hipotenar grandes.

Por otro lado, tanto los caracteres de número de escamas por centímetro de cola como el número y disposición de mamas torácicas postaxiales no se encuentran relacionados a los grupos fenotípicos.

Según los resultados del Test de Chi cuadrado para caracteres morfológicos craneales en grupos fenotípicos (**Tabla 9**), solo la longitud de Foramen incisivo está relacionada con

los grupos fenotípicos (p -valor= 0.02869), donde el nivel del foramen incisivo sobrepasa el nivel del Molar 1 (M1) con mayor incidencia en el Fenotipo I.

Dichos resultados, estarían apoyando al criterio por agrupación geográfica, ya que el Fenotipo I se distribuye principalmente en los grupos Costa norte y Costa centro.

Tabla 8. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos externos en grupos fenotípicos de *Rattus rattus* en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson. *Contadas a partir de 2cm de la base de la cola.

Carácter	Estado	Fenotipo I (28)		Fenotipo II (4)		Fenotipo III (1)		Fenotipo IV (5)		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Almohadillas	Grande	28	25	1	4	1	1	4	4	X-squared = 21.543 df = 3, p-value = 8.12e⁻⁰⁵
	Medianas	0	3	3	0	0	0	1	1	
Tamaño de hipotenar	Grande	25	20	1	3	0	1	1	4	X-squared = 17.441 df = 3, p-value = 0.0005735
	Mediano	3	8	3	1	1	0	4	1	
Número de escamas	08-09	14	13	1	2	0	0	3	2	X-squared = 7.3323 df = 6, p-value = 0.2912
	10	9	9	1	1	0	0	2	2	
	11-13	5	6	2	1	1	0	0	1	
Número y disposición de mamas	Simétricas 1/1	8	9	4	1	0	0	0	2	X-squared = NaN df = 6, p-value = NA
	Simétricas 2/2	15	15	0	2	0	0	5	3	
	Asimétricas 1/2	5	4	0	1	0	0	0	1	

FO = Frecuencia Observada, FE = Frecuencia Esperada

Tabla 9. Frecuencias observadas y esperadas de caracteres morfológicos craneales en grupos fenotípicos de *Rattus rattus* en Perú y resultados del Test de Chi Cuadrado de Pearson.

Carácter	Estado	Fenotipo I (11)		Fenotipo II (4)		Fenotipo III (1)		Fenotipo IV (5)		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Base de Nasaes	Paralelos	11	10	3	4	1	1	4	5	X-squared = 3.0118 df = 3, p-value = 0.3898
	Forma en 'V'	0	1	1	0	0	0	1	0	

Carácter	Estado	Fenotipo I (11)		Fenotipo II (4)		Fenotipo III (1)		Fenotipo IV (5)		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	
Punta de Nasales	Roma corta	11	10	3	4	1	1	5	5	X-squared = 4.4625 df = 3, p-value = 0.2157
	Punta prominente	0	1	1	0	0	0	0	0	
Cresta supraorbital	Mediana a prominente	10	10	3	4	1	1	5	5	X-squared = 1.7458 df = 3, p-value = 0.6268
	No prominente	1	1	1	0	0	0	0	0	
Forma de interparietal	Pequeño y ancho	0	2	1	1	1	0	1	1	X-squared = 11.019 df = 6, p-value = 0.0878
	Amplio y corto	5	5	3	2	0	0	2	2	
	Amplio y ancho	6	4	0	2	0	0	2	2	
Cúspide extra en M3	Ausente	8	9	4	3	1	1	5	4	X-squared = 3.1818 df = 3, p-value = 0.3644
	Presente	3	2	0	1	0	0	0	1	
Longitud del paladar	A nivel o menos del M2	5	3	0	1	0	0	1	1	X-squared = 3.4416 df = 3, p-value = 0.3284
	Sobrepasa M2	6	8	4	3	1	1	3	3	
Número de ppf a cada lado	Simétricos 1/1	8	7	3	3	1	1	2	3	X-squared = 4.1591 df = 6, p-value = 0.6552
	Simétricos 2/2	2	3	1	1	0	0	3	1	
	Asimétricos 1/2 o 2/1	1	1	0	0	0	0	0	0	
Nivel del foramen incisivo	Sobrepasa M1	8	5	0	2	1	0	1	2	X-squared = 9.0456 df = 3, p-value = 0.02869
	A nivel o menos del M1	3	6	4	2	0	1	4	3	
Nivel de fosa mesopterigo idea	Sobrepasa maxilar	10	10	4	4	1	1	5	5	X-squared = 0.95455 df = 3, p-value = 0.8122
	No sobrepasa maxilar	1	1	0	0	0	0	0	0	
Espina en fosa mesopterigo idea	Prominente	2	2	1	1	0	0	1	1	X-squared = 3.0118 df = 3, p-value = 0.3898
	Pequeña bífida	7	6	2	2	1	1	1	3	
	Ausente	1	3	1	1	0	0	3	1	
Sutura premaxilar	Debajo de lacrimal	11	11	4	4	1	1	5	5	X-squared = NaN df = 3, p-value = NA
	Sobre lacrimal	0	0	0	0	0	0	0	0	

Carácter	Estado	Fenotipo I (11)		Fenotipo II (4)		Fenotipo III (1)		Fenotipo IV (5)		Pearson's Chi-squared test
		FO	FE	FO	FE	FO	FE	FO	FE	

FO = Frecuencia Observada, FE = Frecuencia Esperada

- **Análisis cuantitativo por dimorfismo sexual**

Para probar si existía dimorfismo sexual en *Rattus rattus*, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) y un análisis de componentes principales (ACP) utilizando las variables craneales de ambos sexos. En ninguna de las pruebas se mostró diferencia significativa respecto del sexo, presentando el MANOVA (Tabla 10) un p-valor de 0.7239 para los factores de Wilk's lambda y Pillai Trace, mientras que el ACP resultó en diagramas ampliamente solapados para ambos sexos (**Figura 16**). Al no existir dimorfismo sexual en cuanto a las variables morfométricas craneales para *Rattus rattus*, ambos sexos se juntaron para los análisis multivariados posteriores.

Tabla 10. Valores de significancia del Análisis multivariado de varianza (MANOVA) respecto del sexo realizado para especímenes de *Rattus rattus*.

Factor	Valor	F	p
Wilks' lambda	0.5687	0.7582	0.7239
Pillai trace	0.4313	0.7582	0.7239

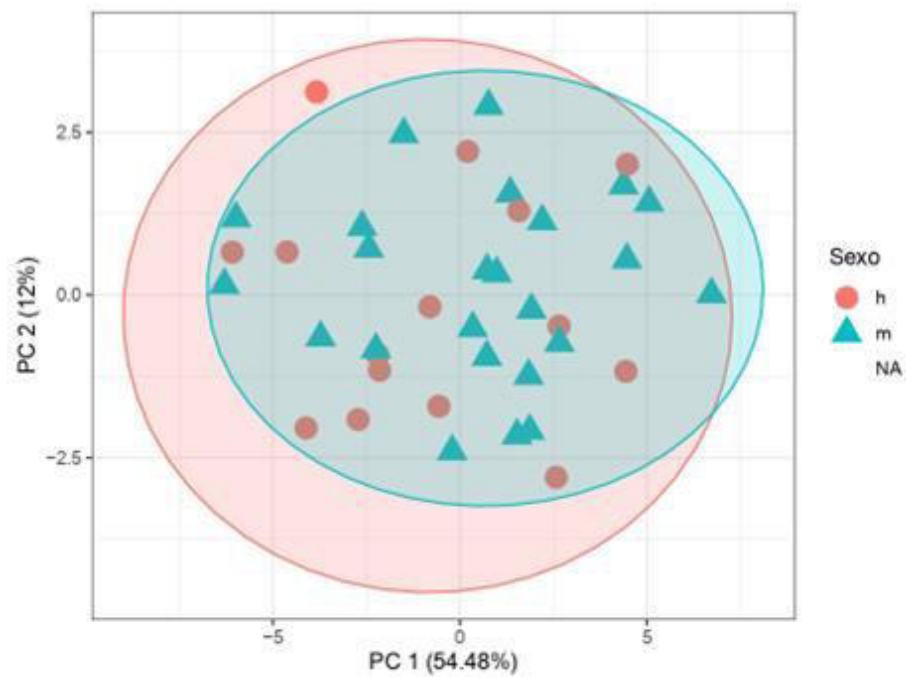


Figura 16. Diagrama de dispersión de especímenes adultos para los componentes 1 y 2 extraídos del ACP, comparando hembras (círculo) y machos (triángulo) de *Rattus rattus* de Perú.

- **Análisis cuantitativo por grupos geográficos**

Variación morfométrica externa y craneal

Según el análisis univariado entre grupos geográficos (**Figura 17, Anexo 3**), los grupos Costa Norte (CN) y Costa Centro (CC) presentan cortes abruptos respecto de Sierra – Bosque Montano (S-BM), Selva Norte (SN) y Selva Sur (SS) en las variables: largo de nasales (LN), largo de diastema (LD) y ancho de caja craneal (BBC) y una moderada separación entre las variables longitud occipitonasal (ONL), ancho cigomático (ZB), ancho de bulla (BB) y altura de bulla (HB). Por otro lado, el grupo Selva sur presenta un corte abrupto del resto de grupos en las variables ancho de la caja craneal (BBC) y ancho del foramen incisivo (BIF).

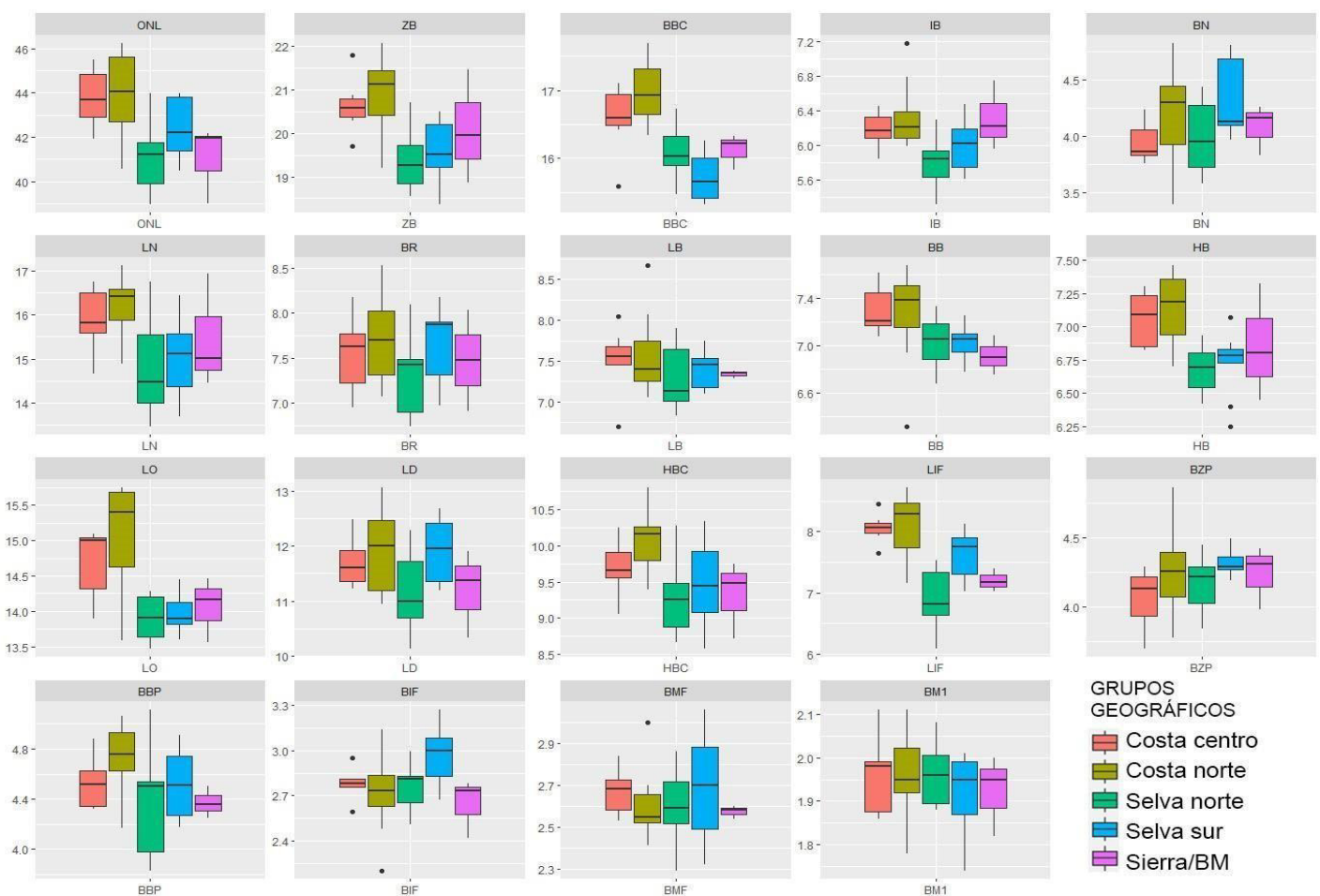


Figura 17. Diagrama de boxplots del análisis univariado por variable morfométrica craneal entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú.

Según el análisis multivariado entre grupos geográficos (**Figura 18**) se observa una tendencia de separación entre los grupos Costa centro-Costa norte y Selva norte-Selva sur mientras que el Sierra/BM se encuentra disperso entre los grupos (**Figura 18**). Los dos primeros componentes principales acumulan en total un 66.48% de variación. De este total, el CP1 acumula el 54.48% de la variación en tamaño y el CP2 acumula el 12% de la variación en forma.

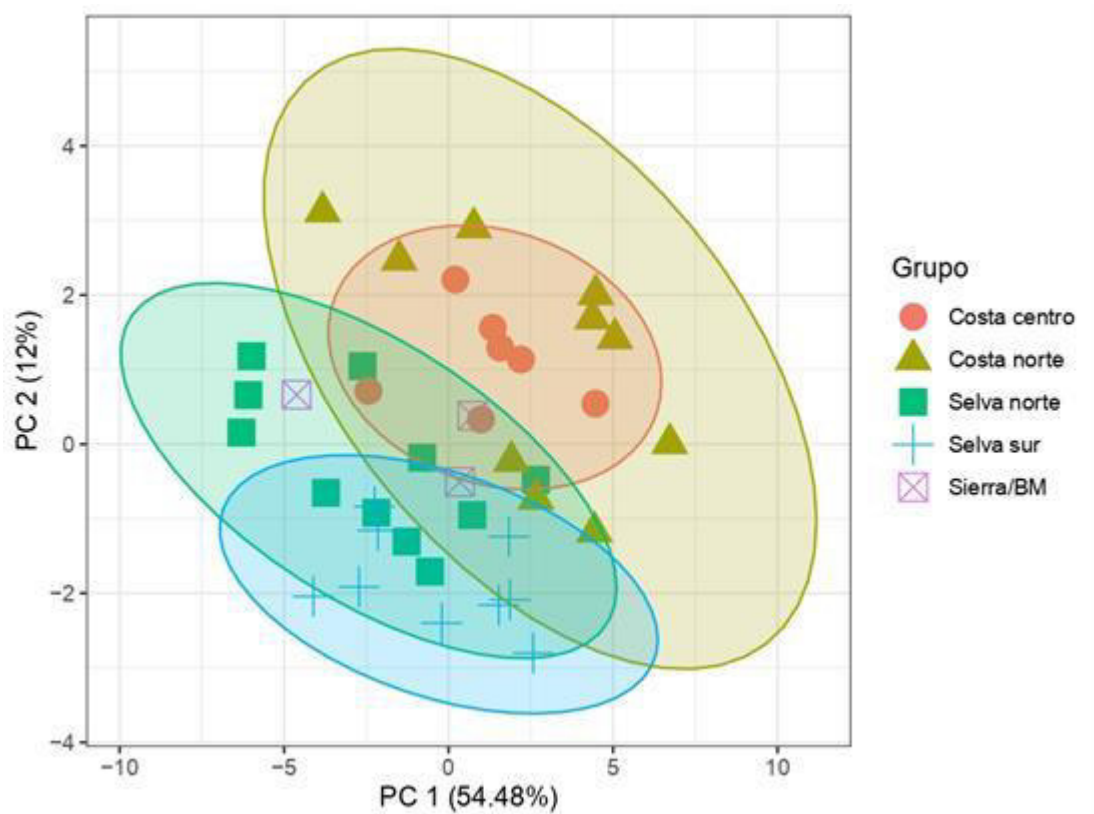


Figura 18. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por componentes principales (PCA) de variables morfométricas craneales entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú.

Mediante un análisis de factores discriminantes (**Figura 19**), se visualiza una separación entre los grupos Costa norte - Costa centro y Selva norte - Selva sur donde las dos primeras funciones acumulan el 87.52% de la variación explicando el 68.43% (DF 1) de la

variación en tamaño y el 18.09% (DF 2) de la variación en forma de las muestras, respectivamente.

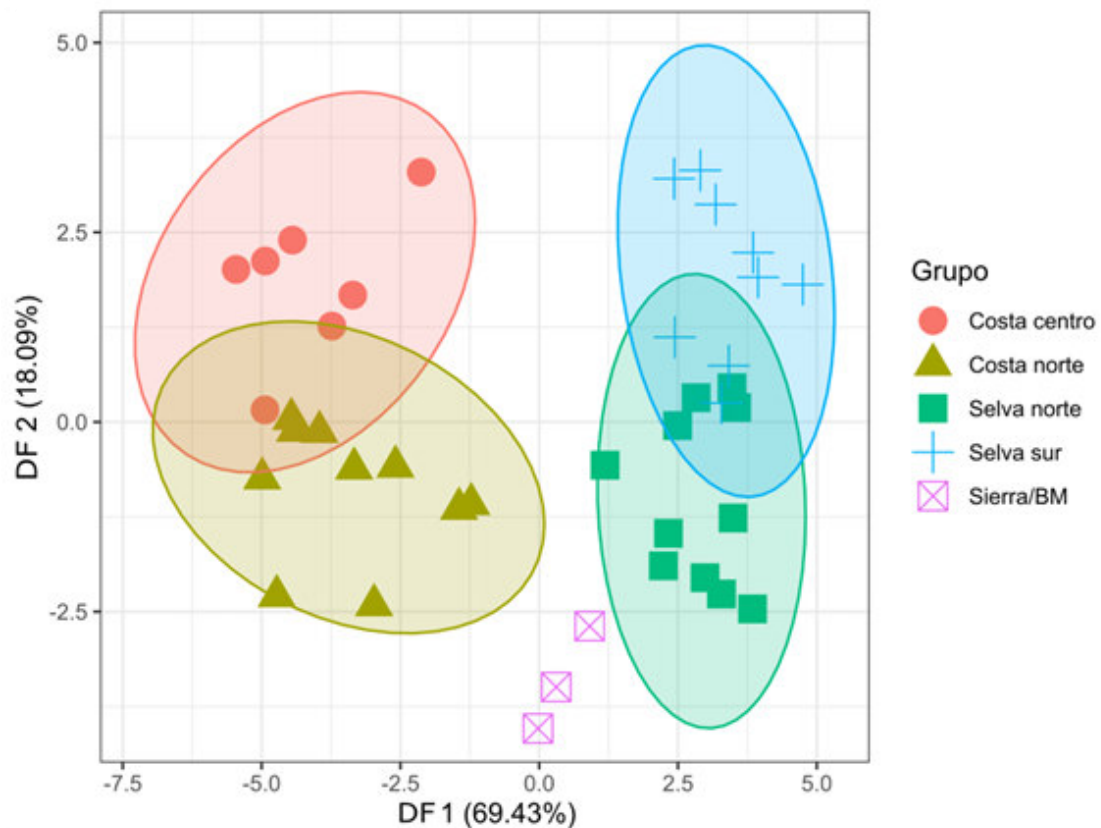


Figura 19. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por Factor Discriminante (DFA) de variables morfométricas craneales entre grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú.

- **Análisis cuantitativo por fenotipos de coloración**

Variación morfométrica externa y craneal

Según el análisis univariado por variable morfométrica entre grupos por fenotipo (**Figura 20, Anexo 4**), se puede apreciar un quiebre abrupto entre el Fenotipo I con el resto de los fenotipos en las variables: ancho cigomático (ZB), ancho de la caja craneal (BBC), ancho de la bulla (BB), largo del orbital (LO) y ancho del foramen incisivo (BIF). Por otro lado, el Fenotipo II y Fenotipo IV se mantienen juntos y presentan las mismas tendencias en la mayoría de las medidas craneales. Además, el Fenotipo III, que está representado solo

por un individuo muestra una separación notoria con los demás fenotipos en las variables: ancho de la caja craneal (BBC), largo de nasales (LN), ancho del rostro (BR), largo del orbital (LO), altura de la caja craneal (HBC), Ancho del puente palatino en M1 (BBP) y ancho del foramen incisivo (BIF).

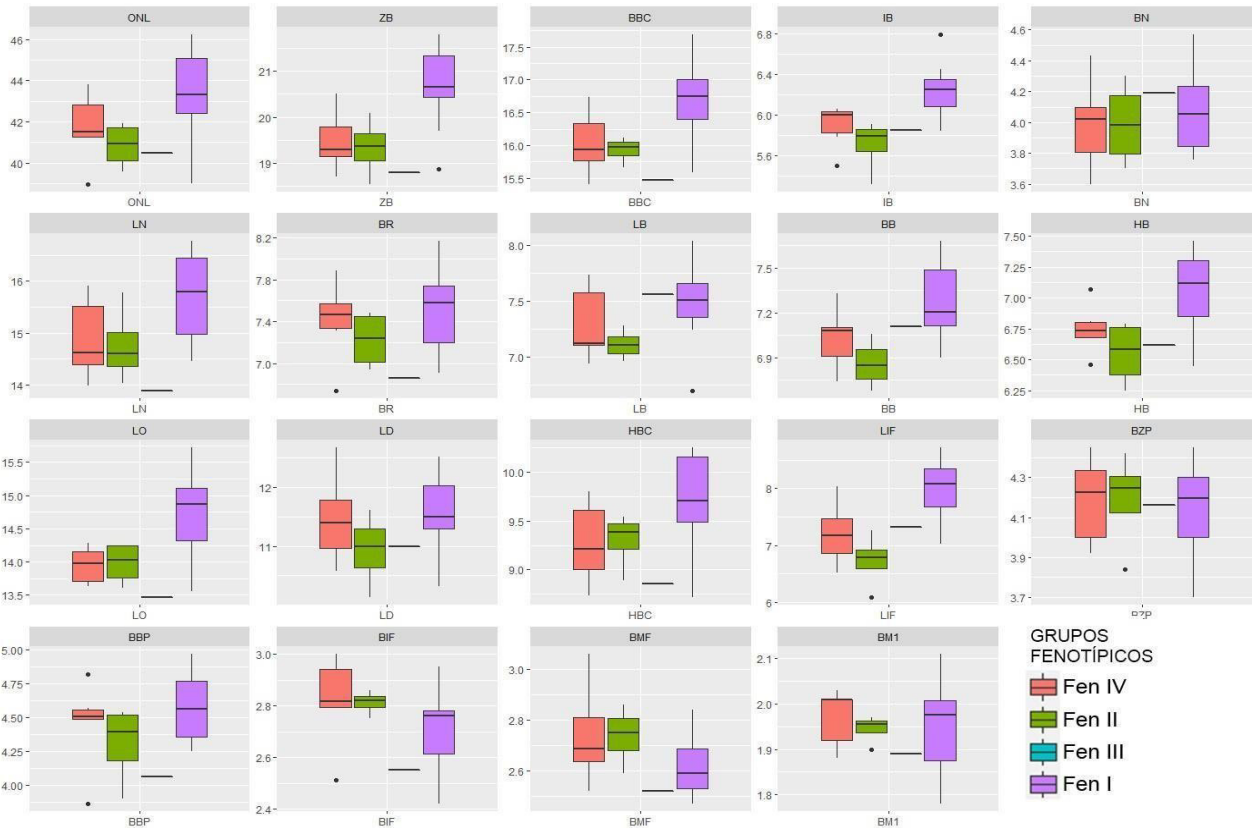


Figura 20. Diagrama de boxplots del análisis univariado análisis univariado por variable morfométrica craneal entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú.

El análisis multivariado por componentes principales (PCA) entre grupos fenotípicos (**Figura 21**), muestra una tendencia de separación del Fenotipo I respecto del resto de los otros tres fenotipos, los cuales muestran mayor solapamiento. Mediante un análisis de factores discriminantes (**Figura 22**), se visualiza una pronunciada separación entre todos los grupos fenotípicos, donde las dos primeras funciones acumulan el 99.43% de la variación explicando el 95.04% (DF 1) de la variación en tamaño y el 4.39% (DF 2) de la variación en forma de las muestras, respectivamente.

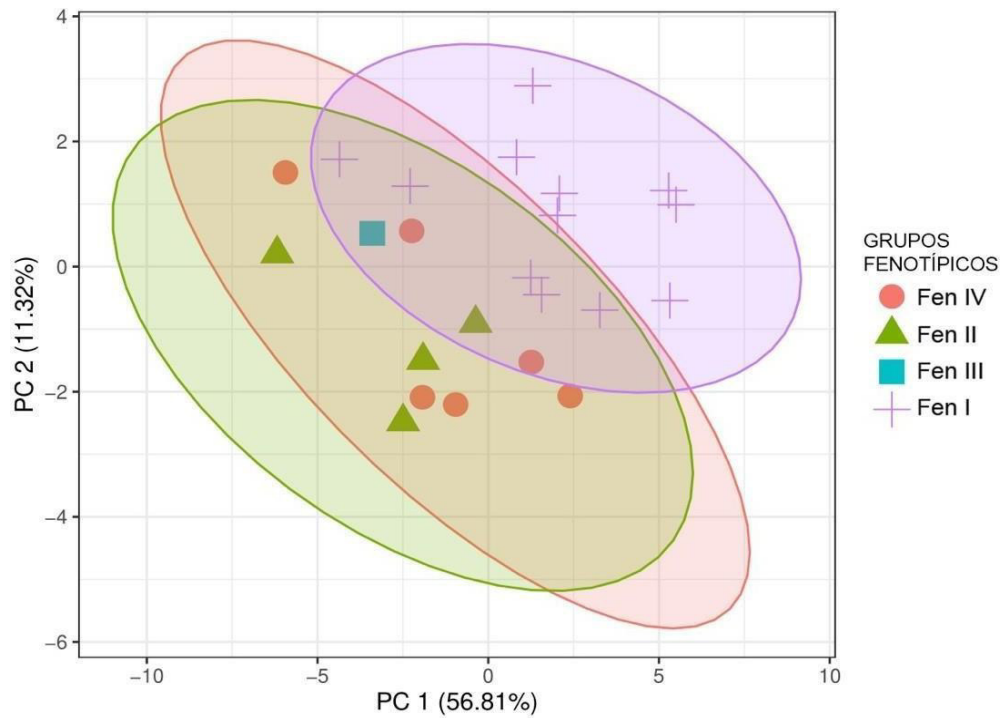


Figura 21. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por componentes principales (PCA) entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú.

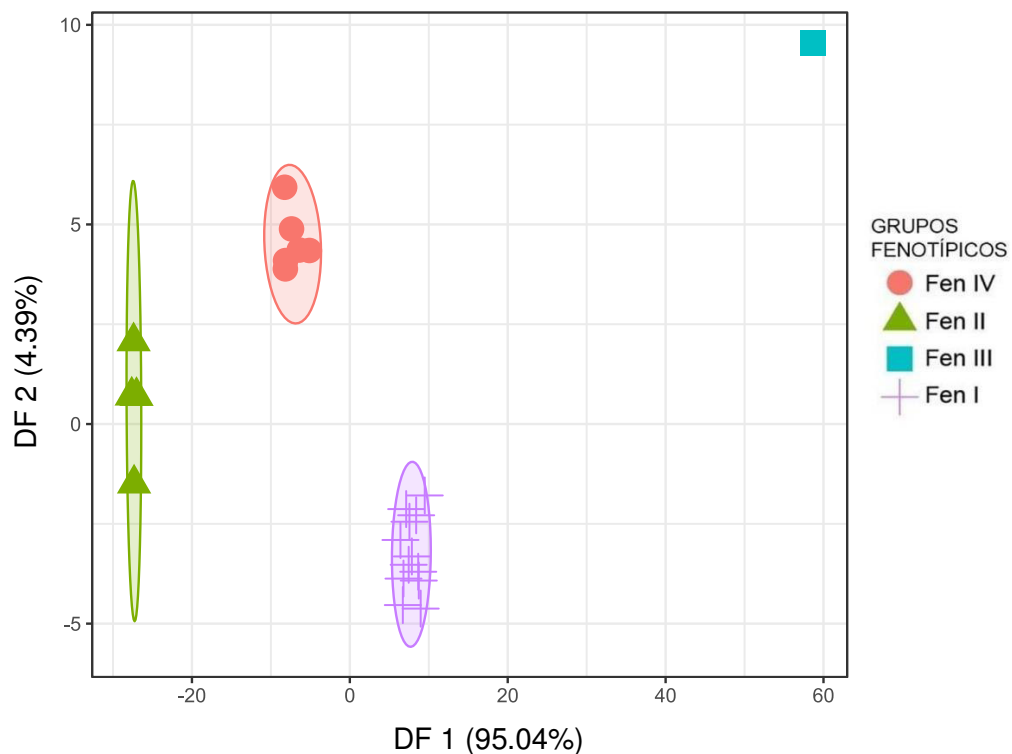


Figura 22. Diagrama de dispersión del análisis multivariado por Factor Discriminante (DFA) de variables morfométricas craneales entre grupos fenotípicos de *Rattus rattus* de Perú.

VI. DISCUSIÓN

El presente estudio expone un primer intento de entender la variabilidad fenotípica de *Rattus rattus* en Perú con un enfoque morfológico y morfométrico. Encontrándose que, la variación fenotípica se relaciona a factores geográficos, siendo el Fenotipo I (dorso marrón y vientre blanco) predominante en los grupos Costa norte y Costa centro mientras los Fenotipos II (Dorso marrón y vientre marrón grisáceo), III (Dorso sepia y vientre marrón grisáceo claro) y IV (Dorso marrón y vientre ligeramente jaspeado) fueron más comunes en Selva norte y Selva sur. Además, la morfometría por grupos geográficos nos indica que los individuos de grupos Costa norte y Costa centro tienden a presentar mayor tamaño en estructuras craneales que los individuos de Selva norte y Selva sur.

Los grupos evaluados no presentaron caracteres morfológicos contundentes para soportar la diferenciación taxonómica entre fenotipos, pero sí presentaron una tendencia en variación morfológica y morfométrica en lo extenso de su distribución, donde los individuos de los grupos geográficos de Selva norte y Selva sur presentan caracteres en promedio más pequeños externa (Tabla 6) y cranealmente (Tabla 7) que los de la Costa norte y Costa centro. Esto estaría en concordancia con la Regla de Bergmann, que propone que los individuos de una especie de vertebrado de sangre caliente que viven en climas más fríos tienden a ser más grandes que los individuos de la misma especie pero que viven en climas más cálidos (Watt et al. 2009).

Además, se observa una tendencia en variación fenotípica (Tabla 5, Figura 4), donde los individuos de la Costa norte y Costa centro, son de pelaje ventral más claro (Fenotipo I) que en Selva norte y Selva sur, donde el pelaje ventral va de jaspeado a más oscuro (Fenotipos II, III y IV); siguiendo la Regla de Gogler, que propone que, individuos de una especie o especies de un taxón suelen presentar pelaje de coloración más oscura en lugares más lluviosos que en zonas poco o nada lluviosas (Lai et al. 2008, Cerezer et al. 2020).

En mamíferos, esta Regla de Gogler ha sido evaluada para los patrones de coloración faciales y dorsales en marsupiales americanos (Cerezer et al. 2020) y en la superficie

dorsal y ventral de los ratones domésticos *Mus musculus* de diferentes áreas de Asia (Lai et al. 2008). Se ha intentado dar varias razones para explicar este fenómeno, tales como que sea una respuesta a la selección para resistir la degradación bacteriana (Burt & Ichida 2004) o una forma de aposematismo con función protectora de antidepredación (Lai et al. 2008).

Por otro lado, el grupo geográfico Sierra-Bosque Montano presenta los Fenotipos I y III, por lo que se le consideraría como una zona de transición.

La comparación por grupos geográficos, en donde hubo mayor cantidad de muestras, nos deja ver claramente el panorama de lo que sucede con *Rattus rattus* en el Perú.

Sobre la morfología y morfometría respecto de grupos geográficos, existe una relación entre dos caracteres externos y un carácter craneal según el p-valor resultante del Test de Chi cuadrado, además de tres principales medidas craneales en análisis univariados y el análisis multivariado, que nos dan a entender que la variación está relacionada a la geografía. Sin embargo, se sugiere que sean tendencias que no son lo suficientemente contundentes como para establecer alguna separación taxonómica entre grupos geográficos de *Rattus rattus*.

Por otro lado, los resultados de la comparación por grupos fenotípicos apoyan a los resultados de la comparación por grupos geográficos, ya que son los mismos caracteres (almohadillas plantares, hipotenar y longitud de foramen incisivo) que se relacionan con el Fenotipo I y este, se distribuye principalmente en Costa norte y Costa centro.

El Fenotipo I definido aquí como de dorso marrón y vientre blanco, es un fenotipo de gran contraste en coloración dorsoventral y encaja con una de las dos variaciones descritas por Agrawal (2000) que es de dorso marrón – vientre blanco y con una de las tres variantes que mencionan Teta y Jayat (2021) que es de dorso gris perla – vientre blanco puro, teniendo en cuenta que en general la coloración dorsal de *Rattus rattus* puede tener diferentes intensidades de marrón (marrón oscuro, grisáceo o rojizo).

Este fenotipo, predominante en los grupos Costa norte y Costa centro y presente en menor proporción en los grupos Sierra-Bosque Montano y Selva-Norte, se ha encontrado predominante en otras regiones costeras o cercanas a la costa alrededor del mundo como: Sicilia (Cabrera 1914), Hawaii (Tomich & Kami 1966), Turquía (Yigit et al. 1998, 2008) y Egipto (Azzam et al. 2016, Abd El-Aleem et al. 2021).

A lo largo de la historia, tres formas basadas en coloración dorsoventral han sido reconocidas globalmente como subespecies comensales de *Rattus rattus*: *R. rattus rattus* (Linnaeus, 1758) de dorso gris oscuro y vientre gris claro, *R. rattus alexandrinus* (Geoffroy, 1803) de dorso gris leonado y vientre gris pardo claro y *R. rattus frugivorus* (Rafinesque, 1814) de dorso gris perla o café y vientre blanco puro (Schwarz & Schwarz, 1965, Patton et al. 1975, Coto 2007).

El Fenotipo I, que posee un contraste definido de coloración dorsoventral se asemeja a la descripción de *Rattus rattus frugivorus*, denominada la rata de vientre blanco, cuya localidad tipo es Sicilia, Italia (Cabrera 1914, Schwarz & Schwarz 1965), región netamente costera. Por el contrario, los Fenotipos II, III y IV no encajan con alguna descripción de subespecies de *Rattus rattus* arriba descritas. Así mismo, se sabe que la rata más común encontrada en los barcos de alta mar es *R. rattus frugivorus* (Schwarz & Schwarz, 1965) a diferencia de las otras dos subespecies.

Por consiguiente, en base a la descripción de la coloración de *Rattus rattus* de otras zonas costeras alrededor del mundo y su predominancia en la Costa del Perú (grupos geográficos Costa norte y Costa centro), se sugiere que, *Rattus rattus frugivorus* sea la subespecie que ha estado siendo introducida a la costa de Perú desde hace aproximadamente 500 años con la invasión de los españoles y las subsiguientes oleadas (Pennant 1781, Cossíos 2010, U. Pardiñas com. pers. 2019).

Esta subespecie, descrita aquí como Fenotipo I, se sugiere habría sido accidentalmente

introducida con el ingreso de las personas en diferentes medios de transporte hacia el interior del país y una vez establecidas en zonas rurales, su fenotipo y tamaño se modificaron para adaptarse a su nuevo ambiente. Sin embargo, ese tiempo transcurrido desde su traslado, colonización y establecimiento en las diferentes regiones de Perú (desde hace 500 años), no es suficiente para que transcurran cambios evolutivos que originen otros taxones (Aplin et al. 2011, V. Pacheco 2023, com. pers).

Así mismo, basándonos en que Patton y Conroy (2017) indican que las subespecies son unidades que muestran una fuerte concordancia entre conjuntos de caracteres estructurados geográficamente, los cuales podrían basarse en la predominancia de frecuencias de ciertos caracteres, no podemos decir que los otros fenotipos o los otros grupos geográficos establecidos se traten de taxones distintos a la propuesta de *R. rattus frugivorus*.

Dado que las ratas se movilizan con los pobladores constantemente, existe la probabilidad de transportarlas accidentalmente entre ciudades al interior del país, por lo que, en algún momento, los diferentes Fenotipos podrían ser encontrados aleatoriamente sin la tendencia geográfica planteada.

Debido a su dispersión entre puertos y su gran variabilidad fenotípica, el nombre común de ‘rata negra’ no debería ser usado y se sugiere mantener el nombre común de ‘rata de barco’ tal como acuñaron Aplin et al. (2011) al clado de *Rattus rattus* de origen europeo que se dispersaron en embarcaciones hacia América (Linaje I).

Aunque las muestras sudamericanas que Aplin et al. (2011) incluyeron para sus análisis mitogenómicos solo fueron de Brasil, Guyana y Venezuela, por distribución geográfica e histórica, los ejemplares de *Rattus rattus* del Perú también corresponderían al linaje de las “ratas de barco” o RrC – LI, sin embargo, queda pendiente una revisión molecular de las muestras peruanas. Aplin et al. (2011), sin mencionar subespecies, resalta que las ratas de este linaje presentan gran variabilidad en patrones de coloración dorsoventral,

así como variabilidad en caracteres craneales (Aplin et al. 2011).

Así como lo recomendado por dichos autores, es necesario utilizar herramientas moleculares como el análisis de polimorfismos de una sola base (SNPs) y de secuencias de mitogenomas a partir de especímenes de *Rattus rattus* de Perú y América del Sur en general, de origen contemporáneo y arqueológico. De esta manera, se podrá dilucidar sus rutas de dispersión (Lord et al. 2020) así como las bases genéticas de su variabilidad fenotípica, morfológica y morfométrica que le permiten gran adaptabilidad a distintos ambientes.

Conociendo las tendencias de la variabilidad fenotípica de *Rattus rattus* en Perú, se abre un campo en el que se pueden estudiar los factores que intervienen en esta variación del fenotipo de coloración, lo cual, seguramente será importante para entender la ecología y la adaptación de esta especie a los diferentes ambientes que presenta Perú.

Así también, se puede estudiar los patógenos y vectores asociados a las poblaciones de ratas de zonas más frías y/o menos lluviosas como de zonas más cálidas y/o más lluviosas, lo cual, dependiendo su cercanía con la población humana, significan diferentes tipos de riesgo zoonótico.

En general, conocer sobre la distribución actualizada de *Rattus rattus* en Perú, nos da una alerta de las zonas que son propensas a tener proliferación de estos roedores, significando una amenaza a la fauna silvestre de sitios importantes como las Áreas naturales protegidas y sus zonas de amortiguamiento. De esta forma se podría promover campañas de saneamiento al mismo tiempo que se obtiene material para futuras investigaciones.

VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- **Conclusiones**

- Mediante dos criterios de agrupamiento, se establecieron cinco grupos geográficos y cuatro grupos fenotípicos. No se encontró dimorfismo sexual ni

ontogenético dentro de cada uno de los fenotipos.

- Los grupos morfológicos evaluados no presentaron caracteres morfológicos contundentes para soportar la diferenciación taxonómica a nivel subespecífico entre fenotipos ni grupos geográficos, pero sí presentaron una tendencia en variación morfológica y morfométrica donde los individuos de los grupos geográficos de Selva norte y Selva sur son en promedio más pequeños en caracteres externos y craneales que los de Costa norte y Costa centro, apoyando a la regla de Bergmann. Así mismo, se observa una tendencia en variación fenotípica, donde los individuos de la Costa norte y Costa centro, son en general más claros que los de Selva norte y Selva sur, lo cual sigue a la Regla de Gogler.
- Debido a que el Fenotipo I se asemeja a la descripción de la subespecie *Rattus rattus frugivorus* y predomina en las regiones costeras por donde suelen tener la entrada al país, se sugiere que sea el fenotipo de las ratas que han sido introducidas a través del tiempo por la costa de Perú desde la invasión española y que, posterior a su dispersión por el humano hacia el interior del país, esta especie ha modificado su fenotipo y dimensiones para adaptarse a su entorno.

- **Recomendaciones**

- La coloración del pelaje de *Rattus rattus* podrían evaluarse de forma más exhaustiva mediante el método de RGB y así soportar con más evidencia y de manera más completa la Regla de Gogler.
- Mantener el nombre común de *Rattus rattus* como “rata de barco” y no “rata negra”.
- Realizar colectas de la especie en las regiones de Junín, La Libertad, Huancavelica, Ayacucho, Apurímac, Ucayali, Tumbes, Pasco, Moquegua, Tacna, Puno que tuvieron pocos o ningún espécimen y sobre todo en áreas naturales protegidas y en sus zonas de amortiguamiento. De esta manera se puede obtener

material para futuras investigaciones y a la vez realizar campañas de control sanitario.

- Evaluar la variabilidad genética de la especie *Rattus rattus* en Perú mediante herramientas moleculares como análisis de polimorfismos de una sola base (SNPs) y análisis mitogenómicos, para poder determinar diferencias entre fenotipos y/o encontrar rutas de dispersión de la especie en el territorio.

BIBLIOGRAFÍA

- Abd El-Aleem SS, Baghdadi S, Abo-Elmaged TM. 2021. Endoparasites of Dominant *Rattus rattus frugivorus* (Rafinesque, 1814) in Sohag Area, Egypt. Egyptian Academic Journal of Biological Sciences, B. Zoology 13(2): 89-93.
- Adhikari P, Han SH, Kim YK, Kim TW, Thapa TB, Subedi N, Kunwar A, Banjade M, Oh HS. 2018. New record of the Oriental house rat, *Rattus tanezumi*, in Nepal inferred from mitochondrial Cytochrome B gene sequences. Mitochondrial DNA Part B: 3(1): 386-390. <https://doi.org/10.1080/23802359.2018.1436991>
- Agrawal VC. 2000. Taxonomic studies on Indian muridae and hystricidae (Mammalia: Rodentia). Zoological Survey of India.
- Aplin KP, Suzuki H, Chinen AA, Chesser RT, Ten Have J, Donnellan SC, Austin J, Frost A, Gonzalez JP, Herbreteau V, et al. 2011. Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. PloS one 6(11):e26357. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026357>
- Azzam K.M., El-Abd N.M., Abd El-Hady E.A. 2016. Survey of endoparasites of different rodent species in Egypt. Egyptian Journal of Biological Pest Control 26(4): 815-820.
- Brito J, Vaca-Puente S, Koch C, Tinoco N. 2021. Discovery of the first Amazonian *Thomasomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): a new species from the remote Cordilleras del Cóndor and Kutukú in Ecuador. Journal of Mammalogy 102: 615 – 635. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa183>

- Burgin CJ. 2017. Roof Rat *Rattus rattus*. In: Wilson DE, Lacher TE, Mittermeier RA, eds. 2017. Handbook of Mammals of the World. Vol.7. Rodents II. Lynx Edicions Barcelona, España. Pp. 830-831.
- Burt Jr, EH & Ichida JM. 2004. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor* 106(3): 681-686.
- Cabrera Á. 1914. Fauna ibérica: mamíferos (Vol. 1). Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Caslick JW. 1956. Color phases of the roof rat, *Rattus rattus*. *Journal of Mammalogy* 37(2): 255-257. <https://www.jstor.org/stable/1376686>
- Cavagna P, Stone G, Stanyon R. 2002. Black rat (*Rattus rattus*) genomic variability characterized by chromosome painting. *Mammalian Genome* 13(3): 157-163. <https://doi.org/10.1007/BF02684021>
- Cerezer FO, Ribeiro JR, Graipel M & Cáceres NC. 2020. The dark side of coloration: Ecogeographical evidence supports Gloger's rule in American marsupials. *Evolution* 74(9): 2046-2058.
- Chaimanee Y & Jaeger JJ. 2001. Evolution of *Rattus* (Mammalia, Rodentia) during the plio-pleistocene in Thailand. *Historical Biology* 15(1-2): 181-191. <https://doi.org/10.1080/10292380109380590>
- Cossíos ED. 2010. Vertebrados naturalizados en el Perú: historia y estado del conocimiento. *Revista Peruana de Biología* 17(2): 179-189. http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1727-99332010000200007&lng=es&tlng=es
- Coto H. 2007. Actualización en biología y control de ratas sinantrópicas. Buenos Aires, Gestalt Group.
- Coto H. 2015. Sección I. Biología y Bionomía de Roedores Sinantrópicos. En: Protocolos para la vigilancia y control de roedores sinantrópicos - Organización Panamericana de la Salud. Pp: 8-13. https://iris.paho.org/bitstream/handle/10665.2/50507/protocolosvigilancia_spa.p

df?sequence=1&isAllowed=y

- Davis BL, Baker RJ. 1971. Chromosome morphology of north American *Rattus rattus* (L.) (Muridae). *Cytologia* 36(3): 417-420. <https://doi.org/10.1508/cytologia.36.417>
- Denys C, Taylor PJ, Aplin KP. 2017. Family Muridae (True mice and rats, gerbils and relatives). In: Wilson DE, Lacher TE, Mittermeier RA, eds. 2017. Handbook of Mammals of the World. Vol.7. Rodents II. Lynx Edicions Barcelona, España. Pp. 536-598.
- De l'Isle A. 1865. De rexistence d'une race nègre chez le rat, ou de l'identité spécifique du *Mus rattus* et du *Mus alexandrinus*. *Annales Des Sciences Naturelles V, Zoologie et Palieontologie* 4: 173-222.
- Dhaliwal SS. 1962. Studies on body measurements and skeletal variations of two taxa of *Rattus rattus* in Malaya. *Journal of Mammalogy* 43(2): 249-261. <https://doi.org/10.2307/1377096>
- Ellerman JR. 1941. The Families and Genera of Living Rodents. With a List of Named Forms (1758-1936) by Hayman RW& Holt GWC. Volume I. Rodents other than Muridae.
- Field A. 2009. Discovering statistics using SPSS. Los Angeles, London, New Delhi, Singapore y Washington DC: Sage Publications. 816 p.
- Feldman HW. 1926. Unit character inheritance of color in the black rat, *Mus rattus* L. *Genetics* 11(5): 456.
- Graham-Angeles L, Pacheco V. 2023 (in prep). Identificación y distribución de los múridos: *Rattus rattus* Linnaeus y *Rattus norvegicus* (Berkenhout) (Rodentia: Muridae) en el Perú. *Revista Peruana de Biología*.
- Hemamali PPC, Boyagoda SH. 2020. Historic black rat invasions into Sri Lanka lead to hybridization forming two sub-lineages in the *Rattus rattus* species complex. *Ceylon Journal of Science* 49: 433. <http://doi.org/10.4038/cjs.v49i4.7823>
- Lai YC, Shiroishi T, Moriwaki K., Motokawa, M & Yu HT. 2008. Variation of coat color in house mice throughout Asia. *Journal of Zoology* 274(3): 270-276.

- Loong SK, Johari J, Che Mat Seri NAA, AbdulRazak O, Douadi B, Ahmad Nasrah SN, Mohd Zain SN, AbuBakar S. 2016. Research Note Isolation and Identification of an Emerging Pathogen, *Kocuria marina*, from *Rattus rattus diardii*. *Tropical Biomedicine* 33(3): 589-593. <https://msptm.org/files/Vol33No3/589-593-Loong- SK.pdf>
- Lord E., Collins C., deFrance S., LeFebvre M.J., Pigière F., et al. 2020. Ancient DNA of guinea pigs (*Cavia* spp.) indicates a probable new center of domestication and pathways of global distribution. *Scientific reports* 10(1): 8901.
- Masoia E. 1967. El estado sistemático, distribución geográfica y datos etoecológicos de algunos mamíferos neotropicales (Marsupialia y Rodentia) con la descripción de *Cabreramys*, género nuevo (Cricetidae). *Acta Zoológica Lilloana* 23: 407-430.
- Musser GG. 1970. Species-limits of *Rattus brahma*, a murid rodent of northeastern India and northern Burma. *American Museum Novitates* 2406: 1-27.
- Musser GG. 1971. Results of the Archbold
- Musser GG. 1973. Species-limits of *Rattus cremoriventer* and *Rattus langbianis*, murid rodents of Southeast Asia and the Greater Sunda Islands. *American Museum novitates*; no. 2525.
- Musser GG, Heaney LR. 1985. Philippine *Rattus*: a new species from the Sulu Archipelago. *American Museum novitates*; no. 2818.
- Musser GG, Carleton MD. 2005. Superfamily Muroidea. 894–1531. *Mammal Species of the World*, 2, 2141.
- NIH - National Human Genome Research Institute. 2023. Glossary of Genomic and Genetic Terms - Phenotype. <https://www.genome.gov/genetics-glossary/Phenotype>
- Pacheco V, Rengifo E, Vivas D. 2014. A new species of Leaf-eared Mouse, genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Cricetidae) from northern Peru. *Therya* 5(2): 481-508. <https://doi.org/10.12933/therya-14-185>
- Patton JL, Yang SY, Myers P. 1975. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos Archipelago, Ecuador. *Systematic Zoology* 24: 296-310. <https://doi.org/10.1093/sysbio/24.3.296>

- Patton J.L., Conroy C.J. 2017. The conundrum of subspecies: morphological diversity among desert populations of the California vole (*Microtus californicus*, Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 98(4): 1010-1026.
- Pennant T. 1781. History of quadrupeds. B White. London.
- Prado J. 2012. Revisão taxonômica de *Aegialomys* (Weksler, Percequillo & Voss, 2006) (Cricetidae: Sigmodontinae) (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo). <https://doi.org/10.11606/D.91.2012.tde-26102012-164746>
- Prado J, Percequillo A. 2011 Ontogenetic and Sexual Variation in cranial characters of *Aegialomys xanthaeolus* (Thomas, 1894) (Cricetidae: Sigmodontinae) from Ecuador and Peru. *Papéis Avulsos de Zoologia* 51(9): 155-177. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492011000900001>
- Ripley B, Venables B, Bates DM, Hornik K, Gebhardt A, Firth D & Ripley MB. 2013. Package 'mass'. *Cran r* 538: 113-120. RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>
- Ruiz RM, Bastiani CE, De Biasio MB, Alegre EA, Ramírez NN. 2015. Detección de *Leishmania* sp. en *Rattus rattus* de la ciudad de Corrientes, Argentina. *Archivos de medicina veterinaria* 47(3): 401-407. <http://dx.doi.org/10.4067/S0301-732X2015000300020>
- Smithe FB. 1975. Naturalist's Color Guide: American Museum of Natural History. New York, swatches, 30.
- Schwarz E., Schwarz H.K. 1965. A monograph of the *Rattus rattus* Group. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas.
- Tantaleán M, Sánchez L, Gómez L, Huiza A. 2005. Acantocéfalos del Perú. *Revista peruana de biología* 12(1): 83-92. <https://doi.org/10.15381/rpb.v12i1.2361>
- Teta P., Jayat J.P. 2021. Identification keys to murid rodents of Argentina. *Therya* 12(3):501-526.
- Tomich PQ, Kami HT. 1966. Coat color inheritance of the roof rat in Hawaii. *Journal of Mammalogy* 47(3): 423-431. <https://doi.org/10.2307/1377683>

- Uturunco AC & Pacheco V. 2016. Redescripción de *Eremoryzomys polius* (Rodentia: Cricetidae) y descripción de una nueva especie del género *Eremoryzomys*. *Mastozoología neotropical* 23(2): 483-503.
<http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0327-93832016000200020&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0327-9383.
- Vogt G. 2020. Disentangling the environmentally induced and stochastic developmental components of phenotypic variation. In *Phenotypic Switching*: 207-251. Academic Press.
- Watt C, Mitchell S., Salewski V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster?. *Oikos* 119(1): 89-100.
- Yiğit N, Çolak E, Sözen M, Özkurt Ş. 1998. The taxonomy and karyology of *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) and *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: muridae) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 22(3): 203-212.
<https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol22/iss3/6>
- Yu HT, Lin YS. 1999. Age, reproduction, and demography of the spiny rat (Muridae: *Niviventer coxingi*) in subtropical central Taiwan. *Zoological Studies* 38 (2): 153-163.
<https://scholars.lib.ntu.edu.tw/bitstream/123456789/136520/1/06.pdf>

ANEXOS

Anexo 1. Lista de especímenes revisados de *Rattus rattus* en este trabajo.

Departamento: Provincia, Distrito, Localidad, Latitud, Longitud, Altitud (Vouchers).

Amazonas: Bagua, Imaza, Centro Poblado Tupac Amaru II, -5.210760, -78.377100, 390m (MUSM 23164); Centro Poblado Tupac Amaru II, -5.210760, -78.377100, 390m (MUSM 23165); Bagua, Imaza, Imacita, Comunidad Aguaruna Yamayakat, -5.013510, -78.341400, 323m (MUSM 12058); **Ancash:** Huaylas, Yuracmarca, Quitaracsa, -8.775570, -77.745310, 3255 m (MUSM 41138); Santa, Chimbote y Nuevo Chimbote, Humedal Villa María 1, -9.106829, -78.548284, 17m (AAT 090); Humedal Villa María 2, -9.107988, -78.548794, 13m (AAT 095); Humedal Villa María 3, -9.110091, -

78.548035, 6m (AAT 094); **Apurímac:** Abancay, Curahuasi, Cconoc 1, -13.54250, -72.63400, 1842m (MUSM 20251-20254); Cconoc 2, -13.54280, -72.63580, 1819m (MUSM 20249, 20250); **Arequipa:** Arequipa, Tiabaya, -16.45007, -71.59312, 2100m (MUSM 8381); **Ayacucho:** Huamanga, Acocro, Acocro, -13.27361, -74.05372, 3524m (MUSM 26511); **Cuzco:** La Convención, Echarate, Camisea, Planta de gas Las Malvinas, -11.83626, -72.94991, 390m (MUSM 54756); Urubamba, Huilloc, -13.29460, -72.11210, 3532m (MUSM 22061); **Huancavelica:** Tayacaja, Surcubamba, Campamento Limonal, -12.23325, -74.69418, 1549m (MUSM 44714); **Huánuco:** Huánuco, Quichki, Huancapallac, -9.901667, -76.441112, 2500m (MUSM 1333); Leoncio Prado, Rupa-Rupa, Tingo María, -9.295030, -75.99690, 649m (MUSM 5372); **Ica:** Pisco, Humay, Cerca al Poblado de Bernales, Laguna de Morón, -13.754536, -75.981286, 318m (MUSM 50732); Pisco, San Clemente, Caucato 1, -13.665224, -76.210476, 9m (MUSM 42311); Caucato 2, -13.665928, -76.210702, 12m (MUSM 42312); Pisco, San Clemente, Humedal Caucato, -13.671944, -76.210556, 8m (MUSM 38899-38901); **Junín:** Chanchamayo, Chanchamayo, Valle de Chanchamayo, -11.05, -75.317, 800m (MUSM 2550); **La Libertad:** Santiago de Chuco, Quiruvilca, Quebrada Vira Vira, -7.95594, -78.2027, 4000m (MUSM 41104); **Lambayeque:** Chiclayo, Lagunas, Comunidad Campesina de Lagunas 1, -7.06166, -79.7342, 18m (MUSM 51729); Comunidad Campesina de Lagunas 2, -7.062633, -79.733833, -10m (MUSM 52575, 52577); Comunidad Campesina de Lagunas 3, -7.064583, -79.735200, 1m (MUSM 52576, 52579); Comunidad Campesina de Lagunas 4, -7.06488, -79.735, 20m (MUSM 51727, 51728); **Lima:** Callao, Callao, Aeropuerto Internacional Jorge Chávez, -12.017145, -77.120155, 34m (MUSM 52595); Callao, Callao, Callao, -12.050800, -77.125980, 12m (MUSM 43949); Callao, Ventanilla, 1 Km. N de la desembocadura del Río Chillón, -11.931990, -77.137440, 22m (MUSM 38317, 38318); Huarochirí, San Bartolomé, San Bartolomé, -11.9126, -76.52808, 1750m (MUSM 4735, 2543, 2554); Huaura, Huacho, Albúferas de Medio Mundo, -10.900698, -77.682012, 5m (MUSM 44737, 44739); Lima, Chorrillos, Pantanos de Villa 1, -12.2088, -76.9988, 11m (MUSM

43336, 43337, 43353); Lima, Chorrillos, Pantanos de Villa 2, -12.209835, -76.990841, 2m (MUSM 44676); Lima, Rímac, Av. Francisco Pizarro, Mercado El Rosario, - 12.034581, -77.031972, 167m (MUSM 37781); Lima, Rímac, Av. La Capilla, Mercado San Carlos, - 12.024875, -77.035592, 154m (MUSM 37782); Lima, Rímac, Calle Ramón Espinoza, Mercado de Flores, -12.036153, -77.033269, 165m (MUSM 37783); Lima, Rímac, Calle Suárez, Mercado de Frutas Sr. Muruhuay, -12.031989, -77.040328, 153m (MUSM 37784); Lima, Rímac, Prolongación Tacna, Mercado La Chira, - 12.033525, -77.029283, 173m (MUSM 37785); Lima, Santiago de Surco, Domicilio, - 12.148, -7.70065, 67m (MUSM 53239); Lima, Villa María del Triunfo, Lomas de Atocongo, Cementos Lima, Qbda. Puquio, -12.167514, -76.920117, 268m (MUSM 15106); Pachacamac, Lomas de Pachacamac, -12.2296, -76.8594, 70m (MUSM 15375); **Loreto:** Datem del Maraón, Morona, Mayuriaga 1, -4.198220, -77.313028, 179m (MUSM 43296); Mayuriaga 2, -4.201806, -77.304583, 162m (MUSM 43293); Mayuriaga 3, -4.202472, -77.302694, 162m (MUSM 43292); Mayuriaga 4, -4.202972, -77.302472, 164m (MUSM 43295); Maynas, Mazán, Nuevo Varaderillo 1, -3.470722, -73.100111, 95m (MUSM 43020, 43026); Nuevo Varaderillo 2, -3.4718611, -73.0986389, 96m (MUSM 43024, 43025); Nuevo Varaderillo 3, -3.473200, -73.099472, 97m (MUSM 43023); Nuevo Varaderillo 4, -3.4763889, -73.101222, 100m (MUSM 43022, 43027, 43019); Nuevo Varaderillo 5, -3.483500, -73.100333, 96m (MUSM 43021); Nuevo Varaderillo 6, -3.885056, -73.356500, 112m (MUSM 43030); Nuevo Varaderillo 7, -3.887417, -73.351940, 119m (MUSM 43036, 43028, 43029, 43031, 43032, 43041); Maynas, San Juan Bautista, Mishana, río Nanay, banco sur, casa 11, -3.87994, -73.4925, 120m (MUSM 34608, 34609); Maynas, Varillal, Varillal 1, -3.88533, -73.3502, 112m (MUSM 43035); Varillal 2, -3.891000, -73.353722, 120m (MUSM 43033); Varillal 3, -3.8910278, -73.353917, 120m (MUSM 43037); **Madre de Dios:** Tahuamanu, Tahuamanu, La Novia 1, -11.867190, -69.141140, 255m (MUSM 43410); La Novia 2, -11.86801, -69.13937, 261m (MUSM 43428); La Novia 3, -11.86839, -69.13853, 265m (MUSM 43427); La Novia 4, -11.868620, -69.137970,

266m (MUSM 43412, 43413); La Novia 5, -11.8687, -69.1381, 265m (MUSM 43409); La Novia 6, -11.8691, -69.1377, 264m (MUSM 43424); La Novia 7, -11.869180, -69.135930, 273m (MUSM 43411, 43421); La Novia 8, -11.87015, -69.13874, 256m (MUSM 43416, 43422); Tambopata, Inambari, Caserío Alto Libertad, -12.89686, -69.95229, 250m (MUSM 36390); Tambopata, Las Piedras, Alegría 1, -12.121740, -69.118610, 259m (MUSM 43395, 43400); Alegría 2, -12.12295, -69.11857, 258m (MUSM 43398); Alegría 3, -12.122970, -69.118200, 260m (MUSM 43404); Alegría 4, -12.123340, -69.119350, 254m (MUSM 43397, 43402); Alegría 5, -12.1237, -69.1178, 260m (MUSM 43392); Alegría 6, -12.1244, -69.123, 262m (MUSM 43396); **Pasco:** Oxapampa, Pozuzo, Delfin, -10.1234, -75.5792, 1300m (MUSM 12151); **Piura:** Huancabamba, Canchaque, Agua Azul, -5.3755, -79.632, 1373m (MUSM 21699); Huancabamba, El Carmen de la Frontera, Minera Majaz, Campamento Alto Parramata, -4.892180, -79.366490, 2771m (MUSM 23451); Paita, San Felipe de Vichayal, Manglar de La Bocana, -4.88885, -81.149411, -5m (MUSM 51742, 52580, 52581, 52583, 52584); Sechura, Sechura, Estuario de Virrilá, a 31.5 Km S de Sechura, -5.829900, -80.853510, 11m (MUSM 20961); **San Martín:** Moyobamba, Rioja, San Fernando, -5.90154167, -77.2723361, 826m (MUSM 39994, 39995); Tahuantinsuyo, -5.92506667, -77.2907056, 850m (MUSM 39993); Moyobamba, Soritor, Caserío Jorge Chávez 1, -6.174799, -77.033554, 1254m (MUSM 47983); Caserío Jorge Chávez 2, -6.176539, -77.032639, 1266m (MUSM 47984); Moyobamba, Soritor, Caserío Santa Rosa, -6.194894, -77.085609, 1075m (MUSM 47986); Rioja, Rioja, -6.06163, -77.1681, 844m (MUSM 5061, 5065); **Tumbes:** Tumbes, Pampa Grande; Las Mercedes; Calle Manco Cápac, -3.576, -80.4496, 10m (MUSM 21667); Tumbes, Zarumilla, Zarumilla, -3.50053, -80.2713, 16m (MUSM 21674); **Ucayali:** Padre Abad, Irazola, Padre Abad, B.N. Von Humboldt, -8.783000, -75.133000, 250m (MUSM 8706, 8707).

Anexo 2. Valores de la prueba Shapiro-Wilks de normalidad de datos ($p < 0.05$). Todos los valores se mostraron estadísticamente no significativos.

Variable	W	Valor de P
ONL	0.976	0.571
ZB	0.972	0.416
BBC	0.975	0.529
IB	0.971	0.387
BN	0.980	0.707
LN	0.957	0.133
BR	0.971	0.397
LB	0.962	0.208
BB	0.979	0.669
HB	0.961	0.186
LO	0.904	0.202
LD	0.983	0.799
HBC	0.976	0.564
LIF	0.978	0.647
BZP	0.958	0.147
BBP	0.981	0.726
BIF	0.974	0.469
BMF	0.974	0.484
BM1	0.979	0.644

Anexo 3. Variables morfométricas externas y craneales por grupos geográficos de *Rattus rattus* de Perú. Promedio \pm Desviación estándar (Mínimo valor - Máximo valor) seguido por el tamaño de la muestra. Medidas en milímetros, peso en gramos y proporción LC/LC-C en porcentajes. **CN:** Costa norte, **CC:** Costa centro, **S-BM:** Sierra-Bosque montano, **SN:** Selva norte y **SS:** Selva sur. Para las abreviaciones de las variables revisar materiales y métodos.

Variable	CN	CC	S-BM	SN	SS
Peso	168.4 \pm 34.9 (96.0 – 210.0) 11	185.4 \pm 29.2 (130.0 – 225.0) 11	145.0 \pm 7.1 (140.0 – 150.0) 2	149.0 \pm 90.4 (86.0 – 360.0) 8	147.7 \pm 19.5 (113.0 – 170.0) 10

Variable	CN	CC	S-BM	SN	SS
LT	402.3 ± 30.1 (350.0 – 452.0) 11	399.0 ± 26.2 (330.0 – 429.0) 13	396.0 ± 12.2 (388.0 – 410.0) 3	390.9 ± 27.6 (341.0 – 430.0) 8	414.9 ± 13.8 (394.0 – 443.0) 10
LC-C	186.4 ± 18.2 (153.0 – 213.0) 11	182.3 ± 15.7 (148.0 – 208.0) 13	176.0 ± 6.6 (170.0 – 183.0) 3	178.6 ± 11.9 (155.0 – 191.5) 8	193.0 ± 9.5 (176.0 – 206.0) 10
LC	215.9 ± 19.4 (176.0 – 239.0) 11	216.7 ± 15.3 (182.0 – 243.0) 13	220.0 ± 15.0 (205.0 – 235.0) 3	212.3 ± 19.4 (186.0 – 242.0) 8	221.9 ± 7.5 (211.0 – 237.0) 10
LP	37.3 ± 2.5 (33.0 – 41.0) 11	37.5 ± 1.9 (35.0 – 41.0) 13	34.3 ± 0.6 (34.0 – 35.0) 3	35.1 ± 2.2 (32.0 – 38.0) 8	28.3 ± 5.5 (24.0 – 39.0) 10
LO	24.3 ± 3.1 (20.0 – 32.0) 11	25.2 ± 1.6 (23.0 – 29.0) 13	24.0 ± 0.9 (23.0 – 24.5) 3	24.2 ± 1.0 (22.5 – 25.0) 8	33.1 ± 4.9 (24.0 – 38.0) 10
LC/LC-C	116.7 ± 14.3 (101.0 – 149.7) 11	119.4 ± 10.0 (106.0 – 135.0) 13	125.2 ± 11.7 (112.0 – 134.3) 3	119.0 ± 9.1 (103.7 – 130.1) 8	115.2 ± 6.2 (107.1 – 123.9) 10
ONL	44.0 ± 1.9 (40.5 – 46.2) 10	43.8 ± 1.3 (41.9 – 45.5) 7	41.0 ± 1.8 (39.0 – 42.2) 3	41.1 ± 1.7 (39.0 – 44.0) 11	42.4 ± 1.4 (40.5 – 44.0) 9
ZB	20.9 ± 0.9 (19.2 – 22.1) 10	20.6 ± 0.6 (19.7 – 21.8) 7	20.1 ± 1.3 (18.9 – 21.5) 3	19.4 ± 0.7 (18.6 – 20.7) 11	19.6 ± 0.7 (18.4 – 20.5) 9
BBC	17.0 ± 0.4 (16.3 – 17.7) 10	16.6 ± 0.5 (15.6 – 17.1) 7	16.1 ± 0.3 (15.8 – 16.3) 3	5.8 ± 0.3 (5.3 – 6.3) 11	15.7 ± 0.3 (15.3 – 16.3) 9
IB	6.3 ± 0.4 (6.0 – 7.2) 10	6.2 ± 0.2 (5.8 – 6.5) 7	6.3 ± 0.4 (6.0 – 6.8) 3	16.2 ± 0.3 (15.8 – 16.7) 11	6.0 ± 0.3 (5.6 – 6.5) 9
BN	4.2 ± 0.5 (3.4 – 4.8) 10	3.9 ± 0.2 (3.8 – 4.2) 7	4.1 ± 0.2 (3.8 – 4.3) 3	4.0 ± 0.3 (3.6 – 4.4) 11	4.3 ± 0.3 (4.0 – 4.8) 9
LN	16.2 ± 0.6 (14.9 – 17.1) 10	15.9 ± 0.7 (14.7 – 16.8) 7	15.5 ± 1.3 (14.5 – 16.9) 3	14.9 ± 1.0 (13.5 – 16.7) 11	15.1 ± 0.9 (13.7 – 16.4) 9
BR	7.7 ± 0.5 (7.1 – 8.5) 10	7.5 ± 0.4 (7.0 – 8.2) 7	7.5 ± 0.6 (6.9 – 8.0) 3	7.3 ± 0.4 (6.7 – 8.1) 11	7.6 ± 0.4 (7.0 – 8.2) 9
LB	7.6 ± 0.5 (7.1 – 8.7) 10	7.5 ± 0.4 (6.7 – 8.0) 7	7.3 ± 0.0 (7.3 – 7.4) 3	7.3 ± 0.4 (6.8 – 7.9) 11	7.4 ± 0.2 (7.1 – 7.7) 9
BB	7.3 ± 0.4 (6.3 – 7.7) 10	7.3 ± 0.2 (7.1 – 7.6) 7	6.9 ± 0.2 (6.8 – 7.1) 3	7.0 ± 0.2 (6.7 – 7.3) 11	7.0 ± 0.1 (6.8 – 7.3) 9
HB	7.1 ± 0.3 (6.7 – 7.5) 10	7.1 ± 0.2 (6.8 – 7.3) 7	6.9 ± 0.4 (6.5 – 7.3) 3	6.7 ± 0.2 (6.4 – 6.9) 11	6.7 ± 0.2 (6.3 – 7.1) 9
LO	15.1 ± 0.8 (13.6 – 15.8) 10	14.7 ± 0.5 (13.9 – 15.1) 7	14.1 ± 0.5 (13.6 – 14.5) 3	14.0 ± 0.3 (13.5 – 14.3) 11	14.0 ± 0.3 (13.6 – 14.5) 9
LD	11.9 ± 0.8 (10.9 – 13.1) 10	11.7 ± 0.4 (11.2 – 12.5) 7	11.2 ± 0.8 (10.3 – 11.9) 3	11.2 ± 0.7 (10.1 – 12.3) 11	11.9 ± 0.6 (11.2 – 12.7) 9

Variable	CN	CC	S-BM	SN	SS
HBC	10.1 ± 0.4 (9.4– 10.8) 10	9.7 ± 0.4 (9.1 –10.3) 7	9.3 ± 0.5 (8.7– 9.8) 3	9.3 ± 0.5 (8.7– 10.3) 11	9.5 ± 0.6 (8.6– 10.3) 9
LIF	8.1 ± 0.5 (7.2 –8.7) 10	8.1 ± 0.2 (7.7 –8.5) 7	7.2 ± 0.2 (7.0– 7.4) 3	6.9 ± 0.5 (6.1– 7.5) 11	7.6 ± 0.4 (7.0– 8.1) 9
BZP	4.2 ± 0.3 (3.8 –4.9) 10	4.1 ± 0.2 (3.7 –4.3) 7	4.2 ± 0.2 (4.0– 4.4) 3	4.2 ± 0.2 (3.8– 4.5) 11	4.3 ± 0.1 (4.2– 4.5) 9
BBP	4.7 ± 0.3 (4.2 –5.1) 10	4.5 ± 0.2 (4.3 –4.9) 7	4.4 ± 0.1 (4.3– 4.5) 3	4.4 ± 0.4 (3.8– 5.1) 11	4.5 ± 0.3 (4.2– 4.9) 9
BIF	2.7 ± 0.3 (2.2 –3.1) 10	2.8 ± 0.1 (2.6 –3.0) 7	2.6 ± 0.2 (2.4– 2.8) 3	2.8 ± 0.2 (2.5– 3.0) 11	3.0 ± 0.2 (2.7– 3.3) 9
BMF	2.6 ± 0.2 (2.4 –3.0) 10	2.7 ± 0.1 (2.5 –2.8) 7	2.3 ± 0.0 (2.5– 2.6) 3	2.6 ± 0.2 (2.3– 2.9) 11	2.7 ± 0.3 (2.3– 3.1) 9
BM1	2.0 ± 0.1 (1.8 –2.1) 10	2.0 ± 0.1 (1.9 –2.1) 7	1.9 ± 0.1 (1.8– 2.0) 3	2.0 ± 0.1 (1.9– 2.1) 11	1.9 ± 0.1 (1.7– 2.0) 9

Anexo 4. Variables morfométricas externas y craneales por fenotipos de coloración de *Rattus rattus* de Perú. Promedio ± Desviación estándar (Mínimo valor - Máximo valor) seguido por el tamaño de la muestra. El fenotipo 3 solo tuvo una muestra. Medidas en milímetros, peso en gramos y proporción LC/LC-C en porcentaje. Para las abreviaciones de las variables revisar materiales y métodos.

Variables	Fenotipo I	Fenotipo II	Fenotipo III	Fenotipo IV
Peso	180.5 ± 27.3 (130.0 – 225.0) 20	184.8 ± 102.9 (102.0 – 360.0) 5	106.0	130.8 ± 28.1 (86.0 – 160.0) 5
LT	396.2 ± 25.5 (330.0 – 429.0) 20	400.6 ± 17.9 (376.0 – 421.0) 5	382.0	404.0 ± 39.3 (341.0 – 443.0) 5
LC–C	181.6 ± 17.0 (148.0 – 209.0) 20	183.9 ± 4.9 (178.0 – 191.5) 5	172.0	185.4 ± 18.6 (155.0 – 206.0) 5
LC	214.6 ± 15.8 (176.0 – 243.0) 20	216.7 ± 17.9 (198.0 – 238.0) 5	210.0	218.6 ± 22.4 (186.0 – 242.0) 5
LP	37.3 ± 2.1 (35.0 – 41.0) 20	33.4 ± 5.3 (25.0 – 39.0) 5	35.0	31.3 ± 6.0 (24.0 – 38.0) 5
LO	25.2 ± 2.3 (21.0 – 32.0) 20	25.9 ± 5.2 (22.5 – 35.0) 5	24.0	29.7 ± 6.9 (24.0 – 38.0) 5
LC/LC–C	119.0 ± 12.9 (101.0 – 149.7) 20	117.9 ± 10.5 (103.7 – 130.1) 5	122.1	118.0 ± 6.6 (112.8 – 128.7) 5

Variables	Fenotipo I	Fenotipo II	Fenotipo III	Fenotipo IV
ONL	43.4 ± 2.0 (39.0 – 46.2) 12	40.8 ± 1.1 (39.6 – 41.9) 4	40.5	41.7 ± 1.7 (39.0 – 43.8) 6
ZB	20.7 ± 0.9 (18.9 – 21.8) 12	19.3 ± 0.6 (18.6 – 20.1) 4	18.8	19.5 ± 0.6 (18.7 – 20.5) 6
BBC	16.7 ± 0.5 (15.6 – 17.7) 12	15.9 ± 0.2 (15.7 – 16.1) 4	15.5	16.0 ± 0.5 (15.4 – 16.7) 6
IB	6.2 ± 0.3 (5.8 – 6.8) 12	5.7 ± 0.3 (5.3 – 5.9) 4	5.9	5.9 ± 0.2 (5.5 – 6.0) 6
BN	4.1 ± 0.3 (3.8 – 4.6) 12	4.0 ± 0.3 (3.7 – 4.3) 4	4.2	4.0 ± 0.3 (3.6 – 4.4) 6
LN	15.7 ± 0.8 (14.5 – 16.8) 12	14.8 ± 0.7 (14.0 – 15.8) 4	13.9	14.9 ± 0.8 (14.0 – 15.9) 6
BR	7.5 ± 0.4 (6.9 – 8.2) 12	7.2 ± 0.3 (6.9 – 7.5) 4	6.9	7.4 ± 0.4 (6.7 – 7.9) 6
LB	7.5 ± 0.3 (6.7 – 8.0) 12	7.1 ± 0.1 (7.0 – 7.3) 4	7.6	7.3 ± 0.3 (6.9 – 7.7) 6
BB	7.3 ± 0.2 (6.9 – 7.7) 12	6.9 ± 0.2 (6.7 – 7.1) 4	7.1	7.0 ± 0.2 (6.7 – 7.3) 6
HB	7.1 ± 0.3 (6.5 – 7.5) 12	6.6 ± 0.3 (6.3 – 6.8) 4	6.6	6.7 ± 0.2 (6.5 – 7.1) 6
LO	14.7 ± 0.7 (13.6 – 15.7) 12	14.0 ± 0.3 (13.6 – 14.3) 4	13.5	13.9 ± 0.3 (13.6 – 14.3) 6
LD	11.6 ± 0.6 (10.3 – 12.5) 12	10.9 ± 0.6 (10.1 – 11.6) 4	11.0	11.5 ± 0.8 (10.6 – 12.7) 6
HBC	9.7 ± 0.5 (8.7 – 10.3) 12	9.3 ± 0.3 (8.9 – 9.5) 4	8.9	9.3 ± 0.4 (8.7 – 9.8) 6
LIF	8.0 ± 0.5 (7.0 – 8.7) 12	6.7 ± 0.5 (6.1 – 7.3) 4	7.3	7.2 ± 0.5 (6.5 – 8.0) 6
BZP	4.1 ± 0.2 (3.7 – 4.5) 12	4.2 ± 0.2 (3.8 – 4.4) 4	4.2	4.2 ± 0.2 (3.9 – 4.5) 6
BBP	4.6 ± 0.2 (4.3 – 5.0) 12	4.3 ± 0.3 (3.9 – 4.5) 4	4.1	4.5 ± 0.3 (3.9 – 4.8) 6
BIF	2.7 ± 0.2 (2.4 – 3.0) 12	2.8 ± 0.0 (2.8 – 2.9) 4	2.6	2.8 ± 0.2 (2.5 – 3.0) 6
BMF	2.6 ± 0.1 (2.5 – 2.8) 12	2.7 ± 0.1 (2.6 – 2.9) 4	2.5	2.7 ± 0.2 (2.5 – 3.1) 6
BM1	2.0 ± 0.1 (1.8 – 2.1) 12	1.9 ± 0.0 (1.9 – 2.0) 4	1.9	2.0 ± 0.1 (1.9 – 2.0) 6

Anexo 5. Vistas dorsales, ventrales y laterales de cráneos de los cuatro fenotipos:

A. Fenotipo I: MUSM 37784



B. **Fenotipo II:** MUSM 43021



C. Fenotipo III: MUSM 43036



D. **Fenotipo IV: MUSM 43397**

