



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES,  
IZTACALA**

**ESTRUCTURACIÓN DE UN ENSAMBLE DE  
LAGARTIJAS EN ZAPOTITLÁN DE LAS  
SALINAS, PUEBLA**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A**

**VÍCTOR HUGO SERRANO CARDOZO**

**DIRECTOR DE TESIS: Dr. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL**

**MÉXICO, D. F.**

**JUNIO, 2008**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES,  
IZTACALA

ESTRUCTURACIÓN DE UN ENSAMBLE DE  
LAGARTIJAS EN ZAPOTITLÁN DE LAS  
SALINAS, PUEBLA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

VÍCTOR HUGO SERRANO CARDOZO

**DIRECTOR DE TESIS: Dr. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL**

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2008

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, el haberme otorgado una beca para mis estudios de Doctorado a través de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP), sin la cual no hubiera podido estudiar; y particularmente al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCBIOL-UNAM).

A la Universidad Industrial de Santander en Colombia, el haberme concedido una comisión de estudios para viajar a México.

Agradezco a PAPIIT (Clave: IN200102) por la ayuda económica para la realización de este estudio.

A Rocío Villalón y Patricia Koleff por el suministro de la base de datos de CONABIO. Mil gracias a todos los autores de las bases de datos suministradas por la CONABIO (ver anexo 3) y sus respectivos proyectos.

Todos los permisos de colecta ante el gobierno Mexicano fueron obtenidos por el Dr. Julio A. Lemos-Espinal antes de comenzar este estudio (Dirección General de Vida Silvestre – SEMARNAT, SGPA/DGVS/07609).

A los miembros de mi comité tutorial por su apoyo y enseñanzas a lo largo de mi doctorado. Dr. Julio Alberto Lemos Espinal por creer en mis capacidades y su apoyo durante mi doctorado. A los doctores Gabriela Parra Olea y Héctor Godínez Álvarez por su amistad y confianza.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Fausto Méndez de La Cruz por colaboración desinteresada.

A Dr. Juan Núñez Farfán y Lilia Espinosa Sánchez por su disposición y ayuda incondicional. Asimismo a Lolita y a Rocío por toda su ayuda en tanto trámite y ayuda en el posgrado.

Agradezco a Fabiola Serrano y a la Sra. Martha Flores por su ayuda logística; a Iván Fabián Castillo y Everardo Castillo por su ayuda durante las jornadas de colección de lagartijas, al comisario Márquez por permitirme trabajar en Zapotitlán de las Salinas.

A las personas de Zapotitlán por enseñarme sus costumbres y valores.

A Gastón Zamora y su familia, e especial a su mamá la Sra. Estela Ábrego con acogerme en su casa.

Agradezco a Geoffrey R. Smith por sus recomendaciones.

A mi familia por esta separación forzosa a que fuimos sometidos, pero que fue muy fructífera para todos nosotros.

A todos los Mexicanos por su gran hospitalidad durante mi permanencia en su país y que desde ahora es mi país.

A mis amigos Martha Patricia Ramírez, Rosa Aura Gavilán y Daniel Rafael Miranda. A la Señora Lupita y su familia por acogernos en su casa y por los agradables momentos. A Martha Lucia Calderón y Juancho por compartir gratos instantes.

A luz Marina Bermúdez por su valiosa amistad y colaboración.

## **DEDICATORIA**

A MI FAMILIA, POR AGUANTAR TANTAS AUSENCIAS Y FALTA DE TIEMPO PARA COMPARTIR CON ELLOS PEQUEÑOS DETALLES.

A MI TUTOR POR CREER EN MÍ, AUNQUE NO ME CONOCIERA ANTES DE RECIBIRME COMO SU ALUMNO, HICE LO IMPOSIBLE POR NO DEFRAUDARLO.

## **A MI FAMILIA CON MUCHO AMOR**

Para las personas creyentes, Dios está al principio.  
Para los científicos está el final de todas sus reflexiones.

Max Planck (1858-1947)

La ignorancia afirma o niega rotundamente; la ciencia duda.

Voltaire (1694-1778)



<b>Índice</b>	<b>Página</b>
<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	3
<b>CAPÍTULO I      INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>5</b>
1.1    PROCESOS LOCALES VS. PROCESOS REGIONALES	5
1.2    FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RIQUEZA DE ESPECIES	8
1.2.1    Tamaño del área	9
1.2.2    Productividad e interacción de especies	9
1.2.3    Perturbaciones	11
1.2.4    Historia y biogeografía	12
1.2.5    Procesos históricos/filogenéticos	12
1.3    PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	14
1.4    LITERATURA CITADA	17
 <b>CAPÍTULO II      ESTRUCTURACIÓN DEL ENSAMBLE DE                           LAGARTIJAS DE ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS                           A NIVEL LOCAL</b>	 <b>24</b>
2.1    INTRODUCCIÓN	25
2.1.1    Interacciones entre especies y coexistencia	25
2.1.2    Subconjuntos anidados de especies	27
2.2    ÁREA DE ESTUDIO	29
2.3    MÉTODOS	30
2.3.1    Muestreo y recolección de individuos	30
2.3.2    Estructura y organización del gremio	31
2.3.3    Prueba de Mantel	32
2.3.4    Desplazamiento de caracteres	33

2.3.5	Coexistencia	34
2.3.6	Subconjuntos anidados de especies	36
2.4	RESULTADOS	37
2.4.1	Dieta	37
2.4.2	Hábitat	39
2.4.3	Morfometría	41
2.4.4	Tamaños corporales y coexistencia	42
2.4.5	Subconjuntos anidados de especies	43
2.5	DISCUSIÓN	46
2.6	CONCLUSIONES	48
2.7	LITERATURA CITADA	48
<b>CAPÍTULO III</b>	<b>ESTRUCTURACIÓN DE LA COMUNIDAD DE LAGARTIJAS A NIVEL REGIONAL</b>	<b>53</b>
3.1	INTRODUCCIÓN	54
3.2	ÁREA DE ESTUDIO	56
3.2.1	Territorio	56
3.2.2	Climas	56
3.3	MÉTODOS	57
3.3.1	Análisis de la riqueza local	57
3.3.2	Análisis de la riqueza regional	58
3.3.3	Procesos locales vs. Procesos regionales	59
3.3.4	Análisis de diversidad de los factores abióticos	60
3.4	RESULTADOS	61
3.4.1	Diversidad local	61
3.4.2	Diversidad regional	62
3.4.3	Relación de las variables climáticas y geográficas con la riqueza y el recambio de especies	68
3.4.3.1	Modelo de mínimos cuadrados (OLS)	68
3.4.3.2	Modelo autorregresivo simultáneo (SAR)	72
3.4.3.3	Modelo autorregresivo condicional (CAR)	72

3.5	DISCUSIÓN	74
3.5.1	Procesos locales	74
3.5.2	Procesos regionales	76
3.5.3	Relación de las variables climáticas y geográficas con la riqueza y el recambio de especies	77
3.6	CONCLUSIONES	78
3.7	LITERATURA CITADA	79
<b>CAPÍTULO IV</b>	<b>EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURACIÓN DE LA COMUNIDAD A TRAVÉS DE MÉTODOS FILOGENÉTICOS</b>	<b>83</b>
4.1	INTRODUCCIÓN	84
4.2	MÉTODOS	87
4.2.1	Distribuciones complementarias	87
4.2.2	Patrones de coexistencia a través de métodos filogenéticos	89
4.2.3	Análisis de correlación evolutiva: contrastes independientes (CI)	90
4.2.4	Evaluación de variables de las especies con métodos comparados	91
4.3	RESULTADOS	91
4.4	DISCUSIÓN	98
4.5	CONCLUSIONES	101
4.6	LITERATURA CITADA	101
<b>CAPÍTULO V</b>	<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>105</b>
5.1	LITERATURA CITADA	108
<b>ANEXOS</b>		<b>110</b>

## **RESUMEN**

Este trabajo evaluó qué factores están determinando la composición de especies de lagartijas insectívoras de Zapotitlán de las Salinas, Puebla; identificando la contribución de los procesos locales, regionales y los patrones ancestrales en la estructuración del ensamble. Para esto, el trabajo se dividió en tres capítulos: Estructuración del ensamble de lagartijas de Zapotitlán de las salinas a nivel local, Estructuración de la comunidad de lagartijas a nivel regional y Evaluación de la estructuración de la comunidad a través de métodos filogenéticos.

### **A nivel local**

Se encontró que la coexistencia de especies de Zapotitlán y del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se debía a procesos aleatorios y que no existe una limitante para que especies morfológicamente similares coexistan. Al evaluar los patrones anidados de especies para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se encontró que las comunidades pobres en especies están contenidas en las comunidades ricas en especies. Estos patrones podría deberse a múltiples causas como deterioro ambiental o limitaciones a la dispersión para muchas especies que hacen que algunas comunidades tengan determinadas composiciones de especies.

### **A nivel regional**

Se estableció que los procesos regionales tienen un fuerte efecto sobre la diversidad local. Además la composición de especies en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán podría ser debida a varios factores como limitaciones a la dispersión, deterioro ambiental o procesos fuente-sumidero. Al evaluar variables ecológicas (tamaño corporal, área de distribución etc.) con el fin de establecer cuáles especies tienen mayores posibilidades de dispersión o estar en el área de estudio a través de métodos tradicionales (regresiones lineales y cuadráticas), se encontró un patrón positivo entre abundancia y área de distribución, lo cual puede deberse a múltiples causas; una de ellas puede ser debido a problemas de muestreo donde se subestimen las abundancias de las especies y otra puede ser metodológica al asignar rangos arbitrarios a las abundancias para los análisis. Se encontró que los cambios en la riqueza de especies en zonas áridas y semiáridas se deben a factores influenciados por

la productividad pues variables como temperatura, precipitación y AET (Promedio anual actual de evapotranspiración) tienen un fuerte impacto en la riqueza y en el recambio de especies.

### **A nivel filogenético**

Al evaluar si las interacciones ecológicas llevaban a patrones complementarios en las distribuciones de las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas se encontró que especies morfológicamente similares coexisten y que la conformación de las comunidades se debe posiblemente a procesos aleatorios o históricos. A través de métodos comparativos se encontró una relación negativa entre el tamaño corporal y abundancia en *Phrynosoma*, mientras en *Sceloporus* una correlación positiva entre área de distribución y la amplitud de hábitat. Un análisis de parsimonia aplicado para evaluar los mecanismos que pudieron influir en la estructuración de las comunidades de lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán mostró que limitaciones a la dispersión o deterioro ambiental son posiblemente los factores que están determinando la composición de lagartijas del valle.

## **ABSTRACT**

This work evaluated what factors are determining the species composition of insectivorous lizards of Zapotitlán de las Salinas, Puebla; also, the contribution of the local and regional processes, and ancestral patterns in the structure of the assemblage were identified. This study was divided in three chapters: The structure of the lizard assemblage of Zapotitlán at local level, the structure of the lizard community at regional level and the evaluation of the community structure through phylogenetic methods.

At local level, it was found that the coexistence of species between Zapotitlán and the Valley of Tehuacán-Cuicatlán was due to random processes and that there is not a limiting factor for the coexistence of morphologically similar species. When the nested patterns of species for the Valley of Tehuacán-Cuicatlán were evaluated, it was found that the poorer species communities were contained into the richer species communities. These patterns can be produced by multiple causes as environmental deterioration or limitations to the dispersion for many species, causing that some communities have certain species compositions.

At regional level, the regional processes have a strong effect on the local diversity. In addition, the species composition in the Valley of Tehuacán-Cuicatlán could be due to several factors like limitations to the dispersion, environmental deterioration or source-sink processes. When the ecological variables were evaluated with the purpose of establishing which species have greater possibilities of dispersion or to be present in the area of study through traditional methods (linear and quadratic regressions), it was found a positive pattern between abundance and interval of distribution, which can be due to multiple causes; one of them due to sampling problems since the abundances of the species could be underestimated, and another one could be methodological, when were assigned arbitrary ranks to the abundances for the analyses. It was found that the changes in the species richness in arid and semi-arid zones must be related to factors influenced by productivity. Then, variables like temperature, precipitation and AET (mean annual average of evapotranspiration) have a strong impact on the richness and on the species turnover.

At phylogenetic level, when it was evaluated if the ecological interactions produced complementary patterns in the distributions of the lizard species of arid and semi-arid zones it was found that morphologically similar species coexist and that the conformation of the communities possibly can be due to random or historical processes. Through comparative methods it was found a negative relationship between corporal size and abundance in *Phrynosoma* and *Sceloporus*, and a positive correlation between the distribution interval and the habitat wide. An applied analysis of parsimony was used to evaluate the mechanisms that could influence on the lizard community structure of the Valley of Tehuacán-Cuicatlán. This analysis showed that limitations to the dispersion or environmental deterioration possibly are the factors that are determining the lizard composition of the valley.

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1 PROCESOS LOCALES VS. PROCESO REGIONALES

Las teorías de estructura de comunidades tienen dos perspectivas amplias: regional y local. La aproximación regional considera el papel de movimiento de especies entre parches de hábitats en una comunidad local, mientras la visión local apunta a las interacciones dentro del parche de las especies (Shurin *et al.*, 2000). Una pregunta de interés es si la extensión de la colonización y las interacciones locales limitan la diversidad local y generan diferencias en la composición de especies entre sitios (Shurin, 2000).

En muchos sistemas es evidente que procesos regionales y locales regulan conjuntamente la diversidad y composición de las especies (Burke y Grime, 1996; Tilman, 1997; Karlson y Cornell, 1998; Shurin, 2000, Shurin *et al.*, 2000). Sin embargo, las contribuciones de los procesos regionales y locales para generar variación geográfica y estructurar comunidades están pobremente entendidas (Ricklefs, 1987; Caswell y Cohen, 1993; Srivastava, 1999; Gaston, 2000).

Los procesos que influyen en su composición se dividen en aquellos que ocurren dentro de las comunidades o llamados procesos locales, y los que ocurren fuera de las comunidades o también llamados procesos regionales (Ricklefs, 1987). Los procesos locales de acuerdo con Ricklefs y Schulter (1993) pueden dividirse en los que tienden a reducir la diversidad, como la competencia, la depredación y la variabilidad ambiental, y aquellos que tienden a incrementar la diversidad como el mutualismo, la productividad y la riqueza de recursos (Resendiz-Melgar, 2002).

Los procesos regionales ocurren a escalas espaciales y temporales gruesas, como son los factores históricos y geográficos, entre los que se destacan las perturbaciones geológicas, la fragmentación de una zona biogeográfica y los eventos de especialización, de extinción y de migración (Myers y Giller, 1989). Éstos son relevantes porque determinan



las especies que pueden estar en una región (Ricklefs y Schuller, 1993; Resendiz-Melgar, 2002).

Las hipótesis sobre escalas locales siempre predicen que las comunidades se estructuran de acuerdo a reglas determinísticas y que la composición de especies puede, sin embargo, estar cercanamente relacionada con aspectos locales. En contraste, hipótesis regionales predicen que las comunidades están formadas por procesos estocásticos de colonización y extinción local basados en las características locales del hábitat (Shurin y Allen, 2001).

Las especies dentro de una región no tienen las mismas probabilidades de acceder a distintos sitios dentro de la región, dicha probabilidad puede deberse a la capacidad de dispersión y la tolerancia ambiental de las especies (Putnam, 1994; Belyea y Lancaster, 1999) y también tienen influencia tanto en el ámbito local como regional. 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 de la diversidad (Huston, 1999; Resendiz-Melgar, 2002).

Estudios recientes han aplicado metodologías que buscan incluir la perspectiva evolutiva y la 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, 1997). Para dicha metodología, la riqueza local es considerada como función de la riqueza regional (Cornell, 1985; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Shluter, 1993). Cuando se presenta una relación entre la riqueza local y la regional, donde la primera aumenta de manera proporcional a la segunda, sin llegar a la saturación se habla de comunidades no-saturadas, y en la que los factores que afectan a la diversidad regional también afectan a la diversidad local. Los factores locales, como las interacciones entre especies, parecen por el contrario no afectar a la diversidad local. Este tipo de comunidad posee fuertes límites evolutivos hacia la riqueza local (Srivastava, 1999; Resendiz-Melgar, 2002). En contraste, 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 esto sucede, las comunidades llegan a un máximo que en un momento dado no incrementan con la riqueza regional, entonces se dice que la comunidad local es independiente de la riqueza regional (Cornell y Lawton, 1992; Resendiz-Melgar, 2002).

Lo anterior está basado en la hipótesis que los procesos locales limitan intrínsecamente el número de especies que pueden coexistir, cuando la riqueza regional y local podría depender una de otra (Cornell y Lawton, 1992). Los procesos locales pueden jugar un papel determinante en estructurar las comunidades locales y estos pueden favorecer la colonización regional. Alternativamente, si las especies están frecuentemente ausentes en ciertos hábitats disponibles, es posible que existan limitaciones en la dispersión y la riqueza local esperada muestre una dependencia lineal del tamaño de la región. Patrones lineales o insaturados de diversidad local y regional podrían indicar que la comunidad está bajo fuerte control regional y que la dispersión limita la riqueza de especies localmente (Cornell y Karlson, 1997).

Numerosos estudios podrían complicar la interpretación de los patrones de diversidad regional y local en términos de la importancia de las limitaciones de la dispersión o de las interacciones locales: 1. Diferentes niveles de perturbación en comunidades saturadas pueden producir patrones lineales que son indistinguibles de escenarios altamente limitados por la dispersión (Caswel y Cohen, 1993). 2. Las comunidades podrían estar insaturadas en escalas de tiempo evolutivo y saturadas en tiempo ecológico (Rosenzweig, 1995). 3. La relación entre diversidad local y regional depende de la definición de escala local (Westoby, 1998). 4. El tamaño de la escala regional también afecta la relación entre la riqueza local y regional (Srivastava, 1999). 5. La riqueza regional no es independiente del ambiente local pero es probable que refleje un gradiente amplio en las características locales como la productividad (Huston, 1999).

Al integrar estudios locales con estudios realizados a otras escalas, 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 y la composición (Stone *et al.*, 2000); tema que continúa en controversia (Brown *et al.*, 2000).

Las comunidades usualmente son definidas por asociaciones taxonómicas especiales o por las interacciones dinámicas que ocurren en ellas (MacArthur, 1972). Dentro de las asociaciones locales de taxa potencialmente interactuantes, las especies pueden ser organizadas en pequeñas unidades ecológicas llamadas gremios dentro de las cuales las interacciones son fuertes (Root, 1967).

Uno de los patrones en ecología más obvio y consistente es que algunos hábitats soportan más especies que otros. Los factores responsables para estas diferencias en la riqueza de especies han sido motivo de atención desde el último siglo. Muchas consideraciones se han realizado y parece claro que factores ecológicos o evolutivos, así como las escalas de tiempo y espacio en las cuales operan inciden en la riqueza local y regional (Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schuller, 1993). La influencia de escalas sobre la riqueza de especies es inevitable porque los hábitats están anidados dentro de regiones biogeográficas, y localmente cada uno tiene diferentes ambientes y distintas historias evolutivas. Las especies pueden originarse, evolucionar y dispersarse de algunos hábitats y por esto la riqueza local y regional están indisolublemente unidas (Ricklefs y Schuller, 1993).

Whittaker (1972) definió la diversidad total en un área como diversidad gamma, la cual podría ser dividida dentro de dos componentes: local (diversidad alfa) y el recambio de especies entre hábitats como diversidad beta. Esta división de la diversidad es central para entender la contribución de los procesos regionales a la diversidad local porque dilucida la relación entre la riqueza local y regional (Loreau, 2000).

## **1.2 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RIQUEZA DE ESPECIES**

Hay dos procesos históricos que influyen en la riqueza local de especies, y son la tasa de adición de especies a la comunidad vía especiación o colonización y la tasa de

remoción vía extinción local y emigración (Ricklefs y Schluter, 1993). El resultado de estos procesos opuestos determinan el número de especies que hay en diferentes zonas y estos procesos pueden operar a diferentes velocidades. Cuando la adición es baja y la de remoción alta, la riqueza local podría ser baja y en sentido inverso la riqueza local podría ser alta, y estas diferencias determinan cómo la riqueza de una comunidad puede cambiar.

Numerosos son los factores que afectan las tasas de adición y remoción; entre estos tenemos el área, la productividad, las interacciones entre especies, las perturbaciones e historia/biogeografía (Rosenzweig y Abramsky, 1993) y se desglosan a continuación:

**1.2.1 Tamaño del área.** – Áreas o hábitats grandes pueden soportar más especies que hábitats más pequeños. En este contexto la adición de especies y las tasas de remoción provienen de las tasas de colonización por las especies del total regional y las tasa de extinción de los hábitats donde residen las especies (Shurin *et al.*, 2000). En áreas grandes, el número de especies incrementa por tres razones: 1. Grandes hábitats proveen mayor área para colonizadores potenciales incrementando las tasas de colonización, 2. hábitats grandes poseen ambientes más diversos incrementando los procesos de colonización y permitiendo la persistencia de especies especialistas, y 3. hábitats grandes proveen espacio para mantener poblaciones grandes, reduciendo las tasas de extinción. Todas estas posibilidades asumen que las tasas de colonización y extinción son constantes (Connor y McCoy, 1979).

**1.2.2 Productividad e interacción de especies.** – El incremento poblacional de una especie debido a una productividad alta puede tener efectos adversos sobre las poblaciones simpátricas de otras especies. La idea de que las interacciones locales pueden limitar la riqueza local, parece ser un tema central en las teorías modernas de comunidades. De acuerdo con esto, cada hábitat tiene un ambiente único y sólo unas especies del total regional pueden coexistir y establecerse satisfactoriamente (Rosenzweig y Abramsky, 1993). Las diferencias en la riqueza local son el resultado de la heterogeneidad espacial, lo que lleva a diferencias en la composición de especies entre diferentes hábitats. Dado un tiempo suficientemente largo y ausencia de perturbaciones, la riqueza local puede saturarse a tal nivel que puede determinarse cuáles especies pueden estar (McLaughlin y

Roughgarden, 1993), ya que si estas especies utilizan los recursos de manera muy eficiente dificultan el hecho de que nuevos colonizadores puedan utilizar estos mismos recursos y así limitan su establecimiento. La heterogeneidad espacial puede incrementar la riqueza local al ofrecer a las especies mayores oportunidades de utilización de los recursos más eficientemente evitando interacciones fuertes con sus competidores (McLaughlin y Roughgarden, 1993).

No hay duda de que la competencia interespecífica es importante, ya que excluye a determinadas especies de ciertas comunidades y determina cuáles especies pueden coexistir con otras (Gause, 1934; Connell, 1975) Pero, ¿hasta qué punto la competencia es la fuerza que configura las comunidades?, ¿en qué circunstancias ocurre y cuáles son los efectos directos y cómo lo hace?; estas preguntas son materia de debate hoy en día. El hecho de que la competencia interespecífica no se presente no significa que ella no tenga importancia como fuerza organizadora, pues es posible que las especies no compitan en la actualidad porque la selección natural en el pasado favoreció la segregación de nichos (Connell, 1980).

Para lagartijas, Pianka (1986) y Vitt (1996) han considerado tres fuentes de recursos: alimento, espacio y tiempo, como las más importantes en la organización de los gremios de lagartijas. Se ha demostrado que la repartición de los recursos no necesariamente es resultado de las interacciones entre especies a nivel local (Vitt, 1995). Una explicación alternativa es que las especies coexisten debido a que ellas difieren en la utilización del recurso, y que las interacciones determinan los patrones del uso del recurso históricamente dentro de las especies cercanamente emparentadas, permitiendo que estas especies invadan otras comunidades (Vitt y Carvalho, 1995). Tanto las interacciones locales como la divergencia histórica pueden ser invocadas para explicar los patrones del uso del recurso (Vitt, 1996). Así, para muchas especies la historia evolutiva ha jugado un papel significativo en el alcance de la estructura de las comunidades locales; ciertas especies son casi ecológicamente idénticas a taxa hermanos en diferentes comunidades de lagartijas, frecuentemente en ambientes muy distantes y diferentes (Vitt y Zani, 1996a,b).

La selección de hábitat promueve la coexistencia regional de especies competidoras permitiendo a éstas organizarse a lo largo de ambientes estables, pero reduce el número de especies que se encuentran en un hábitat local particular (Rosenzweig, 1987). Dos especies podrían coexistir regionalmente, pero cada una evita el hábitat que contiene la otra, por esta razón la selección de hábitat reduce la riqueza local (Brown, 1999).

La coocurrencia de especies y la diversidad son influenciadas por procesos históricos (Ricklefs, 1987); pero es más común la apreciación de que la influencia histórica y ecológica interactúan conjuntamente y causan el patrón de coocurrencia y diversidad. Discernir las causas del patrón de coocurrencia es esencial para entender la diversidad. La presencia de un recurso limitante podría ser un factor importante para determinar cuales especies pueden coocurrir en un sitio (Pearson y Juliano, 1993).

**1.2.3 Perturbaciones.** – Las perturbaciones mantienen las comunidades bajo equilibrio, ya que la extinción de las especies por limitación de recursos no parece ocurrir pues la población nunca alcanza densidades lo suficientemente altas para que puedan suceder interacciones interespecíficas fuertes, manteniendo así la riqueza de especies (Connell, 1978).

Bajo el efecto de perturbaciones moderadas las interacciones podrían ser reducidas y por lo tanto las extinciones serían bajas y la diversidad sería alta. En cambio si las perturbaciones fueran altas se podría llevar a las poblaciones a niveles críticos, por lo tanto las extinciones serían altas y la riqueza sería baja. En un parche en ausencia de perturbaciones se generaría un paisaje homogéneo donde la exclusión competitiva sería alta y por lo tanto la riqueza sería baja (Grime, 1973). O en paisajes altamente perturbados, se podrían generar paisajes homogéneos con extinciones altas y riqueza específica baja. En cambio, perturbaciones intermedias podrían llevar a heterogeneidad espacial en los parches, composición máxima en cada uno de los parches y una riqueza específica alta (Connell, 1978).

**1.2.4 Historia y biogeografía.** – Las especies que comprenden el total regional están distribuidas sobre una región biogeográfica y posiblemente tengan una historia geológica muy variada. El número y las especies que se encuentran en esta región están determinados en gran medida por una historia evolutiva común. Como consecuencia una región con diferentes historias geológicas puede poseer un número diferente de especies y esta variación en la riqueza regional puede ser reflejada en la riqueza de la comunidad local.

**1.2.5 Procesos históricos/filogenéticos.** – Factores geográficos, evolutivos e históricos juegan un papel muy importante en la determinación de la composición de especies, diversidad, nicho y otros atributos de la organización de una comunidad (Ricklefs y Schuller, 1993). Los estudios sobre la diversidad de especies proveen un punto de partida excelente en estudios ecológicos y su resolución requiere de la síntesis de disciplinas nuevas como evolución, biogeografía y sistemática (Brooks y Mclennan, 1993).

Los patrones contemporáneos de diversidad podrían originarse en parte por eventos únicos de historia y biogeografía en cada región (Ricklefs y Latham, 1993). La reconstrucción histórica provee información acerca de lo que sucede continuamente en sistemas ecológicos e ilustra la dinámica de los procesos que ocurren a gran escala (Ricklefs y Schuller, 1993).

Mayden (1988) hace una reflexión interesante sobre la incorporación urgente de una perspectiva histórica/filogenética en estudios de ecología de comunidades, señalando que ante la falta de esta aproximación, es muy difícil determinar si la coexistencia de formas ecológicas contemporáneas es el resultado de procesos actuales o es el resultado de patrones ancestrales heredados.

En este sentido, las relaciones filogenéticas de taxa deberían ser utilizadas para responder a preguntas que involucren biogeografía, ecología y evolución de comunidades (Ricklefs y Schuller, 1993; Webb *et al.*, 2002). Desde esta perspectiva, los estudios de patrones geográficos de distribución y riqueza de especies deben desarrollarse desde el

contexto de la historia filogenética de las especies o de la comunidad bajo estudio (Mayden, 1988). Para tratar de entender los patrones de distribución de especies en comunidades contemporáneas, se hace necesario considerar los factores históricos como la explicación más parsimoniosa a estos patrones (Brooks y McLennan, 1993; Ricklefs y Schuller, 1993); posteriormente, aquellos patrones para los que la ecología histórica no ayude a resolver o entender, se tendrá que buscar apoyo en hipótesis basadas en procesos ecológicos (competencia, depredación, parasitismo, etc.) y evolutivos (adaptación). Sin embargo, la ecología histórica no hace supuestos sobre la dispersión, la extinción o el papel de procesos ecológicos locales como la competencia y la depredación, pero sí hace referencia sobre los posibles factores históricos (filogenia y geología) como explicaciones de primer orden para tratar de entender patrones de distribución geográfica y riqueza de especies en comunidades animales contemporáneas (Mayden, 1988; Rauchenberger, 1988).

Los árboles filogenéticos proveen información sobre el origen y las relaciones de los taxa, además de dar información con la cual se pueda evaluar las tasas de especiación y extinción y el desarrollo de los patrones de diversidad (Hey, 1992).

La palabra historia se usa en el sentido evolutivo, o sea en el aspecto de relaciones genealógicas de algunas especies. A partir de esto se podría decir que los miembros de un mismo género pueden mostrar teóricamente los mismos caracteres ecológicos, morfológicos y conductuales porque todos descienden de un mismo ancestro común. Es de gran utilidad si se tiene un grupo de especies simpátricas y emparentadas filogenéticamente de las cuales se posean datos como dieta, uso de hábitat y ciclos reproductivos que puedan ser usados para poder explicar la evolución y diversidad de la comunidad y así entender cuáles procesos están operando en su estructuración (Brooks y McLennan, 1993; Cadle y Greene, 1993).

La ecología histórica busca proveer información acerca del origen de las especies en la comunidad y del origen de los caracteres involucrados en las interacciones de estas especies. A partir de las respuestas a estas preguntas es que se parte para entender los procesos de evolución y estructuración de las comunidades (Brooks y McLennan, 1993).



### 1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El orden Squamata está compuesto por dos grandes clados, Iguania y Scleroglossa. Scleroglossa posee aproximadamente 6000 especies y se incluyen dentro del Gekkota, Autarchoglossa, Amphisbaenia, Dibamidae y Serpentes (Vitt *et al.*, 2003). En el texto cuando haga referencia a lagartijas se estará hablando de Squamata menos los clados Amphisbaenia, Dibamidae y Serpentes.

Los Squamata son un grupo de gran interés para los investigadores en el mundo, principalmente por su gran diversidad y distribución geográfica. Las lagartijas han sido vistas como "organismos modelo" para una variedad de estudios ecológicos (Vitt y Pianka, 1994). Adicionalmente, han jugado un papel importante en el desarrollo de estudios de ecología de comunidades pues se han utilizado como modelos en la formulación de ideas concernientes a la diversidad de especies (Vanzolini y Williams, 1970; Pianka, 1972), biogeografía de islas (Schoener, 1970; Case, 1983), repartición de recursos (Pianka, 1969) complementariedad de nichos (Schoener, 1974), competencia (Dunham, 1980), depredación (Schall y Pianka, 1980) y procesos históricos (Losos, 1994).

De acuerdo con Vitt (1996), el entendimiento de los patrones neotropicales de diversidad de especies requiere de a) inventarios confiables de especies, b) estudios de la historia natural de las especies residentes, c) datos de la historia natural de especies emparentadas en otros hábitats, y d) cladogramas derivados independientemente para los taxa.

México ocupa el segundo lugar en número de especies de reptiles, con 717 especies de las 6300 clasificadas (Uetz, 2000), de las cuales 574 son propias del país. La riqueza biológica de México es un producto combinado de la gran variación topográfica y climática (Flores-Villela y Gerez, 1994); los cuales se fusionan creando un mosaico muy diverso de condiciones ambientales y microambientales. Además, México cuenta con una historia geológica compleja, que lo sitúa entre Norteamérica y Sur América, posición geográfica que le da un carácter único de transición faunística y florística (Savage, 1982). Los reptiles

son un grupo con alto porcentaje de endemismos en México (Flores-Villela y Gerez, 1994). Debido a sus requerimientos ambientales específicos y sus características de relativa poca vagilidad resulta un grupo muy interesante para estudios de diversidad.

En un análisis que realizó Flores-Villela (1991) para tratar de dividir a las especies endémicas en micro y macroendémicas, obtuvo que el 69.8% de los reptiles poseen áreas de distribución reducida. Esto hace que la herpetofauna sea muy vulnerable a cambios antrópicos, de cobertura y cambios climáticos.

Woolrich-Piña *et al.* (2005) plantean que Zapotitlán es un lugar interesante para realizar estudios con anuros y reptiles; sin embargo, el conocimiento que se tiene de estos grupos de vertebrados es muy escaso. Dentro de los trabajos realizados en este lugar, Martín del Campo y Sánchez-Herrera (1979) reportan 22 especies de anfibios y reptiles, además hacen una comparación de la herpetofauna de Zapotitlán con otras zonas áridas del país. Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén (1996) reportaron un total de 32 especies y subespecies de anfibios y reptiles para el valle. Mata-Silva (2000) llevó a cabo un estudio comparativo sobre los anfibios y reptiles del sitio, comparando la riqueza de especies y abundancia y el deterioro ambiental, encontrado una relación directa entre estas variables. Woolrich-Piña *et al.* (2005), reportan para Zapotitlán de las Salinas, 13 especies de lagartijas y Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén (2006), reportan que el grupo de lagartijas del Valle de Zapotitlán se encuentra constituido por 15 especies representadas en 7 familias y 9 géneros. Entre las especies encontradas están: *Anolis quercorum*, *Aspidocelis parvisocia*, *Aspidocelis sacki*, *Ctenosaura acanthura*, *Gerrhonotus liocephalus*, *Phrynosoma braconnieri*, *Phrynosoma taurus*, *Phyllodactylus bordai*, *Sceloporus gadoviae*, *Sceloporus horridus*, *Sceloporus jalapae*, *Sceloporus megalepidurus*, *Sceloporus mucronatus*, *Urosaurus bicarinatus* y *Xenosaurus rectocollaris*.

Estudios sobre gremios de lagartijas han demostrado que las especies simpátricas se segregan con base en la repartición de tres recursos: microhábitat, presas y tiempos de actividad, o la combinación de las tres (Pianka, 1996, Vitt y Zani, 1996a, b). Estos patrones observados en casi todos los gremios estudiados, sugieren la importancia de las

interacciones a nivel local en el mantenimiento de la estructura de la comunidad, mientras que la variabilidad en estos patrones observada entre grupos taxonómicamente diferentes y entre localidades indican que otros factores (historia filogenética y biogeográfica) han jugado un papel importante en la composición de especies de un grupo dado (Vitt y Zani, 1996a, b). Por esta razón, los estudios sobre las interacciones entre especies de lagartijas son importantes para conocer cuáles son los factores que estructuran el ensamble de lagartijas, y en particular en Zapotitlán de las Salinas, un área de importancia ecológica.

En este trabajo se evaluó si la coexistencia de las especies de lagartos en el Valle de Zapotitlán de las Salinas era independiente de las relaciones interespecíficas o si éste era un factor relevante en la composición de lagartijas; posteriormente, se determinó cuál es la contribución relativa de los procesos locales y procesos regionales en la estructuración del grupo de lagartijas insectívoras de Zapotitlán de las Salinas. Además se evaluó, a través de métodos filogenéticos, si la coexistencia de formas ecológicas contemporáneas era el resultado de procesos actuales o de patrones ancestrales heredados. Para contestar estas preguntas el manuscrito se dividió en 5 capítulos que a continuación se exponen:

El primer capítulo hace una introducción general de la manera como se deben abordar estudios de estructura de comunidades, enfocándose en tres aspectos importantes: interacciones locales, procesos regionales y aspectos filogenéticos.

El segundo capítulo trata de responder preguntas sobre factores que determinan la estructura del gremio de lagartijas insectívoras de Zapotitlán de las Salinas, sobre si la dieta y la selección de hábitat contribuyen a la estructuración del gremio de lagartijas. También aborda preguntas referentes a la similitud limitante como factor importante para la coexistencia de especies.

El tercer capítulo plantea preguntas referentes a la contribución de los procesos locales y regionales en la estructuración del ensamble de lagartijas en Zapotitlán de las Salinas. Se indagó si la riqueza regional o local difiere entre las zonas áridas/semiáridas, lo que es un indicador de diferencias en la formación de las comunidades de dichas zonas.

Además si los factores climáticos y geográficos determinan la riqueza y el recambio de especies de las zonas áridas y semiáridas y por lo tanto en Zapotitlán.

El cuarto capítulo intenta responder si la coexistencia de las formas ecológicas contemporáneas es el resultado de procesos actuales o el resultado de patrones ancestrales heredados. Además trata de evaluar, a través del uso de filogenias, si las interacciones de las especies llevan a patrones complementarios en la distribución de las especies.

El quinto y último capítulo reúne a través de una discusión general, los tres aspectos planteados para la estructuración de comunidades.

#### **1.4 LITERATURA CITADA**

- BELYEA, L. R. Y Y. J. LANCASTER. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86:402-416.
- BOWERS, M. A. Y J. H. BROWN. 1982. Body size and the coexistence in desert rodent: chance or community structure? *Ecology* 63:391-400.
- BROOKS, D. R. Y D. A. MCLENNAN. 1993. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. Pp 267-280. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. Press University of Chicago.
- BROWN, J. H. 1999. Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, 87:3-14.
- BROWN, J. H., B. J. FOX Y D. A. KELT. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist* 156:314-321.
- BURKE, M. J. W. Y J. P. GRIME. 1996. An experimental study of plant community invisibility. *Ecology* 77:776-790.
- CADLE, J. E. Y H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. Pp. 281-293. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

- CANSECO-MÁRQUEZ L. Y G. GUTIÉRREZ-MÁYEN 1996. Anfibios y reptiles del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. IV Reunión Nacional de herpetología, Cuernavaca, Morelos.
- CANSECO-MÁRQUEZ, L. Y M. G. GUTIÉRREZ-MAYÉN. 2006. Guía de campo de los anfibios y reptiles del Valle de Zapotitlán, Puebla. Sociedad Herpetológica Mexicana, A. C. Escuela de Biología, BUAP.
- CASE, T. J. 1983. Sympatry and size similarity in *Cnemidophorus*. Pp 297-325. En: R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener, (Eds.). Lizard ecology: Studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- CASWELL, H. Y J. E. COHEN. 1993. Local and regional regulation of species- area relation: a patch- occupancy model. Pages 99-107. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- CONNELL, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. Pp 460-490. En: M. L. Cody y J. M. Diamond, (Eds.). Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical forests and coral reefs. Science 199:1302-1310.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and coevolution of competition, or the ghost of competition past. Oikos 35:131-138.
- CONNOR, E. F. Y MCCOY E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationships. American Naturalist 113:791-833.
- CORNELL, H. V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. Ecology 66:1247-1260.
- CORNELL, H. V. Y J. H. LAWTON. 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. Y R. H. KARLSON. 1997. Local and regional processes as controls of species richness. Pp. 250-268. En: D. Tilman y P. Kareiva, (Eds.). Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Monographs in Populations Biology 30. Princeton University Press, New Jersey.

- DUNHAM A. E. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological Monograph* 50:309-330.
- FLORES-VILLELA O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM.
- FLORES-VILLELA. O. Y P. GEREZ. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. 439 pp.
- GASTON, K. J. Y T. M. BLACKBURN. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell, London.
- GAUSE, G. F. 1934. The struggle for Existence. Williams and Wilkins, Baltimore. 163 pp.
- GRIME, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347.
- HEY, J. 1992. Using phylogenetic trees to study speciation and extinction. *Evolution* 46:627-640.
- HUSTON, M. 1999. Local process and regional patterns: appropriate scale for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86:393-401.
- KARLSON, R. H. Y H. V. CORNELL. 1998. Scale-dependent variation in local vs. regional effects on coral species richness. *Ecological Monographs* 68:259-274.
- LOREAU, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3:73-76
- LOSOS, J. B. 1994. Historical contingency and lizard community ecology. En: L. J. Vitt y E. R. Pianka, (Eds.). *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, New Jersey.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. Y O. SÁNCHEZ-HERRERA 1979. Estudio herpetofaunístico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Biología de campo*, Facultad de Ciencias, UNAM.
- MATA-SILVA V. 2000. Estudio comparativo del ensamblaje de anfibios y reptiles en tres localidades de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. FES-Iztacala, UNAM.

- MAYDEN R. L. 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Systematic Zoology* 37:329-355.
- MCLAUGHLIN, J. F. Y J. ROUGHGARDEN. 1993. Species interactions in space. Pp. 89-98. En: R. Ricklefs and D. Schluter, (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- MYERS, A. A. Y P. S. GILLER, (Eds.). 1989. *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- PEARSON, D. L. Y S. A. JULIANO. 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. *Species diversity in ecological communities: historical and biogeographical perspectives*. Pp. 194-202. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.) University of Chicago Press, Chicago.
- PIANKA, E. R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50:1012-1030.
- PIANKA, E. R. 1972. Zoogeography and speciation of Australian desert lizards: An ecological perspective. *Copeia* 1972:127-145.
- PIANKA, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- PIANKA, E. R. 1996. Long-term changes in lizard assemblages in the Great Victoria Desert: Dynamic habitat mosaics in response to wildfires. Pp. 191-215. En: M. L. Cody and J. A. Smallwood, (Eds.). *Long-term Studies of Vertebrate Communities*. Academic Press. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PUTNAM, R. J. 1994. *Community Ecology*. Chapman & Hall. London. UK.
- RAUCHENBERGER, M. 1988. Historical biogeography of poeciliid fishes in the Caribbean. *Systematic Zoology* 37:356-365.
- RESENDIZ-MELGAR, C. 2002. Procesos locales y regionales en la diversidad de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de grado de maestría. FES-IZTACALA Universidad Nacional Autónoma de México.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community Diversity: relative roles of local and regional process *Science* 235:167-171.

- RICKLEFS, R. E. Y D. SCHLUTER. 1993. Species Diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- RICKLEFS, R. E. Y R. E. LATHAM. 1993. Global patterns of diversity in mangrove floras. Pp. 215–229. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.). Species Diversity in Ecological Communities. University Chicago Press, Chicago.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37:317-150.
- ROSENZWEIG, M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. Evolutionary Ecology 1:315-330.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. Species diversity in apace and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ROSENZWEIG, M. L. Y Z. ABRAMSKY. 1993. How are diversity and productivity related? Pp. 52–65. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.). Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago.
- SAVAGE, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? Annals of the Missouri Botanical Garden 69:464–547.
- SCHALL, J. J. Y E. R. PIANKA. 1980. Evolution of escape behavior diversity. American Naturalist 115:551-566.
- SCHOENER, T. W. 1970. Size patterns in West Indian *Anolis* lizards. II. Correlations with the size of particular sympatric species. Displacement and convergence. American Naturalist 104:155-174.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-39.
- SHURIN J. B. Y E. G. ALLEN. 2001. Effect of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scale. The American Naturalist 158:624-637.
- SHURIN, J. B. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. Ecology 81:3074-3086.
- SHURIN, J. B., J. E. HAVEL, M. A. LEIBOLD Y B. PINEL-ALLOUL. 2000. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. Ecology 81:3062-3073.



- SRIVASTAVA, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68:1-16.
- STONE, L., T. DAYAN Y D. SIMBERLOFF. 2000. On desert rodents, favored states and unresolved issues: scaling up and down regional assemblages and local communities. *American Naturalist* 156:322-328.
- TILMAN, D. 1997. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.
- UETZ, P. 2000. How Many Reptile Species? *Herpetological Review* 31:13-15.
- VANZOLINI, P. E. Y E. E. WILLIAMS. 1970. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species grup (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia Sao Paulo* 19:1-289.
- VITT, L. J. 1995. The ecology of the tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 1:1-29.
- VITT, L. J. 1996. Biodiversity of Amazonian Lizards. Pp 89-108. En: C. Gibson (Ed.). *Neotropical and Conservation*. Mildred E. Mathias Botanical Garden. University of California.
- VITT, L. J. 1996. Biodiversity of Amazonian Lizards. Pp 89-108. En: C. Gibson (Ed.). *Neotropical and Conservation*. Mildred E. Mathias Botanical Garden. University of California.
- VITT, L. J. Y C. M. CARVALHO. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: Lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995:305-329.
- VITT, L. J. Y E. R. PIANKA, (EDS.). 1994. *Lizards Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey.
- VITT, L. J. Y P. A. ZANI. 1996a. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74:1313-1335.
- VITT, L. J. Y P. A. ZANI. 1996b. Ecology of the South American Lizards *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia* 1996:56-68.
- VITT, L. J., E. R. PIANKA, W. E.COOPER JR. Y K. SCHWENK. 2003. History and global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* 162:44-60.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. PEEK Y M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.

- WESTOBY, M. 1998. The relationship between local and regional diversity: comment. *Ecology* 79:1825-1827.
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurements of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- WOOLRICH-PIÑA G. A., L. O. LÓPEZ Y J. A. LEMOS-ESPINAL 2005. Anfibios y Reptiles del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad.

**CAPÍTULO II**

**ESTRUCTURACIÓN DEL ENSAMBLE DE LAGARTIJAS DE**

**ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS A NIVEL LOCAL**

Cada día sabemos más y entendemos menos.

Albert Einstein (1879-1955)

## 2.1 INTRODUCCIÓN

**2.1.1 Interacción de especies y coexistencia.** – Un importante atributo de cualquier sistema ecológico es el número de especies que contiene. Intentos para entender por qué algunas áreas contienen más especies que otras e identificar las “reglas” por las cuales las comunidades son ensambladas está en discusión desde Elton (1927), Hutchinson (1959) y MacArthur (1965) hasta nuestros días.

Otra pregunta obligada en la ecología de comunidades es explicar cómo la coexistencia determina la riqueza de especies en una localidad (Crawley, 1986), la cual ha sido explicada en sus inicios por la teoría de exclusión competitiva (Gause, 1934; MacArthur y Levins, 1967). En las últimas décadas, la discusión ha introducido muchas alternativas que van desde modelos estrictamente competitivos dentro de los procesos locales (ej. interacciones), hasta procesos relacionados con dispersión, procesos regionales e históricos.

La composición de especies dentro de las comunidades puede ser explicada por distintos procesos, como por ejemplo reglas de ensamblaje (Diamond, 1975), estructura de tamaños (Hutchinson, 1959), proporcionalidad de gremios (Wilson, 1989), grupos funcionales o estados favorecidos (Fox, 1987) y subconjuntos jerárquicos o especies anidadas (Patterson, 1987).

La idea de que la riqueza de especies a nivel local depende del pool de especies regional (MacArthur y Wilson, 1967), lleva a preguntas sobre las comúnmente llamadas reglas de ensamblaje de especies y el orden de establecimiento de especies y su estructuración (Diamond, 1975). Respecto a este tema, Connor y Simberloff (1979) argumentaron que antes de discutir sobre reglas de ensamblaje, es necesario demostrar que las comunidades tienen patrones y que no están ensambladas por procesos aleatorios (modelos nulos). Los modelos nulos han sido usados para evaluar si los patrones de coexistencia de especies en las comunidades son diferentes de comunidades construidas al azar, indicando algún tipo de factor estructurador (ej. competencia, factores históricos, etc.). El resultado de modelos nulos para la evaluación de comunidades de lagartijas

generalmente ha encontrado procesos no aleatorios en su estructuración (ej. Vitt y Zani, 1996a,b).

Un modelo nulo es un patrón generalizado que está basado en aleatorizaciones de datos ecológicos de una distribución conocida o imaginaria. El modelo es diseñado con respecto a algunos procesos ecológicos o evolutivos de interés; de esta forma ciertos elementos de los datos son mantenidos constantes y otros son aleatorizados para crear nuevas “comunidades” (Gotelli y Graves, 1996). La aleatorización está diseñada para producir un patrón que podría ser esperado en ausencia de un mecanismo ecológico particular, por lo tanto permite explorar un área de posibles patrones con ciertos mecanismos ecológicos sin operación. El modelo nulo puede revelar un determinado patrón, pero no puede decir si el fenómeno observado es debido a un mecanismo en particular o no (Gotelli y Graves, 1996). Estas pseudocomunidades neutras son comparadas con comunidades reales y si muestran diferencias estadísticas se llega a la conclusión de que es muy probable que exista el fenómeno investigado y por lo tanto el mecanismo está estructurando el gremio estudiado (Gotelli y Entsminger, 2001).

Estudios de la relación del pool de especies a diferentes escalas espaciales sugiere que las comunidades son estructuradas por otros mecanismos diferentes a la exclusión competitiva. Este patrón parece ser consistente sobre diferentes escalas las cuales pueden ir desde  $\text{cm}^2$  hasta  $\text{km}^2$  (Ricklefs y Schluter, 1993). Muchos estudios han mostrado que la dispersión tiene un efecto importante sobre la coexistencia y distribución de las especies (Hubbell, 2001). El efecto de la dispersión podría ser más evidente a escalas espaciales y temporales grandes, pero también se ha observado que tiene efecto sobre la riqueza de especies y su coexistencia a escalas pequeñas (Pärtel y Zobel, 1999).

Limitaciones por dispersión y el tamaño del pool regional pueden afectar la riqueza de especies a nivel local. La riqueza de especies puede tener un gran componente de azar y de historia idiosincrásica de las especies, que podrían afectar los patrones de riqueza de las comunidades (Hubbell, 2001). Los procesos de ensamble de las comunidades están influenciados tanto por procesos locales como regionales (Caley y Schluter, 1997;

Hillebrand y Bleckner, 2002). Entre los factores regionales se incluyen la composición del pool regional y su grado de aislamiento (Hugueny y Cornell, 2000; Kiflawi *et al.*, 2003). Dentro de los factores locales se incluyen características abióticas de los hábitats que determinan el número de nichos y las interacciones bióticas entre especies que pueden causar exclusión competitiva. No todas las especies del pool regional son capaces de estar en todas las comunidades locales (ej. hipótesis de limitaciones a la dispersión). Si existe limitación a la dispersión, la composición de la comunidad local podría ser una submuestra aleatoria del pool de especies regional.

La coexistencia independiente de las especies encontradas a través de análisis con modelos nulos sugiere colonización aleatoria de especies del pool regional. Y la no coexistencia aleatoria de las especies sugiere que otras limitaciones distintas al azar son las responsables para que algunas especies no puedan ser encontradas juntas (Gotelli, 2000).

El uso de modelos nulos para esta clase de análisis tiene una gran controversia que va desde aspectos filosóficos hasta estadísticos. Actualmente las controversias persisten principalmente con la construcción de modelos. Pero el concepto de modelo nulo y sus algoritmos son normalmente vistos como una herramienta muy útil para revelar patrones en comunidades naturales (Gotelli, 2001).

**2.1.2 Subconjuntos anidados de especies.** – Los subconjuntos anidados son útiles en los análisis de patrones regionales de composición de comunidades (Patterson y Atmar, 1986). A través de ellos se pueden identificar especies sensibles a pérdida de hábitat y por lo tanto en peligro de desaparecer de la comunidad de análisis. Se pueden identificar especies cuya coocurrencia está fuertemente relacionada con la presencia de otras especies. También se puede utilizar para identificar especies “idiosincrásicas” cuya distribución única puede ser debida a factores biogeográficos que limitan su distribución.

Subconjuntos de especies que habitan islas o hábitats distribuidos en parches están anidados cuando las especies del ensamble de sitios pobres en especies son subconjuntos de sitios ricos en especies. Patrones de coexistencia anidados son comunes en una variedad

amplia de hábitats aislados y para varios taxa (ej. aves, reptiles, artrópodos mamíferos y plantas) (Cook, 1995; Boecklen, 1997; Wright *et al.*, 1998).

Cuatro hipótesis pueden explicar los patrones anidados en la distribución de especies: 1) muestreo pasivo, 2) extinción selectiva, 3) colonización selectiva y 4) hábitat anidado (Worthen, 1996; Cook y Quinn, 1998; Wright *et al.*, 1998).

El muestreo pasivo se refiere al hecho de que especies abundantes tienen más probabilidades de ser registradas que las especies raras. Si se toma una especie con reemplazo de una comunidad caracterizada por diferencias fuertes en abundancia para formar muestras que varíen en tamaño, es probable que el patrón anidado aparezca (Cutler, 1994). Especies comunes y abundantes podrían presentarse en muchas muestras y donde las especies raras sólo podrían ser obtenidas en muestreos grandes.

La hipótesis de extinción selectiva se basa en el supuesto de que los sistemas presentan pérdida o disminución de especies; además las especies desaparecen de sitios en una secuencia predecible, debido a características intrínsecas como tamaños corporales grandes y tamaños poblacionales pequeños (Patterson y Atmar, 1986). Además especies con distribuciones restringidas y tamaños poblacionales pequeños tienen altos riesgos de extinción (Connor y McCoy, 1979; Simberloff y Levin, 1985). La hipótesis de extinción selectiva predice que el área es el principal factor que explica la presencia de especies, debido a que en áreas mayores, menores son las tasas de extinción (Lomolino *et al.*, 1989).

La hipótesis de colonización selectiva predice que las especies tienen diferentes habilidades de dispersión, lo cual podría llevar a dispersadores fuertes a ocupar muchos sitios, y la extinción a nivel local como un evento poco probable. Mientras las especies dispersadoras pobres sólo podrían ser encontradas en sitios donde las tasas de extinción son bajas, además el grado de aislamiento o la distancia entre sitios tienen un papel importante (Cook y Quinn, 1995). Finalmente la hipótesis de hábitat anidado (Cook y Quinn, 1995), considera el anidamiento de especies como consecuencia de su asociación cercana al

hábitat que ocupan y por lo tanto existe una similitud en el anidamiento de las especies y sus hábitats.

Los objetivos principales de este capítulo son conocer cómo se estructura el gremio de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, identificando la contribución relativa de los procesos locales en la estructuración. Además se evaluó de qué manera la dieta y la selección de hábitat contribuyen a la estructuración del gremio. Asimismo se evaluó si la similitud entre las variables morfométricas no es un factor que limite la coexistencia de especies de lagartijas del Valle de Zapotitlán de las Salinas. También se examinó a través de los análisis de patrones anidados de las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán si las comunidades pobres en especies están contenidas en las comunidades ricas en especies. Al mismo tiempo se evaluó los factores que determinan la composición de especies en Zapotitlán de las Salinas.

## **2.2 ÁREA DE ESTUDIO**

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el centro de México es considerado como un centro de megadiversidad y endemismo a nivel mundial por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Dávila *et al.*, 1993). Se localiza en el sudeste del estado de Puebla y el noreste del estado de Oaxaca entre los 17°39' y los 18°53' de latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste. Presenta un clima semiárido con una precipitación media anual de 400 mm y una temperatura media anual de 21°C (García, 1988). La vegetación del área se ha denominado como matorral xerófilo con dominancia de cactáceas columnares (Rzedowski, 1978; Dávila *et al.*, 1993; Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 2000). En cuanto a la riqueza florística, este lugar cuenta con aproximadamente 3000 especies de plantas vasculares, de las cuales el 30% son endémicas a la región (Villaseñor *et al.*, 1990; Dávila *et al.*, 1993).

Este estudio se desarrolló en el llamado Valle de Zapotitlán de las Salinas que se encuentra enclavado en la porción occidental del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y el cual tiene una superficie de 400 km<sup>2</sup>. Esta región presenta una temperatura media anual de 21°C



y tiene una canícula bien definida a la mitad del período de lluvias. La precipitación media anual es de 400 – 450 mm. Desde el punto de vista edáfico, el suelo es somero, pedregoso y presenta diferentes estados de alcalinidad y salinidad producto de la presencia de un mosaico de substratos tales como litosoles, cambisoles cálcicos y xerosoles cálcicos derivados de evaporitas del Cretácico Inferior y Medio. Asimismo, la comunidad vegetal dominante en el Valle de Zapotitlán de las Salinas es matorral xerófilo, en el que predominan las tetecheras por la presencia de *Neobuxbaumia tetetzo* (tetecho). Además existen otros elementos florísticos importantes tales como: *Prosopis laevigata* (mezquite), *Fouquieria formosa* (ocotillo), *Cercidium praecox* (palo verde) y *Beaucarnea gracilis* (sotolín) (Resendiz-Melgar, 2002).

## 2.3 MÉTODOS

**2.3.1 Muestreo y recolección de individuos.** – Debido a la alta heterogeneidad geomorfológica-edáfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet *et al.*, 2000), dentro de la cual se localiza el Valle de Zapotitlán, se presenta paralelamente una alta heterogeneidad en la vegetación. En el Valle de Tehuacán- Cuicatlán se han reconocido al menos 29 tipos de agrupaciones distintas por su composición de especies (Valiente-Banuet *et al.*, 2000), las cuales fueron reagrupadas de acuerdo a criterios estructurales y fisonómicos en seis grupos: 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; Resendiz-Melgar, 2002).

De estas seis agrupaciones, las tres primeras son las más comunes en Zapotitlán. Por esta razón fueron escogidas para la realización de los muestreos, los cuales se hicieron de manera mensual durante el periodo comprendido de febrero a diciembre del 2003. Para la recolecta de ejemplares, en cada tipo de vegetación se ubicaron de forma aleatoria cinco transectos de 500 m de acuerdo con criterios estructurales y fisonómicos de la vegetación.

El trabajo en campo incluyó la observación, captura y recolección de individuos de todas las especies de lagartijas diurnas e insectívoras, mediante el uso de ligas anchas. Las lagartijas capturadas fueron depositadas en bolsas de tela, debidamente registradas en consonancia con sus datos de campo. Se hicieron los registros morfométricos, el sacrificio, la fijación y la disección para la obtención de datos de la dieta y datos reproductivos. Los individuos recolectados fueron depositados en la colección Herpetológica del Laboratorio de Ecología (UBIPRO-UNAM). Las especies de lagartijas como *Xenosaurus rectocollaris*, *Phrynosoma braconnieri* y *Gerrhonotus liocephalus* no fueron consideradas en los análisis de uso de hábitat y alimento debido a su baja densidad en la zona de estudio, así mismo la especie *Phyllodactylus bordai* debido a sus hábitos nocturnos. Para mayores detalles metodológicos sobre la obtención de datos sobre dieta de las especies ver Serrano *et al.* (Enviado).

Además se registraron los siguientes datos ecológicos para cada ejemplar capturado: hábitat, microhábitat y horas de actividad. Los microhábitat en el área de estudio se definieron de la siguiente forma: sobre pared, en espacio abierto, sobre roca, bajo roca, sobre *Prosopis laevigata*, sobre *Myrtillocactus geometrizans*, bajo *Agave* sp., y además se registraron la altura sobre el suelo y el diámetro de la percha.

**2.3.2 Estructura y organización del gremio.** – Para la comparación de los hábitats y el uso de las presas por las especies se siguió el protocolo propuesto por Winemiller y Pianka (1990), en el cual las matrices para el análisis fueron construidas con los recursos (microhábitat y dieta) en las columnas y las especies en las filas. Los resultados de la matriz de sobreposición proveen información sobre la similitud de la dieta y microhábitat entre las especies. Existe la probabilidad que ésta sea aleatoria, indicando que no hay estructuración a través de la dieta o microhábitat.

Se ejecutó el algoritmo  $R_3$  para examinar la estructura de la comunidad (Winemiller y Pianka, 1990; Vitt, 1995; Vitt y Zani, 1996a,b). El algoritmo de aleatorización de ceros ( $R_3$ ), reasigna todos los recursos utilizados por las especies incluyendo los valores iguales a

cero, pero manteniendo el número de los estados de las presas y la amplitud de nicho (Joern y Lawlor, 1980; Lawlor, 1980; Gotelli y Entsminger, 2001).

La composición de la dieta y el microhábitat de las especies se compararon a través del uso de la ecuación de sobreposición del nicho propuesta por Pianka (1973):

$$O_{jk} = (\sum P_{ij} P_{ik}) / (\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2})$$

Donde:

$O_{jk}$  = Sobreposición de nicho (una de las dimensiones del nicho) entre las especies j y k

$P_{ij}$  = Valor de importancia del espectro i para la especie j

$P_{ik}$  = Valor de importancia del espectro i para la especie k

Se aleatorizaron los valores de las matrices de recursos (espacio y alimento) para generar 1000 pseudocomunidades y se calcularon nuevas sobreposiciones con el programa EcoSim 7.0 (Gotelli y Entsminger, 2001).

**2.3.3 Prueba de Mantel.** – Diferentes métodos para el análisis de datos (ej. análisis de agrupamiento o de ordenación) están basados en matrices de distancia. En algunos casos, las comparaciones de este tipo de datos para encontrar relaciones requieren de métodos que no violen el supuesto de independencia. La prueba de Mantel es una buena opción para este tipo de análisis, pues permite comparar matrices de datos (ej. categóricos, áreas de clase). Las distancias de la matriz A son independientes de las distancias de la matriz B y así se puede evaluar la hipótesis de que los procesos que han generado los datos, son los mismos en los dos conjuntos de matrices.

La prueba de Mantel (Z) de la matriz de correspondencia es dada por la formula:

$$Z = \sum \sum E_{ij} - M_{ij} / n - 1$$

Donde:

$i$  y  $j$  son los elementos de las matrices simétricas  $E_{ij}$  y  $M_{ij}$  a comparar,  
 $n$  es el número de elementos de la matriz.

La significancia estadística de la asociación es medida por la aleatorización, en la cual el orden de los elementos de una de las matrices es aleatorizado múltiples veces y el valor de  $z$  es calculado para cada permutación (Diniz-Filho, 2000).

Porque el valor de  $z$  de la prueba de Mantel es sólo la suma de productos entre los elementos de las matrices, su valor depende del número de muestras y la magnitud utilizada en las matrices (ej. metros o kilómetros). Los valores de la prueba de Mantel varían entre 1 y -1 y muestran el grado de asociación de las dos matrices a comparar.

Debido a esto se utilizó la prueba de Mantel (Hood, 2005: Poptool version 2.7.1) para evaluar matrices de similitud de dieta, uso de hábitat y semejanza morfológica de ocho especies de lagartijas que habitan en Zapotitlán de la Salinas, Puebla y se midió su significancia, para lo cual se ejecutaron 1000 aleatorizaciones a las matrices.

Se evaluaron las hipótesis para probar si las especies morfológicamente similares tienden a coexistir en el mismo hábitat o utilizan hábitats diferentes, o si las especies morfológicamente similares tienden a utilizar los mismos recursos o usan diferentes recursos alimentarios.

**2.3.4 Desplazamiento de caracteres.** – Se evaluó el supuesto “Hutchinsoniano” de que las especies coexisten cuando sus tamaños corporales o morfología están en una proporción superior a 1.3, con el programa Ecosim 7.0 (Gotelli y Entsminger, 2001). Hutchinson (1959) encontró que tres especies de corixidos (Hemiptera) coexistían cuando se encontraban en una proporción mayor a 1.3 en el tamaño corporal. Él especuló que cuando las especies se ordenaban de mayor a menor, el cociente de los caracteres a evaluar de cada especie debía ser mayor a 1.3 en el tamaño corporal (Gotelli y Entsminger, 2001).

Se determinó si el patrón de los tamaños corporales (LHC) de las lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán difiere significativamente de los hallados aleatoriamente y por tanto, si estos caracteres fueron estructurados por algún proceso (ej. competencia, limitaciones fisiológicas o eventos históricos). De esta manera se probó, si las especies dentro de las comunidades podrían ser más similares de lo que se obtendría por azar.

Se utilizaron cuadros de  $0.2 \times 0.2$  grados (ver Figura 1). Los cuadros incluyen las siguientes localidades: cuadro 1 corresponde a (San Diego); cuadro 2 (Santa Inés Ahuatepan); cuadro 3 (Tehuacán); cuadro 4 (San Lucas Teleletitlán); cuadro 5 (San Juan Raya); cuadro 6 (Zapotitlán); cuadro 7 (Zinacatepec); cuadro 8 (Santiago de Chazumba); cuadro 9 (San Luís de Atolotitlán); cuadro 10 (Teotitlán del Camino); cuadro 11 (Quiotepec); y, cuadro 12 (Cuicatlán). Se compararon los tamaños corporales de las especies encontradas en cada cuadro (Anexo 1). Se evaluaron los tamaños corporales utilizando la opción “sobreposición de tamaño”, teniendo en cuenta los siguientes vínculos: varianza del largo del segmento, datos transformados logarítmicamente y definidos “uniformemente”, pues esta última opción selecciona los límites de las aleatorizaciones con los datos introducidos. Ecosim genera 1000 pseudocomunidades aleatoriamente.

**2.3.5 Coexistencia.** – El patrón de coexistencia de las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán fue analizado utilizando cuadrantes de  $0.2 \times 0.2$  grados (Figura 1). Se construyó una matriz de presencia – ausencia para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los cuadros incluyen las siguientes localidades: cuadro 1 corresponde a (San Diego); cuadro 2 (Santa Inés Ahuatepan); cuadro 3 (Tehuacán); cuadro 4 (San Lucas Teleletitlán); cuadro 5 (San Juan Raya); cuadro 6 (Zapotitlán); cuadro 7 (Zinacatepec); cuadro 8 (Santiago de Chazumba); cuadro 9 (San Luís de Atolotitlán); cuadro 10 (Teotitlán del Camino); cuadro 11 (Quiotepec); y, cuadro 12 (Cuicatlán). Durante el desarrollo de este estudio, la escala de trabajo vario ( $0.2^\circ$ ,  $0.5^\circ$ ,  $1^\circ$  y  $2^\circ$ ) para poder determinar a cada una de las escalas de análisis, y cuáles son los factores que están determinando la riqueza de especies en Zapotitlán de las Salinas, Puebla, como lo propone Rahbek, (2005). Se determinó si el patrón de distribución del gremio fue producto del azar o si fue estructurado por algún proceso, para lo cual se construyó una matriz de presencia-ausencia para cada cuadrícula

(Anexo 2). En la matriz las filas correspondieron a las especies y las columnas a las localidades. Las presencias fueron representadas como 1 y las ausencias como 0. La matriz se analizó con el módulo “coocurrencia” de Ecosim 7.0 (Gotelli, 2000). Se utilizó el índice C-Score de Stone y Roberts (1990):

$$CU = (r_i - s) (r_j - s)$$

Donde:

**CU** corresponde a unidades de coocurrencia y mide el promedio de segregación de todos los pares de especies observadas en el ensamble de la comunidad,

**s** corresponde a los sitios que contienen ambas especies, y

**r<sub>i</sub>** y **r<sub>j</sub>** son los totales de la fila para la especie *i* y *j*.

La matriz se aleatorizó 5000 veces. Se utilizó el modelo con las filas fijas y las columnas equiprobables, debido a que el modelo asume que las especies tienen la posibilidad de ser observadas en más de un sitio independiente una de la otra. Con esta metodología se buscó evaluar si la medida de estructura de coocurrencia de especies es consistente con cualquier proceso como la competencia, factores ambientales o segregación histórica (Gotelli, 2000; Gotelli y McCabe, 2002).

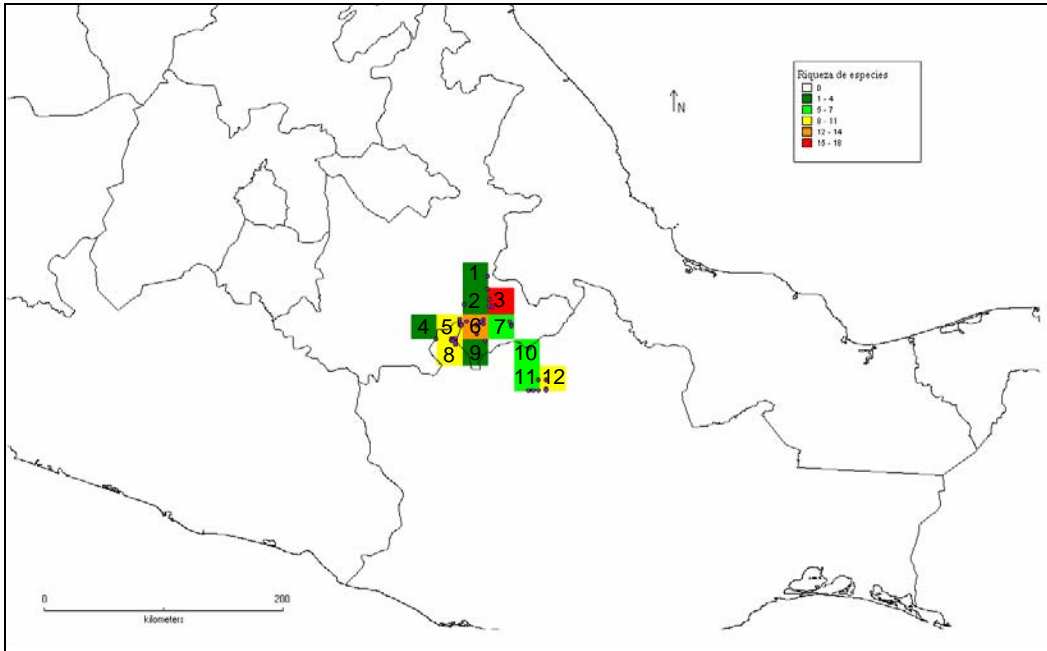


Figura 1. Cuadros de  $0.2 \times 0.2$  grados utilizados para evaluar el patrón de coocurrencia para lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

**2.3.6 Subconjuntos anidados de especies.** – Con los cuadros de  $0.2 \times 0.2$  grados utilizados anteriormente, se construyó una matriz de presencia – ausencia para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los cuadros incluyen las siguientes localidades: cuadro 1 corresponde a (San Diego); cuadro 2 (Santa Inés Ahuatepan); cuadro 3 (Tehuacán); cuadro 4 (San Lucas Teletitlán); cuadro 5 (San Juan Raya); cuadro 6 (Zapotitlán); cuadro 7 (Zinacatepec); cuadro 8 (Santiago de Chazumba); cuadro 9 (San Luís de Atolotitlán); cuadro 10 (Teotitlán del Camino); cuadro 11 (Quiotepec); y, cuadro 12 (Cuicatlán). Lo que se buscó evaluar fue si las comunidades pobres en especies están contenidas dentro de las comunidades ricas en especies. Para el análisis se utilizó el programa de computo Nestedness Temperature Calculator (Atmar y Patterson, 1993), en el cual la temperatura mide el grado de orden (anidamiento) y desorden de las localidades de estudio. Un valor de temperatura de 0 indica un anidamiento alto, mientras que valores cercanos a 100 indican un grado alto de desorden, lo que indicaría que diferentes procesos llevan a la no coexistencia de las especies. Así, se calculó el grado de anidamiento de cada localidad a través del cómputo de su temperatura (T). Un análisis de Monte Carlo fue usado para obtener la probabilidad de

que el patrón observado podría ser debido al azar (se utilizaron 5000 aleatorizaciones) (Atmar y Patterson, 1995).

## 2.4 RESULTADOS

**2.4.1 Dieta.** – *Sceloporus gadoviae* y *S. horridus* se alimentaron principalmente de hormigas de la especie *Camponotus rubrithorax*, también ingirieron en menor cantidad termitas del género *Tenuirostritermes* y coleópteros. Por otra parte, *S. jalapae* se alimentó principalmente de hormigas del género *Solenopsis*, termitas (*Tenuirostritermes* sp.) y coleópteros (Figura 2). En las especies *Aspidoscelis sacki* y *A. parvisocia* se observó que éstas se alimentaron de termitas (*Tenuirostritermes* sp.), coleópteros y larvas de lepidóptero, sólo *A. parvisocia* ingirió hormigas de la especie *C. rubrithorax*.

La especie *Urosaurus bicarinatus* se alimentó de la hormiga *C. rubrithorax* (Figura 2), y como las otras especies de lagartijas citadas anteriormente también se alimentó de termitas (*Tenuirostritermes* sp.) y coleópteros. Además se encontraron en sus estómagos hormigas del género *Crematogaster*. Cabe anotar que las hormigas ingeridas por esta especie están asociadas a árboles de mezquite.

En los estómagos de *Phrynosoma taurus* se observaron restos de hormigas de la especie *Pogonomirmex barbatus* en más del 50 % de su dieta. También se observaron restos de termitas (*Tenuirostritermes* sp.) y coleópteros. Por otro lado, en *Anolis quercorum* sólo se observaron restos de coleópteros y dípteros.



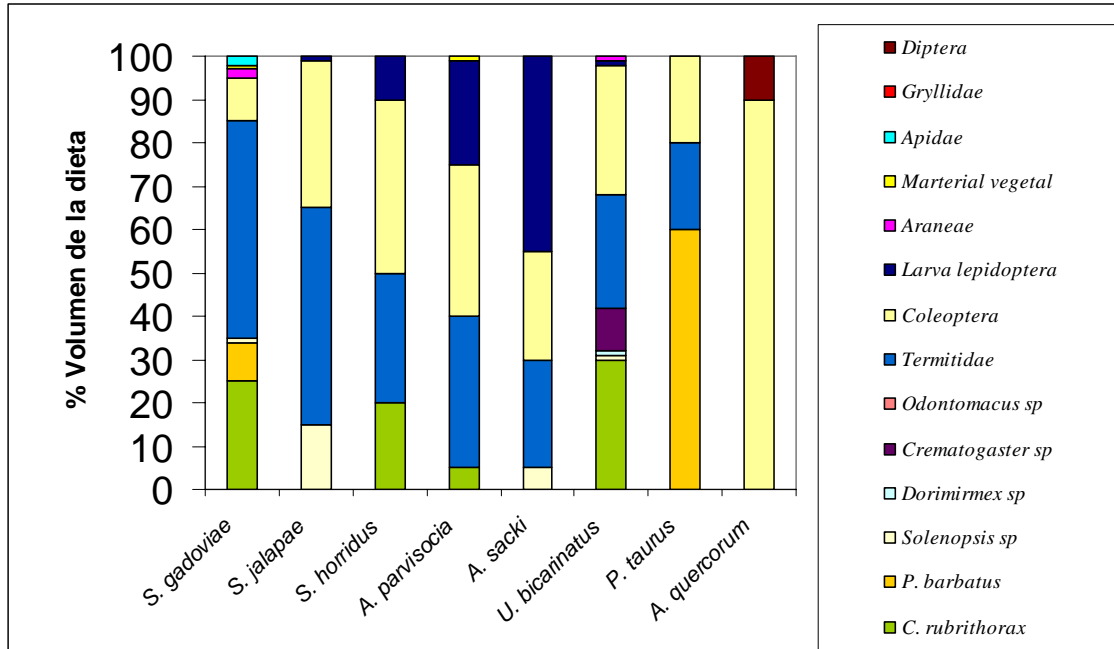


Figura 2. Dieta de las especies de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas – Puebla.

Se observaron sobreposiciones significativas en la dieta de *Sceloporus gadoviae* con *S. jalapae* y *S. horridus*. Estas tres especies tuvieron sobreposiciones altas con *A. sacki*, *A. parvisocia*, *U. bicarinatus* y *A. quercorum*. Sin embargo, con esta última especie *S. gadoviae* no presentó sobreposición (cuadro 1). Entre *A. sacki* y *A. parvisocia* se presentó una sobreposición alta, asimismo tuvieron sobreposiciones con *U. bicarinatus* y *A. quercorum*, además *A. sacki* presentó sobreposición con *P. taurus*. Entre las especies *A. quercorum*, *U. bicarinatus* y *P. taurus* se observó una sobreposición significativa (Cuadro 1).

Cuadro 1. Índice de sobreposición de la dieta entre las especies de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas – Puebla. \* muestra los valores significativos  $P < 0.05$  después de 1000 aleatorizaciones.

	<i>S. gadoviae</i>	<i>S. jalapae</i>	<i>S. horridus</i>	<i>A. parvisocia</i>	<i>A. sacki</i>	<i>U. bicarinatus</i>	<i>P. taurus</i>	<i>A. quercorum</i>
<i>S. gadoviae</i>	-							
<i>S. jalapae</i>	0.785*	-						
<i>S. horridus</i>	0.779*	0.587*	-					
<i>A. parvisocia</i>	0.761*	0.914*	0.679*	-				
<i>A. sacki</i>	0.418*	0.646*	0.509*	0.844*	-			
<i>U. bicarinatus</i>	0.507*	0.49*	0.892*	0.564*	0.493*	-		
<i>P. taurus</i>	0.176	0.222	0.21	0.234	0.385*	0.265*	-	
<i>A. quercorum</i>	0.163	0.482*	0.536*	0.538*	0.538*	0.748*	0.325*	-

**2.4.2 Hábitat.** – Los individuos de *S. gadoviae* fueron recolectados principalmente sobre rocas, en paredes de tierra y en los taludes a lo largo de río Salado y los caminos (Figura 3). Por otra parte, *S. jalapae* fue recolectada también en una alta proporción sobre rocas, pero se observaron igualmente individuos bajo la vegetación arbustiva y debajo de ramas secas. La especie *S. horridus* fue recolectada sobre troncos de mezquite (*Prosopis*), aunque algunos individuos también fueron recolectados sobre rocas.

En las especies de *Aspidoscelis* se observó que los individuos de *A. sacki* y *A. parvisocia* fueron recolectados en espacios abiertos y bajo arbustos de acacias (Figura 3). Los individuos de *U. bicarinatus* fueron recolectados sobre troncos de mezquites (*Prosopis*) y garambullos (*Myrtillocactus*). La especie *P. taurus* fue recolectada sobre rocas y bajo arbustos y *A. quercorum* se observó bajo la vegetación arbustiva y en algunos casos sobre esta vegetación.

Entre las especies *S. gadoviae*, *S. jalapae*, *S. horridus* y *P. taurus* se presentaron sobreposiciones significativas en los microhábitat utilizados; estas especies fueron principalmente saxícolas. *S. horridus* y *U. bicarinatus* presentaron hábitos arbóreos y exhibieron sobreposiciones altas (Cuadro 2). Entre las especies *A. parvisocia*, *A. sacki* y *A. quercorum* se presentó una sobreposición alta debido a que fueron observadas utilizando principalmente espacios abiertos.

Aunque la especie *S. horridus* presentó una sobreposición alta en la dieta con *A. sacki* y *A. parvisocia*, estas especies utilizaron diferentes microhábitats. En cambio entre *S. horridus* y *U. bicarinatus* se presentaron sobreposiciones altas en hábitat y dieta (Cuadro2). Esto mismo fue observado entre las especies del mismo género como *S. gadoviae* y *S. jalapae* y entre *A. sacki* y *A. parvisocia*.

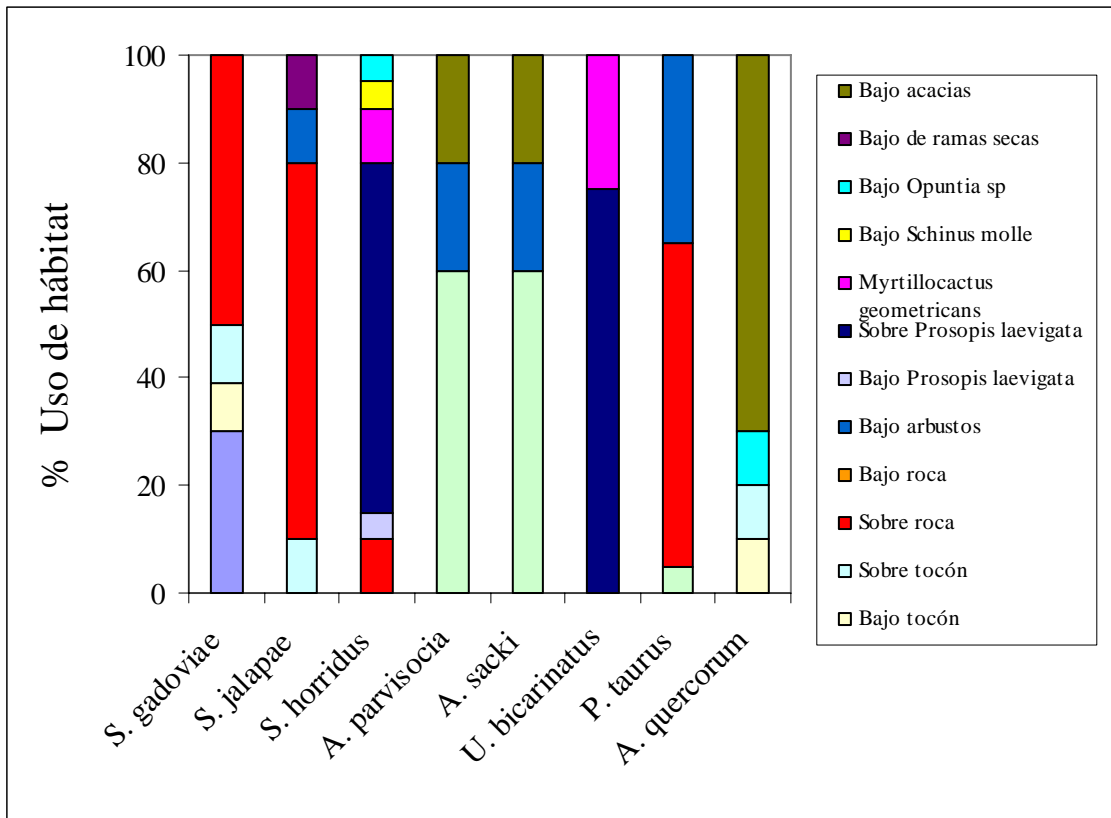


Figura 3. Hábitats empleados por las especies de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas – Puebla.

Cuadro 2. Índice de sobreposición en los usos de hábitat de las lagartijas en Zapotitlán de las Salinas, Puebla.  
\* muestra los valores significativos  $P < 0.05$  después de 1000 aleatorizaciones.

	S. <i>gadoviae</i>	S. <i>jalapae</i>	S. <i>horridus</i>	A. <i>parvisocia</i>	A. <i>sacki</i>	U. <i>bicarinatus</i>	P. <i>taurus</i>	A. <i>quercorum</i>
<i>S. gadoviae</i>	-							
<i>S. jalapae</i>	0.849*	-						
<i>S. horridus</i>	0.231*	0.243*	-					
<i>A. parvisocia</i>	0	0.07	0	-				
<i>A. sacki</i>	0	0.06	0	0.997*	-			
<i>U. bicarinatus</i>	0	0	0.916*	0	0	-		
<i>P. taurus</i>	0.806*	0.907*	0.257*	0.129	0.107	0	-	
<i>A. quercorum</i>	0	0	0	0.408*	0.407*	0	0	-

**2.4.3 Morfometría.** – El análisis de similitud mostró que *S. gadoviae*, *A. parvisocia* y *U. bicarinatus* son morfológicamente similares. Por otra parte *S. horridus*, *A. sacki* y *P. taurus* formaron otro grupo de especies morfológicamente similares (Cuadro 3 y 4).

Entre las especies sintópicas se observaron diferencias entre los tamaños corporales; por ejemplo, en las especies saxícolas (*S. gadoviae*, *S. jalapae* y *P. taurus*) sus tamaños corporales presentaron proporciones mayores a 1.3 como lo propone Hutchinson para su coexistencia. Este mismo patrón fue observado para las especies arbóreas como *S. horridus* y *U. bicarinatus* y para las especies terrestres *A. sacki* y *A. parvisocia*.

Otro aspecto interesante fue el resultado del análisis de similitud morfológica, donde se encontraron tres grupos morfológicamente similares, uno formado por las especies *S. gadoviae*, *A. parvisocia* y *U. bicarinatus*, entre estas especies se observó una especie saxícola, una terrestre y otra arbórea respectivamente; patrón que se repite para el otro grupo de especies parecidas morfológicamente *Phrynosoma taurus*, *A. sacki* y *S. horridus*, y entre *S. jalapae* y *A. quercorum*.

La prueba de Mantel utilizada para comparar los tres tipos de matrices mostró que cuando se correlaciona la dieta de las especies contra el uso del hábitat, se encuentra que no hay correlación entre este grupo de características ( $r = 0.177$   $p = 0.81$ ). De igual forma

ocurrió entre morfología y dieta ( $r = -0.068$   $p=0.35$ ) y entre morfología y uso de hábitat ( $r = 0.095$   $p =0.37$ ).

Cuadro 3. Datos morfométricos de las especies de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Los datos presentados corresponden a la media y a la desviación estándar.

	LHC	Longitud del Húmero	Longitud del Fémur	Ancho Cabeza	Alto Cabeza	Longitud de Dedos	Ancho de Boca
<i>S. gadoviae</i>	53.39±11.41	9.32±1.89	11.76±2.30	9.75±1.62	6.58±1.36	15.56±3.06	9.24±1.60
<i>S. jalapae</i>	46.53±3.8	7.38±1.07	9.91±1.37	7.98±0.62	5.41±1.50	14.05±2.72	7.63±0.63
<i>A. sacki</i>	93.87±10.10	13.73±1.88	21.8±2.51	12.86±1.42	11.67±1.65	38.67±3.09	11.92±1.27
<i>A. parvisocia</i>	60.8±6.69	8.7±1.03	14.06±1.59	8.5±1.19	6.87±0.89	24.92±2.34	8.32±1.24
<i>S. horridus</i>	89.81±13.17	16.15±2.89	21.69±3.47	17.87±2.94	13.10±2.32	27.03±2.66	16.40±2.87
<i>U. bicarinatus</i>	48.0±2.64	7.70±0.81	10.50±0.85	8.90±0.72	5.9±0.40	12.86±0.32	8.60±0.75
<i>A. quercorum</i>	33.33±0.57	4.13±0.05	8.06±0.11	5.7±0.1	3.73±0.05	9.20±0.10	5.50±0.10
<i>P. taurus</i>	72.33±8.73	16.46±2.42	18.0±1.53	19.6±2.33	12.76±1.98	17.66±1.17	18.46±2.51

Cuadro 4. Valores de similitud morfométrica de las especies de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. \* muestra los valores significativos  $P < 0.05$  después de 1000 aleatorizaciones.

	<i>S. gadoviae</i>	<i>S. jalapae</i>	<i>S. horridus</i>	<i>A. parvisocia</i>	<i>A. sacki</i>	<i>U. bicarinatus</i>	<i>P. taurus</i>	<i>A. quercorum</i>
<i>S. gadoviae</i>	-							
<i>S. jalapae</i>	0.36*	-						
<i>S. horridus</i>	0.62	0.97	-					
<i>A. parvisocia</i>	0.29*	0.26*	0.81	-				
<i>A. sacki</i>	0.61	0.94	0.24*	0.74	-			
<i>U. bicarinatus</i>	0.24*	0.22*	0.84	0.34	0.82	-		
<i>P. taurus</i>	0.46	0.8	0.33*	0.72	0.48	0.64	-	
<i>A. quercorum</i>	0.61	0.27*	1.22	0.5	1.2	0.45	1.03	-

**2.4.4 Tamaños corporales y coexistencia.** – En el Cuadro 5 se muestra que la presencia de especies de las comunidades locales es independiente del tamaño corporal y que las comunidades fueron estructuradas por procesos aleatorios independientes de los tamaños del cuerpo. Los cuadros que no presentaron resultados se debieron a que sólo presentaron entre una y dos especies y por este motivo el análisis no se realizó.

Cuadro 5. Resumen de las comparaciones de los tamaños corporales de las especies de lagartijas del valle de Tehuacán- Cuicatlán, donde se evaluó a través de modelos nulos si el tamaño corporal es una limitante para la coexistencia y formación de los ensambles.

	Media de Sobreposiciones observadas	Media de Sobreposiciones simuladas	P
<b>Cuadro 1</b>			
<b>Cuadro 2</b>			
<b>Cuadro 3</b>	0.00082	0.00159	0.7
<b>Cuadro4</b>			
<b>Cuadro 5</b>	0.00165	0.00224	0.51
<b>Cuadro 6</b>	0.00206	0.00197	0.529
<b>Cuadro 7</b>	0.011	0.009	0.26
<b>Cuadro8</b>	0.014	0.028	0.67
<b>Cuadro 9</b>			
<b>Cuadro10</b>	0.0065	0.0063	0.35
<b>Cuadro11</b>	0.015	0.008	0.13
<b>Cuadro12</b>	0.002	0.004	0.53

El C-score observado fue de 1.41, y el C-score simulado de 2.99, la varianza simulada de 0.021 y la probabilidad = 1, lo cual indica que no hay segregaciones entre pares de especies. De esta manera los patrones de coexistencia de las lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán son debidos a procesos aleatorios y por lo tanto la presencia de las especies es independiente de la coexistencia entre pares de especies.

**2.4.5 Subconjuntos anidados de especies.** – El Nestedness Temperature Calculator calculó una temperatura de 7.44° para la comunidad analizada y la temperatura estimada generada para una comunidad aleatoria fue de 45.18° y una desviación estándar de 6.35° (Figura 4), por lo tanto, la probabilidad de obtener una matriz con una temperatura más baja que la observada fue de  $1.52 \times 10^{-9}$ ; lo cual indica que la comunidad de lagartijas estuvo significativamente anidada al ser comparada a través de los modelos nulos. Las comunidades idiosincrásicas o con especies únicas en el análisis fueron las que corresponden a los cuadros 3 (Tehuacán), 6 (Zapotitlán), 7 (Zinacatepec) , 10 (Teotitlán del Camino) y el cuadro 12 (Cuicatlán). Las especies idiosincrásicas o únicas fueron *P. braconnieri*, *Scincela silvicola*, *Hemidactylus frenatus*, *Basiliscus vittatus*, *Iguana iguana*,

*Abronia graminea* y *Plestiodon brevirostris*. De estas especies, *P. braconnieri* y *S. silvicola* fueron especies raras en las comunidades de estudio, mientras las otras especies fueron abundantes y tienen áreas de distribución amplias. En el caso de *A. graminea* el hecho de no ser encontrada, posiblemente se deba a que su distribución altitudinal es superior a 1800 m.s.n.m. y el presente estudio se limitó a zonas con altitudes iguales o menores a los 1800 m, adicionalmente ésta es una especie que difícilmente se puede observar por su hábitos, coloración, espacios ocupados, etc. Alrededor de un cuarto de las especies fueron idiosincrásicas, es decir, de 28 que formaron el pool de especies 7 fueron idiosincrásicas; lo cual indicaría que estas especies se mantienen en la comunidad por procesos de dispersión, que incluirían procesos de fuente-sumidero.

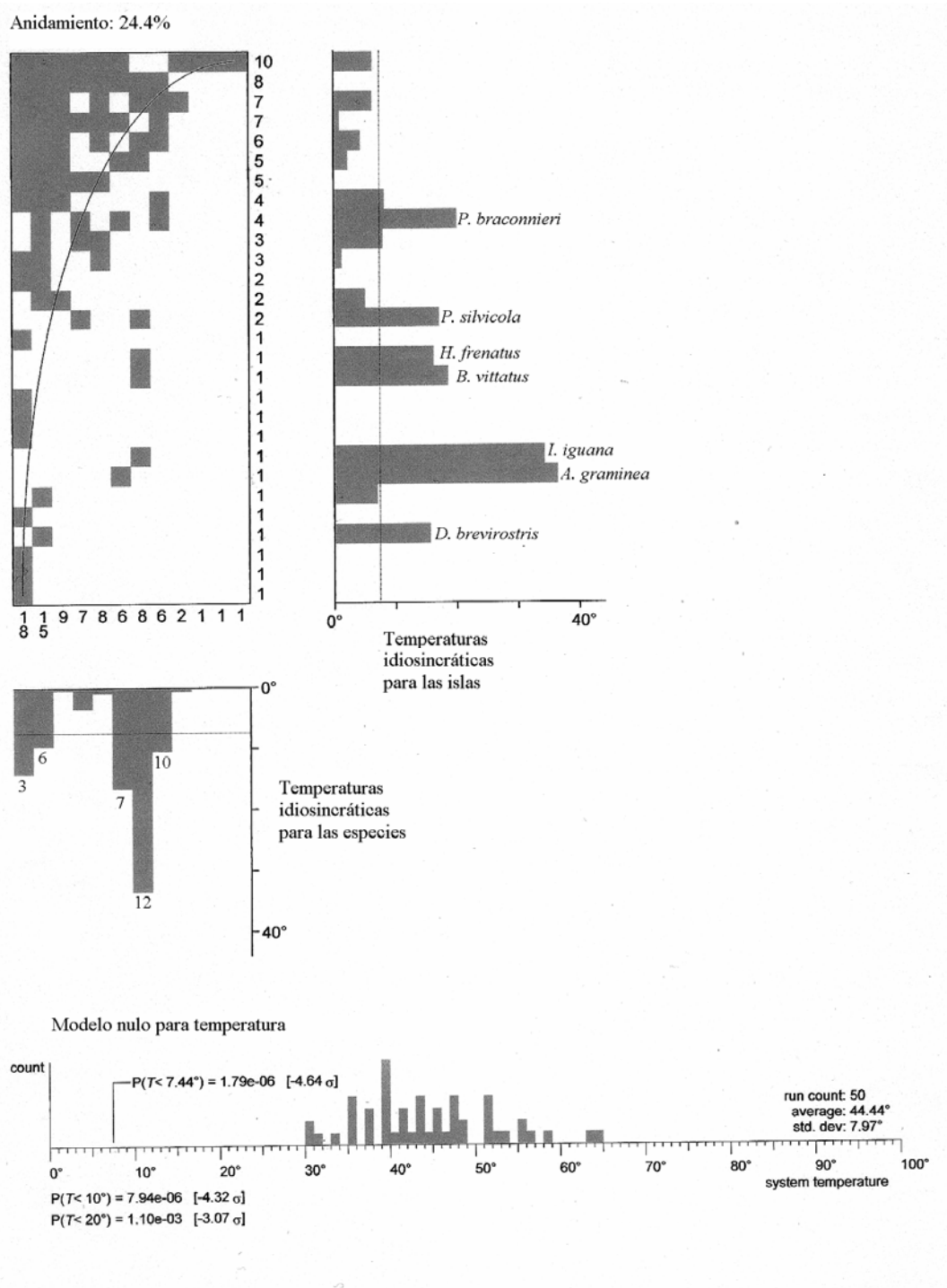


Figura 4. Análisis de los patrones anidados de las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Las barras muestran las especies idiosincráticas y los cuadros idiosincráticos. En la parte inferior de la figura aparece el modelo nulo generado para comparar la temperatura observada y la generada por azar, en la cual se puede ver que la generada por azar es mayor que la calculada en el sistema.



## 2.5 DISCUSIÓN

Los resultados de coexistencia de especies muestran que diferentes procesos están estructurando la comunidad de lagartijas en Zapotitlán y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Por lo tanto, estos resultados excluyen a la competencia como factor estructurador de la comunidad en estudio. Esto es observado al evaluar los tamaños corporales y patrones de coexistencia donde el tamaño corporal no es una limitante para la coexistencia de las especies. Posiblemente la dispersión o limitaciones a la dispersión (ej. barreras geográficas o factores físicos debidos a alteraciones antrópicas) estén jugando un papel muy importante en la estructuración de la comunidad de lagartijas en estas zonas. Ya que especies similares podrían coexistir con mayor frecuencia de lo que se podría esperar por azar. Por este motivo las teorías basadas en reglas de ensamblaje y en competencia no tienen cabida como factores estructuradores en la comunidad estudiada.

Los patrones en las distribuciones en los tamaños corporales en diferentes grupos han sido explicados por gran cantidad de hipótesis entre las que encontramos: la hipótesis de adquisición de energía, discontinuidad ambiental, filogenia, biogeografía y por hipótesis de interacciones. Las dos primeras apuntan a alometría en el uso de recursos, mientras la biogeográfica y filogenética a limitaciones en la organización de comunidades por procesos de dispersión y la última hipótesis da importancia a las interacciones bióticas como factores estructuradores de los tamaños corporales. Cada hipótesis explica de manera parcial los patrones de distribución de los tamaños corporales. La escala tiene un papel importante en esta explicación (Allen *et al.*, 2006), a una escala pequeña las interacciones tienen un papel muy importante y a una escala grande las otras hipótesis tienen un papel relevante. Se observó que a nivel local los tamaños corporales no desempeñan un papel importante en la estructuración de la comunidad y posiblemente los otros factores estén determinando las variaciones en los tamaños corporales de la comunidad de lagartijas analizada.

La presencia de especies idiosincrásicas puede ser debida a factores biogeográficos, limitaciones a la dispersión o restricción ambiental que posiblemente restringen la distribución de las especies. Además, diferentes grupos pueden variar en su sensibilidad a

las perturbaciones (Fleishman y MacNally, 2002). Se ha observado que el área, la heterogeneidad ambiental y topografía tienen un papel muy importante en el anidamiento de especies (Ricklefs y Lovette, 1999). En el análisis se controló el efecto del área, al mantener constante el tamaño de la cuadrícula y no se encontró asociación entre el área y la riqueza de especies. Este patrón también fue encontrado por Fleishman y MacNally (2002), al evaluar comunidades de mariposas. Ellos encontraron que la heterogeneidad topográfica influye sobre la estructura de la vegetación y ésta es muy importante en los ensamblajes de mariposas, además el anidamiento puede ser debido a problemas de muestreo en las comunidades debido a que las especies raras son difíciles de detectar.

Por otro lado, McAbendroth *et al.* (2005) plantean que especies idiosincrásicas y anidadas tienden a diferir en sus características ecológicas, porque generalmente las especies idiosincrásicas poseen tolerancia ambiental amplia y alta capacidad de dispersión. Mientras las anidadas son todo lo contrario; malas dispersoras y su tolerancia ambiental es baja. Sin embargo, se necesitan análisis más detallados para determinar si el patrón anidado se debe a factores ambientales. Al parecer, las especies idiosincrásicas se distribuyen más aleatoriamente a través del paisaje y probablemente puedan colonizar otros ambientes oportunísticamente. Además posiblemente estas especies ocupan sitios pobres en especies y su presencia también podría estar sujeta a su historias de vida como lo proponen McAbendroth *et al.* (2005).

Dentro de las causas de los patrones anidados podemos tener desde el deterioro ambiental en diferentes regiones, habilidades diferentes para dispersarse y la abundancia de las especies que hay en el pool regional (Cook y Quinn, 1998). Por ejemplo *Iguana iguana* y *Basiliscus vittatus* dependen de ríos o corrientes de agua como microhábitat para vivir. A pesar de que en Zapotitlán está el río Salado, éstas especies no fueron vistas en dicha localidad. Se encontró que el Cuadro 6 (Zapotitlán) y el cuadro 3 (Tehuacán) son los sitios que poseen más especies, con 15 y 18 especies respectivamente, y se encuentran distantes de Cuicatlán, el cual tiene diferente composición de especies a las observadas en las localidades que poseen mayor número de especies. Posiblemente la habilidad de dispersión de algunas especies impide que las especies que están en Zapotitlán y Tehuacán ocupen

áreas en Cuicatlán. Cabe anotar que para Zapotitlán de la Salinas hay registradas 13 especies (Woolrich-Piña *et al.*, 2005), pero dentro del cuadro 6 que corresponde a Zapotitlán se incluyen las especies *Plestiodon brevirostris* y *S. grammicus*, cuya distribución coincide con este cuadro.

## 2.6 CONCLUSIONES

Se encontró que la coexistencia de especies de Zapotitlán y del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se debe a procesos aleatorios y que no existe una limitante para que especies morfológicamente similares coexistan.

Al evaluar los patrones anidados de especies para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encontró que las comunidades pobres en especies están contenidas en las comunidades ricas en especies. Estos patrones podría deberse a múltiples causas como deterioro ambiental o alta capacidad de dispersión para muchas especies que hacen que algunas comunidades tengan determinadas composiciones de especies.

## 2.7 LITERATURA CITADA

- ALLEN, C. R., A. S. GARMESTANI, T. D. HAVLICEK, P. A. MARQUET, G. D. PETERSON, C. RESTREPO, C. A. STOW Y B. A. WEEKS. 2006. Patterns in body mass distributions: Sifting among alternative competing hypotheses. *Ecology Letters* 9:630-643.
- ATMAR, W. Y B. D. PATTERSON. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program. AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago, IL.
- BOECKLEN, W. J. 1997. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia* 112:123-142.
- CALEY, M. J. Y D. SCHLUTER. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78:70-80.
- CONNOR, E. F. Y D. SIMBERLOFF. 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60:1132-1140.

- CONNOR, E. F. Y E. D. MCCOY. 1979. The statistics and biology of the species-area relationships. *American Naturalist* 113:791-833.
- COOK, R. R. 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision, and species diversity. *Oecologia* 101:204-210.
- COOK, R. R. Y J. F. QUINN. 1998. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecologia* 113:584-592
- CRAWLEY, M. J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 314:711-731.
- CUTLER, A. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28:73-82.
- DAVILA, P. A., J. L. VILLASEÑOR, R. MEDINA, A. RAMÍREZ, T. J. SALINAS, J. SÁNCHEZ-KEN Y P. L. TENORIO. 1993. Listado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. UNAM. Instituto de Biología.
- DIAMOND, J. M. 1975. Assembly of Species Communities. . Pp. 342-444. En: M. L. Cody y J.M. Diamond, (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press of Harvard University.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. 2000. Métodos filogenéticos Comparativos. Holos Editora Ribeirao Preto.
- ELTON, C. S. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- FLEISHMAN, E. Y R. MAC NALLY. 2002. Topographic determinants of faunal nestedness in Great Basin butterfly assemblages. *Conservation Biology* 16:422-429.
- FOX, B. J. 1987. Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology* 1:201-213.
- GARCIA, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía UNAM, México.
- GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. 163 pp.
- GOTELLI, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621.
- GOTELLI, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10:337-343.

- GOTELLI, N. J. Y D. J. MCCABE. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091-2096.
- GOTELLI, N. J. Y G. L. ENTSMINGER. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 6.0 Acquired Intelligence Inc. y Kesey-Bear. <http://homepage.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- GOTELLI, N. J. Y G. R. GRAVES. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institutions Press.
- HILLEBRAND, H. Y D. T. BLECKNER. 2002. Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia* 132:479-491.
- HOOD, G. M. 2005. Poptools version 2.7.1. Available on the internet. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>.
- HUBBELL, S. P. 2001. *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- HUGUENY, B. Y H. V. CORNELL. 2000. Predicting the relationship between local and regional species richness from a patch occupancy dynamics model. *Journal of Animal Ecology* 69:194-200.
- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- JOERN, A. Y L. R. LAWLOR. 1980. Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparison with neutral models. *Ecology* 6:591-599.
- KIFLAWI, M., A. EITAM, Y L. BLAUSTEIN. 2003. The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. *Journal of Animal Ecology* 72:447-452.
- LAWLOR L. R. 1980. Structure and stability in natural and randomly-constructed competitive communities. *American Naturalist* 116:394-408.
- LOMOLINO, M. V., J. H. BROWN, H. JAMES Y D. RUSSELL. 1989. Island biogeography of montane forest mammals in the American Southwest. *Ecology* 70:180-194.
- MACARTHUR, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 40:510-533.
- MACARTHUR, R. H. Y E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. 203 pp.

- MACARTHUR, R. H. Y R. LEVINS. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- MCABENDROTH, L., A. FOGGO, S. D. RUNDLE Y D. T. BILTON. 2005. Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology* 74:41-49.
- PÄRTEL, M. Y M. ZOBEL. 1999. Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography* 22:153-159.
- PATTERSON, B. D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* 1:323-334.
- PATTERSON, B. D. Y W. ATMAR. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnaean Society* 28:65-82.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- RAHBEK, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- RESENDIZ-MELGAR, C. 2002. Procesos locales y regionales en la diversidad de roedores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de grado de maestría. FES-IZTACALA Universidad Nacional Autónoma de México.
- RICKLEFS, R. E. Y D. SCHLUTER. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives.* The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- RICKLEFS, R. E. Y I. J. LOVETTE. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68:1142-1160.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México.* Limusa. México.
- SIMBERLOFF, D. Y B. LEVIN. 1985. Predictable sequences of species loss with decreasing island area - landbirds in two archipelagos. *New Zealand Journal of Ecology* 8:11-20.
- STONE, L. Y A. ROBERTS. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79.

- VALIENTE-BANUET, A., A. CASAS, A. ALCANTARA, P. DAVILA, N. FLORES-HERNADEZ, M. C. ARIZMENDI, J. L. VILLASEÑOR Y R. J. ORTEGA. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán- Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- VALIENTE-BANUET, A., N. FLORES-HERNANDEZ, M. VERDÚ Y P. DAVILA. 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, L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- VILLASEÑOR, J. L., P. DAVILA Y F. CHIANG. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50:135-149.
- VITT, L. J. 1995. The ecology of the tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 1:1-29.
- VITT, L. J. Y P. A. ZANI. 1996a. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74:1313-1335.
- VITT, L. J. Y P. A. ZANI. 1996b. Ecology of the South American Lizards *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia* 1996:56-68.
- WILSON, J. B. 1989. A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rainforest. *Oecologia* 80:263-267.
- WINEMILLER, K. O. Y E. R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60:27-55.
- WOOLRICH-PIÑA G. A., L. O. LÓPEZ Y J. A. LEMOS-ESPINAL 2005. Anfibios y Reptiles del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad.
- WORTHEN, W. B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76:417-426.
- WRIGHT, D. H., B. D. PATTERSON, G. M. MIKKELSON, A. CUTLER Y W. ATMAR. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20.

**CAPÍTULO III**  
**ESTRUCTURACIÓN DE LA COMUNIDAD DE LAGARTIJAS A NIVEL**  
**REGIONAL**

La mayoría de las ideas fundamentales de la ciencia son esencialmente sencillas y, por regla general pueden ser expresadas en un lenguaje comprensible para todos.

Albert Einstein (1879-1955)



### 3.1 INTRODUCCIÓN

La ecología ha sido definida como el estudio de las interacciones que determinan la distribución y la abundancia de los organismos (Krebs, 1972; Andrewartha, 1961). Un número considerable de literatura biológica ha documentado los patrones de distribución y abundancia; además de identificar los mecanismos que generan estos patrones (Brown, 1995), esta literatura apunta a la identificación de características de los organismos que son asociadas a la abundancia y distribución.

En cuanto a la macroecología, ésta se define como el estudio de los patrones emergentes de los ensamblajes de especies distribuidas sobre una escala geográfica y en tiempo evolutivo (Brown, 1995). La relación entre abundancia, el tamaño del área de distribución y el tamaño corporal, ha sido investigada ampliamente en varios taxa en el contexto macroecológico (Brown, 1984; Blackburn y Gaston, 1996), la variación en la diversidad entre varios sitios, y el incremento de la diversidad con el área (Brown, 1995). Recientemente mecanismos potenciales para explicar cómo se relaciona la distribución con el tamaño corporal, y cómo la abundancia se relaciona con el tamaño del área de distribución fueron revisados por Blackburn y Gaston (2000). Infortunadamente no hay un consenso sobre la naturaleza de estos patrones y sobre los mecanismos que generan estos patrones.

Brown (1999) señala que el principal énfasis de la macroecología es el establecimiento de patrones y no el descubrimiento de procesos evolutivos y ecológicos subyacentes. Sin embargo, Gaston y Blackburn (1999) plantearon muchas críticas al programa macroecológico, pues éste no incluye modelos matemáticos robustos, ni una teoría de trabajo unificada. En años recientes ha habido un incremento en la búsqueda de las variables ecológicas (ej. tamaño corporal, tamaño del área de distribución etc.), la cual incluye patrones y procesos relacionados con las filogenias (Gaston y Blackburn, 2000; Cardillo, 2002).

Además, otras críticas están unidas al problema común de inferir procesos ecológicos de patrones a gran escala (Ricklefs y Schluter, 1993). Para esto es necesario

disminuir la escala hasta un tamaño local, el cual es relevante para ensamblajes, subsecuentemente, procesos específicos que actúan a escala local pueden explicar lo que está ocurriendo a nivel regional (Cyr *et al.*, 1997).

Identificar la contribución que tienen los procesos locales y regionales en moldear las comunidades es clave para entender los procesos globales de riqueza de especies (Cornell, 1999). Los ecólogos generalmente emplean dos métodos tradicionales para explicar la variación en la diversidad de especies, uno enfatiza los procesos locales como competencia, depredación, mutualismo y las interacciones entre organismos y sus ambientes, la otra visión apunta a la especiación, extinción y dispersión sobre una escala regional amplia (Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs, 2004).

Otra perspectiva importante referente a la riqueza de especies es la relación que existe entre riqueza de especies y variables ambientales y geográficas. Una característica universal de los sistemas naturales es la variabilidad de la riqueza a través de las regiones (Gaston, 2000); y respecto a ello hay tres hipótesis muy discutidas como determinantes de la variabilidad regional en la riqueza de especies: energía, heterogeneidad de hábitat y condiciones contemporáneas de las condiciones climáticas (Currie, 1991; Tognelli y Kelt, 2004).

La hipótesis de energía tiene dos visiones (Hawking *et al.*, 2003), una basada en productividad o alimento disponible para las especies (Wright, 1983) y la otra basada en los requerimientos de las especies para termorregular (Hawking *et al.*, 2003). La hipótesis de heterogeneidad está establecida en la variación física o topográfica de las condiciones ambientales, lo que permite una diferenciación grande de los nichos y posibilita la coexistencia de más especies (Currie, 1991). Finalmente los patrones de diversidad correlacionados con clima, que incluyen estabilidad climática, variabilidad y condiciones ambientales drásticas (Currie, 1991).

Los objetivos principales de este capítulo son conocer cómo se estructura el gremio de lagartijas de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, identificando la contribución relativa de

los procesos locales y procesos regionales en la estructuración. Además evaluar la contribución relativa de los procesos locales y regionales en la estructuración del gremio de lagartijas en el valle de Zapotitlán de las Salinas. Se examinó la relación entre la riqueza local y regional para las zonas áridas y semiáridas analizadas. También se evaluó si los factores climáticos y geográficos determinan la riqueza y el recambio de especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas.

### **3.2 ÁREA DE ESTUDIO**

**3.2.1 Territorio.** – El territorio mexicano abarca una extensión territorial de 1,964,375 km<sup>2</sup>, de los cuales 1,959,248 km<sup>2</sup> son superficie continental y 5,127 km<sup>2</sup> son superficie insular. A este territorio debe añadirse la Zona Económica Exclusiva de mar territorial, que abarca 3,149,920 km<sup>2</sup>, por lo que la superficie total del país es de 5,114,295 km<sup>2</sup>.

Las coordenadas extremas que enmarcan el territorio mexicano son:

\* Norte: 32° 43' 06'' latitud norte, en el Monumento 206, en la frontera con los Estados Unidos de América (3,152.90 kilómetros).

\* Sur: 14° 32' 27'' latitud norte, en la desembocadura del río Suchiate, frontera con Guatemala (1,149.8 kilómetros).

\* Este: 86° 42' 36'' longitud oeste, en el extremo suroeste de la Isla Mujeres.

\* Oeste: 118° 27' 24'' longitud oeste, en la Punta Roca Elefante de la Isla de Guadalupe, en el Océano Pacífico.

La división política de México se compone de 32 entidades federativas, siendo la capital del país el Distrito Federal, sede de los Poderes de la Unión.

**3.2.2 Climas.** – La variación del clima en el territorio mexicano es tan grande, que contiene prácticamente todos los grupos y subgrupos climáticos posibles, existiendo variaciones de climas secos a húmedos en una distancia de pocos kilómetros. Esta variabilidad climática se debe a varios factores: (1) la situación latitudinal del país con

relación a los grandes cinturones de vientos; (2) su gran complejidad topográfica; (3) la anchura variable del continente a lo largo del territorio; (4) la temperatura de las corrientes marinas que bañan las costas mexicanas y (5) la trayectoria de las tormentas de verano y de las masas polares que invaden el país en invierno (De Alba y Reyes, 1998)

El Trópico de Cáncer marca en forma aproximada la franja de transición entre el clima árido y el semiárido que se presenta hacia el norte, y el clima húmedo y semihúmedo influido por los vientos alisios y por los ciclones que existen hacia el sur. Es muy probable que, de no contar con un litoral tan extenso y de no reducirse tanto la anchura del continente en las latitudes de México, la extensión de sus zonas áridas y el grado de aridez serían mayores. Por su humedad, 56% del territorio corresponde a zonas muy áridas, áridas y semiáridas que dominan el norte y las áreas del centro del país. 37% es subhúmedo y se presenta en las sierras y en las planicies costeras del Pacífico, Golfo de México y noreste de la Península de Yucatán. Las zonas húmedas, 7% del territorio, se encuentran en donde se inicia el ascenso a las sierras y se deposita la humedad del Golfo de México, y en una pequeña porción en la vertiente Pacífico al extremo sur del país (De Alba y Reyes, 1998)

### 3.3 MÉTODOS

Se tuvo en cuenta para los análisis de la estructuración del ensamble a nivel regional evaluar patrones macroecológicos como la relación entre la abundancia, la distribución y el tamaño corporal en lagartijas de zonas áridas y semiáridas en México. El objetivo fue determinar si patrones observados como abundancia, área de distribución y tamaño corporal son consistentes con otros estudios macroecológicos. Además se evaluó la contribución de los procesos locales y regionales, en moldear las comunidades para entender los procesos globales de riqueza de especies. Otro aspecto importante que se estimó fue la relación que existe entre riqueza y recambio de especies y variables ambientales y geográficas con DIVA-GIS 5.0 (Hijmans *et al.*, 2004).

**3.3.1 Análisis de la riqueza local.** – Se obtuvo información sobre el tamaño del área de distribución geográfica de 76 especies de lagartijas pertenecientes a zonas áridas y

semiáridas de México con base en una revisión de literatura. Para cada especie el área de distribución se calculó contando el número de cuadros de  $0.5 \times 0.5$  grados donde la especie había sido registrada. Se estimó la distancia geográfica mínima, la cual fue definida como la distancia que existe entre la localidad más cercana fuera de Zapotitlán de las Salinas en donde se presenta la especie y Zapotitlán de las Salinas, esta medida permitiría estimar la posibilidad de que esta especie formara parte de la comunidad en estudio. La abundancia fue tomada de la literatura y se estableció una escala que fue desde uno para las especies raras y de tres para las especies abundantes. El tamaño corporal (LHC) fue considerada como el promedio entre machos y hembras de esta medida. Los datos fueron obtenidos de la literatura y se expresaron en milímetros (mm).

**3.3.2 Análisis de riqueza regional.** – Los registros de lagartijas de zonas áridas y semiáridas del territorio Mexicano fueron solicitados a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Se obtuvieron aproximadamente 7000 registros de 13 proyectos (Anexo 3). Posteriormente las bases se ordenaron actualizando los nombres científicos y sinonimias. La base de datos constó de datos de colecta de lagartijas y sus coordenadas geográficas, las cuales fueron transformadas a coordenadas decimales. Los análisis se limitaron a la parte continental del país, por lo que las especies insulares no se consideraron. Con los registros puntuales se hicieron los análisis de riqueza por áreas utilizando cuadros de 0.5, 1 y 2 grados. Los análisis se hicieron con Arc View ® versión 3.2 (ESRI, 1999) y DIVA-GIS 5.0 (Hijmans *et al.*, 2004). Aunque los cuadros no tienen exactamente la misma área, la diferencia máxima entre ellos es menor al 7 %, la cual no es significativa a la escala de trabajo (Arita *et al.*, 1997).

Se comparó el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con otras zonas áridas y semiáridas de México. La diversidad alfa se midió a la escala de los cuadros de  $0.5 \times 0.5$  grados, como el número de especies cuya área de distribución coincidía en cada uno de estos cuadros. La diversidad gama se calculó como el número de especies encontradas en cuadros de  $2 \times 2$  grados en las 13 unidades de estudio seleccionadas (Figura 1). La diversidad alfa promedio se obtuvo de la media de la diversidad alfa en cuadros de  $0.5 \times 0.5$  grados dentro de las unidades de dos grados. La diversidad beta se definió como  $\beta = S\gamma / S\alpha$ . Donde  $S\gamma$  es el

número de especies en la unidad de estudio y  $S\alpha$  es la diversidad promedio en las localidades que forman la unidad de estudio (Whittaker, 1960). Medida así, la diversidad  $\beta$  puede tomar valores desde 1 (sin recambio de especies) hasta valores cercanos a  $S\gamma$ . Estos análisis se realizaron con el programa de cómputo DIVA-GIS 5.0 (Hijmans *et al.*, 2004).

**3.3.3 Procesos locales vs. Procesos regionales.** – Se comparó el Valle de Zapotitlán de las Salinas con otras zonas áridas y semiáridas con el fin de observar si la riqueza regional, la diversidad alfa y beta difieren entre las zonas, lo que indicaría diferencias en la formación de las comunidades de dichas áreas.

Para determinar si las comunidades de lagartijas del Valle de Zapotitlán de las Salinas se consideran saturadas o no, se evaluó si la relación entre la riqueza regional y la riqueza local era lineal (lo cual implicaría muestreo proporcional del pool regional) o una relación curvilínea (lo que implicaría saturación local). Para esto se utilizó inicialmente una regresión polinómica de segundo orden a los datos y si esta regresión no era significativa se procedía a evaluar a través de una regresión lineal. Se buscó calcular la posible relación entre la diversidad local y la riqueza regional de las zonas áridas y semiáridas de México, donde se incluye el Valle de Zapotitlán de las Salinas.

Se evaluó la desviación del intercepto del origen y si el valor de la pendiente difería de cero; esto con el fin de valorar la premisa de que cuando la diversidad regional vale cero la local tendría el mismo valor (Caley y Schluter, 1997).

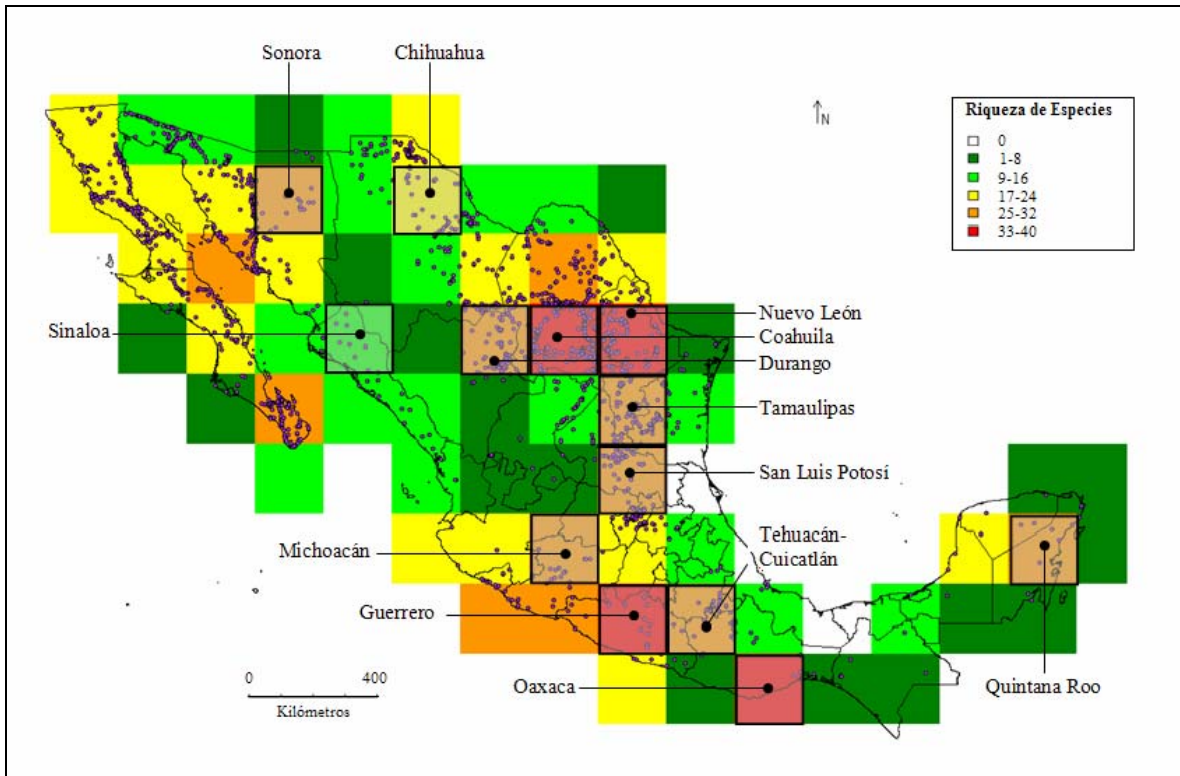


Figura 1. Cuadros utilizados para relacionar la diversidad local y regional y para comparar la diversidad del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con otras zonas áridas y semiáridas.

**3.3.4 Análisis de diversidad de los factores abióticos.** – Las coberturas topográficas: altitud, latitud y longitud se analizaron relacionándolas con tres tipos de modelos OLS (regresión de mínimos cuadrados), dos modelos espaciales autorregresivos CAR (Autoregresivo condicional) y SAR (autoregresivo simultaneo) estos dos últimos modelos tienen la ventaja de que sus algoritmos reducen el sesgo de la autocorrelación espacial. Para este análisis se utilizó el software SAM ver. 1.0 (Rangel *et al.*, 2006).

Se analizaron las relaciones existentes entre los componentes de diversidad de las especies (alfa y recambio de especies y variables climáticas y geográficas). Las coberturas climáticas digitales utilizadas fueron: 1. Temperatura promedio anual (°C); 2. Oscilación diurna de la temperatura (°C); 3. Isotermalidad (°C); 4. Estacionalidad de la temperatura; 5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C); 6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C); 7. Oscilación anual de la temperatura (°C); 8. Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C); 9. Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C); 10. Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C);

11. Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C); 12. Precipitación anual (mm); 13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm); 14. Precipitación del periodo más seco (mm); 15. Estacionalidad de la precipitación; 16. Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm); 17. Precipitación del cuatrimestre más seco (mm); 18. Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm); 19. Precipitación del cuatrimestre más frío (mm); 20. AET (Promedio Anual actual de evapotranspiración (Modelo de Turc) mm/año<sup>-1</sup>). Además se evaluaron los patrones de autocorrelación espacial utilizando el índice de Moran. Todos estos análisis fueron realizados con el programa de computadora SAM ver. 1.0 (Rangel *et al.*, 2006). Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para eliminar variables redundantes o altamente correlacionadas.

### 3.4 RESULTADOS

**3.4.1 Diversidad local.** – Cuando se evaluó la abundancia relativa contra el área de distribución este análisis fue significativo y positivo, pero no significativo con la distancia a Zapotitlán. La relación entre el logaritmo del área de distribución y el logaritmo de la distancia a Zapotitlán no fue significativa. No se encontró relación entre el logaritmo del tamaño corporal de las lagartijas de zonas áridas y semiáridas y el logaritmo de la distancia a Zapotitlán. Estos mismos resultados fueron encontrados cuando se analizó el logaritmo de tamaño corporal contra el logaritmo de la abundancia relativa y el logaritmo del área de distribución (Cuadro 1).

Cuadro 1. Análisis de regresión entre las variables ecológicas de algunas de las especies de zonas áridas y semiáridas de México.

<b>Variables analizadas</b>	$r^2$	$F$	Probabilidad	g.l.
Tamaño corporal (LHC)-Distancia a Zapotitlán	0.022	1.29	0.25	1,56
Tamaño corporal (LHC)-Abundancia relativa	0.004	0.25	0.61	1,56
Tamaño corporal (LHC)-Área de distribución	0.00008	0.004	0.94	1,56
Abundancia relativa- Distancia a Zapotitlán	0.016	0.93	0.33	1,56
Abundancia relativa-Área de Distribución	0.087	5.37	0.024*	1,56
Área de distribución-Distancia a Zapotitlán	0.01	0.59	0.44	1,56



**3.4.2 Diversidad regional.** – Más del 65 % de las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas presentaron tamaños corporales menores a 100 mm de longitud hocico cloaca (Figura 2). Además, más del 70 % de estas lagartijas presentaron tamaños de área de distribución restringidos, menores a 40000 km<sup>2</sup> (Figura 3).

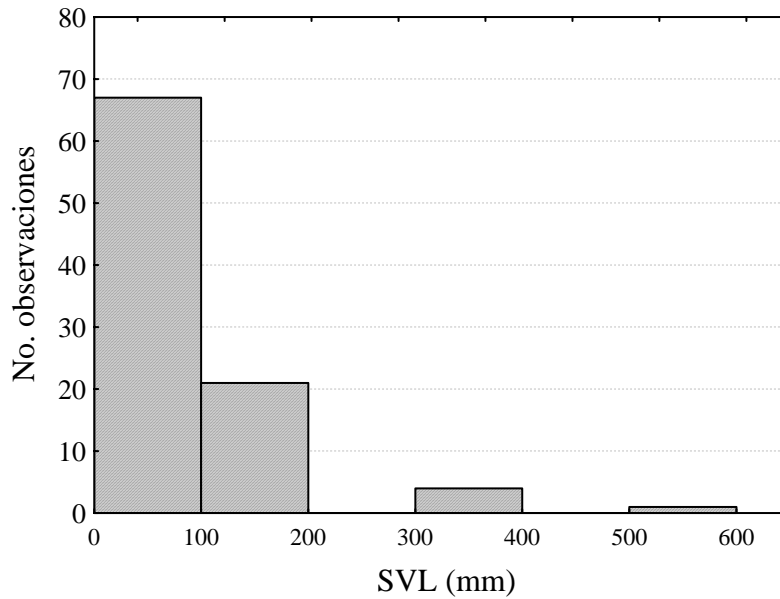


Figura 2. Tamaño corporal para algunas de las especies de lagartijas encontradas en zonas áridas y semiáridas de México.

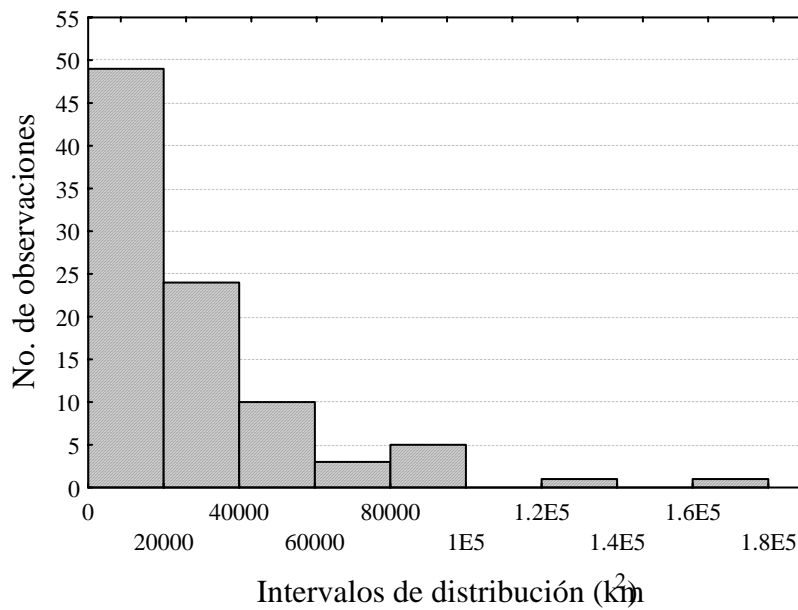


Figura 3. Áreas de distribución de algunas de las especies de lagartijas encontradas en zonas áridas y semiáridas.

Se observó una alta riqueza de especies en cuadrados de 0.5 x 0.5 grados en el golfo de Tehuantepec (Oaxaca) con un total de 40 especies de lagartijas. También se observó una alta riqueza de especies en Guerrero, Michoacán y Puebla (Figura 4), al igual que en Coahuila, Nuevo León, Chihuahua y Baja California. Para cuadrados de 1 x 1 grados y en cuadrados de 2 x 2 grados se presento el mismo patrón de alta riqueza de especies en el Golfo de Tehuantepec, Guerrero y Michoacán, Coahuila y Nuevo León (Figuras 5 y 6).

El recambio de especies calculada para cuadrados de  $0.5 \times 0.5$  grados con el índice de Whittaker fue alto en el Golfo de Tehuantepec; también un alto recambio se observó en Guerrero, Michoacán, Nuevo León, Coahuila y Chihuahua (Figura 7). Para cuadrados de  $1 \times 1$  grados el recambio de especies fue alto en Golfo de Tehuantepec, Guerrero y Michoacán (Figura 8).

La diversidad regional y local presentaron una relación lineal positiva y significativa en cuadros de  $0.5^\circ$  y en cuadros  $1^\circ$  respectivamente ( $r^2 = 0.91$ ,  $F_{1,12} = 128.87$ ,  $P < 0.0001$ ;  $r^2 = 0.93$ ,  $F_{1,12} = 162.57$ ,  $P < 0.0001$ ) (Figuras 9 y 10). La regresión cuadrática entre la diversidad regional y local no fue significativa en los dos tamaños de cuadros ( $r^2 = 0.256$ ,  $F_{1,11} = 3.8$ ,  $P = 0.07$ ;  $r^2 = 0.284$ ,  $F_{1,11} = 4.34$ ,  $P = 0.06$ ). El intercepto de la regresión lineal no difirió significativamente de 0 y el coeficiente de la pendiente fue significativo (Intercepto  $0.5^\circ = 1.5$ ,  $t_{11} = 1$ ,  $P = 0.33$ ; Intercepto  $1^\circ = 5.25$ ,  $t_{11} = 1.33$ ,  $P = 0.209$ ). La diversidad beta cambió poco entre las regiones y fue levemente negativa aunque no fue significativa ( $r^2 = 0.013$ ,  $F_{1,206} = 2.77$ ,  $P = 0.097$ ) (Figura 11).

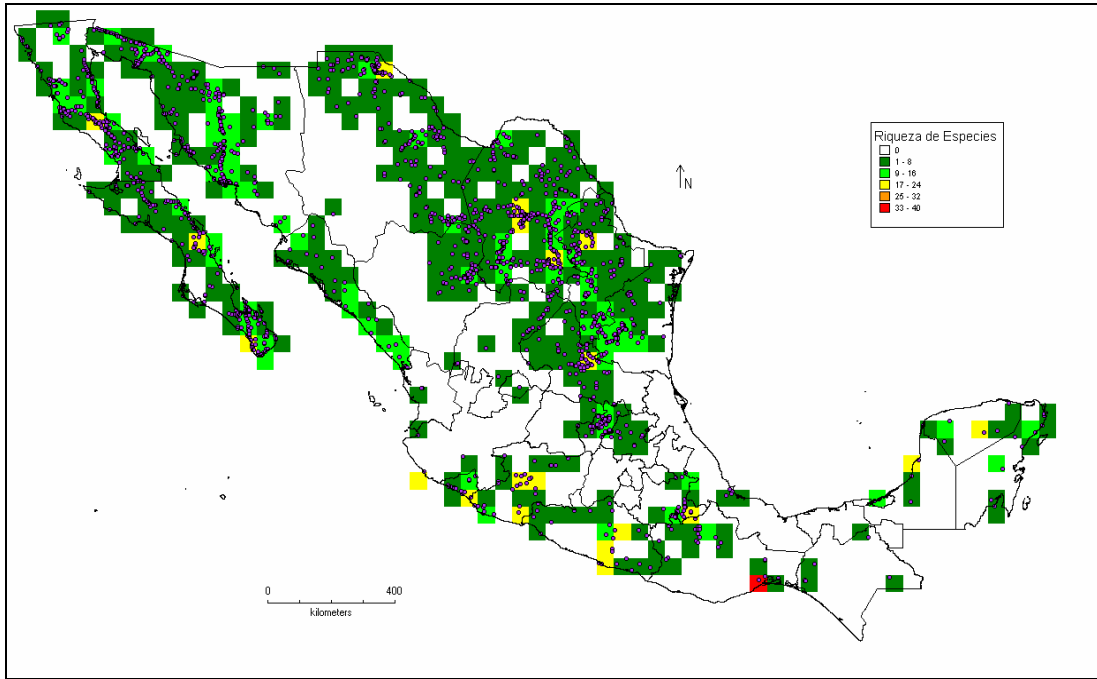


Figura 4. Diversidad alfa observada de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en cuadros de  $0.5 \times 0.5$  grados.

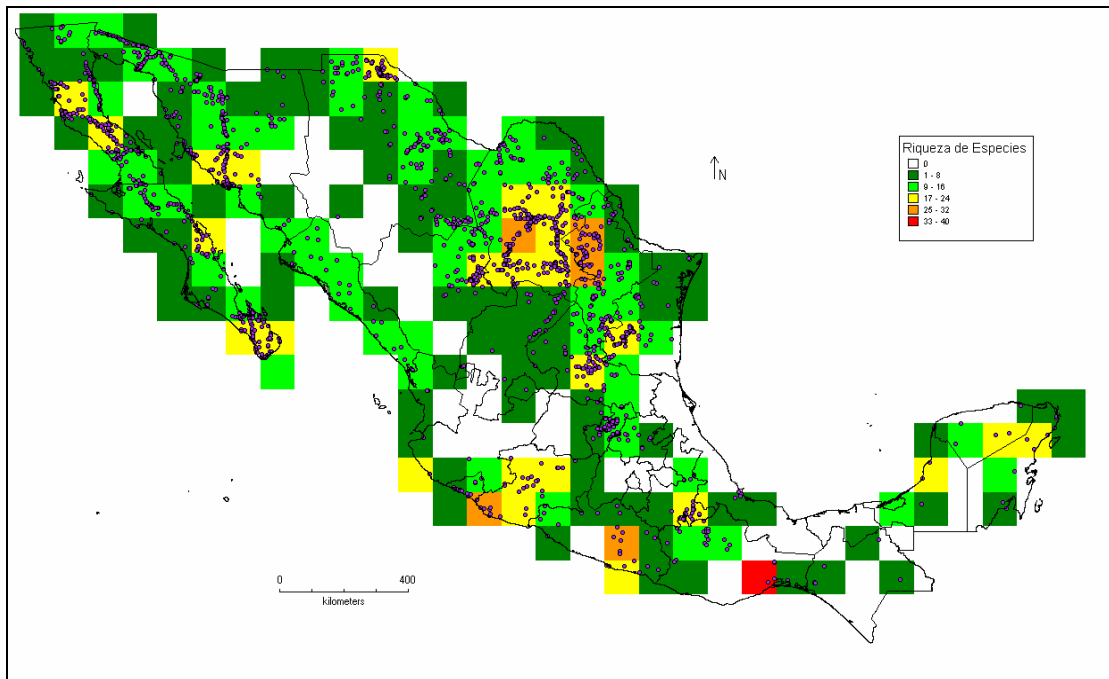


Figura 5. Diversidad alfa observada de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en cuadros de  $1 \times 1$  grados.

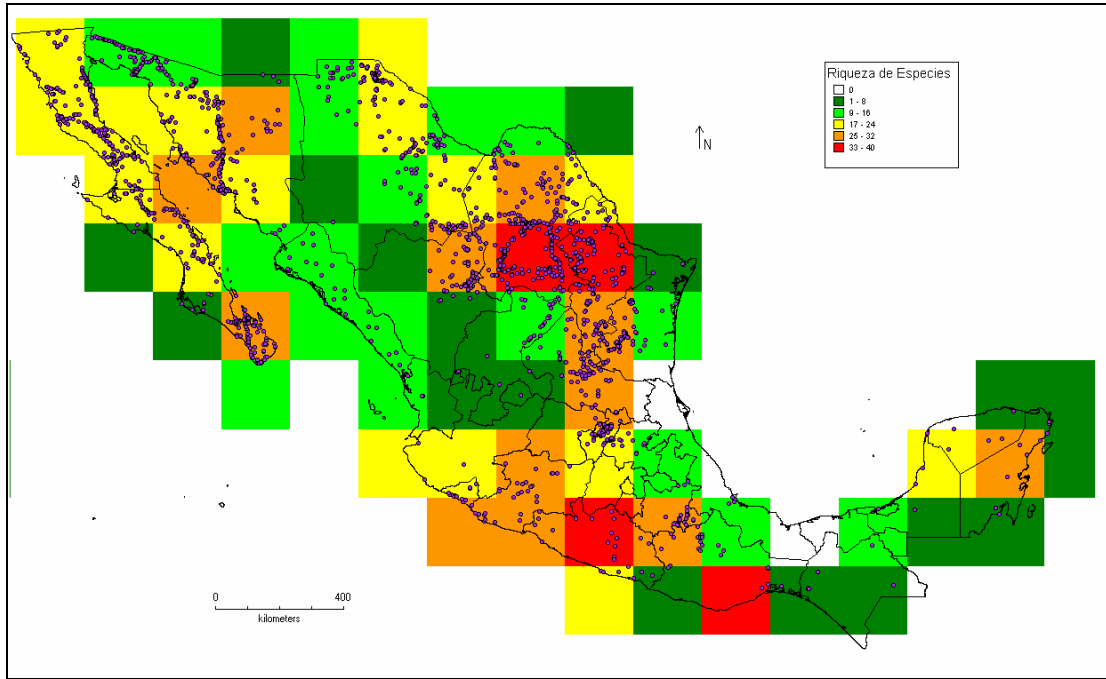


Figura 6. Diversidad alfa observada de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en cuadros de  $2 \times 2$  grados.

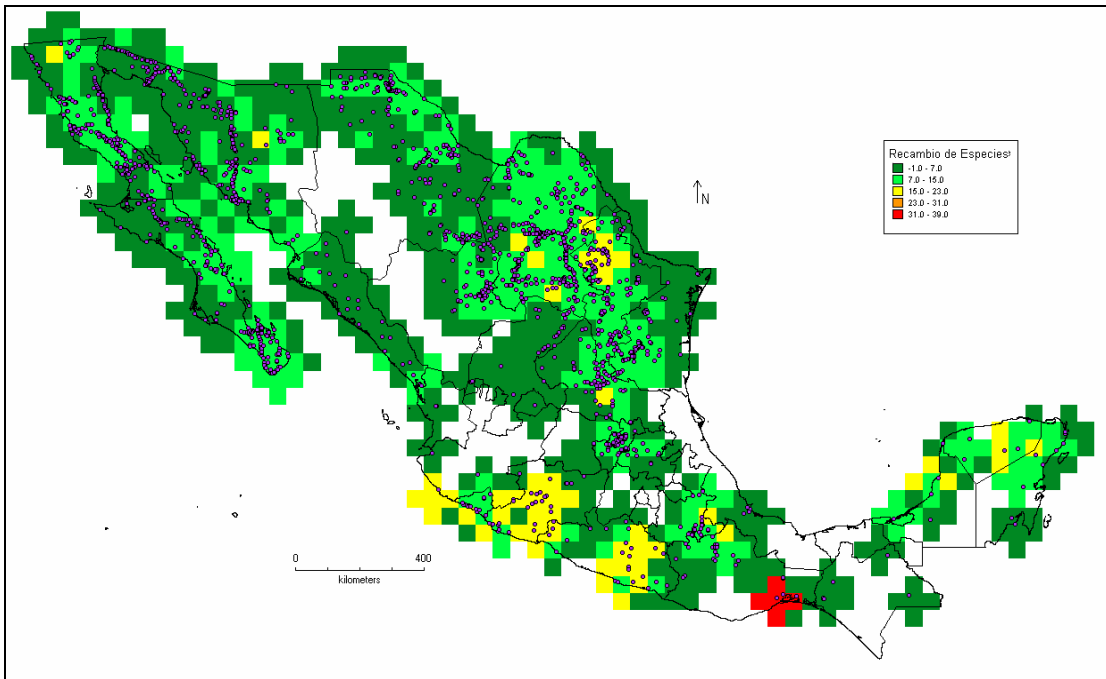


Figura 7. Recambio de especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en cuadros de  $0.5 \times 0.5$  grados.

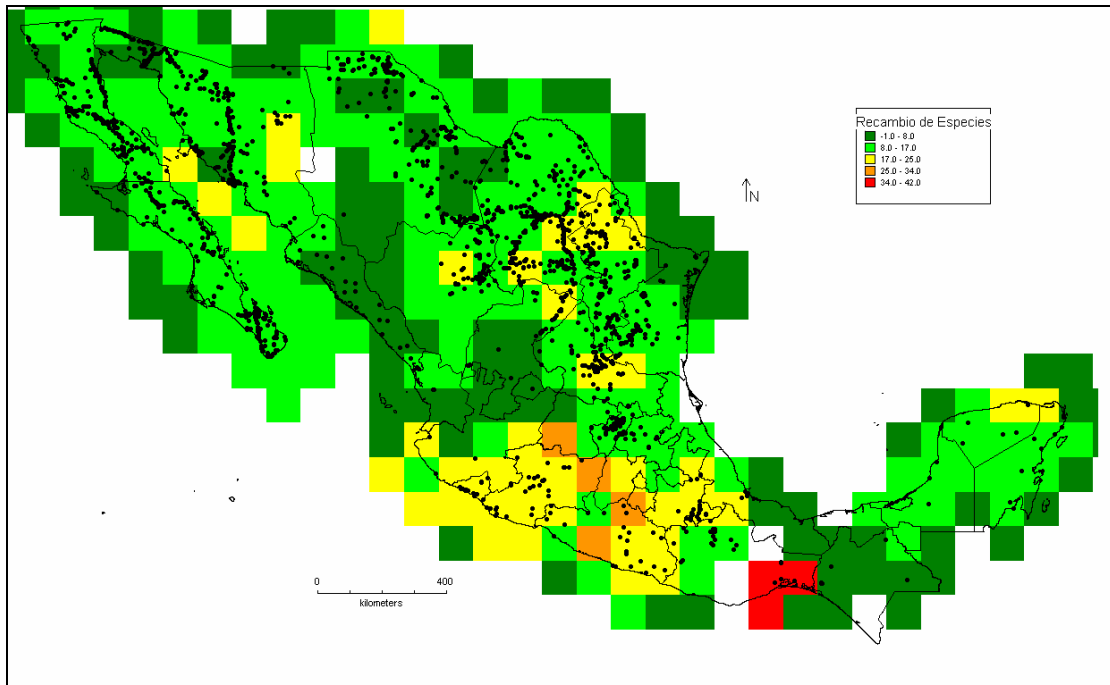


Figura 8. Recambio de especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en cuadros de  $1 \times 1$  grados.

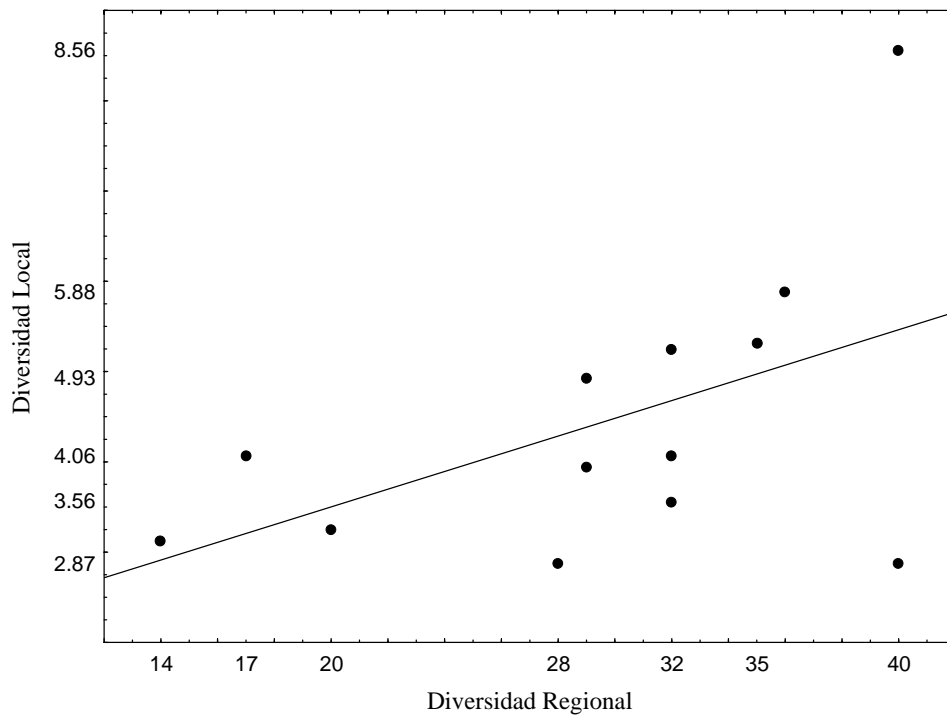


Figura 9. Diversidad regional y local para cuadrículas de  $0.5 \times 0.5$  grados.

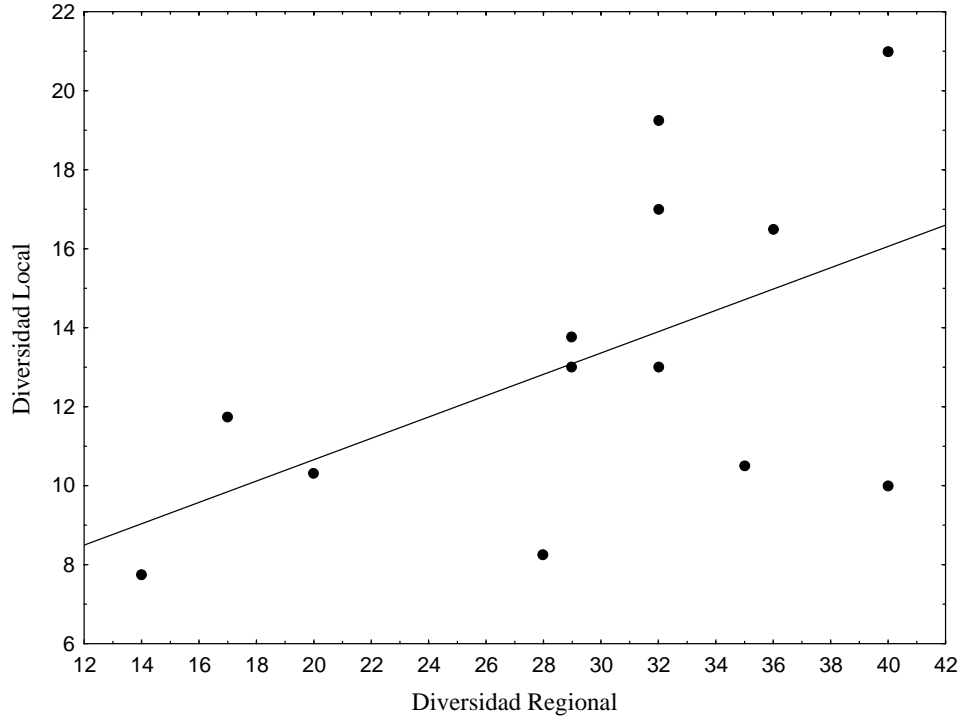


Figura 10. Diversidad regional y local para cuadrículas de  $1 \times 1$  grados.

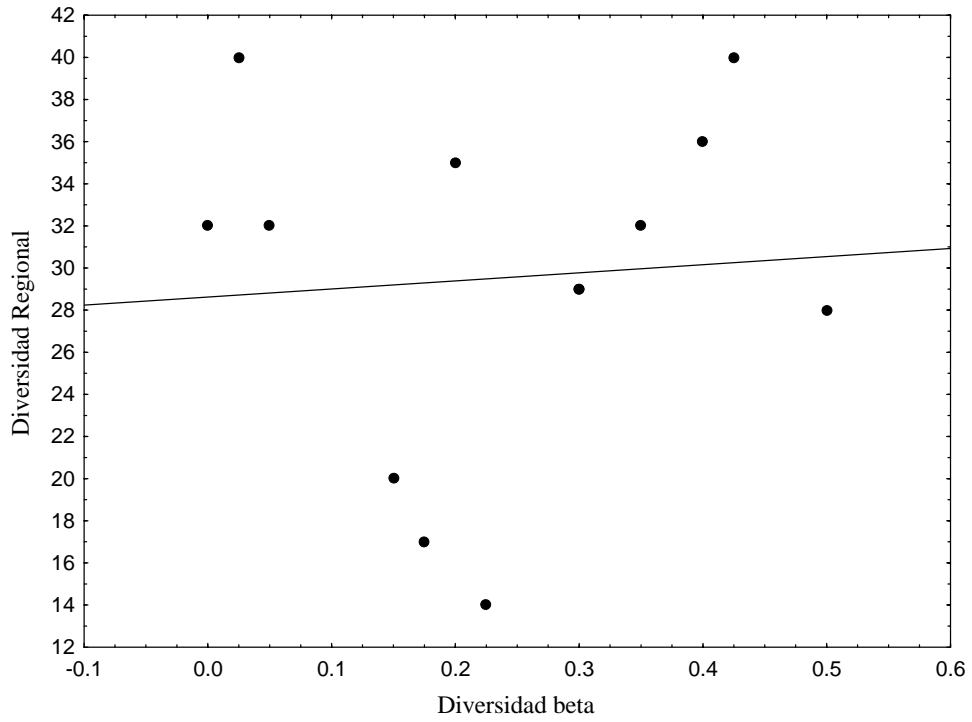


Figura 11. Relación entre la diversidad beta y la diversidad regional para las diferentes zonas analizadas.

### **3.4.3 Relación de las variables climáticas y geográficas con la riqueza y el recambio de especies**

3.4.3.1 *Modelo de mínimos cuadrados (OLS)*. – El modelo de mínimos cuadrados mostró una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km. (Figura 12) para las variables climáticas y para las variables geográficas a una distancia menor de 250 km (Figura 13). El análisis de componentes principales redujo las variables climáticas y geográficas a las que tenían menor redundancia Cuadro 2. Se encontró una relación significativa entre la riqueza de especies y las variables climáticas (Cuadro 3). El coeficiente de determinación explicó un 12.8 % de la asociación en las variables climáticas y la riqueza de especies. De las 22 variables examinadas sólo tres fueron significativas (Temperatura promedio anual (°C), Precipitación del cuatrimestre más seco (mm) y AET (Promedio anual actual de evapotranspiración). Cuando se analizaron las variables geográficas y su relación con la riqueza de especies se vio que esta última es explicada por el coeficiente de determinación en un 0.8 % de la asociación de las variables. La latitud fue significativa y negativa ( $P < 0.01$ ), siguió el patrón conocido de diversidad de especies con valores altos de diversidad en latitudes menores (Cuadro 3).

El modelo presentó una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km para el recambio de especies y las variables climáticas (Figura 14); y para las variables geográficas fue a una distancia menor de 250 km (Figura 15). En el análisis del recambio de especies y las variables climáticas se observó que de las 22 variables analizadas nueve fueron significativas (Cuadro 4): temperatura promedio máxima (°C); temperatura promedio anual (°C); oscilación diurna de la temperatura (°C); isothermalidad (°C); temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C); oscilación anual de la temperatura (°C); precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm); precipitación del cuatrimestre más frío (mm); promedio anual actual de evapotranspiración. El modelo fue explicado por el coeficiente de determinación en un 23.2 % y con una alta significancia ( $P < 0.0001$ ). Cuando se analizó el recambio de especies y las variables geográficas, el modelo explicó a través del coeficiente de determinación el 7.2 % la asociación de estas variables ( $P < 0.0001$ ). De las variables geográficas, la latitud ( $P < 0.0001$ ) y la altitud ( $P < 0.01$ )

fueron las variables significativas en este modelo (Cuadro 4). El recambio de especies siguió el mismo patrón que para la riqueza de especies siendo mayor en latitudes menores y a mayor altitud.

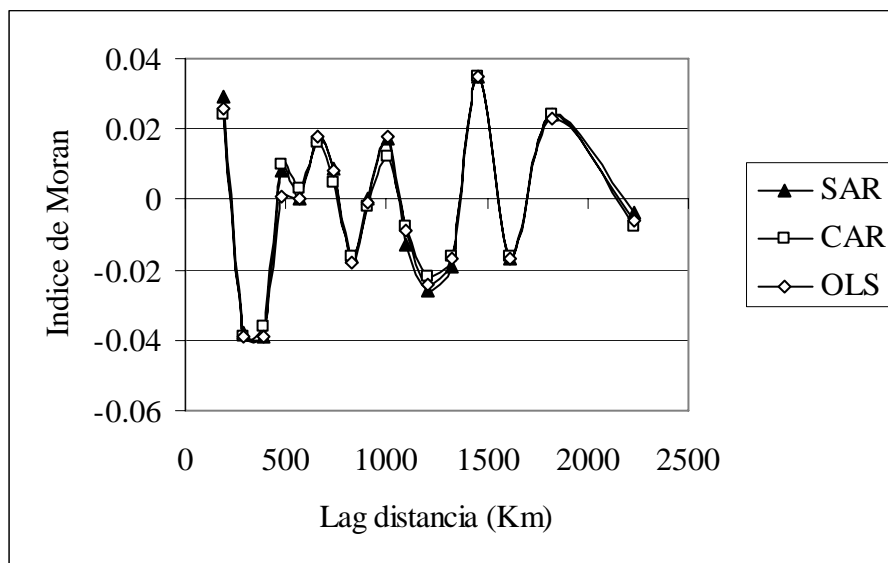


Figura 12. Correlograma espacial usando los residuales del índice de Moran para la riqueza de especies después de analizar las variables ambientales en cuadrados de  $0.5 \times 0.5$  grados.

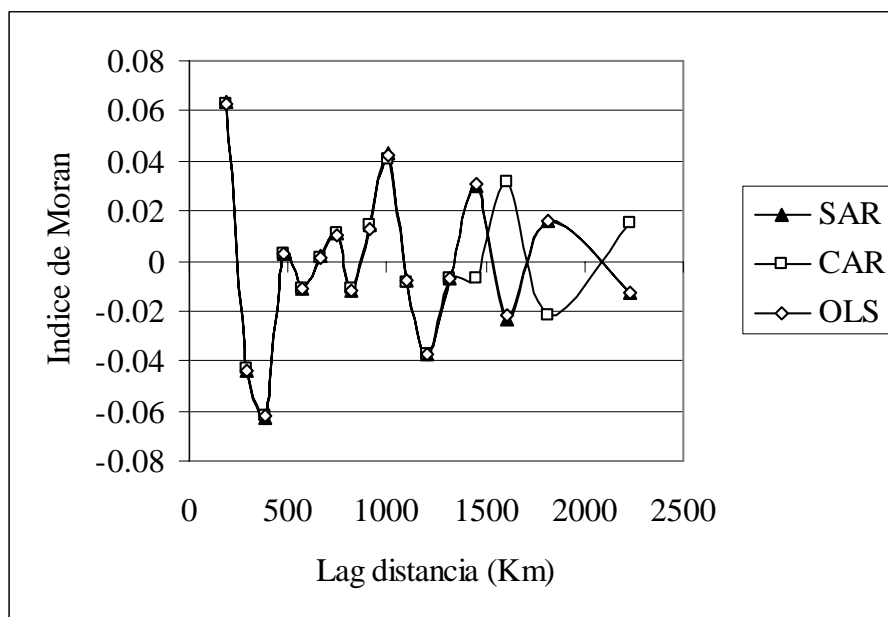


Figura 13. Correlograma espacial usando los residuales del índice de Moran para la riqueza de especies después de analizar las variables geográficas en cuadrados de  $0.5 \times 0.5$  grados.



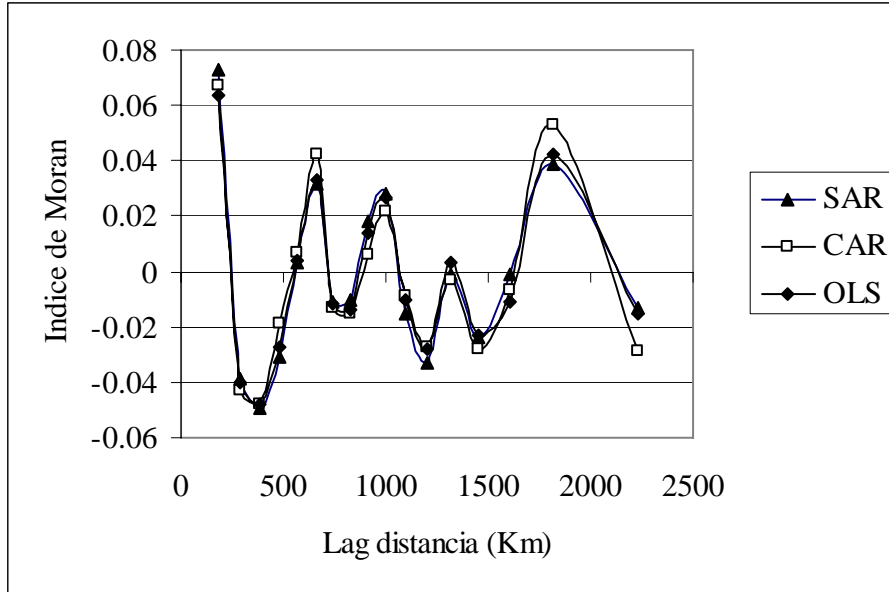


Figura 14. Correlograma espacial usando los residuales del índice de Moran para el recambio de especies después de analizar las variables ambientales en cuadrados de  $0.5 \times 0.5$  grados.

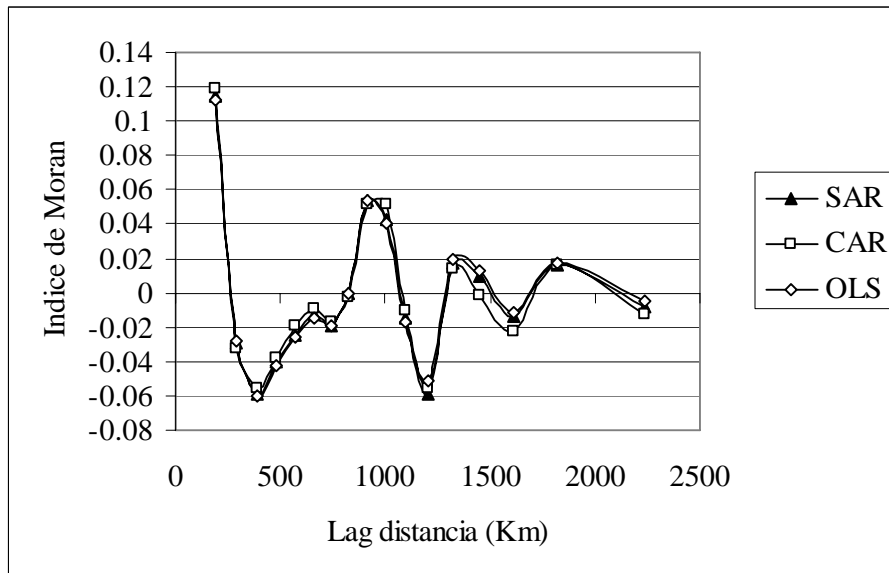


Figura 15. Correlograma espacial usando los residuales del índice de Moran para el recambio de especies después de analizar las variables geográficas en cuadrados de  $0.5 \times 0.5$  grados.

Cuadro 2. Análisis de componentes principales (PCA) para reducir las variables redundantes y autocorrelacionadas.

VARIABLES	Factor 1	Factor 2
Temperatura promedio mínima ( °C)	-0.87	
Temperatura promedio máxima ( °C)	0.83	
Temperatura promedio anual ( °C)	-0.84	
Estacionalidad de la temperatura (°C)	0.76	
Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)		0.89
Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	-0.93	
Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)		0.92
Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	-0.93	
Precipitación anual (mm)	-0.84	
Precipitación del período más lluvioso (mm)	-0.85	
Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)	-0.84	
Media anual actual de evapotranspiración (Modelo Turc) mm/año <sup>-1</sup>	-0.85	
Latitud	0.81	
Valor propio	11.45	5.39
% varianza	45.6	20.75
% varianza acumulada	45.6	66.35

Cuadro 3. Coeficientes de correlación múltiple encontrados cuando se analizó la riqueza de especies y las variables climáticas y geográficas con los tres modelos SAR (Modelo Autoregresivo Simultáneo), CAR (Modelo Autoregresivo Condicional) y OLS (Modelo de Mínimos cuadrados). \* $P < 0.05$  \*\* $P < 0.001$  \*\*\* $P < 0.0001$ .

VARIABLES	SAR	CAR	OLS
Constante	11.04**	14.45***	11.56***
Temperatura promedio mínima ( °C)	1.06	1.99*	1.2
Temperatura promedio máxima ( °C)	-14.98**	-22.25***	-16.36
Temperatura promedio anual ( °C)	-21.41**	-12.58	-20.38**
Estacionalidad de la temperatura (°C)	0.37	0.33	0.23
Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)	1.41	2.48	1.7
Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	0.22*	0.27***	0.25**
Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)	5.22	8.18**	5.97
Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	-0.51	-0.45	-0.52
Precipitación anual (mm)	1.39	1.41	1.23
Precipitación del período más lluvioso (mm)	0.19	0.002	0.25
Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)	-1.47*	-1.05	-1.35*
Media anual actual de evapotranspiración (Modelo Turc) mm/año <sup>-1</sup>	26.67***	18.59***	25.56***
Latitud	-0.008	-0.011	-0.008
r <sup>2</sup>	0.18***	0.31***	0.23***

3.4.3.2 Modelo autoregresivo simultáneo (SAR). – El modelo mostró una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km (Figura 12) para las variables climáticas y para las variables geográficas a una distancia menor de 250 km (Figura 13). El modelo de SAR fue explicado por el coeficiente de determinación con un 9.7 % y una probabilidad de  $P < 0.0001$  para los datos de riqueza de especies y las variables climáticas (Cuadro 3). De las 22 variables examinadas sólo tres fueron significativas [temperatura promedio anual (°C), precipitación del cuatrimestre más seco (mm) y AET (Promedio Anual actual de evapotranspiración)]. Cuando se analizó las variables geográficas y la riqueza de especies (Cuadro 3), vemos que es explicada por el coeficiente de determinación con un 0.6 % y sin ninguna variable significativa.

El modelo presentó una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km para el recambio de especies y las variables climáticas (Figura 14); y para las variables geográficas fue a una distancia menor de 250 km (Figura 15). De las 22 variables climáticas examinadas versus el recambio de especies, fueron significativas las siguientes: temperatura promedio máxima (°C); temperatura promedio anual (°C); oscilación diurna de la temperatura (°C); isothermalidad (°C); temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C); precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm); precipitación del cuatrimestre más frío (mm); promedio anual actual de evapotranspiración (Cuadro 4). El modelo fue explicado por el 17.7 % y con una significancia de  $P < 0.0001$ . Cuando se analizó el recambio de especies y las variables geográficas, el modelo explicó el 5.3 % de la variación ( $P < 0.0001$ ). De las variables geográficas, la latitud ( $P < 0.0001$ ) fue la variable significativa en este modelo. El recambio de especies fue mayor en latitudes menores similar al encontrado en el modelo de mínimos cuadrados (Cuadro 4).

3.4.3.3 Modelo autoregresivo condicional (CAR). – El modelo mostró una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km (Figura 12) para las variables climáticas y para las variables geográficas a una distancia menor de 250 km (Figura 13). El modelo de CAR fue explicado por el 9.5 % y una probabilidad de ( $P < 0.0001$ ), cuando se analizó la riqueza de especies y las variables climáticas (Cuadro 3). De las 22 variables climáticas examinadas solo tres fueron significativas [(Oscilación diurna de

la temperatura (°C), precipitación del periodo más seco (mm) y precipitación del cuatrimestre más seco (mm)]. Cuando se analizaron las variables geográficas y la riqueza de especies se observó que es explicada por un 0.3 % y no hubo variables importantes (Cuadro 3).

El modelo presentó una autocorrelación espacial positiva a una distancia menor a 291 km para el recambio de especies y las variables climáticas (Figura 14); y para las variables geográficas fue a una distancia menor de 250 km (Figura 15). De las 22 variables climáticas examinadas con el recambio de especies fueron significativas: [la temperatura promedio mínima (°C); temperatura promedio máxima (°C); oscilación diurna de la temperatura (°C); isothermalidad (°C); temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C); oscilación anual de la temperatura (°C); temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C); precipitación del cuatrimestre más cálido (mm); precipitación del cuatrimestre más frío (mm) y el promedio anual actual de evapotranspiración ](Cuadro 4). Cuando se analizó el recambio de especies y las variables geográficas, el modelo explicó el 3.7 % de la variación ( $P < 0.0001$ ). De las variables geográficas la latitud fue la variable significativa en este modelo ( $P < 0.01$ ). El recambio de especies fue mayor en latitudes menores, similar al encontrado en los modelos de mínimos cuadrados y el autoregresivo simultaneo (SAR) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Coeficientes de correlación múltiple encontrados cuando se analizó el recambio de especies y las variables climáticas y geográficas con los tres modelos SAR (Modelo Autoregresivo Simultáneo), CAR (Modelo Autoregresivo Condicional) y OLS (Modelo de Mínimos cuadrados). \* $P < 0.05$  \*\* $P < 0.001$  \*\*\* $P < 0.0001$ .

VARIABLES	SAR	CAR	OLS
Constante	11.04**	14.45***	11.56***
Temperatura promedio mínima ( °C)	1.06	1.99*	1.2
Temperatura promedio máxima ( °C)	-14.98**	-22.25***	-16.36
Temperatura promedio anual ( °C)	-21.41**	-12.58	-20.38**
Estacionalidad de la temperatura (°C)	0.37	0.33	0.23
Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)	1.41	2.48	1.7
Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	0.22*	0.27***	0.25**
Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)	5.22	8.18**	5.97
Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	-0.51	-0.45	-0.52
Precipitación anual (mm)	1.39	1.41	1.23
Precipitación del período más lluvioso (mm)	0.19	0.002	0.25
Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)	-1.47*	-1.05	-1.35*
Media anual actual de evapotranspiración (Modelo Turc) mm/año <sup>-1</sup>	26.67***	18.59***	25.56***
Latitud	-0.016***	-0.011*	-0.017***
r <sup>2</sup>	0.18***	0.31***	0.23***

### 3.5 DISCUSIÓN

**3.5.1 Procesos locales.** – A pesar del bajo número de especies y las consecuentes dificultades para medir la relación entre las variables medidas (área de distribución, tamaño corporal) de las lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México, debido al bajo número de datos, algunos patrones emergieron en estos análisis. La relación positiva entre la abundancia y el área de distribución ha sido explicada por Gaston *et al.* (1997); ellos proponen ocho mecanismos para explicar esta relación (muestreos insuficientes, relaciones filogenéticas, posición del rango, amplitud uso de recursos, disponibilidad de recursos, selección de hábitat, dinámica de metapoblaciones, tasas vitales). De estos ocho mecanismos, dos fueron considerados como relevantes en este estudio. Problemas en los muestreos pueden ser una de las causas para observar este patrón, pues se subestima el tamaño del área de distribución de las especies por falta de muestreos en muchas de las zonas o la baja intensidad del muestreo, lo cual podría llevar a la no detección de las especies raras. Otro problema que podría emerger es que la abundancia de las especies cambia a través del área de distribución y las especies podrían ser abundantes localmente en algunos sitios y raras en otros. Además, el hecho de dar un valor a la abundancia que va

desde uno para las especies raras y de tres para las especies abundantes, también puede llevar a no permitir la evaluación de este patrón debido a la forma arbitraria en que se usó la escala.

Murray *et al.* (1998), encontraron una correlación positiva entre el área de distribución y la abundancia relativa, encontrando que dos de los ocho mecanismos propuestos por Gaston *et al.* (1997) se cumplían para anuros australianos. El primero de los mecanismos encontrados por Murray *et al.* (1998), se refiere a la disponibilidad de recursos (Hanski *et al.*, 1993), los cuáles proponen que las especies abundantes usan los recursos más abundantes en los sitios donde se distribuyen. Otro mecanismo es el de tasas vitales (Holt *et al.*, 1997), en el cual se plantea que las tasas de mortalidad y natalidad son dependientes de la densidad y que éstas cambian asociadas al tamaño del área de distribución de las especies.

Diniz-Filho *et al.* (2005), analizando variables ecológicas para especies de anuros en el Cerrado Brasileño, encontraron que existe una relación entre los tamaños corporales de las especies y el área de distribución y que muchas de las relaciones de sus variables ecológicas, son explicadas a través la dinámica de las poblaciones analizadas y con el modelo de mínimo población viable. En otro estudio, Gotelli y Taylor (1999) al evaluar variables ecológicas en peces, encontraron que muchas de estas variables analizadas están asociadas con las probabilidades de colonización y extinción similares a los modelos metapoblacionales.

Murray *et al.* (1998) no encontraron relación entre el tamaño corporal de los anuros australianos y su abundancia. Ellos encontraron una relación positiva, aunque no significativa, relación entre estas dos variables. Blackburn y Gaston (1996) proponen que cuando los análisis se hacen a escalas regionales, el patrón es negativo. Por otro lado, no se encontró relación entre las otras variables ecológicas analizadas para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. En nuestro análisis se encontró un patrón negativo pero no significativo entre los tamaños corporales de las especies y el área de distribución.

**3.5.2 Procesos regionales.** – Los resultados sugieren que los procesos regionales tienen un fuerte efecto sobre el número de especies que ocurren localmente, como ha sido propuesto en varios estudios (Cornell, 1999; Stevens y Willig, 2002). Algunos autores han encontrado en comunidades saturadas y con fuertes interacciones locales patrones lineales (Loreau, 2000; Shurin y Allen, 2001). Además se ha visto que las perturbaciones pueden ocasionar variación en la intensidad de la relación local y regional, lo cual puede llevar a relaciones positivas local y regional (Huston, 1999).

El papel de los procesos locales y regionales cambia entre regiones y comunidades (Huston, 1999). Entender los mecanismos que llevan a los patrones regionales y locales en la distribución y abundancia en las especies es difícil debido a que son muchos los factores que pueden estar actuando para la obtención de este patrón, como la historia de los sitios, las perturbaciones, la dominancia y la dispersión; las cuales pueden estar actuando en múltiples y diferentes escalas en espacio y tiempo (Loreau y Mouquet, 1999).

Hillebrand (2005), hace una crítica importante a la metodología de evaluar a través de la regresión local – regional, cuáles factores determinan la composición de las comunidades a nivel local. Este autor encontró en su modelo que bajo fuerte competencia, la regresión local – regional seguía siendo insaturada. Su modelo falseó la premisa que bajo fuerte competencia la diversidad local es independiente de la regional. Además, en su estudio se plantea que en la metodología de realizar la regresión entre la diversidad local – regional, se podía inferir cualquier tipo de información acerca del control de la diversidad regional sobre la local.

Lo planteado por Hillebrand (2005) es muy importante; y se ve reflejado en la totalidad de los trabajos donde se relacionan la diversidad local y regional, los cuales en la mayoría de los casos han encontrado que el patrón era insaturado. Así, lo encontrado en este estudio no es la excepción, pues los análisis indican que hay insaturación o un enriquecimiento regional. Un aspecto tocado por Hillebrand (2005), es el hecho de que no se debe desconocer la gran importancia que tienen los procesos regionales en determinar la diversidad local.

**3.5.3 Relación de las variables climáticas y geográficas con la riqueza y el recambio de especies.** – La evaluación de hipótesis concernientes a la riqueza de especies y variables ambientales habitualmente ha utilizado el método de regresiones de mínimos cuadrados. Sin embargo estos modelos violan el supuesto de independencia, ya que muchas veces sus datos están autocorrelacionados espacialmente (Lichstein *et al.*, 2002). Pero los modelos autocorregresivos tienen la ventaja de que corrigen las autocorrelaciones espaciales. La exploración de la relación de variables ambientales y geográficas a través de los tres modelos (Autoregresivo condicional CAR, Autoregresivo simultaneo SAR y modelo de mínimos cuadrados OLS) mostraron diferentes magnitudes en su importancia. Los tres modelos tuvieron en común la variable precipitación en el cuatrimestre más seco. El modelo de mínimos cuadrados OLS y el modelo autoregresivo SAR dieron importancia a las mismas variables [AET (promedio anual actual de evapotranspiración) y temperatura promedio anual], mientras el CAR dió peso a otras como la oscilación diurna de la temperatura y precipitación en el periodo más seco. El modelo de mínimos cuadrados tuvo el mismo valor de autocorrelación que los modelos autorregresivos, pero los modelos autorregresivos corrigen este problema calculando los grados de libertad más ajustados al modelo, lo cual implicaría que estos explican de forma satisfactoria la riqueza y recambio de especies de lagartijas de zonas áridas en México y su relación con variables ambientales y geográficas.

La hipótesis de productividad es la que mejor explica los resultados obtenidos a través de nuestros modelos, principalmente porque se observa a variables como temperatura, precipitación y AET que tienen un impacto considerable en la riqueza y recambio de especies. Hay que recordar que la disponibilidad de energía está muy ligada a la hipótesis de productividad, ya que se ha observado una relación directa entre la disponibilidad de energía y productividad primaria. Tognelli y Kelt (2004) encontraron, al evaluar con estos tres modelos la riqueza de mamíferos en Sudamérica y variables ambientales, que la hipótesis de energía fue la que mejor explicó sus resultados.



La heterogeneidad, vista como la variación en el número de hábitat con la altitud, también fue relevante en el análisis de lagartijas de zonas áridas y semiáridas, en este caso el análisis riqueza y recambio de especies sólo fue importante con el modelo de mínimos cuadrados. La variabilidad en la altitud puede llevar a variación topográfica y ésta estar asociada con diversidad de ecosistemas que pueden influenciar en la riqueza y recambio de especies. Se ha observado que ambientes con una heterogeneidad topográfica alta, presentan una serie de hábitats asociados, favoreciendo la diversidad local y regional (Kerr y Packer, 1997).

Se observó que la latitud también tuvo un papel importante cuando se evaluó riqueza y recambio de especies, observando el patrón general encontrado de mayor diversidad en latitudes menores (Brown, 1995). La combinación de variables climáticas, de heterogeneidad espacial y latitud parece que tiene un efecto sinérgico con la riqueza y recambio de especies. Posiblemente no podamos explicar la riqueza y recambio de especies con sólo un factor sino con la suma o la combinación de factores, y estos están determinando la riqueza específica alta y el recambio de especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas en México.

Asegurarse de que los datos son independientes era espacialmente difícil anteriormente, debido a la falta de programas de cómputo que evaluaran este tipo de datos. Sin embargo, ahora los estudios que incorporan análisis espaciales deben tener siempre en mente este tipo de problema, ya que el no tener en cuenta la autocorrelación puede llevar a aceptar hipótesis erróneas; tal como se observó en los análisis de lagartijas zonas áridas y semiáridas mexicanas, en los que localidades separadas por 250 Km fueron estadísticamente independientes.

### **3.6 CONCLUSIONES**

Se encontró que los procesos regionales tienen un fuerte efecto sobre la diversidad local. Además la composición de especies en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán podría ser debido a varios factores como limitaciones a la dispersión, deterioro ambiental o

posiblemente procesos fuente-sumidero donde las comunidades ricas en especies actúan como fuente irradiadora de especies.

Al evaluar variables medidas de las especies con el fin de explorar la posibilidad de establecer cuales especies tienen mayores posibilidades de dispersión o estar en el área de estudio a través de métodos tradicionales (regresiones lineales y cuadráticas). Se encontró un patrón positivo entre abundancia e área de distribución esto puede deberse a múltiples causas una puede ser debida a problemas de muestreo donde su subestimen las abundancias de las especies y otra puede ser metodológica al asignar rangos arbitrarios a las abundancias para los análisis o efectivamente hay mayor abundancia en áreas de tamaño más grandes.

Se encontró que los cambios en la riqueza de especies en zonas áridas y semiáridas se debían a factores influenciados por la productividad pues variables como la temperatura, precipitación y AET (Promedio anual actual de evapotranspiración) tienen un fuerte impacto en la riqueza de especies y en el recambio.

### **3.7 LITERATURA CITADA**

- ANDREWARTHA, H. G. 1961. Introduction to the Study of Animal Populations: London, Methuen, 281 pp.
- ARITA, H. T., F. FIGUEROA, A. FRISCH, P. RODRÍGUEZ Y K. SANTOS DEL PRADO. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. Conservation Biology 11:92-100.
- BLACKBURN, T. M. Y K. J. GASTON. 1996. Abundance body size relationships the area you census tell you more. Oikos 75:303-309.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist, 124:255-79.
- BROWN, J. H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J. H. 1999. Macroecology: progress and prospect. Oikos, 87:3-14.
- CALEY, M. J. Y D. SCHLUTER. 1997. The relationship between local and regional diversity. Ecology 78:70-80.

- CARDILLO, M. 2002. Body size and latitudinal gradients in regional diversity of New World birds. *Global Ecology and Biogeography* 11:59-65.
- CORNELL, H. V. 1999. Unsaturation and regional influence on species richness: a review of the evidence. *Ecoscience* 6:303-315.
- CORNELL, H. V. Y J. H. LAWTON. 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.
- CURRIE, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137:27-49.
- CYR, H., J. A. DOWNING Y R. H. PETERS. 1997. Density body size relationships in local aquatic communities. *Oikos*, 79:333-346.
- DE ALBA E. Y M. E. REYES 1998. El país contexto físico. [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx).
- DINIZ-FILHO, J. A. F., R. P. BASTOS, T. F. L. V. B. RANGEL, L. M. BINI, P. CARVALHO Y R. J. SILVA. 2005. Macroecological correlates and spatial patterns of anuran description dates in the Brazilian cerrado. *Global Ecology and Biogeography* 14:469-477.
- ESRI, 1999. Arcview GIS 3.2. Environmental Systems Research Institute. Inc. New York.
- GASTON, K. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- GASTON, K. J. Y T. M. BLACKBURN. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell, London.
- GASTON, K. J. Y T.M. BLACKBURN. 1999. Macroecology: a critique. *OIKOS* 84:353-368.
- GASTON, K. J., T. M. BLACKBURN Y J. H. LAWTON. 1997. Interspecific abundance-range size relationship: an appraisal of mechanisms. *Journal Animal Ecology* 66: 579-601.
- GOTELLI, N. J. Y C. M. TAYLOR. 1999. Testing macroecology models with stream-fish assemblages. *Evolutionary. Ecology. Research*, 1:847-858.
- HANSKI, I.; J. KOUKI Y A. HALKKA. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. Pp. 108-116. En: R. E. Ricklefs y D. Schluter, (Eds.). *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, The University of Chicago Press. Chicago.
- HAWKING, B. A., R. FIELD, H. V. CORNELL, D. J. CURRIE, J. F. GUÉGAN, D. M. KAUFMAN Y J. R. TURNER. 2003. Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.

- HIJMANS R. J., L. GUARINO, A. JAVIS, R. O'BRIEN, Y P. MATHUS. 2004. Diva-Gis Manual de Usuario. <http://www.diva-gis.org>.
- HILLEBRAND, H. 2005. Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. *Oikos* 110:195-198.
- HOLT, R. D., J. H. LAWTON, K. J. GASTON Y T. M. BLACKBURN. 1997. On the relationship between range size and local abundance: back to basics. *Oikos* 78: 183-190.
- HUSTON, M. 1999. Local process and regional patters: appropriate scale for understanding variation in the diversity of plans and animals. *Oikos* 86:393-401.
- KERR, J. T. Y L. PACKER. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high energy regions. *Nature* 385:252-254.
- KREBS, C. 1972. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper y Ron Publisher.
- LICHTSTEIN, J. W., T. R. SIMONS, S. A. SHRINER Y K. FRANZREB. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs* 72:445-463.
- LOREAU, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3:73-76.
- LOREAU, M. Y N. MOUQUET. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist* 154:427-440.
- MURRAY B. R., C. R. FONSECA Y M. WESTOBY. 1998. The macroecology of Autralian frog. *Journal of Animal Ecology* 67:567-579.
- RANGEL, T. F. L. V. B., J. A. F. DINIZ-FILHO Y L. M. BINI. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology y Biogeography* 15:321-327.
- RICKLEFS, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.
- RICKLEFS, R. E. Y D. SCHLUTER. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois.
- SHURIN J. B. Y E. G. ALLEN. 2001. Effect of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scale. *The American Naturalist* 158:624-637.

- STEVENS, R. D. Y M. R. WILLIG. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83:545-560.
- TOGNELLI, M. F. Y D. A. KELT. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* 27:427-436.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- WRIGHT, D. H. 1983. Species-energy theory, an extension of species-area theory. *Oikos* 41:495-506.

**CAPÍTULO IV**

**EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURACIÓN DE LA COMUNIDAD A  
TRAVÉS DE MÉTODOS FILOGENÉTICOS**

Las ciencias tienen las raíces amargas, pero muy dulces los frutos.

Aristóteles (384 AC-322 AC)

## 4.1 INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente los estudios de la estructuración de comunidades se han realizado a nivel local. Sólo en las dos últimas décadas se ha visto la importancia de la perspectiva regional en la estructuración de comunidades. La visión local apunta a que la competencia, depredación y las perturbaciones presumiblemente causan la exclusión de especies y limitan la diversidad en las comunidades locales, dentro de los procesos regionales se encuentran los eventos históricos, inmigración y especiación y se asume que proveen una fuente de especies que pueden colonizar y enriquecer las comunidades locales (He *et al.*, 2005). Los procesos históricos pueden ser explorados a través de las filogenias de las especies que conforman las comunidades; pero los ecólogos de comunidades han sido reacios a utilizar filogenias en la explicación más parsimoniosa de cómo se estructuran las comunidades (Harvey, 1996; Webb *et al.*, 2002).

En años recientes los avances metodológicos y conceptuales a partir del trabajo de Felsenstein (1985), han permitido a los ecólogos, a través de los métodos comparativos, dilucidar los factores que determinan la estructura de comunidades (Harvey y Pagel, 1991; Losos, 1996). Pues la aproximación filogenética es importante no sólo para entender el por qué las comunidades difieren, sino también para entender por qué son similares (Losos, 1996).

La composición y estructura de comunidades puede ser el resultado de una combinación de eventos entre los que se encuentran los ecológicos, los geológicos y los evolutivos. Entender la contribución relativa de cada uno de estos factores podrá requerir de diferentes metodologías para poder explicar porqué hay determinadas especies en una comunidad (Mayden, 1988; Brooks y McLennan, 1991). Por este motivo la combinación de metodologías biogeográficas (ej. cladogramas de áreas), métodos comparativos (ej. explorar características de las especies como tamaño corporal, área de distribución u otras), y ecológicos (ej. patrones de coexistencia) pueden aclarar, en parte, por qué existen determinadas especies y no otras, en una comunidad (Mayden, 1988; Brooks y McLennan, 1991; Winston, 1995; Losos, 1996; Pyron, 1999).

Existe un gran problema al cual se enfrentan los ecólogos al querer utilizar filogenias para la explicación de estructura de comunidades, y es la necesidad de poseer hipótesis filogenéticas robustas de las comunidades de estudio (Losos, 1996). Otro problema grande es que muchas de las comunidades están conformadas por especies que no forman grupos monofiléticos, pues muchas están constituidas por miembros de clados diferentes, además muchos de los ecólogos están más interesados en las interacciones ecológicas a nivel de gremio y los gremios no forman grupos monofiléticos.

Grandcolas (1998) plantea esta misma problemática a la utilización de filogenias para el análisis de comunidades, debido a que muchas de las interacciones se presentan entre taxa que no tienen ninguna relación filogenética, por ejemplo hormigas vs. ratones (Brown y Davidson, 1977); en este ejemplo no podríamos utilizar análisis filogenéticos para explicar este tipo de interacción. Un inconveniente adicional, es que muchos procesos ecológicos ocurren a escalas temporales cortas (tiempo ecológico) y a través de la filogenia no podemos investigar los procesos que ocurren en este tipo de escalas, pues las filogenias son adecuadas para explicar hipótesis evolutivas en las comunidades y no procesos ecológicos (Grandcolas, 1998).

Especies relacionadas tienden a ser ecológicamente similares por constricciones filogenéticas; debido a esto, este tipo de relaciones influyen en la estructura de las comunidades. Silvertown *et al.* (2001), exploraron la hipótesis de que especies congénicas (filogenéticamente relacionadas), son más frecuentes de lo que se podría esperar, que si las comunidades estuvieran ensambladas aleatoriamente (ej. interacciones ecológicas). Ellos encontraron que sus comunidades de estudio estaban siendo estructuradas por interacciones ecológicas. Diferentes resultados fueron encontrados por Webb (2000) donde las relaciones filogenéticas eran la causa de la estructura de una comunidad de plantas en un bosque en Borneo.

Existen dos explicaciones por las cuales dos especies morfológicamente similares no coexisten, una puede ser debida a causas históricas y otra a factores ecológicos (Brooks y McLennan, 1991). Una explicación histórica podría ser especiación parapátrica a lo largo



de un gradiente ambiental o especiación alopátrica (Wiley y Mayden, 1985); mientras la explicación ecológica podría ser debido a interacciones ecológicas (ej. exclusión competitiva) (Winston, 1995).

Winston (1995) evaluó los patrones de coexistencia en un ensamble de peces en la cuenca del río Red entre Texas y Arkansas. A través de un análisis de conglomerados de caracteres morfológicos y la filogenia de las especies, pudo establecer que las sobreposiciones en los áreas de distribución eran más bajas entre especies similares morfológicamente que entre especies relacionadas filogenéticamente, o sea que las interacciones ecológicas eran los factores que estaban determinando la composición de especies a nivel local.

La utilización de hipótesis filogenéticas en el análisis de comunidades es necesaria; evidencia de esto es la gran cantidad de publicaciones que en las últimas décadas han incluido análisis filogenéticos, como la explicación más parsimoniosa para establecer si son los procesos ecológicos o históricos los que están determinando los patrones observados en las comunidades (Webb *et al.*, 2002).

Los objetivos principales de este capítulo son determinar si la coexistencia de formas ecológicas contemporáneas es el resultado de procesos actuales o el resultado de patrones ancestrales heredados. Además se evaluó a través de las filogenias si las interacciones de las especies llevan a patrones complementarios en las distribuciones de las especies. Al mismo tiempo evaluó a través de análisis de parsimonia cuales factores determinan la composición de especies en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. También se exploró a través de métodos comparados evaluando las siguientes características de las especies: tamaño corporal, tamaño del área de distribución, abundancia relativa etc.

## 4.2 MÉTODOS

**4.2.1 Distribuciones complementarias.** – Se utilizó la prueba de Mantel (Legendre y Legendre, 1998), para cuantificar la relación entre matrices que representan la distancia morfológica, filogenética y coexistencia geográfica de las especies. Las distancias morfológicas fueron estimadas por el conteo de nodos entre pares de especies, para lo cual se utilizaron las filogenias de datos morfológicos de los géneros *Phrynosoma* (Hodges y Zamudio, 2004), *Sceloporus* (Flores-Villela, 2000) y *Urosaurus* (Wiens, 1993). La distancia filogenética fue estimada por el conteo de nodos entre pares de especies de la misma manera que para datos morfológicos. Para estos análisis se utilizaron las filogenias de datos morfológicos y moleculares de los géneros *Phrynosoma* (Hodges y Zamudio, 2004), *Sceloporus* (Flores-Villela *et al.*, 2000) y *Urosaurus* (Wiens, 1993) (Figuras 1, 2, y 3). La sobreposición del área geográfico fue calculada como la distancia geográfica que existe entre las áreas de distribución de pares de especies; buscando medir el número máximo de especies que pueden coexistir en ensambles locales a través de análisis de estas tres variables. Sólo se midió la distancia entre pares de especies y no se tuvo en cuenta el gradiente altitudinal en el análisis, ya que las especies tuvieron áreas altitudinales menores 1800 msnm.

La relación entre similitud morfológica y sobreposición geográfica puede mostrar tres escenarios: una relación positiva representaría que especies morfológicamente similares coexisten. Una relación inversa mostraría que la diferenciación morfológica promueve la coexistencia. Si no se encuentra relación, esto indicaría que las especies están ensambladas aleatoriamente con respecto a su morfología.

En grupos que muestran conservación filogenética de nicho, el grado de divergencia morfológica está correlacionada positivamente con la divergencia filogenética (Böhning-Gaese y Oberrath, 1999; Webb *et al.*, 2002). Una relación significativa entre filogenia y coexistencia (sobreposición geográfica) se presentaría, si la comunidad es ensamblada por procesos no aleatorios con respecto a patrones de divergencia ecomorfológica.

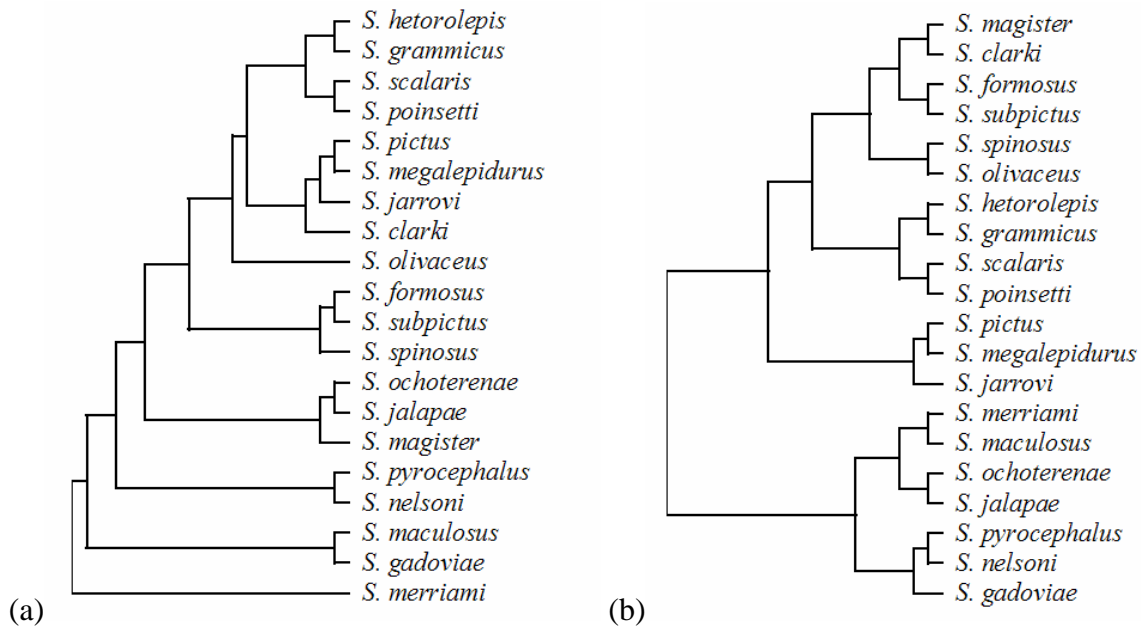


Figura 1. Filogenia de *Sceloporus* a) Morfológica (Wiens y Reeder 1997) b) Datos Moleculares (Flores-Villela *et al.*, 2000).

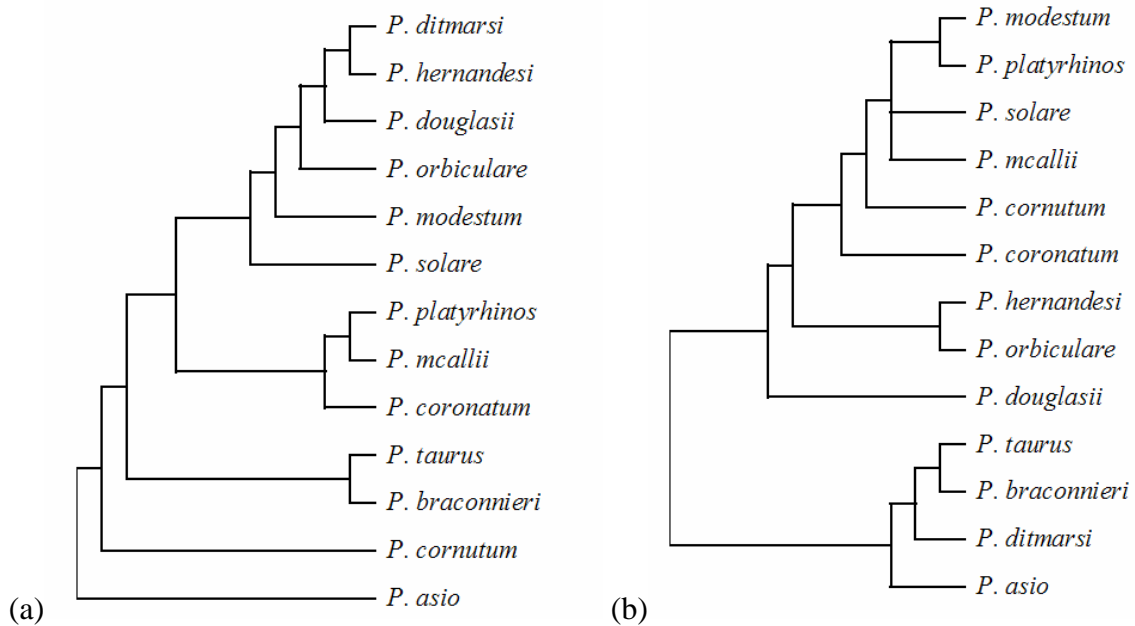


Figura 2. Filogenia de *Phrynosoma* a) Morfológica b) Datos Moleculares (Hodges y Zamudio, 2004).

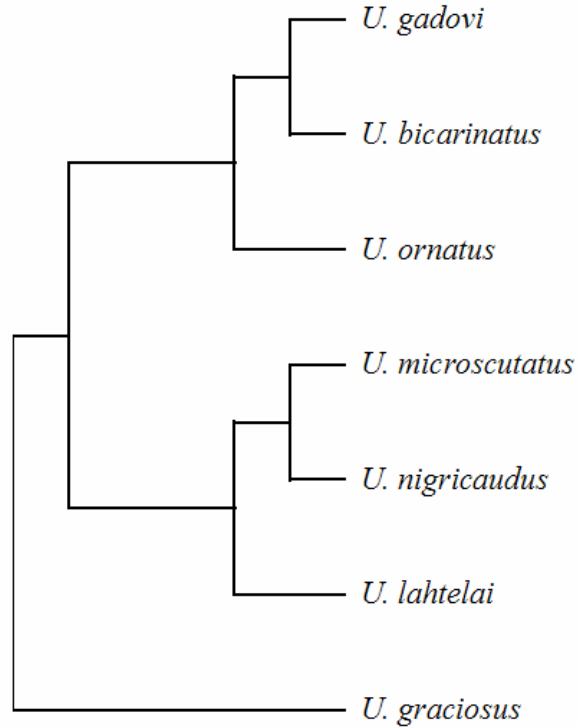


Figura 3. Filogenia de *Urosauru*.(Wiens, 1993).

**4.2.2 Patrones de coexistencia a través de métodos filogenéticos.** – Con las matrices de presencia y ausencia creadas con cuadros de  $0.2 \times 0.2$  grados para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se exploró la hipótesis de los patrones de coexistencia a nivel filogenético y los posibles mecanismos que llevan a la distribución observada en el valle. En este análisis se ejecutaron el programa de computo NONA (Goloboff, 1999), luego de crear la matriz de datos con el programa WinClada (Nixon, 1999-2002). La topología más parsimoniosa fue examinada a través de búsqueda heurística. Uno de los criterios más simples en sistemática es el llamado criterio de parsimonia de Fitch (Kitching, 1992), el cual opera sobre atributos de estados binarios (0 o 1). El atributo del estado (0 o 1) puede cambiar de 0 a 1 y viceversa. Este procedimiento permite encontrar el cladograma más parsimonioso. La dirección de los cambios puede ser determinada, a la vez que polarizada, con ayuda de los grupos externos. Con los grupos externos, se asume que tienen los estados ancestrales. Después de que la topología más parsimoniosa del árbol o árboles sea encontrada y enraizada, la organización más parsimoniosa de cambios de estados del atributo puede ser mapeada sobre el árbol por un proceso de optimización que asigna

atributos de estados de predecesores hipotéticos. Se consideró como grupo externo el hecho de que todas las especies (pool regional) estuvieron presentes en la comunidad hipotética.

**4.2.3 Análisis de correlación evolutiva: contrastes independientes (CI).** – Los datos de las especies individuales no pueden ser tomados como independientes, ya que las especies están interconectadas entre sí por ancestros comunes. Para analizar la existencia de correlaciones evolutivas se reemplaza el uso del dato de las especies individuales por una variable nueva denominada “contraste”. Los contrastes se calculan como diferencias en la variable entre pares de especies (actuales y/o ancestrales) en cada bifurcación de la filogenia. Si el número de especies en la filogenia es  $N$ , en total se generan  $(N-1)$  contrastes independientes (CI). Como los CI no comparten las mismas ramas de la filogenia, son muestras independientes del cambio evolutivo sobre dicha filogenia. En consecuencia, con esta metodología realmente se está poniendo a prueba la existencia de una “correlación evolutiva” en los cambios entre caracteres y puede estimarse la magnitud de dicha correlación y/o regresión (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992; Ricklefs y Starck, 1996). Los supuestos originales de los CI son: 1) La topología del árbol filogenético es “correcta” y dicotómica (cada evento de especiación produce 2 especies hijas) y, 2) el largo de las ramas en la filogenia es un buen estimador de la varianza esperada en la evolución de los caracteres (variables). En consecuencia, los contrastes pueden estandarizarse a media 0 y varianza 1, al dividirlos por el largo de las ramas involucradas en la comparación (Felsenstein, 1985). Cuando los contrastes han sido correctamente estandarizados, estos pueden ser utilizados para realizar las correlaciones o regresiones estadísticas usuales con sus áreas de confianza y predicción (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992; Garland e Ives, 2000).

Originalmente, los CI presuponen la existencia del Modelo Browniano (BM) como modelo evolutivo para los caracteres de interés. Bajo este modelo los cambios siguen un proceso azaroso con media de cambio esperada 0 y el largo de la rama como varianza. Este modelo simula a la evolución de los caracteres en ausencia de selección semejanado casos de deriva génica. Se utilizaron varias formas de estandarización de los datos: se consideró que

en todas las ramas las filogenias en estudio son iguales (largo = 1) (Constante), Métodos de Grafen (Grafen, 1989), Pagel (Pagel, 1992) y Grafen rho (Grafen, 1989).

**4.2.4 Evaluación de las características medidas de las especies con métodos comparados.** – Se utilizó el análisis de contrastes independientes (CI) para analizar la relación entre tamaño corporal (LHC), área de distribución, abundancia relativa (rara = 1, común = 2 y abundante = 3) y amplitud de hábitat (número de tipos de vegetación donde es encontrada la especie) de lagartijas del género *Sceloporus*, *Phrynosoma* y *Urosaurus*. Se buscó analizar la existencia de correlaciones evolutivas entre variables, las cuales fueron transformadas previamente con logaritmo base 10. Los CI originalmente se aplican a variables continuas aunque con modificaciones sus resultados pueden aproximarse a los obtenidos con variables discretas.

Se utilizó el programa de computo Mezquite como interfase para correr el programa PDA para el calculo de los CI. Las filogenias utilizadas para evaluar las características de las especies a través de métodos comparativos fueron la de *Sceloporus* (Flores-Villela *et al.*, 2000) (Figura 1), la de *Phrynosoma* (Hodges y Zamudio, 2004) (Figura 2) y la de *Urosaurus* (Wiens, 1993) (Figura 3).

#### 4.3 RESULTADOS

Se encontró una relación positiva entre la distancia filogenética y distancia geográfica entre las especies de *Urosaurus* (Cuadro 1), lo cual nos indica que las especies morfológicamente similares pueden coexistir, y por lo tanto se excluye el hecho de que especies morfológicamente similares no pueden coexistir, porque las interacciones competitivas son más intensas. Otro aspecto importante encontrado fue el hecho de que para las especies de *Sceloporus* y *Phrynosoma*, no se encontró relación entre las variables analizadas (Cuadro 1), lo cual puede explicarse porque posiblemente las especies están ensambladas por procesos aleatorios.

Se encontró que las especies similares pueden coexistir, además que las comunidades son estructuradas por procesos aleatorios independientes de las similitudes morfológicas y filogenéticas.

Cuadro 1. La prueba de Mantel para cuantificar la relación entre matrices que representan la distancia morfológica, filogenética y coexistencia geográfica de las especies.

	<i>r</i>	<i>P</i>
<b><i>Sceloporus</i></b>		
Distancia Filogenética-Distancia geográfica	0.008	0.463
Similitud Morfológica-Distancia geográfica	0.127	0.063
<b><i>Urosaurus</i></b>		
Distancia Filogenética-Distancia geográfica	0.473	0.044*
<b><i>Phrynosoma</i></b>		
Distancia Filogenética-Distancia geográfica	0.032	0.363
Similitud Morfológica-Distancia geográfica	-0.17	0.08

El análisis dio como resultado 20 árboles parsimoniosos, con 27 pasos y con un índice de retención de 75 y un índice de consistencia de 44. Los árboles podían ser colapsados en un árbol de consenso a través de diferentes metodologías, pero esto llevaría a pérdida de información (Ribichich, 2005). Por esto se presenta sólo un árbol y a través de él se explican los posibles escenarios que se generarían a través de su análisis (Figura 4).

El índice de retención de Farris (1989), mide el porcentaje de semejanzas novedosas que pueden ser atribuibles a un inmediato origen común (Ribichich, 2005). Por estos paralelismos y reversiones se pueden generar valores bajos en el índice de retención. En ecología de comunidades este índice de retención podría ser utilizado como medida para establecer qué tipo de proceso tuvo efecto en la organización de la comunidad. Y un índice de retención bajo indicaría que procesos aleatorios influyen en la organización del ensamble (Ribichich, 2005).

La figura 4, ilustra la interpretación de uno de los árboles más parsimoniosos y de cómo la composición de las especies cambia a través de su ensamble y los mecanismos que

podieron dar origen a esa composición. En el primer caso vemos como el pool de especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se reduce excluyendo a la especie *S. jalapae* por ser encontrada en todas los ensambles analizados. Una sinapomorfía de presencia se observa para el nodo 11, el cual puede ser explicado por el hecho de que esas especies que están en ese cuadro, tienen requerimientos específicos de hábitat y se mantiene en la comunidad por procesos de fuente-sumidero. Dentro de este nodo se presenta en la especie *P. bordai*, con una autopomorfía de ausencia, lo cual es interpretado como que esta especie tiene limitaciones a la dispersión o el hecho de no encontrarla en el nodo 11, se deba a la exclusión por competencia. Esta interpretación se hizo con base en lo propuesto por Ribichich (2005).



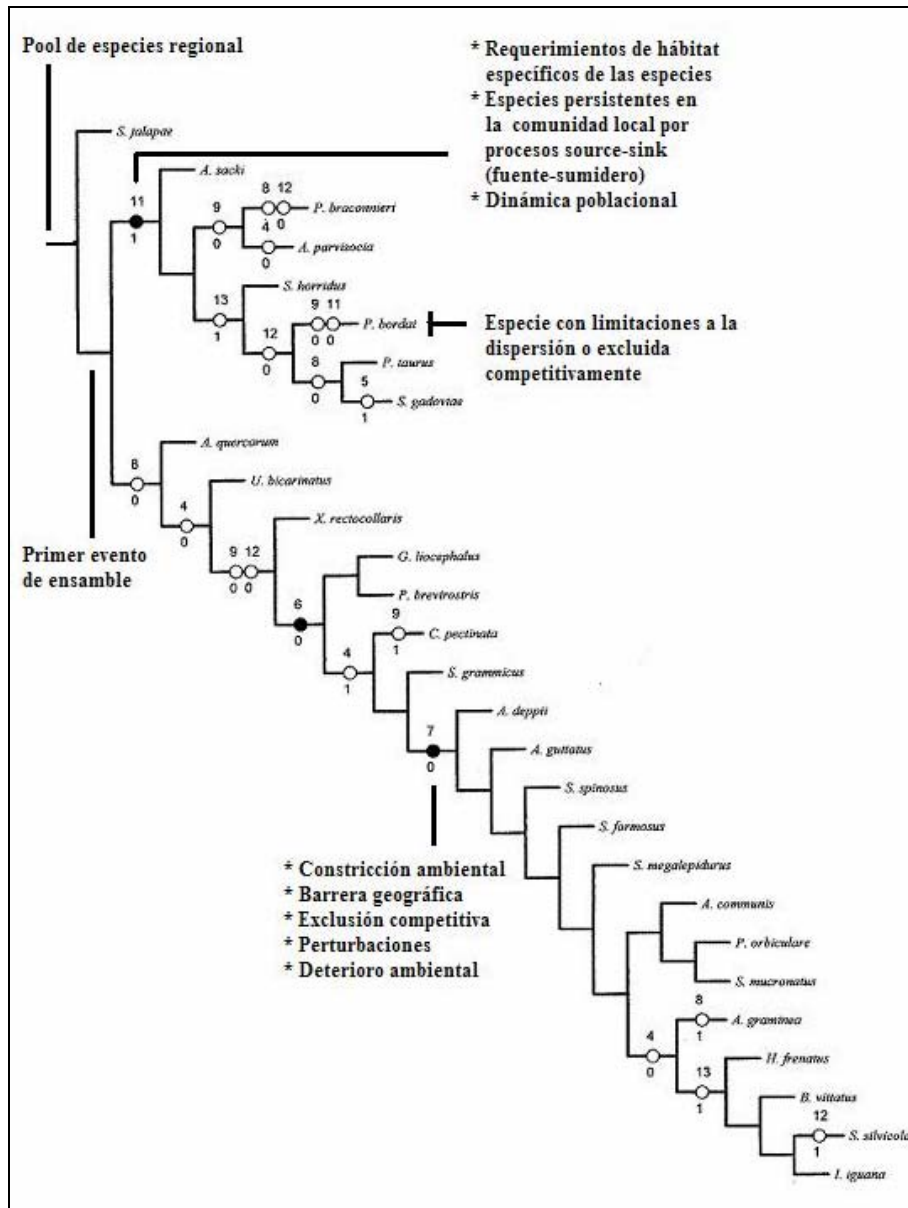


Figura 4. La topología de uno de los árboles más parsimoniosos en el cual se explica la relaciones de ensamblaje de las especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Para el caso del nodo 7 en el que se encuentra la localidad de Zapotitlán de las Salinas, vemos que la sinapomorfía de ausencia (Figura 4). La interpretación de la ausencia de estas especies en este cuadro se debe a que existe una barrera geográfica que limita el flujo de especies de otros cuadros con mayor riqueza de especies como es el caso de Tehuacán; una restricción ambiental que impide fisiológicamente que estas especies puedan establecerse con éxito en esta región o el deterioro ambiental que posiblemente haya

llevado a la pérdida de estas especies de la zona y por último el escenario de exclusión por competencia que se nombra, pero que no tiene cabida por los análisis previos que se han desarrollado durante este estudio.

La evaluación de la adecuada transformación de las longitudes de las ramas para cada una de las variables analizadas mostró que los valores de la estandarización cambiaron con los métodos de transformación utilizados y la especie analizada (cuadro 2). Para las especies de *Urosaurus* la estandarización de la longitud de la rama constante fue la que dio mejores resultados. Cuando se estandarizó con el método de Grafen rho (Grafen, 1989) y con el método de Pagel (Pagel, 1992), sólo fueron significativos para las variables área de distribución y amplitud del hábitat, lo cual refleja que las estandarizaciones no ajustaron todas las variables (cuadro 2). Los análisis se realizaron con las variables y métodos que fueron adecuadamente estandarizadas.

Para las especies de *Sceloporus* la mejor estandarización fue dada con el método de Grafen rho. Para la variable abundancia relativa ésta no pudo ser estandarizada con los métodos de Grafen rho, Pagel y longitud de las ramas constante (Cuadro 3). En el caso de la variable tamaño corporal tampoco pudo ser estandarizado con los métodos de Grafen rho y Pagel.

Cuadro 2. La significancia de las estandarizaciones de la longitud de las ramas con los distintos métodos para los datos de *Urosaurus*.

Método largo de rama	Variable	$r^2$	$F$	$P$
Constante	Área de distribución	0.12	2.33	0.07
	Tamaño corporal (LHC)	0.02	0.39	0.26
	Abundancia relativa	0.01	0.227	0.31
	Amplitud de hábitat	0.004	0.08	0.38
Grafen (1989) rho	Área de distribución	0.33	8.45	<b>0.004</b>
	Tamaño corporal (LHC)	0.06	1.23	0.14
	Abundancia relativa	0.19	4.01	<b>0.03</b>
	Amplitud de hábitat	0.19	4.02	<b>0.03</b>
Pagel (1992)	Área de distribución	0.25	5.79	<b>0.01</b>
	Tamaño corporal (LHC)	0.018	0.32	0.28
	Abundancia relativa	0.12	2.51	0.06
	Amplitud de hábitat	0.11	2.14	0.08

Cuadro 3. La significancia de las estandarizaciones de la longitud de las ramas con los distintos métodos para los datos de *Sceloporus*.

Método largo de rama	Variable	$r^2$	$F$	$P$
Constante	Área de distribución	0.09	1.03	0.16
	Tamaño corporal (LHC)	0.04	0.43	0.26
	Abundancia relativa	0.29	4.18	<b>0.03</b>
	Amplitud de hábitat	0.01	0.1	0.37
Grafen (1989)	Área de distribución	0.17	2.17	0.08
	Tamaño corporal (LHC)	0.32	4.71	<b>0.02</b>
	Abundancia relativa	0.35	5.51	<b>0.02</b>
	Amplitud de hábitat	0.07	0.79	0.19
Pagel (1992)	Área distribución	0.17	2.13	0.08
	Tamaño corporal (LHC)	0.29	4.11	<b>0.03</b>
	Abundancia relativa	0.33	4.94	<b>0.02</b>
	Amplitud de hábitat	0.02	0.24	0.31
Grafen (1989) rho	Área de distribución	0.03	0.4	0.26
	Tamaño corporal (LHC)	0.03	0.33	0.28
	Abundancia relativa	0.19	2.48	0.07
	Amplitud de hábitat	0.01	0.18	0.33

Para las especies de *Phrynosoma* no hubo un único método que estandarizara adecuadamente las longitudes de las ramas (Cuadro 4). Con el método de longitud de ramas constante y el método de Pagel, se presentaron valores significativos de estandarización para la amplitud de hábitat y el área de distribución respectivamente. El método de Grafen fue significativo para el área de distribución y amplitud de hábitat.

Cuadro 4. La significancia de las estandarizaciones de la longitud de las ramas con los distintos métodos para los datos de *Phrynosoma*.

Método largo de rama	Variable	$r^2$	$F$	$P$
Constante	Área de distribución	0.24	1.27	0.16
	Tamaño corporal (LHC)	0.004	0.004	0.47
	Abundancia relativa	0.006	0.027	0.43
	Amplitud de hábitat	0.67	8.38	<b>0.02</b>
Grafen (1989)	Área de distribución	0.65	7.51	<b>0.02</b>
	Tamaño corporal (LHC)	0.1	0.48	0.26
	Abundancia relativa	0.05	0.21	0.33
	Amplitud de hábitat	0.66	8.1	<b>0.02</b>
Pagel (1992)	Área de distribución	0.73	10.84	<b>0.01</b>
	Tamaño corporal (LHC)	0.05	0.23	0.32
	Abundancia relativa	0.002	0.01	0.46
	Amplitud de hábitat	0.46	3.46	0.06

Los contrastes independientes revelaron algunos patrones cuando se evaluaron variables ecológicas a través de la filogenia. Para el caso de *Phrynosoma* se observó una correlación negativa y significativa entre el tamaño corporal y la abundancia (Cuadro 5). Para el caso de *Sceloporus* se tuvo una correlación positiva y significativa entre el área de distribución y la amplitud de hábitat. Respecto a las otras variables ninguna tuvo relevancia en los análisis de contrastes independientes.

Cuadro 5. Relaciones entre los contrastes independientes estandarizados de las variables ecológicas para cada uno de los géneros.

<b>VARIABLE</b>	<b>r</b>	<b>P</b>	<b>g.l</b>
<b>Phrynosoma</b>			
Tamaño corporal (LHC)-Área de distribución	-0.28	0.34	12
Tamaño corporal (LHC)-Abundancia relativa	-0.69	0.01*	12
Tamaño corporal (LHC)-Amplitud de hábitat	-0.34	0.25	12
Abundancia relativa-Área de distribución	0.47	0.11	12
Abundancia relativa-Amplitud de hábitat	0.14	0.87	12
Área de distribución-Amplitud de hábitat	0.24	0.43	12
<b>Sceloporus</b>			
Tamaño corporal (LHC)-Área de distribución	0.3	0.21	19
Tamaño corporal (LHC)-Abundancia relativa	0.1	0.65	19
Tamaño corporal (LHC)-Amplitud de hábitat	0.23	0.33	19
Abundancia relativa-Área de distribución	0.21	0.37	19
Abundancia relativa-Amplitud de hábitat	0.13	0.56	19
Área de distribución-Amplitud de hábitat	0.67	0.001**	19
<b>Urosaurus</b>			
Tamaño corporal (LHC)-Área de distribución	0.14	0.76	6
Tamaño corporal (LHC)-Abundancia relativa	-0.1	0.8	6
Tamaño corporal (LHC)-Amplitud de hábitat	-0.46	0.35	6
Abundancia relativa-Área de distribución	-0.31	0.52	6
Abundancia relativa-Amplitud de hábitat	0.22	0.65	6
Área de distribución-Amplitud de hábitat	0.13	0.46	6

#### 4.4 DISCUSIÓN

Lo planteado en este estudio fue evaluar si las interacciones de las especies, y más precisamente la competencia, llevaban a patrones complementarios en las distribuciones de las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México. Winston (1995), evaluó a través de modelos nulos, si las especies morfológicamente y filogenéticamente similares de un ensamble de peces podría coexistir más de lo que se obtendría por azar. Él encontró una asociación negativa entre estas variables. Peres-Neto (2004), plantea que el hecho de que Winston (1995), no hubiera encontrado asociación, se debió a que el área muestreada era demasiado grande y con alta variabilidad topográfica, lo cual aumentó los valores de beta diversidad y esto afectó los resultados de los modelos nulos utilizados.

Taylor (1997), evaluando también ensambles de peces, encontró que la competencia a nivel local no era la responsable de la composición a nivel regional y por lo tanto la distribución de las especies no era complementaria. A esta misma conclusión llegó Peres-Neto (2004), al evaluar un ensamble de peces en Brasil encontrando que las interacciones no juegan un papel en determinar la composición de peces a nivel regional. Él enfatizó sobre la necesidad de realizar estudios a diferentes escalas a fin de determinar cuáles son los mecanismos que están determinando la composición de especies a nivel regional. Estos resultados confirman lo encontrado en este trabajo al evaluar si las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México, tienen patrones complementarios en la distribución, debida a factores históricos o ecológicos donde las interacciones interespecíficas no juegan un papel importante en determinar la composición de especies a nivel regional.

Los resultados presentados en este estudio a través de análisis de parsimonia constituyen una metodología alternativa para poder entender los patrones observados en la distribución de las especies en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Las exploraciones del ensamble de comunidades a través de análisis de parsimonia constituyen una herramienta muy valiosa con la que cuentan los ecólogos de comunidades (Ribichich, 2005). La objetividad de la metodológica así como los criterios sólidos que tiene esta metodología, la hace todavía más interesante para la evaluación de comunidades.

La metodología cladística de la organización de unidades a través de un origen y caracterizados por atributos comparables; así como su visión filosófica de que toda similitud de sus unidades se debe a un ancestro común o monofilia, hacen de ésta una forma valiosa en el análisis de comunidades. Muy pocos son los estudios que han utilizado esta metodología como la explicación mas parsimoniosa del ensamble de sus comunidades (Ribichich, 2005).

Brown (1995), encontró una negativa relación entre el tamaño corporal y la abundancia local. Él planteo que las especies de tamaños corporales pequeños siempre son especialistas de hábitat y tienden a explotar eficientemente los ambientes; por lo cual tienen

altas abundancias. Se ha observado que cuando existe la combinación de características como tamaño corporal grande e área de distribución pequeño estas especies son caracterizadas por ser especies vulnerables y buenas candidatas para ser extintas localmente, debido a que necesitan ámbitos domésticos amplios para poder mantener poblaciones viables.(Brown y Maurer, 1987). En este estudio, para lagartijas de zonas áridas y semiáridas no se encontró relación entre estas dos variables.

Una serie de problemas pueden surgir cuando se analizan variables como rango de distribución y tamaño corporal con diferentes metodologías. Gaston (1996), plantea que la escala de resolución para el cálculo de las áreas de distribución en muchos trabajos tiene problemas. En el presente estudio se utilizó cuadrículas de  $0.5 \times 0.5$  grados para calcular las áreas de distribución de las especies y posiblemente la falta de datos pudo llevar a que se subestimara el área de distribución de las especies analizadas. Un segundo problema puede surgir con los datos de abundancia local y amplitud de hábitat, los cuales pueden tener baja resolución. Nuevamente los submuestreos pueden llevar a errores respecto a la amplitud de hábitat y cómo se está midiendo la abundancia relativa de las especies. Además esta última característica puede cambiar a lo largo del área de distribución de la especie. Adicionalmente, muchos de los datos suministrados por CONABIO tienen un sesgo y es el hecho de que las bases de datos construidas de datos de museo tienen un sesgo a ser especímenes recolectados a lo largo de las carreteras.

A pesar de que los resultados pueden ser vistos con precaución, se considera que los análisis realizados son importantes para poder establecer cuáles variables ecológicas son importantes para las lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México, ya que no existen trabajos que intenten explicar los patrones de estructuración de estas especies en estos ambientes.

Los resultados encontrados a través de métodos filogenéticos son consistentes con la evaluación de variables ecológicas para otros grupos. Murray *et al.* (1998) encontraron en anuros de Australia una relación entre la abundancia y el área de distribución. Ellos sugieren que las especies ocupan más hábitat cuando sus abundancias son altas, y por lo

tanto la abundancia tiene un fuerte efecto sobre el área de distribución. Además sugieren que las especies abundantes tienen una gran amplitud de nicho por lo tanto pueden usar los recursos abundantes a lo largo de su área de distribución.

#### **4.5 CONCLUSIONES**

Al evaluar si las interacciones ecológicas llevaban a patrones complementarios en las distribuciones de las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas se encontró que especies morfológicamente similares coexisten y que la conformación de las comunidades se debía posiblemente a procesos aleatorios o históricos.

A través de métodos comparativos se encontró una relación negativa entre el tamaño corporal y abundancia en *Phrynosoma* y para *Sceloporus* una correlación positiva entre área de distribución y la amplitud de hábitat.

Un análisis de parsimonia aplicado para evaluar los mecanismos que pudieron influir en la estructuración de las comunidades de lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán mostró que limitaciones a la dispersión o deterioro ambiental son posiblemente los factores que están determinando la composición de lagartijas del valle

#### **4.6 LITERATURA CITADA**

- BÖHNING-GAESE, K. Y R. OBERRATH. 1999. Phylogenetic effects on morphological, life-history, behavioural and ecological traits of birds. *Evolutionary Ecology Research* 1:347–64.
- BROOKS, D. R. Y D. A. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology.* The University of Chicago Press.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology.* University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J. H. Y B. A. MAURER. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *American Naturalist* 130:1-17.



- BROWN, J. H. Y D. W. DAVIDSON. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196:880-882.
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5:417-419.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- FLORES-VILLELA, O., K. M. KJER, M. BENABIB Y J. W. SITES. 2000. Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of basal groups of the lizards genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Systematic Biology* 49:713-739.
- GARLAND, T. JR., Y A. R. IVES. 2000. Using the past to predict the present: Confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist* 155:346-364.
- GARLAND, T., P. H. HARVEY, Y A. R. IVES. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.
- GASTON, K. J. 1996 Species range size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 11:197-201.
- GOLOBOFF, P. A. 1999. NONA software, ver 2. Publ. by the author, Tucumán.
- GRAFEN, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 326:119-157.
- GRANDCOLAS, P. 1998. Phylogenetic analysis and the study of community structure. *Oikos* 82:397-400.
- HARVEY, P. H. 1996. Phylogenies for ecologists. *Journal of Animal Ecology* 65:255-263.
- HARVEY, P. H. Y M. D. PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press.
- HE, F., K. J. GASTON, E. F. CONNOR, Y D. S. SRIVASTAVA. 2005. The local-regional relationship: Immigration extinction, and scale. *Ecology* 86:360-365.
- HODGES, W. L. Y K. R. ZAMUDIO. 2004. Horned lizards (Phrynosoma) phylogeny inferred from mitochondrial genes and morphological characters: understanding conflicts using multiple approaches. *Molecular Phylogenetics and Evolutions* 31:961-971.
- KITCHING, J. L. 1992. Tree-building techniques. Pp 44-71. En: P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R.W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams, (Eds.).

- Cladistics: a practical course in systematics. The systematics Association, Clarendon Press.
- LEGENDRE, P. Y L. LEGENDRE. 1998. Numerical ecology. Second English edition. Elsevier, Amsterdam.
- LOSOS, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77:1344-54.
- MAYDEN R. L. 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Systematic Zoology* 37:329-355.
- MURRAY B. R., C. R. FONSECA, M. WESTOBY. 1998. The macroecology of Australian frog. *Journal of Animal Ecology* 67:567-579.
- NIXON, K. C. 1999-2002. WinClada software, ver 1.00.08. Publication by the author, Ithaca.
- PAGEL, M. D. 1992. A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biological* 156:431-442.
- PERES-NETO, P. R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species. *Oecologia* 140:352-360.
- PYRON, M. 1999. Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography* 26:549-558.
- RIBICHICH, A. M. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28:88-98.
- RICKLEFS, R. E. Y J. M. STARCK. 1996. Applications of phylogenetically independent contrasts: a mixed progress report. *Oikos* 77:167-172.
- SILVERTOWN, J., M. E. DODD Y D. J. G. GOWING. 2001. Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. *Journal of Ecology* 89:428-35.
- TAYLOR, C. M. 1997. Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pool volume and spatial position. *Oecologia* 110:560-566.
- WEBB, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156:145-55.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. PEEK Y M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-

505. WESTOBY, M. 1998. The relationship between local and regional diversity: comment. *Ecology* 79:1825-1827.
- WIENS, J. J. 1993. Phylogenetic systematics of the tree lizards (genus *Urosaurus*). *Herpetologica* 49:399-420.
- WIENS J. J. Y T.W. REEDER 1997. Phylogeny of the spiny lizard (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11: 1-101.
- WILEY, E. O. Y R. L. MAYDEN. 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72:596-635.
- WINSTON, M. R. 1995. Cooccurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist* 145:527-45.

## **CAPÍTULO V**

### **DISCUSIÓN GENERAL**

Modelos como los propuestos por Tilman (1994), sobre la disyuntiva entre colonización-habilidad competitiva o lo propuesto por Hubbell (2001) en sus modelos neutrales, son posiblemente las explicaciones más sólidas que se están teniendo en cuenta para explicar la coexistencia de las especies en las comunidades en los últimos años, pero estos análisis son difíciles de aplicar en lagartijas debido a la dificultad de medir tasas de colonización y habilidad competitiva en el primer modelo y porque el segundo modelo asume que la estructuración es por azar y las especies tienen igual adecuación.

Los resultados de coexistencia de especies muestran que diferentes procesos están estructurando la comunidad de lagartijas en Zapotitlán y del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los resultados excluyen a la competencia como el factor más importante en la estructuración de la comunidad en estudio. Esto fue encontrado al evaluar los tamaños corporales y patrones de coexistencia, donde el tamaño corporal no es una limitante para la coexistencia de las especies; ya que especies similares podrían coexistir con mayor frecuencia de lo que se podría esperar por azar. Este mismo patrón fue encontrado a través de los análisis filogenéticos con las pruebas de Mantel. Una explicación más plausible puede ser que la dispersión o limitaciones a la dispersión (ej. barreras geográficas o factores físicos debidos a alteraciones antrópicas) estén jugando un papel muy importante en la estructuración de la comunidad de lagartijas en estas zonas.

Los subconjuntos anidados son útiles en los análisis de patrones regionales de composición de comunidades (Patterson y Atmar, 1986). A través de ellos se pueden identificar especies sensibles a pérdida de hábitat y por lo tanto en peligro de desaparecer de la comunidad de análisis. Además se pueden identificar especies cuya coocurrencia está fuertemente relacionada con la presencia de otras especies. También se puede utilizar para identificar especies “idiosincrásicas” cuya distribución única puede ser debida a factores biogeográficos que limitan su distribución.

Las especies idiosincrásicas y anidadas tienden a diferir en sus características ecológicas porque generalmente las especies idiosincrásicas poseen tolerancia ambiental amplia y buena capacidad de dispersión. Mientras las especies anidadas son todo lo contrario; malas dispersoras y con baja tolerancia ambiental. Al parecer, las especies idiosincrásicas se distribuyen aleatoriamente a través del paisaje y probablemente puedan colonizar otros ambientes de forma oportunística. Posiblemente entre estas especies se esté presentando un balance entre habilidad competitiva y capacidad de dispersión que hace que estas especies estén presentes en las comunidades del valle de Tehuacán-Cuicatlán.

La relación entre las características medidas de las especies de lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México con metodologías tradicionales de regresiones de mínimos cuadrados, mostró que algunos patrones emergieron en estos análisis. La relación positiva entre la abundancia y el área de distribución fue encontrada entre las especies, patrones similares fueron encontrados por Gaston *et al.* (1997) y por Murray *et al.* (1998). Se esperaría que especies con estas características pudieran estar con mayor frecuencia en las comunidades, para el caso de las zonas áridas y semiáridas analizadas se observa que las áreas de distribución de las especies son pequeñas y por ese motivo el alto recambio de especies entre las regiones.

Los métodos filogenéticos a través de contrastes independientes también revelaron algunos patrones cuando se evaluaron diferentes variables a través de la filogenia. Para el caso de *Phrynosoma* se observó una correlación negativa y significativa entre el tamaño corporal y la abundancia, estas características hacen que muchas de estas especies sean vulnerables en muchas de las comunidades. Mientras para el caso de *Sceloporus* se tuvo una correlación positiva y significativa entre el área de distribución y la amplitud de hábitat.

Modelos espaciales como los presentados aquí pueden ser usados para investigar hipótesis de relaciones entre variables climáticas y geográficas y variables respuesta como la riqueza de especies. La hipótesis de productividad es la que mejor explica la relación entre alfa diversidad y recambio de especies a través de los modelos de mínimos cuadrados,

autoregresivo condicional y autoregresivo simultaneo principalmente; porque se observa a variables como temperatura, precipitación y Promedio anual actual de evapotranspiración. que tienen un impacto considerable en la riqueza y recambio de especies en las zonas áridas y semiáridas analizadas. Hay que recordar que la disponibilidad de energía está muy ligada a la hipótesis de productividad, ya que se ha observado una relación directa entre la disponibilidad de energía y productividad primaria. Estos mismos resultados fueron encontrados por Tognelli y Kelt (2004) al evaluar estos tres modelos con la riqueza de especies de mamíferos en Sudamérica.

También se ha visto que la humedad y la temperatura regulan los patrones de actividad de muchas especies de lagartijas (Nicholson *et al.*, 2005) y las condiciones de microclima de muchos nidos (Bustard, 1969). Además la productividad está asociada con cobertura vegetal (Churkina y Running, 1998.) y a su vez con la producción de recursos como artrópodos para las lagartijas, lo cual favorece la alta diversidad de especies.

El papel de los procesos locales y regionales cambia entre regiones y comunidades (Huston, 1999). Entender los mecanismos que llevan a los patrones regionales y locales en la distribución y abundancia en las especies es difícil debido a que son muchos los factores que pueden estar actuando para la obtención de este patrón, como la historia de los sitios, las perturbaciones, la dominancia y la dispersión; las cuales pueden estar actuando en múltiples y diferentes escalas en espacio y tiempo (Loreau y Mouquet, 1999).

Los resultados de la relación local-regional para las zonas áridas y semiáridas analizadas sugieren que los procesos regionales tienen un fuerte efecto sobre el número de especies que ocurren localmente, como ha sido propuesto por una gran cantidad de estudios. A pesar de las críticas surgidas a esta metodología de que se podía inferir cualquier tipo de respuesta acerca de control de la diversidad regional sobre la local (Hillebrand, 2005).

La interpretación filogenética de uno de los árboles más parsimoniosos y de cómo la composición de las especies cambia a través de su ensamble y los mecanismos que

podieron dar origen a esa composición, nos muestra que limitaciones a la dispersión, deterioro ambiental o procesos fuente-sumidero son las explicaciones más parsimoniosas a la estructuración del ensamble de lagartijas en Zapotitlán de las Salinas. Posiblemente esta sea la conclusión más importante de análisis a nivel local-regional.

La combinación de diferentes metodologías desde modelos nulos, regresiones con métodos autorregresivos como las CAR y SAR, así como metodologías que incorporen información filogenética de los grupos disponibles, igualmente la evaluación a diferentes escalas de análisis, puede dar mejor claridad de cuáles procesos están actuando en la estructuración de ensambles analizados.

## **5.1 LITERATURA CITADA**

- BUSTARD, H. R. 1969. The micro-environment of a natural lizards nest. *Copeia* 1969:536-539.
- CHURKINA, G. Y S. W. RUNNING. 1998. Contrasting Climatic Controls on the Estimated Productivity of Global Terrestrial Biomes. *Ecosystems* 1:206–215.
- GASTON, K. J., T. M. BLACKBURN Y J. H. LAWTON. 1997. Interspecific abundance-range size relationship: an appraisal of mechanisms. *Journal Animal Ecology* 66:579-601.
- HILLEBRAND, H. 2005. Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. *Oikos* 110:195-198.
- HUBBELL, S. P. 2001. *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- HUSTON, M. 1999. Local process and regional patters: appropriate scale for understanding variation in the diversity of plans and animals. *Oikos* 86:393-401.
- LOREAU, M. Y N. MOUQUET. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist* 154:427-440.
- MURRAY, B. R., C. R. FONSECA Y M. WESTOBY. 1998. The macroecology of Autralian frog. *Journal of Animal Ecology* 67:567-579.
- NICHOLSON, K. L. S. M. TORRENCE, D. M. GHIOCA, J. BHATTACHARJEE, A. E. ANDREI, J. OWEN, N. A. RADKE Y G. PERRY. 2005. The influence of temperature and humidity

on activity patterns of the lizards *Anolis stratulus* and *Ameiva exsul* in the British Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science* 41:870-873.

PATTERSON, B. D. Y W. ATMAR. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnaean Society* 28:65-82.

TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75:2-16.

TOGNETTI, M. F. Y D. A. KELT. 2004. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* 27:427-436.



Anexo 1. Listado de especies y tamaño corporal de las lagartijas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán obtenido de diferentes fuentes bibliográficas. Los valores dentro de las columnas se refieren a tamaño corporal promedio de las especies (SVL en milímetros) en cada uno de los sitios. La ubicación de los sitios puede verse en la figura 1 del capítulo 2. Esta información fue usada para evaluar si había variación de los tamaños corporales de las especies en el valle a través de modelos nullos.

<b>Especie</b>	<b>Sitio 3</b>	<b>Sitio 5</b>	<b>Sitio 6</b>	<b>Sitio 7</b>	<b>Sitio 8</b>	<b>Sitio 10</b>	<b>Sitio 11</b>	<b>Sitio 12</b>
<i>Abronia graminea</i>				90				
<i>Anolis quercorum</i>	38	38	38		38		38	
<i>Basiliscus vittatus</i>								172
<i>Aspidoscelis communis</i>	120							
<i>Aspidoscelis deppii</i>	90							
<i>Aspidoscelis guttatus</i>	90							
<i>Aspidoscelis parvisocia</i>			51	51		51	51	
<i>Aspidoscelis sacki</i>	100	100	100	100	100	100	100	
<i>Ctenosaura pectinata</i>	353		353		353			
<i>Plestiodon brevirostris</i>			50					
<i>Gerrhonotus liocephalus</i>			112					
<i>Hemidactylus frenatus</i>								46
<i>Iguana iguana</i>								400
<i>Phrynosoma braconnieri</i>	63	63	63			63		
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	97							
<i>Phrynosoma taurus</i>	71	71	71		71	71		71
<i>Phyllodactylus bordai</i>	58	58	58	58				58
<i>Sceloporus formosus</i>	80							
<i>Sceloporus gadoviae</i>	55	55	55		55	55		55
<i>Sceloporus grammicus</i>	49		49					
<i>Sceloporus horridus</i>	103	103	103	103	103	103	103	103
<i>Sceloporus jalapae</i>	50	50	50	50	50		50	
<i>Sceloporus megalepidurus</i>	50							
<i>Sceloporus mucronatus</i>	101							
<i>Sceloporus spinosus</i>	105							
<i>Scincella silvicola</i>							41	41
<i>Urosaurus bicarinatus</i>			45		45		45	
<i>Xenosaurus rectocollaris</i>		100	100					

Anexo 2. Listado de especies del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su distribución en cada uno de los sitios. La ubicación de los sitios puede verse en la figura 1 del capítulo 2. Este listado fue utilizado para evaluar los patrones de coexistencia de las especies del valle a través de modelos nulos.

<b>Especie</b>	<b>Sitio 3</b>	<b>Sitio 5</b>	<b>Sitio 6</b>	<b>Sitio 7</b>	<b>Sitio 8</b>	<b>Sitio 10</b>	<b>Sitio 11</b>	<b>Sitio 12</b>
<i>Abronia graminea</i>				1				
<i>Anolis quercorum</i>	1	1	1		1		1	
<i>Basiliscus vittatus</i>								1
<i>Aspidoscelis communis</i>	1							
<i>Aspidoscelis deppii</i>	1							
<i>Aspidoscelis guttatus</i>	1							
<i>Aspidoscelis parvisocia</i>			1	1		1	1	
<i>Aspidoscelis sacki</i>	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Ctenosaura pectinata</i>	1		1		1			
<i>Plestiodon brevirostris</i>			1					
<i>Gerrhonotus liocephalus</i>			1					
<i>Hemidactylus frenatus</i>								1
<i>Iguana iguana</i>								1
<i>Phrynosoma braconnieri</i>	1	1	1			1		
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	1							
<i>Phrynosoma taurus</i>	1	1	1		1	1		1
<i>Phyllodactylus bordai</i>	1	1	1	1				1
<i>Sceloporus formosus</i>	1							
<i>Sceloporus gadoviae</i>	1	1	1		1	1		1
<i>Sceloporus grammicus</i>	1		1					
<i>Sceloporus horridus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sceloporus jalapae</i>	1	1	1	1	1		1	
<i>Sceloporus megalepidurus</i>	1							
<i>Sceloporus mucronatus</i>	1							
<i>Sceloporus spinosus</i>	1							
<i>Scincella silvicola</i>							1	1
<i>Urosaurus bicarinatus</i>			1		1		1	
<i>Xenosaurus rectocollaris</i>		1	1					

### Anexo 3. Lista de claves de proyectos y responsables que proveyeron información en esta consulta de lagartijas de zonas áridas y semiáridas de México

**Responsable del proyecto CONABIO: A 14**

*Formación de una base de datos y elaboración de un atlas de la herpetofauna de México*  
181

Número de registros aportados por el proyecto: 6000

Dr. Oscar Flores Villela

Curador de la colección de anfibios y reptiles

Museo de Zoología "Alfonso L Herrera"

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-399, Coyoacán

México, DF, 04510, México

Tel: 5622 4945 Fax: 5622 4828

91(8)376 2813

e-mail: ofv@hp.fciencias.unam.mx

Año: 1998

**Responsable del proyecto CONABIO: A 27**

*Herpetofauna del Estado de Veracruz*

Número de registros aportados por el proyecto: 16

*Xenosaurus (Squamata):*

Dr. Oscar Flores Villela

Curador de la colección de anfibios y reptiles

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-399, Coyoacán

México, DF, 04510, México

Tel: 5622 4945 Fax: 5622 4828

e-mail: ofv@hp.fciencias.unam.mx

Año: 1998

**Responsable del proyecto CONABIO: B 99**

*Anfibios y reptiles del estado de Nuevo León*

Número de registros aportados por el proyecto: 221

Biól. David Lazcano Villarreal

Jefe del Laboratorio de Herpetología

105

Laboratorio de Herpetología

Departamento de Zoología de Vertebrados

Facultad de Ciencias Biológicas

Universidad Autónoma de Nuevo León

Pedro de Alba y Manuel L Barragán Ciudad

Universitaria,

San Nicolás de los Garza, NL, 66450, México

Tel: 91(8)352 3906, 91(8)376 4025 Tel/Fax: 91(8)376 2813

Fax: 91(8)352 4245

e-mail: dlazcano@ccr.dsi.uanl.mx

Año: 1997

*de Tehuacán-Cuicatlán*

**Responsable del proyecto CONABIO: G 15**

65

*Límites de especies dentro del género Gerrhonotus (Sauria: Anguidae)*

Número de registros aportados por el proyecto: 20

M en C. Fernando Mendoza Quijano

Museo de Zoología "Alfonso L Herrera"

Departamento de Biología

Blvd

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-399, Coyoacán

México, DF, 04510, México

(789) 6 0648

**Responsable del proyecto CONABIO: H 104**

*Anfibios y reptiles del estado de Tamaulipas,*

Número de registros aportados por el proyecto:

Biól. David Lazcano Villarreal

Jefe del Laboratorio de Herpetología

Laboratorio de Herpetología

Departamento de Zoología de Vertebrados

Facultad de Ciencias Biológicas

Universidad Autónoma de Nuevo León

Pedro de Alba y Manuel L Barragán Ciudad

Universitaria,

San Nicolás de los Garza, NL, 66450, México

Tel: 91(8)352 3906, 91(8)376 4025 Tel/Fax:

Fax: 91(8)352 4245

e-mail: dlazcano@ccr.dsi.uanl.mx

Año: 1999

**Responsable del proyecto CONABIO: H 245**

*Sistemática y biogeografía del género*

*xenosauridae)*

Número de registros aportados por el proyecto: 7

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

Museo de Zoología "Alfonso L Herrera"

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-399, Coyoacán

México, DF, 04510, México

Tel: 622 4825, 622 4832 Fax: 622 4828

e-mail: anmo@hp.fciencias.unam.mx

Año: 1999

Año:

**Responsable del proyecto CONABIO: H 250**

*Anfibios y reptiles del estado de Querétaro*

Número de registros aportados por el proyecto:

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

Apartado Postal 70-399, Coyoacán

México, DF, 04510, México

Tel: 622 4825, 622 4832 Fax: 622 4828

e-mail: anmo@hp.fciencias.unam.mx

Año: 1999

**Responsable del proyecto CONABIO: H 330**

*Inventario herpetofaunístico del valle semiárido*

Número de registros aportados por el proyecto:

M en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén

Laboratorio de Herpetología

Escuela de Biología

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Edif 76, Cd. Universitaria, Av San Claudio y

Valsequillo, San Manuel

Puebla, Pue, 72570, México

Tel/Fax: 01(222)229 5500 ext 7070

e-mail: mggitier@siu.buap.mx

Año: 1999

e-mail: mendozaq@correoweb.com

Año: 1998

**Responsable del proyecto CONABIO: L 103**

*Anfibios y reptiles de los médanos de Samalayuca, Chihuahua*

Número de registros aportados por el proyecto: 718

Dr. Julio Alberto Lemos Espinal

Unidad de Biotecnología y Prototipos

Facultad de Estudios Superiores-Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

Av de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala

Tlalnepantla, Mex, 54090, México

Tel: 5623 1114 Fax: 623 1193

e-mail: lemos@servidor.unam.mx

Año: 2000

**Responsable del proyecto CONABIO: L 3**

*Inventario herpetofaunístico de la reserva de la biosfera La Sepultura, Chiapas, México*

Número de registros aportados por el proyecto: 2

Biól. Horacio Núñez Orantes

curador de la colección herpetológica

Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas

Apartado Postal 6,

Tuxtla Gutiérrez, Chis, 29000, México

Calzada Cerro Hueco s/n, El Zapotal

Tuxtla Gutiérrez, Chis, 29000, México

Tel: 01(961)2 3754 Fax: 01(961)2 9943

Año: 2000

**Responsable del proyecto CONABIO: R 232**

*Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus newmanorum* en Xilitla, San Luis Potosí*

Número de registros aportados por el proyecto: 15

Dr. Julio Alberto Lemos Espinal

Unidad de Biotecnología y Prototipos

Facultad de Estudios Superiores-Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

Av de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala

Tlalnepantla, Mex, 54090, México

Tel: 5623 1114 Fax: 623 1193

e-mail: lemos@servidor.unam.mx

Año: 2001

**Responsable del proyecto CONABIO: R 45**

*Herpetofauna de la región El Huizache, San Luis Potosí*

Número de registros aportados por el proyecto: 131

Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Facultad de Estudios Superiores-Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

Av de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala

Tlalnepantla, Mex, 54090, México

Tel: 623 1228 Fax: 390 5900

e-mail: aurelior@uaeh.reduaeh.mx, raurelio@servidor.unam.mx

Año: 2001

**Responsable del proyecto CONABIO: R 67**

*Inventario herpetofaunístico del valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán (continuación)*

Número de registros aportados por el proyecto: 56

M en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén

Laboratorio de Herpetología

Escuela de Biología

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Edif 76, Cd. Universitaria, Av San Claudio y Blvd

Valsequillo, San Manuel

Puebla, Pue, 72570, México

Tel/Fax: 01(222)229 5500 ext 7070

e-mail: mgitier@siu.buap.mx

Año: 2001

**Cita del mapa:** INEGI, (edición original 1980). “Carta de Uso del Suelo y Vegetación, serie1”. Escala 1:1000 000. México.