

21 00377

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**PROCESOS LOCALES Y REGIONALES EN
LA DIVERSIDAD ALFA Y BETA DE ROEDORES,
DE LA PORCIÓN ÁRIDA-SEMIÁRIDA
DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

RODOLFO CLEMENTE RESÉNDIZ MELGAR

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINOSA

LOS REYES IZTACALA, MÉXICO





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.

El presente trabajo se llevó a cabo con el apoyo del proyecto **IN-208398**
otorgado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico
de la U.N.A.M.

*A la memoria de mi Abuela Aurora Melgar
Corrales y de
mi tío Eduardo Melgar Caro.*

*A mi madre por su fortaleza y
por su apoyo que me ha dado en la vida.*

*A mi padre y hermanas
por su cariño.*

*A mi abuela Amelia , abuelo Clemente y a mis
padrinos Margarita y Ezequiel
por su gran apoyo.*

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Julio Alberto Lemos Espinal por la dirección de la presente tesis, así como por sus invaluable consejos que me permitieron terminar en buen término la Maestría en Ciencias Biológicas pero en especial por su amistad

Del mismo modo deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Alfonso Valiente Banuet que fue co-director de la tesis, también por sus consejos, su amistad y disponibilidad de ayuda en todo momento.

Al Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe por haber formado parte del comité tutorial, sus invaluable comentarios desde el inicio al final de la tesis y por su atención en el proceso de revisión.

Al Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y al Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar notablemente la tesis.

Al CONAC y T por el otorgamiento de la beca no. 130050.

A todas aquellas personas que ayudaron en el trabajo de campo pero en especial a Manuel Espino Ocampo, Jazmín Díaz Melgoza, Rocio Iliana y al Esp. José Antonio Soriano.

A Erna, Manuel y Jesús por su apoyo durante mi estancia en Morelia, así como a mis compañeros de la Maestría, a los del Laboratorio de Ecología de la UBIPRO y a los del Laboratorio de comunidades del Instituto de Ecología.

Finalmente deseo agradecer a mis amigos y socios Ovidio Villaseñor y Ramón Gregorio, que me permitieron ausentarme por un tiempo para poder concluir la tesis.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Procesos Locales en la Diversidad de Roedores de Zonas Áridas	3
Procesos Regionales en la Diversidad de Roedores de Zonas Áridas	7
Procesos Locales Versus Procesos Regionales	8
El Valle de Tehuacán-Cuicatlán	9
<i>Procesos Locales en la Diversidad</i>	10
<i>Procesos Regionales en la Diversidad</i>	12
<i>Procesos Locales Versus Procesos Regionales</i>	14
ÁREA DE ESTUDIO	15
MÉTODOS	
Captura de Roedores	16
Características Ambientales de los Sitios	19
Zonas Áridas y de Zonas de Bosque Tropical Seco Utilizadas en la Comparación	19
ANÁLISIS	
Diversidad Alfa, Beta y Regional	20
Procesos Locales	23
Procesos Regionales	26
Procesos Locales Versus Procesos Regionales	27
RESULTADOS	
Diversidad Alfa, Beta y Regional de Roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán	27
Procesos Locales	37
Procesos Regionales	41
Procesos Locales Versus Procesos Regionales	46
DISCUSIÓN	
Procesos Locales	48
Procesos Regionales	50
Procesos Locales Versus Procesos Regionales	56
CONCLUSIONES	57
LITERATURA CITADA	58

RESUMEN

Las comunidades de roedores de zonas áridas se consideran saturadas, poseen baja diversidad alfa y elevada diversidad beta, lo que se ha explicado por procesos ecológicos locales, destacándose a la competencia. La explicación ha sido parcial basada en estudios en Norteamérica septentrional. El trabajo reporta la influencia de los procesos locales y regionales en la diversidad de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, una zona árida meridional con influencia tropical. En cuanto a los procesos locales: (1) determinamos la relación de parámetros ambientales con la diversidad alfa y beta; (2) se puso a prueba la hipótesis nula de que la presencia de cada especie en un sitio depende únicamente de su frecuencia de ocurrencia siendo independiente de la distribución de otras especies; (3) se determinó la posible relación entre la abundancia de las especies con diferencias en el espacio ecomorfológico; y (4) con una simulación basada en la probabilidad de llegada de las especies a los sitios locales, vimos su posible influencia sobre la diversidad alfa y beta. Para conocer la influencia de los procesos regionales en la diversidad de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se le comparó con seis regiones áridas y con cinco de bosque tropical seco, para observar similitudes con otras regiones. La riqueza regional de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán fue de 15 especies, la local de 3.12 especies y la diversidad beta del 16%. La diversidad alfa y beta no dependen de las características ambientales (no hubo relación), aunque si pudiera tener efecto importante si se consideran a las especies individualmente. La diversidad alfa y beta no se vieron influenciadas por similitudes en el tamaño corporal entre especies, ni por la frecuencia de co-ocurrencia entre pares de especies, pero si por la probabilidad de llegada a los sitios. El Valle es un mosaico de especies de roedores resultado de su colindancia con otras regiones. Es diferente a las zonas áridas septentrionales por su baja diversidad de heterómidos y presentó mayor similitud en las especies de roedores con zonas de bosque tropical seco. Aunque, concluimos que las comunidades son saturadas, lo explicamos principalmente por problemas de las especies para llegar y/o establecerse en los sitios.

INTRODUCCIÓN

El término de comunidad en su forma más simple describe a un grupo de poblaciones de especies que se encuentran juntos (Giller 1984). Los procesos que influyen en su composición, se dividen en aquellos que ocurren fuera de las comunidades o también llamados procesos regionales y en los que ocurren dentro de las comunidades o llamados procesos locales (Ricklefs 1987).

Los procesos regionales ocurren a escalas espaciales y temporales gruesas, como son los factores históricos y geográficos, entre los que destacan las perturbaciones geológicas, la fragmentación de una zona biogeográfica y los eventos de especialización, de extinción y de migración (Myers y Giller 1989). Estos son relevantes porque determinan las especies en una región, siendo las únicas especies que potencialmente pueden acceder a distintos sitios dentro de la región

Los procesos locales de acuerdo a Ricklefs y Schluter (1993) pueden dividirse en: (1) los que tienden a reducir la diversidad, como la competencia, la depredación y la variabilidad ambiental; y (2) aquellos que tienden a incrementar la diversidad como el mutualismo, la productividad y la variedad de recursos.

Las especies dentro de una región no tienen la misma probabilidad de acceder a distintos sitios dentro de la región, dicha probabilidad puede deberse a la capacidad dispersora y la tolerabilidad ambiental de las especies (Putman 1994, Belyea y Lancaster 1999) también, tienen influencia tanto en el ámbito local como regional.

Las especies que encontramos en un sitio determinado o diversidad local o alfa, así como el correspondiente recambio de especies entre sitios o diversidad beta, son el resultado de estos procesos que actúan o actuaron en algún momento.

Esto es porque las comunidades se componen únicamente por las especies que se encuentran en la región, que pueden acceder al sitio y que pueden vivir en él (Kelt *et al.* 1995). De esta forma si conocemos la contribución relativa de los procesos locales versus los procesos regionales, se tiene una de las principales claves para entender los patrones en la diversidad (Huston 1999).

Procesos Locales en la Diversidad de Roedores de Zonas Áridas

La diversidad de roedores de zonas áridas del mundo parece deberse a procesos ecológicos locales, un indicio es la baja diversidad alfa o local, que generalmente es menor a 4 especies por sitio (Kelt *et al.* 1996). Este patrón es consistente en varias zonas áridas del mundo no obstante diferencias en la riqueza regional de especies.

Otro patrón importante es que la coexistencia local se encuentra entre el 20 al 30% de las especies disponibles por región, observándose de esta forma un alto recambio de especies entre sitios o alta diversidad beta (Kelt *et al.* 1996).

Los procesos locales se consideran como los principales en determinar los patrones mencionados en los roedores. Este tipo de comunidades se denominan saturadas porque tienen un límite en el número de miembros de los que se componen (Cornell y Lawton 1992).

La importancia de los procesos locales en determinar la composición de las comunidades de roedores de zonas áridas, se ha examinado particularmente para las zonas áridas de Norteamérica. Donde se ha visto que la composición de las comunidades es aleatoria y altamente individualista, porque esta determinada primordialmente por la habilidad de cada especie de satisfacer sus propios

requerimientos (Brown y Kurzius 1987, Brown y Harney 1993). Esto supone que los parches donde se encuentran los roedores, deben ser capaces de mantener las necesidades particulares de cada especie, siendo entonces que la composición de la comunidad no depende de interacciones estructuradas, lo que no quiere decir que no sean relevantes (Brown y Kurzius 1987).

Las principales diferencias entre las zonas áridas del mundo se observan en las categorías tróficas (Kelt *et al.* 1996). En Norteamérica los granívoros son la categoría trófica con mayor número de representantes (Brown y Kurzius 1987, Kelt *et al.* 1996) por lo que las interacciones entre especies de roedores son principalmente competitivas (Brown y Harney 1993).

Por medio de estudios experimentales se ha observado que al excluir artificialmente especies en las comunidades, las especies restantes presentan aumento en su densidad (Munger y Brown 1981, Freeman y Lemen 1983, Brown y Munger 1985).

Otros trabajos manifiestan la relevancia de las interacciones específicas en la composición de las comunidades de roedores como el de Fox y Brown (1993) que propone reglas en la composición de especies de la comunidad, una de ellas es que las especies que coexisten difieren en el tamaño corporal (Brown 1973, Brown y Lieberman 1973, Brown 1975, Bowers y Brown 1982) o en alguna otra característica del cuerpo (Dayan y Simberloff 1994) lo cual es un mecanismo utilizado para minimizar la competencia y favorecer la coexistencia entre especies.

Otra regla en la composición de especies encontrada primero por Patterson y Brown (1991) es que las comunidades con mayor riqueza de especies anidan a las de menor riqueza. El anidamiento se observa cuando las comunidades pobres en

especies se repiten o se encuentran dentro de las comunidades ricas en especies. Esto puede deberse a causas como diferencias en la movilidad, abundancia de depredadores, limitaciones por las condiciones abióticas y por interacciones negativas entre ellas, como la competencia. Dicho anidamiento es importante para entender la relación entre los procesos locales y regionales (Stone *et al.* 2000). Porque para que exista anidamiento se requiere: (1) una historia biogeográfica común; (2) ambientes contemporáneos similares; y (3) organizaciones jerárquicas en las relaciones de nicho, que se aprecian porque algunas especies están más restringidas que otras en su distribución y porque probablemente sus requerimientos ecológicos sean más especializados.

La regla más controversial propuesta por Fox y Brown (1993) es que las comunidades se van estructurando por diferentes grupos funcionales o taxonómicos siguiendo un patrón conocido como la regla de ensamblaje de Fox (1987). Los grupos funcionales o taxonómicos se refieren a que es más probable encontrar especies que no sean del mismo grupo dentro de una comunidad. Así por ejemplo es más fácil encontrar a un bípedo con un cuadrúpedo, que ver a un bípedo con un bípedo; o encontrar a un insectívoro con un granívoro, que hallar a un granívoro con un granívoro.

Aunque, las reglas en la composición de las comunidades de roedores pueden deberse al papel de unas pocas especies de amplia distribución (Stone *et al.* 1996). El detectar asociaciones no aleatorias y establecer a la competencia como el principal mecanismo que estructura a las comunidades, puede ser por un tratamiento irreal de la distribución de las especies, por el hecho de que las

especies de más amplia distribución coexisten en la mayoría de los sitios (Stone *et al.* 1996).

Por otro lado, aspectos morfológicos especialmente los que tienen que ver con el tamaño y la locomoción, resaltan el hecho de que las comunidades de roedores están influenciadas por relaciones interespecíficas (Brown y Harney 1993) y por lo tanto en la diversidad local y en el recambio de especies entre sitios. Como lo demuestra la co-ocurrencia de especies con una diferencia corporal mayor a 1.5, que se presenta más frecuente de lo que se esperaría por azar, en cambio especies de similar tamaño corporal no presentan esta misma frecuencia de co-ocurrencia (Bowers y Brown 1982).

Lo anterior puede explicarse, porque las especies de zonas áridas de Norteamérica pertenecen en su mayoría sólo a dos familias la Muridae o la Heteromyidae que domina en las comunidades de roedores de las zonas áridas de Norteamérica. Las características morfológicas, fisiológicas y conductuales provienen de un diseño similar y se usan principalmente las semillas como fuente de alimento (Brown y Harney 1993). Por lo que para evitar competir entre ellas las especies han optado por utilizar diferentes hábitat o bien cambiar el tamaño corporal, y con ello favorecer la coexistencia por diferencias en las necesidades de energía, así como en la forma de obtenerla y procesarla (Bowers y Brown 1982).

Como la morfología de una especie representa aspectos de la relación con su ambiente y con otras especies (Ricklefs y Miles 1994). Diferencias en el espacio ecomorfológico, que es el conjunto de características morfológicas que pueden expresar el uso de los recursos de una especie y su desempeño (Reilly y Wainwright 1994) pueden relajar la competencia de especies, si esto es cierto se

puede observar una relación entre la abundancia y las diferencias en el espacio ecomorfológico, lo que parece presentarse en las comunidades de roedores de las zonas áridas de Norteamérica (Stevens y Willig 2000) este fenómeno se conoce como compensación de la densidad (Crowell 1962, Hawkings y McMahon 1989, Stevens y Willig 2000).

Además de que las diferencias morfológicas pueden hacer o no que una especie sea exitosa en un sitio, las características ambientales pueden determinar la composición local de especies de roedores dentro de una región, esto es por diferencias en los hábitos de forrajeo y en las necesidades de alimentación y de protección contra depredadores (Rosenzeig y Winakur 1969, Brown *et al.* 1972, Brown 1973, Reichman 1975, Reichman y Oberstein 1977, Price 1978, Price y Heinz 1984, Kotler 1984, Price y Waser 1985, Price y Podolski 1989, Bowers 1990, Price y Reichman 1993, Vander Wall 1995).

Procesos Regionales en la Diversidad de Roedores de Zonas Áridas

A escala regional la diversidad de especies de roedores de zonas áridas se ve afectada por factores físicos como el clima y la geología, teniendo efectos sobre la dispersión, la sobrevivencia, la reproducción y la colonización (Brown y Harney 1993).

Estos factores influyen sobre la distribución geográfica de las especies, la diversidad regional y sobre la diversidad local, porque a partir de las especies que se encuentran en la región se componen las comunidades locales (Kelt *et al.* 1995).

Entre los principales procesos regionales que diferencian las comunidades de roedores de las zonas áridas del mundo está la colindancia con otras regiones, la

latitud, el linaje y la historia del sitio lo que produjo en cada zona diferencias en la elevación, el área y el relieve, que a su vez repercuten sobre la heterogeneidad en los suelos y en la vegetación (Kelt *et al.* 1996).

Los desiertos afectados por cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno, como los desiertos de Norteamérica presentaron mayores períodos de aislamiento geográfico y las zonas áridas sufrieron contracciones en su tamaño (Axelrold 1958). El aislamiento geográfico generado por los cambios del Pleistoceno y otros factores como el relieve, han producido distintos grados de especiación alópatrica (Kelt *et al.* 1996).

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

Estudios recientes han aplicado una técnica que busca incluir la perspectiva evolutiva tanto como la perspectiva ecológica en la explicación de la diversidad local. Con lo que se busca integrar los procesos que ocurren a escala regional con los que ocurren localmente (Karlson y Cornell 1999).

En dicha técnica la riqueza local es considerada como función de la riqueza regional (Cornell 1985, Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992, Ricklefs y Shluter 1993), cuando se presenta una relación entre la riqueza local y regional se habla de comunidades no-saturadas, considerándose la composición local independiente de las interacciones dentro de la comunidad, este tipo de comunidad posee fuertes límites evolutivos hacia la riqueza local (Srivastava 1999).

En cambio cuando no se observa relación entre la riqueza local y regional se habla de comunidades saturadas, las cuales están limitadas principalmente por procesos ecológicos (Srivastava 1999). Cuando sucede esto las comunidades

locales llegan a un máximo, que en un momento dado no incrementa con la riqueza regional, entonces se dice que la comunidad local es independiente de la riqueza regional (Cornell y Lawton 1992).

La técnica mencionada no ha sido utilizada con roedores de zonas áridas, pero el hecho de que la mayoría de las regiones presentan una diversidad local baja generalmente (menor de 4 especies) sin importar el tamaño de la riqueza regional, hace suponer que las comunidades de roedores son saturadas (Kelt *et al.* 1996) y limitadas principalmente por procesos locales.

Al integrar estudios locales con estudios dados a otras escalas al parecer únicamente el patrón observado por Bowers y Brown (1982) es válido para definir la importancia de las relaciones interespecíficas y los procesos locales sobre la distribución regional de las especies de roedores y la composición de especies (Stone *et al.* 2000) lo que es un tema que continúa en controversia (Brown *et al.* 2000, Stone *et al.* 2000).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Ningún sistema en el mundo ha sido tan ampliamente estudiado como los desiertos de Norteamérica en cuanto a las comunidades de roedores, pero es cierto también que se ha prestado poca atención a las zonas áridas meridionales como es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

El análisis de la riqueza local y regional en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su comparación con otras regiones puede ayudar a comprender mejor los factores ecológicos e históricos que han producido los patrones observados en las comunidades de roedores de zonas áridas

Procesos Locales en la Diversidad

En México la diversidad beta y la heterogeneidad ambiental son los factores clave que determinan la inusual riqueza de especies del país (Arita 1997). En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, los cambios ambientales se aprecian a escalas espaciales finas comparados con sistemas áridos más septentrionales. Por ejemplo el número de especies vegetales es similar a la del desierto Sonorense y un poco menor que el Chihuahuense. No obstante el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en extensión es casi 30 veces menor que el Sonorense y casi 50 veces menor que el Chihuahuense (Valiente-Banuet *et al.* 2000). El elevado número de especies vegetales que se encuentran en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (aproximadamente 3000; Dávila *et al.* 1993) es resultado de la gran diversidad de climas, superficies geomórficas, litología y suelos (Valiente-Banuet *et al.* 2000).

Suponemos que la elevada heterogeneidad ambiental del Valle de Tehuacán-Cuicatlán pudiera estar relacionada con la diversidad local y el recambio de especies entre sitios, si esto es cierto entonces la diversidad alfa y beta podrían explicarse por variables ambientales. Como se había mencionado las comunidades de roedores están compuestas generalmente por menos de 4 especies localmente (Kelt *et al.* 1996) por lo que quisimos ver si los sitios "ricos" en especies que consideramos con 4 o más, se pueden asociar a condiciones ambientales particulares.

En un trabajo previo en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán observamos que localmente especies de roedores de similar tamaño corporal coexisten localmente, también observamos que de tres especies que se encuentran con mayor abundancia dos son heterómidos (Reséndiz 1998). Por lo que basados en el

análisis de Bowers y Brown (1982) y siguiendo su metodología (ver detalles más adelante), analizamos la hipótesis nula de que la presencia de cada especie en un sitio depende únicamente de su frecuencia de ocurrencia y es independiente de la distribución de especies de similar tamaño corporal. Con lo anterior intentamos probar que la coexistencia de las especies de roedores es independiente del tamaño del cuerpo. Si esto no sucede entonces las relaciones interespecíficas y en especial el tamaño corporal puede ser relevante en la composición de las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Pero una respuesta no-aleatoria pudiera también ser el resultado de la casualidad (Grant y Shluter 1984). Por ello además relacionamos la abundancia local con las diferencias en el espacio ecomorfológico, una relación positiva revelaría a la competencia como un factor importante en definir la composición de las comunidades del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Lo que se basa en que la morfología de las especies es un indicador de los atributos ecológicos, así especies con alta similitud ecomorfológica con uno o más potenciales competidores puede repercutir sobre su abundancia como resultado de la competencia (Stevens y Willig 2000).

Otro factor que nos interesó considerar en los procesos locales, fue si la probabilidad de llegada a los sitios tiene influencia sobre el tamaño de las comunidades. Ya que, dicha probabilidad de llegada puede deberse principalmente a la tolerabilidad ambiental y la capacidad de dispersión (Belyea y Lancaster 1999) y ha sido un factor poco considerado en explicar la diversidad de roedores localmente no obstante, su relevancia en la formación de las comunidades de roedores (Stone

et al. 1996). Por lo que se puso a prueba la hipótesis de que el tamaño de las comunidades es independiente de la probabilidad de llegada de las especies al sitio.

Procesos Regionales en la Diversidad

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentra aislado de otras zonas áridas y presenta influencia tropical por su ubicación geográfica. El periodo de aislamiento del Valle de Tehuacán-Cuicatlán al parecer ha sido por un tiempo prolongado (Rzedowski 1973 y 1978; Villaseñor *et al.* 1990) como se observa en la singularidad florística que presenta si se le compara con otras zonas áridas de Norteamérica (Rzedowski 1973) el tiempo de aislamiento no se ha definido, sin embargo, este dependió de fluctuaciones climáticas, básicamente cambios en la aridez (Rzedowski 1978) que se remontan tan lejos como finales del periodo terciario (aproximadamente 1.8 millones de años), pero al parecer continuaron hasta el cuaternario (Axelrold 1958), al menos hasta hace 12 000 – 9000 años (Heine 1973).

El aislamiento favorece mayor especiación alópatrica (Kelt *et al.* 1996), si el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha encontrado aislado por varios miles de años como se ha mencionado para la vegetación (Rzedowski 1973 y 1978; Villaseñor *et al.* 1990) entonces es posible que este efecto haya generado especies endémicas de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, de acuerdo a las afinidades geográfico-climáticas de la vegetación presenta relación importante con elementos tropicales (Rzedowski 1973), pero de una comparación con varias regiones hecha por Villaseñor *et al.* (1990) el Valle resultó más similar a zonas como el Valle del

Mezquital y Querétaro que a cualquier otra. Estas zonas tienen gran afinidad con el Desierto Chihuahuense (Rzedowski 1978). Para algunos vertebrados como los murciélagos de acuerdo a sus afinidades tróficas el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se asemeja más a las zonas tropicales húmedas que a los desiertos propiamente (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996). Aunque, no se puede establecer una generalización para la fauna, porque en el caso de las aves del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se trata de un mosaico de especies características de otras regiones (Arizmendi y Espinosa 1996) en cuanto a vertebrados terrestres no existen trabajos que comparen al Valle de Tehuacán-Cuicatlán con otros sistemas.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se presentan los límites de distribución meridional para varios géneros de plantas, por lo que puede considerarse como una zona de transición entre la vegetación xerófila de la parte norte y la vegetación tropical de la parte sur del territorio mexicano (Villaseñor *et al.* 1990). Algunas especies de aves también presentan los límites de su distribución meridional en el Valle (Arizmendi y Espinosa 1996). En el caso de los mamíferos las características físicas y bióticas entre la región neotropical y neártica definen un límite para la distribución de varias especies en el centro de México (Fa y Morales 1993).

Como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se localiza en la denominada zona de transición, es importante considerar posibles similitudes en el tipo de especies de roedores que se pueden encontrar en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con otras regiones.

De acuerdo a las características dominantes de la vegetación, comparamos el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con zonas áridas y con zonas de bosque seco reportadas en la literatura (las regiones utilizadas en la comparación se mencionan

en la metodología). Esperamos que las condiciones de aridez del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su similitud con zonas áridas septentrionales (Villaseñor *et al.* 1990) puedan hacer que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán tenga mayor afinidad con zonas áridas que con zonas de bosque seco.

Aunque, no hay estudios donde se comparen en forma específica la riqueza regional y local de especies de roedores de acuerdo a la posición geográfica en México, se sabe que la diversidad beta de mamíferos terrestres está relacionada con la heterogeneidad ambiental, lo que no depende de la ubicación geográfica (Arita 1997). Por lo que quisimos ver si la riqueza regional, la diversidad alfa y la diversidad beta, difieren entre zonas áridas y de bosque tropical seco, lo que indicaría diferencias en la formación de las comunidades entre dichas zonas. Además, nos interesó ver a que corresponde más el Valle de Tehuacán-Cuicatlán de acuerdo a estos parámetros, si a una zona árida o a una zona de bosque tropical seco, de acuerdo a lo mencionado con anterioridad esperamos que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán corresponda con una zona árida

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

Para relacionar la riqueza local y regional se requiere comparar varias regiones biogeográficas (Srivastava 1999). Aunque, en México la información de composición de comunidades locales de roedores es escasa (Arita 1993), inexistente para algunos sitios, o a escalas donde es difícil que se presenten interacciones locales. Existe la suficiente cantidad de trabajos (ver metodología) para conocer si las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se consideren saturadas o no-saturadas, de acuerdo a la posible correlación o no

entre la riqueza local y regional de las zonas áridas y para las de bosque tropical seco. Esperamos que las comunidades de roedores se comporten como saturadas, donde la riqueza local no sea función de la riqueza regional.

ÁREA DE ESTUDIO

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se localiza en los estados de Puebla y Oaxaca, entre los 17° 48' – 18° 58' de latitud norte y 96° 40' – 97° 43' de longitud oeste (figura 1). La precipitación total anual promedio varía de menos de 400 mm hasta los 500 mm en las partes más secas, llegando hasta los 800 mm en las partes más húmedas al sur del Valle (García 1988, Valiente 1991). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, tiene una extensión aproximada de 10,000 km², donde se encuentran varios valles internos. La aridez se explica por la sombra orográfica producida por la Sierra de Zongolica que forma parte de la Sierra Madre Oriental (Smith 1965).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha experimentado varios procesos geológicos que le han transformado y dado su aspecto actual (Nava 1965; Brunet 1967; Fuentes-Aguilar 1970). Entre los eventos más importantes cronológicamente, está el aislamiento progresivo del Valle de Tehuacán del Golfo de México a finales del Mesozoico, continuando al Cenozoico, generándose a través de movimientos orogénicos elevaciones de hasta 3500 msnm convirtiéndose en un lago endorreico (Brunet 1967). Dicho lago es probable que se haya extendido hasta el borde septentrional actual del Valle de Oaxaca.

Procesos de erosión remontante a principios del Cuaternario resultan en la captura del lago por el Río Santo Domingo afluente del Papaloapan (Brunet 1967). Estos procesos ocurridos en el Cuaternario son los principales eventos en definir la

entre la riqueza local y regional de las zonas áridas y para las de bosque tropical seco. Esperamos que las comunidades de roedores se comporten como saturadas, donde la riqueza local no sea función de la riqueza regional.

ÁREA DE ESTUDIO

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se localiza en los estados de Puebla y Oaxaca, entre los 17° 48' – 18° 58' de latitud norte y 96° 40' – 97° 43' de longitud oeste (figura 1). La precipitación total anual promedio varía de menos de 400 mm hasta los 500 mm en las partes más secas, llegando hasta los 800 mm en las partes más húmedas al sur del Valle (García 1988, Valiente 1991). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, tiene una extensión aproximada de 10,000 km², donde se encuentran varios valles internos. La aridez se explica por la sombra orográfica producida por la Sierra de Zongolica que forma parte de la Sierra Madre Oriental (Smith 1965).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha experimentado varios procesos geológicos que le han transformado y dado su aspecto actual (Nava 1965; Brunet 1967; Fuentes-Aguilar 1970). Entre los eventos más importantes cronológicamente, está el aislamiento progresivo del Valle de Tehuacán del Golfo de México a finales del Mesozoico, continuando al Cenozoico, generándose a través de movimientos orogénicos elevaciones de hasta 3500 msnm convirtiéndose en un lago endorreico (Brunet 1967). Dicho lago es probable que se haya extendido hasta el borde septentrional actual del Valle de Oaxaca.

Procesos de erosión remontante a principios del Cuaternario resultan en la captura del lago por el Río Santo Domingo afluente del Papaloapan (Brunet 1967). Estos procesos ocurridos en el Cuaternario son los principales eventos en definir la

elevada heterogeneidad geomorfo-edáfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las cuales a su vez se relacionan estrechamente con la distribución de la vegetación (Osorio *et al.* 1996, Valiente-Banuet *et al.* 2000).

Debido a la elevada heterogeneidad geomorfo-edáfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán la vegetación es variada, reconociéndose al menos 29 tipos distintos por su composición de especies (Valiente-Banuet *et al.* 2000). Los cuales pueden agruparse de acuerdo a criterios estructurales y fisonómicos en 6 principales que son: (1) Bosques de cactáceas arborescentes; (2) Vegetación arbolada de zonas bajas (<1800 m de altitud); (3) Agrupaciones de plantas arbustivas espinosas perennifolias; (4) Agrupaciones de plantas arbóreas y herbáceas asociadas a ríos con agua permanente; (5) Agrupaciones de plantas arbóreas de zonas altas (1900-2900 m de altitud); y (6) Agrupaciones de plantas arbustivas inermes perennifolias (Valiente-Banuet *et al.* 2000).

MÉTODOS

Captura de Roedores

Se muestrearon once sitios en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, de acuerdo a criterios estructurales y fisonómicos de la vegetación, correspondientes a los primeros tres tipos de vegetación de la lista presentada arriba, con ello pretendemos tener condiciones ambientales similares, evitando muestrear tipos de vegetación propios de montaña (agrupaciones de pino, encino y juníperos). Los tipos de vegetación que presentan Valiente-Banuet *et al.* (2000) tienen la ventaja de estar asociadas con distintas condiciones de suelo y geoforma, lo que es importante

elevada heterogeneidad geomorfo-edáfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las cuales a su vez se relacionan estrechamente con la distribución de la vegetación (Osorio *et al.* 1996, Valiente-Banuet *et al.* 2000).

Debido a la elevada heterogeneidad geomorfo-edáfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán la vegetación es variada, reconociéndose al menos 29 tipos distintos por su composición de especies (Valiente-Banuet *et al.* 2000). Los cuales pueden agruparse de acuerdo a criterios estructurales y fisonómicos en 6 principales que son: (1) Bosques de cactáceas arborescentes; (2) Vegetación arbolada de zonas bajas (<1800 m de altitud); (3) Agrupaciones de plantas arbustivas espinosas perennifolias; (4) Agrupaciones de plantas arbóreas y herbáceas asociadas a ríos con agua permanente; (5) Agrupaciones de plantas arbóreas de zonas altas (1900-2900 m de altitud); y (6) Agrupaciones de plantas arbustivas inermes perennifolias (Valiente-Banuet *et al.* 2000).

MÉTODOS

Captura de Roedores

Se muestrearon once sitios en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, de acuerdo a criterios estructurales y fisonómicos de la vegetación, correspondientes a los primeros tres tipos de vegetación de la lista presentada arriba, con ello pretendemos tener condiciones ambientales similares, evitando muestrear tipos de vegetación propios de montaña (agrupaciones de pino, encino y juníperos). Los tipos de vegetación que presentan Valiente-Banuet *et al.* (2000) tienen la ventaja de estar asociadas con distintas condiciones de suelo y geoforma, lo que es importante

porque reflejan además de la vegetación un conjunto de características ambientales.

En la figura 1 se observa el mapa del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con los sitios de muestreo (la descripción de los sitios se presenta en los resultados). En los sitios del 1 al 11 se utilizaron dos transectos de 300 m ubicados de forma aleatoria y separados entre ellos al menos 500 m, con una separación entre estaciones de trapeo de 10 m, dando un total de 31 estaciones de trapeo. Se utilizó una trampa tipo Víctor y una Sherman por estación (62 trampas por transecto); de manera adicional se colocó un 30% de trampas sobre la vegetación. Las trampas permanecían abiertas por cuatro noches, dando un total de 320 noches trampa por transecto y 640 noches trampa por sitio; el esfuerzo total de captura fue de 7040 noches trampa el muestreo se realizó entre los meses de febrero a mayo de 1999.

El muestreo se complementó con tres sitios más de un trabajo previo sobre la distribución y abundancia de roedores en el sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (sitios 12-14; Reséndiz-Melgar 1998). Para la determinación taxonómica se siguió Hall (1981). Para su arreglo taxonómico y nomenclatura se siguió a Arifa y Ceballos (1997).

En los análisis se agregaron los trabajos de Hooper (1947), Goodwin (1969) y Briones (2000), anexando dichos trabajos el total de sitios fue de 25 (sitios del 15 al 25) donde se consideraron únicamente para el estudio las especies de las familias Muridae y Heteromyidae.

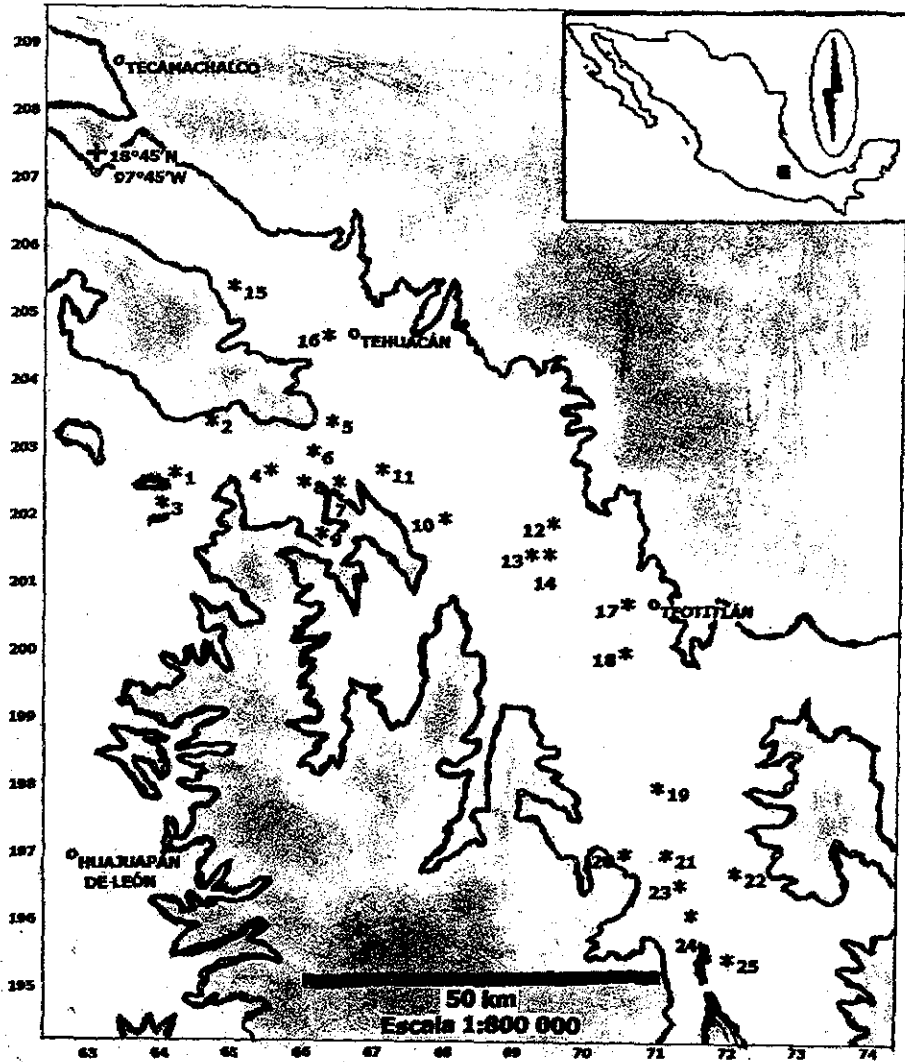


Figura 1. Ubicación geográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los asteriscos indican las localidades utilizadas en el análisis. El área sombreada indica altitudes mayores a 2000 m.s.n.m. que no se incluyó en el análisis.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Características Ambientales de los Sitios

Como algunos de los sitios utilizados del Valle de Tehuacán-Cuicatlán provienen de literatura y su ubicación geográfica es aproximada, se utilizaron descripciones en un radio de < 1.25 km es decir de un área <5 km², a esta escala se puede decir que se reflejan las características del macrohábitat (cuadro 1).

Cuadro 1. Características ambientales medidas de los sitios analizados y forma de codificación para el agrupamiento. * La pendiente promedio del sitio se obtuvo en un radio de 1.25 km con la siguiente formula: $[(A-B)/1250] \times 100$; donde A= altitud del punto más alto. B= altitud del punto más bajo.

1. Capa Geológica: Cretácico; Terciario; o Cuaternario.
2. Tipo de Vegetación: Bosques de cactáceas arborescentes; Vegetación arbolada de zonas bajas (<1800 m de altitud); o agrupaciones de plantas arbustivas espinosas perennifolias.
3. Altitud mayor de 1200 m.s.n.m; o menor a 1200 m.s.n m.
4. Precipitación total anual mayor de 500 mm; o menor a 500 mm.
5. Temperatura promedio anual mayor a 20° C; o menor a 20°C.
6. * Pendiente: Plano (0-5%); Ondulado (6-20%); o Escarpado más de 20%.

Zonas Áridas y Zonas de Bosque Tropical Seco Utilizadas en la Comparación

Por las características de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se decidió comparar con zonas áridas del Norte de México y áreas de bosque tropical seco.

Las zonas áridas fueron las siguientes: (1) El Pinacate Sonora (González-Romero 1995); (2) el Bolsón de Mapimi (Rogovin *et al.* 1991) que se agrupó con el Río Nazas (Baker y Greer 1962); (3) El Cedral en San Luis Potosí (Álvarez y

Álvarez-Castañeda 1991); (4) el norte de Coahuila (Baker 1956); (5) el sur de Coahuila (Baker 1956); y (6) La región Tamaulipeca (Álvarez 1963).

Las regiones de bosque tropical seco fueron las siguientes: (1) El sur de Morelos (Sánchez y Romero 1995, Álvarez-Castañeda 1996); (2) Costa de Jalisco (Núñez 1980, Ceballos 1989); (3) la región de tierra caliente-costa de Michoacán (Álvarez *et al.* 1987); (4) Suroeste de Oaxaca (Goodwin 1969, Webb y Baker 1969); y (5) Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México (Hall y Dalquest 1963) que agrupamos con datos del sur de Tamaulipas (Álvarez 1963)

La selección de estas regiones no es arbitraria y el hecho de no usar la regionalización de algún otro autor es debido a la disponibilidad de los datos, a la inexistencia de una regionalización propia para roedores. Para tener un área muestreada uniforme (Srivastava 1999) sólo se consideró un área que no rebasara los 15,000 km², omitiéndose también los sitios muestreados en zonas montañosas.

Para algunos de los sitios la forma de obtener las comunidades fue "artificial", *la metodología para ello consistió en revisar las localidades donde fue capturada cada especie, reuniéndose después las especies que fueron capturadas en la misma localidad como una comunidad.* Los datos locales obtenidos de esta forma corresponden a un área donde se pueden esperar interacciones locales (≤ 5 km²).

ANÁLISIS

Diversidad Alfa, Beta y Regional

La diversidad alfa o local se consideró como el número de especies por sitio. Para la diversidad beta se utilizó el índice de Cody (1975) porque es completamente aditivo, es decir, si se comparan dos extremos de un gradiente el valor de diversidad

Álvarez-Castañeda 1991); (4) el norte de Coahuila (Baker 1956); (5) el sur de Coahuila (Baker 1956); y (6) La región Tamaulipeca (Álvarez 1963).

Las regiones de bosque tropical seco fueron las siguientes: (1) El sur de Morelos (Sánchez y Romero 1995, Álvarez-Castañeda 1996); (2) Costa de Jalisco (Núñez 1980, Ceballos 1989); (3) la región de tierra caliente-costa de Michoacán (Álvarez *et al.* 1987); (4) Suroeste de Oaxaca (Goodwin 1969, Webb y Baker 1969); y (5) Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México (Hall y Dalquest 1963) que agrupamos con datos del sur de Tamaulipas (Álvarez 1963)

La selección de estas regiones no es arbitraria y el hecho de no usar la regionalización de algún otro autor es debido a la disponibilidad de los datos, a la inexistencia de una regionalización propia para roedores. Para tener un área muestreada uniforme (Srivastava 1999) sólo se consideró un área que no rebasara los 15,000 km², omitiéndose también los sitios muestreados en zonas montañosas.

Para algunos de los sitios la forma de obtener las comunidades fue "artificial", *la metodología para ello consistió en revisar las localidades donde fue capturada cada especie, reuniéndose después las especies que fueron capturadas en la misma localidad como una comunidad.* Los datos locales obtenidos de esta forma corresponden a un área donde se pueden esperar interacciones locales (≤ 5 km²).

ANÁLISIS

Diversidad Alfa, Beta y Regional

La diversidad alfa o local se consideró como el número de especies por sitio. Para la diversidad beta se utilizó el índice de Cody (1975) porque es completamente aditivo, es decir, si se comparan dos extremos de un gradiente el valor de diversidad

beta será igual a la suma que se obtenga de comparaciones entre distintos sitios dentro de dicho gradiente (Magurran 1988), para fines del trabajo es importante esta propiedad porque en ningún momento se llega a subestimar el valor de diversidad beta observado. Este índice se calcula con la siguiente fórmula:

$$\beta = (g + p) / 2$$

β = Diversidad beta

g = número de especies ganadas entre sitios

p = número de especies perdidas entre sitios

El índice de Cody (1975) por otro lado tiene la desventaja de que no es independiente de la diversidad alfa lo que no permite comparar sitios ricos en especies contra sitios pobres (Magurran 1988) por lo que además utilizamos para obtener la diversidad beta el índice propuesto por Wilson y Shmida (1984) donde:

$$\beta = (g + p) / 2\alpha$$

β = Diversidad beta

g = especies ganadas entre sitios

p = especies perdidas entre sitios

α = promedio de especies entre sitios

El índice de Cody (1975) y el índice de Wilson y Shmida (1984) se utilizaron para comparaciones con variables ambientales dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Pero dichos índices no son útiles para comparar la diversidad beta entre regiones, por lo que se utilizaron otros dos índices más propuestos por Harrison *et al.* (1992) que a continuación se describen:

Índice Beta 1

$$[(S/a - 1) / (N-1)] \times 100$$

S = diversidad regional

N = número de sitios

a = diversidad alfa promedio

Este índice es una modificación del propuesto por Whittaker (1960) que permite comparar muestras de diferentes tamaños, el cual varía de 0 (completa similitud) a 100 (completa disimilitud). El índice de Beta 1 está diseñado para regiones uniformes en la diversidad, por lo que si esto no se cumple dicho índice se ve afectado, por ejemplo cuando dominan los sitios pobres en especies en la región (Harrison *et al.* 1992) por lo que se utilizó otro índice (beta 2; Harrison *et al.* 1992) el cual puede usarse para regiones no uniformes y se obtiene con la fórmula siguiente:

Índice Beta 2

$$(S/a_{\max}) - 1 / (N-1) \times 100$$

SA diversidad regional

N = número de sitios

a_{\max} = es el valor máximo de la diversidad alfa para el total de sitios muestreados en la región.

La diversidad regional se obtuvo del total de especies reportadas, agregándose las especies que potencialmente pueden estar en el sitio y que no fueron reportadas por los autores de cada región utilizada, tanto de zonas áridas como de bosque tropical seco. Para ello se utilizó el trabajo de Arita *et al.* (1997) el cual está disponible en la página www.conabio.gob.mx. El utilizar la diversidad regional de otro autor permite independencia entre la diversidad local y regional, lo cual evita que se presenten relaciones espurias (Srivastava 1999).

Procesos Locales

Se generaron unidades ambientales, las que se compararon entre sí con una prueba de G en cuanto a la proporción de sitios "ricos" en especies (4 ó más) y la proporción de sitios "pobres" con 3 o menos especies. La agrupación de los sitios analizados en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se hizo de acuerdo a las variables ambientales del cuadro 1. El agrupamiento fue jerárquico del tipo de centroide que considera la distancia euclidiana al cuadrado entre la media

Para determinar si el recambio de especies entre sitios depende de condiciones ambientales, se relacionó la diversidad beta con diferencias ambientales entre sitios, las variables fueron: temperatura, precipitación, pendiente promedio, altitud y la distancia entre sitios. Como la diversidad beta utiliza comparaciones pareadas, el número total de comparaciones de los 25 sitios analizados entre sí fue de 300 comparaciones.

Por otro lado se determinó si la presencia de cada especie en un sitio depende únicamente de su frecuencia de ocurrencia y es independiente de la distribución de las otras especies. El modelo se basó en el propuesto por Bowers y Brown (1982) que consiste en comparar una frecuencia de co-ocurrencia esperada entre pares de especies. La frecuencia de co-ocurrencia esperada es el resultado del producto de las dos frecuencias observadas de ocurrencia de las especies que se estén analizando. Este valor se compara con la frecuencia real de sitios donde coexisten el par de especies contra el valor esperado, si el valor observado es mayor que el esperado se considera una asociación positiva. El número de asociaciones positivas o negativas se suman y se separan entre especies con tamaño corporal similar o no (en el presente trabajo se utilizaron diferencias

corporales menores o iguales a 1.2) Finalmente mediante una tabla de contingencia se determinó si la frecuencia de co-ocurrencia es independiente de las diferencias en el tamaño corporal de acuerdo al número de asociaciones positivas o negativas presentadas.

Relacionamos la abundancia de las especies con la diferencia entre varias características morfológicas del cuadro 2. Como los sitios que consideramos en el análisis obtenidos de literatura no describen abundancias, utilizamos únicamente para este análisis los sitios del 1 al 14. Para describir las características morfológicas en el espacio multivariado (ecomorfológico) hicimos un análisis de componentes principales por el método de las covarianzas. Utilizamos los objetos (especies) como variables (*Q-mode*) con los *eigen vectors* del principal componente. La sumatoria de las diferencias de los *eigen vectors* entre las especies se relacionó con la abundancia de estas en los sitios, empleándose el coeficiente de correlación de *Pearson* y una correlación no-paramétrica en este caso el de coeficiente de correlación *Spearman*, siguiendo las recomendaciones de Stevens y Willig (2000).

Para observar si el tamaño de las comunidades dependía de la probabilidad de llegada a los sitios. Se hizo una simulación para obtener comunidades de roedores a partir de los datos de campo del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la cual se repitió 10,000 veces. Para formar las 10,000 comunidades se vio si las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán podían estar o no en la comunidad, de acuerdo a su posibilidad o probabilidad de llegada de cada especie al sitio (número de sitios ocupados por la especie/ total de sitios). Cuando la probabilidad de llegada era mayor o igual a un número generado aleatoriamente, la especie se consideró

dentro de la comunidad, todas las especies de los 25 sitios analizados fueron incluidas en el análisis. Los diferentes tamaños de comunidades generadas en la simulación se compararon con una prueba de G contra las comunidades observadas en el campo

Cuadro 2. Aspectos morfológicos medidos en los roedores del sitio 1 al 14. Las características del 1-10 describen dimensiones del cuerpo. 2, 3 y 5 están relacionadas con dimensiones del cuerpo y la forma de locomoción. 9,11, 12, 14 y 17 se refieren a peculiaridades en la locomoción. 4, 7,13 y 16 reflejan el nivel de adaptación para el cavado y la habilidad de búsqueda en el sustrato. 8 y 17 reflejan adaptación al tipo de sustrato (duro o suave). 6 y 15 se refieren a adaptaciones al tipo de cobertura (Rogovin *et al.* 1992).

1. Longitud total
2. Longitud de la cola vertebral
3. Longitud pata trasera
4. Pina
5. Peso
6. Vibrisa más larga
7. Distancia entre ojos
8. Grosor de las callosidades de la pata trasera
9. Tamaño de las garras delanteras
10. Número de dedos usados en la locomoción
11. Cola/tamaño del cuerpo
12. Pata trasera/tamaño del cuerpo
13. Oreja/tamaño del cuerpo
14. Pierna trasera/pata trasera
15. Distancia entre ojos/tamaño del cuerpo
16. Tamaño de las garras delanteras/largo
17. Vibrisa más larga/tamaño del cuerpo

Procesos Regionales

Se comparó el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con las regiones áridas y de bosque tropical seco analizadas, utilizándose para ello el índice de Jacquard, que permite comparar la similitud entre sitios (Magurran 1988, en este caso la composición de especies de roedores) el índice toma valores de 0 cuando no hay similitud y de 100 % cuando se comparten las mismas especies, el cual se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$C_j = j / [(a+b) - j] \times 100$$

C_j = Índice de Jacquard

j = Número de especies comunes entre localidades

a = Número de especies totales en la localidad a

b = Número de especies totales en la localidad b

Para ver si el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en cuanto a la diversidad alfa, beta y regional corresponde a las zonas áridas y las zonas de bosque tropical seco, se hizo una prueba de *t* en el caso especial de comparar un dato único contra una muestra de datos (Sokal y Rohlf 1995). Se consideró como dato único a la diversidad alfa, beta y regional del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y a la muestra de datos en este caso las zonas áridas o las zonas de bosque tropical seco.

Para conocer posibles diferencias entre zonas áridas y las zonas de bosque tropical seco, en cuanto a la diversidad alfa, beta y regional, se utilizó la prueba de U de Mann Whitney, sin considerar al Valle de Tehuacán-Cuicatlán dentro de esta comparación.

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

Para ver si las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se consideran saturadas o no-saturadas, con el coeficiente de correlación de *Pearson* se buscó la posible relación entre la diversidad local y la riqueza regional de las zonas áridas donde se incluyó al Valle de Tehuacán-Cuicatlán; de igual forma y separadamente se hizo con las zonas de bosque tropical seco.

Lo principal es que la escala espacial de este tipo de análisis debe ser lo suficientemente pequeña para observar interacciones locales durante el tiempo ecológico, los trabajos utilizados para obtener la riqueza local y regional de zonas áridas y de zonas de bosque tropical seco cumplen con este requisito. Aunque, el esfuerzo de captura y el tiempo de muestreo difieren entre regiones, esto no es considerado una limitante para poder ver si las comunidades son saturadas o no-saturadas (Srivastava 1999) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

RESULTADOS

Diversidad Alfa, Beta y Regional de Roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán

De los 25 sitios analizados (cuadro 3) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se encontraron 15 especies de roedores de las familias Muridae (13 especies) y de la Heteromyidae (2 especies) de las cuales capturamos 6 especies entre los sitios 1 al 14 (cuadro 4).

De acuerdo a su distribución geográfica y con las características del hábitat presentes en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, consideramos 3 especies más (cuadro 4), por lo que para análisis posteriores, se utilizaron 18 especies como el *pool* regional.

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

Para ver si las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se consideran saturadas o no-saturadas, con el coeficiente de correlación de *Pearson* se buscó la posible relación entre la diversidad local y la riqueza regional de las zonas áridas donde se incluyó al Valle de Tehuacán-Cuicatlán; de igual forma y separadamente se hizo con las zonas de bosque tropical seco.

Lo principal es que la escala espacial de este tipo de análisis debe ser lo suficientemente pequeña para observar interacciones locales durante el tiempo ecológico, los trabajos utilizados para obtener la riqueza local y regional de zonas áridas y de zonas de bosque tropical seco cumplen con este requisito. Aunque, el esfuerzo de captura y el tiempo de muestreo difieren entre regiones, esto no es considerado una limitante para poder ver si las comunidades son saturadas o no-saturadas (Srivastava 1999) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

RESULTADOS

Diversidad Alfa, Beta y Regional de Roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán

De los 25 sitios analizados (cuadro 3) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se encontraron 15 especies de roedores de las familias Muridae (13 especies) y de la Heteromyidae (2 especies) de las cuales capturamos 6 especies entre los sitios 1 al 14 (cuadro 4).

De acuerdo a su distribución geográfica y con las características del hábitat presentes en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, consideramos 3 especies más (cuadro 4), por lo que para análisis posteriores, se utilizaron 18 especies como el *pool* regional.

Cuadro 3. Características ambientales de los sitios analizados y localidad de referencia más cercana.

Localidad de Referencia	Capa Geológica	Tipo de Vegetación	Pendiente %	Altitud m.s.n.m	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
1 San Juan Raya	Cretácico	Izotal de Yucca periculosa	8	1760	16	631.57
2 Santa Ana Teloxtoc	Cretácico	Matorral Rosulifolio con Agave sp.	3	1780	16	631.57
3 San Juan Raya	Cretácico	Izotal de Beaucarnea gracilis	12	1800	20	378.515
4 Zapotitlán Salinas	Cretácico	Izotal de Beaucarnea gracilis	0	1520	21	449.95
5 San Antonio Texcala	Cretácico	Matorral espinoso con espinas laterales	40	1740	20	406.32
6 Zapotitlán Salinas	Cretácico	Mezquital de <i>Prosopis laevigata</i>	0	1460	20	406.32
7 Zapotitlán Salinas	Cretácico	Matorral espinoso con espinas laterales	3	1500	21	394.525
8 Zapotitlán Salinas	Cretácico	Cardonal de <i>Cephalocereus columna-trajani</i>	30	1560	21	394.525

Cuadro 3. Continuación.

Localidad de Referencia	Capa Geológica	Tipo de Vegetación	Pendiente %	Altitud m.s.n.m	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
9 Zapotitlán Salinas	Cretácico	Tetechera de Neobuxbamia tetetzo	6	1760	17	606.57
10 Axuxco	Cuaternario	Tetechera de Neobuxbamia tetetzo	3	1110	23	358.8
11 San Gabriel Chilac	Cuaternario	Cardonal de Pachycereus weberi	4	1220	23	321.6
12 San Rafael Coxcatlán	Terciario	Cuajjotal	1	950	25	394.6
13 San Rafael Coxcatlán	Terciario	Cardonal de Pachycereus weberi	2	930	25	394.6
14 San Rafael Coxcatlán	Terciario	Tetechera de Neobuxbamia tetetzo	32	940	25	394.6
15 Tepanco	Cuaternario	Izotal de Yucca periculosa	0	1760	18	540.77
16 Tehuacán	Cuaternario	Mezquital de Prosopis laevigata	12	1600	18	447.96
17 Teotitlán	Terciario	Selva Baja Caducifolia	45	1200	23	590.515

Cuadro 3. Continuación

Localidad de Referencia	Capa Geológica	Tipo de Vegetación	Pendiente %	Altitud m.s.n.m	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
18 San Martín Toxpalapán	Terciario	Matorral espinoso con espinas laterales	28	1600	19	662.5
19 Santiago Quiotepec	Terciario	Cardonal de <i>Pachycereus weberi</i>	4	800	23	590.515
20 San Pedro Jocotipac-Valerio Trujano	Terciario	Selva Baja Caducifolia	8	1080	22.5	575
21 Cuicatlán	Cuaternario	Selva Baja Caducifolia	16	600	23.25	500
22 Cuicatlán	Cretácico	Matorral espinoso con espinas laterales	20	1700	17	685
23 Tomellín	Cuaternario	Matorral espinoso con espinas laterales	8	600	23.25	500
24 Tomellín	Terciario	Matorral espinoso con espinas laterales	8	600	22.5	500
25 Santiago Dominguillo	Terciario	Mezquital de <i>Prosopis laevigata</i>	24	1060	22.5	537.5

Cuadro 4. Listado taxonómico de las especies de roedores que se encuentran del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de las que potencialmente pueden estar en el Valle de acuerdo a su distribución geográfica. * Indica las especies capturadas del sitio 1 al 14. Para la determinación taxonómica se siguió Hall (1981) y para su arreglo taxonómico y nomenclatura se siguió a Arita y Ceballos (1997).

Familia Heteromyidae

- 1 * *Dipodomys phillipsii*
 - 2 * *Liomys irroratus*
- Familia Muridae
- 3 * *Baiomys musculus*
 - 4 *Hodomys hallen*
 - 5 *Neotoma mexicana*
 - 6 *Oligoryzomys fulvescens*
 - 7 *Oryzomys couesi*
 - 8 *Peromyscus aztecus*
 - 9 *Peromyscus leucopus*
 - 10 * *Peromyscus levipes*
 - 11 *Peromyscus maniculatus*
 - 12 *Peromyscus mekisturus*
 - 13 * *Peromyscus melanophrys*
 - 14 * *Reithrodontomys fulvescens*
 - 15 *Sigmodon hispidus*

Especies que probablemente pueden estar en los sitios analizados, pero no han sido registrados en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán son:

- 16 *Peromyscus melanocarpus*
- 17 *Peromyscus gratus*
- 18 *Reithrodontomys melanotis*

Especies que probablemente pueden estar en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán pero en porciones con altitudes mayores a los 2000 m.s.n.m. son:

- 19 *Peromyscus beatae*

Cuadro 4. Continuación

20 *Peromyscus difficilis* (se ha capturado en el Valle pero no se considera en el presente análisis)

21 *Peromyscus furvus*

22 *Reithrodontomys mexicanus*

23 *Reithrodontomys sumichrasti*

Especies que probablemente pueden estar en las porciones más húmedas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, aledañas a la Sierra de Zongolica, en áreas irrigadas o cercanas a ríos son:

24 *Oryzomys alfaroi*

25 *Oryzomys melanotis*

26 *Sigmodon leucotis*

El tamaño de las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán fue de 3 12, lo que representa el 20.8 % de especies encontradas. En el 16% de los sitios sólo se encontró una especie de roedor (*Liomys irroratus*), en el 24% dos especies *Liomys irroratus* acompañado de *Peromyscus melanophrys* y otras especies lo que demuestra un anidamiento de las comunidades, es decir que en las comunidades más ricas de especies con tres o más casi siempre se incluyen a las especies de las comunidades más pobres en este caso *Liomys irroratus* y *Peromyscus melanophrys*. En el 32 % tres especies (diferentes combinaciones) de esta forma en el 72 % de los sitios el número máximo de especies es de 3 (figura 2; cuadro 5). Aunque hay sitios con más de 4 especies, estos solo representan el 16 % del total.

Cuadro 5. Total de especies presentes en cada uno de los sitios analizados para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El cuadro iluminado o con achurado indica presencia de la especie. En color negro significa que se encontró en una sola combinación. Cualquier otro relleno indica que esa combinación de especies se repitió en más de un sitio, por ejemplo la combinación de especies del relleno gris se presentó en dos sitios el 2 y el siete, con 3 especies *Liomys irroratus*, *Peromyscus melanophrys* y *Baiomys musculus*. A = Número de sitios en los que se presentó cada especie y B = Número de combinaciones diferentes en los que se encontró cada especie, por ejemplo *Dipodomys phillipsii* se encontró en cinco sitios y formó 3 combinaciones distintas. ^aLos números del 1 al 25 indican el número de sitio, los cuales se ven en el cuadro 3 y están ordenados por su ubicación geográfica ver mapa. ^bLos números de abajo indican el número de especies por sitio.

Especies	A	B	^a 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Liomys irroratus</i>	22	13	■	■	□	▨	▩	▧	■	▨	▩	▧	▨	■	▨	▩	■	■	□	■	▨	□	■	▨	□	■	
<i>Peromyscus melanophrys</i>	17	11	■	■	□	□	▩	▧	■	▨	▩	▧	□	■	▨	▩	■	■	□	□	□	□	□	■	□	■	
<i>Baiomys musculus</i>	8	7	■	■	■	□	□	□	■	□	□	□	□	■	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	
<i>Oryzomys couesi</i>	6	6	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	■	□	□	□	□	■	□	■	■	
<i>Dipodomys phillipsii</i>	5	3	□	□	□	□	□	□	□	▨	□	□	□	■	▨	▩	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	5	5	■	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	■	□	■	■	□	□	■	□	□	□	□	□	
<i>Sigmodon hispidus</i>	4	4	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	■	□	□	□	□	■	□	□	□	
<i>Peromyscus aztecus</i>	2	2	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	□	■	□	
<i>Peromyscus levipes</i>	2	2	■	□	■	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	
<i>Peromyscus maniculatus</i>	2	2	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	■	
<i>Hodomys alleni</i>	1	1	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	□	□	□	
<i>Neotoma mexicana</i>	1	1	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	□	□	□	□	□	
<i>Olygoryzomys fulvescens</i>	1	1	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	
<i>Peromyscus leucopus</i>	1	1	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	
<i>Peromyscus mekisturus</i>	1	1	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□	□	□	□	□	□	
Especies por sitio			^b 5	3	2	1	2	2	3	3	2	2	1	4	3	3	6	8	7	3	1	2	4	3	1	3	4

TESIS CON
 VALOR DE ORIGEN

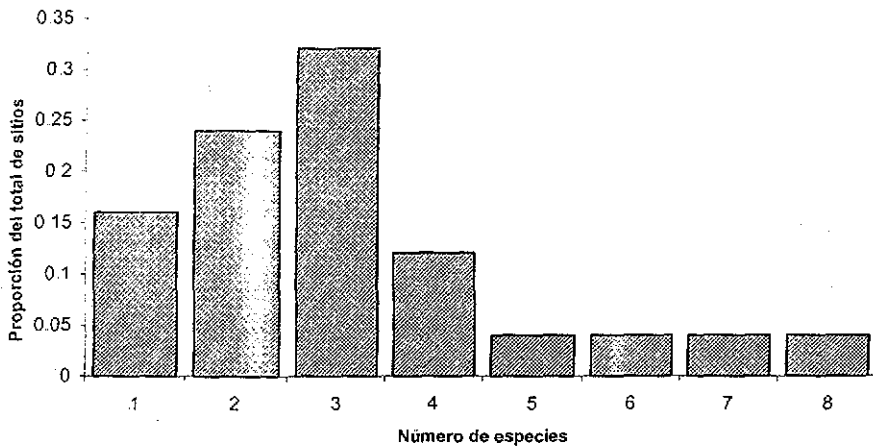


Figura 2. Proporción del total de sitios con diferente número de especies. Por ejemplo el 0.16 de los sitios poseen una especie, el 0.24 dos especies y así sucesivamente

En cuanto a la coexistencia de especies, 6 especies coexisten con más del 60 % del total regional, 4 especies entre el 40% - 60% del total regional y 5 especies con menos del 40% del total regional (figura 3).

La mayoría de las especies tuvieron distribución restringida, 8 de ellas ocuparon entre el 1 y 10 % de los sitios, 3 especies entre el 11 y 20% de los sitios y sólo 4 especies más del 20 % de los sitios (figura 4; cuadro 5).

Las especies de distribución más amplia fueron *Liomys irroratus*, *Peromyscus melanophrys* y *Baiomys musculus* (cuadro 5). Especies como *Oryzomys couesi*, *Dipodomys phillipsii*, *Reithrodontomys fulvescens* y *Sigmodon hispidus* se les puede considerar de distribución intermedia porque no están tan ampliamente distribuidos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

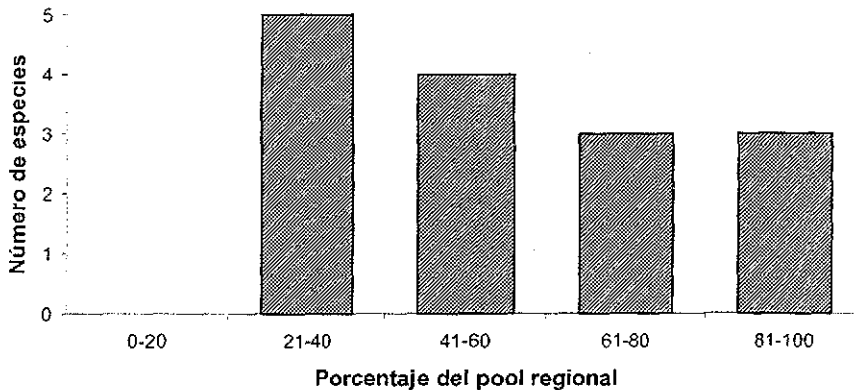


Figura 3. Porcentaje del total regional con el que cada especie se puede encontrar. Por ejemplo 5 especies se encuentran con el 21-40% del total regional.

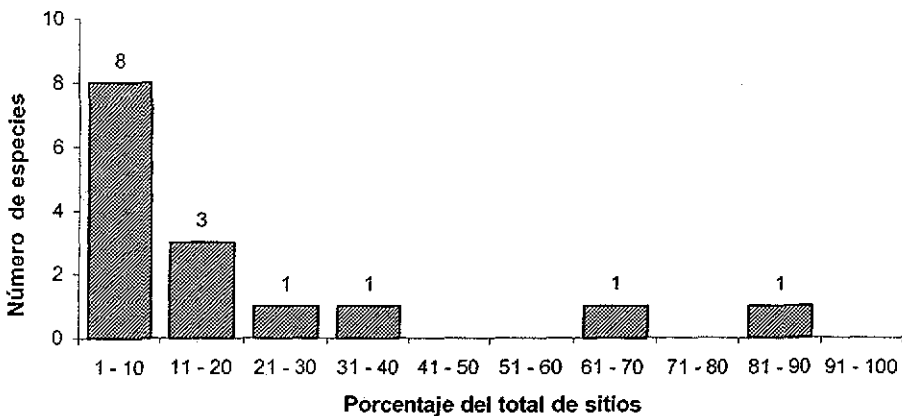


Figura 4. Porcentaje del total de sitios muestreados ocupados por las especies de roedores analizadas. Por ejemplo 8 especies de roedores ocupan entre el 1-10% del total de sitios muestreados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

como el caso de las especies anteriores, sin embargo, se les encontró en 4 o más sitios.

Un hecho importante es que los sitios locales con mayor número de especies, son el único sitio donde se observaron las especies de menor distribución tal es el caso de *Hodomys alleni*, *Neotoma mexicana* y *Peromyscus mekisturus* las cuales coexisten con especies de mayor distribución. En el caso de *Oligoryzomys fulvescens* y *Peromyscus leucopus* también se les encontró en un solo sitio pero en comunidades más pequeñas. Especies como *Peromyscus aztecus*, *Peromyscus levipes* y *Peromyscus maniculatus* también son de distribución restringida, encontrándoseles en dos sitios (cuadro 5).

Se observaron 16 combinaciones diferentes de 25 sitios analizados, 12 combinaciones sólo se observaron una vez, una de ellas se repitió dos veces, una 3 veces y dos combinaciones 4 veces. Sólo entre 2 combinaciones (*Liomys irroratus* sólo y *Liomys irroratus* con *Peromyscus melanophrys*; cuadro 5) suman 8 sitios es decir el 32% de los sitios.

En cuanto a la diversidad beta se observó que los valores obtenidos para los índices de Wilson y Shmida (1984) y el Cody (1975) están relacionados (coeficiente de correlación de Pearson $r=0.94$), por lo que en este caso es indistinto utilizar cualquiera de los dos índices. Promediando ambos índices nos dio una media en la diversidad beta de 48.1 % y desviación estándar de 26.94, en la figura 5 se pueden apreciar la frecuencia de los valores observados de diversidad beta comparando entre sí los distintos sitios analizados.

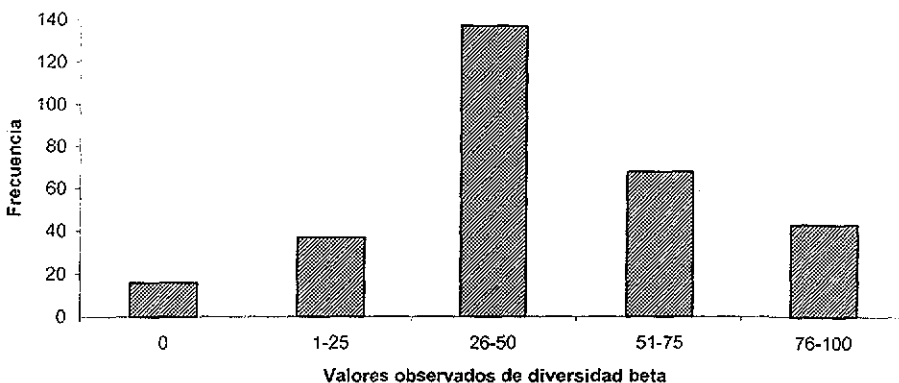


Figura 5 . Frecuencia de los valores observados de diversidad beta para el promedio de los índices de Wilson y Shmida (1984) y de Cody (1975)

Procesos Locales

En la figura 6 se aprecia el agrupamiento de los sitios en forma de dendrograma, el agrupamiento efectuado pudo reconocer dos unidades que corresponden a una serie de combinaciones de características ambientales del cuadro 1. El agrupamiento separó a los sitios de capas geológicas del Cretácico que le denominamos Unidad I, contra otro grupo que se formó con sitios de capas geológicas del Cuaternario y del Terciario denominada Unidad II. No obstante, que se apreciaron diferencias en los sitios agrupados de la Unidad I con el 10% de ellos ricos en especies y en la Unidad II con el 40% sitios ricos en especies, estadísticamente no resultó significativo ($p > 0.10$; $G = 2.37$).

Al relacionar la diversidad beta contra las diferencias en precipitación, temperatura, altitud, pendiente y distancia entre sitios no se observó relación ni positiva ni negativa porque en ningún caso el coeficiente de correlación de Pearson

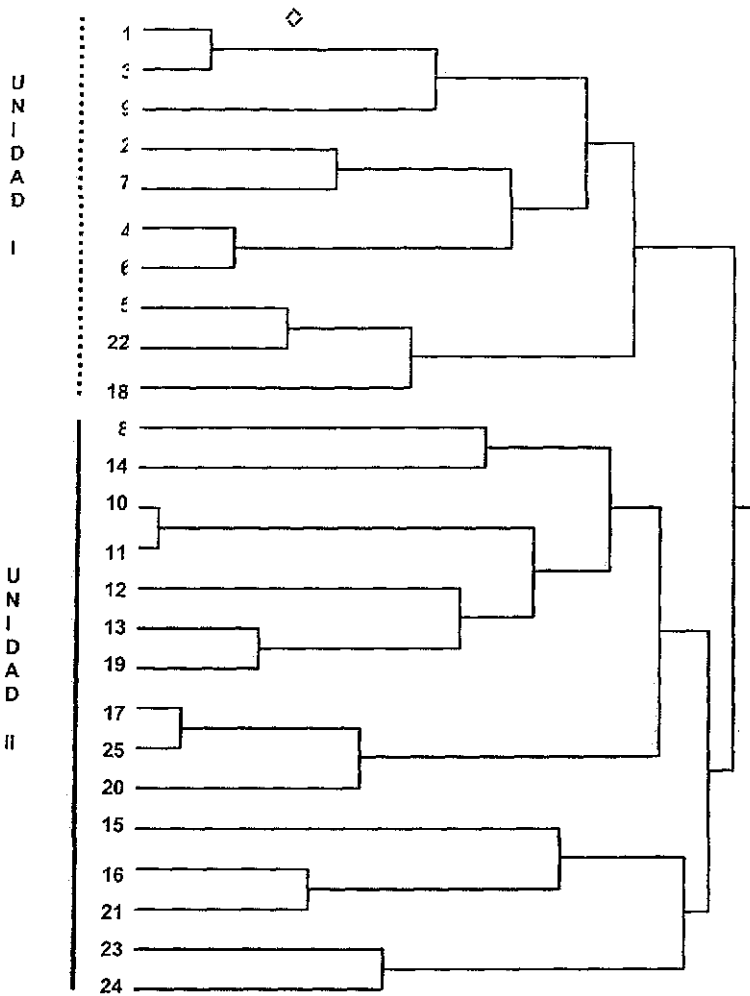


Figura 6. Dendrograma donde se observan las dos unidades formadas por los diferentes sitios de acuerdo a las características ambientales analizadas. La Unidad I esta formada por los sitios aledaños a la línea punteada. La Unidad II esta formada por los sitios aledaños a la línea continua.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

rebasó el valor absoluto de 0.3, es decir que la diversidad beta observada no se explica por las variables ambientales analizadas, ni por la distancia entre sitios

El tamaño corporal de las especies de roedores analizadas se aprecia en la figura 7, el número de asociaciones positivas y negativas se ve en el cuadro 6. Con el análisis no se puede rechazar la hipótesis de que la presencia de las especies en las comunidades locales es independiente del tamaño del cuerpo $p > 0.1$ $\chi^2 = 3.77$.

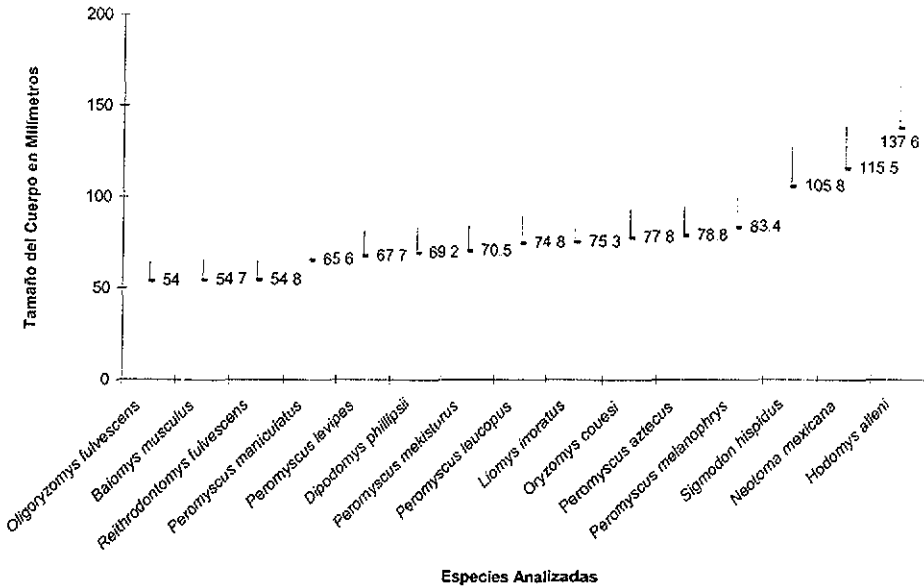


Figura 7. Tamaño del cuerpo en milímetros de las especies analizadas; el punto indica el valor promedio y la línea el total de valores posibles entre el promedio y un 20% más de tamaño, en este rango de tamaño de 1 a 1.2 se esperaría mayor competencia.

Cuadro 6. Número de veces que se observaron asociaciones positivas y negativas para especies con tamaño corporal similar (en un radio de 1.2) y para especies fuera de ese radio, el número total de comparaciones entre pares de especies fue de 106.

Tamaño Corporal	Asociación	
	Positiva*	Negativa
Dentro del radio de 1.2	13	29
Fuera del radio de 1.2	32	32

En cuanto a la relación entre la abundancia y las diferencias en el espacio ecomorfológico (cuadro 7) no se observó relación $r=0.68$ de acuerdo al coeficiente de correlación de Pearson, con el coeficiente de correlación no-paramétrico de Spearman tampoco hay relación ya que se obtuvo un valor de 0.55 que tampoco es significativo $p > 0.25$ es decir que la abundancia no se ve influenciada por la similitud en el espacio ecomorfológico.

Cuadro 7. *Eigenvectors* para definir el espacio ecomorfológico de acuerdo al análisis de componentes principales por covarianzas y por objetos (*q-mode*). Se observa también la abundancia relativa para las especies consideradas en el análisis (únicamente de los sitios 1 al 14).

Especies Consideradas	Eigenvectors	Abundancia Relativa
<i>Baiomys musculus</i>	0.288	0.08
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	0.316	0.01
<i>Peromyscus melanophrys</i>	0.482	0.34
<i>Peromyscus levipes</i>	0.389	0.09
<i>Dipodomys phillipsii</i>	0.468	0.08
<i>Liomys irroratus</i>	0.461	0.40

Resultaron significativamente diferentes el tamaño de las comunidades obtenidas por simulación que los datos de campo ($p < 0.01$) no obstante que se agrupó a las comunidades de 5 o más especies como un solo conjunto, lo que

indica que la probabilidad de llegada a los sitios tiene efecto sobre el tamaño de las comunidades de roedores en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

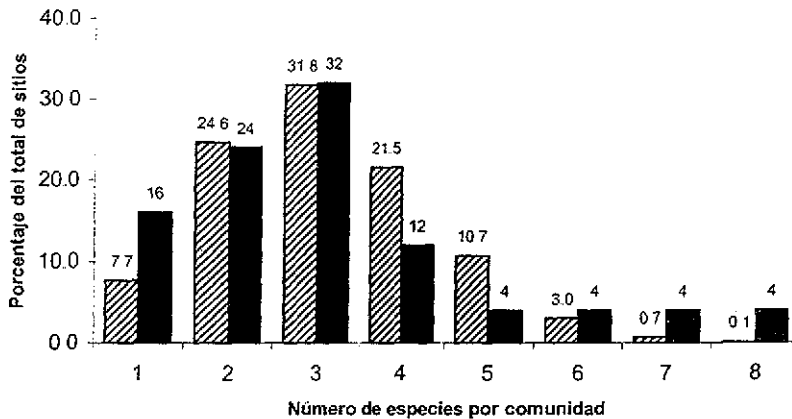


Figura 8. Porcentaje de los diferentes tamaños de comunidades observados en el campo y en la simulación. Las barras en negro corresponden a los datos observados en el campo y las barras rayadas corresponden a la simulación.

Las comunidades con 2, 3 y 6 especies fueron similares entre lo simulado y los datos de campo. En los sitios de 1 especie se observó casi el doble en el campo. Comunidades con 4 especies de casi el doble y comunidades de 5 especies más del doble para lo simulado contra lo observado en el campo. Comunidades de 7 y 8 especies son difíciles de que ocurran aleatoriamente de acuerdo a la simulación (0.7% y 0.1% respectivamente; figura 8).

Procesos Regionales

En el cuadro 8 se pueden observar los promedios de riqueza local y la riqueza regional para las zonas áridas y zonas de bosque tropical seco analizados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La prueba de t no resultó significativa en cuanto a la comparación de la diversidad local y regional del Valle de Tehuacán-Cuicatlán contra las zonas áridas y contra las zonas de bosque tropical seco, es decir que por estos parámetros el Valle se puede considerar tanto como zona árida como zona de bosque tropical seco

Las zonas áridas difieren ligeramente en la riqueza regional comparada con las zonas de bosque seco tropical ($U=23.5$; $0.10 > p > 0.05$), con una media de 14.86 y una desviación estándar 3.24, por lo que las zonas áridas poseen una mayor riqueza regional por unidad de área que las zonas de bosque seco tropical (sin considerar el Valle de Tehuacán-Cuicatlán $\mu = 14.83$ $s = 3.55$). Las zonas de bosque seco tropical obtuvieron una media de 12 y una desviación estándar de 2.19 (excluyendo el Valle de Tehuacán-Cuicatlán $\mu = 11.4$ $s = 1.82$).

En cuanto a la riqueza local las zonas áridas y tropicales difieren significativamente de acuerdo a la prueba de U de Mann-Whitney realizada ($U = 28$, $p = 0.01$) las zonas áridas presentaron una media de 5.58 con una desviación estándar de 1.68 (sin considerar el Valle de Tehuacán-Cuicatlán $\mu = 5.99$ $s = 1.41$) en cambio las zonas de bosque tropical seco obtuvieron una media de 3.44 y una desviación estándar de 0.81 (excluyendo el Valle $\mu = 3.5$ $s = 0.89$).

Al compararse el Valle de Tehuacán-Cuicatlán exclusivamente con las zonas áridas se ve que es la región con menor riqueza local y la tercera mayor en riqueza regional al igual que el Norte de Coahuila. En cambio con las zonas tropicales el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es la tercera menor en riqueza local pero es la que posee mayor riqueza regional (cuadro 8).

Cuadro 8. Riqueza local (promedio de especies por sitio), riqueza regional (total de especies capturadas en cada sitio), esfuerzo de muestreo en cada sitio (total de sitios muestreados) y área aproximada que abarcan las localidades de cada región en km² para las regiones analizadas, se incluyen dos regionalizaciones como referencia: (a) Regionalización mastofaunística (Rámirez-Pulido y Campo-Castillo 1992) algunos sitios corresponden a porciones de dos regiones diferentes, lo cual se indica con el guión, se inicia en esos casos con la región que tiene más influencia; y (2) Regionalización Biogeográfica (Ferrusquia-Villafranca 1992) 1,2,4 y 6 corresponden a dos regiones biogeográficas; 3 y 5 Además de corresponder a dos regiones biogeográficas incluyen un área que considera Ferrusquia-Villafranca (1992) como zonas de extensión regional y áreas adyacentes con asociaciones bióticas complejas del área mesoamericana R.L = Riqueza Local o número de especies promedio por localidad. R.R= Riqueza Regional o número de especies considerando todos los sitios de las regiones. N.L. = Número de Localidades por Región.

Región	^a Regionalización Mastofaunística	^b Regionalización Biogeográfica	R. L.	R. R.	N. L.	Área (Km ²)
El Pinacate, Sonora	Sonorense	Sonorense	6 77	12	9	6000
Bolsón de Mapimí - Río Nazas Durango	Coahuilense	¹ Altiplanense-Coahuilense	6 88	13	9	5000
El Cedral, San Luis Potosí	Zacatecana	Altiplanense	7.22	18	18	7000
Norte de Coahuila	Coahuilense	Coahuilense	4 75	15	12	12,000
Sur de Coahuila	Coahuilense	² Coahuilense-Altiplanense	6 16	20	12	14,000
Región Tamaulipeca	Tamaulipeca	Tamaulipense	3.86	11	14	14,000
Valle de Tehuacán-Cuicatlán	Oaxaco-Tehuacanense	³ Provincia Oaxaqueña Subprovincia Cañadiana	3 12	15	25	10,000

Cuadro 8. Continuación.						
Región	^a Regionalización Mastofaunística	^b Regionalización Biogeográfica	R. L.	R. R.	N. L.	Área (Km ²)
Sur de Morelos	Del Balsas	Jalisco-Guerrerense Suprovincia Balsasana	2.94	10	17	3000
Costa de Jalisco	Nayarita	Jalisco- ⁴ Guerrerense Suprovincia Occidental y parte de la Pacifiquense	3.41	13	15	6000
Costa-Tierra Caliente Michoacán	Nayarita-Del Balsas	⁵ Jalisco-Guerrerense Subprovincia Occidental y parte de la Pacifiquense	2.56	9	25	15,000
Suroeste-Costa de Oaxaca	Sierra Madre del Sur-Guerrerense	⁶ Pacifiquense-Oaxaqueña	4.88	12	9	9000
Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México	Del Golfo	Veracruzense	3.72	13	18	12,000

Para ninguno de los dos índices de diversidad beta se observaron diferencias significativas entre las zonas áridas y las zonas de bosque tropical seco ($p > 0.1$; cuadro 9)

En cuanto a su composición faunística el Valle de Tehuacán-Cuicatlán tuvo mayor afinidad con las zonas de bosque tropical seco que con las zonas áridas (cuadro 10) en especial a las que tienen relación con la cuenca del Balsas que

correspondió en el presente estudio con las regiones del Sur de Morelos en un 56.3% y parte de la Costa-Tierra Caliente Michoacán con un 26.3 %. Ninguna zona árida tuvo un valor mayor de similitud de acuerdo al índice de Jacqard que el de una zona tropical. Las zonas áridas que presentaron mayor similitud con el Valle de Tehuacán-Cuicatlán fueron la Región Tamaulipeca 18.2 %, el Sur de Coahuila 16.7 % y el Cedral San Luis Potosí 13.8%.

Cuadro 9. Índices de diversidad beta 1 y de diversidad beta 2 de las zonas áridas y de bosque tropical seco analizadas.

Región	Beta 1	Beta 2
Zonas Áridas		
El Pinacate, Sonora	9.66	1.14
Bolsón de Mapimí - Río Nazas Durango	11.12	5.56
El Cedral, San Luis Potosí	8.78	3.74
Norte de Coahuila	19.62	6.06
Sur de Coahuila	20.43	7.44
Región Tamaulipeca	14.23	1.71
Valle de Tehuacán-Cuicatlán	15.87	3.65
Zonas de Bosque Tropical Seco		
Sur de Morelos	15.01	2.68
Costa de Jalisco	20.09	6.12
Costa-Tierra Caliente Michoacán	10.48	5.21
Suroeste-Costa de Oaxaca	18.24	6.25
Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México	14.67	5.04

Cuadro 10. Índice de similitud de jacard como forma de comparación de las especies compartidas entre el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con varias regiones áridas y de bosque tropical seco. * Decidimos considerar como zona árida a la región tamaulipeca, aunque climatológicamente corresponde a una región semiárida y tiene algunas especies de distribución tropical; sin embargo, dominan especies de afinidad a zonas áridas como lo demuestra la presencia, de especies de los generos, *Perognathus sp.*, *Dipodomys sp.* y *Onychomys sp.*

Región	Valor del índice de jacard
Zonas Áridas	
El Pinacate, Sonora	0
Bolsón de Mapimí - Río Nazas Durango	12
El Cedral, San Luis Potosí	13.8
Norte de Coahuila	11.1
Sur de Coahuila	16.7
Región Tamaulipeca*	18.2
Zonas de Bosque Tropical Seco	
Sur de Morelos	56.3
Costa de Jalisco	21.7
Costa-Tierra Caliente Michoacán	26.3
Suroeste-Costa de Oaxaca	22.7
Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México	22.7

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

No observamos relación entre la riqueza local y regional de las zonas áridas incluyendo el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (coeficiente de correlación de Pearson $r=0.27$; figura 9). Para las zonas de bosque tropical seco incluyendo también el Valle de Tehuacán-Cuicatlán tampoco observamos relación (coeficiente de correlación de Pearson $r =0.33$; figura 10).

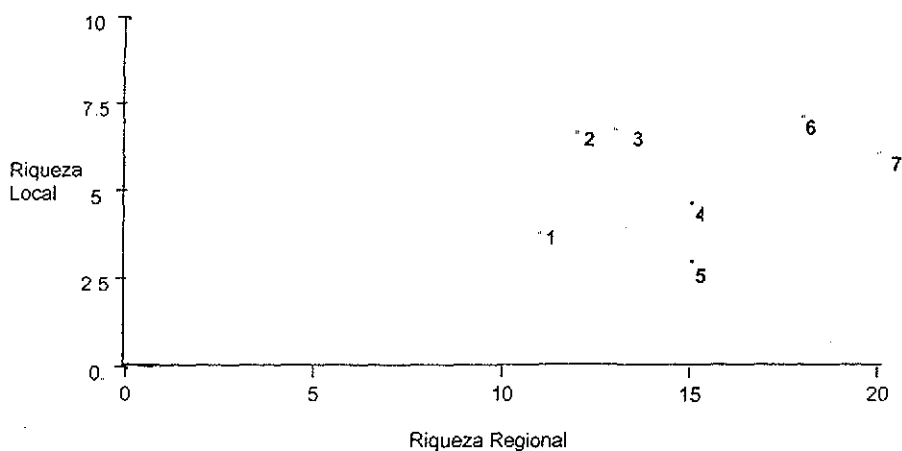


Figura 9. Riqueza local contra riqueza regional para distintas zonas áridas del país; (1)Región Tamaulipeca;(2)El Pinacate Sonora;(3)Bolsón de Mapimi-Río Nazas Durango;(4) Coahuila Norte;(5)Valle de Tehuacán-Cuicatlán; (6) El Cedral San Luis Potosí; y (7) Coahuila Sur.

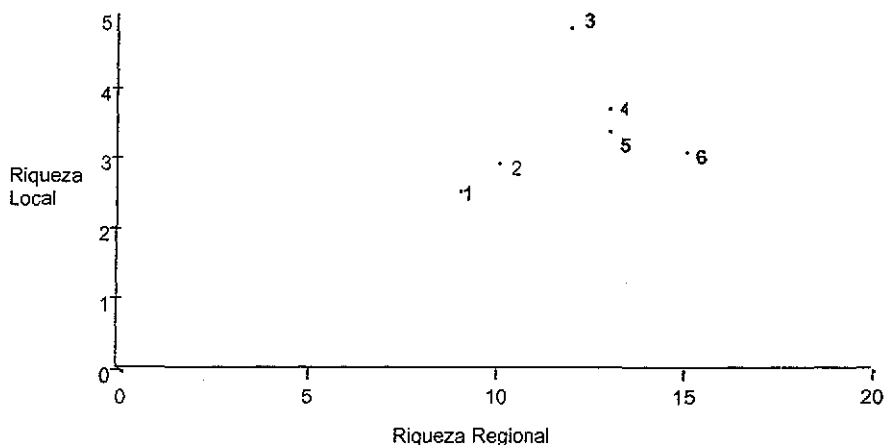


Figura 10. Riqueza local contra riqueza regional para distintas zonas de bosque tropical seco; (1) Región de Tierra Caliente-Costa de Michoacán; (2) Sur de Morelos;(3) Suroeste de Oaxaca;(4) Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México;(5) Costa de Jalisco; y (6) Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

DISCUSIÓN

Procesos Locales

La distribución tan reducida de la mayoría de las especies hace pensar que existen factores limitantes en la dispersión, o bien que la tolerabilidad ambiental de la mayoría de las especies es muy estrecha. Lo que puede tener efectos en la diversidad local, porque esta puede disminuir cuando los rangos de dispersión son bajos (Caswell y Cohen 1991) y nuestros datos señalan que la probabilidad de llegada a los sitios tiene influencia sobre el tamaño de las comunidades.

Modelos teóricos muestran que la diversidad beta es mantenida siempre y cuando las especies involucradas posean la misma capacidad de dispersión (Caswell y Cohen 1991). La escasa distribución de la mayoría de especies de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, pone de manifiesto diferencias considerables en la capacidad de dispersión de las especies. Lo que pudo tener efectos importantes en la baja diversidad beta observada de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, no obstante su elevada heterogeneidad. A diferencia de la mayoría de las zonas áridas del mundo donde la diversidad beta es alta y lo cual se ha asociado a la heterogeneidad ambiental (Brown y Kurzius 1987, Kelt *et al.* 1996).

El recambio de especies fue bajo porque en la mayoría de los sitios encontramos al menos a alguna de estas tres especies *Liomys irroratus*, *Peromyscus melanophrys* o *Baiomys musculus*. En el caso de *Liomys irroratus*, su amplia distribución puede explicarse por su versatilidad en la locomoción (Pinkham 1973) que le pudiera permitir ser buen dispersor atravesando varios hábitats.

En cuanto a las características ambientales, estas no resultaron relevantes en explicar la diversidad alfa y beta de roedores. Pero es posible que las especies de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán respondan individualmente a estas y no en forma de comunidad, como sucede en las zonas áridas septentrionales (Brown y Harney 1993). Por ejemplo *Hodomys alleni* y *Neotoma mexicana* son de hábitats muy específicos por lo que es probable que su tolerabilidad ambiental sea estrecha y esto limita la posibilidad de ocupar varios sitios en una región tan heterogénea como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Por otro lado las condiciones de aridez del Valle de Tehuacán-Cuicatlán pueden ser una desventaja para ciertas especies, limitando su distribución principalmente especies como *Oryzomys couesi* y *Oligoryzomys fulvescens*.

Pero también la baja diversidad alfa y beta pudieran deberse a que los recursos sean acaparados en su mayor parte por alguna de las especies de mayor distribución. Aunque, descartamos que las similitudes morfológicas hagan que las especies compitan por ocupar nichos similares, ya que encontramos un patrón aleatorio en las asociaciones entre pares de especies con tamaño corporal similar. Además, de observar que las diferencias morfológicas no tuvieron efecto sobre la abundancia. Lo que quiere decir que la membresía en las comunidades de roedores está influenciada por otro tipo de factor, distinto al tamaño morfológico. No obstante, que ha sido reconocido como el principal patrón observado en las comunidades de zonas áridas (Brown 1973, Brown y Lieberman 1973, Brown 1975, Bowers y Brown 1982).

Lo anterior tiene que analizarse más detalladamente porque no existen trabajos en zonas tropicales que permitan conocer el papel de las interacciones

interespecíficas, particularmente el que la competencia pueda jugar en la composición de las comunidades (Sánchez-Cordero y Fleming 1993) y en la distribución de las especies. Pero en zonas áridas este sí ha sido reconocido como importante (Heske *et al.* 1994, Meserve *et al.* 1995, Valone y Brown, 1995).

La reproducción explosiva de *Liomys irroratus* y su versatilidad de ocupar varios hábitats (Reséndiz-Melgar 1998), puede ayudar en explicar su amplia distribución en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El género *Liomys* por lo regular es dominante en los sitios donde se distribuye (Sánchez-Cordero y Fleming 1993).

Procesos Regionales

La situación geográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y probablemente su forma le permiten tener al Valle un área de borde bastante grande con relación a su superficie total y estar en contacto amplio con las regiones que colinda.

Se debe considerar que, en sentido estricto, los límites de las regiones biogeográficas son tajantes en el mapa pero en la realidad éstas pueden ser bastante grandes en extensión. De esta forma lo que podríamos considerar como una región particular, quizás sea la expresión de varias regiones distintas, y así hablar de una zona de transición. Pudiera ser este el caso del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, porque posee un mosaico de especies de roedores, reflejo de la influencia de varias regiones.

Por lo que ha resultado complicado que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán sea catalogada desde el punto de vista faunístico como una región en particular. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha considerado dentro de otras regiones como la

Guerrerense, la provincia Biótica Volcánica Transversal del sur del altiplano, o como parte de la región Austro-Central (Álvarez 1977).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán tiene influencia importante de la Cuenca del Balsas, como lo demuestra su vegetación (Valiente-Banuet *et al.* 2000) en el caso de los roedores el Valle de Tehuacán-Cuicatlán su similitud fue mayor con el sur del estado de Morelos y con la región de Tierra Caliente- Costa de Michoacán que son porciones del Balsas. Estas dos regiones sin embargo, presentan menor riqueza de especies, esta diferencia en la riqueza de especies puede deberse a la influencia de otras regiones geográficas que presenta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Como la región del Altiplano, porque en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, están presentes *Dipodomys phillipsii*, *Liomys irroratus*, *Peromyscus melanophrys* y *Peromyscus levipes*, y en un caso más particular como ejemplo de la influencia del eje Volcánico Transversal (altiplano sur) probablemente sea la presencia de *Peromyscus aztecus*.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se presentan especies de distribución cosmopolita y que no pueden asociarse a una región en específico tal es el caso de *Sigmodon hispidus*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Peromyscus maniculatus*, *Peromyscus leucopus* y *Neotoma mexicana*, aunque estas tres últimas especies pueden asociarse a zonas áridas.

Destaca la presencia de *Oligoryzomys fulvescens* y de *Oryzomys couesi* que son de origen neotropical, y presentes por la influencia propia de la región Veracruzana, porque sus registros son al este del Valle. Además, por su dependencia fisiológica al agua (Sánchez-Cordero y Valadez 1989) que resulta en un problema importante para habitar zonas áridas como el Valle de Tehuacán-

Cuicatlán. En el caso de *Oligoryzomys fulvescens* sólo es probable encontrarle en los bordes del Valle aledaño a la Sierra Mazateca y únicamente en zonas irrigadas, la distribución restringida que tiene hace pensar que su presencia en los bordes del Valle es reciente. La explicación para la presencia de *Oryzomys couesi* es similar sin embargo, su distribución es más amplia, que va desde cerca de la ciudad de Tehuacán hasta Cuicatlán, gran parte de esas zonas están irrigadas, desde épocas anteriores a la llegada de los españoles por los Popolocas y otros grupos (McAuliffe *et al* 2001). La influencia antrópica con el incremento en las áreas agrícolas y de la vegetación pudo haber favorecido a *Sigmodon hispidus* (Flannery 1967).

El Valle se puede considerar como una zona de transición no sólo por el mosaico de especies que presenta sino también por la falta de elementos endémicos, la única especie que podría denominarse como propia del Valle es *Peromyscus mekisturus* la cual al parecer tiene relación importante con *Peromyscus melanophrys* (Hall 1981). No se han encontrado ejemplares desde los reportados por Hooper (1947) por lo que hace falta más información sobre esta especie para dar una conclusión al respecto, así como estudiar con mayor detalle taxonómico las poblaciones de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán particularmente de los heterómidos *Dipodomys phillipsii* y *Liomys irroratus*.

Resulta interesante la coexistencia en una misma región e incluso en los mismos sitios de especies con tan diferentes afinidades climáticas y biogeográficas, particularmente aquellas adaptadas a zonas áridas o semiáridas con aquellas propias de zonas tropicales húmedas. En parte se explica además de la colindancia del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con otras regiones, por la pertenencia a la cuenca del Papaloapan, siendo esta cuenca tal vez la más rica en fauna de vertebrados,

que cualquier otra cuenca de superficie similar en México (Álvarez 1977). En la cuenca del Papaloapan existen varios tipos de vegetación contrastantes, basta con mencionar que a menos de 50 km en mapa de los límites hacia el este del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se puede encontrar Selva Alta Perennifolia, algo que no pasa quizá en ninguna otra parte del mundo

Los aspectos históricos pudieron ser relevantes en la diversidad de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, es probable que podamos ver algunos remanentes de situaciones anteriores al clima que actualmente existe en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. De acuerdo con Flannery (1967) el Valle de Tehuacán experimentaba un clima diferente como lo demuestra la fauna que en esa época existía hace aproximadamente 9000 años, por la presencia en esa época de *Antilocarpa americana*, *Equus* sp., *Gopherus* sp. los cuales se extinguieron, de igual forma otras especies estaban ausentes en esa época que actualmente podemos ver como *Odocoileus virginianus*, *Pecari tajacu* y *Ctenosaura pectinata*, entre otras. Por lo que Flannery (1967) asume que el clima era un poco más seco y más frío que el actual, como el que se encuentra en regiones de Zacatecas y San Luis Potosí.

Para el caso de los roedores ya se podían encontrar con el clima frío y seco especies como *Peromyscus melanophrys*, *Liomys irroratus*, *Neotoma* sp. Especies como *Peromyscus leucopus* tenían rangos de distribución más amplios pero actualmente sólo se le reportó en una localidad. Especies como *Sigmodon hispidus* y *Dipodomys phillipsii* estaban ausentes en esa época.

Las descripciones climáticas de Flannery (1967) concuerdan con las variaciones climáticas descritas por Heine (1973) y Toledo (1982), particularmente con las oscilaciones abruptas presentadas hace 12 000 - 9000 años llegando a

prevalecer un clima seco y templado, después de esa época como esos autores mencionan continuo el clima seco pero más caliente. La presencia de *Sigmodon hispidus* pudo verse favorecida con un cambio en el clima y como se mencionó, de forma más reciente por la influencia humana. Sin embargo, en el caso de *Dipodomys phillipsii* se esperaría su presencia en el clima anterior presentado en el Valle porque su origen como especie es posible que sea en el Altiplano (Jones y Genoways 1975) donde esas condiciones climáticas prevalecen. La presencia de *Dipodomys* en el Valle es menor a los 10,000 años (Flannery 1967) y su llegada probablemente se deba a periodos de sequía intensos en esa época que le permitieron atravesar lugares más húmedos y grandes zonas planas debido a desecación de cuerpos de agua por esas épocas en la cuenca de México (Brown 1985, González 1986, Xelhuantzi-López 1989) que probablemente se convirtieron en pastizales halófitos (González y Sánchez 1980), donde es posible encontrarlos actualmente. Cabe preguntarse porque otras especies presentes en la cuenca de México como *Dipodomys ordii* y *Perognathus flavus* (Ceballos y Galindo 1984) no llegaron hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

El único heterómido además de *Dipodomys phillipsii* en el Valle es *Liomys irroratus*, su presencia es anterior a la llegada de *Dipodomys phillipsii* (Flannery 1967) y probablemente se deba a que su vegetación preferida sufrió periodos de expansión importantes (Schmidly *et al.* 1993). Se señala como probable la evolución de *Liomys irroratus* en el sur del Altiplano mexicano y estrechamente relacionada con la evolución de la Geoflora del Madro Terciario (Genoways 1973, Schmidly *et al.* 1993) sin embargo, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán existen remanentes importantes de este tipo de vegetación (Valiente-Banuet *et al.* 1998) que no se

incluyeron en el análisis, donde no se encuentra actualmente *Liomys irroratus* (Reséndiz-Melgar, datos no publicados) no obstante la amplia distribución de esta especie en el Valle.

A diferencia de las zonas áridas septentrionales, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es poco diverso en especies de la familia Heteromyidae (sólo dos especies). Esto ocurre para las zonas de bosque tropical seco, donde por lo regular sólo se encuentra una especie de heterómido (Sánchez-Cordero y Fleming 1993). Dentro de la familia Heteromyidae se encuentran varias especies de distinto tamaño corporal que les permite explotar diversos hábitats y no competir (Rosenzeig y Winakur 1969, Brown 1973, Price 1978, Kotler y Brown 1988, Brown y Hamey 1993). Probablemente la escasez de semillas en las zonas tropicales disponibles para los roedores sea una causa de la menor diversidad de heterómidos (Fleming 1984)

La baja diversidad de heterómidos en las zonas de bosque tropical seco puede ser una causa de que la diversidad local sea menor para estas regiones en comparación con las zonas áridas, aspecto relevante en la diversidad local de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

El área total de una región es importante para explicar en mayor medida la riqueza regional por la reducción en los rangos de extinción y por incrementar la especiación alopátrica (Rosenzweig 1995). La mayor riqueza de roedores de las zonas áridas, puede deberse a que son más grandes que las regiones tropicales. Porque no obstante, que se utilizó un área similar para la comparación ($\leq 15,000$ km²) dicha área para las zonas de bosque tropical seco representa casi una región

completa, pero en las zonas áridas representa menos del 20% de la superficie total de algunas de ellas.

Procesos Locales Versus Procesos Regionales

Las comunidades de roedores de las zonas áridas se consideran saturadas (Kelt *et al.* 1996), donde la competencia se ha indicado como el principal factor (Heske *et al.* 1994, Meserve *et al.* 1995, Valone y Brown 1995, Kelt *et al.* 1996).

En el trabajo como no se observó relación entre la riqueza local y regional, tanto para zonas áridas, como para zonas de bosque tropical seco podemos decir que las comunidades son saturadas.

Aunque, la explicación debería darse en función de procesos locales, sólo la probabilidad de llegada a los sitios pudiera ser importante en la diversidad de roedores, y probablemente también la capacidad reproductiva. En cambio procesos locales como la relación de parámetros ambientales y diferencias morfológicas no parecen explicar la composición de las comunidades y por lo tanto la diversidad alfa y beta de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Los procesos regionales resultaron relevantes en determinar la diversidad de roedores que se encuentran en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. La diversidad regional al parecer se explica por la colindancia del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con varias regiones biogeográficas que le da un mosaico de especies.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán aunque puede considerarse una zona árida, es diferente a las zonas áridas septentrionales por la baja diversidad de heterómidos, por lo que en ese sentido se asemeja más a las zonas de bosque tropical seco.

Las características mencionadas, además de factores antrópicos e históricos son los que determinan la diversidad local y regional de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Las zonas áridas de Norteamérica son las más estudiadas del mundo en cuanto a las comunidades de roedores (Stone *et al.* 2000). Mucho del conocimiento generado en dichas regiones ha servido para explicar y comprender la composición de las comunidades (Brown y Harney 1993), lo cual ha permeado en la ecología en general y en libros de texto (Mares 1993). Sin embargo, el conocimiento que se tiene es todavía insuficiente por la complejidad de la naturaleza y las preguntas iniciadas hace unas décadas continúan en controversia. Lo que demuestra que es necesario conocer otros sistemas que ayuden a explicar la composición de las comunidades de roedores su posible estructura y la influencia que en ello tienen los procesos locales y regionales.

CONCLUSIONES

1. La diversidad alfa y beta de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán no tuvo relación con variables ambientales. Por lo que es posible que la respuesta sea por especie y no por comunidad. Al parecer las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán responden de manera individualista como sucede en zonas áridas septentrionales.
2. La similitud en el tamaño corporal no parece ser un factor que limite la coexistencia entre especies y parece no tener efectos sobre la abundancia de roedores.

Las características mencionadas, además de factores antrópicos e históricos son los que determinan la diversidad local y regional de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Las zonas áridas de Norteamérica son las más estudiadas del mundo en cuanto a las comunidades de roedores (Stone *et al.* 2000). Mucho del conocimiento generado en dichas regiones ha servido para explicar y comprender la composición de las comunidades (Brown y Harney 1993), lo cual ha permeado en la ecología en general y en libros de texto (Mares 1993). Sin embargo, el conocimiento que se tiene es todavía insuficiente por la complejidad de la naturaleza y las preguntas iniciadas hace unas décadas continúan en controversia. Lo que demuestra que es necesario conocer otros sistemas que ayuden a explicar la composición de las comunidades de roedores su posible estructura y la influencia que en ello tienen los procesos locales y regionales.

CONCLUSIONES

1. La diversidad alfa y beta de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán no tuvo relación con variables ambientales. Por lo que es posible que la respuesta sea por especie y no por comunidad. Al parecer las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán responden de manera individualista como sucede en zonas áridas septentrionales.
2. La similitud en el tamaño corporal no parece ser un factor que limite la coexistencia entre especies y parece no tener efectos sobre la abundancia de roedores.

3. La probabilidad de llegada a los sitios que pudiera deberse a la baja capacidad dispersora de las especies, es posible que determine el tamaño de las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y por lo tanto la diversidad alfa y beta.
4. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán en cuanto a su composición de especies fue más similar con zonas de bosque tropical seco particularmente la región del Balsas que con zonas áridas.
5. No se observó relación entre la riqueza local y regional para las zonas áridas y las de bosque tropical seco analizadas. Por lo que las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán pueden considerarse como saturadas. La saturación puede deberse a procesos ecológicos locales, pero más que a una competencia entre especies como en las zonas áridas septentrionales, puede que se deba a la probabilidad de acceso y establecimiento a los distintos dentro de las regiones.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, T. 1996. Los mamíferos del estado de Morelos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 211pp.
- Álvarez, T. 1963. The recent mammals of Tamaulipas, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:363-473.
- Álvarez, T. 1977. Recursos Naturales de la Cuenca del Papaloapan (Ed. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). *Fauna Terrestre*. Tomo I. 406 – 431 pp

3. La probabilidad de llegada a los sitios que pudiera deberse a la baja capacidad dispersora de las especies, es posible que determine el tamaño de las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y por lo tanto la diversidad alfa y beta.
4. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán en cuanto a su composición de especies fue más similar con zonas de bosque tropical seco particularmente la región del Balsas que con zonas áridas.
5. No se observó relación entre la riqueza local y regional para las zonas áridas y las de bosque tropical seco analizadas. Por lo que las comunidades de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán pueden considerarse como saturadas. La saturación puede deberse a procesos ecológicos locales, pero más que a una competencia entre especies como en las zonas áridas septentrionales, puede que se deba a la probabilidad de acceso y establecimiento a los distintos dentro de las regiones.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, T. 1996. Los mamíferos del estado de Morelos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 211pp.
- Álvarez, T. 1963. The recent mammals of Tamaulipas, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:363-473.
- Álvarez, T. 1977. Recursos Naturales de la Cuenca del Papaloapan (Ed. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). *Fauna Terrestre*. Tomo I. 406 – 431 pp

- Álvarez, T., Arroyo-Cabrales, J. & Gonzalez, E. M.** 1987 Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 31:13-62
- Álvarez, T. & Álvarez-Castañeda, S. T.** 1991. Análisis de la fauna de roedores del área de el Cedral, San Luis Potosí, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.* 62:169-180.
- Arita, H. T.** 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. In: *Avances de la Mastozoología en México* (R. A. Medellín, y G. Ceballos, eds) pp 109-125. Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Arita, H.T.** 1997 The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation*, 6:787-795.
- Arita, H. T. & Ceballos, G.** 1997. Mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:33-71.
- Arizmendi, M.C. & Espinosa, A.M.** 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*, 67:25-46
- Axelrod, D.I.** 1958. Evolution of Madro-Tertiary geoflora. *Botanical Review*, 24:433-509.
- Baker, R. H.** 1956. Mammals of Coahuila, México. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.*, 9:125-335.
- Baker, R. H. & Greer, J. K.** 1962. Mammals of the Mexican State of Durango. *Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser.*, 2:25-154.
- Belyea, L. R. & Lancaster, J.** 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86:402-416.

- Bowers, M. A. & Brown, J. H.** 1982. Body size and the coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology*, 63:391-400.
- Bowers, M.A.** 1990. Exploitation of seed aggregates by Merriam's kangaroo rat: harvesting rates and predatory risk. *Ecology*, 71:2334-2344.
- Briones, M. A. S.** 1988. Análisis de la distribución geográfica de los mamíferos comprendidos en la zona noreste del estado de Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 167 pp.
- Briones-Salas, M.** 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de la Cañada, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 81:83-103.
- Brown, J. H.** 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54:775-787.
- Brown, J. H.** 1975. Geographical ecology of desert rodents. In: Cody, M. L. y Diamond, J. M. (eds). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA. pp. 315-341.
- Brown, J. H., Lieberman, G. A. & Dengler, W.F.** 1972. Woodrats and cholla dependence of small mammal population of the density of cacti. *Ecology*, 53:310-313.
- Brown, J. H. & Lieberman, G. A.** 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54:788-797.
- Brown, J.H. y Munger, J.C.** 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 54:788-797.
- Brown, J. H. & Kurzius, M. A.** 1987. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species. *Annales Zoologici Fennici*, 24:227-237

- Brown, J. H. & Harney, B.A.** 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. In: *Biology of the Heteromyidae* (Genoways, H.H. y Brown, J. H. Eds) Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists. Pp 618-651.
- Brown, J.H., Fox, B.J. & Kelt, D.A.** 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist*, 156:314-321.
- Brown, R. B.** 1985. A summary of Late-quaternary pollen records from Mexico west of Isthmus of Tehuantepec, In: (Vaugh, N. B. y Holloway, R.G. Eds) *Pollen records of Late-Quaternary North American Sediments: 71-93*. Association of Stratigraphic Palynologist Foundations. Dallas. USA.
- Brunet, J.** 1967. Geologic studies. En: Byers, D.S. (ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. I. Environment and subsistence*. Robert Peabody foundation, Phillips Academy, Andover, University of Texas Press, Austin, Texas, USA
- Caswell, H. & Cohen, J.E.** 1991. Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:193-218.
- Ceballos, G.G.** 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in western Mexico. PHD Thesis. The University of Arizona
- Ceballos, G. G. & Galindo, L. C.** 1984. Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México. Ed. Limusa, México. 299pp.
- Cody, M. L.** 1975. Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: *Ecology and evolution of*

- Communities* (eds. M. L. Cody and J. M. Diamond), Harvard University Press, Massachusetts. Pp. 214-257.
- Cornell, H. V.** 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks *Ecology*, 66:1247-1260.
- Cornell, H.V. & Lawton, J. H.** 1992. Species interactions, local and regional process, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 35:233-241.
- Cornell, H.V. & Karlson, R. H.** 1997. Local and regional processes as controls of species richness. In: Tilman, D. y Kareiva, P. (eds.) *Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, pp. 250-268. Monographs in Population Biology 30. Princeton University Press, New Jersey.
- Crowell, K.L.** 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology*, 43:75-88.
- Dávila, P. A., Villaseñor, J. L., Medina, R., Ramírez, A., Salinas, T. J., Sánchez-Ken, J. & Tenorio, P. L.** 1993 *Listado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* UNAM. Instituto de Biología. 195 pp.
- Dayan, T. & Simberloff, D.** 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *The American Naturalist*, 143:462-477
- Fa, J. E. & Morales, E. L.** 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. In: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J.Fa., eds.) pp 319-361. New York: Oxford University Press.
- Flannery, K. V.** 1967. Vertebrate fauna and hunting patterns. In: Douglas S. Byers (eds.). *The Prehistory of the Tehuacan Valley*. Vol I. *Environment and subsistence*. pp. 132-177

- Fleming, T.H.** 1984. Scaly-tailed squirrels and pocket mice. *In: Encyclopedia of mammals* (D. MacDonald ed.). Quinox. Oxford. Pp 632-633.
- Fox, B.J.** 1987. Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology*, 1:201-213.
- Fox, B. J. & Brown, J. H.** 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*, 67:358-370.
- Freeman, P. W. & Lemen, C.** 1983. Quantification of competition among coexisting heteromyids in the southwest. *Southwestern Naturalist*, 28:41-46
- Fuentes-Aguilar, R. B.** 1970. Metodología para el análisis geográfico de la zona de San Juan Raya. *Boletín del Instituto de Geografía*, 4:324-368.
- García, E.** 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía UNAM, México. 217 pp.
- Genoways, H.H.** 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus, *Liomys*. *Special Publications, The Museum, Texas Tech University*, 5:1-368.
- Giller, P. S.** 1984. Community structure and the niche. *Chapman and Hall*. London. 176pp.
- González, L. Q. & Sánchez, F.M.** 1980. Determinación palinológica del ambiente en el que vivieron los mamutes en la Cuenca de México. *Memorias III del Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología*: 195-200. Colección científica 86. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- González, L. Q.** 1986. Análisis polínico de los sedimentos. En: (Lorenzo, J.L. y Mirambell, L. Eds.) *Tlapacoya: 35 000 de historia del Lago de Chalco*. Colección

- Científica 155, Serie Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- González-Romero, A.** 1995. Cambios en la composición de las comunidades de roedores en relación a los tipos de vegetación y geomorfología en el Pinacate, Sonora, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 64:45-58.
- Goodwin, G. G.** 1969. Mammals from the State of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 141:1-269.
- Grant, P. & Schluter, D.** 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. In: Strong, D. R., Jr., Simberloff, D. L., Abele, G. and Thistle, A. B. (eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton NJ. Pp. 201-233.
- Hall, E. R.** 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York. 1: xv+1181+90 pp.
- Hall, E. R. & Dalquest, W.W.** 1963. The mammals of Veracruz. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:165-362.
- Harrison, S., Ross, J. S. & Lawton, J. H.** 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of animal Ecology*, 61:151-158.
- Hawkins, C.P. & McMahon, J.A.** 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 34:423-431.
- Heine, K.** 1973. Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40 000 años en México. *Comunicaciones*, 7:51-58.
- Heske, E.J., Brown, J. H. & Mistry, S.** 1994. Long-term experimental study of a Chihuahuan desert rodent community: 13 years of competition. *Ecology*, 75:438-445.

- Hooper, E. T.** 1947. Notes on Mexican mammals. *Journal of Mammalogy*, 28:40-57
- Huston, M.** 1999. Local process and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *OIKOS*, 86:393-401.
- Jones, J. & Genoways, H.H.** 1975. *Dipodomys phillipsii*. *Mammalian Species*, 51:1-3.
- Karlson, R. H. & Cornell, H. V.** 1999. Integration of local and regional perspectives on the species richness of coral assemblages. *American Zoologist*, 39:104-112.
- Kelt, D. A., Taper, M. L. & Meserve, P. L.** 1995. Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using a small mammals. *Ecology*, 76:1283-1296
- Kelt, D. A., Brown, J. H., Heske, E. J., Marquet, P. A., Morton, S. E., Reid, J. R. W., Rogovin, K. A. & Shenbrot, G.** 1996. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology*, 77:746-761.
- Kotler, B.P.** 1984. Predation risk and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65:689-701.
- Kotler, B.P. & Brown, J.S.** 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19:281-307.
- McAuliffe, J. P., Sundt, P. C., Valiente-Banuet, A., Casas, A. & Viveros, J. L.** 2001. Pre-columbian soil erosion, persistent ecological changes, and collapse of a subsistence agricultural economy in the semi-arid Tehuacán Valley, Mexico's "Cradle of Maize". *Journal of Arid Environments*, 47:47-75.
- Magurran, A. E.** 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, N J.

- Mares, M.A.** 1993. Heteromyids and their ecological counterparts: a pandesertic view of rodent ecology and evolution. In: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. Y Brown, J. H. Eds.) Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists Pp. 652-715.
- Meserve, P.L., Gutierrez, J.R., Yunger, J.A. Contreras, L.C. & Jaksik, F.M.** 1995. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology*, 77:133-148
- Munger, J.C. & Brown, J.H.** 1981. Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable exclosures. *Science*, 211:510-512.
- Myers, A. A. & Giller, P. S. (eds.)** 1989. *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman y Hall, Londres.
- Nava, S.M.** 1965. El exdistrito de Tehuacán. *Publicaciones del Instituto de Geografía*, 1:159-162.
- Núñez, G. A., Chávez, T. A., Sánchez, C.** 1980. Mamíferos Silvestres de la región del Tuito Jalisco, México. 51:647-668.
- Osorio, O.B., Valiente-Banuet, A., Dávila, y Medina, R.** 1996. Tipos de vegetación y diversidad beta en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59:35-58.
- Patterson, B. D. & Brown, J. H.** 1991. Regionally nested patterns of species composition of granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography*, 18:395-402.
- Pinkham, C.F. A.** 1973. The evolutionary significance of locomotor patterns in the Mexican spiny pocket mouse, *Liomys irroratus*. *Journal of Mammalogy*, 54:742-746.

- Price, M. V.** 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59:910-921
- Price, M.V. & Heinz, K.** 1984. Effects of body size, seed density, and soil characteristics on rates of seed harvest by heteromyid rodents. *Oecologia*, 61:420-425.
- Price, M.V. & Waser, N.M.** 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology*, 66:211-219
- Price, M.V. & Podolsky, R.** 1989. Mechanism of seed harvest by heteromyid rodents: soil texture effects on harvest and seed size selection. *Oecologia*, 81:267-273.
- Price, M.V. & Reichman, O.J.** 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. In: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. Y Brown, J. H. Eds.) Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists. Pp. 539-574.
- Putnam, R. J.** 1994. *Community Ecology*. Chapman and Hall. London. UK. 178pp.
- Reichman, O.J.** 1975. Relation of desert rodent diets to available resources. *Journal of Mammalogy*, 56:731-751
- Reichman, O.J. & Oberstein, D.** 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology*, 58:636-643.
- Reilly, S. M. & Wainwright, P. C.** 1994. Conclusion: Ecological morphology and the power of integration. In: *Ecological morphology integrative organismal biology*. (Wainwright, P. C. and Reilly, S. M. eds.) The University of Chicago Press. Pp. 339-354.

- Reséndiz-Melgar, R. C.** 1998. Distribución y abundancia de roedores en el sistema aluvial de la Barranca de Muchil, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Simón Bolívar. 54 pp.
- Ricklefs, R. E.** 1987. Community diversity: relative roles of local and regional process. *Science*, 235:167-171.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D.** 1993. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives.* The University of Chicago Press, Chicago, Illinois
- Ricklefs, R. E. & Miles, D.B.** 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *In: Ecological morphology integrative organismal biology.* (Wainright, P. C. and Reilly, S. M. eds.) The University of Chicago Press. Pp. 13-41.
- Rogovin, K. A., Shenbrot, G. I. & Surov, A. V.** 1991. Analysis of spatial organization of a desert rodent community in Bolson de Mapimi, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 72: 347-359.
- Rogovin, K. A., Surov, A. V. & Serrano, V.** 1992. Morpho-ecological structure of desert rodent communities in Central Asia and Southwestern North America: a multivariate analysis. *In: Sokolov, V., Halfter, G. y Ortega, A. (eds). Vertebrate ecology in arid zones of Mexico and Asia.* Instituto de Ecología A. C., Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur A.C. y MAB UNESCO. México. pp. 127-146.
- Rojas-Martínez, A.E. & Valiente-Banuet, A.** 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*, 67:1-23.

- Rosenzweig, M.L. & Winakur, J.** 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environment complexity. *Ecology*, 50:558-571.
- Rosenzweig, M.L.** 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62:327-335
- Rosenzweig, M.L.** 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Great Britain. 436pp
- Rzedowski, J.** 1973 Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions *In: Vegetation and vegetational history of northern Latin America.* Elsevier Scientific Company. Amsterdam. Pp. 61-72.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432 pp.
- Sánchez, C., & Romero, M.L.** 1995. Mastofauna silvestre del área de Reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región Noroeste). Universidad Autónoma Estado de Morelos, 146 pp.
- Sánchez-Cordero, V. & Valadez, R.A.** 1989. Hábitat y distribución del género *Oryzomys* (Rodentia: Cricetidae). *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Zool.* 59:99-112.
- Sánchez-Cordero, V. & Fleming, T. H.** 1993. Ecology of tropical Heteromyids. In: *Biology of the Heteromyidae.* (Genoways, H.H. Y Brown, J. H. Eds.) Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists. Pp.596-617.
- Shmidly, D. J., Wilkins, T. K., & Derr, J.N.** 1993. Biogeography. In: *Biology of the Heteromyidae.* (Genoways, H.H. Y Brown, J. H. Eds.) Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists. Pp. 319-356.
- Smith, C.E.** 1965. Flora Tehuacán Valley. *Filideana Botany*, 31:101-143.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J.** 1995. Biometry. 3d Edition. Freeman, New York, 887 pp.

- Srivastava, D. S.** 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68:1-16.
- Stevens, R.D. & Willig, M.R.** 2000. Community structure, abundance, and morphology. *OIKOS*, 88:48-56.
- Stone, L., Dayan, T. & Simberloff, D.** 1996. Community-wide assembly patterns unmasked: the importance of species differing geographical ranges. *American Naturalist*, 148:997-1015.
- Stone, L., Dayan, T. & Simberloff, D.** 2000. On desert rodents, favored states, and unresolved issues: scaling up and down regional assemblages and local communities. *The American Naturalist*, 156:322-328.
- Toledo, V.M.** 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pp. 93-111 in *Biological diversification in the tropics* (G.T. Prance, ed.). Proceedings of the Fifth International Symposium, Association for Tropical Biology, Columbia University, New York. 714 pp
- Valiente, B. L.** 1991. *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán*, Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 65 pp
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. & Dávila, P.** 1998. The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and madrean-tethyan hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany*, 85:1398-1408.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N. Arizmendi, M. C., Villaseñor, J. L. & Ortega, R.J.** 2000. La Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 67:24-74.

- Valone, T.J. & Brown, J.H.** 1995. Effects of competition, colonization, and extinction on rodent species diversity. *Science*, 267:880-883.
- Vander Wall, S.B.** 1995. Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy*, 76:851-856.
- Villaseñor, J.L., Dávila, P. & Chiang, F.** 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 50:135-149
- Webb, R.G. & Baker, R.H.** 1969. Vertebrados terrestres del suroeste de Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Zool.* 40:139-152.
- Wilson, M.V. & Shmida, A.** 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.
- Wittaker, R. H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30:279-338.
- Xelhuantzi-López, M.S.** 1989. Estudios polínicos sobre el clima del Cuaternario en México. *Cuaderno de trabajo 41*. Instituto Nacional de Antropología e Historia.