

Variación morfológica y morfométrica de *Heteromys desmarestianus* en Chiapas, México

José Espinoza¹, Consuelo Lorenzo¹ y Evelyn Rios²

Abstract

Nine cranial and four morphologic measurements of *Heteromys desmarestianus* specimens of different geographic regions of Chiapas were examined, with the aim of extending the taxonomic and systematic knowledge of the species and to estimate its levels of morphometric and morphologic variation throughout its distribution in the state of Chiapas. The geographic distribution of the subspecies of *H. desmarestianus* in Chiapas is not uniform and it occurs in different subprovinces in diverse altitudes and types of vegetation. There are variations in cranial morphometry and morphology (pelage coloration) among the subspecies of *H. desmarestianus*. Particularly, *H. d. goldmani* presented larger differentiation with respect to *H. d. desmarestianus* and *H. d. griseus*; it is for this reason that we reconsider its change at specific level. Nevertheless, *H. d. desmarestianus* and *H. d. griseus* do not present significant differences in cranial and pelage color characteristics, and *H. d. griseus* can be considered in synonymy with *H. d. desmarestianus*.

Key words: cranial morphometry, Chiapas, Distribution, diversity, heteromids, Mexico morphology.

Resumen

Se examinaron nueve medidas craneales y cuatro morfológicas de ejemplares de *Heteromys desmarestianus* de diversas regiones geográficas de Chiapas, con el fin de ampliar el conocimiento taxonómico y sistemático de la especie y estimar los niveles de variación morfométrica y morfológica de la misma a lo largo de su distribución en la entidad. La distribución geográfica de las subespecies de *H. desmarestianus* en Chiapas no es uniforme y ocurre en subprovincias a diferentes altitudes y tipos de vegetación. Existe variación en morfometría craneal y morfológica (coloración del pelaje) entre las subespecies de *H. desmarestianus*. *H. d. goldmani* presentó mayores diferencias con respecto a *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*, por lo que se propone se reconsidere su cambio a nivel específico. Por el contrario *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* no presentaron diferencias morfométricas y morfológicas significativas, por lo que puede seguirse considerando a *H. d. griseus* en sinonimia con *H. d. desmarestianus*.

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México 29290, E-mail: spinoza_25@hotmail.com (JE); clorenzo@ecosur.mx (CL)

² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Mar Bermejo 195, Playa Palo de Santa Rita. La Paz, Baja California Sur, México 23090, Email: everios04@cibnor.mx (ER)

Palabras clave: Chiapas, Distribución, diversidad, heterómidos, morfología, morfometría craneal, México.

Introducción

Los roedores del género *Heteromys* tienen una distribución exclusivamente neotropical, que incluye la parte sur de México, Centro América, Colombia, Ecuador y Venezuela (Rogers y González 2010). *Heteromys desmarestianus* es una especie politípica conformada por 12 subespecies, de las cuales tres de ellas tienen distribución en México: *H. d. desmarestianus*, *H. d. goldmani* y *H. d. temporalis* (Wilson y Reeder 2005). Estas subespecies se localizan al sur de Veracruz y Tabasco, Oaxaca, Chiapas y el sur de la Península de Yucatán, desde tierras bajas hasta los 2,400 msnm (Reid 1997; Castro y Santos 2005). Están asociadas a bosques de lluvia, bosques mesófilos de montaña tropicales y selvas bajas y secas (Schmidly *et al.* 1993; Anderson 2003; Wilson y Reeder 2005; Anderson *et al.* 2006).

Existe aún controversia sobre la clasificación taxonómica de *H. desmarestianus*, históricamente, se reconocían dos subespecies de *H. desmarestianus* en Chiapas: *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*, además de otras dos especies, *H. goldmani* y *H. nelsoni* (Hall 1981). El análisis de la variación craneal y la morfología del báculo de *H. goldmani* y *H. desmarestianus* permiten considerarlas como especies diferentes (Rogers y Schmidly 1982). Sin embargo, a nivel aloenzimático no existen diferencias entre ambas especies, por lo que se consideró a *H. goldmani* como subespecie de *H. desmarestianus* (Rogers 1990). Otro autor sigue considerando a *H. goldmani* como una especie diferente (Reid 1997). Aunado a lo anterior, Rogers y Schmidly (1982), consideraron a *H. d. griseus* como sinónimo de *H. desmarestianus* debido a la similitud en la morfología craneal y del báculo.

Los ejemplares pertenecientes a *H. desmarestianus* presentan características externamente similares en el color del pelaje, pero existe una considerable variación en sus cariotipos, aloenzimas y morfología craneal (Rogers y Schmidly 1982; Wilson y Reeder 2005; Anderson *et al.* 2006), lo que ha resultado en la dificultad de estimar los límites geográficos y taxonómicos entre las subespecies. *Heteromys d. goldmani* es más oscuro y carece de la línea lateral ocre que presenta *H. d. desmarestianus*, además presenta varias características craneales más grandes y un báculo más pequeño y redondeado que esta última (Rogers y Schmidly 1982). Al analizar muestras adicionales de *H. desmarestianus* se determina que *H. d. goldmani* es en promedio más grande que el primero. Rogers (1986) consideró que estas diferencias se encuentran dentro del intervalo de variación morfológica presente en *H. desmarestianus* en el sureste de México. Posteriormente, Rogers (1990) determinó que morfológicamente *H. goldmani* no es significativamente diferente a *H. desmarestianus*, aunque presenta diferencias aloenzimáticas.

Diversos estudios morfométricos han producido interpretaciones de las relaciones sistemáticas entre especies de roedores de la familia Heteromyidae (Anderson y Gaunt 1962; Diersing y Wilson 1980; Álvarez-Castañeda *et al.* 2009). Sin embargo, con el fin de ampliar el conocimiento taxonómico y sistemático a nivel poblacional de una de las especies de *Heteromys* de amplia distribución en zonas tropicales, se plantearon los siguientes objetivos: identificar y comparar la variación morfométrica craneal entre las

subespecies de *H. desmarestianus* a lo largo de su distribución en Chiapas; y estimar los niveles de variación morfológica con base en la coloración del pelaje de individuos de *H. desmarestianus* de diversas regiones del estado de Chiapas.

Material y métodos

Se analizaron ejemplares de *H. desmarestianus* colectados, así como ejemplares depositados en colecciones regionales (Apéndice I). Se realizaron cinco salidas de colecta al campo con seis días de duración cada una del 2008 al 2010, cubriendo el área de distribución de *H. desmarestianus* en distintas regiones geográficas de Chiapas. Las colectas se llevaron a cabo en diferentes localidades, en selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña (Apéndice II).

Se colocaron transectos lineales de 100 trampas Sherman separadas cada cinco metros y cebadas con avena y esencia de vainilla por tres noches consecutivas (18:00 horas a las 8:00 horas del día siguiente). Los ejemplares colectados se identificaron a nivel de especie por sus rasgos externos con la ayuda de claves especializadas (Hall 1981; Reid 1997). A cada ejemplar se le tomaron medidas somáticas en campo, típicamente utilizadas para mamíferos (American Society of Mammalogist Systematic Committee 2004). Las coordenadas del lugar de colecta se obtuvieron con un receptor manual del sistema de geoposicionamiento global (Garmin GPS 12, precisión de las coordenadas 10 metros, configurado para desplegar coordenadas geográficas usando el datum WGS84), y se registraron las características y composición de vegetación de cada localidad de colecta. Los ejemplares se prepararon convencionalmente y se encuentran depositados en la Colección Mastozoológica de El Colegio de la Frontera Sur (ECO-SC-M), Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (Apéndice II).

Aunado a los ejemplares colectados, se examinaron ejemplares de las subespecies en estudio (*H. d. desmarestianus*, *H. d. goldmani* y *H. d. griseus*) depositados en las colecciones mastozoológicas de: El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas (ECOSUR-SC) y Colección Zoológica Regional Mammalia de la Secretaría del Medio Ambiente, Vivienda e Historial Natural (SEMAVIHN; Apéndice II).

Para los análisis morfométricos, cada ejemplar fue clasificado en dos categorías de edad con base en los patrones del desgaste de los molares y de la erupción del tercer molar superior según lo definido por Hoffmeister (1951). Los especímenes de la edad I (jóvenes) no presentan desgaste en los molares, ni tercer molar superior. Los ejemplares de la edad II (adultos), presentan desgaste en los molares y tercer molar superior.

Se consideraron para este estudio cuatro variables somáticas: longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de la pata (LP) y longitud de la oreja (LO). Estas variables fueron consignadas de las etiquetas asociadas a los ejemplares. Las nueve variables craneales fueron obtenidas de cada ejemplar con un vernier digital (marca Mitutoyo) con un nivel de precisión de 0.01 mm y consideradas de acuerdo a Lidicker (1960): longitud total del cráneo (LCR), longitud basal de cráneo (LOBA), longitud de los nasales (LONA), longitud de hilera de dientes maxilar (LODM), anchura de la hilera maxilar de dientes (ANDM), anchura interorbital (ANIN), anchura de la caja craneal (ANCR), anchura del rostro (ANRO), y anchura menor de supraoccipital (ANSO). Los cálculos estadísticos univariados se efectuaron con un ANOVA de una sola vía y los multivariados con el análisis de componentes principales, función discriminante y cluster utilizando

los programas JMP_IN ver. 3.2.2 (SAS Institute Inc. 1997) y Statistical Analysis System (SAS ver. 8.2; SAS Institute Inc. 1999–2001).

Para el análisis del color del pelaje se examinaron ejemplares adultos de las tres subespecies de *H. desmarestianus* de Chiapas. Se excluyeron los especímenes que presentaron evidencia de muda y se siguieron los procedimientos realizados por Ríos y Álvarez-Castañeda (2007). En este estudio se registró la coloración de cuatro regiones del cuerpo, con tres repeticiones cada una. Las áreas corporales fueron: la superficie en el centro del pecho, la superficie justo en medio de la cadera, el primer tercio en la base de la cola dorsalmente y la porción central de la línea lateral en el costado del individuo, sin tomar en cuenta la parte blanca del pecho. Para el registro de coloración se empleó un espectrofotómetro X-Rite Digital Swatchbook® (X-Rite, Inc., Grandville, MI, USA). Este aparato permite comparar los colores registrados con los estándares establecidos por la CIE (Commission Internationale de l'Éclairage, o International Commission on Illumination). Se usó la Standard Illuminant F7 para iluminación fluorescente, el cual representa un ancho de banda de luz de lámpara fluorescente (6500 K) del objeto medido, debido a que todas las medidas fueron tomadas en el interior de un laboratorio bajo un ambiente iluminado con lámparas fluorescentes. El instrumento provee un espectro reflejante (390–700 nm) del objeto medido, así como registros de color tristimulus (CIE X, Y y Z). Para los análisis estadísticos se emplearon los valores del brillo del pelaje obtenido por la sumatoria de las variables registradas por el espectrofotómetro (CIE X, Y y Z).

Adicionalmente, para conocer el color dominante en el pelaje de las tres subespecies de *H. desmarestianus*, se comparó la coloración de los ejemplares con las tablas de coloración Munsell (1975), tomando dos regiones del cuerpo: superficie central dorsal y superficie ventral en medio del pecho.

Resultados

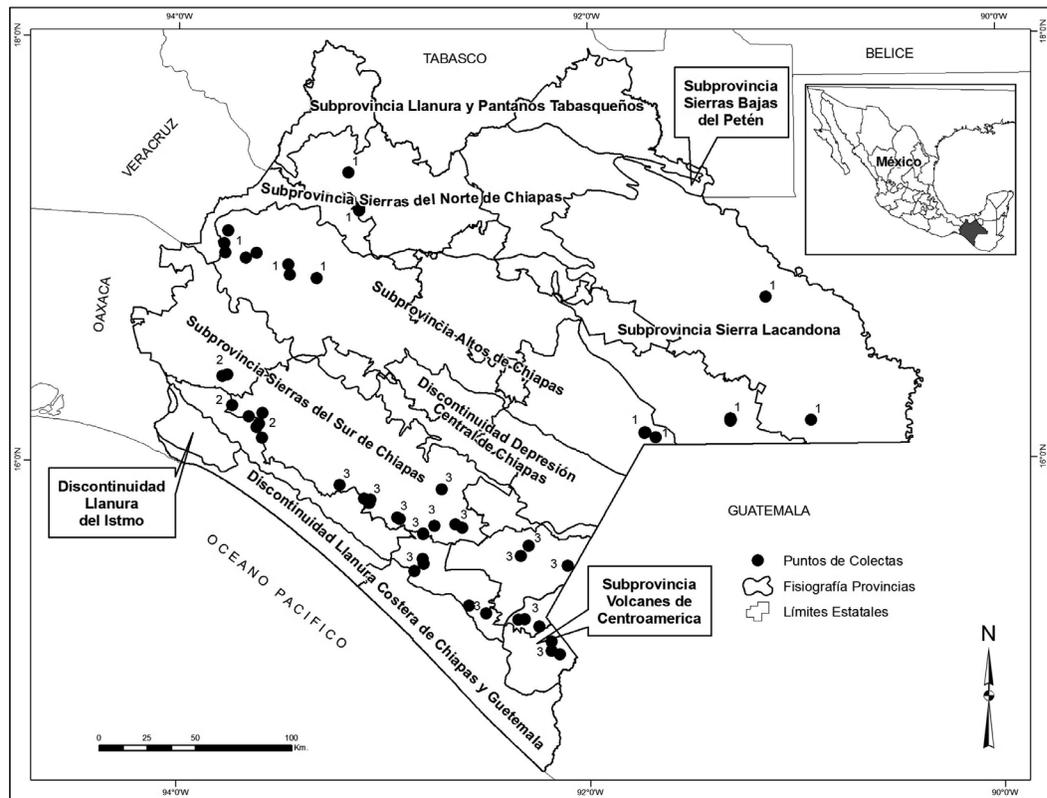
Se examinaron un total de 49 ejemplares de *H. d. desmarestianus*, 67 de *H. d. goldmani* y 28 de *H. d. griseus* (Apéndice I y II). Con base en el material colectado y revisado en colecciones, se observó que *H. d. desmarestianus* presenta una distribución amplia en Chiapas encontrándose en las subprovincias Altos de Chiapas, Sierras del Norte y Sierra Lacandona, a una altitud que oscila desde los 180 hasta los 1,500 msnm. *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* se encuentran distribuidas en la subprovincia Sierras del Sur a una altitud de 710 a 2,400 msnm; y presentan una distribución marcada que abarca la parte serrana de Villaflores (Cerro Tres Picos) paralelo al municipio de Tonalá. Particularmente, *H. d. griseus* se distribuye hacia el lado noroeste de la subprovincia Sierras del Sur hasta Oaxaca, y *H. d. goldmani* se distribuye hacia la parte sureste de la subprovincia Sierras del Sur hasta la parte serrana de Guatemala (Fig. 1).

Variación morfométrica

Variación individual. Las variables somáticas presentaron los mayores valores en coeficientes de variación en las tres subespecies estudiadas, incluyendo machos y hembras de las dos categorías de edad. La variación existente en *H. d. desmarestianus* para todas las variables fue el más alto, con un promedio de (28.18%) y las medidas craneales presentaron coeficientes de variación menores al 10% (Tabla 1). En *H. d. goldmani* la

variación en todas las variables incluyendo machos y hembras de las dos categorías de edad fue en promedio de 21.26% y las medidas craneales presentaron coeficientes de variación menores al 10% (Tabla 1). En *H. d. griseus* los coeficientes de variación fueron en promedio de 27.8% y las variables craneales presentaron menos de 5% en sus coeficientes de variación (Tabla 1). Los promedios de los coeficientes de variación para las subespecies, considerando solamente las medidas craneales fue de 5.6% en *H. d. goldmani*; 5.5% en *H. d. desmarestianus* y 3.7% en *H. d. griseus*.

Figura 1. Distribución de *Heteromys desmarestianus* en Chiapas, de acuerdo a las localidades de colecta y los registros de ejemplares en colecciones. 1 = *H. d. desmarestianus*, 2 = *H. d. griseus* y 3 = *H. d. goldmani*.



Variación morfométrica debida a la edad. Los resultados del ANOVA para las dos categorías de edad (I = jóvenes, II = adultos) mostraron diferencias significativas en donde los adultos presentaron un mayor tamaño ($P < 0.05$). En *H. d. desmarestianus* existieron diferencias significativas en tamaños en la variable somática longitud total (LT) y en ocho variables craneales: longitud total del cráneo (LCR), longitud basal de cráneo (LOBA), longitud de los nasales (LONA), anchura de la hilera maxilar de dientes (ANDM), anchura interorbital (ANIN), anchura de la caja craneal (ANCR), anchura del rostro (ANRO), y anchura menor de supraoccipital (ANSO), siendo los adultos más grandes (Tabla 1). En *H. d. goldmani* hubo diferencias significativas ($P < 0.05$) en dos variables somáticas: LT y LP y en ocho variables craneales: longitud total del cráneo (LCR), longitud basal de cráneo (LOBA), longitud de los nasales (LONA), longitud de hilera de dientes maxilar (LODM), anchura interorbital (ANIN), anchura de la caja craneal (ANCR), anchura del rostro (ANRO), y anchura menor de supraoccipital (ANSO), siendo los adultos más grandes (Tabla 1). No fue posible realizar la comparación entre las categorías de edad de *H. d. griseus* debido a que sólo se encontraron individuos adultos.

Variación morfométrica debida al sexo. No hubo diferencias estadísticamente significativas del total de variables somáticas y craneales entre machos y hembras de las tres subespecies de *H. desmarestianus* de acuerdo al análisis de varianza (ANOVA; $P > 0.05$, Tabla 2). No obstante, se observó que en promedio los machos son de una talla mayor (longitud total) que las hembras, 5.7% más grandes en *H. d. desmarestianus*,

Variable	<i>H. d. desmarestianus</i>					<i>H. d. goldmani</i>					<i>H. d. griseus</i>	
	Media (mm)		C.V.	F	P>F	Media (mm)		C.V.	F	P>F	Media (mm)	C.V.
	I (n = 8)	II (n = 41)				I (n = 5)	II (n = 62)					
LT	246.87	301.80	15.32	12.41	0.001*	267.60	310.04	14.08	4.71	0.034*	287.78	16.40*
LC	144.62	158.75	14.70	2.61	0.113	148.40	167.08	16.81	2.11	0.151	150.96	15.58*
LP	33.46	33.88	25.07	0.04	0.830	29.46	37.87	11.26	25.54	0.001*	34.23	18.39*
LO	19.62	19.71	28.18	0.01	0.969	20.45	22.26	21.26	0.78	0.378	20.96	27.80*
LOCR	33.94	37.66	5.18	51.37	0.001*	33.43	38.58	5.07	63.65	0.001*	37.41	3.43
LOBA	24.32	26.92	5.61	35.02	0.001*	24.44	27.37	5.25	27.42	0.001*	26.31	3.66
LONA	17.26	19.44	6.64	33.13	0.001*	17.19	20.07	6.26	39.38	0.001*	19.71	4.46
LODM	6.05	6.11	5.77	0.21	0.643	5.90	6.28	4.89	7.94	0.006*	6.22	3.69
ANDM	5.71	6.01	4.42	10.47	0.002*	5.96	6.09	4.89	1.09	0.300	6.07	3.15
ANIN	8.89	9.82	5.72	31.02	0.001*	9.00	9.89	4.36	14.62	0.001*	9.74	4.18
ANCR	14.64	15.38	4.45	9.31	0.004*	14.85	15.60	4.74	5.01	0.029*	15.47	2.59
ANRO	6.32	6.72	7.20	5.08	0.030*	6.18	6.78	9.00	4.72	0.033*	6.72	4.32
ANSO	10.00	10.10	5.07	12.24	0.001*	9.53	9.63	4.31	26.33	0.001*	9.89	3.97

Tabla 1. Variables somáticas y craneales de acuerdo a la edad en *H. d. desmarestianus* y *H. d. goldmani*, incluyendo machos y hembras. Las variables y categorías de edad se definen en el texto. n = número de individuos; C.V. = coeficiente de variación (%); para el estadístico de F : * = $P < 0.05$.

Tabla 2. Variación morfométrica de acuerdo al sexo en las tres subespecies de *H. desmarestianus*, examinada por medio de un análisis de varianza incluyendo edad I y II. Las variables se definen en el texto. M = machos; H = hembras; C.V. = coeficiente de variación (%); para el estadístico de F : $P > 0.05$.

Variable	<i>H. d. desmarestianus</i>					<i>H. d. goldmani</i>					<i>H. d. griseus</i>				
	Media (mm)		C.V.	F	P>F	Media (mm)		C.V.	F	P>F	Media (mm)		C.V.	F	P>F
	H (n = 28)	M (n = 21)				H (n = 40)	M (n = 27)				H (n = 19)	M (n = 9)			
LT	287.21	300.33	15.32	1.02	0.31	298.47	319.33	14.06	3.92	0.05	80	304.22	16.40	1.64	0.21
LC	156.32	156.61	14.70	0.01	0.96	162.8	169.96	16.81	1.06	0.30	149.05	155	15.58	0.38	0.54
LP	32.87	34.41	15.07	1.11	0.29	36.63	38.15	11.26	2.15	0.14	34.20	34.32	1839	0.02	0.96
LO	20.46	18.54	28.18	1.45	0.23	20.86	20.17	21.26	0.39	0.53	20.49	21.94	27.80	0.36	0.54
LOCR	37.06	37.08	5.18	0.02	0.88	38.03	38.43	5.07	0.66	0.41	37.24	37.77	3.43	1.06	0.31
LOBA	26.63	26.32	5.61	0.52	0.47	26.98	27.41	5.25	1.44	0.23	26.10	26.74	3.66	2.88	0.10
LONA	19.22	18.90	6.64	0.71	0.40	19.73	20.05	6.26	1.04	0.31	19.71	19.71	4.46	0.03	0.99
LODM	6.17	6.06	5.77	3.00	0.09	6.29	6.21	4.89	1.01	0.31	6.23	6.20	3.69	0.10	0.74
ANDM	5.95	5.97	4.42	0.07	0.78	6.11	6.04	4.36	1.32	0.25	6.06	6.10	3.15	0.31	0.58
ANIN	9.66	9.69	5.72	0.01	0.88	9.81	9.83	5.56	0.09	0.92	9.68	9.88	4.18	1.44	0.24
ANCR	15.30	15.20	4.45	0.28	0.59	15.53	15.56	4.74	0.01	0.89	15.41	15.60	2.59	1.44	0.24
ANRO	6.68	6.62	7.20	0.17	0.67	6.62	6.89	9.00	3.34	0.07	6.72	6.72	4.32	0.06	0.99
ANSO	9.92	9.87	5.05	0.12	0.73	10.36	10.38	4.31	0.02	0.87	9.87	9.95	3.97	0.24	0.62

8.5% en *H. d. goldmani*, y 5.7% en *H. d. griseus*.

Para las subespecies de *Heteromys* en estudio, se detectaron diferencias significativas entre jóvenes y adultos, no hubo diferencias significativas en la mayoría de las variables entre sexos, y la mayor variación se observó en medidas somáticas; por lo tanto, para el análisis multivariado se consideraron los ejemplares adultos (machos y hembras) y las medidas craneales. Los resultados del análisis de componentes principales muestran que el porcentaje de variación encontrado en los tres primeros componentes fue de 71.5%. El primer componente es responsable del 51.7% de la variación total craneal intraespecífica. El segundo componente es el responsable del 10.5% y el tercer componente es responsable del 9.4% (Tabla 3). Los tres primeros componentes reflejan diferencias en tamaño por presentar signos positivos en todas las variables. Los resultados de extracción de componentes principales muestran que las variables que explican en mayor medida las diferencias craneales son: longitud basal de cráneo (LOBA), anchura del rostro (ANRO), y longitud de hilera de dientes maxilar (LODM; Tabla 4).

Los resultados del análisis de función discriminante muestran que la distancia de Mahalanobis

Tabla 3. Análisis de componentes principales en el análisis morfométrico y morfológico para *H. d. desmarestianus*, *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* para adultos incluyendo hembras y machos. Se indican las proporciones de cada componente para explicar las diferencias morfométricas y morfológicas entre subespecies.

	Eigenvalor	Diferencia	Proporción (%)	Proporción Acumulativa (%)
Análisis morfométrico				
COMP 1	4.65023	4.65023	51.66922	51.66922
COMP 2	0.94293	5.59316	10.47707	62.14630
COMP 3	0.84409	6.43726	9.37883	71.52513
COMP 4	0.79529	7.23256	8.83666	80.36179
COMP 5	0.53552	7.76808	5.95030	86.31210
COMP 6	0.41995	8.18804	4.66622	90.97832
COMP 7	0.34349	8.53154	3.81657	94.79489
COMP 8	0.27647	8.80801	3.07198	97.86688
COMP 9	0.19198	9.00000	2.13311	100
Análisis morfológico				
COMP 1	1.44735	1.44735	36.18398	36.18398
COMP 2	1.00717	2.45453	25.17946	61.36344
COMP 3	0.97420	3.42874	24.35519	85.71864
COMP 4	0.57125	4.00000	14.28135	100

existente para hembras y machos en las nueve variables craneales entre *H. d. griseus* y *H. d. desmarestianus* es menor (1.69) que la distancia que existe entre *H. d. goldmani* y *H. d. desmarestianus* (1.90). La distancia mayor se encontró entre *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* (2.96).

El análisis de función discriminante asignó correctamente a *H. d. goldmani* en un 82%, a *H. d. desmarestianus* en un 53.6% y a *H. d. griseus* en un 53.5%. Se observó a través de un fenograma con un análisis de cluster que *H. d. goldmani* se separa del resto de las subespecies, por lo que está menos relacionado morfométricamente con *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*; siendo estas últimas las más relacionadas entre sí (Fig. 2A).

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
LOCR	0.43306	0.17757	0.16765
LOBA	0.88778*	0.11272	0.09724
LONA	0.33638	0.18481	0.10579
LODM	0.08433	0.03053	0.97382*
ANDM	0.10440	0.08631	0.10349
ANIN	0.19469	0.12376	0.05357
ANCR	0.13751	0.13927	0.12700
ANRO	0.09650	0.97217*	0.03033
ANSO	0.27790	0.03638	0.17060

Tabla 4. Variables de los tres primeros componentes principales, solo adultos, incluyendo machos y hembras para *H. d. desmarestianus*; *H. d. goldmani* y *H. d. griseus*. * = mayores porcentajes de variación.

Variación morfológica

El análisis de ANOVA demuestra que existen diferencias significativas entre las subespecies en la coloración de la superficie dorsal de la cadera ($F = 14.06$; $P = 0.001$), en la coloración de la cola ($F = 3.45$; $P = 0.034$) y en la línea lateral ($F = 3.93$; $P = 0.022$). Lo que muestra la variación existente en color de pelaje en las subespecies estudiadas. No se observaron diferencias significativas en la coloración de la superficie del pecho en las subespecies ($F = 2.67$; $P = 0.072$).

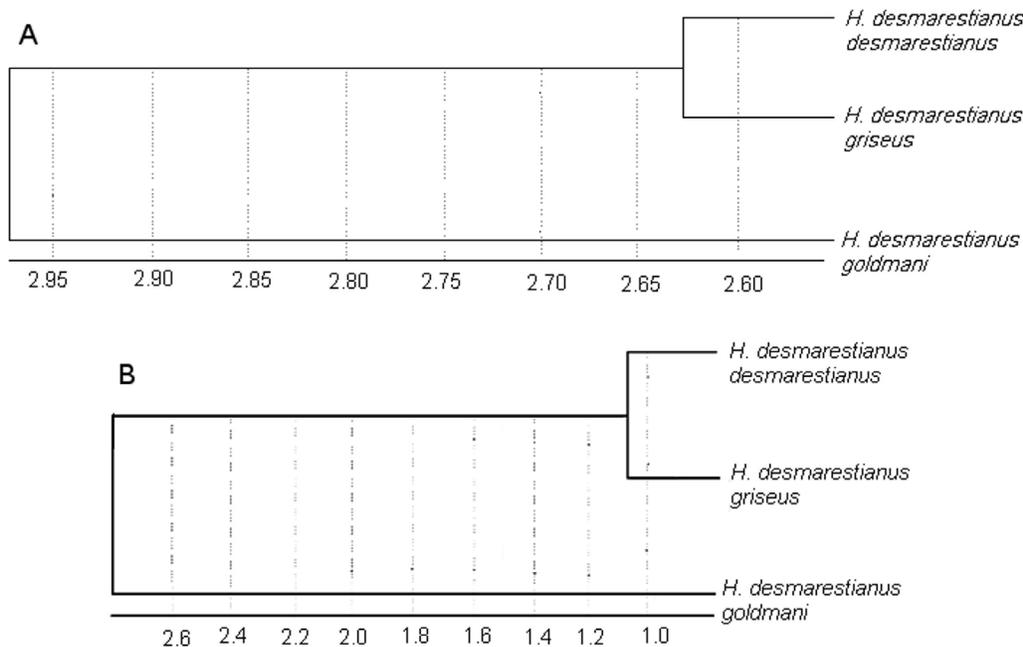


Figura 2. Fenograma de distancia mediante análisis de cluster donde se muestran las relaciones morfométricas (A) y morfológicas (B) entre *H. d. desmarestianus*, *H. d. goldmani* y *H. d. griseus*.

En el análisis de componentes principales de la coloración de las cuatro regiones del cuerpo, se observó que el porcentaje de variación encontrado en los tres primeros componentes fue de 85.7%. El primer componente es responsable de 36.2% de variación total, y el segundo al 25.2% (Tabla 3). Los resultados de extracción de componentes principales muestra que las variables que explican en mayor medida las diferencias morfológicas son: superficie dorsal de la cadera, base de la cola y línea lateral (Tabla 5).

Tabla 5. Conjunto de variables de los tres primeros componentes principales, resultado del análisis de componentes principales. Se incluyeron solo adultos, machos y hembras, para *H. d. desmarestianus*; *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* basado en las cuatro variables morfológicas. *= variables con mayor porcentaje de variación.

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Superficie ventral del pecho	0.02172	0.00478	0.00515
Superficie dorsal de la cadera	0.19038	0.97405*	0.12224
Tercera parte de la base de la cola	-0.00171	0.00524	0.99331*
Línea lateral del costado	0.98234*	0.02288	-0.00229

Los resultados del análisis de función discriminante muestran que la distancia morfológica existente entre *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* es menor (0.76), la distancia entre *H. d. goldmani* y *H. d. desmarestianus* es intermedia (1.72), y entre *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* es mayor (1.76).

El análisis de función discriminante asignó correctamente a *H. d. goldmani* en un 79.7%, a *H. d. desmarestianus* en un 48.8% y a *H. d. griseus* en un 25%. En el fenograma del análisis de cluster se observó que morfológicamente *H. d. goldmani* se separa del resto de las subespecies y está menos relacionado morfológicamente con *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*; por lo que estas últimas subespecies están morfológicamente más relacionadas entre sí (Fig. 2B).

Análisis morfológico con el uso de claves Munsell. La variación morfológica observada a través de la comparación de la intensidad del color del pelaje con las claves de coloración Munsell mostró que la superficie dorsal en *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* presentan un color dominante café amarillento oscuro y amarillo castaño (claves 10YR 4/4 y 7.5YR 3/2; Tabla 6). Para *H. d. goldmani*, la superficie dorsal presenta un color negro como dominante (claves 7.5YR 2.5/1 y 10YR 2/1; Tabla 6). En general el color del pelaje de la parte ventral del pecho resultó ser de color blanco (claves 5Y 8/1 y 10YR 8/1) para las tres subespecies.

Discusión

Las subespecies *H. d. goldmani* y *H. d. griseus* se encuentran en altitudes que van desde los 710 a los 2,400 msnm y en tipos de vegetación similares; no ocurre así con *H. d. desmarestianus*, que se distribuye desde los 180 hasta los 1,500 msnm. Lo anterior permite que las condiciones del hábitat en donde se encuentran las subespecies sean variadas y por consecuencia se vea reflejado en variaciones morfológicas y morfométricas.

Variación morfométrica

Los resultados de este estudio coinciden con estudios morfométricos previos realizados con diferentes especies de *Heteromys*. No se presentan diferencias estadísticamente significativas en medidas somáticas entre machos y hembras, aunque en las medidas craneales sí existen. En general, se ha observado en estudios previos que en los roedores pequeños no existe dimorfismo sexual (Ralls 1977; Eisenberg 1981; Rogers y Schmidly 1982; Williams y Ramírez-Pulido 1984; Schmidly *et al.* 1985). Sin embargo, los machos de las subespecies en estudio fueron en promedio más grandes que las hembras.

El mayor porcentaje en variación a nivel individual en las medidas somáticas

Tabla 6. Coloración del pelaje dorsal y ventral para las tres subespecies de *Heteromys desmarestianus* con base en la comparación de claves Munsell. Se muestra el nombre del color dominante registrado.

Subespecie	Región corporal	Clave Munsell	Hue (color)	Value (tono)	Chroma (intensidad)	Color dominante
<i>H. d. desmarestianus</i>	dorsal	YR	10	4	4	Café amarillento oscuro
		YR	7.5	4	2	Amarillo castaño
		YR	7.5	3	2	Amarillo castaño
		YR	10	3	3	Café amarillento oscuro
		YR	7.5	3	2	Amarillo oscuro
	ventral	Y	2.5	8	1	Blanco
		Y	2.5	8	1	Blanco
		YR	10	8	1	Blanco
		YR	2.5	8	1	Blanco
		Y	5	8	1	Blanco
<i>H. d. griseus</i>	dorsal	YR	10	4	4	Café amarillento oscuro
		YR	10	3	3	Café amarillento oscuro
		YR	7.5	3	2	Amarillo castaño
		YR	7.5	3	2	Amarillo castaño
		YR	10	3	3	Café amarillo oscuro
	ventral	Y	2.5	8	1	Blanco
		Y	2.5	8	1	Blanco
		Y	5	8	1	Blanco
		YR	10	8	1	Blanco
		YR	2.5	8	1	Blanco
<i>H. d. goldmani</i>	dorsal	YR	7.5	2.5	1	Negro
		YR	5	2.5	1	Negro
		YR	7.5	2.5	1	Negro
		YR	10	2	1	Negro
		YR	7.5	2.5	1	Negro
	ventral	Y	5	8	1	Blanco
		Y	2.5	8	1	Blanco
		YR	2.5	8	1	Blanco
		Y	2.5	8	1	Blanco
		Y	5	8	1	Blanco

encontrada en las subespecies de *Heteromys* puede explicarse porque éstas fueron tomadas por diversas personas. Los resultados del análisis multivariado, indican que el tamaño craneal es el factor más importante (con 51.6% de la variación total craneal intraespecífica) que contribuye a la diferenciación morfométrica entre individuos de *H. desmarestianus* de Chiapas. A este respecto, se ha observado que la variación morfométrica en otros grupos de roedores es debida principalmente al factor del tamaño

craneal (Lidicker 1960; Goodwin 1969; Genoways 1973; Rogers y Schmidly 1982; Ramírez-Pulido 1984). Es probable que la variación en tamaño craneal se deba a procesos evolutivos que podrían estar sufriendo los ratones al adaptarse a nuevos ambientes a través del tiempo. Las variables que provocaron una diferencia craneal considerable en las subespecies estudiadas (longitud basal de cráneo, longitud de la hilera de dientes maxilares y anchura del rostro), están involucradas a la alimentación de los roedores, las cuales pueden estar variando como reflejo de los procesos de adaptación asociados a las diversas condiciones en el hábitat en que se encuentran, desde pastizales a altitudes de 180 msnm hasta bosques mesófilos de montaña a altitudes de 2,400 msnm.

El hecho de que los ejemplares de *H. d. goldmani* fueran correctamente asignados en su clasificación taxonómica muestra que existe una clara separación a nivel craneal con respecto a *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*, como también demuestra el análisis de cluster. Este resultado coincide con estudios previos en donde *H. d. goldmani* se diferenciaba de *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* (Goldman 1911; Genoways 1973; Rogers y Schmidly 1982). Los resultados de este estudio confirman que *H. d. goldmani* presenta diferencias morfométricas con respecto a *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*. En contraste, *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* no presentan diferencias morfométricas significativas. Lo anterior se relaciona con estudios previos y comparativos entre varias especies de *Heteromys*, en donde se menciona que *H. d. goldmani* puede considerarse como especie (Rogers y Schmidly 1982; Reid 1997; Rogers y González 2010) y que *H. d. griseus* se encuentra en sinonimia con *H. d. desmarestianus* (Rogers 1990; Rogers y Schmidly 1982).

Variación morfológica

Los resultados a nivel de color de pelaje en tres de las cuatro regiones del cuerpo estudiadas en las tres subespecies de *H. desmarestianus* fueron diferentes, en la superficie dorsal de la cadera, en la cola y en la línea lateral del costado. Solamente la superficie ventral no presentó diferencias significativas debido a la uniformidad de color del pelaje para las tres subespecies. La variación en el color del pelaje contribuye a la diferenciación morfológica (en un 36%) entre individuos de diferentes poblaciones de *H. desmarestianus* de Chiapas. El grado de diferenciación del color del pelaje en la población de los roedores heterómidos ha sido una característica propia para diferenciar poblaciones, especies y subespecies, por lo que ha sido la base para estudios sobre taxonomía (Sumner 1921; Getz 1957; Mayr 1963; Patton y Smith 1990; Patton 1999). La variación en la intensidad de color del pelaje en *H. desmarestianus* puede explicarse por la interacción de diversos factores entre los que destacan la amplia distribución que presenta y lo variado del hábitat y clima en donde se encuentra (Mayr 1963; Álvarez 1966; Futuyma 1986).

La separación morfológica (en variación en color de pelaje y la dominancia del mismo) de *H. d. goldmani* con respecto a *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*, coincide con la variación existente en morfometría craneal. Se ha mencionado que existe una relación directa entre la variación en el color del pelaje de los individuos con la variación en el color y estructura del suelo que presenta su hábitat (Patton 1999), lo que se puede verificar llevando a cabo un análisis de suelo.

Con base en la diferenciación de las subespecies se considera que la distribución geográfica de las subespecies de *Heteromys* en Chiapas no es uniforme. *H. d. griseus* y *H. d. goldmani* ocurren en la subprovincia Sierras del Sur, la primera se encuentra en la parte noroeste de la subprovincia llegando hasta Oaxaca; al parecer su límite de distribución se encuentra en la parte serrana de Villaflores; en cambio, la segunda se encuentra en la parte sureste de la subprovincia encontrándose en la parte de Volcanes de Centroamérica llegando hasta la parte serrana de Guatemala (Hall 1981). Es necesario llevar a cabo estudios detallados para conocer las condiciones climáticas, ecológicas y las posibles barreras físicas y/o evolutivas que impiden que *H. d. griseus* y *H. d. goldmani* presenten una distribución continua a lo largo de la subprovincia Sierras del Sur, aunque es notorio el grado de diferenciación morfométrica que existe entre ambas.

Heteromys d. desmarestianus tiene una distribución amplia en el estado de Chiapas: en las subprovincias Altos de Chiapas, Sierras del Norte y Sierra Lacandona. Sin embargo, resulta necesario llevar a cabo más colectas en otras subprovincias como la Depresión central, la Llanura costera, la Llanura y pantanos Tabasqueño, la Llanura del Istmo e incluso la Subprovincia Sierras del Sur y Volcanes de Centroamérica para conocer su límite de distribución, y las posibles barreras geográficas que impiden que se encuentre en estas subprovincias. Es un hecho que la heterogeneidad altitudinal, topográfica, climática y edáfica de Chiapas crean una serie de condiciones climáticas y de recursos en los cuales *H. desmarestianus* puede responder a diferentes condiciones y tipos de hábitat, ya que se distribuye en diversas subprovincias fisiográficas y en diversos tipos de vegetación (desde pastizal hasta bosque mesófilo de montaña) y en altitudes de los 180 hasta los 2,400 msnm.

En conclusión, los resultados del análisis morfométrico y morfológico indican que *H. d. goldmani* presentó mayor diferenciación con respecto a *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus*, por lo que se propone se reconsidere su cambio a nivel específico, es decir, a *H. d. goldmani*. En contraste, *H. d. desmarestianus* y *H. d. griseus* no presentan diferencias morfométricas y morfológicas significativas, por lo que puede seguirse considerando a *H. d. griseus* en sinonimia con *H. d. desmarestianus*.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo brindado al proyecto financiado por el Fondo Sectorial de Investigación para la Educación CONACyT-SEP, clave 80461, y por la beca otorgada por el mismo proyecto a J. Espinoza. A. J. Bolaños por su apoyo en el trabajo de campo, a A. Riechers por su apoyo en la revisión de especímenes de la Colección Zoológica Regional Mammalia de la Secretaría del Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural (SEMAVIHN), y a M. Briones y S. T. Álvarez-Castañeda por sus observaciones y valiosos comentarios que ayudaron en gran medida a mejorar la calidad de este trabajo.

Referencias

- ÁLVAREZ, T. 1966. Roedores fósiles del Pleistoceno de Tequesquinahua, Estado de México, México. Acta Zoológica Mexicana 8:1–16.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., W. Z. LIDICKER, JR., y E. RIOS. 2009. Revision of the *Dipodomys merriami* complex in the Baja California Peninsula, Mexico. Journal of Mammalogy

90:992–1008.

- AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS SYSTEMATIC COMMITTEE.** 2004. Basic Curatorial Standards for Systematic Collections of Mammals. *Journal of Mammalogy* 85:180-181.
- ANDERSON, R. P.** 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 Paraguana. *American Museum Novitates* 3396:1–43.
- ANDERSON, R. P., M. WEKSLER, Y D. S. ROGERS.** 2006. Phylogenetic analyses of spiny pocket mice (Heteromyidae: Heteromyinae) based on allozymic and morphological data. *Journal of Mammalogy* 87:1218–1233.
- ANDERSON, S., Y A. S. GAUNT.** 1962. A Classification of the white-sided jackrabbits of Mexico. *American Museum Novitates* 2088:1–15.
- CASTRO, A. I., Y M. SANTOS.** 2005. Rata espinosa *Heteromys desmarestianus* Gray, 1868. Pp. 624-625 in *Los Mamíferos Silvestres de México* (Ceballos G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- DIERSING, V. E., Y D. E. WILSON.** 1980. Distribution and systematics of the rabbits (*Sylvilagus*) of west-central Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology* 297:1–34.
- EISENBERG, J. F.** 1981. *The mammalian radiations.* The University of Chicago Press, Chicago.
- FUTUYMA, D. J.** 1986. *Evolutionary biology.* Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- GENOWAYS, H. H.** 1973. Systematics and evolutionary relationships of the spiny pocket mice of the genus *Liomys*. *Special Publications of the Museum of Texas Technological University* 5:1–368.
- GETZ, L. L.** 1957. Color variation in pocket gophers, *Thomomys*. *Journal of Mammalogy* 38:523–526.
- GOLDMAN, E. A.** 1911. Revision of the spiny pocket mice (genera *Heteromys* and *Liomys*). *North American Fauna* 5:1-368.
- GOODWIN, G. G.** 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:1–270.
- HALL, E. R.** 1981. *The mammals of North America.* 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- HOFFMEISTER, D. F.** 1951. A taxonomic and evolutionary study of the piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs* 21:1–104.
- LIDICKER, W. Z., JR.** 1960. Analysis of intraspecific variation in the kangaroo rat *Dipodomys merriami*. *University of California, Publications in Zoology* 67:125–218.
- MAYR, E.** 1963. *Animal Species and Evolution.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MUNSELL.** 1975. *Munsell soil color charts.* Kollmorgen Corporation. Baltimore, Maryland.
- PATTON, J. L., Y M. F. SMITH.** 1990. Population structure and the genetic and morphologic divergence among pocket gophers (genus *Thomomys*). Pp. 284–04 in *Speciation and its consequences* (Otte, D., y J. A. Endler, eds.). Sinauer Associates, Inc.

Publishers. Sunderland, Massachusetts.

- PATTON, J. L.** 1999. Family Geomyidae. Pp. 321–350 in Mamíferos del Noroeste de México. (Álvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, Baja California Sur.
- RALLS, K.** 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *American Naturalist* 3:917–938.
- RAMÍREZ-PULIDO, J.** 1984. Morphometric variation in the volcano mouse *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia:Cricetidae). *Annals of Carnegie Museum* 53:163–183.
- REID, F. A.** 1997. A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford University Press, New York.
- RIOS, E., Y S. T. ÁLVAREZ CASTAÑEDA.** 2007. Environmental responses to altitudinal gradients and subspecific validity in pocket gophers (*Thomomys bottae*). *Journal of Mammalogy* 88:926-934.
- ROGERS, D. S.** 1986. Evolutionary relationships within the family Heteromyinae (genera *Heteromys* and *Liomys*). Ph. D. dissertation, University of California, Berkeley.
- ROGERS, D. S.** 1990. Genetic evolution, historical biogeography, and systematic relationships among spiny pocket mice (subfamily Heteromyinae). *Journal of Mammalogy* 71:668–685.
- ROGERS, D. S., Y M. W. GONZÁLEZ.** 2010. Phylogenetic relationships among spiny pocket mice (*Heteromys*) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Journal of Mammalogy* 91:914–930.
- ROGERS, D. S., Y D. J. SCHMIDLY.** 1982. System of Spiny pocket mice (Genus *Heteromys*) of the *desmarestianus* species group from Mexico and Northern Central America. *Journal of Mammalogy* 63:375–386.
- SAS INSTITUTE INC.** 1997. JMP start statistics, a guide to statistics and data analysis using JMP and JMP IN software. Version 3.2.2. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- SAS Institute Inc.** 1999–2001. SAS version 8.2. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- SCHMIDLY, D. J., M. R. LEE, W. S. MOLD, Y E. G. ZIMMERMAN.** 1985. Systematics and notes on the biology of *Peromyscus hooperi*. *Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University* 97:1–40.
- SCHMIDLY, D. J., K. T. WILKINS, Y J. N. DERR.** 1993. Biogeography. Pp. 319–356 in *Biology of the Heteromyidae* (Genoways, H. H., y J. H. Brown, eds.). Special Publication No. 10, American Society of Mammalogists.
- SUMNER, F. B.** 1921. Desert and lava-dwelling mice and the problem of protective coloration in mammals. *Journal of Mammalogy* 2:75–86.
- WILLIAMS, S. L., Y J. RAMÍREZ-PULIDO.** 1984. Morphometric variation in the volcano mouse, *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia:Cricetidae). *Annals of Carnegie Museum* 53:163–183.
- WILSON, D. E., Y D. M. REEDER (EDS.).** 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.* 3a. ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. <http://www.press.jhu.edu>.

Sometido: 25 de febrero de 2011

Revisado: 5 de septiembre de 2011

Aceptado: 20 de agosto de 2011

Editor asociado: Juan Pablo Gallo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández

Apéndice I

Especímenes consultados de Chiapas. ECO-SC-M = Colección Mastozoológica de El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. CZRMA = Colección Zoológica Regional Mammalia del Instituto de Historia Natural y Ecología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. *Heteromys desmarestianus desmarestianus*: Lacanjá-Chansayab, Ocosingo (212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, ECO-SC-M); 100 m SE Ejido Loma Bonita, Maravilla Tenejapa (1306, 1360, ECO-SC-M); 1.7 Km al S Ejido Loma Bonita, Maravilla Tenejapa (1521, 1532, ECO-SC-M); 2 Km al NW Tapalapa (148, 149, ECO-SC-M); Rancho San Juan, 5 Km al NW de Chapultenango (305, ECO-SC-M); El Aguajito, 2 Km al SW, Ocozocoautla (58, 62, 63, 64, ECO-SC-M); Ejido Álvaro Obregón, Ocozocoautla (90, 110, 118, ECO-SC-M); El Encajonado, 4 Km al SW, Rio La Venta, Ocozocoautla (281, ECO-SC-M); 10 Km al SW Ejido Cuauhtémoc, Ocozocoautla (303, 304, ECO-SC-M); El Aguajito, 8 Km al NW del Ejido Emilio Rabasa, Ocozocoautla (58, 62, ECO-SC-M); 10 Km Ocuilapa, Rancho El Aguajito, Ocozocoautla (2128, CZRMA); Junta de los Ríos Negro y La Venta, Ocozocoautla (962, 963, 964, CZRMA); Parque Educativo Laguna Bélgica, Ocozocoautla (1361, 1365, 1366, 1367, 1368, 2128, 2146, CZRMA); 1 Km al N San Rafael El Arco, La Independencia (485, 486, ECO-SC-M); Paradero, Bosque Azul, Parque Nacional Lagos de Montebello, La Trinitaria (939, ECO-SC-M); 5 Km de Amatenango de la Frontera (979, 980, 981, 982, CZRMA); Rancho La Pera, Berriozábal (2154, CZRMA).

Heteromys desmarestianus griseus: Rancho El Cedro, 8 km al NW Ejido Santa María Las Palmas, Villa Corzo (313, 314, ECO-SC-M); Ejido Plan de Ayala, Arroyo El Tigre, Villa Corzo (1786, CZRMA); Rancho Solo Dios, Villa Corzo (1503, CZRMA); Cerro Tres Picos, 1 Km de Nueva Independencia, Villaflores (2104, 2105, ECO-SC-M; 970, 973, 974, 975, 975, CZRMA); Ejido Viva Chiapas, Predio San Isidro, Villaflores (1629, CZRMA); Predio El Recuerdo, 13 km W de Tierra y Libertad, Jiquipilas (959, 960, CZRMA).

Heteromys desmarestianus goldmani: Rancho Bélgica, 5.2 Km al NW del Rancho Santa Cruz, La Concordia (390, 391, ECO-SC-M); Finca Santa Cruz, Reserva de la Biosfera El Triunfo, La Concordia (913, 914, 926, ECO-SC-M; 965, 966, 967, 984, CZRMA); Polígono III Custepeques, Campamento El Quetzal, La Concordia (1712, 1748, CZRMA); Predio Bélgica I, La Concordia (977, 978, 1310, CZRMA); El Santuario, 2700 m de Santa Cruz, La Concordia (969, CZRMA); 800 m SE Ejido Unión los Olivos, Mapastepec (1360, 1373, 1407, 1462, 1463, ECO-SC-M); Ejido Pablo Galeana, Siltepec (1875, CZRMA); Ejido Ojo de Agua 5.6 km al SW de Bellavista (1948, 1953, 1955, 1956, 1958, 1968, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, ECO-SC-M); Campamento El Triunfo, Reserva de la

Biosfera El Triunfo, Ángel Albino Corzo (148, 149, 903, 904, 1883, 1884, 1889, ECO-SC-M; 903, 904, CZRMA); Ejido Berriozábal, Barrio Llano Grande, Motozintla (959, 1096, 1094, 1787, CZRMA); Ejido el Águila, Cacahoatan (1629, 1638, 2186, CZRMA); Cerro La Ventana 6.3 km a Tapalapa (3044, 3055, 3057, 3059, 3060, 3061, 3062, 3063, ECO-SC-M); Finca Irlanda; 26 Km por carretera a Nuevo Alemania, Tapachula (1830, 1831, 1832, 1833, 1836, ECO-SC-M).

Apéndice II

Especímenes colectados en diversas localidades de Chiapas. ECO-SC-M = Colección Mastozoológica de El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. *Heteromys desmarestianus desmarestianus*: Ejido Playón de la Gloria, Marqués de Comillas (1873, ECO-SC-M). *Heteromys desmarestianus griseus*: Cerro Tres Picos; 25 km a la comunidad 3 picos, Villaflores (2535, 2536, 2537, 2538, 2539, 2540, 2541, 2542, 2543, 2544, 2545, 2546, 2547, 2548, ECO-SC-M). *Heteromys desmarestianus goldmani*.- Ejido el Águila, camino a Cascada la Sirena, Cacahoatán (2141, 2142, 2143, 2144, 2147, 2148, ECO