

122
Zej



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"PATRONES ZOOGEOGRAFICOS DE LA FAMILIA
HETEROMYIDAE (RODENTIA: Sciureomorpha)"**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

GISSELLE ANNETTE OLIVA VALDES

DIRECTOR DE TESIS: OSCAR SANCHEZ HERRERA



**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVANZADA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
"Patrones Zoogeográficos de la Familia Heteromyidae
(Rodentia: Sciuromorpha)"

realizado por Gisselle Annette Oliva Valdés

con número de cuenta 7835711-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Biól. Oscar Sánchez Herrera

Propietario Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Propietario M. en C. Georgina Santos Barrera

Suplente Biól. Jesús Pacheco Rodríguez

Suplente Dr. Gerardo Ceballos González

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ALEJANDRO MARTINEZ NENA
Coordinador de Licenciatura

DEPARTAMENTO DE BIOLÓGICAS

CONTENIDO

Resumen.....	i
Agradecimientos.....	ii
Introducción.....	1
Los Roedores.....	6
Los Heterómidos.....	6
Descripción general de la Familia Heteromyidae.....	8
Diagnosís.....	8
Características generales.....	8
Hábitos.....	9
Taxonomía.....	10
Distribución general de la familia.....	11
Evolución de la Familia Heteromyidae.....	12
Objetivo general.....	16
Objetivos particulares.....	16
Métodos.....	17
Resultados y Discusión.....	20
Riqueza.....	20
Análisis de franjas latitudinales con respecto a géneros.....	20
Análisis de franjas latitudinales con respecto a especies.....	26
Análisis de cuadrantes con respecto a géneros.....	29
Análisis de cuadrantes con respecto a especies.....	33
Similitud.....	36
Análisis de franjas latitudinales a nivel de géneros.....	36
Análisis de franjas latitudinales a nivel de especies.....	39
Análisis de cuadrantes a nivel de especies.....	44

Análisis Complementarios.....	51
Límites de distribución.....	51
Conclusiones.....	55
Literatura citada.....	59
Anexo I.....	65
Anexo II.....	71
Anexo III.....	74
Anexo IV.....	81

RESUMEN

Los heterómidos son roedores restringidos al Nuevo Mundo y en esta región presentan una amplia distribución desde el sur de Canadá hasta Venezuela. Los hábitats que ocupan abarcan desde regiones tropicales hasta templadas, y alcanzan su mayor diversidad en los hábitats áridos o semiáridos. La familia consta de 64 especies y 6 géneros (*Perognathus*, *Chaetodipus*, *Microdipodops*, *Dipodomys*, *Liomys* y *Heteromys*).

La familia Heteromyidae es probablemente originaria de Norteamérica, pues en el suroeste de Norteamérica y centro de México se concentra el mayor número de especies y géneros, disminuyendo notablemente al sur y al norte del continente. Al analizar los patrones actuales de distribución, considerando franjas y cuadrantes latitudinales de 2 por 2 grados, los factores que explican más la distribución de la familia son la complejidad topográfica de la zona, la historia geológica y la historia ecológica, que han contribuido a la promoción de la especiación.

Alrededor del Eje Volcánico y en el oeste de los Estados Unidos se concentra la mayor riqueza de géneros, asociados a matorrales xerófilos, bosques de pino-encino y selva baja caducifolia. A nivel de especies la mayor riqueza se observó entre los 32° y 36° latitud (32 especies), con una riqueza máxima de 20 especies por cuadrante.

Considerando un límite crítico de similitud de 66% para diferenciar grupos faunísticos se distinguieron 2 grupos. El primero incluye a los géneros *Liomys* y *Heteromys*, y se localiza entre la zona de transición de las regiones Neártica y Neotropical y Centroamérica. El segundo incluye a los géneros *Chaetodipus*, *Dipodomys* y *Microdipodops*, y se localiza entre el suroeste de California y la Gran Cuenca - Sierra Nevada.

AGRADECIMIENTOS

He aquí el claro ejemplo del dicho que dice más vale tarde que nunca no creen ?

Quiero dar un especial agradecimiento al Laboratorio de Ecología y Manejo de Vertebrados del Instituto de Ecología de la UNAM y a su director el Dr. Daniel Piñero D. del cual he recibido siempre apoyo.

Al Dr Gerardo Ceballos jefe de éste laboratorio por sus innumerables enseñanzas entre las que destaca tener siempre una sonrisa ante la vida y porque es un gran amigo.

Es largo mencionar a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Manejo de Vertebrados de los cuales siempre he recibido ayuda y una enorme lista de vivencias a todo nivel.

Al Biól. Oscar Sánchez porque la espera fue larga pero al fin lo logramos y porque siempre tus palabras fueron de aliento en todos estos años, muchas gracias.

Un reconocimiento especial por su gran amistad y el cariño que siento por ellos son Chucho y Cuah de los cuales siempre tengo atenciones, enseñanzas y cariño.

A mis amigos: Arturito porque sé que siempre contaré con él, a Silvia M. por ser una gran amiga, a Rocio por saber disfrutar de la vida, Aimeé y Angeles, gracias por el apoyo incondicional, a Lumali, Winty, Claudia y Malú por las amenas platicas, a Luis Arturo, Iván A., Lalo, Gerardo C., César L. (los guacamayitos), Osiris, Heliot, a Gerardo Bátiz por la buena música y por querer a Gaby, a Lupita porque a pesar de todo la amistad sigue, a mis amiguitos del Lab. del Dr. Bojórquez y a todos los que faltaron, gracias por estar conmigo en todos los momentos de este pequeño y gran instante que compartimos.

Es un gran orgullo para mí contar con la amistad de los miembros que formaron parte de éste comité, a los cuales les doy las gracias y mi infinito agradecimiento por sus enseñanzas y comentarios.

Biól. Oscar Sánchez Herrera; Dr. Rodrigo Medellín Legorreta; M. en C. Georgina Santos Barrera; Biól. Jesús Pacheco Rodríguez; Dr. Gerardo Ceballos González

A LA MEMORIA DE MI TIO PATRICIO

A Valeria mi mamá, porque admiro su fortaleza y por ser paciente en esta espera.

A Guido mi padre, que me ha enseñado a ver la vida con optimismo y alegría.

A Gaby que ha sido mi hermana, amiga y compañera siempre y por ese gran espíritu humanitario que siempre he admirado.

*Toma, pues, hoy las flores
que los jardines brindan a tú frente:
antes que triste llores
engaños y dolores,
disfruta los placeres del presente.*

Nezahualcóyoil

Mario Arturo

Por tu inmenso amor

INTRODUCCIÓN

Las especies animales se distribuyen sobre la superficie de la Tierra ocupando una extensión mayor o menor, en función de las correlaciones entre sus atributos biológicos y las características físicas y biológicas de la superficie de la tierra tales como la latitud, altitud, aridez, etc. Estos son factores que limitan la distribución y dan evidencias de las adaptaciones de los organismos. Así la distribución de los organismos no es uniforme ni al azar, sino que está en función de factores tales como los ecológicos, geomorfológicos, climáticos, filogenéticos y los relacionados con la geología histórica (Vaughan, 1972; Halffter, 1964; Ceballos y Galindo, 1984; Brown, 1988).

El análisis de los patrones de distribución de las especies es importante desde diferentes enfoques: ha sido útil para la identificación de zonas que concentran especies endémicas de grupos taxonómicos diversos, sobre las cuales se han propuesto regionalizaciones bióticas (e.g., Smith, 1960), se ha utilizado como indicador de historias evolutivas y biogeográficas de esos grupos (Ceballos y Rodríguez, 1993) y como herramienta de gran relevancia para la detección de áreas prioritarias para la conservación (Sebdég, 1994; Ceballos y Brown, 1993).

La disciplina que estudia la distribución geográfica de los organismos tanto en el espacio como en el tiempo se denomina Biogeografía. Además de describir los patrones de distribución actuales, la Biogeografía intenta explicar y comprender las causas que los produjeron. En años recientes la biogeografía ha experimentado avances notables, sobre todo con la incorporación de criterios filogenéticos, tratando de consolidar la interpretación histórica de los patrones geográficos observados, sin embargo, este no ha sido un proceso libre de controversia (Darlington, 1957; Simpson, 1964; Llorente y Espinosa, 1991; Espinosa y Llorente, 1993).

En el pasado, y en una concepción fundamentalmente estática, el estudio de la distribución general de los animales en la biosfera condujo, a fines del siglo XIX, a establecer regiones zoogeográficas para los diferentes grupos de animales. Uno de los primeros en proponer modelos fue Philip Luthley Selater (1858), quién se basó en la distribución de familias

de aves, definiendo 6 regiones para éstas, posteriormente Alfred Russell Wallace (1876) basándose en los estudios de Sclater, dividió el planeta en regiones zoogeográficas utilizando además distribución de los mamíferos.

De acuerdo con el esquema de Wallace, en general válido, se reconocen dos grandes Regiones Zoogeográficas para América, conocidas como **Neártica** (al Norte); a esta área pertenece casi todo el Nuevo Mundo al norte de las regiones tropicales de México, y contiene ambientes que van desde los bosques semitropicales espinosos hasta la tundra ártica; y **Neotropical** (al Sur), la cual exhibe una gran diversidad climática y biótica, y comprende todo el Nuevo Mundo a partir de las áreas tropicales de México hacia el sur. Gran parte del área es tropical o subtropical y existen grandes extensiones cubiertas por bosques tropicales lluviosos perennifolios (Vaughan, 1988). Asumiendo la validez de la regionalización general del Mundo, se suele argüir que, además de la complejidad fisiográfica del país, parte de la riqueza biótica de México se debe a la confluencia de las Regiones Neártica y Neotropical, dado que en nuestro país se encuentran y sobrelapan fauna y flora de áreas tropicales y templadas que coexisten en nuestro territorio (Darlington, 1957).

El área de sobrelapamiento de fauna mastozoológica entre las dos regiones se ha denominado Zona de Transición Centro Americana-Mexicana. Esta zona comprende la porción central del territorio mexicano, el cual tiene una posición intermedia en esta zona lo que, aunado a los complejos rasgos geográficos que presenta y a la presencia de numerosas especies endémicas, le da una riqueza faunística aún mayor. Las características particulares, de esa riqueza han despertado un gran interés zoogeográfico y fitogeográfico (Halffter, 1964; Darlington, 1957; Leopold, 1982). La historia geológica de la región involucra la formación en el Plioceno-Mioceno de un puente terrestre centroamericano; este puente unió a América del Norte con América del Sur y permitió un flujo bidireccional de biotas donde mientras algunas de las especies o sus ancestros inmediatos se vieron restringidos por factores de carácter ecológico, climático y topográfico, otras vieron favorecido su paso (Simpson, 1950, Halffter, 1964; Keast, 1972, Savage, 1974; Pielou, 1979; Brown y Gibson, 1983).

Con respecto a la regionalización faunística del Continente a mayor detalle, Allen (1892), Dice (1923), Merriam (1898), y Ryan (1963), estudiaron los patrones generales de distribución de los grandes grupos de vertebrados en Norteamérica, definiendo áreas de composición faunística peculiar llamadas "zonas de vida", y "provincias bióticas", las cuales fueron establecidas a través de métodos no cuantitativos, principalmente con base en zonas de endemismo (Dice, 1943; Griscom, 1924; Goldman y Moore, 1945; Blair, 1950; Kendeigh, 1954; Ryan, 1963). Estos conceptos fueron fuertemente debatidos, puesto que la mayoría de los trabajos se basaron en comparaciones "estimativas" ("no objetivas") del contenido mastofaunístico o herpetofaunístico actual de áreas geográficas, a fin de establecer "provincias bióticas" y "zonas de vida" que pudieran resultar válidas a niveles más generales.

Para Norteamérica (excepto México) se propusieron provincias mastozoológicas derivadas de un análisis cuantitativo (Hagmeier y Stults, 1964), cuyos métodos fueron posteriormente revisados y modificados por Hagmeier (1966). A pesar de que estas tentativas resultaron demasiado optimistas, ello no canceló la necesidad de emplear métodos cada vez más precisos para el análisis de los patrones generales de distribución, aún si sólo se persigue describir patrones de distribución actuales, como los métodos numéricos que con anterioridad utilizó Webb (1950) para el establecimiento de áreas faunísticas en Texas y Oklahoma.

Simpson (1964) analizó la densidad de especies de mamíferos por cuadrantes en Norte y Centroamérica con un sistema de cuadrícula; encontrando que la riqueza por cuadrante aumenta cuando la latitud disminuye. Este estudio fue complementado posteriormente por Wilson (1974), quién señaló que dicho incremento se debía principalmente a los murciélagos, puesto que el número de especies de los demás mamíferos disminuye al aproximarse el observador a las zonas tropicales.

Rappoport (1975), describió los patrones biogeográficos generales de los mamíferos de Norteamérica a través del estudio de las áreas de distribución, basado en el reparto de áreas de especies y subespecies. Este sistema es aplicable para otros grupos de especies a través de la identificación de las funciones de las barreras y corredores biológicos, los cuales miden el grado

de filtrabilidad de los taxa. Asimismo definió, en función de ello, las consecuencias de las alteraciones del equilibrio ecológico sobre la supervivencia de las especies en una región.

También se han realizado distintos estudios biogeográficos y taxonómicos sobre mamíferos mexicanos, aunque éstos son aún insuficientes. Dichos trabajos han sido utilizados en múltiples estudios sobre los patrones biogeográficos de América.

Un importante estudio realizado por Ramírez-Pulido y Müdespacher (1987), analizó el desarrollo de los trabajos mastozoológicos en nuestro país señalando la distribución de especies y géneros en el territorio nacional, haciendo énfasis en los taxa endémicos y definiendo las provincias zoogeográficas para la mastofauna Mexicana (Ceballos y Navarro, 1991).

Diversos estudios han sido muy útiles para interpretar los patrones geográficos, como los realizados sobre la ecología de heterómidos tropicales en Venezuela, Panamá, Costa Rica y México sobre los géneros *Liomys* y *Heteromys*; otros sobre el ámbito hogareño y ecología de heterómidos y otros roedores de los desiertos en Norteamérica (Rood y Test, 1965; Fleming, 1970; Schroeder, 1971; 1974a; 1974b; Maza et al., 1973; Brown 1979; 1985; 1989; Ceballos, 1989; Sánchez-Cordero, 1980; 1985), uno de los más importantes es el realizado por Schmidly et al. (1993), en el que se tratan los aspectos históricos de la biogeografía de los heterómidos, señalando que ésta familia zoológica habita en 5 grandes áreas, 1) noreste de la región Neotropical 2) las Grandes Planicies de Norteamérica 3) el área conocida como Great Basin 4) los Desiertos del sureste de los Estados Unidos y 5) California en Norteamérica. Estas regiones tienen una alta riqueza en comunidades de heterómidos modernos y representan muy probablemente los centros de evolución de los Heterómidos. Cada una de estas áreas está caracterizada por diferentes historias geológicas y por diferentes tipos de habitats, los cuales responden a diferentes cambios climáticos y de nivel del mar que ocurrieron durante el Terciario tardío y períodos del Cuaternario. Schmidly et al. (1993) presentan de manera detallada los efectos de los eventos geológicos y los cambios de clima y nivel del mar en la distribución de los heterómidos para cada una de las áreas.

Acercas de las familias más cercanas filogenéticamente a los heterómidos (Familias Sciuridae y Geomyidae) Oñate y Hernández realizaron, respectivamente, en 1989, dos trabajos

donde se intenta dar una interpretación zoogeográfica de los patrones de distribución. Las conclusiones a las que llegan, expresan los patrones generales de distribución en cada uno de los casos, las correlaciones existentes entre la vegetación, topografía y geología y la historia evolutiva y geológica del área que ocupan, estos dos autores coinciden en que al momento de comparar sus respectivos orígenes en el tiempo geológico, hábitos y formas de distribución, existen grandes diferencias entre las tres familias referidas.

Con respecto a las cualidades biogeográficas de los roedores, en particular para el caso de los heterómidos, lo disperso de la información sobre su distribución geográfica y lo escaso de los datos que se refieren a las relaciones filogenéticas al interior de la familia no habían permitido abordar un análisis biogeográfico integral y profundo que permitiera evaluar su posible uso como indicadores.

Es por esto que Genoways (1993) realizó un análisis de tipo biogeográfico, aunque no cuantitativo sobre los heterómidos, haciendo una recopilación de la información sobre distribución, filogenia y otros aspectos, tratando de integrar así la información existente que había permanecido dispersa.

En cualquier caso, en tanto se acumula más y mejor información sobre la filogenia detallada dentro de los heterómidos, se estimó que un análisis biogeográfico de naturaleza cuantitativa, aún si fuera de tipo principalmente descriptivo, permitiría, al menos, establecer los patrones generales actuales de distribución, y sus posibles conexiones con los principales rasgos del ambiente actual y de la historia de las áreas.

Los Roedores

Mundialmente los roedores incluyen más de una tercera parte de los géneros actuales de mamíferos (Cockrum, 1962; Walker, 1964; Vaughan, 1972), puesto que cuentan con 29 familias, 443 géneros y 2021 especies (Wilson y Reeder, 1993). Este grupo ha sido objeto de una gran cantidad de estudios taxonómicos y de distribución, tanto a nivel macrogeográfico como microgeográfico. Se puede afirmar que el conocimiento alcanzado sobre el grupo, específicamente en América del Norte y en menor grado en Centroamérica y América del Sur, es bueno en términos comparativos con respecto a otras especies de mamíferos, lo que facilita así el análisis más detallado de sus patrones de distribución (Hall, 1981; Ramírez-Pulido y Müdspacher, 1987).

En México existen 449 especies de mamíferos terrestres, de los cuales el orden más diverso y abundante es el de los roedores (Rodentia), con al menos 220 especies lo que correspondería a un 49% aproximadamente de la mastofauna terrestre del país. (Ceballos y Navarro, 1991; Wilson y Reeder 1993).

Así, los roedores suelen ser un grupo de mamíferos que provee importantes indicios acerca de los rasgos biogeográficos y de historia, especialmente en cuanto a los eventos ocurridos durante el Pleistoceno hasta la actualidad, por su gran diversificación, sus complejos patrones evolutivos, diferentes soluciones morfológicas ante los mismos problemas funcionales, intrincados sistemas de distribución de recursos y adaptaciones muy afinadas para ajustarse a ambientes tan extremos como los de las regiones árticas y desérticas.

Los Heterómidos

Dentro del orden Rodentia se encuentra la familia Heteromyidae, grupo de roedores americanos que incluye a las especies mejor adaptadas para la vida en ambientes áridos y desiertos, aunque también a otras cuya distribución abarca desde regiones tropicales hasta templadas.

Anteriormente los heterómidos habían sido divididos en 5 géneros y 70 especies. Sin embargo, para la década de 1980-1990 se consideraron válidos 6 géneros y 56 especies, arreglo taxonómico que permanece hasta la fecha (Cuadro, 1). La familia se distribuye desde el suroeste de Canadá y el oeste de Estados Unidos, hasta el norte de América del Sur, abarcando Ecuador, Colombia y Venezuela (Walker, 1964; Genoways, 1973; Honacki, 1982; Vaughan, 1988; Rogers, 1989; Genoways y Brown, 1993).

A esta familia pertenecen los ratones espinosos de abazones del género **Liomys**, que junto con el género **Heteromys** conforman la subfamilia Heteromyinae (Genoways, 1973; Hall, 1981). Los géneros **Dipodomys** y **Microdipodops** pertenecen a la subfamilia Dipodominae (ratas y ratones canguro; Rogers, 1989); y a la subfamilia Perognathinae corresponden los géneros **Chaetodipus** y **Perognathus** (ratones de abazones; Honacki, 1982; Rogers, 1989; Genoways, 1993).

Es importante también señalar que la familia Heteromyidae, en cuanto a sus relaciones de parentesco, tiene una estrecha relación con los geómidos (tuzas de abazones) dentro de los grupos vivientes (Genoways y Brown, 1993).

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA FAMILIA HETEROMYIDAE

DIAGNOSIS

Los heterómidos son roedores que poseen un arco cigomático esbelto, huesos nasales angostos e incisivos superiores delgados. Su fórmula dental es $I\ 1/1, C\ 0/0, Pm\ 1/1, M\ 3/3 = 20$; los dientes molariformes, que crecen de manera continua, tienen un patrón de corona muy simplificado, parecido al de las tuzas de abazones (Geomyidae) con las que los heterómidos están íntimamente emparentados (Vaughan, 1988). La cola es larga y peluda; la pata trasera es larga y angosta; el báculo está presente y es simple (Anderson y Jones, 1984).

CARACTERÍSTICAS GENERALES

Anatómicamente la familia Heteromyidae se caracteriza, entre otras cosas, por la presencia de abazones, que son pliegues de piel en forma de bolsas localizadas en las mejillas, recubiertos de pelaje y abiertos al exterior, que estos roedores emplean para transportar semillas.

El pelaje varía de suave y sedoso a espinoso y áspero, y la coloración también es variable desde el gris negruzco hasta casi blanco. Frecuentemente se asemejan al color del sustrato donde viven (Benson, 1933). La longitud total puede ser de 100 a 365 mm y la cola mide de 45 a 220 mm. Aún dentro del propio grupo de los heterómidos presentan variaciones amplias; por ejemplo, algunas especies presentan una pobre especialización para saltar (*Liomys* y *Heteromys*), mientras que otras tienen las extremidades muy especializadas para la locomoción saltatoria (*Dipodomys* y *Microdipodops*). En los grupos de roedores tropicales la bula timpánica se encuentra escasamente inflada (*Liomys* y *Heteromys*), mientras que en otros, relacionados con ambientes desérticos la bula se encuentra extremadamente inflada (*Dipodomys* y *Microdipodops*). Ciertas especies presentan incisivos con un surco longitudinal (*Perognathus*, *Chaerodipus*, *Microdipodops* y *Dipodomys*), en tanto que otras carecen de él (*Heteromys* y *Liomys*). La cola de *Dipodomys* es larga y termina en un mechón, mientras que en *Microdipodops* el pelo es más espeso en su parte media. En todos los

casos, las patas anteriores son usadas para manipular alimento (Vaughan, 1988; Genoways y Brown, 1993).

En particular las ratas canguro (*Dipodomys*) poseen características importantes y radicales, que quizá evolucionaron ante limitaciones asociadas con las condiciones desérticas o semidesérticas, como ocurre con las bulas timpánicas voluminosas y el tamaño agrandado de las extremidades posteriores que favorecen la capacidad de salto (Vaughan, 1988). Es notable que las especies menos modificadas con respecto al prototipo de un roedor común (*Heteromys* y *Liomys*) habitan en sitios con condiciones ambientales menos extremas.

HÁBITOS

Los heterómidos son roedores principalmente nocturnos, que hacen sus madrigueras en suelos arenosos ó rocosos, ó bajo los árboles y arbustos. Se alimentan principalmente de semillas y de otras partes vegetales, aunque ocasionalmente pueden consumir animales o sus restos (Hall, 1946). Usualmente transportan los alimentos en los abazones y los almacenan en sus madrigueras.

La locomoción es básicamente cuadrúpeda en *Liomys*, *Heteromys*, *Chaetodipus* y *Perognathus*, pero estos roedores pueden asumir una posición bípeda cuando se alimentan (Bartholomew y Cary, 1954); a su vez *Dipodomys* y *Microdipodops* tienen locomoción principalmente bípeda, y utilizan la cola para balancearse (Bartholomew y Caswel, 1951).

Una de las adaptaciones de los heterómidos, notoria en las especies desérticas, es la capacidad de sobrevivir por largos períodos alimentándose solamente de semillas, sin consumir agua en forma directa. Esto obedece a que el metabolismo de las grasas es muy completo y produce cantidades significativas de agua de origen fisiológico, que es incorporado eficientemente a los procesos corporales, que incluyen una excreción de orina concentrada, lo que implica el reciclamiento de buena parte de esa agua. Esta adaptación es bien conocida por ejemplo en las especies de ratas canguro *Dipodomys* y ratones de abazones *Perognathus* (Vaughan, 1988).

TAXONOMÍA

Se realizó una revisión de las principales publicaciones al respecto. Walker (1975); Hall (1981); Honacki (1982); Ramírez-Pulido, et al. (1983); Rogers (1989); Patton (1993) y Genoways y Brown (1993) referentes a Norteamérica, Centroamérica y América del Sur. De acuerdo con la clasificación actualmente aceptada la familia consta de seis Géneros y 56 Especies, como sigue:

Familia Heteromyidae

Subfamilia Perognathinae

Género <u>Perognathus</u>	(9 especies)
Género <u>Chaetodipus</u>	(14 especies)

Subfamilia Dipodomysinae

Género <u>Dipodomys</u>	(20 especies)
Género <u>Microdipodops</u>	(2 especies)

Subfamilia Heteromyinae

Género <u>Heteromys</u>	(6 especies)
Género <u>Liomys</u>	(5 especies)

DISTRIBUCIÓN GENERAL DE LA FAMILIA

La familia Heteromyidae se distribuye latitudinalmente desde los 4° hasta los 56° latitud norte y de los 74° a los 126° longitud oeste, comprendiendo tanto parte de la región Neártica como de la Neotropical.

Los Heteromyidae se distribuyen en todas las llamadas "ecoregiones dominantes" de Norteamérica, aunque se encuentran marginalmente en la ecoregión polar, la que comprende la tundra ártica, las tierras subárticas y los bosques boreales del norte de Canadá y Alaska (Crowley, 1967). Se encuentran representantes de la familia en el norte de Columbia Británica y Saskatchewan y en ecoregiones de clima húmedo. En el este, los heterómidos se encuentran limitados por el Río Mississippi extendiendo su área hasta Minnesota, Iowa, el este de Kansas, Oklahoma y el centro de Louisiana. Hacia el sur se encuentran en la ecoregión tropical húmeda que abarca en general a Centro América, y la costa norte de América del Sur, en Colombia, Ecuador y Venezuela (Schmidly et al., 1993).

EVOLUCIÓN DE LA FAMILIA HETEROMYIDAE

El incremento de la aridez en Norteamérica parece ser un evento correlacionado con la historia evolutiva de los Heterómidos (Genoways y Brown, 1993).

Durante el Eoceno en Norteamérica se presentó un clima húmedo, con vegetación comparativamente exuberante y más o menos homogénea, pero una elevación de las masas terrestres en el Oligoceno dio origen a la formación de planicies con regímenes climáticos menos húmedos. La formación de montañas en el Mioceno incrementó la aridez, particularmente en el Oeste de Norteamérica y, aunque las glaciaciones del Pleistoceno impusieron un patrón alternante de condiciones húmedas y áridas, persistió la tendencia general a la formación de desiertos (Wood, 1935; Wahlert, 1985).

De acuerdo con las revisiones paleontológicas y otras basadas en análisis inmunológicos y aloenzimáticos, el fósil analizado para heterómidos más antiguo pertenece al género Heliscomys y se remonta al Oligoceno Inferior (hace 35 millones de años). Actualmente se piensa que durante ese tiempo los heterómidos se separaron en dos grupos troncales: una rama dio origen a la presente subfamilia Heteromyinae mientras que la otra dio origen, más tarde, a los otros géneros. En la primera línea, se presume que Liomys y Heteromys se separaron en el Mioceno (Wood, 1935; Genoways, 1973; Eisenberg, 1963) y al mismo tiempo, en la otra rama se originaron las subfamilias Dipodomysinae y Perognathinae (Wahlert, 1985; Fig. 1a). Los Perognathinae se separaron en el Plioceno para dar origen posteriormente a los clados representados por Perognathus y Chaetodipus (Eisenberg, 1963; Anderson y Jones, 1984; Rogers, 1989; Fig. 1a).

Microdipodops se habría separado de los Perognathinae en el Mioceno tardío (Wood, 1935; O'Farrel, 1974). Por su parte, la subfamilia Dipodomysinae posiblemente inició su radiación en el Plioceno tardío (Wood, 1935; Hall, 1981; Anderson y Jones, 1984; Fig. 1a y 1b).

La subfamilia Heteromyinae (*Liomys* y *Heteromys*), es la más diferenciada y se considera el grupo hermano de las subfamilias Perognathinae y Dipodominae (Fig. 1a y Fig. 1b.), ya que presenta una evolución histórica independiente de otras subfamilias. Dentro de este linaje, los géneros son morfológicamente similares.

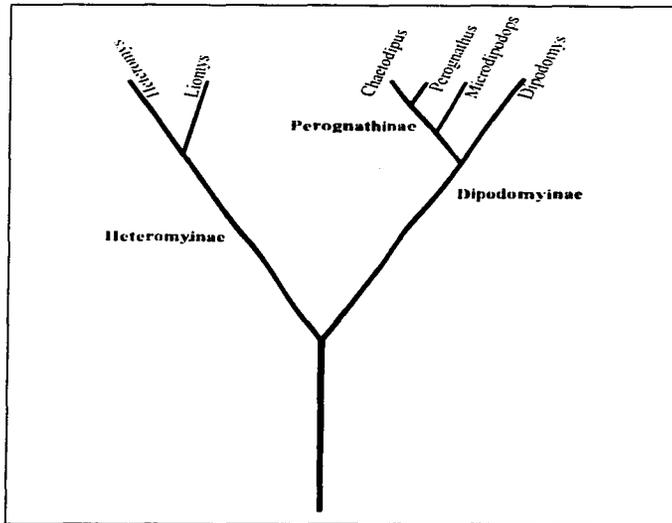


Figura 1a

Relaciones filogenéticas de la familia Heteromyidae
 (Wood, 1935; Eisenberg, 1963; Anderson y Jones, 1974;
 Genoways, 1973; O'Farrell, 1974; Rogers, 1990; Hall, 1981; Wahlert, 1985).

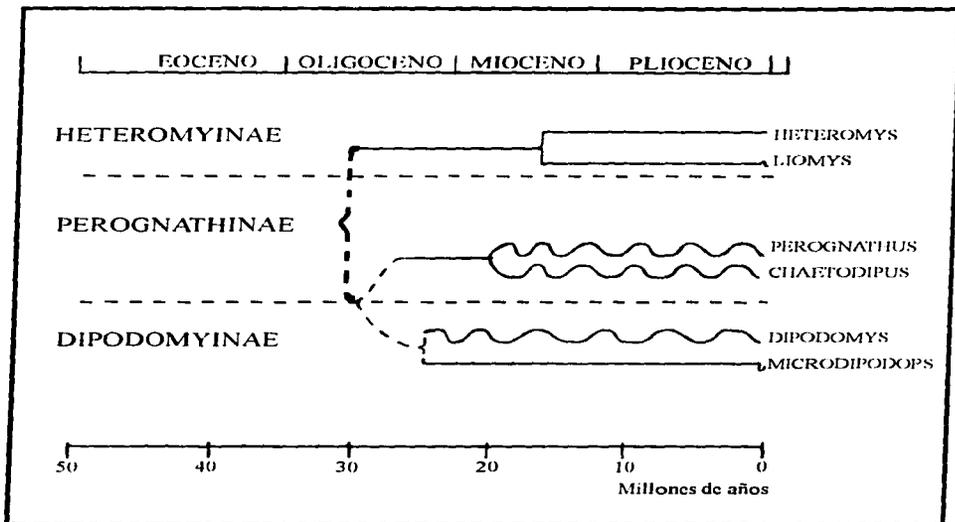


Figura 1b

Filogenia de la familia Heteromyidae.

Las líneas sólidas indican posibles afinidades en relación al registro fósil.

Las líneas curvas indican nuevas afinidades.

(Hafner, 1982)

Los Perognathinae (Perognathus y Chaetodipus), han conservado características únicas que los diferencian de los demás géneros, en la Figura 1a. se observa que Perognathus y Chaetodipus se encuentran cercanamente relacionados con Microdipodops, a pesar de que en la clasificación más frecuentemente utilizada siempre se ha asociado a este último género con Dipodomys, dentro de la subfamilia Dipodomysinae (Fig. 1b).

Algunos estudios moleculares indican que la divergencia entre los heterómidos y los geómidos ocurrió en el Eoceno temprano, (Hafner y Hafner, 1982) y la radiación de éstos en el Oligoceno temprano. De acuerdo con estos estudios, los heterómidos están comprendidos en tres líneas o linajes (incluyendo 6 géneros), que divergieron en el Oligoceno.

En resumen, los hallazgos geográfico-climático-vegetacionales están estrechamente ligados con la filogenia propuesta para el grupo Heteromyidae y dado que las ideas que se presentan en este trabajo son descriptivas de la situación actual, y las reconstrucciones de la historia evolutiva son prospectivas; una vez que se conozca mejor la evolución del grupo, sería deseable aplicar un enfoque cladístico al problema.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo principal de este trabajo es analizar, con un enfoque principalmente cuantitativo, los patrones actuales de distribución geográfica de la Familia Heteromyidae, explorar sus correlaciones con los rasgos actuales del ambiente y examinar algunas de las hipótesis existentes sobre los procesos involucrados.

OBJETIVOS PARTICULARES

Reconocer, por franjas latitudinales y cuadrantes, los patrones de riqueza específica en la Familia Heteromyidae, así como las relaciones de éstos con la latitud y con otros rasgos mayores del ambiente.

Reconocer, por franjas latitudinales y por cuadrantes, los patrones de similitud que pudieran definir unidades faunísticas actuales, en cuanto a su composición taxonómica de heterómidos, y buscar las posibles relaciones de estos patrones con su entorno.

Comparar los patrones encontrados con la información filogenética disponible y con datos de la historia geológica, para tratar de identificar posibles agentes geológico-históricos, determinantes de los patrones geográficos observados actualmente en la familia.

MÉTODOS

Los géneros y especies de la familia se reconocieron de acuerdo con los mapas y registros de Walker (1975); Hall (1981); Honacki (1982); Rogers (1989) Genoways (1993) y Wilson & Reeder (1993) considerando 6 géneros y 56 especies, así como el arreglo taxonómico, la determinación de las áreas aproximadas de distribución de los géneros y especies y los límites latitudinales de la Familia Heteromyidae.

Se elaboró un mapa de referencia, en el cual se establecieron **franjas** latitudinales de dos grados de amplitud, registrando en éstas la presencia o ausencia, primero de los géneros y en una segunda etapa, de las especies. Se construyó una matriz básica de datos que incluyó la presencia-ausencia de géneros y especies en cada franja, para estar en condiciones de comparar el parecido faunístico de cada franja latitudinal contra todas las demás.

Se elaboraron gráficas, con el número de especies y géneros, que se encuentran entre las latitudes que definen las franjas, para observar la variación de la riqueza faunística con respecto al gradiente norte-sur.

Partiendo del concepto de que los patrones de distribución actuales responden a la historia de los taxa y de las áreas, se analizaron las relaciones entre las faunas propias de cada una de las unidades de comparación (franjas).

Para establecer los parecidos faunísticos a nivel de especie entre franjas latitudinales, basándose en Sánchez y López (1988) y para hacer comparables los resultados de este trabajo con los de Hernández (1989) y Oñate (1989), se utilizó el índice de Simpson (Udvardy, 1969; Sánchez y López, 1988), calculándolo con la siguiente fórmula:

$$S = 100 \times A/B$$

A = Número de taxa compartidos

B = Número de taxa en la fauna de menor tamaño

Con la matriz básica de datos calculados, y a través de los valores obtenidos con el índice de Simpson, se elaboró un dendrograma para establecer y agrupar las franjas más afines en cuanto a las especies que contienen, siguiendo la técnica de ligamiento completo ponderado; la validez del dendrograma obtenido para la similitud de especies entre las franjas se analizó por medio del índice de correlación de Pearson (Crisci y López, 1983).

Para interpretar el dendrograma y establecer las relaciones de semejanza entre los grupos de faunas locales, se consideró un valor de 66.6 % como valor crítico de referencia, estableciendo como grupos válidos a aquellos que alcanzaran un valor de similitud menor a 66.6 % en el dendrograma, y descartando como grupos significativos aquellos que se unieran en valores mayores a dicho punto crítico (Sánchez y López, 1988). Se asumió mayor confiabilidad para los grupos que se encontraron reconocibles hacia el cero de la escala.

Por otra parte en adición a los análisis por franjas latitudinales, en un mapa de Norte y Centroamérica con una cuadrícula de referencia, dividida en áreas o cuadrantes de 2 grados por 2 grados, se analizó también la distribución de los géneros y las especies. Los cuadrantes se tomaron como unidades de trabajo individuales, identificando qué especies y géneros se encuentran en cada uno de ellos.

Se comparó el contenido específico de cada cuadrante contra los restantes, también mediante el índice de Simpson, obteniéndose a partir de estos valores porcentuales de similitud, una matriz triangular para géneros y una para especies, respectivamente. Los valores de la matriz se analizaron a través de técnicas de agrupamiento.

Al interpretar los dendrogramas, siendo 100% el valor máximo posible de similitud entre cuadrantes, se procedió a ubicar en la escala un valor crítico de referencia (equivalente a 66.6%, por las razones que antes se expusieron) considerándose como grupos de unidades válidos aquellos entre 66.6 % y cero.

Esta información se utilizó para reconocer cuadrantes que se constituyen en grupos faunísticos reconocibles, localizando así las áreas que tienen faunas afines de heterómidos y, además, a las que son claramente diferentes. Los grupos de cuadrantes obtenidos del

dendrograma por especies se proyectaron en un mapa, para visualizar la ubicación geográfica de los grupos definidos con la técnica numérica.

Para el caso de las especies, de esa misma matriz triangular la cual se analizó antes con la técnica multivariada de análisis de agrupamientos por ligamiento promedio ponderado (Crisci y López, 1983) también se obtuvo el promedio de similitud de cada cuadrante con respecto a los demás, para disponer de otro dato comparativo acerca de cuáles cuadrantes resultaban más diferenciados. El procedimiento que se siguió fue sumar los valores de similitud de cada uno de los cuadrantes con respecto a los restantes y la suma se dividió entre el número (total) de cuadrantes con los que se comparó.

Como complemento de los análisis anteriores, también se trazaron los límites de la distribución geográfica conocida para cada especie en un mapa y se analizaron los patrones resultantes de la sobreposición, buscando las posibles correlaciones de los mismos con rasgos del ambiente actual, cotejando con información geológica y vegetación de la región, así como con la historia filogenética del grupo.

También se elaboraron, para los géneros, los cladogramas correspondientes, para hacer una evaluación geográfica de la hipótesis filogenética vigente (Genoways y Brown, 1993) proyectando en un mapa las áreas de distribución de cada uno de los géneros.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

RIQUEZA

Análisis de Franjas Latitudinales con respecto a Géneros

Aunque no es muy contrastante con el resto, la máxima riqueza de géneros por franjas latitudinales se encuentra entre los 16° y los 24° de latitud norte, con un total de cinco géneros (*Perognathus*, *Chaerodipus*, *Dipodomys*, *Liomys*, y *Heteromys*). Secundariamente, existen otras franjas con mayor riqueza de los 24° a los 48°, con un total de cuatro géneros, y se observa un decremento en la riqueza tanto hacia el norte como hacia el sur de dichas franjas (Figura 2), quedando hacia el norte un sólo género (*Perognathus*) y dos hacia el sur (*Liomys* y *Heteromys*). (Cuadro 3; Fig. 2; Anexo II).

La mayor riqueza de géneros, que se presenta entre los 16° y los 24° latitud norte, probablemente se debe a que en estas franjas se produce una zona de profunda mezcla y riqueza de floras y tipos de vegetación, y en consecuencia, de faunas. Esta es la zona de Transición Centroamericana-Mexicana, con características físicas y biológicas muy particulares (entre otras, relieve complejo, y varios tipos de vegetación interdigitados); los tipos de vegetación que predominan allí son variados: matorral xerófilo, bosque de pino encino, selva baja caducifolia y selva alta (Darlington, 1957; Genoways y Brown, 1993). (Fig. 2; Cuadro 1).

En general, la riqueza de los mamíferos (exceptuando a los murciélagos) disminuye al aproximarse a las zonas tropicales (Wilson, 1974), hecho que podemos notar para los géneros de la familia Heteromyidae. Por otra parte, también se observa una drástica disminución hacia el extremo norte, que puede deberse a que los bosques boreales no son, aparentemente, un hábitat propicio para los heterómidos; de hecho no se presentan registros de heterómidos en el confín del continente (Fig. 2).

El género que presenta mayor amplitud latitudinal es Perognathus (de los 16 a los 56° N), probablemente esto obedece a su amplia tolerancia a diferentes tipos de suelo y vegetación (Genoways y Brown, 1993). Su ámbito geográfico incluye áreas con matorral xerófilo espinoso, pastizal, selva baja caducifolia; y algunos bosques de pino y encino, al menos en México (Cuadro 1).

CUADRO 1

MEDIDAS SOMATICAS, TAMAÑO DE LAS BULAS Y PRESENCIA EN DIVERSOS TIPOS DE VEGETACION DE ESPECIES DE LA FAMILIA HETEROMYIDAE

ESPECIES	LONG. TOTAL EN mm	COLA VERTEBRA EN mm	LONG. PATA EN mm	BULA TIMPANICA					TIPO DE VEGETACION									
				MG	G	MP	P	M	MD	MEP	SBC	CSBP	BM	PRE	SA	BPE		
<i>Dipodomys spectabilis</i>	310-349	180-208	47-51		x					x	x					x		
<i>Dipodomys californicus</i>	298-365	100-122	34-58		x					x								
<i>Dipodomys nelsoni</i>	310-330	177-204	45-50		x					x	x							
<i>Dipodomys elator</i>	317-000	196-000	46-00		x						x					x		
<i>Dipodomys philipsii</i>	230-304	149-192	36-45		x						x	x						x
<i>Dipodomys merriami</i>	234-259	135-161	36-41		x						x	x		x		x		
<i>Dipodomys insularis</i>	249-000	146-000	39.6-00		x						x							
<i>Dipodomys margaritae</i>	240-000	149-000	38.2-00		x						x							
<i>Dipodomys nitratoides</i>	211-253	120-152	33-37		x						x							
<i>Dipodomys deserti</i>	305-377	180-215	50-58		x						x		x			x		
<i>Liomys irroratus</i>	194-300	95-169	22-36								x	x	x					x
<i>Liomys pictus</i>	183-294	91-168	22-36								x		x					x
<i>Liomys spectabilis</i>	242-260	122-142	29.5-32								x		x					x
<i>Liomys salvini</i>	185-272	81-155	22-32										x					x
<i>Liomys adspersus</i>	222-285	107-148	26-34															x
<i>Heteromys desmarestianus</i>	255-345	130-190	31-42			x							x					x
<i>Heteromys goldmani</i>	300-350	170-201	35-41			x												x
<i>Heteromys nigricaudatus</i>	283-000	153-000	36.5-00			x												x
<i>Heteromys nelsoni</i>	356-000	195-000	43.5-00			x												x
<i>Heteromys oresterus</i>	340-000	174-000	40-00			x												x
<i>Heteromys lepturus</i>	340-000	191-000	39-00			x												x
<i>Heteromys temporalis</i>	320-000	180-000	37-00			x												x
<i>Heteromys gaumeri</i>	295-300	160-166	34-35			x						x						x
<i>Heteromys longicaudatus</i>	295-000	170-000	37-00			x												x
<i>Heteromys australis</i>	240-260	120-133	31-33.5			x												x
<i>Heteromys anomalus</i>	255-345	130-190	42-00			x												

MD Matorral Desértico
 MEP Matorral Espinoso y Pastizal
 SBC Selva Baja Caducifolia
 CSBP Cinturón Seco con Bosque de Pino
 BM Bosque Mesófilo
 PRE Pradera y Estepa
 SA Selva Alta
 BPE Bosque Pino-Encino

CUADRO 3

DISTRIBUCION LATITUDINAL DE GENEROS Y ESPECIES DE HETEROMIDOS
(Basado en Walker, 1975; Hall, 1981; Honacki, 1982; Genoways 1993).

24

TAXA	LIMITE GENERO	LIMITE ESPECIE
<i>Perognathus</i>	16° 56'	
<i>P. fasciatus</i>		36° 56'
<i>P. flavescens</i>		28° 48'
<i>P. parvus</i>		32° 52'
<i>P. amoena</i>		32° 36'
<i>P. flavus</i>		16° 44'
<i>P. longimembris</i>		28° 44'
<i>P. amplius</i>		28° 40'
<i>P. inornatus</i>		32° 44'
<i>P. memami</i>		20° 36'
<i>Chaetodipus</i>	16° 52'	
<i>Ch. formosus</i>		24° 44'
<i>Ch. beleyi</i>		24° 36'
<i>Ch. hudsoni</i>		16° 52'
<i>Ch. penicillatus</i>		20° 40'
<i>Ch. arenarius</i>		20° 36'
<i>Ch. pernix</i>		20° 32'
<i>Ch. intermedius</i>		24° 40'
<i>Ch. nelsoni</i>		20° 36'
<i>Ch. goldmani</i>		24° 32'
<i>Ch. erus</i>		20° 32'
<i>Ch. lineatus</i>		20° 24'
<i>Ch. fallax</i>		24° 36'
<i>Ch. californicus</i>		28° 40'
<i>Ch. spretus</i>		20° 36'
<i>Microdipodops</i>	32° 48'	
<i>M. megalcephalus</i>		36° 48'
<i>M. pallidus</i>		32° 44'
<i>Dipodomys</i>	16° 52'	
<i>D. ordii</i>		20° 52'
<i>D. compactus</i>		24° 28'
<i>D. microps</i>		32° 44'
<i>D. panamintinus</i>		32° 44'
<i>D. stephensi</i>		32° 36'
<i>D. elephantiinus</i>		36° 40'
<i>D. venustus</i>		32° 40'
<i>D. agilis</i>		24° 36'
<i>D. simulans</i>		24° 32'
<i>D. heermanni</i>		32° 40'
<i>D. gravipes</i>		28° 32'
<i>D. ingens</i>		32° 40'
<i>D. spectabilis</i>		20° 40'
<i>D. californicus</i>		36° 44'
<i>D. nelsoni</i>		20° 32'
<i>D. eliator</i>		28° 36'
<i>D. philipsi</i>		16° 28'
<i>D. memami</i>		20° 44'
<i>D. nitratoides</i>		32° 40'
<i>D. deserti</i>		28° 44'
<i>Liomyx</i>	4° 32'	
<i>L. umbrinus</i>		12° 32'
<i>L. pictus</i>		12° 32'
<i>L. spectabilis</i>		16° 20'
<i>L. salymii</i>		8° 20'
<i>L. adspersus</i>		4° 12'
<i>Heteromys</i>	4° 24'	
<i>H. desmanestanus</i>		4° 24'
<i>H. nelsoni</i>		12° 16'
<i>H. oresterus</i>		8° 12'
<i>H. saumen</i>		16° 24'
<i>H. euscariensis</i>		4° 12'
<i>H. anomalous</i>		8° 12'

(Todas las Latitudes corresponden al Hemisferio Norte)

RIQUEZA DE GENEROS Y ESPECIES POR FRANJAS LATITUDINALES

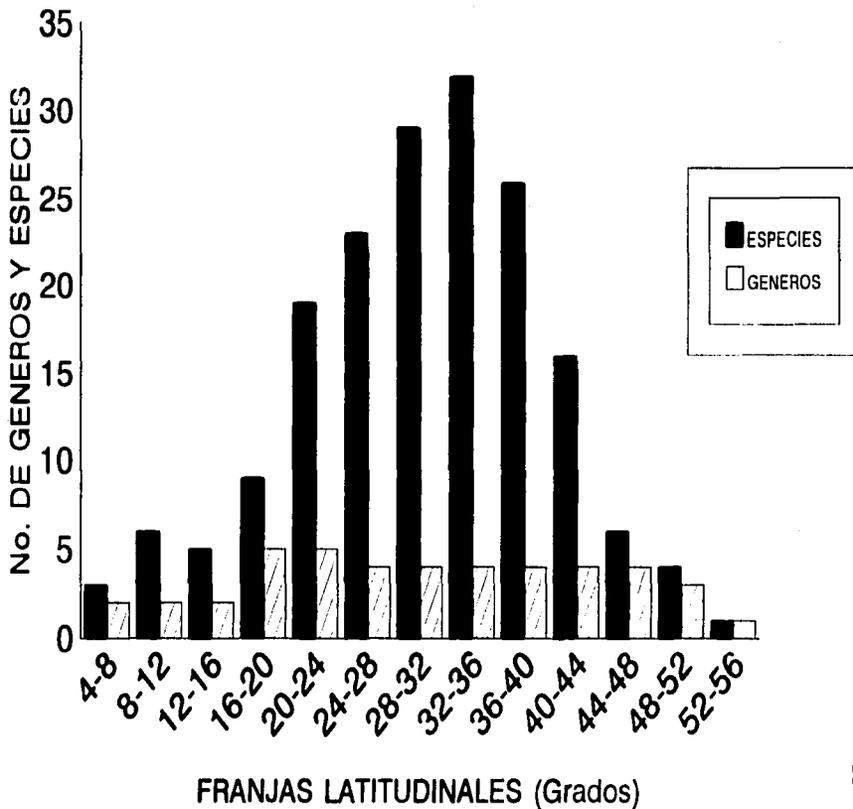


FIG. 2

En comparación, el género con menor amplitud latitudinal es Microdipodops (32° a 48°), que ocupa una pequeña extensión geográfica y para el cual, probablemente, los factores edáficos son importantes y limitan su distribución (Genoways y Brown, 1993). Este género se encuentra solamente en matorral xerófilo, y pradera, justo en los límites de estos tipos de vegetación con ciertas áreas de bosque de pino-encino que se encuentra a mayores altitudes (Cuadro 1).

Análisis de Franjas Latitudinales con respecto a Especies

En relación con las especies, de norte a sur y por franjas, la región de máxima riqueza se encuentra en la franja de 32°-36° latitud norte con 32 especies, y con tipos de vegetación que incluyen matorral xerófilo, bosque de pino, bosque de coníferas, pastizal, praderas y estepas. En estas franjas predominan especies con características morfológicas peculiares como el bipedalismo y bulas timpánicas grandes, lo que nos sugiere claras adaptaciones a los hábitats donde los encontramos (Fig. 2; Cuadro 1; Anexo II). En esta franja están representadas el 57.1% del total de especies. La riqueza específica disminuye notoriamente hacia el norte y el sur de estas franjas (Fig. 2) donde encontramos, de los 4° a los 8° sur, tres especies (Liomys adpersus, Heteromys desmarestianus y Heteromys australis) y de los 52° a los 56° norte solo una especie (Perognathus fasciatus).

La especie que presenta una distribución latitudinal más amplia es Chaetodipus hispidus (de 16° a 52°).

Contrariamente, las especies que presentan un intervalo de distribución latitudinal reducido se anotan en el Cuadro. 2:

Cuadro 2. Especies de heterómidos con intervalos de distribución reducidos.

Subfamilia	Género	Especie	Franja	Vegetación	Distribución
Perognathinae	<i>Perognathus</i>	<i>alticola</i>	32°-36°	Zonas áridas	Sur y Centro de California
	<i>Chaetodipus</i>	<i>lineatus</i>	20°-24°	Matorral xerófilo	SW San Luis Potosi; SE Zacatecas
Dipodomysinae	<i>Dipodomys</i>	<i>elephantinus</i>	36°-40°	Chaparral	San Benito, y Monterey California.
	<i>Dipodomys</i>	<i>stephensi</i>	32°-36°	Matorral xerófilo	Valle San Jacinto California y
	<i>Dipodomys</i>	<i>gravipes</i>	28°-32°	Regiones áridas y semiáridas	Baja California Sur, México.
	<i>Dipodomys</i>	<i>merriami</i>	28°-32°	Matorral xerófilo, pastizal y bosque espinoso	Suroeste de Norte América. Norte de México.
	<i>Dipodomys</i>	<i>compactus</i>	24°-28°	Praderas y pastizales	Sureste de Texas. Tamaulipas México.
Heteromyinae	<i>Liomys</i>	<i>spectabilis</i>	16°-20°	Bosque tropical caducifolio	Sureste de Jalisco, México.
	<i>Heteromys</i>	<i>oresterus</i>	8°-12°	Bosques húmedos y Bosques secos	Costa Rica.
	<i>Heteromys</i>	<i>anomalus</i>	8°-12°	Bosque tropical caducifolio	Este de Panamá; Oeste y Norte de Colombia; Norte de Venezuela y Trinidad Tobago.

Los patrones de distribución actual que presentan los heterómidos sugieren la presencia prolongada y operación actual de barreras ecológicas drásticas (vegetación, clima, topografía), cuyo efecto puede apreciarse en el análisis por franjas latitudinales; en el caso extremo, por debajo de los 4° de latitud norte no se presentan registros así como por arriba de los 56° latitud Norte tampoco se registra la presencia de heterómidos. Sin embargo, tales barreras no son absolutas porque su efectividad está limitada por la adaptabilidad y el poder de desplazamiento de estos mamíferos y las circunstancias en que se enfrentan a ellos (Genoways y Brown, 1993). Esta tendencia queda demostrada por la suave tasa de decremento de la riqueza de especies a ambos lados de la franja de máxima riqueza.

Los patrones actuales de distribución indican que para el caso de los heterómidos, las barreras ecológicas, topográficas y climáticas especialmente las que existieron en el Pleistoceno, fueron importantes, ya que de los 4° de latitud N hacia el hemisferio Sur, como se mencionó anteriormente, los registros son muy escasos y nulos más allá de los 2° de latitud N.

Como en otros casos de mamíferos, el puente terrestre de Panamá, establecido entre 4 y 6 millones de años actuó previamente como un filtro, que restringió la distribución y la subsecuente diversificación de estos roedores hacia el Sur del continente, a diferencia de otros grupos de mamíferos para los cuales funcionó como una vía para el intercambio y diversificación de las faunas entre Norteamérica y Sudamérica (Simpson, 1964; Vaughan, 1988).

América Central puede ser considerada, desde el punto de vista estático, como una zona de transición, y desde el punto de vista histórico, sucesiva e intermitentemente como una barrera y una ruta de dispersión. Como una zona de transición y como ruta de migración, el papel que ha desempeñado no es sólo el de un hábitat y el de una senda, América Central es un filtro faunístico. Sus características ecológicas, en el más amplio sentido, determinaron cuáles han sido los "linajes" que quedaron incluidos en los intercambios faunísticos entre América del Norte y América del Sur, y cuáles se mantuvieron sin variar de lugar, en el norte y en el sur. Esta acción filtrante no está netamente localizada. Comienza bien al norte (y oeste), aproximadamente al borde de la parte inferior de la zona biótica Sonorense, en el suroeste de los

Estados Unidos, y también se extiende bastante lejos, hacia el sur y el este, más o menos hacia el borde de las tierras altas de las Guayanas y desde aquí hacia el sur y el oeste. Desde estos bordes exteriores tan poco precisos, la acción filtrante se hace más intensa hacia el centro de la línea crítica, que actualmente coincide más o menos con el borde de la meseta mexicana (Simpson, 1964).

Para explicar estos patrones latitudinales, tanto de géneros como de especies, es necesario hacer notar que los factores que han influido sobre ellos pueden incluir la estrecha relación que existe entre la vegetación de México, y la de los Estados Unidos donde existen similitudes que ligan a la flora del occidente de México con la del oeste de Norteamérica (Rzedowski, 1988), éste hecho podría explicarse por las similitudes fisiográficas, climáticas y la propia historia de la vegetación; así como la progresiva aridez de Norteamérica en su parte oeste.

Para los mamíferos, en este caso los de Norteamérica, los cambios de altitud y vegetacionales constituyen una limitante de sus áreas de distribución (Rapoport, 1975). En la mayoría de los heterómidos se observa una posible relación entre los límites de distribución de las especies con los de la vegetación; por ejemplo, arriba de los 56° de latitud norte existe bosque boreal de coníferas, tipo de vegetación donde no se ha registrado la presencia de heterómidos, aún cuando en bosques templados de México existen algunos registros de *Liomyx irroratus*.

Análisis de Cuadrantes con respecto a Géneros

Se registró a los heterómidos en un total de 74 cuadrantes. El número de géneros que se encontraron por cuadrante varía de uno a cuatro (Fig. 3; Anexo III). El mayor número de géneros por cuadrante se concentra en dos zonas, una en la parte Oeste de los Estados Unidos y la otra en el Norte y Centro de la República Mexicana (Fig. 3). La abundancia y distribución de géneros en estos cuadrantes está determinada probablemente, una vez más, por la concentración de distintos ambientes naturales, delimitada por factores físicos, principalmente clima y geología. Todas estas condiciones, que influyen directamente en la dispersión y la sobrevivencia interactuando con procesos fisiológicos, hacen que sea notable la disminución de especies por

géneros en los cuadrantes hacia el norte y sur de estas regiones (Brown y Harney, 1993); esto concuerda con la menor confluencia de hábitats distintos en otras áreas.

De acuerdo con la interpretación de Schmidly (1993), en las grandes planicies, particularmente en las regiones más norteñas, la fauna de heterómidos experimentó un efecto directo en cuanto a su distribución ya que los glaciares ocuparon vastas regiones que resultaron habitables por heterómidos durante los interglaciales. La retracción de los glaciares con el calor del clima postglacial permitió la reinvasión de flora y fauna de bajas latitudes a altas latitudes y de sitios de bajas altitudes a otros más altos existiendo hoy, tal vez como resultado de estas interacciones, un mayor número de especies y géneros en esta zona (Schmidly, 1993). De acuerdo con lo encontrado en el presente análisis en efecto parece que al retraerse los glaciares, se (re)establecieron corredores regionales y se facilitó la dispersión de especies como por ejemplo Perognathus parvus en áreas de la Gran Planicie, en donde el matorral era un elemento importante que penetró en las planicies del norte.

Las partes norte y sur del Continente Americano estuvieron separadas durante el cenozoico, hasta mucho después que ocurrió la reunificación de estos continentes en el Plioceno. La reunión de norte y sudamérica fue un evento geológico importante ya que cerró el canal de Bolívar, el cual conectaba al mar Caribe con el Océano Pacífico. Esta conexión unió a Panamá con Colombia, formando una meseta y una conexión entre los dos continentes previamente separados por mucho tiempo; probablemente esto propició que algunos heterómidos pasaran al sur, pero en un tiempo tan reciente como para que apenas llegaran a Colombia como su límite más sureño y sin que exista evidencia de cambios supraespecíficos allí. Lo anterior es parte del intercambio de flora y fauna entre norte y sur lo que constituyó el "gran intercambio de América" (Webb, 1977, 1978, 1985); no obstante, éste intercambio no incluyó a los heterómidos especializados de las áreas desérticas.

Es un hecho evidente, pero al que frecuentemente no se presta atención, que los inmigrantes norteamericanos que llegaron a América del Sur no provenían de la América del Norte en su totalidad ni de la amplia región que constituye su actual zona templada, la mejor conocida tanto paleontológica como neontológicamente, sino que lo hicieron a partir de América

Central. A pesar de algunas interrupciones parciales de carácter local y de breve duración en la escala geológica, América Central ha permanecido en condiciones de continuidad con respecto a la masa continental norteamericana; durante el Cenozoico las barreras marinas estuvieron fundamentalmente localizadas en el extremo suroriental de América Central, y la principal de ellas, presente sobre todo a fines del Cenozoico, estaba emplazada en una región que ahora forma parte de América del Sur y no de la Central (en el oeste de Colombia). De modo que América Central debe haber tenido una fauna de origen puramente, o principalmente norteamericano, y que respondía al tipo de fauna general de dicho continente, hasta fines del Plioceno (Simpson, 1964).

En el este de Norteamérica no se presentan registros de heterómidos; la ausencia de estos roedores tal vez se deba a que desde su arribo a esas latitudes se encuentran limitados por el Río Mississippi, donde la humedad no parece ser un factor propicio para estos roedores al igual que los bosques boreales característicos de esa región precedidos de frentes glaciales hacia regiones de bajas latitudes. Todo ello se presenta como una barrera que limita su distribución (Schmidly, 1993).

Otro hecho interesante es que los dos géneros de heterómidos que comprenden la subfamilia Heteromyinae muestran también dos diferentes grados de afinidad para los hábitats propios de las áreas neotropicales; *Liomys* ocupa hábitats moderadamente secos hasta áridos, mientras que *Heteromys* tiende a reemplazar a *Liomys* donde los hábitats son más húmedos y lluviosos (Schmidly, 1993). La historia de los *Heteromys* en Sudamérica es sin duda más corta que en Centroamérica; los heterómidos representados por *Heteromys* (o sus ancestros) fueron representantes de una de las 16 familias de mamíferos nativas de Norteamérica que sucesivamente invadieron Sudamérica (Simpson, 1980; Cuadro 1) y su diferenciación o especialización subsecuentes en esa parte del continente han sido mínimas.

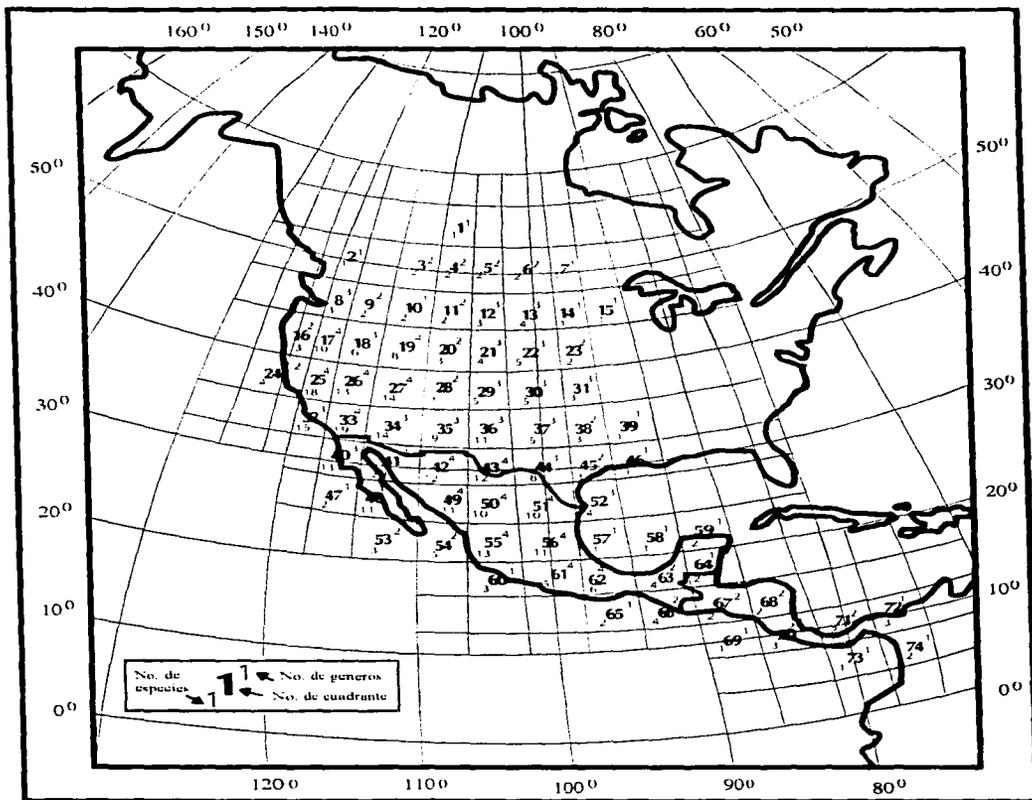


Figura 3

Cuadrantes utilizados en el estudio y riqueza de géneros y especies en Norte y Centroamérica de la familia Heteromyidae.

Análisis de Cuadrantes con respecto a Especies

Como podría esperarse, los *cuadrantes* que presentan mayor riqueza se encuentran dentro de las *franjas latitudinales* donde se presentó también una alta riqueza. La compleja historia geológica y de la vegetación en estas áreas es, aparentemente, el factor que ha promovido la mayor diversificación de especies conocidas para esta familia. Es importante señalar que los heterómidos de esta región (que coincide en buena parte con la Gran Cuenca de los Estados Unidos de Norteamérica) generalmente ocupan tierras bajas donde existe un mosaico de hábitats que forma no solo corredores sino refugios donde procesos de expansión y contracción del hábitat (montañoso y árido), han sido importantes como determinantes de la riqueza de especies en estas zonas (Schmidly, 1993). Esto guarda estrecha relación, posiblemente, con la promoción de la especiación alopátrica y parápátrica durante esos procesos.

El intervalo de variación de la riqueza fue de 1 a 20 especies por cuadrante. La mayor riqueza de especies se encuentra en los cuadrantes 41 (30°N, 112°W) con 20 especies, 33 (34°N, 116°W) con 19 especies y 25 (38°N, 120°W) con 18 especies. Los cuadrantes con menor riqueza de especies son: 1, 2, 7, 14, 15, 39, 46, 57, 58, 69 y 73, con una sola especie (Fig. 3; Anexo III).

Para agrupar a los cuadrantes, se consideraron 4 niveles convencionales de riqueza específica: de 1 a 5 especies se les denominó como cuadrantes de baja riqueza de especies; de 6 a 10 especies, de riqueza intermedia; de 11 a 15 especies de riqueza alta; y de 15 a 20 especies con una riqueza muy alta. Sesenta y nueve por ciento, es decir 51 de los cuadrantes tienen una riqueza baja, encontrándose sobre todo en los límites sur y norte de la distribución de la familia; ocho (11%) son los cuadrantes con una riqueza media que se ubican en la Sierra Madre Oriental y parte de la Altiplanicie del Centro de México, así como en Estados Unidos en Nuevo México, Idaho y Oregon; 12 cuadrantes (16%) tienen una riqueza alta y se localizan principalmente desde la Sierra Madre Occidental hasta el Eje Neovolcánico en el estado de Jalisco, en la península de Baja California, en las regiones áridas del norte de México y suroeste de Estados Unidos y 3 (4%) son los cuadrantes con una riqueza muy alta en la parte suroeste de Estados Unidos en la Sierra Nevada y en el estado de Sonora en México (Fig. 3).

Con respecto a los cuadrantes del Este de Estados Unidos, donde no se presentó registro de Heterómidos, podemos notar que el área es plana y húmeda y ha sido estable desde el Plioceno a diferencia de la parte Oeste que es más montañosa y también más seca con una historia también más compleja. Todo ello es importante, ya que las zonas montañosas proporcionan mayor variedad de ambientes en cuanto a clima y vegetación y por tanto mayor número de hábitats disponibles, promoviendo la especiación. Así, es probable que la compleja interacción entre la historia de los climas y vegetación expliquen la gran riqueza de especies y géneros en la parte Oeste de Estados Unidos. En comparación la mayor humedad, estabilidad y aparente inaccesibilidad del este de ese país no han sido favorables para los heterómidos.

Según la historia evolutiva de la familia, el fósil más antiguo de heterómidos se encuentra en Norteamérica; el género conocido, *Heliscomys*, data del Oligoceno Inferior (Figura 1). Posiblemente relacionado con éste género se hallaba el tronco común del cual derivaron los heterómidos actuales; por ello se considera a Norteamérica como el centro de origen de los heterómidos (Wood, 1935). El elevado número de especies y géneros en América del Norte en relación con el escaso número de especies en el Norte de Sudamérica, hace pensar que la llegada de heterómidos a estos lugares fue un proceso tardío, pues como ya se explicó, la más reciente conexión del cono sur con Norteamérica ocurrió hasta el Plioceno (Brown y Gibson, 1983); hasta ese momento pudo Centroamérica servir de puente, aunque estrecho y restrictivo, para algunas especies de heterómidos tropicales.

Como un ejemplo de lo anterior, *Heteromys anomalus* (Hall, 1981) se ha considerado como una especie cuyos ancestros pudieron usar la conexión del estrecho de Panamá para emigrar a Sudamérica (Hershkovitz, 1966, 1977). Otros estudios suponen una invasión de heterómidos en el reciente a Sudamérica (Marshall, et.al, 1982). Así, menciona Simpson (1964) que cuando existió la posibilidad geográfica, la expansión hacia el sur fue más general y más rápida, pues la parte norte de América del Sur se parece más a la América Central en el clima y en los factores asociados. La barrera marina terciaria no coincidía con los límites de una zona climática, y cuando se estableció la conexión se produjo la rápida y recíproca incorporación de

América Central a la zona faunística sudamericana, y de América del Sur a la zona faunística centroamericana.

Todo lo anterior puede explicar el por qué se encuentra una mayor radiación de los Heterómidos en Norteamérica y México y también el porque el número de géneros y especies disminuye notoriamente hacia Centro y Sudamérica. Los factores claves parecen ser la aridez, la interdigitación de hábitats y la limitada plasticidad evolutiva de los heterómidos en situaciones de alta humedad (Genoways y Brown, 1993).

SIMILITUD

Análisis de Franjas Latitudinales a nivel de Géneros

En el dendrograma elaborado a partir de la matriz básica de datos, para la similitud de géneros de heterómidos por franjas latitudinales, se distinguen 3 grandes grupos faunísticos afines con un valor de similitud menor que 66.6 % entre ellos. Los subgrupos que encontramos son los siguientes (Fig. 4; Cuadro 3):

- Grupo I**
- 1) franja latitudinal 4°-8°
 - 2) franja latitudinal 8°-12°
 - 3) franja latitudinal 12°-16°
 - 4) franja latitudinal 16°-20°
 - 5) franja latitudinal 20°-24°
 - 6) franja latitudinal 24°-28°
 - 7) franja latitudinal 28°-32°

En estas franjas están presentes todos los géneros de la familia a excepción de Microdipodops. Dado el contenido de géneros, probablemente es en estas franjas donde los heterómidos han encontrado las condiciones propicias para estar presentes y evolucionar. Las características fisiográficas de esta área abarcan hábitats desérticos, bosque de pino encino, selva baja caducifolia y selva alta.

- Grupo II**
- 8) franja latitudinal 48°-52°
 - 9) franja latitudinal 52°-56°

Los géneros presentes son Perognathus, Chaerodipus y Dipodomys; estas franjas presentan hábitats húmedos y boreales, el número de especies representantes de estos géneros (de

1 a 4 especies) es escaso, muy probablemente determinado por los factores físicos y biológicos predominantes de esta área que limitan a muchos representantes de la familia (Figura 4; Cuadro 3).

- Grupo III**
- 10) franja latitudinal 32°-36°
 - 11) franja latitudinal 36°-40°
 - 12) franja latitudinal 40°-44°
 - 13) franja latitudinal 44°-48°

Los géneros presentes en estas franjas son : Perognathus, Chaerodipus, Microdipodops, Dipodomys. Es importante señalar que es en estas franjas donde aparece Microdipodops; su área de distribución es la más pequeña entre los heterómidos y éste género está restringido a hábitats áridos (Figura, 4; Cuadro, 3). Para este género varios autores señalan que probablemente el factor edáfico es el parámetro que limita su distribución (Genoways y Brown, 1993).

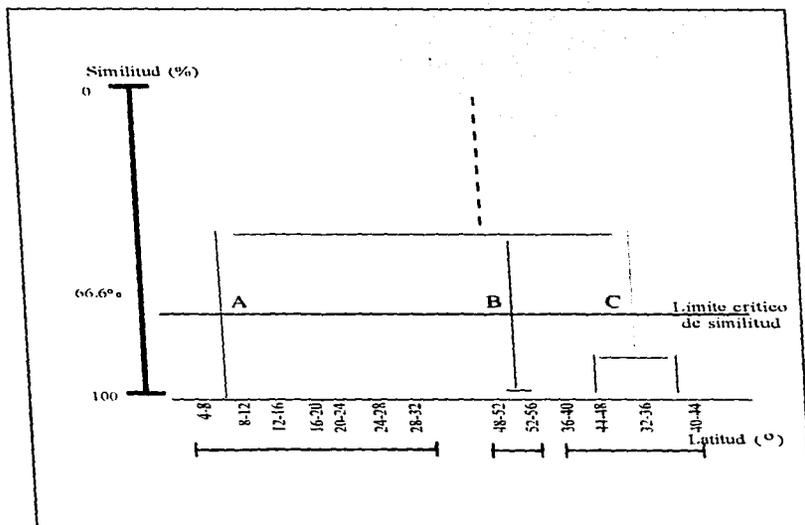


Figura 4

Dendrograma elaborado para la similitud de géneros en cada franja latitudinal.
(Método de ligamiento completo. Crisci y López, 1983).

Análisis de Franjas Latitudinales a nivel de Especie

En el dendrograma elaborado a partir de la matriz básica de datos para la similitud de especies de heterómidos por franjas latitudinales, se pueden distinguir 2 grandes grupos faunísticos afines, con un valor de similitud menor que 66.6 % entre ellos (Fig. 5; Cuadro 4) y que incluyen a varios subgrupos:

Grupo I A-B: de los 4° a los 12°
 C-D: de los 12° a los 20°

Este grupo se caracteriza por presentar principalmente especies adaptadas a hábitats con climas más bien húmedos y cálidos.

El subgrupo A-B (franja de los 4° a los 12°) es el más diferenciado faunísticamente, a nivel de franjas latitudinales. Se localiza en Centroamérica y en él se presentan, sin que aparezcan especies de otros géneros, *Liomyx adpersus*, *Heteromyx australis*, y *Heteromyx oresterus* como especies características, la vegetación donde se encuentran estas especies es selva alta y selva baja.

El subgrupo C-D (franjas de 12° a 16°) y (franja de 16° a 20°), se presenta diferenciado, tal vez por encontrarse en la zona de transición ambiental; así, vemos representados a casi todos los géneros de la familia, notoriamente las especies relacionadas con ámbitos áridos se encuentran en proporción menor, tal vez debido a que estos sitios alcanzan su punto más austral en estas áreas (Figura, 5; Cuadro 4). El género *Heteromyx* está altamente representado en la parte Neotropical de esta zona de transición; las especies de este género se encuentran localizadas en selva alta y selva baja caducifolia y como especies características encontramos a *Liomyx salvini*, *Liomyx spectabilis*, *Heteromyx nigricaudatus*, *Heteromyx lepturus* y *Heteromyx temporalis*.

Grupo II E-F-G: de los 20° a los 32°
 H: de los 32° a los 36°
 I-J-K-L-M: de los 36 a los 56

En éste grupo se presentan tanto especies adaptadas a ambientes desérticos como especies características de las selvas alta y baja y hay que destacar que comprende tres subgrupos reconocibles.

El subgrupo E-F-G (franjas de los 20° a los 32°) se encuentra diferenciado en Baja California, principalmente debido a la presencia de numerosas especies que han encontrado en la península características y condiciones particulares, a excepción de Chaetodipus goldmani que se localiza en Sinaloa (Figura, 5; Cuadro 4). Las especies características en estas franjas son muchas: Chaetodipus baileyi, Chaetodipus pernix, Chaetodipus goldmani, Chaetodipus artus, Chaetodipus dalquesti, Chaetodipus lineatus, Chaetodipus anthonyi, Dipodomys gravipes, Dipodomys nelsoni, Dipodomys phillipsii, Dipodomys insularis y Dipodomys margaritae, lo que da cuenta del alto índice de especiación de ambos géneros. La vegetación predominante que encontramos en estas franjas va desde matorral espinoso, pastizal hasta selva alta y baja, bosque de pino-encino y bosque mixto.

El subgrupo H se localiza entre los 32° y 36°, en él no existen especies compartidas con otras franjas y los géneros representados son: Perognathus, Chaetodipus, Dipodomys y Microdipodops. En esta franja las características fisiográficas de gran aridez, sobre todo en la Gran Cuenca, son probablemente las que han determinado que esté tan claramente diferenciado.

El último subgrupo formado por las franjas I-J-K-L-M de los 36° a los 56° tiene solo a Perognathus fasciatus como especie compartida con otros grupos, está altamente diferenciado y tiene el mayor número de sus especies localizadas en matorral desértico espinoso. Estas especies se localizan en el suroeste de California y la Gran Cuenca (Figura, 5; Cuadro 4). Podemos señalar este sitio como el lugar donde géneros como Dipodomys y Microdipodops han desarrollado al máximo características morfológicas de adaptación a ambientes desérticos. De hecho, la alta diferenciación revela la presencia de especies sólo asociadas con esos rasgos geográficos y ecológicos de ésta cota latitudinal. Como especies características en éstas franjas encontramos a Chaetodipus formosus, Microdipodops megacephalus, Dipodomys elephantinus y Dipodomys californicus.

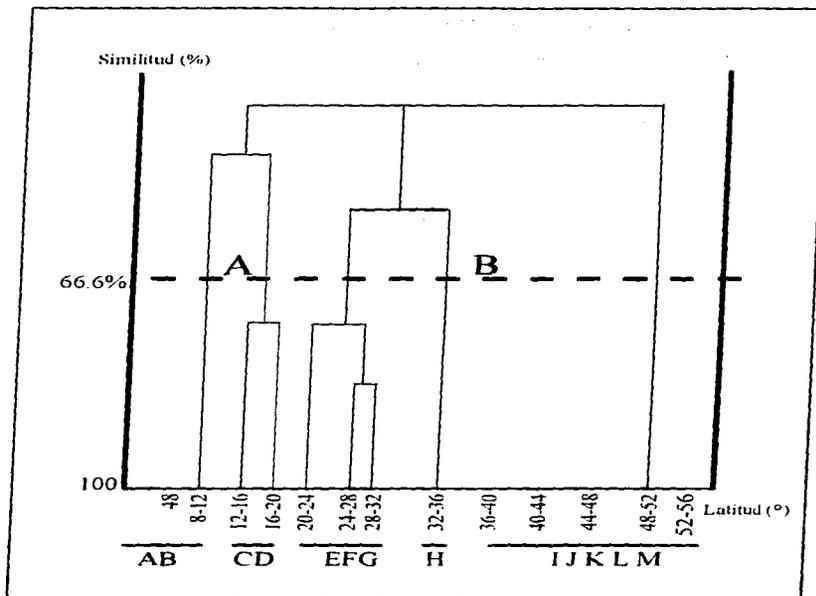


Figura 5

Dendrograma elaborado a partir de la matriz de similitud de especies por franjas latitudinales.

CUADRO 4
CONTENIDO DE ESPECIES EN CADA GRUPO PARA EL DENDROGRAMA ELABORADO PARA LA SIMILITUD DE ESPECIES POR
FRANJAS LATITUDINALES

42

FRANJAS LATITUDINALES	ESPECIES
A-B de los 4 a los 12	<i>Liomys salvini</i>
	<i>Liomys adspersus</i>
	<i>Heteromys desmarestianus</i>
	<i>Heteromys oresterus</i>
	<i>Heteromys australis</i>
C-D de los 12 a los 20	<i>Perognathus flavus</i>
	<i>Chaetodipus hispidus</i>
	<i>Dipodomys phillipsii</i>
	<i>Liomys irroratus</i>
	<i>Liomys pictus</i>
	<i>Liomys salvini</i>
	<i>Liomys spectabilis</i>
	<i>Heteromys nigricaudatus</i>
	<i>Heteromys lepturus</i>
	<i>Heteromys temporalis</i>
	<i>Heteromys longicaudatus</i>
	<i>Heteromys gaumeri</i>
	<i>Heteromys desmarestianus</i>
<i>Heteromys goldmani</i>	
<i>Heteromys nelsoni</i>	
E-F-G de los 20 a los 32	<i>Perognathus flavescens</i>
	<i>Perognathus flavus</i>
	<i>Perognathus longimembris</i>
	<i>Perognathus amplus</i>
	<i>Perognathus formosus</i>
	<i>Chaetodipus baileyi</i>
	<i>Chaetodipus hispidus</i>
	<i>Chaetodipus penicillatus</i>
	<i>Chaetodipus arenarius</i>
	<i>Chaetodipus pernix</i>
	<i>Chaetodipus intermedius</i>
	<i>Chaetodipus nelsoni</i>
	<i>Chaetodipus goldmani</i>
	<i>Chaetodipus aris</i>
	<i>Chaetodipus fallax</i>
	<i>Chaetodipus anthonyi</i>
	<i>Chaetodipus dalquesti</i>
	<i>Chaetodipus lineatus</i>
	<i>Chaetodipus californicus</i>
	<i>Chaetodipus spinatus</i>
	<i>Dipodomys ordii</i>
	<i>Dipodomys agilis</i>
	<i>Dipodomys gravipes</i>
	<i>Dipodomys spectabilis</i>
	<i>Dipodomys nelsoni</i>
	<i>Dipodomys elator</i>
	<i>Dipodomys margaritae</i>
<i>Dipodomys phillipsii</i>	
<i>Dipodomys merriami</i>	
<i>Dipodomys insularis</i>	
<i>Dipodomys deserti</i>	
<i>Liomys irroratus</i>	
<i>Liomys pictus</i>	
<i>Heteromys desmarestianus</i>	
<i>Heteromys gaumeri</i>	

CUADRO 4
CONTENIDO DE ESPECIES EN CADA GRUPO PARA EL DENDROGRAMA ELABORADO PARA LA SIMILITUD DE ESPECIES POR
FRANJAS LATITUDINALES

43

I-I de los 32 a los 36	<i>Perognathus flavescens</i>
	<i>Perognathus parvus</i>
	<i>Perognathus flavus</i>
	<i>Perognathus longimembris</i>
	<i>Perognathus amplus</i>
	<i>Perognathus inornatus</i>
	<i>Chaetodipus formosus</i>
	<i>Chaetodipus hispidus</i>
	<i>Chaetodipus penicillatus</i>
	<i>Chaetodipus intermedius</i>
	<i>Chaetodipus californicus</i>
	<i>Microdipodops pallidus</i>
	<i>Microdipodops megacephalus</i>
	<i>Dipodomys ordii</i>
	<i>Dipodomys microps</i>
	<i>Dipodomys panamintinus</i>
	<i>Dipodomys elephantinus</i>
	<i>Dipodomys venustus</i>
	<i>Dipodomys heermanni</i>
	<i>Dipodomys ingens</i>
<i>Dipodomys spectabilis</i>	
<i>Dipodomys californicus</i>	
<i>Dipodomys merriami</i>	
<i>Dipodomys deserti</i>	
I-J-K-L-M de los 36 a los 56	<i>Perognathus fasciatus</i>
	<i>Perognathus flavescens</i>
	<i>Perognathus parvus</i>
	<i>Perognathus flavus</i>
	<i>Perognathus longimembris</i>
	<i>Perognathus amplus</i>
	<i>Perognathus inornatus</i>
	<i>Chaetodipus formosus</i>
	<i>Chaetodipus hispidus</i>
	<i>Chaetodipus penicillatus</i>
	<i>Chaetodipus intermedius</i>
	<i>Chaetodipus californicus</i>
	<i>Microdipodops megacephalus</i>
	<i>Microdipodops pallidus</i>
	<i>Dipodomys ordii</i>
	<i>Dipodomys microps</i>
	<i>Dipodomys panamintinus</i>
	<i>Dipodomys elephantinus</i>
	<i>Dipodomys venustus</i>
	<i>Dipodomys heermanni</i>
<i>Dipodomys ingens</i>	
<i>Dipodomys spectabilis</i>	
<i>Dipodomys merriami</i>	
<i>Dipodomys nitratoides</i>	
<i>Dipodomys deserti</i>	

Análisis de Cuadrantes a nivel de Especies

Los cuadrantes con los promedios de similitud más bajos son los más diferenciados, de acuerdo con los datos, se localizan en Centroamérica donde encontramos a los géneros tropicales Liomys y Heteromys. Las especies propias de cada cuadrante de baja similitud son:

Cuadrantes con mayor diferenciación del resto (n=74)

Cuadrante	Promedio de similitud	Especies Características
71	7.52	<u>Liomys adspersus</u> <u>Heteromys desmarestianus</u>
72	6.84	<u>Heteromys desmarestianus</u> <u>Heteromys australis</u> <u>Heteromys anomalus</u>
73	01.36	<u>Liomys adspersus</u>
74	6.84	<u>Heteromys desmarestianus</u> <u>Heteromys australis</u>

Es importante señalar que en el cuadro anterior las faunas de heterómidos del trópico húmedo no presentan entremezcla con especies morfológicamente más diferenciadas, adaptadas a la aridez.

Los cuadrantes que presentan un promedio de similitud alto se localizaron en el Centro y Oeste de los Estados Unidos, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Eje Neovolcánico, estos son los cuadrantes menos diferenciados, el área presenta zonas montañosas, aunque más seca, lo cual es importante, ya que las zonas montañosas como se ha mencionado, proporcionan mayor variedad de ambientes en cuanto a clima y vegetación y por tanto mayor número de hábitats promoviendo la especiación geográfica y las partes secas se presentan como

hábitats donde los heterómidos han podido desarrollar caracteres especializados. En contraste, las similitudes promedio tienden a ser menores entre el sur de Centroamérica y Suroeste de los Estados Unidos, es notorio que estos promedios coinciden con los límites de distribución de las áreas de las especies, donde se encuentran los porcentajes menos diferenciados es donde existe una alta concentración de los límites.

Simpson (1964) encontró que la riqueza de mamíferos en Norte y Centroamérica aumenta hacia el ecuador (aumento que no ocurre con los heterómidos como se mencionó anteriormente, y disminuye hacia los polos. Este autor menciona que la densidad de mamíferos por cuadrantes puede aumentar en zonas montañosas; notoriamente gran parte de la riqueza de heterómidos se presenta en las cuencas áridas del Suroeste de Estados Unidos, donde la Sierra Nevada origina los desiertos del Oeste de Estados Unidos impidiendo el paso de los vientos con lluvia que soplan del Pacífico (Leet y Judson, 1979). Todo esto crea un complejo mosaico donde alternan ambientes montañosos con las cuencas áridas.

Por su parte, el dendrograma resultante de los valores de la matriz (Fig. 6 y 7; Anexo IV) derivada de la presencia-ausencia de especies, revela 3 grandes grupos de los cuales se derivan 9 subgrupos con un valor menor que 66% de semejanza (Fig. 6 y 7; Anexo IV). Este valor (66%) se ha considerado como un valor crítico estandar para la discriminación de unidades faunísticas bajo el esquema del índice de Simpson y puede permitir el reconocimiento de validez de los grupos de cuadrantes que se formen por debajo de ese límite. (Sánchez y López, 1988).

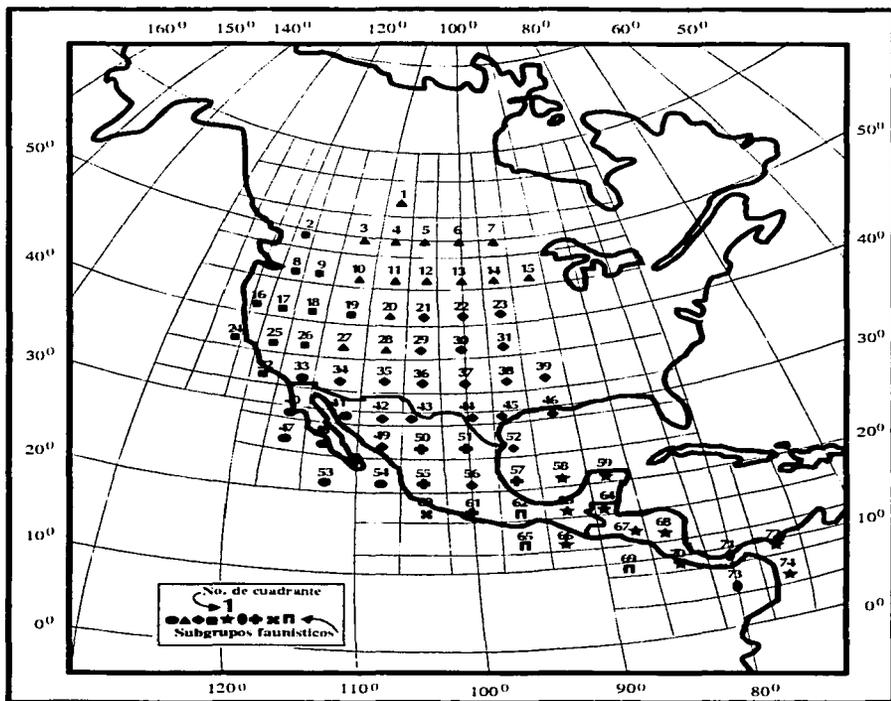


Figura 6

Proyección de los grupos resultantes de la matriz derivada de la presencia-ausencia de especies de la familia Heteromyiidae.

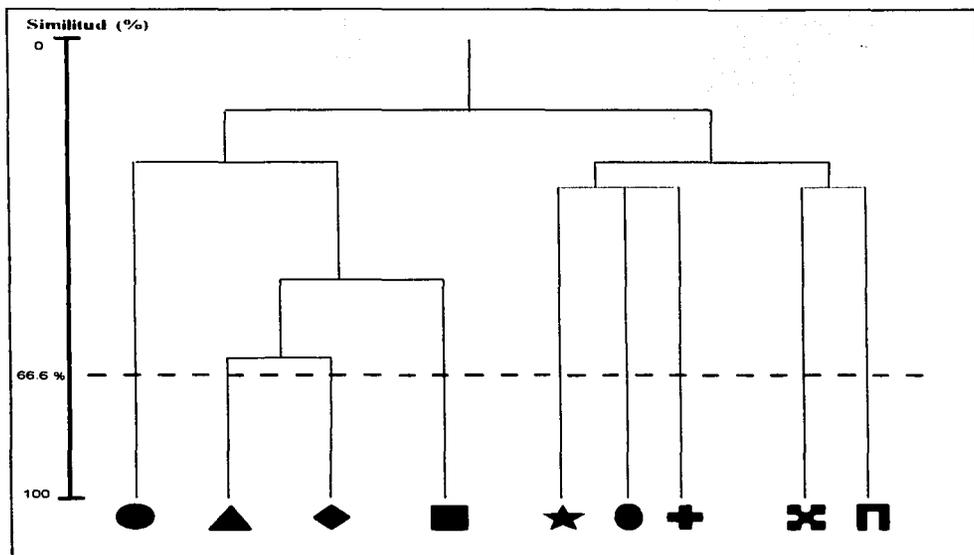


Figura 7

Dendrograma resultante del agrupamiento de la matriz derivada de la presencia-ausencia de especies de la familia Heteromyidae. (Método ligamiento completo)

El primer grupo diferenciable (●), no está subdividido y se encuentra localizado en la Península de Baja California. La particular configuración de ésta parte del territorio de la República Mexicana hace que se presenten grupos faunísticos diferenciados (Fig. 6 y 7; Anexo IV) muy probablemente por un efecto peninsular donde los mamíferos separados del resto del continente, o que por vivir en islas tienen presiones selectivas diferentes a las de los miembros de los grupos ancestrales originales situados en los continentes. En las islas la competencia suele ser mínima o nula, no existen depredadores o los que hay son poco diversos, y la flora puede estar empobrecida. A través del tiempo, los mamíferos isleños tienden a divergir respecto de sus ancestros continentales, aunque el patrón de divergencia no es uniforme en todas las especies (Vaughan, 1988).

Encontramos como especies exclusivas de estos cuadrantes a:

Chaetodipus arenarius

Chaetodipus spinatus

Dipodomys stephensi

Dipodomys simulans y Dipodomys gravipes

El segundo grupo está formado por 3 subgrupos como sigue:

El subgrupo (▲) se localiza en Canadá y el centro oeste de Estados Unidos, con especies representantes de los géneros Perognathus, Chaetodipus, Dipodomys y Microdipodops, sin presentar especies que pudieran ser características de éste subgrupo (Anexo IV).

El siguiente subgrupo (◆) se encuentra distribuido en el Centro-este de Estados Unidos, en la región norte y central de México; es el que tiene mayor número de cuadrantes y en él están representadas especies de 4 géneros. Encontramos como especies características a Dipodomys compactus y Dipodomys elator (Anexo IV).

El tercer subgrupo (■) se encuentra localizado en la parte suroeste de Estados Unidos en la región que comprende el Pacífico, abarca los cuadrantes 2, 8, 9, 16, 17, 18, 19, 24, 25, 26 y 32. Se sitúan 4 géneros y 24 especies con una amplia distribución (Fig. 6 y 7; Anexo IV).

El tercero y último grupo está formado por 5 subgrupos:

Uno de los subgrupos diferenciados (*) se puede ubicar en la península de Yucatán y Centroamérica donde se encuentran solamente dos géneros (*Liomys* y *Heteromys*) con 8 especies, habitando principalmente tipos de vegetación tropical (Figura 6 y 7). En los cuadrantes 74 y 72 que ocupan parte de Colombia, Ecuador y Venezuela, se encuentran dos especies de las cuales una tiene distribución amplia (*Heteromys desmarestianus*) y la otra solo la encontramos en esa región (*Heteromys australis*).

El segundo subgrupo (●) se localiza en Centroamérica en la parte del Canal de Panamá. Comprende dos especies (*Liomys adspersus* y *Heteromys desmarestianus*) en los cuadrantes 71 y 73.

Un tercer subgrupo (◆) se encuentra en el centro y norte de México, exceptuando la parte noreste y sureste en las penínsulas de Baja California y Yucatán. En los cuadrantes 50, 51, 57, 55, 61, con 15 especies y 4 géneros. El género más diversificado es *Chaetodipus*, con las especies *Chaetodipus hispidus*, *Chaetodipus penicillatus*, *Chaetodipus pernix*, *Chaetodipus lineatus* y *Chaetodipus nelsoni* (Anexo IV).

El cuadrante 60 (✕) con una ubicación particular agrupa a cuadrantes donde se encuentran *Liomys irroratus*, *pictus* y *spectabilis*.

El último subgrupo (■) se localiza en el sureste de México y Centroamérica y no se presentan especies características de éste subgrupo (Fig. 6 y 7; Anexo IV).

Un criterio evolutivo importante para explicar los patrones que resultaron de este análisis sería considerar qué características distintivas son las que establecen a las especies estructuralmente más primitivas. Crisci y Stuessy (1980), definen, "el estado primitivo de un carácter, como aquél que se halla o se que se hallaba en el más reciente antecesor común del grupo, cuya historia evolutiva se está determinando". En un taxón, un carácter presenta un estado primitivo y el estado o los estados restantes son, en mayor o menor medida, derivados en proporción a su alejamiento del antecesor (Crisci y López 1983).

Según este criterio, *Liomys* y *Heteromys* (subfamilia Heteromyinae) que se encuentran presentes en Centroamérica y la parte sur de México (grupos 2, 3 y 4); presentan bula timpánica pequeña o muy pequeña, patas traseras de tamaño medio y se hallan presentes en su mayoría en

selva alta, características que indican una pobre especialización morfológica con respecto al esquema de un roedor generalizado, lo cual no les capacita particularmente para enfrentar condiciones extremas de aridez.

Dado su origen común, los géneros Perognathus y Chaetodipus (Cuadro, 1), presentan características similares como, bula timpánica mediana al igual que la pata trasera, lo que indica una especialización saltatoria primitiva, al menos en especies como Chaetodipus spinatus y una adaptación moderada o alta hacia la aridez.

Dipodomys y Microdipodops se presentan como los más especializados (Cuadro, 1), encontramos el mayor porcentaje de estos géneros en el segundo grupo del dendrograma anterior, pero en el primer grupo es donde se encuentra el mayor número de especies exclusivas. Las especies de estos géneros presentan bula timpánica grande y muy grande respectivamente, pata trasera grande, cola larga y penicilada en el extremo características que los hacen aptos para la vida saltatoria. Se presentan en ambientes desérticos principalmente, y al parecer son los géneros más radicalmente especializados en esta familia.

ANÁLISIS COMPLEMENTARIOS

LIMITES DE DISTRIBUCIÓN

El análisis de los límites de las áreas de distribución de las especies de heterómidos (Figura 8), reflejó una tendencia a la concentración de éstos en la parte suroeste de los Estados Unidos (Sierra Nevada y Montañas Rocosas). En el Este de Estados Unidos no existen registros. La elevación de montañas en el suroeste de EE.UU. durante el Mioceno incrementó la aridez (Wood, 1935), otras condiciones que ayudaron a que se desarrollaran géneros con características morfológicas especializadas para zonas desérticas como *Dipodomys* y *Microdipodops* y los límites actuales conocidos para las especies parecen atestiguarlo así.

En la figura 8 (frangas desde la **H** hasta la **M**), observamos a los géneros característicos de zonas áridas. *Perognathus*, *Dipodomys*, *Chaetodipus* y *Microdipodops* aparecen, en este grupo, ocupando pequeñas áreas geográficas; se encuentran principalmente restringidos al Great Basin Desert en EUA y oeste de Norteamérica. Esta área, la más norteña, es donde particularmente los heterómidos han experimentado los efectos directos de las glaciaciones (Schmidly, 1993).

En la parte que corresponde a la Sierra Nevada, Montañas Rocosas, la Gran Cuenca, California así como en las Sierras Madre Oriental y Occidental y del Eje Neovolcánico encontramos grandes zonas de vegetación arbustiva de hojas pequeñas (matorral xerófilo micrófilo), a la que se da el nombre de "formación artemisa", y que se encuentra ocupando los valles semiáridos (Krebs, 1985); allí también se presenta una alta concentración de los límites de distribución, coincidiendo éstos con los patrones encontrados de riqueza latitudinal de géneros y especies (Figura 8 y 9).

Asimismo, en el presente parece ser determinante la acción del Eje Volcánico como barrera para muchos organismos incluyendo especies de heterómidos (Mares, 1979; Brown y Gibson, 1983), ya que muchas especies encuentran sus límites en esta zona, precisamente en lo que muchos autores han considerado como el límite entre la región Neártica y la Neotropical

(Smith, 1940 y Goldman and Moore, 1945), aquí encontramos también una alta concentración de límites para los heterómidos.

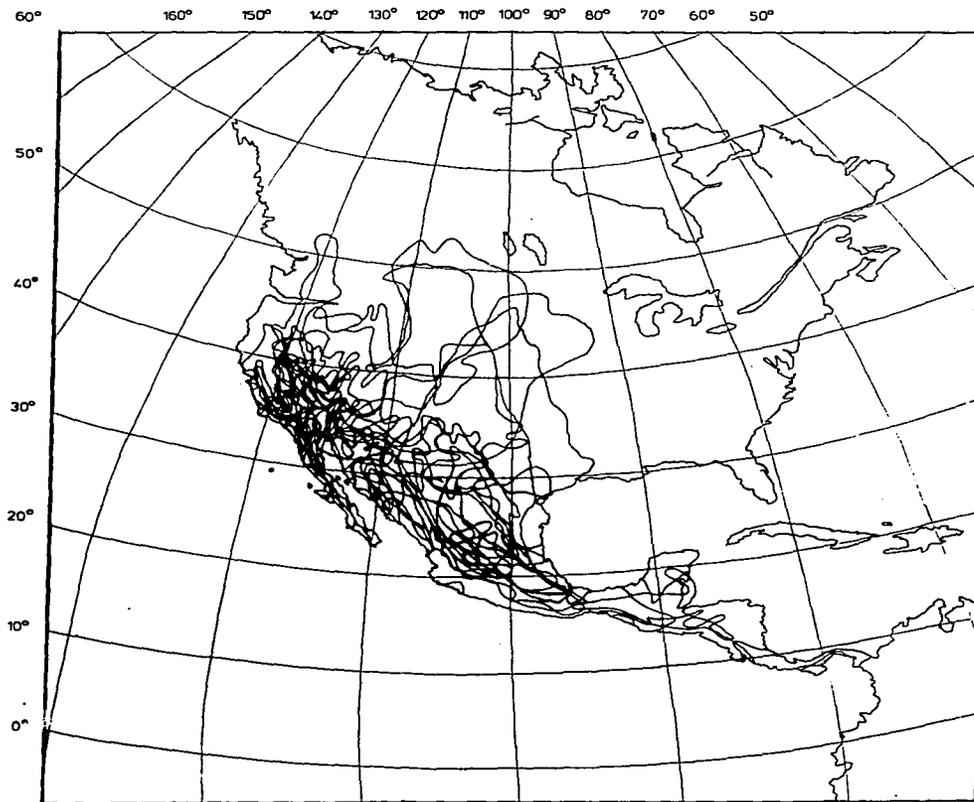


Figura 8

Límites de distribución de la familia Heteromyidae.

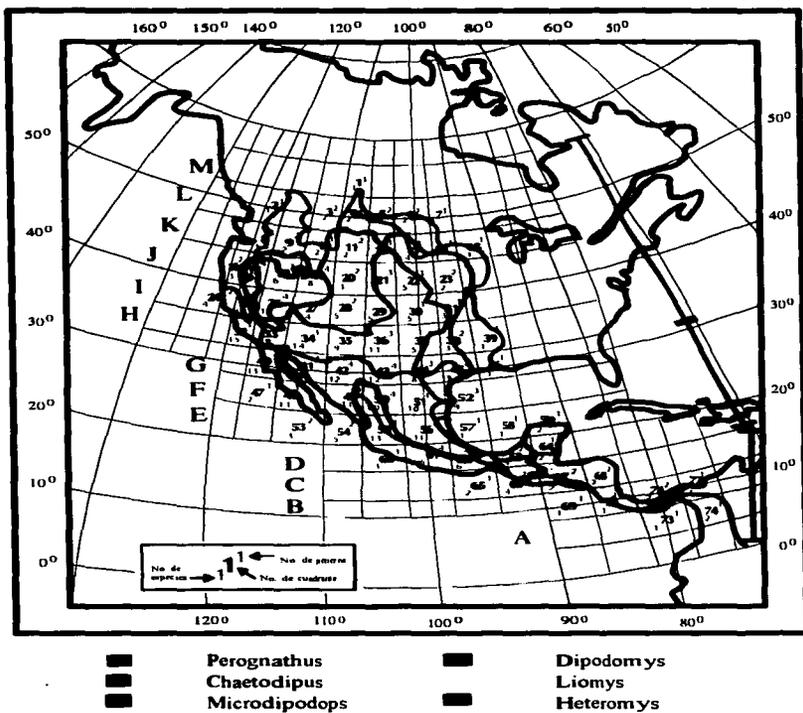


Figura 9

Distribución latitudinal de los clados de la familia Heteromyidae.

Siguiendo con el análisis, podemos ver que en las franjas **D, E, F, y G** se presentan como una mezcla de géneros, ya que encontramos probablemente por la diversidad de características físicas y biológicas de ésta área, tanto a géneros con preferencias a ambientes tropicales como áridos (Liomys, Heteromys, Perognathus, Chaetodipus y Dipodomys).

Perognathus, Chaetodipus y Dipodomys son géneros que habitan principalmente en planicies áridas y semiáridas, pudiendo vivir en praderas, estepas y bosque de pino-encino. Hay muchas evidencias sobre los límites de competencia de los rangos geográficos de algunas especies. Hay numerosos ejemplos de equivalentes ecológicos, de especies estrechamente relacionadas que ocupan áreas comunes pero no de especies con rangos geográficos que no se sobrelapan. Ejemplos de estas especies son especialmente comunes los géneros Perognathus, Chaetodipus y Dipodomys (Schimidly, et.al. 1993); (Figura 8 y 9).

En las franjas **A, B y C** Liomys y Heteromys se presentan como los representantes del grupo, donde las características del hábitat son claramente las asociadas con éstos géneros, poco diferenciados morfológicamente (Figura 9).

Liomys cuenta con 5 especies distribuidas básicamente en hábitats áridos y semiáridos, aunque la humedad alta y la extrema aridez son factores que limitan a este género (Schimidly et.al. 1993). No aparecen especies del género en lugares donde por año se presentan no menos de 250 mm de lluvia y en planicies parece ser que Liomys es desplazado por Heteromys. Su distribución se extiende desde Sonora, México, y sur Texas llegando hasta Centro América donde presenta gran diversidad (Schimidly, 1993).

Heteromys, el otro género representante de este grupo se encuentra presente en selva baja caducifolia y selva alta, en altitudes que se elevan desde el nivel del mar hasta regiones montañosas, incluyendo planicies. Este género es el único en los heterómidos que prefiere hábitats de humedad moderada (Figura 8 y 9).

En resumen, esta sección nos demuestra que los hallazgos geográfico-climático y vegetacionales descritos a lo largo del trabajo nos indican que son elementos determinantes para la distribución de la familia, y esto coincide con lo expuesto también en Genoways y Brown (1993).

CONCLUSIONES

Riqueza

1.- El mayor número de géneros de heterómidos, tanto para franjas como para cuadrantes se concentra en dos zonas, una en la parte Oeste de los Estados Unidos y la otra en el Norte y Centro de la República Mexicana (alrededor del Eje Volcánico), se observa un notable decremento hacia Centroamérica.

Los tipos de vegetación predominantes donde existe una mayor riqueza de géneros fueron: matorral xerófilo, bosque de pino-encino y selva baja caducifolia.

El género que presenta mayor amplitud latitudinal fue Perognathus (de los 16° a los 56° N), mientras que el género con menor amplitud latitudinal fue Microdipodops (32° a 48° N).

2.- La riqueza de especies de heterómidos coincide con la idea de que los mamíferos (exceptuando los murciélagos) disminuye al aproximarse a las zonas tropicales.

Para las especies, las franjas con máxima riqueza se encuentran entre los 32°-36° latitud norte con 32 especies, y los tipos de vegetación que encontramos incluyen matorral xerófilo, bosque de pino-encino, pastizal, praderas y estepas.

La especie que presenta la distribución latitudinal más amplia fue Chaetodipus hispidus (de los 16° a los 52°).

3.- No se presentan heterómidos por debajo de los 4° de latitud Norte ni por arriba de los 56° latitud Norte.

4.- Los cuadrantes más ricos fueron el 41 (30°N, 112°W) con 20 especies; 33 (34°N, 116°W) con 19 especies y el cuadrante 25 (38°N, 120W°) con 18 especies.

Los cuadrantes con menor riqueza de especies fueron el 1, 2, 7, 14, 15, 39, 46, 57, 58, 69 y 73 con una sola especie.

5.- No se presentó registro de Heterómidos en los cuadrantes del Este de Estados Unidos.

Similitud

6.- Para la similitud de géneros de heterómidos se distinguen tres grupos faunísticos afines cada uno con características físicas y biológicas que hacen que se determine la existencia de uno u otro género

7.- Para la similitud de especies de heterómidos se distinguen dos grupos:

El primer grupo se localiza en Centroamérica hacia la Zona de transición, se presentan especies características de los géneros Liomys y Heteromys .

En el segundo grupo se encuentran tanto especies adaptadas a ambientes desérticos como especies características de las selvas alta y baja

8.- Los cuadrantes más diferenciados son los que presentaron los promedios de similitud más bajos; estos cuadrantes se localizan en Centroamérica y las especies de estos cuadrantes pertenecen a los géneros Liomys y Heteromys.

9.- En el Centro y Oeste de los Estados Unidos, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Eje Neovolcánico se localizaron los cuadrantes que presentan un promedio de similitud alto, esto es los menos diferenciados.

10.- La matriz derivada de la presencia-ausencia de especies, nos reveló 3 grandes grupos de los cuales se derivaron 9 subgrupos.

Límites de distribución

Los patrones de distribución que presentan los heterómidos coinciden con los encontrados por otros autores para mamíferos, es decir, se comportan como cualquier otro mamífero, dependiendo de los factores geográfico-climático-vegetacionales, así como por los acontecimientos geológicos que determinan su limitación y dispersión.

De acuerdo con los resultados obtenidos y para hacer una comparación con las ideas propuestas en el estudio más reciente de la familia Heteromyidae (Genoways Brown, 1993) tenemos lo siguiente:

- a)** La distribución de la Familia Heteromyidae que plantea Genoways y Brown (1993), coincide con la descrita en este trabajo.
- b)** La mayor diversidad de la familia, al igual que Genoways y Brown, la encontramos en desiertos, pastizales y chaparral de los llamados Dry Domain y Humid Temperate Domain en el suroeste de los Estados Unidos y el noreste de México.
- c)** Los ejemplos ecológicos que menciona Genoways, sobre las especies estrechamente relacionadas que ocupan ámbitos geográficos adyacentes sin que se sobrelapen los vemos claramente representado también en este trabajo en los géneros Chaetodipus, Dipodomys y Perognathus.
- d)** Dos géneros, de la subfamilia Heteromyinae, muestran afinidad por hábitats neotropicales:

Dado que Liomys ocupa hábitats secos y áridos Heteromys tiende a reemplazarlo donde los hábitats tropicales tienden a ser más húmedos.

- e)** La subfamilia Dipodominae contiene al género Dipodomys y éste es el género que contiene más especies en la familia. Se distribuye a lo largo de pastizales y chaparrales desde la parte sur de Canadá hasta el centro de México.
- f)** En contraparte, el género que presenta la distribución más pequeña es Microdipodops, contiene a dos especies las cuales se localizan en hábitats desérticos, praderas y estepas y se ha encontrado que la distribución está controlada por factores edáficos.
- g)** Las ratas canguro (género Dipodomys) se localizan en diversas áreas ecológicas, aunque principalmente están restringidas a suelos arenosos y hábitats áridos y semiáridos.
- h)** La subfamilia Perognathinae incluye los géneros Chaetodipus, Microdipodops y Perognathus y habitan diversas áreas geográficas y ecológicas. Todos estos se distribuyen en menor o mayor proporción en los desiertos de Norteamérica.

Chaetodipus, está adaptado a ambientes secos con una alta diversidad en los desiertos de California.

Microdipodops, ocupa pequeños rangos geográficos restringido al Great Basin Desert.

Perognathus, es un género que tolera varios tipos de suelos y tipos de vegetación y su distribución va desde el sur de Canadá, oeste y el centro de los Estados Unidos, hacia el sur de Puebla en México.

i) Con respecto a la historia evolutiva general de la familia Heteromyidae no existen discrepancias en cuanto a los linajes descritos en este trabajo y con los Genoways y Brown coincidiendo con que **Heliscomys** es el género ancestro del grupo, aunque si se coincide en que es necesario esclarecer algunos parentescos entre subfamilias.

LITERATURA CITADA

- Anderson, S. y J. K. Jones. 1984. Orders and families of recent mammals of the world. Wiley Interscience. N.Y. 686 pp.
- Bartholomew, G. A., y Cary. 1954. Locomotion in pocket mice. *Journal of Mammalogy*, 35: 386-392.
- Bartholomew, G. A., y H. H. Caswell, Jr. 1951. Locomotion in kangaroo rats and its adaptive significance. *Journal of Mammalogy*, 32: 155-169.
- Benson, S. B. 1933. Concealing coloration among some desert rodents of the southwestern United States. University California Publication. Zool. 40: 1-70.
- Brown, J. H. y B.A. Harney. 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. Pp. 618-651, *in* *Biology of the Heteromyidae* (H.H. Genoways and J.H. Brown, eds.) Special Publication, American Society of Mammalogist, 1: 1-719.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. The C.V. Mosby Co. St. Loui. 643 pp.
- Brown, J. H., y J. C. Munger. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66: 1545-1563.
- Ceballos, G. y C. Galindo. 1984. Mamíferos silvestres de la Cuenca de México. Limusa, México, 300 pp.
- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1994. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9: 559-568.
- Ceballos, G., y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp 167-198 *in* M. A. Mares, and D. J. Schmidly, editors. *Latin American mammalogy: history, diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Ceballos, G., y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. Pages 97-108 *in* R. A. Medellín and G. Ceballos, editores. *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones especiales No. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C., México, D.F.
- Cockrum, E. L. 1962. Introduction to mammalogy. Ronald, N.Y.

- Crisci, J. V. y M. F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la OEA. Programa de Desarrollo Científico y Tecnológico. Serie Biología. Monografía No. 26. 132 pp.
- Crowley, J.M. 1967. Biogeography. *Canadian Geographer*, 11: 312-326.
- Darlington, Jr. P.J., 1957. Zoogeography. John Wiley and Sons, Inc. 675 pp. New York.
- Dice, L.R. 1923. The Biotic Provinces of North America. University of Michigan Press, Ann Arbor, 78 pp., map.
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. *Univ. California. Publ. Zool.*, 69: 1-100.
- Eisenberg, J. F., y D. E. Isaac. 1963. The reproduction of heteromyid rodents in captivity. *Journal of Mammalogy*, 44: 61-67.
- Espinosa, D. O. y L. Lorente. B. J. 1993. Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Fac. Ciencias, Servicios Editoriales. México, D. F. 133 pp.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forests. *Journal of Mammalogy*. 51: 473-490.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationship of the spiny pocket mice of the genus *Liomys*. Special Publications. The Museum of Texas Technological University, 5: 1-368.
- Genoways, H. H. and J.H. Brown. 1993. Biology of the Heteromyidae. Special Publication, American Society of Mammalogists, 1: 1-719.
- Goldman, E. A., and R. T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy.*, 26: 347-360.
- Hafner, M. S. 1982. A biochemical investigation of geomyoid systematics (Mammalia: Rodentia). *Zeitschrift für zool. Systematik und Evolutionsforschung*, 20: 118-130.
- Hafner, J. C., and M.S. Hafner. 1982. Evolutionary relationships of heteromyid rodents. *Great Basin Nat. Mem.*, 7: 3-29.
- Hagmeier, E. M. and C. D. Stults. 1964. A Numerical Analysis of the Distributional patterns of North America Mammals. *Systematic Zoology.* 13 (3): 125-155.

- Hagmeier, E. M., 1966. A numerical analysis of the patterns of North American mammals. II. Re-evaluation of the provinces. *Systematic Zoology*, vol. 15, pp. 279-299, figs. 1-5.
- Halfpeter, G., 1964. La entomofauna Mexicana. Ideas acerca del origen y distribución. in: *Folia Entomológica Mexicana*. Sociedad Entomológica de México. IPN., México. 188 pp.
- Hall, E. R. 1946. *Mammals of Nevada*. Univ. California Press, Berkeley, 710 pp.
- Hall, E. R. 1951. A synopsis of the North American Lagomorpha. *Univ. Kansas, Publ. Mus. Nat. Hist.* 5 : 119-202.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Willey, New York, 2 vols; 1181 pp. + 90 pp. (en cada volumen el índice separado).
- Hernández, D. J. 1989. Interpretaciones sobre los patrones zoogeográficos de la Familia Geomyidae (Rodentia: Sciuromorpha). Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp. 81
- Hershkovitz, P. 1966. Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. Pp. 725-747, in *Ectoparasites of Panama* (R. Wetzel and V. J. Tipton, eds.), Field Museum of Natural History, Chicago, 861 pp.
- Honacki, J. H.; K. E. Kienman y J. W. Koeppel. 1982. *Mammals species of the World*. Allen. Press. Inc. Kansas, USA. 694 pp.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecology, The experimental analysis of distribution and abundance*. 2nd. Ed. Harper&Row Publishers. N.Y., 678 pp.
- Llorente, J. y D. Espinosa. 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42: 295-312.
- Leet, L. D. y S. Judson. 1979. *Fundamentos de geología física*. Limusa. México. 450 pp.
- Leopold, A. S., 1982. *Fauna Silvestre de México*. IMERNAP. México.
- Mares, M.A. 1979. Small mammals and creosote bush: patterns of richness. Pp. 57-94, in *Larrea* (E. C. López, T. J. Mabry, y S.F. Tavizon, eds.) Centro de Investigación en Química Aplicada, Saltillo, Coahuila, México, 411 pp.
- Marshall, L.G., D. Webb, J.J. Sepkoski, Jr., y D.M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215: 1351-1357.

- Maza, B. G., N. R. French y A. P. Aschwanden. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents. *Jour. Mamm.* 54 (2): 405 - 425.
- O'Farrell, M. J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy*, 55: 809-823.
- Oñate, O. L. 1989. Interpretaciones sobre los patrones zoogeográficos de la Familia Sciuridae (Rodentia: Sciuromorpha) en Norte y Centroamérica. Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp. 75
- Ramírez-Pulido, J. y C. Müdspacher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia*, 38: 49-67.
- Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Müdspacher e I. E. Lira. 1983. Lista y bibliografía reciente de los mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México D.F., 363 pp.
- Rapoport, E.H. 1975. *Areography: geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford, 269 pp.
- Rogers, D. S. 1989. Evolutionary implications of chromosomal variation among spiny pocket mice, genus *Heteromys* (Order Rodentia). *The Southwestern Naturalist*, 34: 85-100.
- Rogers, D. S., y Schmidly. 1982. Systematics of spiny pocket mice (genus *Heteromys*) of the *desmarestianus* species group from Mexico and northern Central America. *Journal of Mammalogy*, 63: 375-386.
- Rood, J.P. 1965. Ecology of the spiny rat, *Heteromys anomalus* at Rancho Grande, Venezuela. *American Midland Naturalist*. 79 (1) : 89-102.
- Rzedowski, J., 1988. *Vegetación de México*. Limusa. 432 p.
- Sánchez, O. y L. G. López-Ortega. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica*. México. 75: 119-145.
- Savage, T., 1974. The Isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contribution in Science*. 260: 1-50.
- Slater, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *J. Linnean Soc. London*, 2: 130-145.

- Schmidly, D.J., K.T. Wilkins, y J. N. Derr. 1993. Biogeography. Pp. 319-356, *in* *Biology of the Heteromyidae* (H.H. Genoways and J.H. Brown, eds.) Special Publication, American Society of Mammalogists, 1: 1-719.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology*., vol.13, pp. 57-73.
- Simpson, G. G. 1964. Evolución y geografía. Historia de la fauna de América Latina. Editorial Eudeba. Argentina.
- Simpson, G. G. 1980. Splendid insolation. The curious history of South American mammals. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 226 pp.
- Smith, H. M. 1940. An analysis of the biotic provinces of Mexico, as indicated by the distribution of the lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas.*, 2: 95-110.
- Smith, H. M. 1960. An evaluation of the biotic province concept. *Systematic Zoology*, 9: 41-44.
- Udvardy, M. 1969. *Dynamic Zoogeography. With special reference to land animals.* Van Nostrand. R. Co. N.Y. 455 pp.
- Vaughan, T. 1972. *Mammalogy.* Saunders College Publishing, Filadelfia, 576 pp.
- Wahlert, J.H., y W.V. Koenigswald. 1985. Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. *American Museum Novitates*, 2832: 1-12.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals.* (Reimpr. 1962), Hafner Press, New York. 2 vols.
- Walker, E.P. 1975. *Mammals of the world. Vol. II* John Hopkins. 647-1500 p.
- Webb, W. L. 1950. Biogeographic regions of Texas and Oklahoma. *Ecology*. 31: 426-433.
- Webb, S. D. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8:355-380.
- _____. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9:393-426.

- _____. 1985. Late Cenozoic mammal dispersal between the Americas. Pp. 357-386, *in* The great American biotic interchange (F. G. Stehli and S. D. Webb, eds). Plenum Press, New York, 532 pp.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 1993. Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 1206 pp.
- Wilson, J. W. III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, 28: 124-140.
- Wood, A.E. 1935. Evolution and relationship of the heteromyid rodents with new forms from the tertiary of western north America. *Annals of the Carnegie Museum.*, 24 : 73-262.

ANEXO I

Descripción de los Géneros de la Familia Heteromyidae

Liomys spp

Ratones Espinosos con abazones

Diagnosis.

Este género incluye roedores heterómidos que tienen una variación muy amplia en sus medidas craneanas y morfométricas, se facilita su identificación, en particular por el número de tubérculos plantares y el color del pelaje, pardo rojizo (Hall, 1981).

Características Generales

El pelaje en su parte dorsal es de color pardo rojizo, pardo oscuro o gris brillante; la región ventral de su cuerpo es de color claro; algunas especies presentan una línea lateral de color canela o naranja. Su fórmula dental es I 1/1, C 0/0, Pm 1/1, M 3/3 = 20; a diferencia de los otros cuatro géneros, **Liomys** no presenta surcos longitudinales en los incisivos superiores. El largo total varía de 183 a 300 mm.; largo de la cola de 81 a 169 mm.; largo de la pata de 22 a 36 mm.; región auditiva escasamente inflada. El patrón más usual de reproducción es el monoéstrico (Genoways, 1973; Hall, 1981; Ceballos y Miranda, 1986).

Distribución y Hábitat

Las 5 especies con que cuenta este género se distribuyen desde los 4° hasta los 32° longitud Norte (Cuadro 1). Ocupan hábitats desérticos, bosque de pino-encino, selva baja caducifolia y en raras ocasiones selva alta.

Heteromys spp
Ratones Espinosos con Abazones

Diagnosis

Son ratones de tamaño grande, la longitud de la cola es mayor que la longitud de la cabeza y del cuerpo juntos. El cráneo es grande y abovedado, y el interparietal de forma variable; la fosa interpterigoidea tiene forma de "V".

Características Generales

La parte superior del cuerpo varía de un color grisáceo a negruzco, en tanto que algunas sombras oscuras limitan usualmente la región media dorsal, salpicada con delgados pelos de color ocre, las partes ventrales son blancas, la línea lateral del cuerpo es de color ocre y, cuando está presente, se encuentra poco pronunciada. La longitud total del cuerpo varía entre los 255 y 345 mm, la de la cola entre 130 y 190 mm, y la de la pata trasera entre 13 a 42 mm. Su fórmula dentaria es I 1/1, C 0/0, Pm 3/3 = 20. La bula auditiva es pequeña. Se reproducen durante todo el año (Goldman, 1911; Fleming, 1974b), el período de gestación varía de 24 a 35 días (Eisenberg, 1963), la actividad reproductiva en las zonas tropicales disminuye en la época de secas, reiniciándose en la de lluvias; las hembras son poliéstricas (Fleming, 1974b) y paren de tres a cinco crías por camada, principalmente en primavera y verano (Asdell, 1946).

Distribución y Hábitat

Las seis especies que componen este género se encuentran distribuidas desde los 4° a los 24° latitud Norte (Cuadro 1). Se encuentran presentes en selva baja caducifolia y selva alta, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta regiones montañosas, incluyendo planicies (Hall, 1981; Rogers y Schmidly, 1982

Dipodomys spp

Ratas Canguro

Diagnosis

Se caracteriza por tener los molares hipsodontos (de crecimiento continuo); esmalte discontinuo, algunas veces reducido a las placas anterior y posterior; terceros molares superiores inferiores de tamaño reducido; incisivos superiores con un surco en la cara anterior. La cola es peluda y, en algunas especies tiene, un pincel terminal. Generalmente, la longitud de la cola es mayor que la del cuerpo y la cabeza. Las patas traseras son notablemente más largas que las delanteras y le sirven para la locomoción a saltos.

Características Generales

El dorso es de color pardo amarillento pálido a color ocre, generalmente la parte posterior blanca, la cola es usualmente ocre arriba y blanca lateralmente. El largo total es de 208 a 365 mm, el largo de la cola de 100 a 122 mm y el largo de la pata de 34 a 58 mm. La bula auditiva se encuentra muy desarrollada. Fórmula dental I 1/1, C 0/0, Pm 1/1, M 3/3 = 20. . Es muy poca la información que se tiene al respecto, se conoce que el período de gestación es de 28 a 34 días el tamaño de la camada es de 3-4 (Eisenberg and Isaac, 1963); Genoways y Jones (1971) reportan que las hembras se pueden reproducir a lo largo de diez meses en el año.

Distribución y Hábitat

La distribución de las 20 especies que conforman este género comprende de los 16° a los 52° latitud norte (Cuadro 1). Habitan principalmente en planicies áridas y semiáridas, pudiendo vivir en praderas, estepas y bosque de pino-encino.

Microdipodops spp
Ratones Canguro

Diagnosis

El sistema excretor de estos ratones está modificado para extraer y conservar al máximo el líquido de los alimentos. La cola es comúnmente más larga que la cabeza y el cuerpo, y las patas traseras presentan una franja blanca en los lados.

Características Generales

El pelaje es pardo rosáceo pálido en el dorso y blanco en la parte ventral en *M. pallidus* a diferencia de *M. megacephalus* que es más oscuro en la parte dorsal y gris en la parte ventral. El largo total varía de 130 a 180 mm, el largo de la cola de 64 a 103 mm y el de la pata de 22 a 27 mm. La bula auditiva que presentan estos roedores es más inflada que en otros heterómidos. Estas especies son poliestras y el tamaño de la camada es de 2-7 (Hall, 1946).

Distribución y Hábitat

M. megacephalus y *M. pallidus* se distribuyen latitudinalmente de los 32° a los 48° norte (Cuadro 1). Se localizan en habitats desérticos, praderas y estepas y se ha encontrado que la distribución está controlada por factores edáficos (Hall, 1946).

Perognathus spp
Ratones de Abazones

Diagnosis

Los ratones de éste género son pequeños y delicados; sus miembros posteriores son apreciablemente más largos que los anteriores; el cráneo es delgado y algunas veces aplanado; los procesos mastoideos son grandes; los nasales largos y semitubulares en la parte anterior; y los incisivos superiores son fuertes y acanalados (con un surco longitudinal).

Características Generales

El pelaje es suave y la coloración en el dorso va de pardo amarillento pálido a pardo oscuro, en la parte ventral presenta color de canela a blanco. La longitud del cuerpo varía de los 100 a los 230 mm, la de la cola de 44 a 143 mm y la de la pata trasera de 15 a 29 mm. La bula auditiva está inflada, y es de tamaño mediano. Se reproducen de abril a septiembre, durante junio y julio decrece la actividad. El período de gestación varía de 24 a 30 días, tienen 1 o 2 camadas al año y, paren de 2 a 7 crías (Walker, 1964). (Walker, 1964; Asdell, 1964)

Distribución y Hábitat

Este género consta de nueve especies distribuídas de los 16° a los 56° norte (Cuadro 1). Viven principalmente en zonas áridas y semiáridas se encuentran también en praderas y estepas, bosque mesófilo y bosque de pino-encino.

Chaetodipus spp
Ratones Espinosos de Abazones

Diagnosis

En este género el pelaje es duro y áspero, sobre todo en los cuartos traseros, la planta de las patas traseras están desprovistas de pelo. El mastoideo es relativamente pequeño, en tanto que el rostro y los nasales son anchos y están bien desarrollados.

Características Generales

La coloración varía de pardo amarillento pardo, a ocre y gris en la parte dorsal y en la parte ventral generalmente blanca, algunas especies presentan una línea lateral ocre brillante. La longitud del cuerpo varía de 152 a 230 mm, la de la cola de 83 a 143 mm y la de la pata trasera de 22 a 29 mm. La bula auditiva es de tamaño mediano e inflada. El período de gestación dura aproximadamente 1 mes; las camadas son de 2 a 7 crías (Asdell, 1964).

Distribución y Hábitat

Las 14 especies de este género se distribuyen de los 16° a los 52° latitud norte (Cuadro 1). Habitan zonas áridas y semiáridas llegando a encontrarse también en praderas y estepas así como en bosque de pino-encino

Número de Especies presentes, y Número de Cuadrantes en cada franja latitudinal.

Franja 52°-56°

En ésta franja encontramos el porcentaje mínimo de riqueza específica (1.7% del total), con 1 cuadrante y una especie:

Perognathus fasciatus

Franja 48°-52°

6 cuadrantes y 4 especies:

Perognathus parvus, *Perognathus fasciatus*, *Dipodomys ordii* y *Chaetodipus hispidus*.

Franja 44°-48°

8 cuadrantes y 6 especies:

Perognathus parvus, *Perognathus fasciatus*, *Perognathus flavescens*, *Chaetodipus hispidus*, *Dipodomys ordii*, *Microdipodops megacephalus*.

Franja 40°-44°

8 cuadrantes y 16 especies:

Perognathus parvus, *Perognathus inornatus*, *Perognathus longimembris*, *Perognathus fasciatus*, *Perognathus flavus*, *Perognathus flavescens*, *Chaetodipus formosus*, *Chaetodipus hispidus*, *Dipodomys californicus*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys microps*, *Dipodomys panamintinus*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys deserti*, *Microdipodops megacephalus* y *Microdipodops pallidus*.

Franja 36°-40°

8 cuadrantes y 26 especies:

Perognathus inornatus, *Perognathus parvus*, *Perognathus longimembris*, *Perognathus amplus*, *Perognathus flavescens*, *Perognathus flavus*, *Perognathus fasciatus*, *Chaetodipus formosus*, *Chaetodipus penicillatus*, *Chaetodipus californicus*, *Chaetodipus intermedius*, *Chaetodipus hispidus*, *Dipodomys*

venustus, *Dipodomys heermanni*, *Dipodomys californicus*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys microps*, *Dipodomys panamintinus*, *Dipodomys elephantinus*, *Dipodomys ingens*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys nitratoides*, *Dipodomys deserti*, *Dipodomys spectabilis*, *Microdipodops megacephalus*, *Microdipodops pallidus*.

Franja 32°-36°

En ésta franja se encuentra la máxima riqueza con el 57.1% del total; con 8 cuadrantes y 32 especies.

Perognathus parvus, *Perognathus alticola*, *Perognathus longimembris*, *Perognathus inornatus*, *Perognathus amplius*, *Perognathus flavescens*, *Perognathus flavus*, *Perognathus merriami*, *Chaetodipus formosus*, *Chaetodipus fallax*, *Chaetodipus californicus*, *Chaetodipus bayleyi*, *Chaetodipus penicillatus*, *Chaetodipus arenarius*, *Chaetodipus intermedius*, *Chaetodipus spinatus*, *Chaetodipus hispidus*, *Chaetodipus nelsoni*, *Dipodomys microps*, *Dipodomys panamintinus*, *Dipodomys venustus*, *Dipodomys agilis*, *Dipodomys heermanni*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys ingens*, *Dipodomys nitratoides*, *Dipodomys stephensi*, *Dipodomys deserti*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys spectabilis*, *Dipodomys elator*, *Microdipodops pallidus*.

Franja 28°-32°

Presenta el 51.7% de riqueza del total con 7 cuadrantes y 29 especies:

Perognathus longimembris, *Perognathus flavus*, *Perognathus amplius*, *Perognathus flavescens*, *Perognathus merriami*, *Chaetodipus formosus*, *Chaetodipus baileyi*, *Chaetodipus penicillatus*, *Chaetodipus arenarius*, *Chaetodipus fallax*, *Chaetodipus californicus*, *Chaetodipus spinatus*, *Chaetodipus hispidus*, *Chaetodipus pernix*, *Chaetodipus intermedius*, *Chaetodipus goldmani*, *Chaetodipus artus*, *Chaetodipus nelsoni*, *Dipodomys agilis*, *Dipodomys simulans*, *Dipodomys gravipes*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys deserti*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys spectabilis*, *Dipodomys nelsoni*, *Dipodomys elator*, *Liomys pictus*, *Liomys irroratus*.

Franja 24°-28°

6 cuadrantes y 23 especies: (41% de riqueza del total)

Perognathus flavus, *Perognathus merriami*, *Chaetodipus arenarius*, *Chaetodipus fallax*, *Chaetodipus formosus*, *Chaetodipus bayleyi*, *Chaetodipus goldmani*, *Chaetodipus artus*, *Chaetodipus spinatus*, *Chaetodipus hispidus*, *Chaetodipus pernix*, *Chaetodipus intermedius*, *Chaetodipus penicillatus*,

Chaetodipus nelsoni, *Dipodomys agilis*, *Dipodomys simulans*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys nelsoni*, *Dipodomys phillipsii*, *Dipodomys compactus*, *Liomys pictus*, *Liomys irroratus*.

Franja 20°-24°

7 cuadrantes con 19 especies:

Perognathus flavus, *Perognathus merriami*, *Chaetodipus arenarius*, *Chaetodipus spinatus*, *Chaetodipus pernix*, *Chaetodipus artus*, *Chaetodipus hispidus*, *Chaetodipus penicillatus*, *Chaetodipus nelsoni*, *Chaetodipus lineatus*, *Dipodomys merriami*, *Dipodomys ordii*, *Dipodomys spectabilis*, *Dipodomys nelsoni*, *Dipodomys phillipsii*, *Liomys pictus*, *Liomys irroratus*, *Heteromys gaumeri*, *Heteromys desmarestianus*.

Franja 16°-20°

5 cuadrantes y 9 especies:

Perognathus flavus, *Chaetodipus hispidus*, *Dipodomys phillipsii*, *Liomys irroratus*, *Liomys pictus*, *Liomys spectabilis*, *Liomys salvini*, *Heteromys desmarestianus*, *Heteromys gaumeri*.

Franja 12°-16°

4 cuadrantes y 5 especies:

Liomys irroratus, *Liomys salvini*, *Liomys pictus*, *Heteromys desmarestianus*, *Heteromys nelsoni*.

Franja 8°-12°

4 cuadrantes y 6 especies:

Liomys salvini, *Liomys adpersus*, *Heteromys desmarestianus*, *Heteromys oresterus*, *Heteromys australis*, *Heteromys anomalus*.

Franja 4°-8°

En ésta franja se presenta solo el 5.3% de riqueza del total. (2 cuadrantes y 3 especies)

Liomys adpersus, *Heteromys desmarestianus*, *Heteromys australis*.

ANEXO III
 ESPECIES Y GENEROS
 PRESENTES EN CADA CUADRANTE

74

NO DE CUADRANTE	NO DE GENEROS	NO DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
1	1	1	108	54	<i>Perognathus fasciatus</i>
2	1	1	120	50	<i>Perognathus parvus</i>
3	2	2	112	50	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
4	2	2	108	50	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
5	2	2	104	50	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
6	2	2	100	50	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Chaetodipus hispidus</i>
7	1	1	96	50	<i>Perognathus fasciatus</i>
8	3	3	120	46	<i>Perognathus parvus</i> <i>Microdipodops megecephalus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
9	2	2	116	46	<i>Perognathus parvus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
10	1	2	112	46	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Perognathus parvus</i>
11	2	2	108	46	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
12	3	3	104	46	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Chaetodipus hispidus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
13	3	4	100	46	<i>Perognathus fasciatus</i> <i>Perognathus flavescens</i> <i>Chaetodipus hispidus</i> <i>Dipodomys ordi</i>
14	1	1	96	46	<i>Perognathus fasciatus</i>
15	1	1	92	46	<i>Perognathus fasciatus</i>
16	2	3	124	42	<i>Perognathus parvus</i> <i>Perognathus inornatus</i> <i>Dipodomys californicus</i>
17	4	10	120	42	<i>Perognathus parvus</i> <i>Perognathus longimembris</i> <i>Chaetodipus formosus</i> <i>Microdipodops megecephalus</i> <i>Dipodomys ordi</i> <i>Dipodomys microps</i> <i>Dipodomys panamintinus</i> <i>Dipodomys californicus</i> <i>Dipodomys merriami</i> <i>Dipodomys deserti</i>
18	3	6	116	42	<i>Perognathus parvus</i> <i>Perognathus longimembris</i> <i>Microdipodops megecephalus</i> <i>Microdipodops pallidus</i> <i>Dipodomys ordi</i> <i>Dipodomys microps</i>
19	4	6	112	42	<i>Perognathus parvus</i> <i>Perognathus longimembris</i> <i>Chaetodipus formosus</i>

ANEXO III
 ESPECIES Y GENEROS
 PRESENTES EN CADA CUADRANTE

75

NO DE CUADRANTE	NO DE GENEROS	NO DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
					<i>Microdipodops megacephalus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys microps</i>
20	2	3	108	42	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
21	3	4	104	42	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
22	3	5	100	42	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
23	2	2	96	42	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
24	2	4	124	38	<i>Perognathus inornatus</i>
					<i>Dipodomys venustus</i>
					<i>Dipodomys heermanni</i>
					<i>Dipodomys californicus</i>
25	4	18	120	38	<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus inornatus</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus californicus</i>
					<i>Microdipodops megacephalus</i>
					<i>Microdipodops pallidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys microps</i>
					<i>Dipodomys panamintinus</i>
					<i>Dipodomys elephantinus</i>
					<i>Dipodomys venustus</i>
					<i>Dipodomys heermanni</i>
					<i>Dipodomys ingens</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys nitratoides</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
26	4	13	116	38	<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus amplus</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Microdipodops megacephalus</i>
					<i>Microdipodops pallidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys microps</i>
					<i>Dipodomys panamintinus</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
27	4	14	112	38	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus amplus</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Microdipodops megacephalus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>

ANEXO III
 ESPECIES Y GENEROS
 PRESENTES EN CADA CUADRANTE

76

Nº DE CUADRANTE	Nº DE GENEROS	Nº DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
					<i>Dipodomys microps</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
28	2	5	108	38	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
29	3	5	104	38	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
30	3	5	100	38	<i>Perognathus fasciatus</i>
					<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
31	3	3	96	38	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
32	3	15	120	34	<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Perognathus alticola</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus inornatus</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
					<i>Chaetodipus californicus</i>
					<i>Dipodomys microps</i>
					<i>Dipodomys panamintinus</i>
					<i>Dipodomys venustus</i>
					<i>Dipodomys agilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
					<i>Dipodomys ingens</i>
					<i>Dipodomys nitratoides</i>
33	4	19	116	34	<i>Perognathus alticola</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus amplius</i>
					<i>Perognathus inornatus</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus bailey</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus arenarius</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
					<i>Chaetodipus californicus</i>
					<i>Chaetodipus sonnatus</i>
					<i>Microbopods pallidus</i>
					<i>Dipodomys microps</i>
					<i>Dipodomys panamintinus</i>
					<i>Dipodomys stephensi</i>
					<i>Dipodomys agilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
34	3	14	112	34	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus parvus</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus amplius</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus bailey</i>

ANEXO III
ESPECIES Y GENEROS
PRESENTES EN CADA CUADRANTE

77

NO DE CUADRANTE	NO DE GENEROS	NO DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
35	3	9	108	34	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus baileyi</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
36	3	11	104	34	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus nelsoni</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys elator</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
37	3	5	100	34	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
38	2	3	96	34	<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys elator</i>
39	1	1	92	34	<i>Chaetodipus hispidus</i>
40	3	13	116	30	<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus baileyi</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus eremicus</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
					<i>Chaetodipus californicus</i>
					<i>Chaetodipus spinatus</i>
					<i>Dipodomys agilis</i>
					<i>Dipodomys simulans</i>
					<i>Dipodomys gravipes</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys deserti</i>
41	4	20	112	30	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus longimembris</i>
					<i>Perognathus amplius</i>
					<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus baileyi</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus pernix</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus goldmani</i>
					<i>Chaetodipus erinus</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
					<i>Chaetodipus spinatus</i>

ANEXO III
 ESPECIES Y GENEROS
 PRESENTES EN CADA CUADRANTE

78

NO DE CUADRANTE	NO DE GENEROS	NO DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys agilis</i>
					<i>Dipodomys similans</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Dipodomys oeseni</i>
					<i>Liomys pictus</i>
42	4	12	108	30	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus goldmani</i>
					<i>Chaetodipus erinus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
					<i>Liomys pictus</i>
43	4	12	104	30	<i>Perognathus flavescens</i>
					<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus nelsoni</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys nelsoni</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
44	3	8	100	30	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penicillatus</i>
					<i>Chaetodipus nelsoni</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys elator</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
45	2	3	90	30	<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys elator</i>
46	1	1	92	30	<i>Chaetodipus hispidus</i>
47	1	1	116	26	<i>Chaetodipus arenarius</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
48	3	11	112	26	<i>Chaetodipus formosus</i>
					<i>Chaetodipus baileyi</i>
					<i>Chaetodipus arenarius</i>
					<i>Chaetodipus goldmani</i>
					<i>Chaetodipus erinus</i>
					<i>Chaetodipus fallax</i>
					<i>Chaetodipus sonorius</i>
					<i>Dipodomys agilis</i>
					<i>Dipodomys similans</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys pictus</i>
49	4	11	108	26	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodipus baileyi</i>
					<i>Chaetodipus hispidus</i>
					<i>Chaetodipus penis</i>
					<i>Chaetodipus intermedius</i>
					<i>Chaetodipus goldmani</i>

ANEXO III
 ESPECIES Y GENEROS
 PRESENTES EN CADA CUADRANTE

ESTA TESIS NO DEBE
 SALIR DE LA BIBLIOTECA

79

Nº DE CUADRANTE	Nº DE GENEROS	Nº DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
					<i>Chaetodius artus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
					<i>Liomys pictus</i>
50	4	10	104	26	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodius hispidus</i>
					<i>Chaetodius penicillatus</i>
					<i>Chaetodius neisoni</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys neisoni</i>
					<i>Dipodomys philipsi</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
51	4	10	100	26	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodius hispidus</i>
					<i>Chaetodius penicillatus</i>
					<i>Chaetodius neisoni</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys neisoni</i>
					<i>Dipodomys philipsi</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
52	3	4	96	26	<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodius hispidus</i>
					<i>Dipodomys compactus</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
53	2	3	112	22	<i>Chaetodius aretenuis</i>
					<i>Chaetodius spinatus</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
54	2	5	108	22	<i>Chaetodius aretenuis</i>
					<i>Chaetodius pernix</i>
					<i>Chaetodius artus</i>
					<i>Chaetodius spinatus</i>
					<i>Liomys pictus</i>
55	4	13	104	22	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Chaetodius hispidus</i>
					<i>Chaetodius penicillatus</i>
					<i>Chaetodius pernix</i>
					<i>Chaetodius neisoni</i>
					<i>Chaetodius lineatus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys neisoni</i>
					<i>Dipodomys philipsi</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>
					<i>Liomys pictus</i>
56	4	11	100	22	<i>Perognathus flavus</i>
					<i>Perognathus merriami</i>
					<i>Chaetodius hispidus</i>
					<i>Chaetodius penicillatus</i>
					<i>Chaetodius neisoni</i>
					<i>Chaetodius lineatus</i>
					<i>Dipodomys ordii</i>
					<i>Dipodomys spectabilis</i>
					<i>Dipodomys neisoni</i>
					<i>Dipodomys merriami</i>
					<i>Liomys irroratus</i>

ANEXO III
ESPECIES Y GENEROS
PRESENTES EN CADA CUADRANTE

80

No DE CUADRANTE	No DE GENEROS	No DE ESPECIES	LATITUD (°)	LONGITUD (°)	ESPECIES PRESENTES EN CADA CUADRANTE
57	1	1	96	22	<i>Dipodomys philipsi</i>
58	1	1	92	22	<i>Heteromys gaumen</i>
59	1	2	88	22	<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys gaumen</i>
60	1	3	104	18	<i>Liomys irroratus</i> <i>Liomys pictus</i> <i>Liomys spectabilis</i>
61	4	5	100	18	<i>Perognathus flavus</i> <i>Cheerodorus hispidus</i> <i>Dipodomys philipsi</i> <i>Liomys irroratus</i> <i>Liomys pictus</i>
62	4	6	96	18	<i>Perognathus flavus</i> <i>Dipodomys philipsi</i> <i>Liomys irroratus</i> <i>Liomys pictus</i> <i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i>
63	2	4	92	18	<i>Liomys pictus</i> <i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys gaumen</i>
64	2	2	88	18	<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys gaumen</i>
65	1	2	96	14	<i>Liomys irroratus</i> <i>Liomys salvini</i>
66	2	4	92	14	<i>Liomys pictus</i> <i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys neisoni</i>
67	2	2	88	14	<i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i>
68	2	2	84	14	<i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i>
69	1	1	88	10	<i>Liomys salvini</i>
70	2	3	84	10	<i>Liomys salvini</i> <i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys osterius</i>
71	2	2	80	10	<i>Liomys adspersus</i> <i>Heteromys desmarestianus</i>
72	1	3	76	10	<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys australis</i> <i>Heteromys anomalus</i>
73	1	1	80	6	<i>Liomys adspersus</i>
74	1	2	76	6	<i>Heteromys desmarestianus</i> <i>Heteromys australis</i>

Especies que forman parte de los grupos del dendrograma resultante del agrupamiento de la matriz derivada de la presencia o ausencia de especies de la familia Heteromyidae.

Grupo (●)**Cuadrantes 53, 40, 47, 33, 54, 48, 41**

Chaetodipus arenarius; Chaetodipus formosus; Chaetodipus baileyi; Chaetodipus hispidus; Chaetodipus goldmani; Chaetodipus penicillatus; Chaetodipus fallax; Chaetodipus californicus; Chaetodipus spinatus; Chaetodipus intermedius; Chaetodipus pernix; Chaetodipus artus; Dipodomys ordii; Dipodomys agilis; Dipodomys microps; Dipodomys panamintinus; Dipodomys stephensi; Dipodomys simulans; Dipodomys gravipes; Dipodomys deserti; Dipodomys merriami; Dipodomys spectabilis; Perognathus flavus; Perognathus longimembris; Perognathus alticola; Perognathus amplus; Perognathus inornatus; Microdipodops pallidus; Liomys pictus

Grupo (▲)**Cuadrantes 28, 27, 20, 14, 10, 15, 12, 6, 13, 11, 7, 5, 4, 3, 1**

Perognathus fasciatus; Perognathus flavescens; Perognathus flavus; Perognathus parvus; Perognathus longimembris; Perognathus amplus; Chaetodipus formosus; Chaetodipus penicillatus; Chaetodipus intermedius; Chaetodipus hispidus; Dipodomys ordii; Dipodomys spectabilis; Dipodomys microps; Dipodomys merriami; Dipodomys deserti; Microdipodops megacephalus

Grupo (◆)**Cuadrantes 45, 44, 38, 42, 39, 31, 30, 29, 22, 21, 23, 35, 34, 46, 37, 36, 49, 56, 43, 52**

Perognathus flavus; Perognathus parvus; Perognathus fasciatus; Perognathus flavescens; Perognathus merriami; Perognathus longimembris; Perognathus amplus; Chaetodipus baileyi; Chaetodipus pernix; Chaetodipus formosus; Chaetodipus hispidus; Chaetodipus penicillatus; Chaetodipus nelsoni; Chaetodipus lineatus; Chaetodipus intermedius; Chaetodipus goldmani; Chaetodipus artus; Dipodomys ordii; Dipodomys compactus; Dipodomys spectabilis; Dipodomys merriami; Dipodomys nelsoni; Dipodomys deserti; Dipodomys elator; Liomys irroratus; Liomys pictus

Grupo (■)**Cuadrantes 19, 17, 9, 8, 2, 26, 25, 18, 32, 24, 16**

Perognathus parvus; Perognathus longimembris; Perognathus amplus; Perognathus inornatus; perognathus alticola; Chaetodipus formosus; Chaetodipus penicillatus; Chaetodipus intermedius; Chaetodipus californicus; Chaetodipus fallax; Dipodomys ordii; Dipodomys microps; Dipodomys panamintinus; Dipodomys californicus; Dipodomys merriami; Dipodomys deserti; Dipodomys elephantinus; Dipodomys venustus; Dipodomys heermanni; Dipodomys ingens; Dipodomys nitratoides; Dipodomys agilis; Microdipodops megacephalus; Microdipodops pallidus

Especies que forman parte de los grupos del dendrograma resultante del agrupamiento de la matriz derivada de la presencia o ausencia de especies de la familia Heteromyidae.

Grupo (*)**Cuadrantes 74, 72, 70, 68, 67, 66, 64, 63, 59, 58***Heteromys gaumeri; Heteromys desmarestianus; Liomys pictus; Liomys salvini; Heteromys nelsoni; Heteromys oresterus; Heteromys australis; Heteromys anomalus***Grupo (•)****Cuadrantes 73, 71***Liomys adpersus; Heteromys desmarestianus***Grupo (+)****Cuadrantes 57, 51, 50, 61, 55***Dipodomys phillipsii; Perognathus flavus; Perognathus merriami; Chaetodipus hispidus; Chaetodipus penicillatus; Chaetodipus pernix; Chaetodipus lineatus; Chaetodipus nelsoni; Dipodomys ordii; Dipodomys spectabilis; Dipodomys nelsoni; Dipodomys merriami; Dipodomys phillipsii; Liomys irroratus; Liomys pictus***Grupo (✕)****Cuadrante 60***Liomys irroratus; Liomys pictus; Liomys spectabilis***Grupo (π)****Cuadrantes 69, 65, 62***Perognathus flavus; Dipodomys phillipsii; Liomys salvini; Liomys irroratus; Liomys pictus; Heteromys desmarestianus*