



El Colegio de la Frontera Sur

Caracterización y comparación morfogeométrica en *Heteromys*
(Rodentia: Heteromyidae) de México y Centroamérica

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Ecología y Sistemática

Por:

Juan Carlos Sarmiento Pérez

2017



El Colegio de la Frontera Sur

Viernes, 9 de junio de 2017.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Juan Carlos Sarmiento Pérez

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

Caracterización y comparación morfogeométrica en *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) de México y Centroamérica

para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Nombre

Firma

Director/a Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio

Co-director/a Dra. Silvia F. Hernández Betancourt

Asesor/a Dr. Alfonso A. González Díaz

Sinodal adicional Dr. Eduardo J. Naranjo Piñera

Sinodal adicional Dr. Darío Navarrete Gutiérrez

Sinodal suplente Dra. Miriam Soria Barreto

Agradecimientos

A la Dra. Consuelo Lorenzo, por el apoyo, confianza, jalones de oreja y paciencia que tuvo conmigo para llevar a cabo este trabajo.

A la Dra. Silvia Hernández, por el apoyo y confianza incondicionales que siempre me ha tenido, por alentarme a mejorar como biólogo.

Al Dr. Alfonso Díaz, por sus revisiones y apoyo en la realización de mis análisis, así como sus consejos y constantes observaciones.

A Leyla Pérez, mamá, gracias por creer en mí y apoyarme desde la decisión de elegir realizar la maestría.

A mi familia por su apoyo incondicional, así como en mis estancias en Campeche y Chetumal.

A Roberto Barrientos por sus jalones de oreja, lecciones y apoyo técnico, moral y estadístico.

A José María, Rocío y Álvaro, por su amistad ya de tantos años, tantas pláticas y apoyo en todo momento. A Jean Pierre, Maxime y Simon, por distraerme con sus pésimas clases de francés a distancia.

A Caruca y Angelo, por apoyarme en mi estancia en San Cristóbal, las clases de italiano y por los almuerzos y cenas que incluían grandes pláticas.

A mis compañeros de maestría: Belén, Monse, Xochitl, Caro, Liz, Denisse, Ismael, Ubaldo, Esperanza, Jess, Edgar, Paco, Érica, Steph, Rossana, Alem, Iván, José Daniel, Grecia, Ángel, Alejandra, Ana, Marina y José Luis, gracias por su amistad, somos unos loquillos.

A Eugenia, Cinthia y Pepe, por su apoyo y grandes momentos en el laboratorio.

A Jorge Bolaños por su apoyo en la colección, el laboratorio y por grandes consejos durante mi estancia, pero más por brindarme su amistad.

A Rubén, Jackie, Laura, Marce, Pilar y Mauricio, por su amistad y grandes momentos en mi estancia en San Cristóbal.

A mis sinodales, Dr. Eduardo Naranjo, Dr. Darío Navarrete y Dra. Miriam Soria, por sus observaciones, aportaciones y apoyo en la tesis y el artículo.

Al personal del SIBE-ECOSUR, especialmente a Malena, Paty, Milo y Mario, por su constante disposición y ayuda en la búsqueda de la información.

A Doris Castañeda y Alfredo por su eterna disposición y ayuda con los trámites y papeles.

Al CONACyT, por la beca otorgada para la realización de este trabajo.

Finalmente, me gustaría dedicar esta tesis a dos personas que se adelantaron en el camino de la vida. A Juan Sarmiento, papá, gracias por todas las lecciones, aprendizajes y memorias que me dejaste. A Papá Renán, por aquellas tortas, tés y panuchos para animar el día, pero más por las sonrisas, consejos y ánimos que regalabas a todo el que entraba por la puerta.

Índice

Capítulo I.....	2
Resumen y palabras clave.....	3
Introducción general.....	4
Objetivos e hipótesis.....	13
Capítulo II.....	14
Artículo.....	15
Abstract.....	16
Introduction.....	17
Methods.....	19
Results.....	20
Discussion.....	22
Acknowledgements.....	25
References.....	26
Appendix.....	31
Figures.....	37
Tables.....	42
Capítulo III.....	44
Conclusión.....	45
Capítulo IV.....	47
Literatura citada.....	48

Capítulo I

Resumen

El género tropical, *Heteromys*, agrupa especies con varios cambios taxonómicos y límites interespecíficos aún no esclarecidos, por lo que se comparó la variación intraespecífica e interespecífica de diez especies mediante morfometría geométrica, y se evaluó si los cambios genéticos conocidos para las especies se ven reflejados en la forma craneal. Se digitalizaron tres vistas craneales y una mandibular de 638 ejemplares adultos. Los análisis morfométricos se llevaron a cabo con los paquetes estadísticos IMP (CoordGen y CVAgen) y PAST. Se evaluó la variación sexual y los cambios en forma craneal mediante análisis de varianza, multivariado (MANOVA) y de variables canónicas (CVA). Los cambios craneales se observaron con gradillas de deformación, y con distancias Procrustes se llevó a cabo un análisis cluster para comparar con un árbol filogenético. Solo *H. desmarestianus* y *H. irroratus* presentaron variación sexual. Cada especie posee un morfotipo diferenciado con cambios en el rostro, el arco cigomático, la bóveda craneal, el hueso occipital y el *foramen magnum*, así como en el angular, el cóndilo y el diastema en la mandíbula. La agrupación cluster coincide con algunos clados identificados mediante análisis moleculares. Los ejemplares considerados como candidatos a especie (*Heteromys* sp.), presentaron evidencias morfométricas únicas que lo separan del resto de las especies.

Palabras clave: forma craneal – Centroamérica – *Heteromys* - México – variación morfométrica – Sistemática – ratón espinoso de abazones – cluster.

Introducción

El género *Heteromys* Desmarest, 1817, pertenece a la familia Heteromyidae, exclusiva de América e incluye otros cuatro géneros (*Chaetodipus* Merriam, 1889, *Dipodomys* Gray, 1841, *Microdipodops* Merriam, 1891 y *Perognathus* Wied-Neuwied, 1839; Williams et al., 1993; Patton, 2005; Anderson et al., 2006; Hafner et al., 2007) y 57 especies de ratas canguro, ratas y ratones de abazones. Los ratones espinosos del género *Heteromys* se caracterizan por ser de tamaño medio a grande (180-360 mm) y la presencia de abazones (sacos forrados de piel en las mejillas, cuyo uso es el transporte de alimentos; Fig. 1a). Poseen coloración dorsal gris y ocre con tonos oscuros, espinas rígidas (ausentes en *H. nelsoni* y *H. oresterus*) mezcladas con un pelaje más suave en la parte dorsal posterior y lateral del cuerpo (excepto *H. nelsoni* y *H. oresterus* que poseen únicamente pelaje dorsal suave). El pelaje ventral es de color blanco, el cual se extiende hacia las extremidades posteriores sin cubrir las patas traseras (*H. gaumeri* es la única especie en el cual las patas traseras se encuentran cubiertas por pelaje blanco), mientras que las patas delanteras son del mismo color que la parte lateral del cuerpo (colores gris u ocre con tonos oscuros). Las patas delanteras poseen cuatro dedos y las traseras cinco dedos con seis tubérculos plantares (excepto *H. irroratus* y *H. pictus plantinarenensis*, que poseen cinco; Fig. 1a). La cola es bicolor y de mayor longitud que la cabeza y el cuerpo. Las hembras adultas poseen tres pares de mamas, y los machos adultos sacos escrotales evidentes. La cabeza es larga con ojos y orejas relativamente pequeños. Dentro de los caracteres craneales diagnósticos de las especies del género *Heteromys*, se encuentra una región auditiva plana (no inflada) y la fosa interpterigoidea en forma de "V" (Fig. 1b) en *H. nelsoni*, *H. anomalus*, *H. australis*, *H. catopterus*, *H. oasicus*, *H. teleus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. oresterus*, *H. nubicolens*, *H. desmarestianus* y *H. temporalis*, mientras que *H. adspersus*, *H. salvini*, *H. irroratus*, *H. pictus* y *H. spectabilis*, tiene forma de "U" (Fig. 1c; Goldman, 1911; Hall, 1981; Williams et al., 1993; Reid, 2009).

El género *Heteromys* posee una importancia ecológica como dispersor de semillas, así como un papel en la determinación de las comunidades vegetales en recuperación (Smythe, 1986; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, 1998; Dirzo y Mendoza, 2007). También se ha

comprobado que el género *Heteromys* posee un aprovechamiento histórico por parte de las comunidades del sur de México y representa un posible recurso económico aprovechable, el cual ha sido menospreciado en épocas posteriores a la conquista (Naranjo-Piñera, Lorenzo-Monterrubio y Horváth, 2005; Corona-M y Enríquez-Vázquez, 2012).

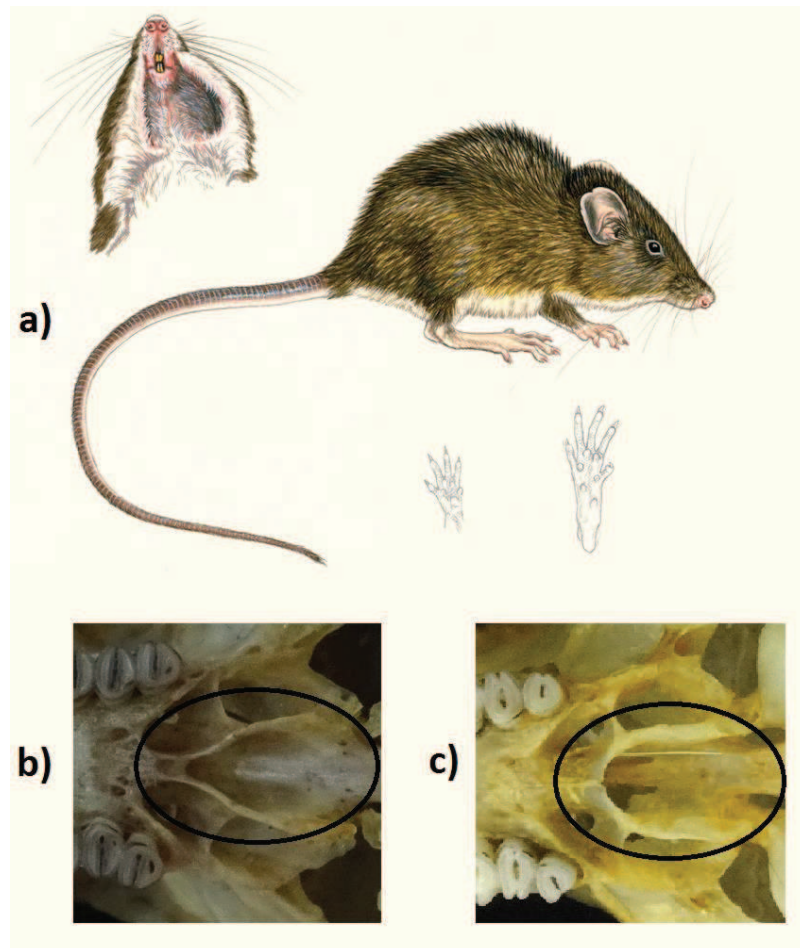


Fig. 1. a) Ilustración de un ejemplar del género *Heteromys*, se muestran los abazones en las mejillas y los tubérculos plantares en las patas traseras; b) foto de la forma de la fosa interpterygoidea en forma de V en *H. nelsoni*, *H. anomalus*, *H. australis*, *H. catopterus*, *H. oasicus*, *H. teleus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. oresterus*, *H. nubicolens*, *H. desmarestianus* y *H. temporalis*; c) foto de la forma de la fosa interpterygoidea en forma de U en *H. adpersus*, *H. salvini*, *H. irroratus*, *H. pictus* y *H. spectabilis*. Foto modificada de Anderson y Timm (2006).

La familia Heteromyidae pudo haber evolucionado en el sur de Norteamérica durante el Oligoceno (~30 millones de años), pero la subfamilia Heteromyinae, que

agrupa al género *Heteromys*, se diversificó hasta el Mioceno (22.3 a 21.8 millones de años; Hafner et al., 2007), al mismo tiempo que los cambios climáticos del Mioceno permitieron la inundación de las tierras bajas del sur de México (Península de Yucatán e Istmo de Tehuantepec) y Centroamérica (Depresión de Nicaragua; Coates y Obando, 1996; Baumgarten y Williamson, 2007; Barber y Klicka, 2010; Ordóñez-Garza et al., 2010; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010), mientras que las tierras altas (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, y Sierra Madre de Chiapas, Macizo Centroamericano, Cordillera de Talamanca) continuaron su elevación y permitieron una conexión terrestre entre Norteamérica y Sudamérica mediante el puente de Panamá (Maldonado-Koerdell, 1964; Coates y Obando, 1996; Coates et al., 2004; Marshall, 2007; Almendra y Rogers, 2012).

Esta conexión entre Norteamérica y Sudamérica, dio inicio a la invasión del género *Heteromys* hacia Centroamérica y el norte de Sudamérica como parte del intercambio biótico de América durante el Plioceno (~5 a 3 millones de años; Simpson, 1980; Rogers y Vance, 2005; Hafner et al., 2007). Posteriormente, durante el Pleistoceno (~2.5 millones de años), las condiciones climáticas cambiaron ante condiciones más secas y frías. *Heteromys* probablemente se restringió a refugios (zonas donde los cambios climáticos y de vegetación no fueron tan drásticos) en el sur de México y en Centroamérica (Toledo, 1982; Alexander y Riddle, 2005), los cuales pudieron proveer el aislamiento necesario para la diversificación morfológica, ecológica, fisiológica y etológica del género (Anderson y Jarrín, 2002; Anderson, 2003; Alexander y Riddle, 2005; Anderson y Timm, 2006; Hafner et al., 2007; Anderson y Gutiérrez 2009; Patton, 2005; Espinoza et al., 2011; Ramirez-Pulido et al., 2014), lo cual dio lugar a la diversidad de especies que se reconocen actualmente.

El género *Heteromys* comprende 17 especies que son endémicas del continente americano: *H. adpersus*, *H. anomalus*, *H. australis*, *H. catopterus*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. irroratus*, *H. nelsoni*, *H. nubicolens*, *H. oasicus*, *H. oresterus*, *H. pictus*, *H. salvini*, *H. spectabilis*, *H. teleus* y *H. temporalis* (Carter y Genoways, 1978; Dowler y Genoways, 1978; McGhee y Genoways, 1978; Anderson y Jarrín, 2002; Anderson, 2003; Domínguez-Castellanos y Ortega, 2003; Anderson y Timm, 2006; Anderson y Gutiérrez 2009; Patton, 2005; Espinoza et al., 2011; Ramirez-

Pulido et al., 2014) . De todas estas especies, nueve se encuentran distribuidas en el territorio mexicano: *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. irroratus*, *H. nelsoni*, *H. pictus*, *H. salvini*, *H. spectabilis* y *H. temporalis* (Ceballos y Oliva, 2005; Espinoza et al., 2011; Ramirez- Pulido et al., 2014; Fig. 2).

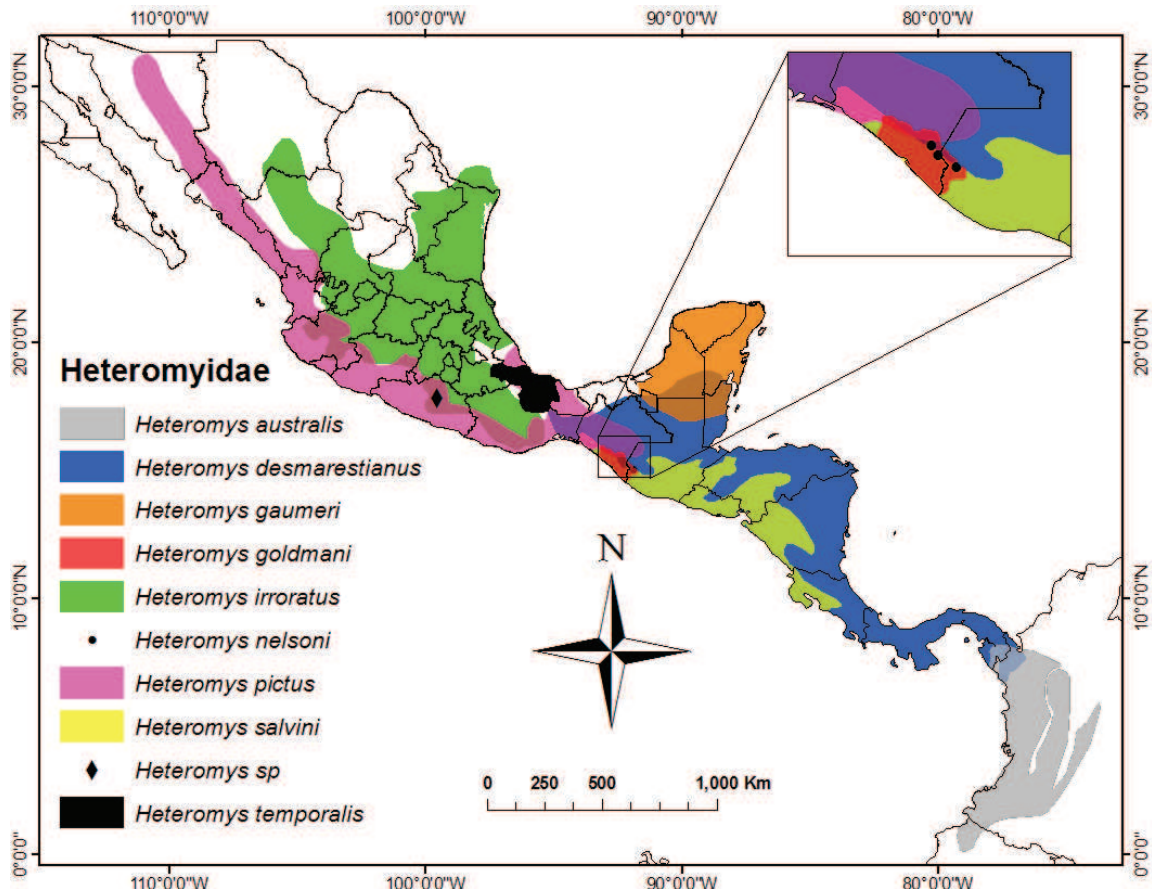


Figura 2. Mapa de distribución de las especies del género *Heteromys* analizadas. Modificado de acuerdo con Dowler y Genoways, 1978; McGhee y Genoways, 1978; Carter y Genoways, 1978; Schmidly et al., 1993, Hall, 1981; Rogers y González, 2010; Espinoza et al., 2011; Ramirez- Pulido et al., 2014.

Diez especies de *Heteromys* fueron analizadas en este estudio y su distribución se observa en la Figura 2. *Heteromys nelsoni*, una especie monotípica, se distribuye en los bosques de niebla en los cerros Pinabete y Mozotal, Chiapas, México y el volcán Tajumulco, Guatemala (Rogers y Rogers, 1992). *Heteromys goldmani* se localiza en la costa sur de Chiapas y norte de Guatemala, inicialmente se consideró como subespecie de *H. desmarestianus* (Williams, 1993; Anderson et al., 2006) y posteriormente se elevó

a la categoría de especie mediante análisis moleculares y morfológicos (Goldman, 1911; Hall, 1981; Rogers y González, 2010; Espinoza et al., 2011). Caso similar ocurre con *H. temporalis* del centro y sur del estado de Veracruz y norte de Oaxaca; Rogers y González (2010) mediante evidencia molecular se reconoce como especie por otros autores (Rogers y González, 2010; Ramírez-Pulido et al., 2014).

Heteromys desmarestianus se localiza desde el sur de Veracruz y este de Chiapas, México, hasta el norte de Colombia (Hall, 1981). *H. gaumeri*, es una especie monotípica de la Península de Yucatán, norte de Guatemala y Belice. Es una especie simpátrica con *H. desmarestianus* en la zona de El Petén, Guatemala, Belice y Tabasco, México (Schmidt et al., 1989).

Heteromys irroratus se extiende desde los valles centrales de México hasta el sur de Texas y Chihuahua, hacia el este de la Sierra Madre Occidental, y hacia el sur hasta Veracruz, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Dowler y Genoways, 1978). Por su parte, *Heteromys pictus*, una especie más pequeña, se distribuye desde la Sierra Madre Occidental hasta la Sierra Madre del Sur, los valles centrales de Chiapas, Guatemala y a través del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca y Veracruz hacia la costa del Pacífico mexicano (Williams et al., 1993; McGhee y Genoways, 1978). *Heteromys salvini* se distribuye desde la región del Istmo en Oaxaca, México hasta Costa Rica, siguiendo la costa del Pacífico y en Guatemala se extiende a la costa del Caribe (Carter y Genoways, 1978).

Una novena especie de estudio provenientes de Guerrero, México pertenece a ejemplares obtenidos de regurgitaciones de lechuga, identificados a nivel de género como *Heteromys*, la descripción fue realizada por Ramírez-Pulido y Sánchez-Hernández (1969) como “una forma no descrita de *H. lepturus* o *H. desmarestianus* pero pequeña” o “una forma mayor relacionada con *H. gaumeri*”. La décima especie, *H. australis* se distribuye en el noroccidente de Sudamérica (bosques húmedos del noroccidente de Ecuador, occidente de Colombia y oriente de Panamá, a través de las laderas andinas hasta los 2,500 m de altura (Anderson, 1999).

Análisis moleculares realizados con genes mitocondriales (citocromo b y citocromo c oxidasa subunidad I, 12S y 16S) y nucleares (MYH6 y EN2), confirman la monofilia de la familia Heteromyidae, resuelven los clados basales en la familia,

encuentran al género *Liomys* parafilético en relación con el género *Heteromys* y proponen a *Liomys* en sinonimia con *Heteromys* (Anderson et al., 2006; Hafner et al., 2007; Rogers y González, 2010). De tal manera que las 17 especies del género *Heteromys* se dividen en seis clados: 1) *H. adspersus* y *H. salvini*; 2) *H. irroratus*, *H. pictus* y *H. spectabilis*; 3) *H. nelsoni*; 4) *H. anomalus*, *H. australis*, *H. catopterus*, *H. oasicus* y *H. teleus*; 5) *H. gaumeri*; 6) *H. goldmani*, *H. oresterus*, *H. nubicolens*, *H. desmarestianus* y *H. temporalis*. Algunas especies consideradas en este estudio están representadas en los seis clados que se observan en la Figura 3 (Anderson et al., 2006; Rogers y González, 2010; Ramírez-Pulido et al., 2014).

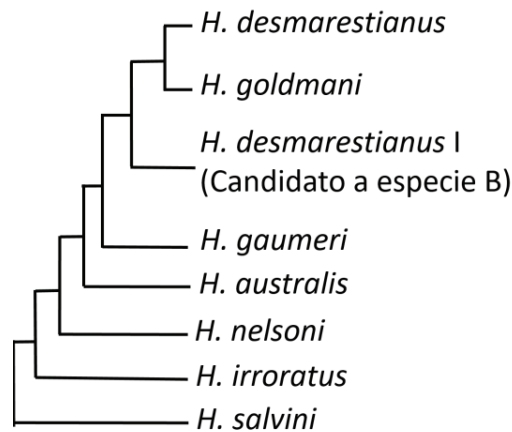


Figura 3. Topología del árbol filogenético de máxima verosimilitud (*maximum-likelihood*) con base en el citocromo b, de algunas especies del género *Heteromys* (editado de Rogers y González, 2010). El número romano indica el clado del complejo *desmarestianus*, que es nombrado como candidato a especie por Rogers y González (2010) y reconocido como *H. temporalis* por Ramírez-Pulido et al. (2014)

Heteromys es un género que posee especies cuyos límites no se encuentran definidos, como se ha observado en *H. desmarestianus*, *H. irroratus*, *H. pictus*, y *H. salvini*, especies parafiléticas (no todos los descendientes pertenecen a un antepasado común) que están representadas por subespecies y por candidatos a especies como en *H. desmarestianus* (Rogers y Vance, 2005; Rogers y González, 2010). Estudios morfométricos en *H. desmarestianus* de la Cordillera de Guanacaste y la Cordillera de Tilarán, Costa Rica, identificaron a *H. nubicolens* como una especie morfológicamente similar a *H. desmarestianus*, pero con medidas craneales mayores (Anderson y Timm,

2006). Casos similares han ocurrido en estudios de los heterómidos de Sudamérica, se han descrito dos especies de Venezuela: *H. oasicus* de la Península de Paraguaná, y *H. catopterius* de la Cordillera de la Costa (Anderson, 2003; Anderson y Gutiérrez, 2009). Y con base en análisis morfométricos de *H. australis* del sur de la Cordillera Chongón-Colonché del centro-occidente de Ecuador, se describió a *H. teleus* (Anderson y Jarrín, 2002).

Morfometría

La morfometría es uno de los métodos utilizados en estudios biológicos para comparar formas y tamaños morfológicos (Roth y Mercer, 2000). Los datos morfométricos se utilizan en estudios de Sistemática y Taxonomía para examinar las diferencias morfológicas entre ejemplares de diferentes poblaciones (Zelditch et al., 1989) y comúnmente es el agregado cuantitativo de las descripciones biológicas (Rohlf et al., 1996; Turner y Worthy, 2003; Logan et al., 2006; Toro-Ibacache et al., 2010).

En el caso de la morfometría geométrica, la parte numérica analiza y compara las formas biológicas mediante la utilización de marcas constantes en los ejemplares del taxón que se analiza, que se colocan al digitalizar la imagen craneal y/o postcraneal de los ejemplares (Klingenberg, 2002). En comparación con la morfometría tradicional, se obtienen mejores resultados, ya que la correcta aplicación de los puntos de referencia (*landmarks*) elimina problemas como los errores en la medición y permite observar más claramente la variación craneal y/o postcraneal (Walker, 2000).

La morfometría geométrica ha sido de utilidad en trabajos concernientes a la ecología evolutiva e incluso en ecología de poblaciones (Blackwell et al., 2006). Los análisis de morfometría geométrica de roedores, se basan principalmente en el análisis del cráneo, que refleja los cambios adaptativos al contener elementos del sistema nervioso central (relacionados con las funciones olfativas, visuales, auditivas, del gusto, tacto, de respiración y masticación) y que responden ante cambios evolutivos por presiones ambientales, alimenticias o de comportamiento (Corti et al., 2000; Schwenk, 2000; Evin et al., 2008; Cox et al., 2012). La morfometría geométrica es una herramienta utilizada para definir límites taxonómicos entre especies, por lo que es importante en el ámbito de la conservación, ya que es posible mejorar los inventarios

faunísticos y ayudar en la toma de decisiones y acciones de conservación (Mace, 2004).

La variación morfológica comprende diferencias entre miembros de distintas poblaciones (variación intraespecífica) o dentro de una especie (interespecífica), resultado de aislamientos por la presencia de barreras geográficas o reproductivas, así como la interacción con elementos bióticos y abióticos presentes. En el caso de *Heteromys*, los cambios en la humedad, suelo y temperatura, así como la cobertura vegetal, son los principales factores de aislamiento poblacional (Munger et al., 1983, Noguera-Solano y Hernández-Marroquín, 2008). La cobertura vegetal (al determinar los recursos alimenticios disponibles), se ha relacionado con modificaciones en estructuras óseas masticatorias (mandíbula y maxila) mediante presiones biomecánicas (Anderson et al., 2014).

Heteromys es un género taxonómicamente complejo, debido a que representa varias especies externamente similares, pero con una considerable variación en sus cariotipos, aloenzimas y morfología craneal (Anderson et al., 2006). Existen diversos cambios taxonómicos que aún no han sido esclarecidos totalmente, especialmente no es clara la relación filogenética de especies politípicas con amplia distribución (*H. desmarestianus*, *H. irroratus*, *H. salvini*, *H. pictus*, *H. adspersus*). Algunas especies presentan distribución simpátrica, similitud en color, tamaño craneal y forma de la fosa interpterigoidea (*H. irroratus*, *H. pictus* y *H. spectabilis*) y otras especies son parapátricas, con coloración similar pero con diferencias en la extensión de la cresta temporal (*H. desmarestianus*, *H. goldmani* y *H. temporalis*), lo que ha resultado en la dificultad de estimar los límites entre las especies e incrementa la necesidad de conocer si representan grupos filogenéticos con caracteres fenotípicos y genotípicos concordantes. Existen además ejemplares candidatos a especie de *Heteromys desmarestianus* que representan registros marginales en su distribución (Ramírez-Pulido Pulido y Sánchez-Hernández, 1969; Hall, 1981) y que presentan caracteres morfológicos únicos que los diferencian, pero se requieren mayor número de estudios (morfométricos y genéticos) para identificarlos (Roger y González, 2010).

Actualmente no se han publicado estudios de morfometría geométrica craneal que evalúen la variación intraespecífica en especies del género *Heteromys*, estos se

limitan a la aplicación de la técnica morfométrica tradicional (Anderson y Jarrín, 2002; Anderson, 2003; Anderson et al., 2006). La aplicación de morfometría geométrica permite observar los cambios mediante placas de deformación (*deformation grid*), que pueden ser utilizadas como fuente de información para análisis filogenéticos, reforzar la taxonomía del género (Parsons et al., 2003; Hall, 2005; Ruane, 2015; Vázquez-García, 2016) e identificar especies con caracteres fenotípicos similares, como fue el caso del género *Calomys* en Brasil, donde se identificaron los cambios craneales (principalmente en las suturas entre el frontal y parietal, así como parietal e interparietal) y se identificaron diferencias dentro de las especies (Cordeiro-Estrela et al., 2006).

Las especies consideradas en este estudio, poseen estructuras craneales únicas, como la extensión de la cresta del temporal en *H. temporalis*, la forma de la fosa interpterigoidea (en forma de “U” en *H. irroratus*, *H. salvini* y *H. pictus*, y en forma de “V” en *H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis*) y la extensión del parietal a lo largo de la cresta lambdaidea en *H. nelsoni* (Álvarez-Castañeda et al., 2015). Estas características únicas de cada especie, no fueron incluidas al ubicar los *landmarks* en este estudio, ya que el objetivo fue analizar los cambios en la forma craneal entre las especies, en búsqueda de diferencias sutiles no observables a simple vista en el cráneo. Estos cambios sutiles en las estructuras craneales y dentales son comunes en los roedores y son perceptibles mediante análisis estadísticos de las formas (como en la morfometría geométrica), por lo que llegan a ser la única fuente medible de la diferencia entre especies y potencialmente ofrecen indicios para el diagnóstico taxonómico. Además, un análisis morfométrico puede ser complementario a los métodos moleculares, ya que permite cuantificar la variación fenotípica en las poblaciones (Claude, 2013).

Objetivos e hipótesis

El estudio de la variación en la morfología craneal permitirá ampliar el conocimiento de la sistemática y taxonomía del género *Heteromys*, por lo que los objetivos de este estudio son: 1) comparar la variación intraespecífica e interespecífica de nueve especies y un candidato a especie (*Heteromys* sp. de Guerrero, México) con distribución en México y Centroamérica y 2) comparar si las topologías de los cladogramas obtenidos previamente de estudios genético moleculares de *Heteromys* se ven reflejados en la topología de los fenogramas de los cambios de la forma craneal. Se espera que el morfotipo craneal de cada una de las especies de *Heteromys* analizadas sea diferente, con cambios evidentes y únicos en estructuras específicas del cráneo, ya que las condiciones ambientales (precipitación, humedad, temperatura, cobertura vegetal) a las que se han adaptado cada una de las especies son diferentes. También se espera que estos morfotipos craneales, posean un agrupamiento similar al observado mediante análisis moleculares, ya que las diferencias genéticas se verán reflejadas en el fenotipo craneal.

Capítulo II

Artículo sometido a publicación en la revista *Zoological Journal of the Linnean Society*

Cranial morphological variation of *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in Mexico and Central America

Juan Carlos Sarmiento-Pérez

Consuelo Lorenzo

Alfonso A. González-Díaz

Departamento de Conservación de la Biodiversidad

Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, Mexico 29290

E-mail: jcsarmiento@ecosur.edu.mx (JCSP), clorenzo@ecosur.mx (CLM),

agonzalez@ecosur.mx (AGD)

Silvia F. Hernández-Betancourt

Departamento de Zoología, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad

Autónoma de Yucatán

Carretera Mérida-Xmatkuil Km 15.5 AP 4-116

Itzimná, Merida, Yucatan 97000

E-mail: hbetanc@correo.uady.mx

Abstract

The genus of tropical rodents *Heteromys* includes species with taxonomic changes whose interspecific boundaries have not yet been clearly defined. We evaluated intra- and interspecific variation of ten species of *Heteromys* using geometric morphometrics and compared whether known genetic differences among these species are reflected in their cranial form. Three cranial views and one mandibular view of 595 adult specimens were digitalized. Morphometric analysis was carried out using IMP (CoordGen and CVAGEN) and PAST statistical packages. Sexual variation and differences in cranial form were evaluated using analysis of variance, multivariate analysis (MANOVA), and canonical variable analysis (CVA). Cranial variations were observed using a deformation grid, and a cluster analysis was carried out using Procrustes distances to compare morphometric groups with a phylogenetic tree. Only *H. desmarestianus* and *H. irroratus* showed sexual variation. Each species has a differentiated morphotype with variations in the rostrum, zygomatic arch, cranial vault, occipital bone, foramen magnum, angular process, condyle, and mandibular diastema. The cluster grouping coincides with some clades identified using molecular analysis. Those specimens considered to be candidate species (*Heteromys* sp.) show unique morphometric characteristics that distinguish them from other known species.

Keywords: Central America – cranial shape – *Heteromys* - Mexico – morphometric variation – Systematic - spiny pocket mice – cluster.

Running title: Cranial shape variation in *Heteromys*.

Introduction

Heteromyid rodents belonging to the Heteromyidae family are exclusive to the Americas. They include five genera and 57 species of kangaroo rats, rats, and pocket mice (*Chaetodipus* Merriam 1889, *Dipodomys* Gray 1841, *Heteromys* Desmarest 1817, *Microdipodops* Merriam 1841, and *Perognathus* Wied-Neuwied 1839; Williams, Genoways & Braun, 1993; Patton, 2005; Anderson, Weksler & Rogers, 2006; Hafner *et al.*, 2007). They evolved in North America during the Oligocene (~30 Myr). During the Miocene (22.3 to 21.8 Myr), the Heteromyinae subfamily diversified (Hafner *et al.*, 2007), principally due to climatic changes that led to flooding of lowlands in southern Mexico and Central America (Coates & Obando, 1996; Baumgarten & Williamson, 2007; Barber & Klicka, 2010; Ordóñez-Garza *et al.*, 2010; Vázquez-Domínguez & Arita, 2010), while a terrestrial connection continued to exist in the highlands between North and South America through the Panama land bridge (Maldonado-Koerdell, 1964; Coates & Obando, 1996; Coates *et al.*, 2004; Marshall, 2007; Almendra & Rogers, 2012). This land connection allowed the genus *Heteromys* to spread from North America toward Central America and the northern part of South America as part of the Great American Biotic Interchange during the Pliocene (~5 to 3 Myr; Simpson, 1980; Rogers & Vance, 2005; Hafner *et al.*, 2007). During the Pleistocene (~2.5 Myr), given drier and colder conditions, *Heteromys* was probably restricted to refuges (zones in which changes in climate and vegetation were not so drastic) in southern Mexico and Central America (Toledo, 1982; Alexander & Riddle, 2005). Such refuges would have provided isolation necessary for morphological, ecological, physiological, and ethological diversification of the genus (Anderson & Jarrín, 2002; Anderson, 2003; Alexander & Riddle, 2005; Anderson & Timm, 2006; Hafner *et al.*, 2007; Anderson & Gutiérrez, 2009; Patton, 2005; Espinoza, Lorenzo & Rios, 2001; Ramírez-Pulido *et al.*, 2014), giving rise to those species which are currently recognized.

Molecular analyses with allozymic, mitochondrial (cytochrome b & cytochrome c oxidase subunit I, 12S, and 16S) y nuclear (MYH6 & EN2) genes confirm monophyly in basal relationships of the Heteromyidae family, recover the genus *Liomys* Merriam 1902 as paraphyletic to the genus *Heteromys*, and propose *Liomys* in synonymy with *Heteromys* (Anderson *et al.*, 2006; Hafner *et al.* 2007; Rogers & González, 2010). Thus, the genus *Heteromys* is made up of 17 species, divided into six groups: 1) *H. adspersus* Peters 1874 and *H. salvini* Thomas 1893; 2) *H. irroratus* Grey 1868, *H. pictus* Thomas 1893, and *H. spectabilis*

Genoways 1971; 3) *H. nelsoni* Merriam 1902; 4) *H. anomalus* Thompson 1815, *H. australis* Goldman 1913, *H. catopterus* Anderson & Gutierrez 2009, *H. oasicus* Anderson 2003, and *H. teleus* Anderson & Jarrín 2002; 5) *H. gaumeri* Allen & Chapman 1897; 6) *H. goldmani* Merriam 1902, *H. oresterus* Harris 1932, *H. nubicolens* Anderson & Timm 2006, *H. desmarestianus* Gray 1868, and *H. temporalis* Goldman 1911 (Anderson *et al.*, 2006; Rogers & González, 2010; Ramírez-Pulido *et al.*, 2014; Fig. 1). It has been observed that *H. irroratus*, *H. pictus*, and *H. salvini* are paraphyletic (Rogers & Vance, 2005), and *H. desmarestianus* - also paraphyletic - include subspecies and four candidate species with varying haplotypes whose genetic distances for cytochrome b range from 8.7 to 17% (Rogers & González, 2010).

Because of this, *Heteromys* taxonomy and biogeographic history is confusing, as it includes a set of species which are externally similar in morphology, but which vary considerably in their karyotypes, allozymes, and cranial morphology (Rogers, 1990; Anderson *et al.*, 2006). Taxonomic changes have not yet been totally clarified, especially in sympatric species with similarities in color, cranial size, and form of the interpterygoid cavity (*H. irroratus*, *H. pictus*, and *H. spectabilis*), and parapatric species which have similar coloring but which vary in length of the temporal crest (*H. desmarestianus*, *H. goldmani*, and *H. temporalis*), which has led to difficulty estimating boundaries among species. Also, the phylogenetic relationship among polytypic species with broad distribution (*H. desmarestianus*, *H. irroratus*, *H. salvini*, *H. pictus*, and *H. adpersus*) is not yet clear; nor is it clear if these species belong to groups with concordant phenotypic and genotypic traits. Furthermore, specimens of *Heteromys* exist as marginal records in the distribution of some species (Ramírez-Pulido Pulido & Sánchez-Hernández, 1969; Hall, 1981) and show unique morphological traits that differentiate them from each other; therefore, they are a possible candidate for a new species, but further studies are necessary to identify these specimens (Rogers & González, 2010).

Those species considered in this study possess unique cranial structures, such as length of the temporal crest in *H. temporalis*, form of the interpterygoid fossa (U-shaped in *H. irroratus*, *H. salvini*, and *H. pictus*, and V-shaped in *H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis* and *Heteromys* sp.), and lateral length of the parietal bone throughout the lambdoidal ridge in *H. nelsoni* (Hall, 1981; Williams *et al.*, 1993; Álvarez-Castañeda *et al.*, 2015). These characteristics were not considered upon locating landmarks in this study, as we wished to compare the cranial form without considering cranial structures unique to

these species. Studying variation in cranial morphology of the genus *Heteromys* allows for broadening knowledge of its systematics and taxonomy. Therefore, the objectives of this study were: 1) through geometric morphometrics, to compare intra- and interspecific cranial variation of nine *Heteromys* species and one species candidate (*Heteromys* sp. of Guerrero, Mexico) found in Mexico and Central America, and 2) to evaluate whether genetic variations known for *Heteromys* species are reflected in shape variations of the cranium. It was expected that the cranial morphology of each *Heteromys* species analyzed would show variation in specific cranial structures. It was also expected that these cranial morphotypes would possess a similar grouping to that observed through molecular analyses.

Materials and methods

A total of 595 specimen skulls of several sites (Appendix S1; Fig. 1) were reviewed (Table 1). Specimens were obtained from mastozoological collections of El Colegio de la Frontera Sur (ECO-SC-M), the Royal Ontario Museum (ROM), Centro Interdisciplinario para el Desarrollo Integral Regional - Unidad Oaxaca (OAXMA), Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana (IIB-UV), and Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) of Universidad Nacional Autónoma de México.

For all species, complete skulls of adult specimens were analyzed and identified by the presence of the third molar, dental wear, and fusion of cranial sutures; in the case of *Heteromys* sp., broken skulls were studied from regurgitations of owls from Guerrero, Mexico (Ramírez-Pulido & Sánchez-Hernández, 1969). Using a 20.4 megapixel Sony Cybershot HD DSC-HX50V camera, all skulls were photographed in three positions (dorsal, ventral, and lateral), plus the right lateral view of the mandible; a millimeter scale of reference was placed beside the skull in each photo. Photos were stored in JPEG image format and digitalized to locate landmarks on half of the skull, under the assumption that mammal skulls possess bilateral symmetry (Klingenberg, 2015; Appendix S2; Fig. 2A-2D); x and y coordinates of each landmark in the digitalized photos were recorded using the TPSutil v1.44 (Rohlf, 2009) and TPSdig v2.12 (Rohlf, 2008). Using the Procrustes method of overlapping landmarks, geometric information was converted to linear information, and effects of size, position, and scale were eliminated (Klingenberg & McIntyre, 1998; Klingenberg, 2002; Vázquez-García, 2016) using the CoordGen8 (Sheets, 2014a) of the Integrated Morphometrics Package (IMP), ver. 7 (Rohlf & Sheets, 2004).

Analyses of intra- and interspecific variation were carried out separately for each of the four skull views. For each species, intraspecific variation was analyzed in order to compare sexes using a Goodall F test (Webster & Sheets, 2010) with TwoGroup8 of the IMP program (Sheets, 2014b). For interspecific comparison, PCA reduction of the Procrustes analyses was carried out (due to the small number of specimens in some species) and variation in shape of specific cranial structures was observed using deformation grids or TPS (Thin Plate Spline; Bookstein, 1997) with the CVAGen8 program (Sheets, 2014c); deformation grids were edited with PAST, v.2.17c (Hammer, Harper & Ryan, 2001).

Using the results of the PCA reduction, the following interspecific statistical analyses were carried out for each of the cranial views: 1) multivariate analysis of variance (MANOVA) using the Wilk's lambda test (Zelditch, Swiderski & Sheets, 2012) to analyze differences among the nine *Heteromys* species and the species candidate; 2) canonical variable analysis (CVA), which allowed for distinguishing specimens of the different *Heteromys* species; 3) *a posteriori* validation of the groups through percentages of allocation using the Jackknife method; and 4) a cluster analysis using Procrustes distances with PCA reduction of the dorsal view, in which all nine species plus the candidate species were able to be photographed. All analyses were carried out using the PAST, v.2.17c (Hammer, Harper & Ryan, 2001). The phenogram of the cluster analysis from the dorsal view was compared with the topology of the cladogram obtained through the cytochrome b mitochondrial gene according to results of an analysis by Rogers and González (2010) in order to discern whether morphometric changes represent changes identified with molecular evidence.

Results

Sexual variation

Heteromys desmarestianus was the only species showing sexual variation in all four views (dorsal $F = 2.36$, $P < 0.05$; ventral $F = 1.89$, $P < 0.05$; lateral $F = 1.61$, $P < 0.05$; lateral mandible $F = 1.95$, $P < 0.05$), while *H. irroratus* showed such variation in three of the four views (dorsal $F = 2.63$, $P < 0.05$; ventral $F = 3.35$, $P < 0.05$; lateral $F = 1.77$, $P < 0.05$). The remaining species (*H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. pictus*, *H. salvini*, and *H. temporalis*) showed variation in one or none of the views. Due to this, in analyses of interspecific variation, males and females of *H. desmarestianus*, as well as of *H. irroratus*, were considered to be separate groups

for the posterior interspecific analyses. Two species were excluded from this analysis: *H. australis*, which was represented by only one specimen, and *Heteromys* sp. because the sex of its specimens was unknown.

Interspecific variation

Multivariate analysis of variance (MANOVA) showed that significant differences exist among species for the three cranial views (Table 2), except for all males and females of both *H. desmarestianus* and *H. irroratus*, which did not show significant statistical differences ($P > 0.05$) in three or all four views, and *H. salvini* and *H. australis*, which did not show statistical differences between species in any of the four views.

With respect to canonical variable analysis (CVA), separation was observed in the three cranial views (dorsal, ventral, and lateral; Fig. 3A, 3C, 3E) between – on the one hand - *H. salvini*, *H. irroratus* (both sexes), and *H. pictus* (three species previously considered to belong to the genus *Liomys*), and – on the other - *H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelson*, and *H. temporalis*, throughout canonical variable 1 (CV1) for the three cranial views. Furthermore, *H. gaumeri* and *H. nelsoni* were not superimposed, but rather were grouped on opposite sides of canonical variable 2 (CV2). *Heteromys australis*, *H. desmarestianus* (both sexes), *H. goldmani*, and *H. temporalis* were found to overlap in the three cranial views, although the CVA graph of the lateral mandible (Fig. 3G) showed no separation among any of the species.

Upon carrying out the *a posteriori* Jackknife test (Table 3), each species showed high assignment percentages ($> 75\%$) in the three cranial views (except *H. pictus* in the ventral view, which had a value of 68%), while the lateral mandibular view had values ranging from 47% to 100%. Both sexes of *H. desmarestianus* and *H. irroratus* showed percentages varying from 50% to 63%, 47% to 86%, 43% to 64%, and 39% to 50% for the dorsal, ventral, lateral, and lateral mandible views, respectively.

Differences in cranial form among species can be observed in the deformation grids (Fig. 3B, 3D, 3F, 3H), with more deformation in the areas showing yellowish to red tones, while the blue tones indicate areas with fewer deformations. In the dorsal view, bone variations among species are greatest in the zygomatic arch; fewer differences are found in the juncture of the frontal and parietal bones in the coronoid suture, and the zygomatic process of the squamosal

bone near the hind part of the auditory bulla (Fig. 3B). The ventral view shows deformation principally in the front and hind regions of the zygomatic arch, palatine bone, interpterygoid fossa, and the extreme front of the nasal bones, with fewer variations among species in the form of the maxillary dental row, the hind region of the skull, foramen magnum, and auditory bulla (Fig. 3D). The lateral view shows significant shape variation in the auditory bulla and the occipital condyle, and less for the braincase (Fig. 3F). The lateral mandibular view shows greater deformation in the mandibular dental row, coronoids, and hind part of the angular process than in the lower border of the diastema, angular process, and mandibular condyle (Fig. 3H). Deformations in the dorsal and lateral views (Fig. 3A-B and 3E-F) occur from the negative end of canonic variable 1 - where the species *H. irroratus* (males and females), *H. pictus*, and *H. salvini* are grouped, toward the positive end - where the species *H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis*, and *Heteromys* sp. are located. In the ventral and mandibular views (Fig. 3C-D and 3G-H), changes occur from the positive to the negative end of canonical variable 1.

The cluster analysis of the dorsal view divided the genus into two groups; the first included *H. pictus*, *H. salvini*, and both sexes of *H. irroratus*, and the second included *H. australis*, *H. nelsoni*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. temporalis*, and both sexes of *H. desmarestianus*. The candidate species *Heteromys* sp. is grouped as a separate species inside the group (Fig. 4B). Separation among species of *Heteromys* is similar to that obtained in the maximum likelihood trees based on mitochondrial genes (Rogers and González, 2010; Fig. 4A).

Discussion

Variations in cranial form and size of the different *Heteromys* species result from their evolutionary history, and are principally due to climatic and physiographic changes as well as changes in plant cover in southern Mexico and Central America. This cranial variation has included differences in cranial form between males and females of some species, as well as differences in cranial traits used for species identification (Goldman, 1911; Hall, 1981; Carter & Genoways, 1978; Dowler & Genoways, 1978; McGhee & Genoways, 1978; Schmidt, Engstrom & Genoways, 1989; Rogers & Rogers, 1992).

Analysis of sexual variation of two of the species coincides with previous studies of sexual variation in that *H. irroratus* shows variation in cranial length and width between sexes

(Dowler & Genoways, 1978), and *H. desmarestianus* shows greater averages sizes for males (Espinoza *et al.*, 2011). With respect to the other species (*H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. pictus*, and *H. salvini*), absence of sexual variation in the present study contradicts results of previous studies (McGhee & Genoways, 1978; Carter & Genoways, 1978; Schmidt *et al.*, 1989; Rogers & Rogers, 1992). Differences in results could be due to the technique used, as traditional linear morphometry has often been used to detect variation in some *Heteromys* species (Anderson & Jarrín, 2002; Anderson & Timm, 2006; Anderson & Gutiérrez, 2009). Comparisons between linear and geometric morphometry have demonstrated that results may vary (Breno, Leirs & Van Dongen, 2011) upon adding or eliminating a landmark or semilandmark (Schmieder *et al.*, 2015). A comparative study between both techniques and use of different configurations of landmarks and semilandmarks would allow for more closely analyzing sexual variation of the genus *Heteromys*.

All *Heteromys* species analyzed possess greater interspecies differences in the three cranial views than in the mandible, as indicated by statistical results (MANOVA, CVA, Jackknife assignment) and the number of areas with changes in the deformation grids. This means that the skull provides more information than the mandible with which to taxonomically identify species (Dowler & Genoways, 1978; McGhee & Genoways, 1978; Carter & Genoways, 1978; Schmidt *et al.*, 1989; Rogers & Rogers, 1992).

The specimens of *Heteromys* sp. show significant differences from the other *Heteromys* species in statistical analyses (MANOVA) and the Jackknife assignment (100% in the dorsal view and 60% in the lateral mandible view). The CVA graph (Fig. 3A) shows one of the two *Heteromys* sp. specimens to be separate from all the other *Heteromys* species, while the second specimen is located near *H. temporalis* (a species previously considered to be a subspecies of *H. desmarestianus*), supporting the hypothesis by Ramírez-Pulido and Sánchez-Hernández (1969) that *Heteromys* sp. may be a smaller form of *H. desmarestianus*; this would suggest incorporating *Heteromys* sp. in the *desmarestianus* group (*H. desmarestianus*, *H. goldmani*, *H. temporalis*, *H. nubicolens*, and *H. oresterus*; Fig. 4A). The cluster analysis (Fig. 4B) also distinguishes *Heteromys* sp. from the other species of *Heteromys*. Based on differences found in the cranial form of *Heteromys* sp. from the other species studied of this genus, it may prove to be a different species, although there is a need for genetic studies to corroborate this.

Variations in cranial form of the genus *Heteromys* are observed in four specific cranial structures: 1) the rostrum, 2) zygomatic arch (front and hind parts), 3) cranial vault, and 4) the region of the occipital bone and the foramen magnum, as well as in three mandibular structures: 1) the angular process, 2) condyle, and 3) diastema. The bone structures of the mandible, - as well as of the rostrum, zygomatic arch, and braincase - are shaped by dietary and physiological pressures of the masticatory muscles on their insertion in the skull (Bowers & Brown, 1982; Cox *et al.*, 2012; Klingenberg, 2013). Variations in the hind part of the skull (occipital bone and foramen magnum) have been attributed to muscular pressure (masseter muscle) and circulatory pressure (stapedial artery) which allowed for development of certain brain lobes and generated physical pressure on this area of the skull (Brylski, 1990). It is important to point out that these cranial structures coincide with those described in earlier studies of some *Heteromys* species, which identified differences in the zygomatic arch, width of the rostrum, form of the braincase, interparietal bones, and frontal bones (Goldman, 1911).

The groupings of the cluster analysis maintain the division proposed by Anderson (2006) between those species previously identified as belonging to the genus *Liomys* (*H. irroratus*, *H. pictus*, and *H. salvini*) and the *Heteromys* species (*H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis*, and *Heteromys* sp.). This topology also coincided with clades proposed using molecular evidence (Rogers and González, 2010).

This similarity indicates that the groupings with morphological data, reflect the genetic variations known for the species of the genus *Heteromys*. In order to increase knowledge of the phylogeography and history of the genus *Heteromys* in southern Mexico and Central America, there is a need to show that the morphometric variations of the skull reflect genetic changes and correlate those morphometric variations with modifications in environmental factors such as climate, vegetation, and geography (Cardini, Jansson & Elton, 2007; de Moura-Babadué, Cáceres & Carvalho, 2016; Morales *et al.*, 2016).

Despite not having considered certain cranial structures used to identify species, *Heteromys* species showed differences in cranial form, principally in the rostrum, zygomatic arch, braincase, and the region of the occipital bone and foramen magnum, as well as in the angular process, condyle, and mandibular diastema. Cranial differences also exist between sexes for *H. desmarestianus* and *H. irroratus*, but are only perceptible in intraspecific comparisons as at interspecific level these differences are reduced by the effect of the inclusion of other species and

increase of the sample size. The division between the species previously recognized as the genus *Liomys* (*H. irroratus*, *H. pictus*, *H. salvini*) of the other species of the genus *Heteromys* (*H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis*) remains in analyzes of variation in shape, even without considering the cranial structures used to identify both genders (interpterygoid fossa form). The relationships of the species within these groups are observed in cluster clusters, where *H. gaumeri* and *H. nelsoni* are two species that are totally separated, whereas the species of the complex *desmarestianus* (*H. desmarestianus*, *H. goldmani* and *H. temporalis*) are grouped together. These clusters coincide with clades observed in phylogenetic studies based on various mitochondrial and nuclear genes, so the phylogenetic relationships of *Heteromys* species at the molecular level are reflected in analyzes of variation in cranial shape by geometric morphometry. The cranial form of the candidate species *Heteromys* sp. shows differences from that of the other *Heteromys* species, and therefore we consider it to be a new unique species of the genus *Heteromys*. There is a need to obtain additional complete specimens of this species (skin, skull, and tissues) and carry out genetic studies that corroborate the morphometric differences found in the present study. However, we may deduce that *Heteromys* sp. originated as a result of adaptations to a unique rocky arid environment (Ramírez-Pulido and Sánchez-Hernández, 1969). The zone in which the specimens were found possibly provided a refuge which allowed for geographic isolation during formation of the Balsas River depression, the sierra and valleys of the state of Guerrero, and the Sierra Madre del Sur of the Mexican states of Michoacan, Guerrero, and Oaxaca during the Oligocene, as well as the transversal volcanic belt during the Miocene-Holocene, promoting cranial variation - and in turn differentiation - from the other *Heteromys* species.

Acknowledgements

Thanks to Mexico's Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) which granted the primary author a scholarship for Masters studies in sciences. Thanks also to the heads of the following mastozoological collections for allowing access to their facilities: Mark D. Engstrom of the Royal Ontario Museum, Miguel Briones-Salas of the Centro Interdisciplinario para el Desarrollo Integral Regional - Unidad Oaxaca, Alvar González-Christen of the Centro de Investigaciones Biológicas of Universidad Veracruzana, Fernando A. Cervantes of the Colección Nacional de Mamíferos of Universidad Nacional Autónoma de México. Thanks to Julieta

Vargas-Cuenca for assistance in taking cranial images in the Royal Ontario Museum. To Jorge Bolaños, Eduardo Naranjo, Miriam Soria and Darío Navarrete for their commentaries and contributions to this study. Finally thanks to Álvaro Peón and Deborah Curiel for editing the images

References

- Alexander LF, Riddle BR. 2005. Phylogenetics of the New World Rodent family Heteromyidae. *Journal of Mammalogy* 86: 366-379.
- Almendra AL, Rogers DS. 2012. Biogeography of Central American Mammals: Patterns and Processes. In: Patterson BD, Costa LP, eds. *Historical of Neotropical Mammals*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 203-229.
- Álvarez-Castañeda ST, Álvarez T, González-Ruiz N. 2015. Rodentia. In: Álvarez-Castañeda, ST, ed. *Keys for identifying Mexican mammals*. Guadalajara, Jalisco: Pandora Impresores, SA de CV, 367-370.
- Anderson RP, Jarrín P. 2002. A New Species of Spiny Pocket Mouse (Heteromyidae: *Heteromys*) endemic to Western Ecuador. American Museum of Natural History. *American Museum Novitates* 3382: 1-26.
- Anderson RP. 2003. Taxonomy, Distribution, and Natural History of the Genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in Western Venezuela, with the Description of a Dwarf Species from the Peninsula de Paraguaná. American Museum of Natural History. *American Museum Novitates* 3396: 3-41.
- Anderson RP, Timm RM. 2006. A New Montane Species of Spiny Pocket Mouse (Rodentia: Heteromyidae: *Heteromys*) from Northwestern Costa Rica. American Museum of Natural History. *American Museum Novitates* 3509: 1-38.
- Anderson RP, Weksler M, Rogers D. 2006. Phylogenetic Analyses of Spiny Pocket Mice (Heteromyidae: Heteromyinae) Based on Allozymic and Morphological Data. *Journal of Mammalogy* 87: 1218-1233.
- Anderson RP, Gutiérrez EE. 2009. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in central and eastern Venezuela, with the description of a new species from the Cordillera de la Costa. In: Voss RS, Carleton MD, eds. *Systematic mammalogy: contributions in honor of Guy G. Musser*. *Bulletin of the American*

Museum of Natural History 331: 33-93.

- Barber BR, Klicka J. 2010. Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2675-2681.
- Baumgarten A, Williamson GB. 2007. The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *A. palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates* 48: 310-315.
- Bookstein FL. 1997. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bowers MA, Brown JH. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: Chance or community structure. *Ecology* 63: 391-400.
- Breno M; Leirs H; Van Dongen S. 2011. Traditional and geometric morphometrics for studying skull morphology during growth in *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae). *Journal of Mammalogy* 92: 1395-1406.
- Brylski, P. 1990. Development and evolution of the carotid circulation in geomyoid rodents in relationship to their craniomorphology. *Journal of Morphology* 204: 33-45.
- Cardini A, Jansson AU, Elton S. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* 34: 1663-1678.
- Carter CH, Genoways HH. 1978. *Liomys salvini*. *Mammalian Species* 84: 1-5.
- Coates AG, Obando JA. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In: Jackson JBC, Budd AF, Coates AG, eds. *Evolution and environment in tropical America*. Chicago: University of Chicago Press, 21-56.
- Coates AG, Collins LS, Aubry MP, Berggren WA. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116:1327-1344.
- Cox PG, Rayfield EJ, Fagan MJ, Herrel A, Pataky TC, Jeffery N. 2012. Functional Evolution of the Feeding System in Rodents. *PloS One*. 7:1-11.
- De Moura-Babadué J, Cáceres N, dos Santos-Carvalho R. 2016. Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes?. *Evolutionary Biology* 43: 145-159.
- Dowler RC, Genoways HH. 1978. *Liomys irroratus*. *Mammalian Species* 82: 1-6.
- Espinoza J, Lorenzo C, Rios E. 2011. Variación morfológica y morfométrica de *Heteromys*

- desmarestianus* en Chiapas, México. *Therya* 2: 139–154.
- Goldman EA. 1911. Revision of the spiny pocket mice (Genera *Heteromys* and *Liomys*). *North America Fauna* 34: 7-68
- Hall ER. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 589-600.
- Hafner JC, Light JE, Hafner DJ, Hafner MS, Reddington E, Rogers DS, Riddle BR. 2007. Basal clades and molecular systematic of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy* 88: 1129–1145.
- Hammer Ř, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Klingenberg CP, McIntyre GS. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuation asymmetry with procrustes methods. *Evolution* 52: 1363-1375.
- Klingenberg CP. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Genetics* 287: 3–10.
- Klingenberg CP. 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix* 24:43-58.
- Klingenberg CP. 2015. Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. *Symmetry* 7:843-934.
- Maldonado-Koerdell, M. 1964. Geohistory and paleogeography of Middle America. In: Wauchope R, West RC, eds. *Handbook of Middle American Indians: Natural environment and early cultures*. Austin: University of Texas Press, 3-32.
- Marshall JS. 2007. The geomorphology and physiographic provinces of Central America. In: Bundschuh J, Alvarado G, eds. *Central America: Geology, resources, and hazards*. London: Taylor and Franceis, 75-122.
- McGhee E, Genoways HH. 1978. *Liomys pictus*. *Mammalian Species* 83: 1-5.
- Morales A, Villalobos F, Velazco PM, Simmons NB, Piñero D. 2016. Enviromental niche drives genetic and morphometric structure in a widespread bat. *Journal of Biogeography* 43: 1057-1068.
- Ordóñez-Garza N, Matson JO, Strauss RE, Bradley RD, Salazar-Bravo J. 2010. Patterns of phenotypic and genetic variation in three species of endemic Mesoamerican *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 91:848-859.

- Patton JL. 2005. Family Heteromyidae. In: Wilson DE, Reeder DM, eds. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 844-858.
- Ramírez-Pulido J, Sánchez-Hernández C. 1969. Regurgitaciones de lechuza, procedentes de la cueva del cañon del zopilote, Guerrero, Mexico. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 33: 107-112.
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL, Arroyo-Cabrales J. 2014. List of recent land mammals from Mexico 2014. *Texas Tech University Natural Science Research Laboratory, Special publications, The Museum of Texas Tech University* 63: 1-69.
- Rogers DS. 1990. Genic Evolution, Historical Biogeography, and Systematic Relationships among Spiny Pocket Mice (Subfamily Heteromyinae). *Journal of Mammalogy* 71: 668-685.
- Rogers DS, Rogers JE. 1992. *Heteromys nelsoni*. *Mammalian Species* 397:1-2.
- Rogers DS, Vance VL. 2005. Phylogenetics of spiny pocket mice (genus *Liomys*): analysis of cytochrome b based on multiple heuristic approaches. *Journal of Mammalogy* 86: 1085-1094.
- Rogers DS, González MW. 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91: 914-930.
- Rohlf J. 2008. TPSDig ver. 2.12. SUNY at Stony Brook. National Science Foundation, Stony Brook, USA. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>.
- Rohlf J. 2009. TPSUtil ver. 1.44. SUNY at Stony Brook, National Science Foundation, Stony Brook, USA. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>.
- Rohlf J; Sheets H. 2004. Integrated morphometrics package (IMP). Morphometrics software. Available at <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.
- Schmidt CA, Engstrom MD, Genoways HH. 1989. *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species* 345:1-4.
- Schmieder DA; Benítez HA; Borissov IM; Fruciano C. 2015. Bat Species Comparisons Based on External Morphology: A Test of Traditional versus Geometric Morphometric Approaches. *PLoS ONE* 10: 1-13.
- Simpson GG. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. New Haven, CT: Yale University Press, 1-275.

- Sheets DH. 2014a. CoordGen8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA.
- Sheets DH. 2014b. TwoGroup8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA.
- Sheets DH. 2014c. CVAGen8. IMP8. Canisius College, Buffalo, USA.
- Toledo VM. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance GT, eds. *Biological diversification in the tropics* Proceedings of the Fifth International Symposium, Association for Tropical Biology. New York, Columbia University, 714.
- Vázquez-Domínguez E, Arita HT. 2010. The Yucatan Peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33: 212-219.
- Vázquez-García RA. 2016. Estudio filogenético de la subfamilia Tylomyinae (Rodentia: Cricetidae). Tesis de Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias – Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Webster M, Sheets HD. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. In: Alroy J, Hunt G, eds. *Quantitative Methods in Paleobiology* Paleontological Society Papers 16: 163-188.
- Williams DF, Genoways HH, Braun JK. 1993. Taxonomy. In: Genoways HH, Brown JH, eds. *Biology of Heteromyidae* Special Publications: The American Society of Mammalogists, 38-196.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD. 2012. Statistics. In: Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, eds. *Geometric Morphometrics for Biologists: a primer*. Academic Press, Elsevier, 189-224.

Supporting Information

Appendix S1

Specimens examined. Collections and their acronyms are: Colección Mastozoológica de El Colegio de la Frontera Sur = ECO-SC-M; Royal Ontario Museum = ROM; Colección Regional Mastozoológica de Oaxaca, Centro Interdisciplinario para el Desarrollo Integral Regional – Unidad Oaxaca = OAXMA; Colección de Mamíferos del instituto de Investigaciones Biológicas, Unidad Veracruzana = IIB-UV; Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM = CNMA.

Heteromys australis (1): **Ecuador** (1): 2 km S Alto Tambo (ROM105784).

Heteromys desmarestianus (170): **Belize** (30): Agustine, Forest House, Trapline 1, Belize (ROM34644); Cayo (ROM37735-37736); Central Farm, Cayo, (ROM35131, ROM35155, ROM35158, ROM35161, ROM35180-35183, ROM35189, ROM35192-35193, ROM35196, ROM37732, ROM37734); Chequbul Branch, Chiquabul Road (ROM35212); Cristo Rey (ROM35177-35179); Millionario Camp, Millonario (ROM35082); Punta Gorda, Río Grande (ROM35203); San Antonio (ROM35162-35163, ROM35167-35168, ROM35170, ROM35173); Soccoths (ROM35129).

Guatemala (28): 1.5km S, 1km O Poptun, El Petén (ROM99230); 5 km E de Purulha, Baja Verapaz (ROM98405-98412, ROM98414-98416, ROM98460-98461, ROM98464); 5 km W of San Miguel Duanas, Sacatepequez (ROM98264-98269); Tikal, El Petén (ROM99292-99298).

El Salvador (28): Bosque Nebuloso de Montecristo, Metapan, Santa Ana (ROM85933-85936, ROM85931, ROM85895, ROM101453-101454, ROM101437-101440, ROM101416, ROM101397-101399, ROM101389-101395, ROM101369); Parque Nacional Montecristo, Los Planes, Santa Ana (ROM101510-101512, ROM101505).

Costa Rica (5): 4 km SE Turrialba, camino, Catie, Cartago (ROM97324-97327); Monteverde, Puntarenas (ROM97307).

Panama (1): Cerro Azul, Camino Cerro Vistamares (ROM99942).

Mexico (78):

Quintana Roo (1): 2.3 km S Nuevo Veracruz, Othón P. Blanco (ECO-SC-M5487, ECO-SC-M5493).

Chiapas (76): 0.1 km SE Ejido Loma Bonita, Maravilla Tenejapa (ECO-SC-M1306; ECO-SC-M1360); 1.5 km NW San Rafael El Arco, La Independencia (ECO-SC-M485-486); 1.6 km NE Ejido Playón de la Gloria, Reserva Ejidal Camino a la Flor, Marqués de Comillas (ECO-SC-M2123); 10 km SW Ejido Cuauhtémoc, Reserva de la Biósfera El Ocote, Ocozocuautila (ECO-SC-M304); 2 km NW Tapalapa (ECO-SC-M148-149); 2 km SW El Aguajito, Reserva de la Biósfera El Ocote, Ocozocuautila (ECO-SC-M62, ECO-SC-M72); Cañada del Puente "El federalista" km 14 Autopista Chiapa de Corzo - San Cristóbal de las Casas (ECO-SC-M1889); Cañón del Río La Venta 0.1 km W Confluencia del Río Negro y La Venta, Ocozocuautila (ECO-SC-M85); Cerro Chipote 1.77 km S Ejido Loma Bonita, Maravilla Tenejapa (ECO-SC-M1521); Cerro La Ventana 2 km W Tapalapa (ECO-SC-M1449, ECO-SC-M3044, ECO-SC-M3057, ECO-SC-M3059 -3063); Cerro Tres Picos 8 km NW Rancho El Cedro, Paraje Santa María Las Palmas, Villa Corzo (ECO-SC-M313-314); Comunidad 3 Picos 14.4 km SW Agrónomos Mexicanos, Villaflores (ECO-SC-M2535-2548); Comunidad Lacandona Lacanjá-

Chansayab, Ocosingo (ECO-SC-M212-221); Finca El Plan 5. 18 km W Cuxtepeques, Reserva de la Biósfera El Triunfo Polígono V, La Concordia (ECO-SC-M926); Finca Sta Cruz 18.8 km NE Pijiapan, Reserva de la Biósfera El Triunfo Polígono V, La Concordia (ECO-SC-M913); Parque Nacional Lagos de Montebello 500 m W Lago Bosque Azul, La Trinitaria (ECO-SC-M936); Rancho Bélgica 5.2 km NW Finca Santa Cruz, Reserva de la Biósfera El Triunfo Polígono V, La Concordia (ECO-SC-M390-391); Rancho San Juan 5 km NW Chapultenango (ECO-SC-M305); Reserva de la Biósfera El Ocote, Cañada La Palma 4 km SE El Encajonado, Ocozocuaula (ECO-SC-M281); Reserva de la Biósfera El Ocote. Ejido Álvaro Obregón, Ocozocuaula (ECO-SC-M90, ECO-SC-M110, ECO-SC-M118); Reserva de la Biósfera Montes Azules frente Ejido Playón de la Gloria, Marqués de Comillas (ECO-SC-M1873, ECO-SC-M2075-2076, ECO-SC-M2532-2533, ECO-SC-M3241); RIBMA Rio Jolochero 4.6 km NW Playón de la Gloria, Marqués de Comillas (ECO-SC-M4283, ECO-SC-M4289); San Rafael El Arco, Parque Nacional Lagos de Montebello, La Independencia (ECO-SC-M939); Zona de Aprovechamiento Forestal Los Ocotones 29. 4 km NW Cintalapa (ECO-SC-M2755, ECO-SC-M2765, ECO-SC-M2768-2769, ECO-SC-M2772, ECO-SC-M2778, ECO-SC-M2781-2783).

Tabasco (1): Agua Escondida, Tacotalpa (IIB-UV2408).

Heteromys gaumeri (165): **Belize** (5): Rock Stone Pond (ROM33335, ROM33348, ROM33450, ROM33474, ROM33511).

Guatemala (6): Biotopo Cerro Cahui El Remate, El Petén (ROM99606, ROM99634, ROM99637-99638, ROM99646-99647).

Mexico (154):

Campeche (40): Reserva de la Biósfera de Calakmul km 27 camino a Zona Arqueológica de Calakmul (ECO-SC-M3126-3129); Ejido 20 de Noviembre, 11.38 km SE Xpujil, Calakmul (ECO-SC-M3151--3156); Ejido Rio Caribe, 52.87 km E Candelaria (ECO-SC-M3170-3173, ECO-SC-M3176- 3193); Zona Arqueológica de Calakmul (ECO-SC-M6142, ECO-SC-M6145, ECO-SC-M6150); Plan de Ayala, Calakmul (ECO-SC-M6225- 6228); 60 km S Dzibalchén, Champotón (ECO-SC-M6266).

Quintana Roo (82): Reserve El Edén, 25 km NE Leona Vicario, Lázaro Cárdenas (ECO-SC-M2056, ECO-SC-M2062); 30 km S, Felipe Carrillo Puerto, Rancho Palmas, Felipe Carrillo Puerto (ECO-SC-M4683-4684, ECO-SC-M4709, ECO-SC-M4715, ECO-SC-M4718, ECO-SC-M4736-4743, ECO-SC-M4749-4750, ECO-SC-M4752, ECO-SC-M4760-4766, ECO-SC-M4771- 4773, ECO-SC-M4775, ECO-SC-M4781- 4784, ECO-SC-M4788-4790, ECO-SC-M4796, ECO-SC-M4799, ECO-SC-M4802, ECO-SC-M4805-4807, ECO-SC-M4810, ECO-SC-M4813- 4815, ECO-SC-M4818-4819, ECO-SC-M4828, ECO-SC-M4830-4832, ECO-SC-M4834, ECO-SC-M4836-4839, ECO-SC-M4843, ECO-SC-M4857, ECO-SC-M4866, ECO-SC-M4876-4877, ECO-SC-M4885, ECO-SC-M4889, ECO-SC-M5281); Ejido Tres Garantías, Othón P. Blanco (ECO-SC-M4693-4696, ECO-SC-M4698-4699, ECO-SC-M4888); Zona Arqueológica de Cobá, Solidaridad (ECO-SC-M4730); 4 km NE Nuevo X-can (ECO-SC-M5490); 27 km Chumpón-La Glorieta, Felipe Carrillo Puerto (ECO-SC-M5653, ECO-SC-M5672); Zona Arqueológica de Oxtankah, Othón P. Blanco (ECO-SC-M6032, ECO-SC-M6034); Othón P. Blanco (ECO-SC-M6081-6083, ECO-SC-M6440, ECO-SC-6545).

Yucatan (32): Rancho Hobonil, 2.5 km N 1 km W Tzucacab (ECO-SC-M2242-2246, ECO-SC-M2259, ECO-SC-M2261-2262, ECO-SC-M2264, ECO-SC-M2274-2284, ECO-SC-M2286, ECO-SC-M2288-2289, ECO-SC-M2303-2304, ECO-SC-M2322, ECO-SC-M2324-2329); Zona Agrícola Molas, 14.6 km N Mérida (ECO-SC-M2345-

2351, ECO-SC-M2359-2362); Zona Arqueológica de Dizibilchaltun. 12.27 km N Mérida (ECO-SC-M2353).

Heteromys goldmani (70): **Guatemala** (11): Finca El Vergel, Aldea Feria, San Rafael Pie de la Cuesta, San Marcos (ECO-SC-M2877, ECO-SC-M2879, ECO-SC-M2880, ECO-SC-M2882, ECO-SC-M2888- ECO-SC-M2890, ECO-SC-M2897, ECO-SC-M2899, ECO-SC-M2901, ECO-SC-M2904).

Mexico (59): **Chiapas**: 800 m SE Ejido Unión los Olivos, Mapastepec (ECO-SC-M1373); 700 m SE Ejido Unión los Olivos, Mapastepec (ECO-SC-M1374, ECO-SC-M1407); 1.1 km SW Ejido Nicolás Bravo I, Mapastepec (ECO-SC-M1378); 1.4 km SE Ejido Nicolás Bravo II, Mapastepec (ECO-SC-M1401); Ejido Ojo de Agua. 5.6 km NW Bellavista (ECO-SC-M1612-1613, ECO-SC-M1618, ECO-SC-M1953, ECO-SC-M1955-1956, ECO-SC-M1958, ECO-SC-M1968, ECO-SC-M1970-1971, ECO-SC-M1973); Finca Irlanda, 31.5 km NW Tapachula (ECO-SC-M1830-1833, ECO-SC-M1836); Finca Prusia, 19 km SW Jaltenango, Ángel Albino Corzo (ECO-SC-M1883-1884); 1.2 km N Ejido el Águila, camino a La Cascada la Sirena, Cacahoatán (ECO-SC-M2141, ECO-SC-M2143, ECO-SC-M2147-2148); Km 4 Carretera de Terracería a la Comunidad La Cascada, 7.3 km W El Porvenir, Siltepec (ECO-SC-M3259-M3261); Rancho las Bugambilias 5 km NE Villa Comaltitlan (ECO-SC-M3409, ECO-SC-M3423); Finca Argovia, 25.2 km NW Tapachula (ECO-SC-M4170-4171); 3.3 km SW Motozintla (ECO-SC-M4596-4597, ECO-SC-M4606-4607); Rancho Don Benjamin, 1.5 km NW Ejido Agua Caliente, Cacahoatán (ECO-SC-M7245); Rancho Don Verdugo, 2.6 km SE Las Delicias, Siltepec (ECO-SC-M7364, ECO-SC-M7367-7369); Finca Arroyo Negro, 10.5 km SW Nuevo Paraíso, La Concordia (ECO-SC-M7382, ECO-SC-M7413); Finca Arroyo Negro, camino a La Chiada, La Concordia (ECO-SC-M7384-7388); Finca Arroyo Negro, Arroyo Grande, La Concordia (ECO-SC-M7389, ECO-SC-M7392-7393); Campamento El Triunfo, Reserva de la Biósfera El Triunfo, Poligono I, Ángel Albino Corzo (ECO-SC-M903-904, ECO-SC-M4323-4325).

Heteromys irroratus (58): **México, Oaxaca** (39): Los Encinos, 6.3km SW San Marcos Arteaga (OAXMA4474, OAXMA4477, OAXMA4481); 2 km SO, San Marcos Arteaga (OAXMA4475); La Joya 2.6km SO, San Marcos Arteaga (OAXMA4478); La Hormiga 4.4km SW San Marcos Arteaga (OAXMA4479-4480); Peña Ahumada 6.9km SSW Zapotitlán del Río (OAXMA4638-4639); 2.06km S, 1.19km W Cosoltepec (OAXMA5017, OAXMA5024-5025, OAXMA5029-5030, OAXMA5034, OAXMA5039, OAXMA5041-5042, OAXMA5047); 2.06km S, 1.19km W Cosoltepec (OAXMA5020, OAXMA5036); 1.15km S, 0.9km W Cosoltepec (OAXMA5018, OAXMA5021, OAXMA5027-5028, OAXMA50332-5033, OAXMA5035, OAXMA5037, OAXMA5043-OAXMA5045); 1.15 km S, 0.9 km W Cosoltepec (OAXMA5016, OAXMA5019, OAXMA5022-5023, OAXMA5031, OAXMA5040); CIIDIR, 2.03km SE Santa Cruz Xoxocotlán (OAXMA881).

Zacatecas (2): Juan Jose Ríos, Juan Aldama (ECO-SC-M8051); La Victoria, Pinos (ECO-SC-M8053).

Veracruz (17): Achichuca, Coatepec (IIB-UV1501-1507, IIB-UV1981, IIB-UV2342-2343); Buena Vista, Emiliano Zapata (IIB-UV3999-4001); Frijol Colorado, Perote, Veracruz (IIB-UV2745); El Limón, Totalco (IIB-UV1982); UMA Monte de Oro, Alto Lucero de Gutiérrez Barrios (IIB-UV4032); Tlatetela, (IIB-UV2468).

Heteromys nelsoni (30): **Mexico, Chiapas** (30): Cerro Mozotal, 30 km N Motozintla, Camino Buenos Aires-El Porvenir (ECO-SC-M1922, ECO-SC-M1943, ECO-SC-M1945, ECO-SC-M2084, ECO-SC-M2095, ECO-SC-M2101, ECO-SC-M2403-2405, ECO-SC-M2425-2426, ECO-SC-M2452, ECO-SC-M2471); Km 4 camino a La Cascada, 7.3km W El Porvenir, Siltepec

(ECO-SC-M3250, ECO-SC-M3262-3265, ECO-SC-M3267, ECO-SC-M3275, ECO-SC-M3286-3291, ECO-SC-M3307-3308, ECO-SC-M3311); km 2 camino a la Cascada, 5.6km W El Porvenir (ECO-SC-M3387).

Heteromys pictus (38): **Mexico, Oaxaca** (26): 8.51 km E, San Agustín Chayuco, San Agustín Chayuco (OAXMA4249-4250); Finca Juquilita, 6.5 km SW Pluma Hidalgo, Pluma Hidalgo (OAXMA3511, OAXMA3553); 2.79 km S, 10.97 km E Santiago Tetepec, Santiago Tetepec (OAXMA4240); 3.3 km N, 7 km E Santiago Tetepec, Santiago Tetepec (OAXMA4241); 3.25 km N, 13.42 km E Santiago Tetepec, Santiago Tetepec (OAXMA4248); 9 km E, San Agustín Chayuco, San Agustín Chayuco (OAXMA4251); 7.9 km N, 10.5 km E Villa de Tututepec de Melchor Ocampo (OAXMA4255-4256); Casa Blanca, 10.43 km S, 3.24 km E Santiago Tetepec (OAXMA4258); Cerro Perico, 10 km E, 4 km S Santiago Jamiltepec (OAXMA4259); 6.11 km S, 2.16 km E Tataltepec de Valdes (OAXMA4261); Monte Cristo, 6.33 km NW Candelaria Loxicha (OAXMA4566); 7.59km N, 3.90 km E Santiago Tetepec, Santiago Tetepec (OAXMA4242-4247); Rio Molino, 4.79km NNW Candelaria Loxicha, Candelaria Loxicha (OAXMA4567-4568); Montecillo Santa Cruz, 300 m del Ejido, San Francisco del Mar (ECO-SC-M1641); 0.68 km NW de las Palmas, San Francisco Ixhuatán (ECO-SC-M1727); 2.33 km NE de Huamuchil, San Dionisio del Mar (ECO-SC-M1880); La Ventosa, Ixtepec, Oaxaca (IIB-UV3909).

Veracruz (12): 4km NE Magallanes, Soteapan (IIB-UV1508); Tlatetela, Tlatetela (IIB-UV2507-2509, IIB-UV2520); Playa Norte (IIB-UV3391); La Gotera, Jalcomulco (IIB-UV3816); Frijol Colorado, Perote (IIB-UV4022); 1.5km E Magallanes, Soteapan (IIB-UV660-661); 2km NE Magallanes, Soteapan (IIB-UV662); Pipiapan, Catemaco (IIB-UV77).

Heteromys salvini (17): **Mexico, Chiapas** (17): 1.2 km SE Ejido Nicolás Bravo II, Mapastepec (ECO-SC-M1376, ECO-SC-M1385); 4.9 km NW Faro de Puerto Arista, Tonalá (ECO-SC-M1043); Comunidad El Cerron, 8.33 km NE Pijijiapan (ECO-SC-M1990, ECO-SC-M1992, ECO-SC-M1994, ECO-SC-M2006, ECO-SC-M2008, ECO-SC-M2010-2011); Rancho las Bugambilias, 5 km NE Villa Comaltitlan (ECO-SC-M2138-2139, ECO-SC-M3424); Finca San José La Victoria 0.6 km E Cacahoatán (ECO-SC-M7251); 2 km NW Faro de Puerto Arista, Tonalá (ECO-SC-M790); 3.95 km NW Faro de Puerto Arista, Tonalá (ECO-SC-M967).

Heteromys sp. (3): **Mexico, Guerrero**: Cueva del Cañón del Zopilote, 13km S del puente de Mezcala, Guerrero (CNMA12727, CNMA12743, CNMA12767).

Heteromys temporalis (43): **Mexico, Oaxaca** (3): Santa María Josaa, 4.3 km E San Juan Yagila, Ixtlán de Juárez (OAXMA4068-4069, OAXMA4071).

Veracruz (40): Sierra Pipiapan, Catemaco (IIB-UV66-67, IIB-UV683--685); Rancho La Azufrera, Catemaco (IIB-UV1500); Parque De Flora Y Fauna Pipiapan, Catemaco (IIB-UV3399); N/A (IIB-UV1498, IIB-UV1499); Pipiapan, Los Tuxtlas (IIB-UV2592); Chogapan, Santiago Tuxtla (IIB-UV3104); Selva Guadalupe Victoria, Tatahuicapan (IIB-UV3134); Chahuapan, Apazapan (IIB-UV4005); 2 km NW Guadalupe Victoria, Soteapan (IIB-UV076, IIB-UV79); Santa Martha, Soteapan (IIB-UV668-670); 1 km SW Magallanes, Soteapan (IIB-UV68-69); 1.5 km SW Magallanes, Soteapan (IIB-UV72-73); 1.5 km E Magallanes, Soteapan (IIB-UV217; IIB-UV671-673); 1.5 km NE Magallanes, Soteapan (IIB-UV74-75, IIB-UV78, IIB-UV674-678); 2 km NE Magallanes, Soteapan (IIB-UV218-219, IIB-UV679-681); 2.5 km NE Magallanes, Soteapan (IIB-UV7071, IIB-UV682).

Appendix S2

Definition of landmarks taken from four views of the cranium (dorsal, ventral, lateral, and lateral mandible); M = molar tooth.

Dorsal: 1) Anterior union of nasal bones; 2) Suture between nasal and premaxillary bones; 3) Suture between premaxillary and maxillary bones; 4) Anterior curve of zygomatic arch; 5) Zygomatic arch suture; 6) Back of zygomatic arch; 7) Posterior union of zygomatic arch to braincase; 8) Anterior part of supraoccipital bone; 9) Posterior end of supraoccipital bone; 10) Posterior end of occipital bone; 11) Posterior end of interparietal bone; 12) Anterior end of interparietal bone; 13) Upper lateral end of interparietal bone; 14) Lateral end of suture between parietal bone and frontal bone; 15) Joint between maxillary and frontal bones; 16) Joint between parietal and frontal bones in central point of coronoid suture; 17) Posterior union of nasal bones; 18) Union of nasal bones with premaxillary and frontal bones.

Ventral: 1) Anterior nasal union; 2) Union of nasal and premaxillary bones; 3) Union between premaxillary and maxillary bones; 4) Union of maxillary and malar bones; 5) External zygomaticotemporal suture; 6) Anterior end of auditory bulla; 7) Posterior end of auditory bulla; 8) Upper end of occipital condyle; 9) Lower end of occipital condyle; 10) Posterior end of foramen magnum; 11) Anterior end of foramen magnum; 12) Anterior end of basioccipital bone; 13) Anterior end of preesfenoid bone; 14) Anterior end of vomer bone; 15) Rear end of maxillary dental row; 16) Union of M2 and M3; 17) Union of M1 and M2; 18) Union of premolar and M1; 19) Anterior end of dental row; 20) Posterior end of temporal fossa at squamous bone level; 21) Posterior end of temporal fossa at height of zygomatic arch; 22) Internal zygomaticotemporal suture; 23) Anterior end of temporal fossa at height of zygomatic arch; 24) Anterior end of temporal fossa at height of zygomatic arch; 25) Anterior point of temporal fossa at height of premolar; 26) Joints of maxillary and palatine bones; 27) Insertion of incisors; 28) Anterior premaxillary junction.

Lateral: 1) Anterior end of nasal bones; 2) Posterior end of nasal bones; 3) Maximum elevation of braincase; 4) Anterior end of supraoccipital bone; 5) Posterior end of supraoccipital bone; 6) Posterior end of occipital condyle; 7) Anterior end of occipital condyle; 8) Back end of auditory capsule; 9) Anterior end of auditory capsule; 10) Posterior end of maxillary dental row; 11) Union of M2 and M3; 12) Union of M1 and M2; 13) Joint between premolar and M1; 14)

Anterior end of maxillary dental row; 15) Posterior end of insertion of incisors; 16) Anterior end of insertion of incisors; 17) Anterior end of zygomatic arch; 18) Posterior end of zygomatic arch.

Lateral mandible: 1) Lower incisor insertion; 2) Upper incisor insertion; 3) Lower border of diastema; 4) Anterior end of mandibular dental row; 5) Posterior end of mandibular dental row; 6) Coronoid end; 7) Posterior lower coronoid point; 8) Anterior end of condyle; 9) Maximum elevation of condyle; 10) Posterior end of condyle; 11) Maximum depression in curve between condyle and angular process; 12) Anterior point of angular process; 13) Posterior end of angular process; 14) Maximum angular curvature; 15) Posterior end of mandibular body.

List of figures

Figure 1. Spatial distribution of the collection sites for the species analyzed of the genus *Heteromys*. See Appendix S1 for details.

Figure 2. Location of landmarks used for analysis of geometric morphometry in species of the genus *Heteromys*: A) dorsal view, B) ventral view, C) lateral view, D) lateral view of mandible.

Figure 3. Graph of canonical analysis of variance (CVA), including the first two canonic variables (CV1 and CV2), cranial views: A) dorsal, C) ventral, E) lateral, G) lateral mandible; and deformation grids of species of the genus *Heteromys*: B) dorsal view, D) ventral view, E) lateral view, H) view of lateral mandible. aus = *Heteromys australis*; demF = *H. desmarestianus* female; demM = *H. desmarestianus* males; gau = *H. gaumeri*; gol = *H. goldmani*; irrF = *H. irroratus* females; irrM = *H. irroratus* males; nel = *H. nelsoni*; pic = *H. pictus*; sal = *H. salvini*; SP = *Heteromys* sp.; tem = *H. temporalis*.

Figure 4. Comparison of: A) maximum-likelihood phylogenetic tree with cytochrome b sequences (modified from Rogers & González, 2010); *H. temporalis* is identified with the clade *H. desmarestianus* I according to Ramírez-Pulido *et al.* (2014); B) cluster analysis of the dorsal cranial view of the nine *Heteromys* species and the candidate species (*Heteromys* sp.) analyzed.

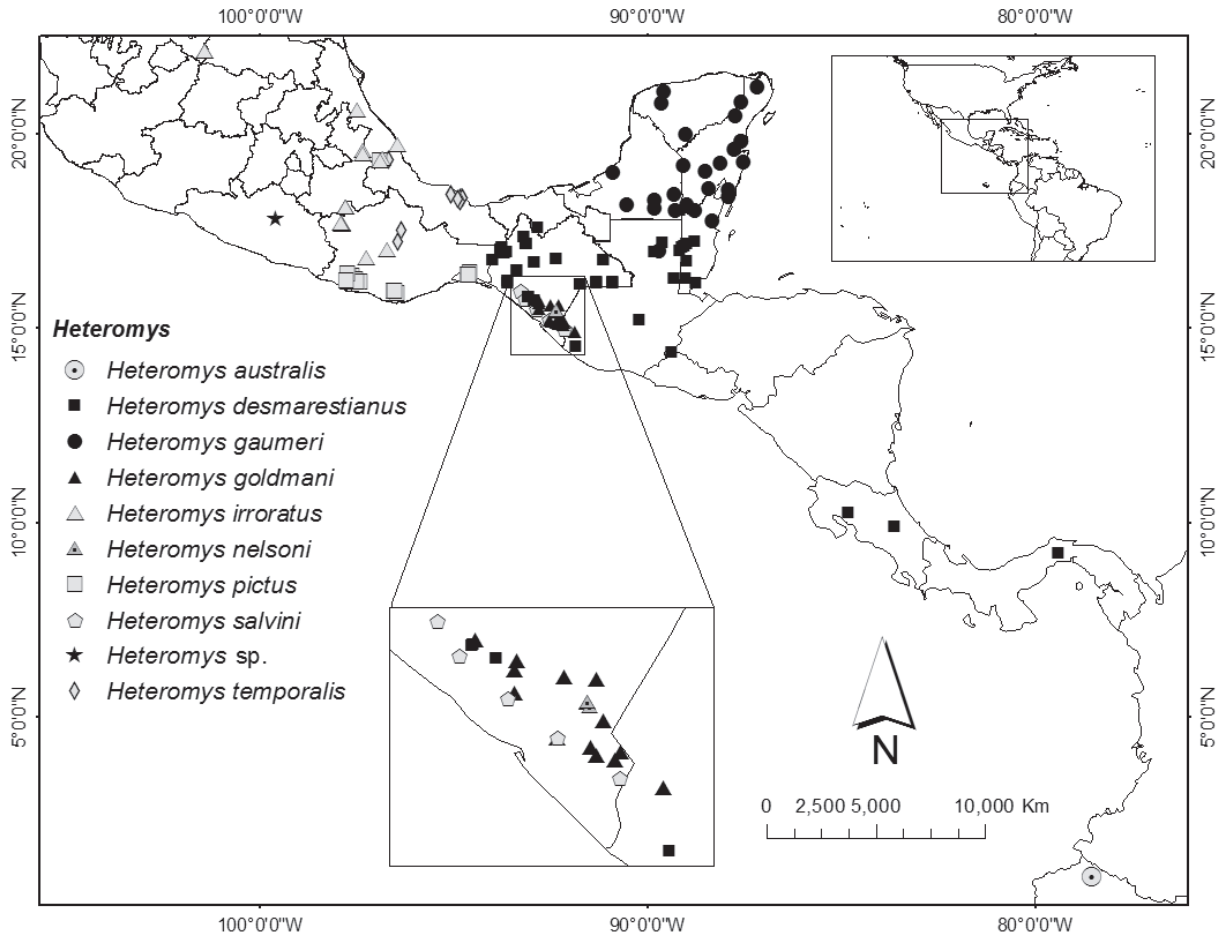


Figure 1.

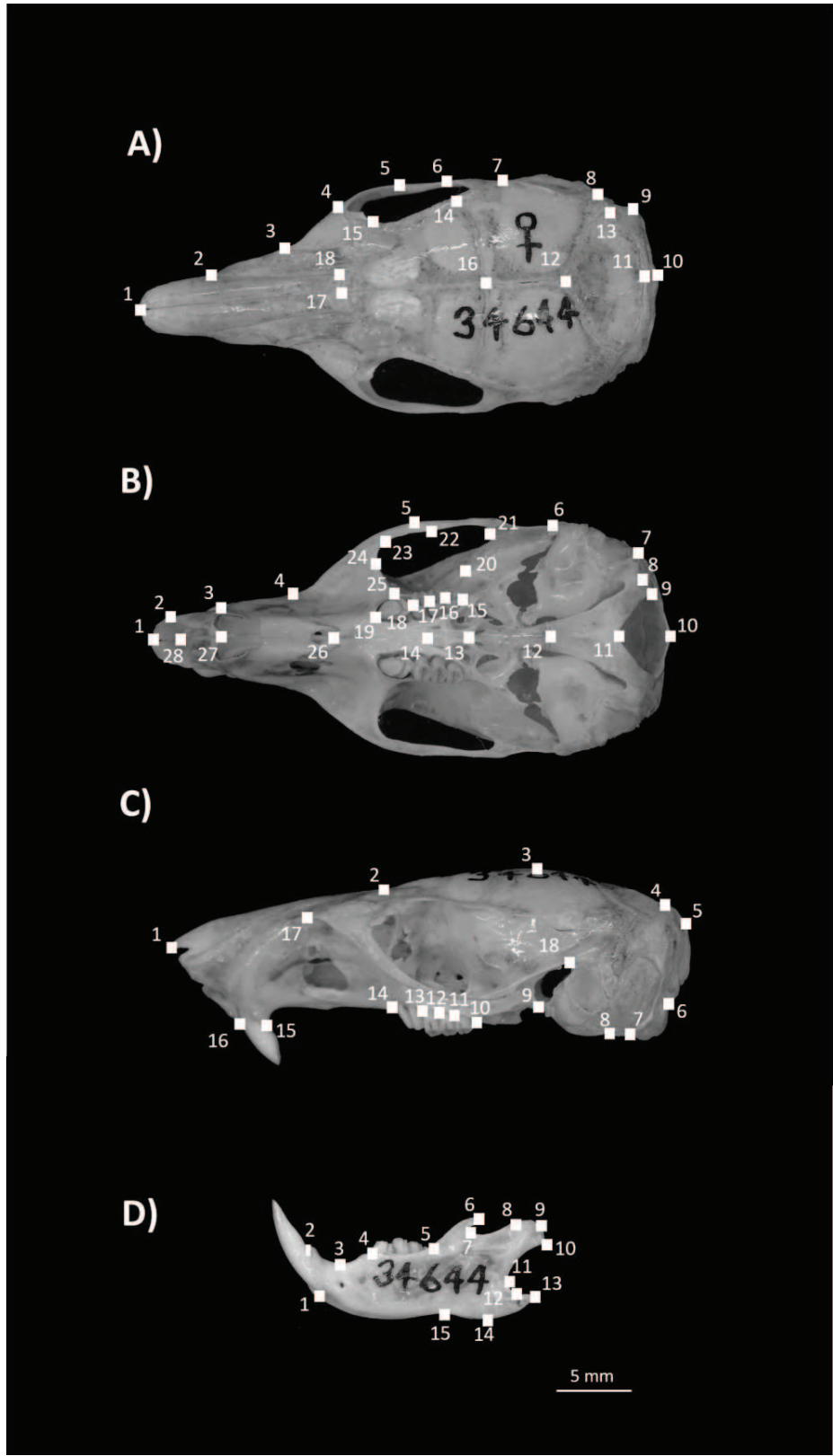


Figure 2.

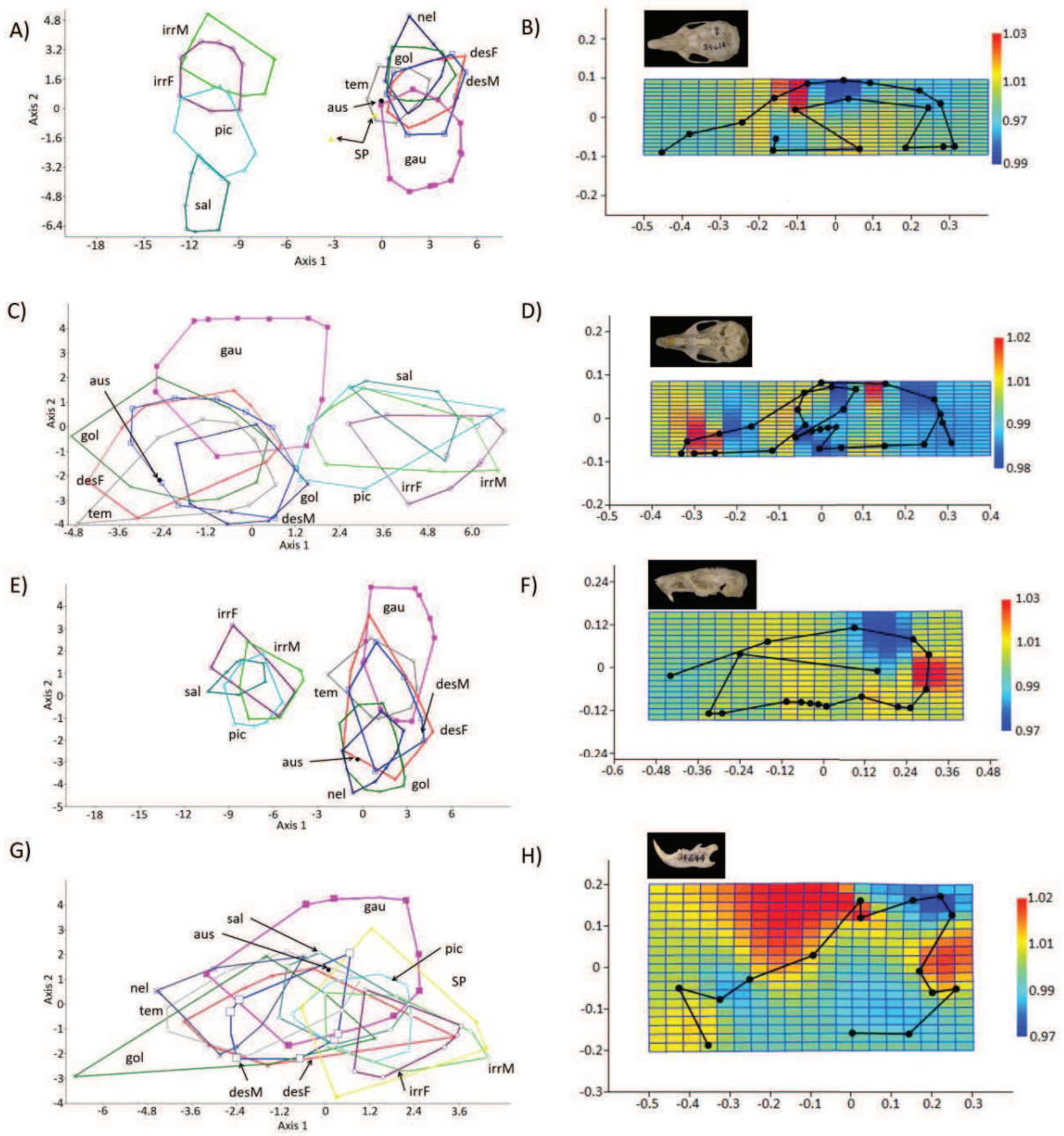
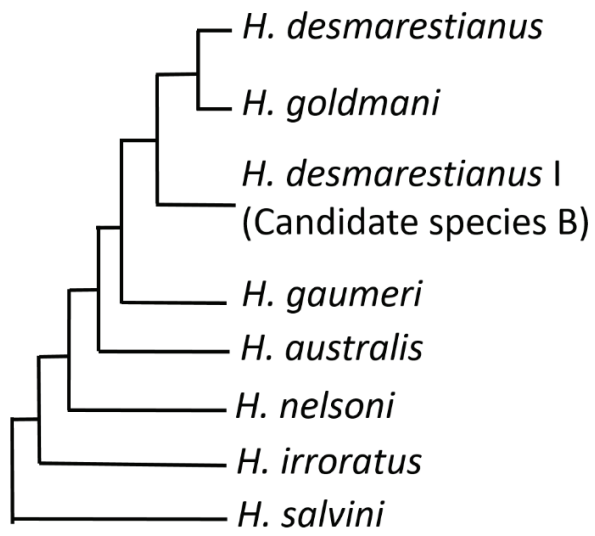


Figure 3.

A)



B)

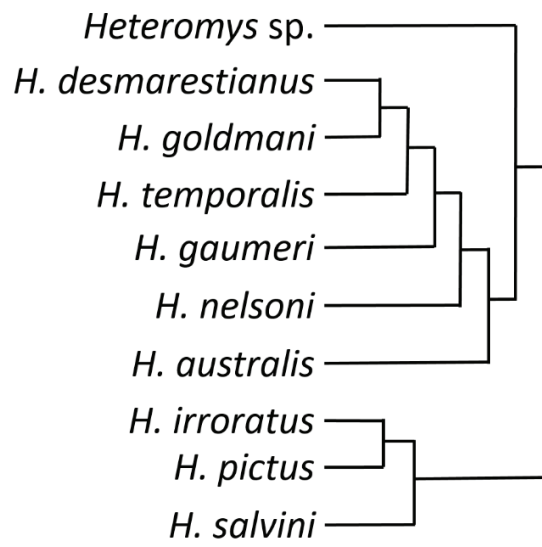


Figure 4.

List of tables

Table 1. Number of specimens analyzed in each cranial view, sex and species; *Heteromys* sp. specimens are not included because the sex was unknown. F = females; M = males.

Table 2. MANOVA significance test with the first two canonic variables of each cranial view. CV = canonical variable; df = degrees of freedom.

Table 3. Assignment percentages of specimens of the species *Heteromys* for dorsal/ventral/lateral/lateral mandibular cranial views using the Jackknife method; aus = *Heteromys australis*; demF = *H. desmarestianus* females; demM = *H. desmarestianus* males; gau = *H. gaumeri*; gol = *H. goldmani*; irrF = *H. irroratus* females; irrM = *H. irroratus* males; nel = *H. nelsoni*; pic = *H. pictus*; sal = *H. salvini*; SP = *Heteromys* sp.; tem = *H. temporalis*.

Table 1. Number of specimens analyzed in each cranial view, sex and specie; *Heteromys* sp. specimens are not included because the sex was unknown.

Cranial view	Dorsal		Ventral		Lateral		Lateral Mandible	
	F	M	F	M	F	M	F	M
<i>H. australis</i>	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>H. desmarestianus</i>	97	66	94	68	100	70	90	62
<i>H. gaumeri</i>	91	74	92	71	90	73	87	73
<i>H. goldmani</i>	37	31	37	32	37	33	35	31
<i>H. irroratus</i>	28	30	28	30	28	30	26	28
<i>H. nelsoni</i>	14	16	14	16	14	16	13	15
<i>H. pictus</i>	16	22	14	23	15	22	15	22
<i>H. salvini</i>	6	10	7	9	7	8	6	9
<i>H. temporalis</i>	15	24	15	24	15	25	16	26

Table 2. MANOVA significance test with the first two canonic variables of each cranial view. CV = canonical variable; df = degrees of freedom.

	CV	Wilk's Lambda	df	P
Dorsal	CV 1	0.001	132	<0.001
	CV 2	0.016	110	<0.001
Ventral	CV 1	0.001	110	<0.001
	CV 2	0.035	90	<0.001
Lateral	CV 1	0.005	110	<0.001
	CV 2	0.067	90	<0.001
Lateral mandible	CV 1	0.032	132	<0.001
	CV 2	0.096	110	<0.001

Table 3. Assignment percentages of specimens of the species *Heteromys* for dorsal, ventral, lateral, and lateral mandibular cranial views using the Jackknife method; aus = *Heteromys australis*; demH = *H. desmarestianus* females; demM = *H. desmarestianus* males; gau = *H. gaumeri*; gol = *H. goldmani*; irrH = *H. irroratus* females; irrM = *H. irroratus* males; nel = *H. nelsoni*; pic = *H. pictus*; sal = *H. salvini*; SP = *Heteromys* sp.; tem = *H. temporalis*

Taxa	aus	desH	desM	gau	gol	irrF	irrM	nel	pic	sal	SP	tem
aus	100/100 /100/100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
desF	-/-/2/-	59/47/ 45/39	32/34/ 26/30	1/2/5/2	4/12/ 13/19	-/-/-/1	-	1/-/2/-	-/-/-/7	-	-/-/- /1	3/4/7/-
desM	-	39/23/ 31/28	50/48/ 43/43	3/2/3/2	3/18/ 10/15	-	-/-/-/3	2/-/4/-	-/2/-/2	-/-/-/3	-	3/8/9/3
gau	1/-/-/-	4/3/3/1	4/2/4/4	90/91/ 90/73	1/1/1/4	-	-/-/-/1	1/1/-/-	-/1/-/4	-/-/-/7	-/-/- /4	-/1/3/2
gol	-/-/1/-	4/7/9/12	-/7/3/11	-/1/-/3	93/78/ 79/58	-/-/-/2	-/-/-/2	3/1/9/3	-	-/-/-/6	-	-/4/0/5
irrH	-	-	-	-	-	59/86/ 64/42	37/14/ 25/31	-	4/-/7/12	-/-/4/-	-/-/- /15	-
irrM	-	-	-	-/-/-/4	-	37/27/ 37/36	63/57/ 53/50	-	-	-/3/-/4	-/-/- /4	-/3/-/-
nel	-	3/-/-/-	-	-/-/-/5	3/3/10/-	-	-	93/97/ 90/96	-	-	-	-
pic	-	-	-/3/-/3	-/3/-/-	-/-/-/3	3/-/-/8	3/13/ 8/11	-	95/68/ 78/62	-/8/14/5	-/-/- /5	-/5/-/3
sal	-	-	-/-/-/7	-/-/-/7	-	-/7/-/7	-	-/-/-/7	6/0/7/13	94/93/ 93/47	-/-/- /13	-
SP	-	-	-	-/-/-/13	-/-/-/1	-/-/-/11	-/-/-/5	-	-/-/-/8	-/-/-/1	100/- /-/60	-/-/-/1
tem	-	2/2/2/2	5/5/5/-	-/-/5/4	-/5/-/4	-	-/-/2/-	-/-/-/2	-/-/-/2	-/-/-/4	-	93/88/ 86/80

Capítulo III

Conclusiones

Los análisis del cráneo y la mandíbula en diferentes especies de *Heteromys*, demostraron que existen diferencias en formas en algunas estructuras, principalmente en el rostro, el arco cigomático, la bóveda craneal y la zona del hueso occipital y el *foramen magnum*, así como en el angular, el cóndilo y el diastema en la mandíbula. Existen también diferencias craneales entre los sexos de *H. desmarestianus* y *H. irroratus*, perceptibles en comparaciones intraespecíficas, pero a nivel interespecífico éstas diferencias se reducen por efecto de la inclusión de otras especies e incremento del tamaño de muestra.

La división entre las especies previamente reconocidas como el género *Liomys* (*H. irroratus*, *H. pictus*, *H. salvini*) de las otras especies del género *Heteromys* (*H. australis*, *H. desmarestianus*, *H. gaumeri*, *H. goldmani*, *H. nelsoni*, *H. temporalis*) permanece en los análisis de variación en la forma, aún sin considerar las estructuras craneales utilizadas para identificar ambos géneros (forma de la fosa interpterigoidea). Las relaciones de las especies dentro de estos grupos se observa en las agrupaciones cluster, donde *H. gaumeri* y *H. nelsoni* son dos especies que se separan totalmente, mientras que las especies del complejo *desmarestianus* (*H. desmarestianus*, *H. goldmani* y *H. temporalis*) se agrupan. Estas agrupaciones coinciden con los clados observados en los estudios filogenéticos basados en diversos genes mitocondriales y nucleares, por lo que las relaciones filogenéticas de las especies del género *Heteromys* a nivel molecular, se reflejan en los análisis de variación en la forma craneal mediante morfometría geométrica.

El candidato a especie *Heteromys* sp., posee diferencias en su forma craneal con respecto al resto de las especies de *Heteromys*, por lo que la consideramos como especie diferente y nueva para el género *Heteromys*. Es importante contar con ejemplares completos de esta especie (piel, cráneo y tejidos) y realizar estudios genéticos que corroboren las diferencias morfométricas encontradas. Es probable que la presencia de *Heteromys* sp., se deriva de adaptaciones a un ambiente único (pedregoso y árido). La zona donde se encontraron los ejemplares de *Heteromys* sp., posiblemente generó un aislamiento geográfico durante la formación de la Depresión del Balsas, la elevación de la Sierra Madre del Sur y la configuración de la Sierra y

Valles Guerrerenses, permitiendo una variación craneal y diferenciación del resto de las especies de *Heteromys*. Para profundizar y mejorar el conocimiento sobre las relaciones filogenéticas del género *Heteromys*, futuros estudios deben considerar la variación geográfica de las especies, cambios en las posibles barreras geográficas y hábitats en los que fueron descritos originalmente, así como estudios filogenéticos mediante taxonomía integrativa que incluyan los datos moleculares de *Heteromys* sp., e información morfométrica de las especies.

Capítulo IV

Literatura citada

- Alexander LF, Riddle BR. 2005. Phylogenetics of the New World Rodent family Heteromyidae. *Journal of Mammalogy* 86: 366-379.
- Almendra AL, Rogers DS. 2012. Biogeography of Central American Mammals: Patterns and Processes. En: Patterson BD, Costa LP, eds. *Historical of Neotropical Mammals*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, p. 203-229.
- Álvarez-Castañeda ST, Álvarez T, González-Ruiz N. 2015. Rodentia. In: Álvarez-Castañeda, ST, ed. *Keys for identifying Mexican mammals*. Guadalajara, Jalisco: Pandora Impresores, SA de CV, 367-370.
- Anderson RP. 1999. Preliminary review of the systematics and biogeography of the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 613-630.
- Anderson RP, Jarrín P. 2002. A New Species of Spiny Pocket Mouse (Heteromyidae: *Heteromys*) endemic to Western Ecuador. *American Museum Novitates*. American Museum of Natural History 3382: 1-26.
- Anderson RP. 2003. Taxonomy, Distribution, and Natural History of the Genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in Western Venezuela, with the Description of a Dwarf Species from the Peninsula de Paraguaná. *American Museum Novitates* 3396: 3-41.
- Anderson RP, Timm RM. 2006. A New Montane Species of Spiny Pocket Mouse (Rodentia: Heteromyidae: *Heteromys*) from Northwestern Costa Rica. *American Museum Novitates* 3509: 1-38.
- Anderson RP, Weksler M, Rogers D. 2006. Phylogenetic Analyses of Spiny Pocket Mice (Heteromyidae: Heteromyinae) Based on Allozymic and Morphological Data. *Journal of Mammalogy* 87: 1218-1233.
- Anderson RP, Gutiérrez, EE. 2009. Taxonomy, distribution, and natural history of the genus *Heteromys* (Rodentia: Heteromyidae) in central and eastern Venezuela, with the description of a new species from the Cordillera de la Costa. En: Voss RS, Carleton MD, eds. *Systematic mammalogy: contributions in honor of Guy G. Musser* - *Bulletin of the American Museum of Natural History* 331:33-93

- Anderson PSL, Renaud S, Rayfield EJ. 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC evolutionary biology* 14: 85.
- Barber BR, Klicka J. 2010. Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2675-2681.
- Barragán-Torres F. 2001. Roedores: un recurso alimentario en el municipio de Oxchuc, Chiapas. [Tesis de Licenciatura en Biología]. Instituto Tecnológico Agropecuario de Hidalgo, Huejutla de Reyes, Hidalgo, México. 66 p.
- Baumgarten A, Williamson GB. 2007. The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *A. palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates* 48: 310-315.
- Blackwell GL, Bassett SM, Dickman CR. 2006. Measurement Error Associated With External Measurements Commonly Used in Small-Mammal Studies. *Journal of Mammalogy* 87: 216–223.
- Carter CH, Genoways HH. 1978. *Liomys salvini*. *Mammalian Species* 84: 1-5.
- Ceballos G, Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO – UNAM – Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- Claude J. 2013. Log-shape ratios, Procrustes superimposition, elliptic Fourier analysis: three worked examples in R. *Hystrix* 24: 94-102.
- Coates AG, Obando JA. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In: Jackson JBC, Budd AF, Coates AG, eds. *Evolution and environment in tropical America*. Chicago: University of Chicago Press, p. 21-56.
- Coates AG, Collins LS, Aubry MP, Berggren WA. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116:1327-1344.
- Cordeiro-Estrela P, Baylac M, Denys C, Marinho-Filho J. 2006. Interspecific Patterns of Skull Variation Between Sympatric Brazilian Vesper Mice: Geometric Morphometrics Assessment. *Journal of Mammalogy* 87: 1270–1279.

- Corona-M E, Enríquez-Vázquez P. 2012. A la búsqueda de tendencias históricas en el consumo de vertebrados en Chiapas (México). Un estudio de caso combinando evidencias. *Revista Española de Antropología Americana* 42: 29-43.
- Corti M, Di Giulio Maria C, Verheyen W. 2000. Three Dimensional Geometric Morphometrics of the African genus *Lophuromys* (Rodentia: Muridae). *Hystrix* 1: 145-154.
- Cox PG, Rayfield EJ, Fagan MJ, Herrel A, Pataky TC, Jeffery N. 2012. Functional Evolution of the Feeding System in Rodents. *PloS One* 7:1-11.
- Dirzo R, Mendoza E. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.
- Domínguez-Castellanos Y, Ortega J. 2003. *Liomys spectabilis*, *Mammalian Species* 718: 1-3.
- Dowler RC, Genoways HH. 1978. *Liomys irroratus*, *Mammalian Species* 82: 1-6.
- Espinoza J, Lorenzo C, Rios E. 2011. Variación morfológica y morfométrica de *Heteromys desmarestianus* en Chiapas, México. *Therya* 2: 139–154.
- Evin A, Baylac M, Ruedi M, Mucedda M, Pons JM. 2008. Taxonomy, skull diversity and evolution in a species complex of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae): a geometric morphometric appraisal. *Biological Journal of the Linnaean Society* 95: 529–538.
- Goldman EA. 1911. Revision of the spiny pocket mice (Genera *Heteromys* and *Liomys*). *North America Fauna* 34: 7-68.
- Hall ER. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hall BK. 2005. *Bones and cartilage: developmental skeletal biology*. Oxford: Elsevier.
- Hafner JC, Light JE, Hafner DJ, Hafner MS, Reddington E, Rogers DS, Riddle BR. 2007. Basal clades and molecular systematic of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy* 88:1129–1145.
- Klingenberg CP. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Genetics* 287: 3–10.
- Logan K, Cienfuegos E, Clemente F, Mendoza GD, Sifuentes AM, Tarango LA. 2006. Caracterización Morfométrica de cuatro subespecies de venado cola blanca

- (*Odocoileus virginianus*) en la zona noreste de México. *Revista Científica, FCV-LUZ* 16: 14 – 22.
- Mace GM. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359: 711-719.
- Marshall JS. 2007. The geomorphology and physiographic provinces of Central America. En: Bundschuh J, Alvarado G, eds. *Central America: Geology, resources, and hazards*. London: Taylor and Franceis, p. 75-122.
- Maldonado-Koerdell M. 1964. Geohistory and paleogeography of Middle America. En: Wauchope R, West RC, eds. *Handbook of Middle American Indians: Natural environment and early cultures*. Austin: University of Texas Press, p. 3-32.
- Martínez-Gallardo R, Sánchez-Cordero V. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy* 74: 436-442.
- McGhee E, Genoways HH. 1978. *Liomys pictus*. *Mammalian Species* 83: 1-5.
- Munger JC, Bowers MA, Jones WT. 1983. Desert populations: factors affecting abundance, distribution and genetic structure. En: Reichman OJ, Brown JH, eds. *Biology of desert rodents*. Great Basin Naturalist Memoirs 7: 91-116.
- Naranjo-Piñera E, Lorenzo-Monterrubio C, Horváth A. 2005. La diversidad de mamíferos en Chiapas. En: González-Espinoza M, Ramírez-Marcial N, Ruíz-Montoya L, eds. *Diversidad Biológica en Chiapas*. ECOSUR-COCYTECH-Plazá y Valdés, S.A. de C.V. México, DF. 221-263
- Noguera-Solano R, Hernández-Marroquín VR. 2008. Variación: el universo infinito de las entidades biológicas. *Revista Digital Universitaria* 10:4-12.
- Ordóñez-Garza N, Matson JO, Strauss RE, Bradley RD, Salazar-Bravo J. 2010. Patterns of phenotypic and genetic variation in three species of endemic Mesoamerican *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy* 91:848-859.
- Parsons KJ, Robinson BW, Hrbek T. 2003. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. *Environmental Biology of Fishes* 67: 417–431.

- Patton JL. 2005. Family Heteromyidae. En: Wilson DE, Reeder DM, eds. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, p. 844-858.
- Ramírez-Pulido J, Sánchez-Hernández C. 1969. Regurgitaciones de lechuza, procedentes de la cueva del cañon del zopilote, Guerrero, Mexico. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 33:107-112.
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL, Arroyo-Cabrales J. 2014. List of recent land mammals from Mexico, 2014. *Texas Tech University Natural Science Research Laboratory* 63: 1-69.
- Reid FA. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press; Nueva York, EUA.
- Rogers DS, Rogers JE. 1992. *Heteromys nelsoni*. *Mammalian Species* 397:1–2.
- Rogers DS, Vance VL. 2005. Phylogenetics of spiny pocket mice (genus *Liomys*): analysis of cytochrome b based on multiple heuristic approaches. *Journal of Mammalogy* 86: 1085-1094.
- Rogers DS, González MW. 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91: 914–930.
- Rohlf FJ, Loy A, Corti M. 1996. Morphometric analysis of old world Talpidae (Mammalia: Insectivora) using partial-warp scores. *Systematic Biology* 45:344-362.
- Roth VL, Mercer JM. 2000. Morphometrics in development and evolution. *American Zoologist* 40:801-810.
- Ruane S. 2015. Using geometric morphometrics for integrative taxonomy: an examination of head shapes of milksnakes (Genus *Lampropeltis*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 394-413.
- Sánchez-Cordero V, Martínez-Gallardo R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151.
- Schmidt C, Engstrom M, Genoways H. 1989. *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species* 345: 1–4.

- Schwenk K. 2000. Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates. California: Academic Press.
- Smythe N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:169-188.
- Toledo VM. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance GT, eds. Biological diversification in the tropics Proceedings of the Fifth International Symposium, Association for Tropical Biology. New York, Columbia University, 714.
- Toro-Ibacache MV, Manriquez-Soto G, Suazo-Galdames I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas : De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal Of Morphology* 28: 977–990.
- Turner J, Worthy G. 2003. Skull Morphometry of Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Gulf of Mexico. *Journal of Mammalogy* 84: 665–672.
- Vázquez-Domínguez E, Arita HT. 2010. The Yucatan Peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33: 212-219.
- Vázquez-García R A. 2016. Estudio filogenético de la subfamilia Tylomyinae (Rodentia: Cricetidae). [Tesis de Maestría en Ciencias]. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 111 p.
- Walker JA. 2000. Ability of geometric morphometric methods to estimate a known covariance matrix. *Systematic Biology* 49: 686–696.
- Williams DF, Genoways HH, Braun JK. 1993. Taxonomy. En: Genoways HH, Brown JH, eds. *Biology of Heteromyidae*. Special Publications. The American Society of Mammalogist 10: 38-196.
- Zelditch ML, Deby R, Straney D. 1989. Triangulation-Measurement Schemes in the Multivariate Analysis of Size and Shape. *Journal of Mammalogy*. 70:571-579.