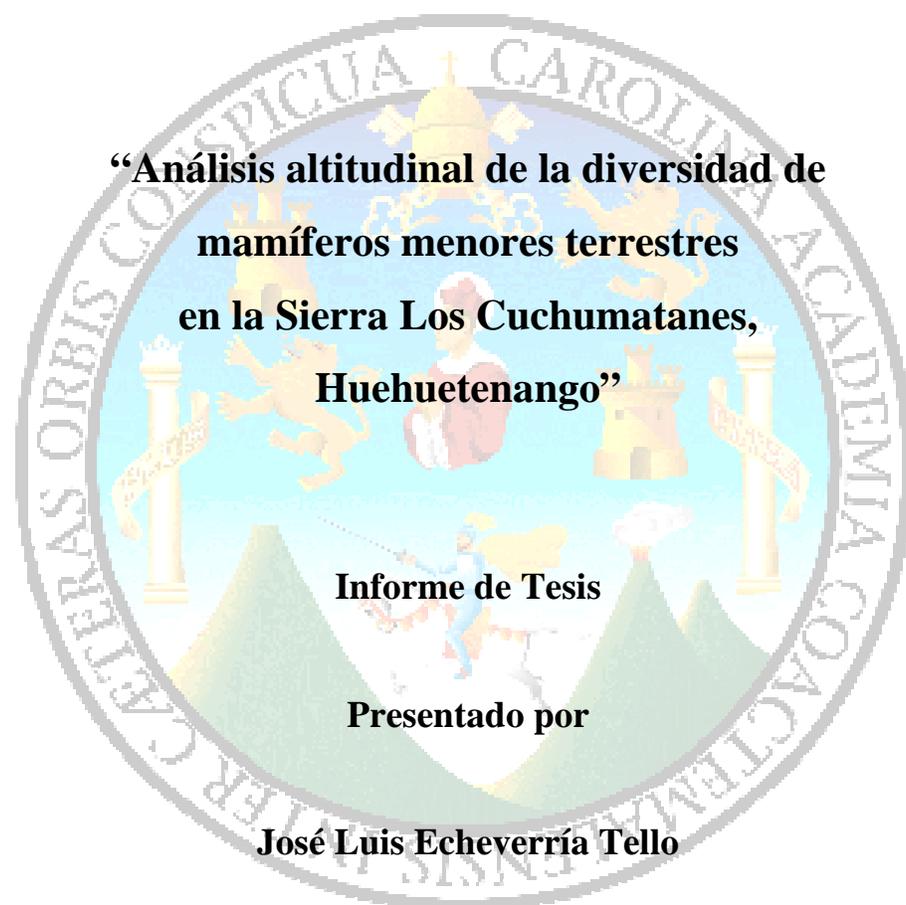


**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**



**“Análisis altitudinal de la diversidad de
mamíferos menores terrestres
en la Sierra Los Cuchumatanes,
Huehuetenango”**

Informe de Tesis

Presentado por

José Luis Echeverría Tello

Para optar al Título de

Biólogo

Guatemala, Julio de 2009

JUNTA DIRECTIVA

Oscar Cóbar Pinto, Ph.D.	Decano
Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A.	Secretario
Licda. Lillian Raquel Irving Antillón, M.A.	Vocal I
Licda. Liliana Vides de Urizar	Vocal II
Lic. Luis Antonio Gálvez Sanchinelli	Vocal III
Br. Andrea Alejandra Alvarado Álvarez	Vocal IV
Br. Aníbal Rodrigo Sevillanos Cambronero	Vocal V

AGRADECIMIENTOS

Hay muchas personas e instituciones que tengo que agradecer, primero por haber apoyado esta investigación y segundo por haberme apoyado en toda mi carrera de estudiante y de formación. Quiero agradecer a Dios por permitirme llegar a esta etapa de mi vida, a mi mamá por su apoyo, buen ejemplo y cariño incondicional a lo largo de mi vida, a mis tíos Chiqui y Don Maco, a mis primos María del Carmen, Norman, Cristian, Salvador y Omar por todo el apoyo recibido a lo largo de mi vida de estudiante. A mis sobrinos Mafer, Fátima, Sebastián, Diego, Mariela, Dulce y Francisco por hacer de la vida algo especial, de la manera que solo un niño lo puede hacer.

A los que apoyaron esta investigación: Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación –FUNDAECO-, a todos los técnicos y trabajadores de campo de FUNDAECO capítulo Huehuetenango, a las comunidades de Poxlac y La Crinolina del municipio de San Pedro Soloma, a la Doctora Cristy McCain por proporcionarme y asesorarme en el uso del programa de dominancia media, al Museo de Historia Natural de la Universidad de San Carlos de Guatemala, a Sergio Pérez y Jorge Erwin López por el tiempo que se tomaron para asesorar y revisar esta investigación, a Pavel García, Diana Gonzales, Mónica Lucia y Sandra Mateo por el apoyo prestado para elaborar el presente informe.

A Mónica Lucia por su amistad, cariño y apoyo incondicional.

A mis amigos, en especial: Fátima, Elizabeth, Pilar, Gustavo, Pavel, Cristian, Mafer, Balmore, por el apoyo prestado durante mi vida de estudiante universitario.

A mis profesores y colegas: Sergio Pérez, Jorge Erwin, José Cajas, Salvador Lou, Nicté Ordoñez, Ana Lucia Grajeda y Cristian Kraker por haber compartido sus conocimientos acerca del estudio de mamíferos en Guatemala.

A la tricentenaria Universidad de San Carlos de Guatemala, en especial a la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas, Museo

de Historia Natural, Escuela de Biología especialmente al Departamento de Botánica y al Centro de Estudios Conservacionistas por haberme brindado la oportunidad de trabajar, aprender y conocer acerca de la naturaleza de este país, lo que me ha mostrado que todas son Sancarlistas de corazón, interesadas en el beneficio y desarrollo del país y de su gente y muchas veces las diferencias que existan entre cada una de estas son, al igual que las fronteras, y como dice un buen profesor “puros artefactos” y que la unidad, si bien es difícil, no imposible, y esta se puede alcanzar en beneficio de nuestra querida alma mater “La Universidad de San Carlos de Guatemala” y de nuestro bello país.

¡Muchas gracias a todos, esto no hubiera sido posible sin ustedes!

Índice

1. Resumen	01
2. Introducción	03
3. Antecedentes	04
3.1. Marco Teórico	04
3.1.1. La biogeografía ecológica	04
3.1.2. Los componentes de la diversidad alfa, beta y gamma	07
3.1.3. Diversidad biológica en gradientes altitudinales	09
3.2. Marco Referencial	14
3.2.1. La Sierra de Los Cuchumatanes	14
3.2.2. Cerro Cruz Maltín	14
4. Justificación	16
5. Objetivos	18
6. Hipótesis	19
7. Materiales y Métodos	20
7.1. Universo de Estudio	20
7.2. Materiales	20
7.3. Método	20
7.3.1. Gradiente altitudinal Cerro Cruz Maltín	21
7.3.2. Gradiente altitudinal Sierra de Los Cuchumatanes	21
7.4. Análisis estadístico	24

7.4.1. Análisis de los componentes de la diversidad	24
7.4.1.1. Diversidad alfa	24
7.4.1.2. Diversidad beta	25
7.4.1.3. Diversidad gamma	26
7.4.2. El modelo nulo de dominancia media	27
8. Resultados	29
8.1. Análisis de los componentes de la diversidad	29
8.1.1. Diversidad alfa	29
8.1.2. Diversidad beta	31
8.1.3. Diversidad gamma	33
8.2. Modelo nulo de dominancia media Cerro Cruz Maltín	34
8.3. Gradiente altitudinal Sierra Los Cuchumatanes	36
8.3.1. Distribución altitudinal de las especies	36
8.3.2. Modelo nulo de dominancia media	39
9. Discusión	41
9.1. Análisis de los componentes de la diversidad	41
9.1.1. Diversidad alfa	41
9.1.2. Diversidad beta	42
9.1.3. Diversidad gamma	43
9.2. Modelo nulo de dominancia media	43
10. Conclusiones	50
11. Recomendaciones	52
12. Referencias	53

1. Resumen

Se analizó la distribución de especies de mamíferos menores terrestres en dos gradientes altitudinales de la Sierra de Los Cuchumatanes, uno ubicado en el Cerro Cruz Maltín y otro tomando en cuenta a toda la Sierra, el primero formado por un gradiente que va de 850 a 2250 msnm. y el segundo de 700 a 3450 msnm. Para el primero de los gradientes altitudinales se diseñó un muestreo de mamíferos menores terrestres en cuatro pisos altitudinales del Cerro Cruz Maltín, para el segundo gradiente se consultaron bases de datos de colecciones de mamíferos y se estableció el intervalo de la distribución altitudinal para cada especie, tomando como el límite inferior el registro de menor altitud y como límite superior el registro de mayor altitud.

El objetivo del estudio fue conocer la variación de la distribución altitudinal de las especies de mamíferos menores terrestres en la Sierra de Los Cuchumatanes, para lo cual se realizó un análisis de los componentes de la diversidad para el gradiente altitudinal Cerro Cruz Maltín así como poner a prueba un modelo nulo denominado “modelo nulo de dominancia media” en los dos gradientes. El modelo nulo de dominancia media predice un patrón en forma de campana en la riqueza de especies al medio del gradiente, una vez que los rangos de las especies se encuentran distribuidos al azar dentro de un dominio geométrico, este modelo fue elaborado utilizando el programa de dominancia media (McCain 2004).

Se planteó la hipótesis que la distribución de especies de mamíferos menores terrestres presenta un efecto de dominancia media, distribuyéndose la mayor diversidad al centro de los gradientes altitudinales analizados, disminuyendo con forme se acerca a los extremos. La hipótesis fue puesta a prueba generando un modelo nulo de dominancia media para cada gradiente altitudinal, evaluando la significancia del modelo por medio de una regresión lineal entre la riqueza empírica y la riqueza estimada por el modelo nulo (McCain 2004).

El modelo nulo de dominancia media generado para cada gradiente altitudinal explica en ambos casos, más del 75 % de la variación observada, con un $r^2 = 0.766$, $P = 0.0002$, para el gradiente Cerro Cruz Maltín, y $r^2 = 0.829$, $P < 0.0001$, para el gradiente Sierra de Los

Cuchumatanes, encontrándose en el gradiente Cerro Cruz Maltín un incremento en la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres a los 1750 msnm, con un máximo de 6 especies, y para el gradiente Sierra de Los Cuchumatanes un incremento en la riqueza de especies entre los 1500 a 2600 msnm, con un máximo de 10 a 12 especies, siendo de los 1800 a los 2000 msnm donde se registra la mayor riqueza, 12 especies, lo que crea una distribución con efecto de campana hacia el centro de los dos gradientes altitudinales analizados.

La evidencia encontrada en este estudio así como la revisión bibliográfica efectuada muestra la importancia de las zonas altitudinales intermedias que tienen para la conservación de la biodiversidad, favoreciendo procesos de especiación, dispersión así como de refugio ante cambios ambientales, por lo cual debieran de ser zonas prioritarias para la conservación de los recursos biológicos que aseguren la continuidad de los procesos ecológicos que se dan en las montañas.

La diversidad de mamíferos menores terrestres para la Sierra de Los Cuchumatanes está compuesta por 29 especies, identificándose cuatro ensambles a lo largo del gradiente altitudinal, los cuales presentan cierto grado de traslape, siendo estos: a) los de zonas bajas distribuidas principalmente entre los 700 a 1300 msnm, conformado por las especies *Liomys pictus*, *Otodylomys phyllotis*, *Sigmodon hispidus* y *Peromyscus mexicanus*; b) los de zonas intermedias bajas distribuidas entre los 1110 a 1900 msnm, conformado por las especies *Marmosa mexicana*, *Oligoryzomys fulvescens*, *Oryzomys melanotis*, *Reithrodontomys mexicanus*, *Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus* sp 6, *Scotinomys teguina*, *Oryzomys saturator*, *Otodyllomys* sp 2, *Tylomys nudicaudus*, *Rheomys thomasi* y *Cryptotis meriami*; c) los de zonas intermedias altas, principalmente entre los 1500 a 3000 msnm, conformado por las especies *Peromyscus aztecus*, *Sorex veraepacis*, *Habromys lophurus*, *Neotoma mexicana*, *Peromyscus guatemalensis*, *Reithrodontomys microdon* y *Reithrodontomys sumichrasti*; d) los de zonas altas, distribuidas principalmente entre los 2600 a 3450 msnm, conformado por las especies *Peromyscus beatae*, *Peromyscus mayensis*, *Reithrodontomys tenuirostris*, *Cryptotis grisioventris*, *Sorex saussurei* y *Microtus guatemalensis*.

2. Introducción

El estudio de la distribución de la riqueza de especies a través de gradientes altitudinales ha tenido un creciente interés a nivel global a partir de mediados de la década de los noventa, encontrándose una gran cantidad de publicaciones que describen el patrón de la riqueza de especies para muchos grupos taxonómicos, desde insectos hasta vertebrados (Arita & Rodríguez 2003). Las hipótesis mayormente empleadas para explicar la riqueza de especies en gradientes altitudinales son: hipótesis climáticas, espaciales, bióticas e históricas (Grytnes & McCain 2007). Los estudios que evalúan el patrón de la riqueza de especies en gradientes altitudinales caen dentro del campo conocido como la ecología biográfica, la cual es una disciplina básicamente observacional, contando con herramientas estadísticas diseñadas específicamente para probar determinados patrones o modelos (Arita & Rodríguez 2003).

Se analizó el patrón de distribución altitudinal de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en La Sierra de Los Cuchumatanes, a través de dos gradientes altitudinales, uno ubicado en el Cerro Cruz Maltín y otro tomando en cuenta registros de mamíferos menores terrestres provenientes de colecciones mastozoológicas de toda la Sierra de Los Cuchumatanes. Se puso a prueba una hipótesis nula denominada hipótesis de dominancia media, la cual contrasta el patrón observado de la riqueza de especies con un modelo nulo que predice un patrón en forma de campana al medio del gradiente, localizándose la mayor riqueza de especies en elevaciones intermedias y disminuyendo conforme se acerca a los extremos (McCain 2004).

3. Antecedentes

3.1 Marco Teórico

3.1.1. La biogeografía ecológica

Al término “biogeografía ecológica” se le atribuye el estudio de los factores externos del ambiente, incluidas el efecto de las interacciones biológicas que actúan a escala local y regional sobre la distribución de las especies (Ruggiero 2003). Rosen (1988) atribuye a este término una interacción entre la biogeografía y la ecología que aparece claramente, toda vez que intentamos explicar patrones de distribución geográfica de las especies, poniendo a prueba hipótesis que involucran el efecto de factores ecológicos.

Las teorías ecológicas y biogeográficas son producto de una larga historia, llevada a cabo por naturalistas excéntricos, observadores obsesivos y colectores compulsivos. En los viajes realizados a selvas y desiertos por estos primeros naturalistas y exploradores nacen los orígenes y fundamentos de las teorías científicas que hoy rigen la protección de nuestros recursos naturales. Dentro de esta perspectiva histórica, pocos periodos fueron tan significativos para el desarrollo de las ciencias modernas como el siglo de la ilustración (segunda mitad del siglo XVIII hasta principios del siglo XIX), fundado sobre las obras monumentales de Newton y Descartes (Ezcurra 2005).

El desarrollo del conocimiento durante la ilustración estaba basado en el descubrimiento y la exploración, así la biología era básicamente una ciencia dedicada a encontrar patrones en la complejidad del mundo, muy lejos de la experimentación biológica moderna, que surgiría un siglo más tarde. Fundamentalmente se basaba en el método comparativo, la observación meticulosa de “experimentos naturales” es decir, la comparación entre fenómenos, sistemas ó regiones que difieren fundamentalmente en la presencia de algún factor y en la observación repetida de patrones similares hasta convertidos en leyes o reglas de la naturaleza, para buscar luego una interpretación sobre sus mecanismos casuales. (Ezcurra 2005).

Así durante el siglo XVIII surge la geografía de los seres vivos que después se llamaría biogeografía, como una de las herramientas más poderosas para sistematizar el conocimiento resultante de las expediciones científicas (Ezcurra 2005). Algunas de las ideas que marcarían el rumbo de la biogeografía para los siglos futuros serían: Linnaeus en sus observaciones señala que cada especie del planeta está adaptada a algún lugar específico, las cuales están interaccionando de una manera equilibrada con otras especies, concepto que Bufón lo llama la “patria de origen de las especies”, lugar donde existe una perfecta adaptación del organismo al clima, reconociendo que existían diversos centros de creación, los que dieron lugar al total de las especies que habita en el mundo (Papavero *et al.* 2001).

Una de las preguntas centrales en la biogeografía ecológica es ¿Cómo se ensamblan los conjuntos de especies que observamos en la naturaleza? (Arita y Rodríguez 2003). Elton (1932) planteó esta pregunta en términos de su concepto de membresía limitada: de todos los organismos que potencialmente pueden estar presentes en un sitio dado, solo una fracción de ellas realmente lo hace, por lo tanto debe de existir mecanismos selectivos que limitan la presencia de ciertas especies en ciertos lugares. A pesar que la ciencia ha avanzado mucho desde el tiempo de Elton, la pregunta central sigue siendo la misma que él se planteo: ¿Qué mecanismos determinan la existencia de los patrones de membresía limitada que observamos en las comunidades ecológicas? (Arita y Rodríguez 2003).

Hutchinson (1959) se planteó dos preguntas que determinarían el rumbo de la ecología para las siguientes décadas: ¿Cómo pueden coexistir dos o más especies que son muy similares entre sí?, y como consecuencia de lo anterior, ¿Porqué hay tantas especies de organismos?; para tratar de contestar estas preguntas Hutchinson y Robert MacArthur entre otros, construyeron toda una corriente conceptual durante la década de los 60's para el estudio de las comunidades ecológicas, recibiendo el nombre de la ecología al estilo macarthuriana. Uno de los productos más trascendentes de la actividad del grupo macarthuriano es la teoría de biogeografía de islas, la cual pretende explicar que islas de mayor tamaño tienen faunas con mayor número de especies (Arita y Rodríguez 2003).

Wilson y Willis (1975) analizaron algunas aplicaciones de la teoría de biogeografía de islas al diseño de áreas protegidas para la conservación de especies, razonando que estas áreas funcionarían en la práctica como islas: porciones de hábitat adecuado para las especies rodeadas por un “mar” de ambientes inhóspitos, de acuerdo a la teoría, una reserva de tamaño grande podría contener más especies que varias de tamaño pequeño.

A finales de la década de los 70 surgió una corriente crítica que puso en tela de juicio muchas de las ideas propuestas por la escuela macarthuriana, esta nueva corriente estuvo liderada por Daniel Simberloff, la principal crítica consistía en que los estudios anteriores acerca de patrones de distribución de especies habían sido examinados sin un adecuado análisis estadístico (Arita y Rodríguez 2003). La escuela crítica proponía que sólo a través de poner a prueba hipótesis nulas claramente establecidas y de utilizar las herramientas matemáticas adecuadas era posible demostrar la validez de las afirmaciones que se habían hecho sobre la composición y estructura de las comunidades. Surgió entonces la idea de usar modelos nulos o neutrales, dichos modelos deliberadamente excluyen algún factor o mecanismo de interés, proveyendo la línea base para la comparación de los conjuntos de datos reales. La importancia de excluir el factor es que se puede evaluar el grado de desigualdad entre los datos y el patrón que predice el modelo nulo. Los modelos nulos tienen una larga historia en ecología de comunidades y biogeografía, actualmente poseen herramientas analíticas bien establecidas (Zapata *et al.* 2003).

Las recomendaciones de Simberloff también ayudaron a mostrar una actitud más cautelosa respecto a la aplicación de la ecología geográfica a problemas concretos, por ejemplo, al diseño de reservas ecológicas basadas en la teoría de islas, generándose una serie de artículos en los que se argumentan evidencia en pro o en contra de tales aplicaciones (Arita y Rodríguez 2003).

Dentro de las aplicaciones de la ecología geográfica, además de la selección de áreas prioritarias para la conservación, destacan los estudios enfocados al entendimiento de las áreas de distribución de especies aplicado principalmente para comprender el patrón natural de especies, predecir posibles áreas de distribución y prever las modificaciones en el área

de distribución que podrían provocar los cambios en el uso del suelo así como cambios climáticos globales. La identificación de especies vulnerables y clasificación de especies raras es otra de las aplicaciones directas de la ecología geográfica, lo cual permite la catalogación de las especies que posiblemente requieren de mayor protección, sin contar con datos exactos sobre su biología (Arita y Rodríguez 2003).

La ecología geográfica es una disciplina básicamente observacional y no experimental en el sentido estricto de la palabra, en la que el investigador manipula ciertas condiciones para medir variables de respuesta, en cambio la ecología geográfica debe valerse de observaciones cuidadosas, análisis de patrones y uso de la inferencia científica para plantear hipótesis que expliquen los patrones observados. Las herramientas estadísticas con las que cuenta esta disciplina no corresponden con pruebas diseñadas para la investigación experimental, Ej. Análisis de varianza, sino que frecuentemente son modelos nulos creados para analizar la probabilidad de las comunidades o ensambles de especies observados hayan resultado de procesos aleatorios de ensamblaje o que realmente muestren el efecto de un fenómeno de membresía limitada (Arita y Rodríguez 2003).

El incremento local de la riqueza de especies en comunidades tropicales, y la disminución progresiva de la diversidad a medida que procede desde el ecuador hacia los polos (gradiente latitudinal en la riqueza de especies) es uno de los patrones mejor documentados de la ecología geográfica, por otro lado los gradientes altitudinales en la riqueza de especies han sido mucho menos estudiados (Ruggiero 2003).

3.1.2. Los componentes de la diversidad alfa, beta y gamma

El análisis de los patrones de diversidad *alfa*, *beta* y *gamma*, fueron términos que Whittaker (1960) utilizó en el contexto de sus estudios sobre gradientes altitudinales de diversidad vegetal en las montañas Siskiyou en Oregon y California. Whittaker propuso que la riqueza de especies de un paisaje, al que él denominó diversidad *gamma*, resulta de la combinación de dos tipos de diversidad, una la diversidad *alfa* que se define como el

número de especies a nivel local y la otra, la diversidad *beta* que consistía en una medida de la diferencia en la composición de especies entre las localidades (Whittaker 1960, 1972).

Si bien los estudios de Whittaker se circunscribieron a una escala que sería considerada local por la ecología geográfica, dejaron claramente establecido que el concepto era lo suficientemente general como para aplicarlo a otras escalas. Casi de manera simultánea a los estudios de Whittaker, MacArthur (1965) analizó la diversidad y composición de ensambles de especies en islas y llegó a un concepto similar al de Whittaker. A la diversidad *alfa* la denominó diversidad dentro del hábitat, mientras que la diversidad *beta* la llamó diversidad entre hábitats, la diversidad total de un archipiélago, era entonces, resultado de la combinación de la diversidad *alfa* de cada una de las islas y del grado de diferenciación ó recambio de especies en cada una de estas islas (MacArthur 1965).

Koleff y colaboradores (2003) definen la diversidad *beta* como el reemplazo espacial en la identidad de las especies o dicho de otro modo como la medida en la diferencia entre composición de especies de dos o más ensambles locales o regionales de especies. El reemplazo de especies en comunidades ecológicas puede reflejar las adaptaciones de especies a diferentes climas o sustratos o bien a factores ecológicos locales. La cuantificación de la diversidad *beta* puede revelar el grado en el que los hábitats han sido divididos entre las especies y como una comparación en la diversidad de hábitats en distintas escalas espaciales.

Una de las ventajas de dividir la diversidad en escalas o niveles ha sido la posibilidad de explorar algunos factores o variables relacionados con la diversidad de una región (Shmida y Wilson 1985). El razonamiento es el siguiente: si podemos cuantificar la diversidad *alfa* y la diversidad *beta* de una región, y descubrimos los factores o variables a los que está asociado cada uno, entonces podemos aproximarnos a conocer mejor los procesos que explican los patrones de diversidad de la región en su totalidad. Es decir, diseccionar la diversidad regional en sus componentes local y de recambio permite un análisis detallado de patrones y procesos que de otra manera sería imposible comprender (Arita y Rodríguez 2003).

3.1.3. Diversidad biológica en gradientes altitudinales

La montaña fue, hasta mediados del siglo XVIII, un espacio ajeno a la curiosidad científica. Los naturistas precursores del estudio de la diversidad natural en las montañas fueron Bénédict de Saussure, Goethe, Amado Bonpland y Alejandro de Humboldt. Bénédict de Saussure (1740-1799) con su ascenso a la cima del Mont Blanc (elevación más alta de Europa Occidental) en 1787 marcó un paso muy importante en la consideración de la montaña como objeto de interés científico. Entre otras cosas, se proponía anotar datos acerca de los hechos biológicos, verificar la altitud del Mont Blanc, medir el grado de humedad atmosférica, la velocidad del viento, observar la formación de las nubes, entender el proceso de generación de los glaciares y su dinámica. La hazaña de Saussure marcó una pauta en el modo de proceder en cuanto a la investigación científica de montaña, es decir qué y cómo se debía estudiarla, todos estos aspectos fueron considerados por científicos, profesionales o aficionados que ascendieron, posteriormente a estudiar las montañas (Martín 2000).

Humboldt (1769-1859), considerado el descubridor de la montaña, junto a Bonpland fueron los primeros científicos en estudiar las montañas de los trópicos americanos. En su obra “Geografía de las Plantas” realiza el primer análisis serio de la importancia de la diversidad biológica en los bosques tropicales de montaña, concluyendo que cada altura bajo los trópicos, al presentar condiciones particulares, ofrece también productos variados según la naturaleza de las circunstancias (Ezcurra 2005).

Entre los primeros trabajos que realizan descripciones cuantitativas de la riqueza de especies en gradientes altitudinales destaca el trabajo de Grineell & Storer (1924), en el cual se realizó un aproximado de los rangos de distribución, riqueza y abundancia de vertebrados en una región de la Sierra Nevada (EE.UU.), determinando que la riqueza de especies tiene un incremento entre los 1000 y 1300 m.

Whittaker (1960, 1967) y Whittaker & Niering (1965) evaluaron la importancia de aspectos climáticos en la distribución de plantas en las Montañas Siskiyou y Santa Catalina (EE.UU.), en estos trabajos se confrontan dos de las principales hipótesis acerca de la

distribución de la diversidad: La hipótesis continua de Gleason versus la hipótesis discontinua de Clements. La hipótesis discontinua propone que las especies tienen una similar distribución, y que la comunidad biótica es un superorganismo muy integrado que presenta desarrollo por virtud de un proceso de sucesión, en cualquier área dada. La hipótesis continua propone que las especies individuales están distribuidas independientemente una con respecto de otra, y que los centros y límites de las poblaciones de especies están dispersos a lo largo de gradientes ambientales. Whittaker y colegas encontraron que las especies tienden a tener diferentes patrones de distribución, proveyendo evidencia a favor de la hipótesis continua de Gleason, así como la riqueza de especies decrece con el aumento de la elevación, con un máximo de especies en elevaciones intermedias. Estos estudios tuvieron gran impacto en la ecología, empezando a desarrollar técnicas de ordenación y métodos estadísticos aplicados a estudios ecológicos.

Terborgh (1977, 1985) realizó estudios en comunidades de aves en los Andes peruanos, encontrando que la diversidad decrece fuertemente con el incremento de la elevación, poniendo de manifiesto que la complejidad del hábitat, competencia y ecotonos influyen grandemente en este patrón de distribución de las especies de aves. Posteriormente, el patrón de disminución de la diversidad con el aumento de la elevación se convirtió en una hipótesis ampliamente aceptada para casi todos los grupos taxonómicos, siendo frecuentemente comparado con los patrones latitudinales de la riqueza de especies, los cuales disminuyen al aumentar el gradiente latitudinal (Grytnes & McCain 2007).

Con el pasar del tiempo, los trabajos de Grinnell y Whittaker fueron olvidados, aunque las contribuciones en conceptos y métodos para los estudios ecológicos aun se siguen aplicando en la actualidad. Rahbek (1995) comenzó a cuestionar el patrón de disminución de la diversidad con forma de aumento de la altitud, ampliamente aceptado en ese entonces, basado en varios estudios encontró que diversos taxones (vertebrados terrestres y plantas) presentan un efecto de joroba en la riqueza de especies a elevaciones intermedias, disminuyendo hacia los extremos. Posteriormente al trabajo de Rahbek (1995), una gran cantidad de publicaciones documentan los patrones de la distribución de la riqueza de especies en gradientes altitudinales, evidenciando un aumento en la riqueza de especies a elevaciones intermedias para una gran cantidad de taxones, entre los que podemos

mencionar: los trabajos realizados con mamíferos menores terrestres en Estados Unidos y Costa Rica (McCain 2003, 2005), Mena & Vázquez-Domínguez en gradientes altitudinales en México (2005), Heaney en Filipinas (2001); riqueza conjunta de reptiles y anfibios para Guatemala y Belice (Campbell & Vannini 1989); salamandras en las montañas de México y Guatemala (Wake *et al.* 1992); escarabajos en las montañas de mesoamerica (Shuster & Cano 2005); mariposas en Estados Unidos (Fleishman *et al.* 1998); hormigas en Sierra Nevada, Estados Unidos (Sanders *et al.* 2003) y plantas en Noruega (Grytnes 2003).

Los mamíferos menores no voladores (roedores, marsupiales y musarañas) han sido utilizados particularmente en el estudio de gradientes ambientales, principalmente porque ellos forman ensamblajes característicos a lo largo del gradiente, esto como resultado de adaptaciones a la elevación, vegetación, factores históricos, entre otros (Heaney 2001, McCain 2005). Entre los vertebrados, son los que mejor se ha documentado un incremento en la diversidad de especies a elevaciones intermedias, encontrando este patrón en el 90 % de trabajos publicados (Grytnes & McCain 2007), variando el máximo de la riqueza de especies a elevaciones entre 1000 a 2500 dependiendo del rango altitudinal estudiado (Mena & Vázquez-Domínguez 2005).

Los murciélagos y las aves muestran gran variación con respecto a la distribución de la riqueza de especies en gradientes altitudinales, encontrando para los murciélagos el 50% de trabajos publicados un pico en la riqueza a elevaciones intermedias y un 50% de los trabajos un pico en elevaciones bajas, disminuyendo al aumentar la altitud. La revisión de los trabajos publicados con relación a la riqueza de las aves muestra que el 73% de los trabajos exhiben una mayor riqueza en elevaciones bajas, con una disminución con el aumento de la altitud, el 27 % de los trabajos tienen un pico en la riqueza a elevaciones intermedias (Grytnes & McCain 2007).

Grytnes & McCain (2007) discuten las hipótesis mayormente empleadas para explicar la riqueza de especies en gradientes altitudinales, dividiéndolas en cuatro categorías: hipótesis climáticas, hipótesis espaciales (área y efecto de dominancia media), hipótesis bióticas e hipótesis históricas.

Las variables climáticas tales como la temperatura, precipitación y productividad son probablemente las causas más comúnmente empleadas para explicar los patrones espaciales de la distribución de la riqueza de especies en gradientes altitudinales. La tolerancia a ciertas condiciones climáticas restringe la aparición de las especies a ciertas elevaciones, así por ejemplo las plantas epifitas y salamandras dependen de gran cantidad de humedad, mientras que otros taxones están restringidos a temperaturas templadas. La productividad depende directamente de la temperatura y precipitación, niveles altos de productividad son asociados a elevaciones intermedias debido a que los niveles de disponibilidad de agua son mayores en estas elevaciones (Grytnes & McCain 2007).

La relación especies-área predice mayor riqueza de especies en pisos altitudinales que cubran un área mayor, tradicionalmente esto ocurre en elevaciones bajas, pero en algunas áreas, particularmente en regiones montañosas con valles muy empinados, se encuentra una mayor área en las elevaciones intermedias (Grytnes & McCain 2007). McCain (2007) evaluó la relación especies-área en 34 trabajos, encontrando que solo el 38% muestra una fuerte respuesta al área.

El efecto de dominancia media es relativamente una nueva hipótesis que explica los patrones de distribución de las especies. La hipótesis predice un patrón de joroba en la riqueza de especies al medio del gradiente ó dominio, una vez los rangos de las especies se encuentran distribuidos al azar dentro de un dominio geométrico, Ej. entre la base y la cima de una montaña. Los modelos de dominancia media representan una clara hipótesis nula, asumen que los rangos de distribución de las especies son continuos, estáticos y que ellos “construyen bloques” que pueden ser manipulados en simulaciones, también se asume que la especiación y extinción ocurren al azar sobre el espacio (Colwell *et al.* 2004).

En el caso de los modelos nulos del efecto de dominancia media, el factor de interés que se quiere excluir es cualquier efecto en el gradiente espacial sobre la distribución de las especies, localizados en el dominio geográfico tales como: gradientes climáticos, fisiográficos e históricos. Los modelos nulos de dominancia media específicamente no excluyen las poblaciones, ni los individuos, es decir la estructura espacial de la distribución

de las especies en un rango geográfico ó dominio, en este caso el gradiente altitudinal (Colwell *et al.* 2004).

La heterogeneidad del hábitat tiene un gran efecto en la diversidad de especies, lo que va a depender del taxón y la escala estudiada, así también no interviene un solo factor, como por ejemplo la humedad o el dosel, sino que es el conjunto de factores bióticos y abióticos que definen la heterogeneidad del gradiente altitudinal. Gradientes elevaciones mayores (que excedan los 1900 m) tienen una mayor heterogeneidad que gradientes menores, encontrándose mayor riqueza de especies y una alta diversidad beta (Mena & Vázquez-Domínguez 2005).

Las hipótesis históricas toman en cuenta diferencias en las tasas de especiación, extinción y migración en los patrones de la riqueza de la especies, los cuales han sido mayormente empleados en gradientes latitudinales, como causantes de una mayor riqueza cerca del ecuador, debido a altas tasas evolutivas que ocurren en las zonas tropicales. Al igual que en gradientes latitudinales, los gradientes altitudinales muestran una relación positiva entre el clima y altas tasas evolutivas en elevaciones bajas, por otro lado la fracción de especies endémicas tiende a incrementarse con forme aumenta la altitud, ésta mezcla de especies propias de zonas altas de una región más las altas tasas evolutivas que existen en zonas tropicales predicen que a elevaciones intermedias existirá una mezcla de estos organismos, incrementándose la riqueza de especies (Grytnes & McCain 2007).

3.2. Marco Referencial

3.2.1. *La Sierra de Los Cuchumatanes*

La Sierra de los Cuchumatanes se ubica en los departamentos de Huehuetenango y El Quiché con una extensión aproximada de 80,000 hectáreas y alturas que van desde los 800 a 3770 metros, posee una gran variedad de ecosistemas, tales como bosques de coníferas, latifoliadas, nubosos, rodales de *Abies guatemalensis*, bosque enano de *Juniperus*, así como bosques de galería y secundarios (Véliz 1998). Actualmente la única área protegida legalmente establecida es La Reserva Forestal de Todos Santos Cuchumatán, la cual posee una extensión de 450 Km², la meseta alta de la Sierra aparece bajo el nombre de Área de Protección Especial, la cual es una categoría previa a la declaratoria oficial de un área protegida (CONAP 2007).

El material geológico del área está caracterizado por material calcáreo del Cretácico, material calcáreo del Cuaternario y sedimentos no calcáreos. Cúmez (1995) indica que la mayor diversidad florística en especies arbóreas y arbustivas está en el material geológico calcáreo del Cretácico, mientras que para los suelos de origen calcáreo del Cuaternario y sedimentos no calcáreos, solamente se establece la presencia de hierbas. De La Cruz (1982) identifica 4 zonas de vida en la Sierra de Los Cuchumatanes, siendo estas: Bosque húmedo Montano Bajo Subtropical (bh-MB); Bosque muy húmedo Montano Bajo Subtropical (bmh-MB); Bosque húmedo Montano Subtropical (bh-M); y Bosque muy húmedo Montano Subtropical (bmh-M).

3.2.2. *Cerro Cruz Maltín*

Ubicado en el municipio de San Pedro Soloma, entre los valles de los ríos San Juan y Quisil, en el límite departamental con El Quiché, donde forma parte de la montaña conocida como Tzucanca, la cual cuenta con una extensión aproximada de 6,349 ha.. El Cerro Cruz Maltín es uno de los últimos remanentes boscosos que se encuentra en buenas condiciones dentro de la Sierra de los Cuchumatanes, el área se distingue por su abrupta

topografía, las alturas varían desde los 500 msnm en el valle del río Cocolá y el área de Amelco, hasta los 2700 msnm en el área de Cruz Maltín. Las estaciones meteorológicas de la región reportan precipitaciones promedio anuales de entre 4,000 y 5,000 mm, con una evapotranspiración entre 1,000 y 1,200 mm de lluvia; en cuanto a temperaturas, la temperatura máxima promedio está en el rango de 20 a 26° C, con mínimas promedio entre 8 y 12° C (Geopetrol 2002).

La formación vegetal es típica de una selva nublada, dominada por especies como: *Quercus benthamii*, *Carpinus caroliniana var guatemalensis*, *Oreopanax steyermarkii*, *O. echinops*, *Clusia massoniana*, *Hedyosmum mexicanum*, *Saurauia oreophila*, *Palicourea galleotiana*, *Nectandra sp.*, *Dendropanax arboreus* y *Tephesia thaeoides*; el estrato epifito y arbustivo es denso y diverso, la vegetación es considerada por Véliz y colaboradores (2001) como muy afín a la existente en el Biotopo para la conservación del Quetzal, Purulhá, Baja Verapaz, Guatemala. Aproximadamente son ocho las comunidades que hacen uso directo de los recursos naturales del Cerro, en estas comunidades predomina el idioma Qanjob'al. Las principales amenazas identificadas para el área son los incendios forestales, avance de la frontera agrícola, cacería, introducción de vías de acceso, tala ilícita, crecimiento urbano, aislamiento del área y extracción de productos maderables y no maderables (García 2005).

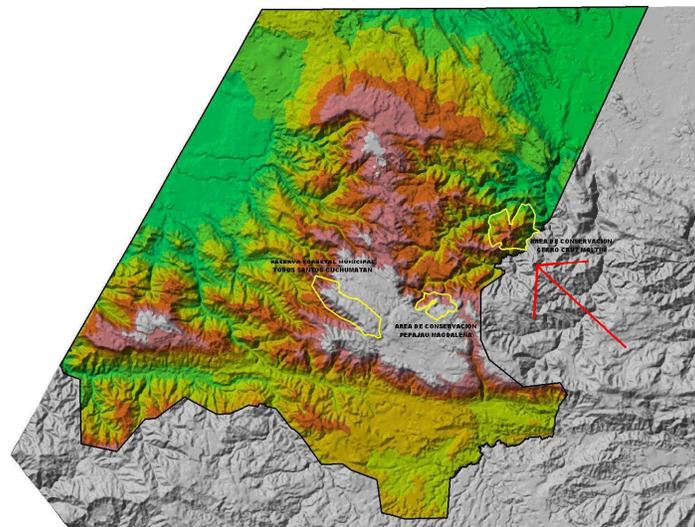


Fig. 1 Localización de tres áreas con importancias para la conservación de la Sierra Los Cuchumatanes. El Cerro Cruz Maltín aparece señalado con la flecha roja.

4. Justificación

La Sierra Los Cuchumatanes es una de las Bio-regiones prioritarias para la conservación de los recursos naturales para la Nación, debido a que contiene pocas áreas protegidas, alto endemismo y zonas de vida no incluidas dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas (CONAP 2005, 2006). En Guatemala no existen inventarios actualizados y completos que reflejen la riqueza que existe en nuestro territorio, el uso y la conservación de la biodiversidad requiere que se conozca la misma, es decir, se necesita contar con inventarios de la biodiversidad nacional (CONAP 2006). Por todo esto, el presente trabajo de tesis pretende llenar un vacío de información con respecto a la riqueza de mamíferos menores terrestres asociada a diferentes de la Sierra de Los Cuchumatanes, para lo cual se realizaron colectas en el bosque nuboso del Cerro Cruz Maltín, además de una revisión y análisis de los ejemplares de mamíferos menores depositados en las colecciones mastozoológicas del Museo de Historia Natural y revisión de bases de datos de colecciones mastozoológicas extranjeras.

Uno de los principales mecanismos para proteger ecosistemas de importancia es declararlos como áreas protegidas. La Sierra de Los Cuchumatanes está sometida a una fuerte presión debido a actividades humanas, donde los incendios forestales, introducción de vías de acceso, avance de la frontera agrícola, crecimiento urbano, actividades mineras, extracción de productos naturales, entre otras, alteran los frágiles ecosistemas de esta región (Velíz *et al.* 2001, García 2005); por lo tanto es necesario establecer áreas de importancia para la conservación de la flora y fauna que a su vez, garanticen los servicios ambientales que el área realiza (CONAP 2005). El presente trabajo pretende evidenciar la riqueza biológica y característica de mamíferos menores terrestres basada en la variación altitudinal que se encuentra en la Sierra Los Cuchumatanes, con lo cual se tendrá evidencia, basada en información biológica, de la necesidad de establecer áreas protegidas que resguarden muestras representativas de los ecosistemas que se encuentran en la Sierra de Los Cuchumatanes.

Debido a su importante rol ecológico y a su relativa fácil captura y manipulación en el campo, los mamíferos menores son considerados como objetos de estudio adecuados para investigaciones ecológicas y de conservación. El monitoreo directo de pequeños mamíferos, es un método relativamente rápido y barato para indicar el estado de conservación o deterioro de los ecosistemas, la información recopilada puede servir para un mejor manejo de áreas con importancia para la conservación de los recursos naturales de una nación (Avenant 2000, Horváth *et al.* 2001).

Al realizar muestreos de mamíferos menores terrestres a través de gradientes altitudinales en La Sierra de Los Cuchumatanes, se podrá obtener una evaluación más completa de la biodiversidad e historia natural de estos organismos, lo que servirá para conocer más sobre los patrones de distribución de la biodiversidad de mamíferos de nuestro país, así como tener una aplicación directa en futuros planes de conservación del área.

5. Objetivos

5.1. *Objetivo General:*

Realizar una descripción general de la distribución de la diversidad de especies de mamíferos menores terrestres en La Sierra Los Cuchumatanes.

5.2. *Objetivos Específicos:*

- 5.2.1. Realizar un muestreo de mamíferos menores terrestres en el Cerro Cruz Maltín, analizando el patrón de la distribución de especies utilizando el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004), así como un análisis de los componentes de la diversidad, *alfa*, *beta* y *gamma*, identificando las causas que generan el patrón observado.
- 5.2.2. Analizar el patrón de distribución de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en un gradiente altitudinal de la Sierra Los Cuchumatanes utilizando el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004), identificando las posibles causas que genera el patrón observado.
- 5.2.3. Proveer de información biológica de utilidad a las entidades encargadas de administrar y proteger los recursos naturales de la Nación, con respecto a la diversidad de mamíferos menores terrestres de zonas de montaña.

6. Hipótesis.

La distribución de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en La Sierra Los Cuchumatanes presenta un patrón de dominancia media, lo que crea un efecto de campana al centro del gradiente, encontrándose la mayor riqueza en elevaciones intermedias, disminuyendo conforme se acerca a los extremos del gradiente altitudinal.

7. Materiales y Métodos

7.1. Universo de Estudio

Datos taxonómicos y geográficos de mamíferos menores terrestres (marsupiales, musarañas, roedores) provenientes de la Sierras de Los Cuchumatanes, recabados a través de colectas hechas por el autor de esta tesis en el Cerro Cruz Maltín y revisión del material depositado en las colecciones mastozoológicas del Museo de Historia Natural (MUSHNAT) de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala – USAC-, así como la revisión de las bases de datos de Museos de Norte América.

7.2. Materiales

- 60 trampas sherman (23 x 8 x 9 cm)
- 20 trampas de golpe (*Museum Special – Rat Killer*)
- 20 trampas de caída
- 1 pezola de 100 gramos
- 1 GPS
- Libreta de campo, etiquetas, lápices, lapiceros y rapidografo 0.5 mm.
- Equipo de computación con acceso a Internet y programas de análisis estadísticos: Past, versión 1.14 (Hammer & Harper 2003); Programa de dominancia media (Mid-Dommain Null program) (McCain 2004).

7.3. Método

Para analizar la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres a través de un gradiente altitudinal en la Sierra de Los Cuchumatanes, se siguió la metodología propuesta por McCain (2004) en la cual una región montañosa es dividida en dos conjuntos de datos, la primera se refiere a la riqueza de especies en un área específica de la región montañosa a estudiar, producto de colectas propias a través de un transecto altitudinal y la segunda se

refiere a todos los records de los taxa de interés de la región montañosa, esto se logra principalmente de registros de museos. Los gradientes altitudinales analizados fueron: a) Cerro Cruz Maltín ubicado en el municipio de San Pedro Soloma y b) gradiente formado por registros de mamíferos provenientes de la Sierra de Los Cuchumatanes.

7.3.1. Gradiente Altitudinal Cerro Cruz Maltín

El gradiente altitudinal analizado en el Cerro Cruz Maltín, abarca un gradiente altitudinal de 850 a 2250 metros. El trabajo de campo para la captura de mamíferos menores terrestres en el Cerro Cruz Maltín consistió de la siguiente manera: Se colectaron mamíferos menores terrestres en 4 pisos altitudinales (850, 1200, 175 y 2250 msnm). En cada uno de los pisos altitudinales se trazó un transecto de 500 metros de largo, en el cual se colocaron 50 estaciones de muestreo separadas entre si por 10 metros, en cada una de estas estaciones de coloco 2 trampa, una tipo Sherman (23 x 8 x 9 cm) y otra más de acuerdo a la siguiente combinación: en las estaciones de muestreo de la 1 a la 10 y de la 41 a la 50, se colocaron además una trampa de golpe (Museum Special – Rat Killer) ubicada en las ramas de los árboles entre 1 a 2 metros de altura del suelo; en las estaciones de la 11 a la 20 y de la 30 a la 40 se colocaron una trampa de caída o de envase (Pitfall), de 10 cm de diámetro 25 cm de altura; en las estaciones de la 21 a la 30 se colocará otra trampa Sherman. En cada piso altitudinal se trabajo por 5 noches seguidas. Todos los especimenes fueron preservados como muestras de museo y depositados en colecciones mastozoológicas del MUSHNAT.

7.3.2. Gradiente Altitudinal Sierra de Los Cuchumatanes

El conjunto de datos taxonómicos y geográficos provenientes de la Sierra de Los Cuchumatanes abarcó un gradiente altitudinal que va de los 700 a 3450 msnm. Para la recopilación de los datos de mamíferos menores terrestres provenientes de la Sierra de Los Cuchumatanes se reviso la base de datos del Museo de Historia Natural de la USAC, así como las siguientes bases de datos de colecciones de mamíferos: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; Michigan State University Museum; Royal Ontario Museum; Museum of Texas Tech University; Museum of Natural History of the

University of Florida y University of Kansas, estas consultas fueron realizadas a través del *Mammal Networked Information System –MaNIS-*, disponible en el portal <http://manisnet.org>, el cual proporciona acceso gratuito a los registros de mamíferos de una variedad de bases de datos de colecciones de mamíferos. Se recopiló información de colectas de mamíferos menores terrestres de 26 localidades del departamento de Huehuetenango, las cuales se ilustran en la Fig. 2 y se enlistan en la tabla 1.

Los registros de musarañas provenientes de la colección USAC, fueron nombrados de la siguiente manera: Los registros del género *Sorex* fueron nombrados como *Sorex veraepacis*; los registros del género *Cryptotis* del grupo *goldmani* fueron nombrados como *Cryptotis goodwini*, esta forma de nombrar a estas musarañas se debe a la incertidumbre en la identificación de estos organismos. Dos formas de ratón depositadas en las colecciones de la USAC fueron nombradas como *Peromyscus* sp5 y *Ototilomys* sp2 debido a que actualmente se lleva a cabo una revisión de estos roedores, existiendo evidencia de que corresponden a identidades distintas al resto de las especies que aparecen en el listado utilizado en este trabajo (Com. Per. S.G. Pérez).

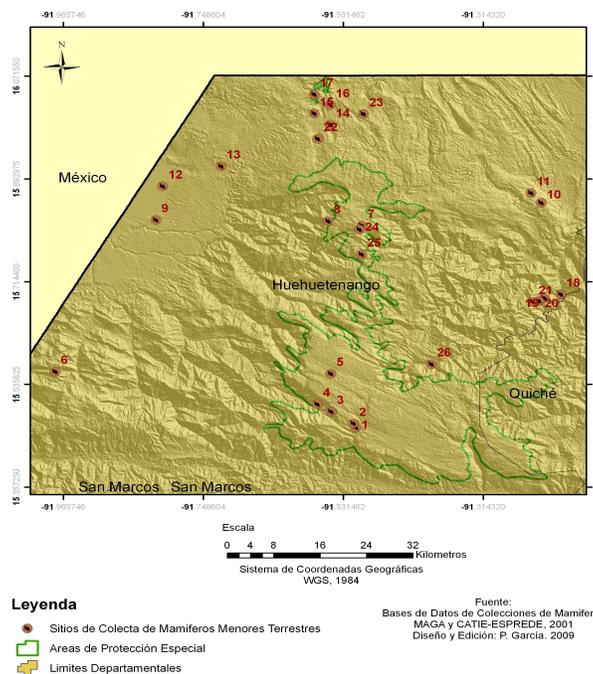


Fig. 2 Ubicación geográfica de las localidades de colecta de mamíferos menores terrestres

Tabla No. 1
Listado de localidades de colecta de mamíferos menores terrestres utilizadas
para el análisis del gradiente altitudinal Sierra de Los Cuchumatanes,
Huehuetenango

<i>Número mapa</i>	<i>Localidad Específica</i>	<i>Municipio</i>	<i>Altura</i>	<i>Latitud</i>	<i>Longitud</i>
1	Aldea Chiabal	Todos Santos Cuchumatán	3261	15.4611000	-91.5117000
2	Aldea Tuicoy	Todos Santos Cuchumatán	3190	15.4681000	-91.5153000
3	Aldea El Rancho punto 1	Todos Santos Cuchumatán	3020	15.4889000	-91.5500000
4	Aldea El Rancho punto 2	Todos Santos Cuchumatán	3020	15.5017000	-91.5714000
5	Aldea Puerta del Cielo	Todos Santos Cuchumatán	3450	15.5547000	-91.5503000
6	El Paraíso, cumbre entre Ojo de Agua y Hoja Blanca	Cuilco	2170	15.5583000	-91.9778000
7	Cerro Bobí	San Mateo Ixtatán	2900	15.8123000	-91.5023000
8	Aldea Chibalazum	San Mateo Ixtatán	2600	15.8200000	-91.5547000
9	camino a Nentón	Nentón	800	15.8219000	-91.8219000
10	Aldea Malpais	Santa Cruz Barillas	1100	15.8519000	-91.2242000
11	Aldea Buenos Aires Chiblac	Santa Cruz Barillas	1250	15.8686000	-91.2400000
12	Depresión del río Lagartero, Finca Los Cimientos	Nentón	700	15.8806000	-91.8111000
13	Finca EL Carmen	Nentón	700	15.9153000	-91.7208000
14	Aldea Yalambojoch punto 1	Nentón	1460	15.9875000	-91.5514000
15	Laguna yolnabaj punto 1	Nentón	1120	16.0069000	-91.5764000
16	Finca San Francisco, quebrada Sancapech	Nentón	1270	16.0219000	-91.5514000
17	Laguna yolnabaj punto 2	Nentón	1100	16.0403000	-91.5764000
18	Cerro Cruz Maltín punto 1	San Pedro Soloma	850	15.6925000	-91.1939444
19	Cerro Cruz Maltín punto 2	San Pedro Soloma	1200	15.6861944	-91.2191111
20	Cerro Cruz Maltín punto 3	San Pedro Soloma	1750	15.6810833	-91.2277222
21	Cerro Cruz Maltín punto 4	San Pedro Soloma	2250	15.6796389	-91.2369722
22	Aldea Yalambojoch punto 2	Nentón	1911	15.9630700	-91.5705600
23	Finca Ixcansan, 10.3 Km. E de Aldea Yalambojoch	Nentón	1647	16.0061400	-91.4998800
24	Cerro Bobí punto 2	San Mateo Ixtatán	3079	15.8052400	-91.5062300
25	10 Km. NO de Santa Eulalia	Santa Eulalia	2300	15.7622000	-91.5028000
26	Aldea Quisil	San Juan Ixcoy	2000	15.5714000	-91.3944000

Fuente: Bases de datos de colecciones de mamíferos revisadas

7.4. Análisis Estadístico

Los dos conjuntos de datos, correspondientes a dos gradientes altitudinales, fueron analizados de la siguiente manera: a) para describir la diversidad de mamíferos menores terrestres del Cerro Cruz Maltín se realizó un análisis de los componentes de la diversidad (*alfa*, *beta* y *gamma*); b) la hipótesis planteada para el estudio fue puesta a prueba utilizando el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004) en los dos gradientes.

7.4.1. Análisis de los Componentes de la Diversidad

7.4.1.1. Diversidad alfa

La diversidad alfa se analizó por medio de la riqueza específica e índices de Shannon-Weiner y dominancia.

- Riqueza específica (S).

Número total de especies obtenido por un censo de la comunidad (Moreno 2001).

- Índice de Shannon-Wiener.

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 1988, Moreno 2001). El índice aumentando su valor al incrementarse el número de especies así como con una frecuencias más equitativas entre las especies de una muestra (Krebs 1985). Este índice fue calculado solamente para el gradiente altitudinal del Cerro Cruz Maltín utilizando el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001).

- Índice de Dominancia

Manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, presenta valores mayores al existir especies que tienen una mayor frecuencia de captura en cada una de las muestras, el índice disminuye al presentarse una comunidad con frecuencias de captura que sean equitativas entre sí (Krebs 1985). Este índice fue calculado solamente para el gradiente altitudinal Cerro Cruz Maltín utilizando el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001).

7.4.1.2. Diversidad beta

Para el análisis de la diversidad *beta* se utilizaron tres diferentes índices: a) el índice de Morista, índice de similitud/disimilitud, el cual expresa el grado en que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas; b) índice de Magurran el cual es un índice que mide el reemplazo de especies entre las diferentes muestras obtenidas; y c) cálculo de la diversidad *beta* basado en la riqueza de especies.

- Índice de Morisita

Índice cuantitativo que expresa la similitud entre unidades muestrales, este índice varía de 0 cuando no hay similitud a 1 cuando la similitud es completa (Magurran, 1988). Este índice fue calculado solamente para el gradiente altitudinal del Cerro Cruz Maltín utilizando el programa Past ver. 1.71 (Hammer *et al.* 2001)

- Índice de Magurran

Este índice proporciona un valor de diversidad beta en el sentido biológico descrito por Whittaker (1972), y se basa en datos de presencia cualitativos (presencia – ausencia de las especies). Con este índice el valor de la diversidad beta aumenta conforme el número de especies en los dos sitios aumenta y también cuando se vuelven más diferentes. El índice de Magurran se calcula con la siguiente ecuación:

$$\beta = (a + b) (1 - I_j)$$

donde: *a* y *b* son las especies presentes en los dos sitios.

I_j = similitud entre los sitios A y B mediante el índice de Jaccard.

- Cálculo de la Diversidad *beta* basado en la riqueza de especies.
Este índice expresa un valor absoluto de la diversidad *beta*, el cual fue utilizado posteriormente para calcular la diversidad *gamma* del gradiente altitudinal Cruz Maltín. La diversidad *beta* se calculó con la siguiente ecuación (Lande 1996).

$$\text{Beta} = \sum q_j (S_t - S_j)$$

donde:

q_j = peso proporcional de la comunidad j , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa que se da en un valor de porcentaje.

S_t = Número total de especies registradas en el conjunto de comunidades.

S_j = Número de especies registradas en la comunidad j .

El valor de importancia que se utilizó fue la proporción entre el número de especies capturado en cada piso altitudinal sobre la riqueza total del gradiente.

7.4.1.3. Diversidad *gamma*

La diversidad *gamma* se calculó mediante el procedimiento descrito por Lande (1996), basado en la riqueza de especies.

Con este índice primero se calcula la diversidad *beta*, basada en la riqueza de especies y posteriormente la diversidad *gamma* fue calculada con la siguiente ecuación:

$$\text{Gamma} = \text{alfa promedio} + \text{beta}$$

Un aspecto importante de la utilización de esta ecuación es que al final se puede conocer el porcentaje de contribución de la diversidad *alfa* y la diversidad *beta* al valor total de la diversidad, es decir la diversidad *gamma*, con lo cual se establece cual componente tiene una mayor importancia para la diversidad total de la región (Moreno 2001).

7.4.2. *El modelo nulo de dominancia media*

El efecto de dominancia media es relativamente una nueva hipótesis que explica los patrones espaciales de distribución de las especies. La hipótesis predice un efecto de campana en la riqueza de especies al medio del gradiente ó dominio, una vez los rangos de las especies se encuentran distribuidos al azar dentro de un dominio geométrico, Ej. entre la base y la cima de una montaña. Los modelos de dominancia media representan una clara hipótesis nula, asumen que los rangos de distribución de las especies son continuos, estáticos y que ellos “construyen bloques” que pueden ser manipulados en simulaciones, también se asume que la especiación y extinción ocurren al azar sobre el espacio (Colwell *et al.* 2004).

En el caso del modelo nulo de efecto de dominancia media, el factor de interés que se quiere excluir es cualquier efecto en el gradiente espacial sobre la distribución de las especies, localizados en el dominio geográfico tales como: gradientes climáticos, fisiográficos e históricos. Los modelos nulos de dominancia media específicamente no excluyen las poblaciones, ni los individuos, es decir la estructura espacial de la distribución de las especies en un rango geográfico ó dominio, en este caso el gradiente altitudinal (Colwell *et al.* 2004).

Se utilizó el programa de dominancia media (McCain 2004), el cual describe el patrón geométrico que resulta de la aleatorización de los patrones de distribución de las especies y puntos medios de estos patrones dentro de un gradiente, utilizando para ello simulaciones de Monte Carlo. La significancia del modelo generado es evaluado por medio de una regresión lineal entre los datos empíricos (matriz de datos en crudo) sobre el promedio de las simulaciones de Monte Carlo, donde la media = mediana = moda (McCain 2004).

Para este análisis se utilizaron 10,000 simulaciones de Monte Carlo. Todos los rangos de distribución de las especies se encuentran inmersos dentro del dominio, el cual para el caso del gradiente Cerro Cruz Maltín va de los 850 a los 2250 msnm y para el gradiente Sierra de Los Cuchumatanes va de los 700 a 3450 msnm. El modelo de dominancia media predice

que la mayoría de los rangos de distribución de las especies se concentraran al punto medio del dominio, lo que crea un incremento en la riqueza de especies hacia el centro del dominio o efecto de dominancia media.

El análisis de Monte Carlo involucra una aleatorización de los datos observados, esta aleatorización es específica para ser comparada en modelos nulos. Las características que posee son: a) Prueba estadística específica para describir algún patrón en el conjunto de datos b) Crea una distribución esperada de los datos, de acuerdo al modelo de hipótesis nulo, c) Compara cuanto se asemejan los datos reales al modelo nulo, por medio de un valor de P (Gotelli & Ellison 2004).

8. Resultados

8.1. Análisis de los componentes de la diversidad en el gradiente Cerro Cruz Maltín

8.1.1. Diversidad Alfa

Riqueza de especies y abundancias relativas

La riqueza de especies de mamíferos menores terrestres encontrada en el Cerro Cruz Maltín fue de diez especies, que representan a los órdenes Didelphimorphia, Insectívora y Rodentia. En el piso altitudinal ubicado a 850 msnm se colectaron dos especies: *Peromyscus mexicanus* y *Sigmodon hispidus*, este piso altitudinal registro la menor frecuencia de captura con cuatro ejemplares. El piso altitudinal ubicado a 1200 msnm presento una riqueza de cuatro especies: *P. mexicanus*, *S. hispidus*, *Scotinomys teguina* y *Marmosa mexicana*, en este piso altitudinal se capturo un total de doce ejemplares. El piso altitudinal ubicado a 1750 msnm presentó una riqueza de seis especies: *M. mexicana*, *P. guatemalensis*, *Heteromys desmarestianus*, *Reithrodontomys microdon*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Oryzomys saturator*, en este piso altitudinal se capturó un total de quince ejemplares. El piso altitudinal ubicado a 2250 msnm presento una riqueza de dos especies: *P. guatemalensis* y *Sorex veraepacies*, siendo el piso altitudinal que registro la mayor frecuencia de captura, con veintiocho ejemplares.

La riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en el Cerro Cruz Maltín así como la abundancia relativa se presenta en la Tabla No. 2.

Tabla No. 2
Listado y abundancias relativas de mamíferos menores terrestres por piso altitudinal
encontradas en Cerro Cruz Maltín

Listado de especies y abundancias relativas encontradas en el Cerro Cruz Maltín, Agosto – Diciembre 2007

ESPECIE	Orden: Familia	PISO ALTITUDINAL			
		850 msnm	1200 msnm	1750 msnm	2250 msnm
<i>Peromyscus Mexicanus</i>	Rodentia: Muridae	3	9	-	-
<i>Sigmodon hispidus</i>	Rodentia: Muridae	1	1	-	-
<i>Scotinomys teguina</i>	Rodentia: Muridae	-	1	-	-
<i>Marmosa mexicana</i>	Didelphimorphia: Didelphidae	-	1	2	-
<i>Peromyscus guatemalensis</i>	Rodentia: Muridae	-	-	4	25
<i>Heteromys desmarestianus</i>	Rodentia: Heteromyidae	-	-	4	-
<i>Reithrodontomys microdon</i>	Rodentia: Muridae	-	-	3	-
<i>Oligoryzomys Fulvescens</i>	Rodentia: Muridae	-	-	1	-
<i>Oryzomys saturator</i>	Rodentia: Muridae	-	-	1	-
<i>Sorex veraepacis</i>	Insectívora: Soricidae	-	-	-	3
Número de Especies por piso altitudinal		2	4	6	2
Número de Individuos por piso altitudinal		4	12	15	28

Índices de Shannon-Weiner y dominancia

El índice de Shannon-Weiner presentó su valor más alto en el piso altitudinal ubicado a 1750 msnm, lugar donde fue registrado el mayor número de especies (6) así como las frecuencias más equitativas entre ellas. Le sigue el piso altitudinal a 1200 msnm (4 especies), los pisos altitudinales ubicados hacia los extremos (850 y 2250 msnm) presentaron los valores más bajos de diversidad de Shannon-Wiener. El índice de

dominancia presento valores contrarios al índice de Shannon-Weiner, siendo mayores hacia los extremos del gradiente y menores al centro (tabla No. 3 y figura No. 3).

Tabla No. 3
Valor de Diversidad del Índice de Shannon-Wiener y de Dominancia encontrados en los sitios de muestreo

	Bosque 850msnm	1200msnm	1750msnm	2250msnm
Shannon-Wiener	0.5623	0.837	1.657	0.4087
Dominancia	0.625	0.583	0.208	0.801

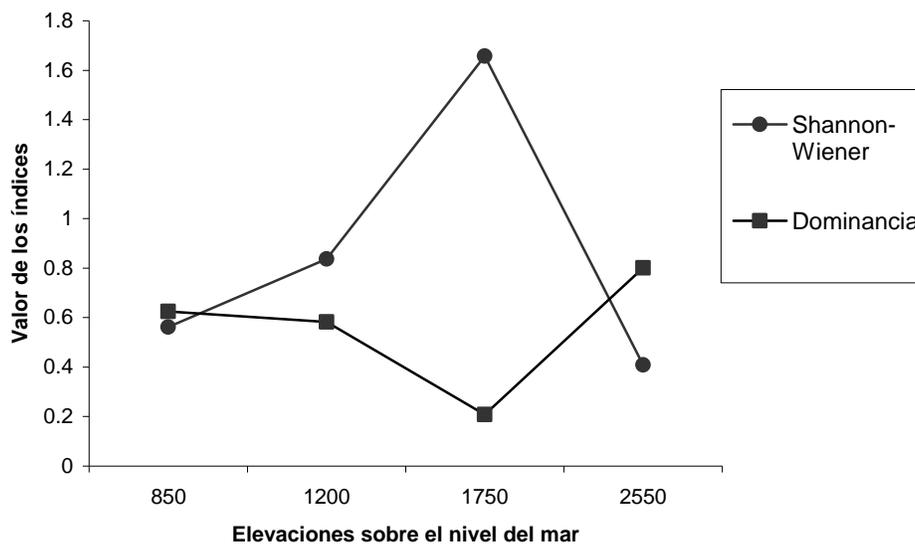


Fig. 3 Valores de diversidad de los índices de Shannon-Wiener y Dominancia encontrados en los pisos altitudinales muestreados del Cerro Cruz Maltín. El cálculo de los índices se realizó utilizando el programa Past., versión 1.13 de Hammer y Harper (2003).

8.1.2. Diversidad Beta

Índice de Morisita-Horn

El resultado del índice de Morisita-Horn es un agrupamiento jerárquico. El análisis muestra dos grupos, uno formado por los pisos altitudinales inferiores (850 y 1200 msnm.) y el

segundo formado por los pisos altitudinales superiores (1750 y 2250 msnm.) Los dos pisos altitudinales inferiores se agrupan con un valor de 0.90; mientras que los dos pisos superiores se agrupan con un valor de 0.42; a la vez que los dos grupos formados se agrupan con un valor de 0.01 (Figura No.4).

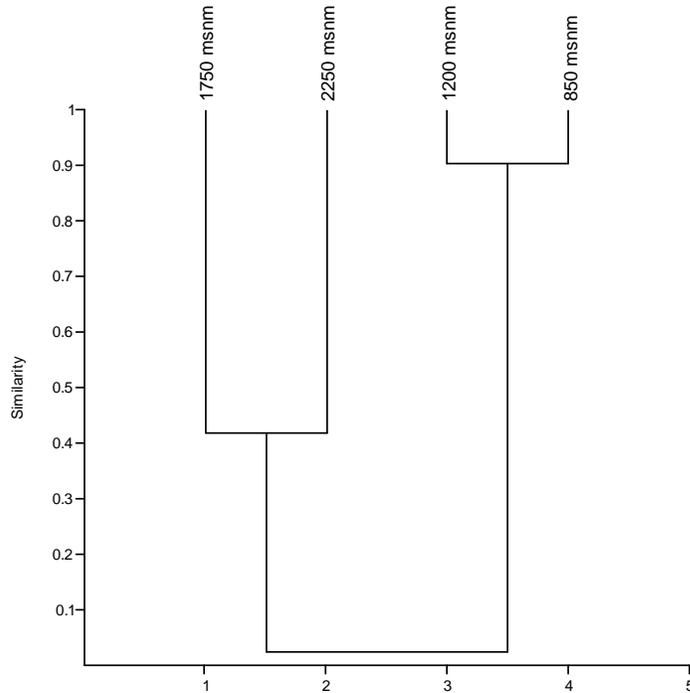


Fig. 4 Análisis de agrupamiento jerárquico utilizando el índice de Morisita-Horn. El cálculo del índice se realizó utilizando el programa Past., versión 1.13 de Hammer y Harper (2003).

Índice de Magurran

El índice de Magurran mide el reemplazo de especies, aumentando conforme el número de especies en los dos sitios aumenta y también al volverse más diferentes (Moreno 2000). En la Tabla No. 4 aparece el valor para cada par de pisos altitudinales; el valor máximo ocurre en los pisos altitudinales intermedios, entre los 1200 a 1750 msnm, reduciéndose los valores del índice hacia los extremos del gradiente. Los valores del índice indican que existe un mayor reemplazo y aumento de especies al centro del gradiente, disminuyendo el número de especies al acercarse a los extremos.

Tabla No. 4
Valores del Índice de Magurran para cada par
de pisos altitudinales estudiado

Pisos Altitudinales	1200 msnm	1750 msnm	2250 msnm
850 msnm	3	8	4
1200 msnm	-	8.8	6
1750 msnm	-	-	6.8

Calculo de la diversidad *beta* basado en la riqueza de especies

Para el cálculo de la diversidad *beta* basado en la riqueza de especies la medida de importancia relativa utilizada fue la riqueza de especies.

$$Beta = [0.2 (10-2) + 0.4 (10-4) + 0.6 (10-6) + 0.2 (10-2)]$$

$$Beta = 8$$

La diversidad *beta* (Lande 1996) calculada es de 8.

8.1.3. Diversidad Gamma

Para el cálculo de la diversidad *gamma*, primero se calculó el *alfa* promedio, sumando el número de especies de cada piso altitudinal y dividiéndola entre el total de pisos altitudinales, posteriormente la diversidad *gamma* fue calculado utilizando la ecuación de Lande (1996)

$$Alfa\ promedio = 2\ Spp\ (850\ msnm) + 4\ Spp\ (1200\ msnm) + 6\ Spp\ (1750\ msnm) + 2\ Spp\ (2250\ msn) / 4 = 3.5$$

$$Gamma = alfa\ promedio + Beta\ (Lande\ 1996)$$

$$Gamma = 3.5 + 8 = 11.5\ especies$$

La diversidad total predicha por el cálculo de la diversidad *gamma* utilizando la riqueza de especies es de 11.5 especies para el Cerro Cruz Maltín.

La diversidad *Gamma* de mamíferos menores terrestres del Cerro Cruz Maltín calculada por medio de la riqueza de especies dio como resultado que la diversidad *alfa* aporta un 30.5 % a la diversidad total, mientras que la diversidad *Beta* aporta un 69.5 % al total de la diversidad.

8.2. Modelo Nulo de dominancia media Gradiente Cerro Cruz Maltín

La distribución de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en el gradiente altitudinal Cerro Cruz Maltín, mostró un incremento a elevaciones intermedias, obteniendo un máximo de 6 especies en el piso altitudinal ubicado a 1750 msnm. El modelo de dominancia media generado fue significativo y predice de manera satisfactoria la distribución de especies a lo largo del gradiente altitudinal, tanto los datos empíricos como el modelo generado poseen graficas con forma de arco y con un efecto de campana hacia el centro del gradiente (Fig. 5). Los resultados de la regresión lineal entre la riqueza de especies de los datos empíricos y la riqueza de especies estimada por el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004) presenta valores significativos, $r^2 = 0.766$, $p = 0.0002$, con ecuación de $y = 0.7563x + 1.058$ (Fig. 6), explicando el modelo nulo más del 75 % de la variación encontrada en la distribución altitudinal de las especies de mamíferos menores terrestres para el Cerro Cruz Maltín.

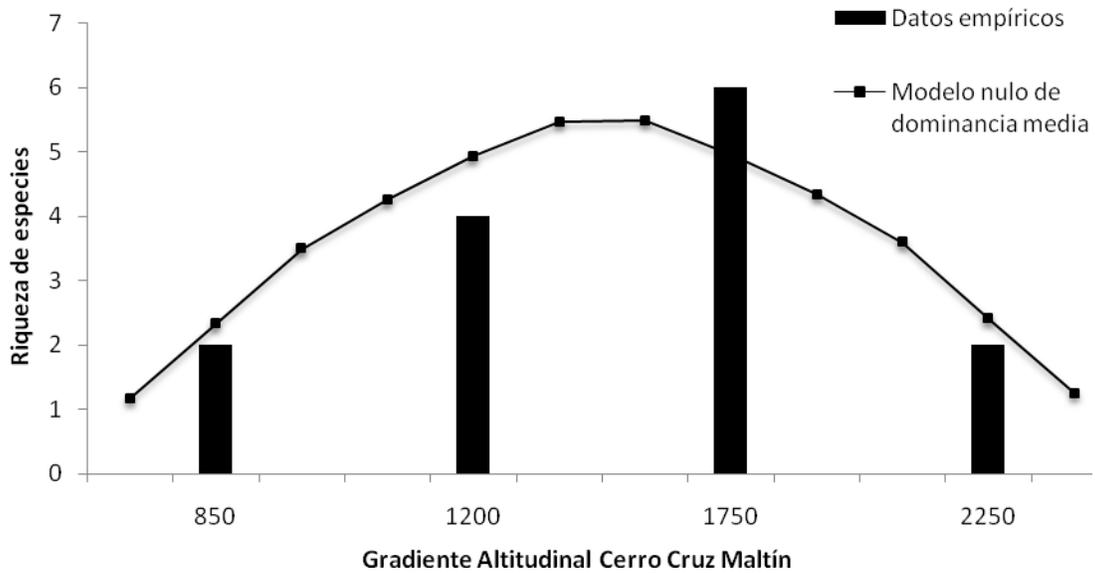


Fig. 5. Distribución empírica de la riqueza de especies y modelo nulo de dominancia media generado a través del programa de dominancia media (McCain 2004) a partir del promedio de 10,000 simulaciones de Montecarlo, obteniendo una función de $Y = -0.1392x^2 + 1.8196x - 0.6446$.

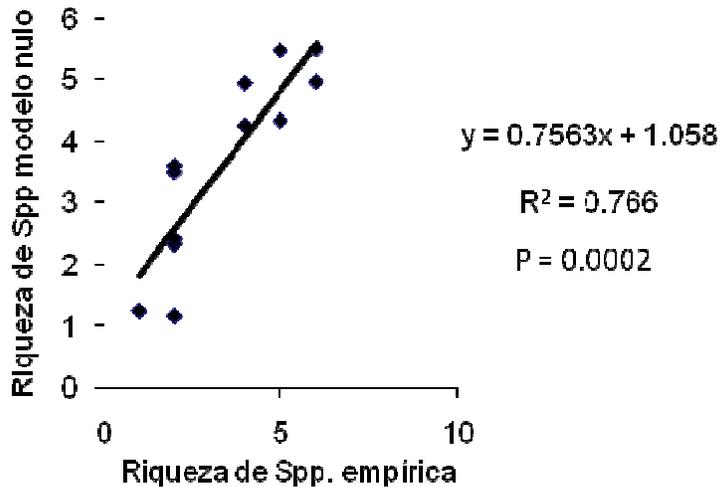


Fig. 6. Regresión lineal de la riqueza de especies empírica sobre la riqueza de especies estimada por el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004).

8.3. Gradiente Sierra de Los Cuchumatanes

8.3.1. Distribución altitudinal de especies de mamíferos menores terrestres

Consultando bases de datos de colecciones de mamíferos se obtuvieron 1045 registros de mamíferos menores terrestres del área de estudio, representando a 29 especies diferentes, la figura 7 muestran el listado de especies así como el rango de distribución altitudinal de cada una de ellas.

Los dominios de distribución (rangos elevaciones) de mamíferos menores terrestres de la Sierra de Los Cuchumatanes fueron establecidos tomando como el límite inferior el registro de menor altitud y como límite superior el registro de mayor altitud (McCain 2004). Para describir la variación altitudinal de la riqueza de especies realice una división de ensambles de especies encontradas a lo largo del gradiente, las cuales presentan cierto grado de traslape, siendo estas: las de zonas bajas, zonas intermedias bajas, zonas intermedias altas y las de zonas altas.

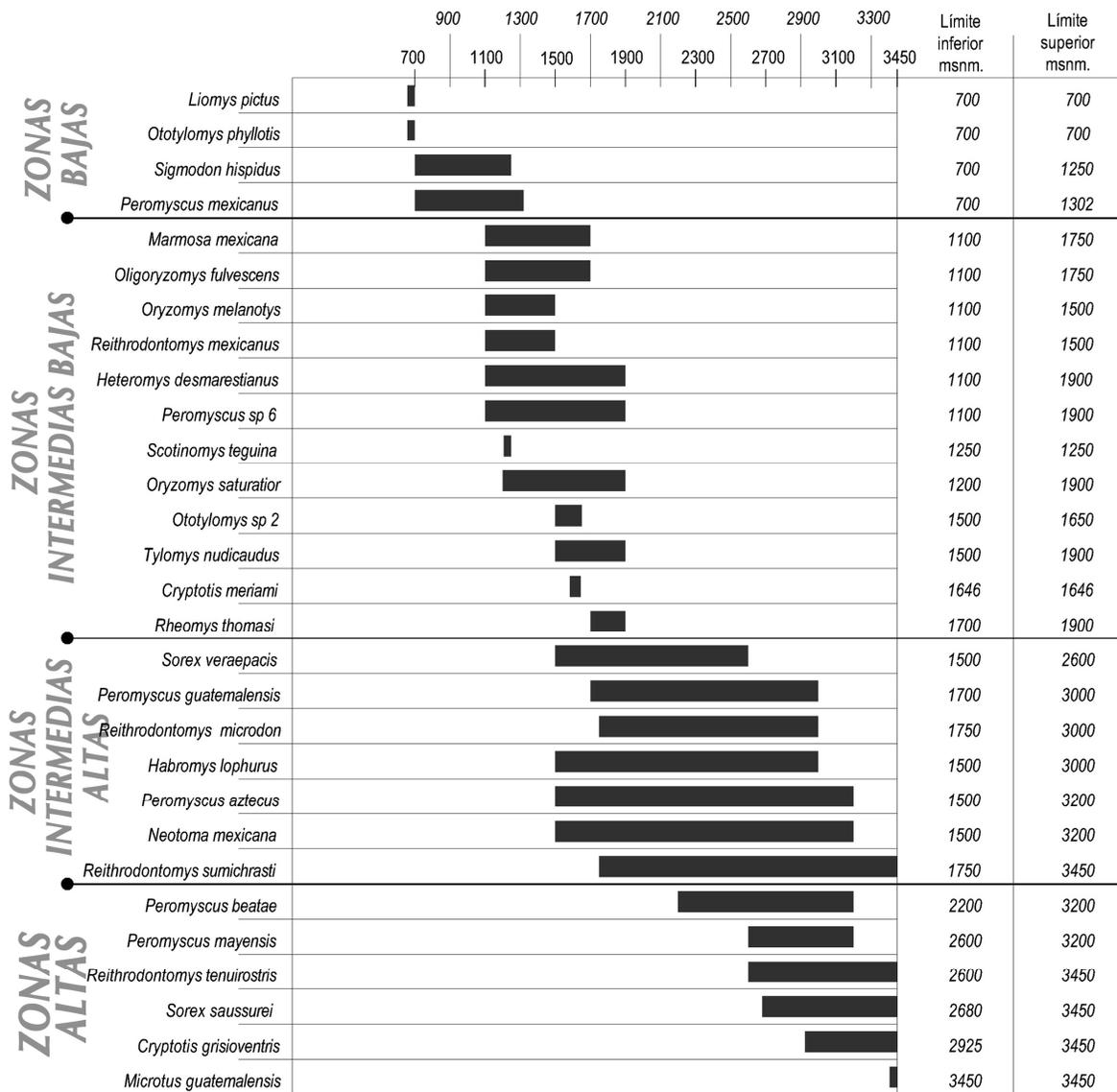


Fig. 7. Listado y distribución altitudinal de las especies de mamíferos menores terrestres de la Sierra de Los Cuchumatanes obtenido mediante consulta de bases de datos de colecciones de mamíferos. En la grafica se observan los cuatro grupos de especies identificados por el autor en base a la distribución altitudinal que presentaron las especies.

La distribución altitudinal de las especies de mamíferos menores terrestres en la Sierra de Los Cuchumatanes fue dividida en 4 grupos ó ensambles: los de zonas bajas; los de zonas intermedias bajas; los de zonas intermedias altas y los de zonas altas, existiendo un cierto traslape entre los ensambles.

El grupo denominado en este trabajo como de zonas bajas lo conforman 4 especies: *L. pictus*, *O. phyllotis*, *S. hispidus* y *P. mexicanus* las cuales se encuentran distribuidas desde los 700 a 1300 msnm, las primeras dos solo aparecen registros a 700 msnm, siendo organismos que prefieren hábitats secos y bosques deciduos. Las especies *S. hispidus* y *P. mexicanus* están fuertemente asociadas a zonas perturbadas, donde ha ocurrido un cambio muy fuerte en el uso de la tierra, principalmente por el avance de la frontera agrícola (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997).

El grupo de zonas intermedias bajas lo conforman especies que se encuentran distribuidas en las tierras bajas de la Sierra de Los Cuchumatanes, principalmente entre los 1100 a 1900 msnm, el grupo lo conforman 12 especies: *M. mexicana*, *O. fulvescens*, *O. melanotis*, *R. mexicanus*, *H. desmarestianus*, *Peromyscus* sp 6, *S. teguina*, *O. saturator*, *Ototylomys* sp 2, *T. nudicaudus*, *C. meriami* y *R. thomasi*. Dentro de este grupo de especies aparecen varias que son consideradas como generalistas tales como *M. mexicana*, *O. melanotys* y *R. mexicanus* las cuales se les puede encontrar en arbustales, bosques secundarios y zonas abiertas (Mena & Vázquez 2005). El resto de las especies se le asocia a bosques húmedos latifoliados, principalmente bosques nubosos (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997). Este grupo posee bastante importancia ya que acá se encuentran las especies nombradas en este trabajo como *Peromyscus* sp 6 y *Ototylomys* sp 2, actualmente se están haciendo los estudios, como parte de otra investigación, para identificarlas y nombrarlas correctamente, con el resultado de que muy probablemente sean especies nuevas para la ciencia, endémicas de Guatemala (Com. per. S.G. Pérez).

El grupo de zonas intermedias altas está conformado por 7 especies que se distribuyen principalmente entre los 1500 a 3000 msnm, siendo estas: *P. aztecus*, *S. veraepacis*, *H. lophurus*, *N. mexicana*, *P. guatemalensis*, *R. microdon* y *R. sumichrasti*. Estas especies están asociadas principalmente a bosques húmedos de montaña, donde son frecuentes los bosques nubosos, rodales y pastizales naturales. En este grupo de especies aparecen varias con importancia para la conservación, debido a que poseen un rango de distribución bastante restringido, tales como *H. lophurus*, *R. microdon*, *P. guatemalensis* y *S.*

veraepacis, especies endémicas regionales que se encuentran en las montañas del sur de México y este de Guatemala (Wilson & Reeder 2005, McCarthy & Pérez 2006).

El grupo de las zonas altas está formado por 6 especies, las cuales se distribuye principalmente entre 2600 a 3450 msnm, siendo estas: *P. beatae*, *P. mayensis*, *R. tenuirostris*, *C. grisioventris*, *S. saussurei* y *M. guatemalensis*. Estas especies se encuentran distribuidas principalmente en zonas boscosas frías, tales como bosques puros de *Abies gutemalensis*, rodales, zonas abiertas con pastizales naturales y bosques con abundantes epífitas y musgo (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997). En este grupo se encuentran especies con bastante importancia para la conservación, debido a que son consideradas como endémicas regionales, siendo estas: *R. tenuirostris*, *S. saussurei*, y *M. guatemalensis* (Wilson & Reeder 2005, McCarthy & Pérez 2006). La especie *P. mayensis* es uno de los tres mamíferos endémicos reportados para Guatemala, el cual se le encuentra en zonas boscosas del municipio de San Mateo Ixtatan (Wilson & Reeder 2005)

8.3.2. Modelo nulo de dominancia media

La distribución de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en el gradiente altitudinal Sierra de los Cuchumatanes presenta un incremento a elevaciones intermedias, encontrándose que la mayor riqueza ocurre entre los 1500 a 2600 msnm, con una riqueza que va de 10 a 12 especies, siendo de los 1800 a 2000 msnm donde se registra el máximo de la riqueza, 12 especies. El modelo de dominancia media generado fue significativo y predice de manera satisfactoria la distribución de especies a lo largo del gradiente altitudinal, tanto los datos empíricos como el modelo generado poseen graficas con forma de arco y con un efecto de campana hacia el centro del gradiente (Fig. 8). Los resultados de la regresión lineal entre la riqueza de especies de los datos empíricos y la riqueza de especies estimada por el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004) presenta valores significativos, $r^2 = 0.829$, $p < 0.0001$, con ecuación de $y = 1.0562x - 0.0198$ (Fig. 9), explicando el modelo nulo más del 80 % de la variación encontrada en la distribución altitudinal de las especies de mamíferos menores terrestres para La Sierra de Los Cuchumatanes.

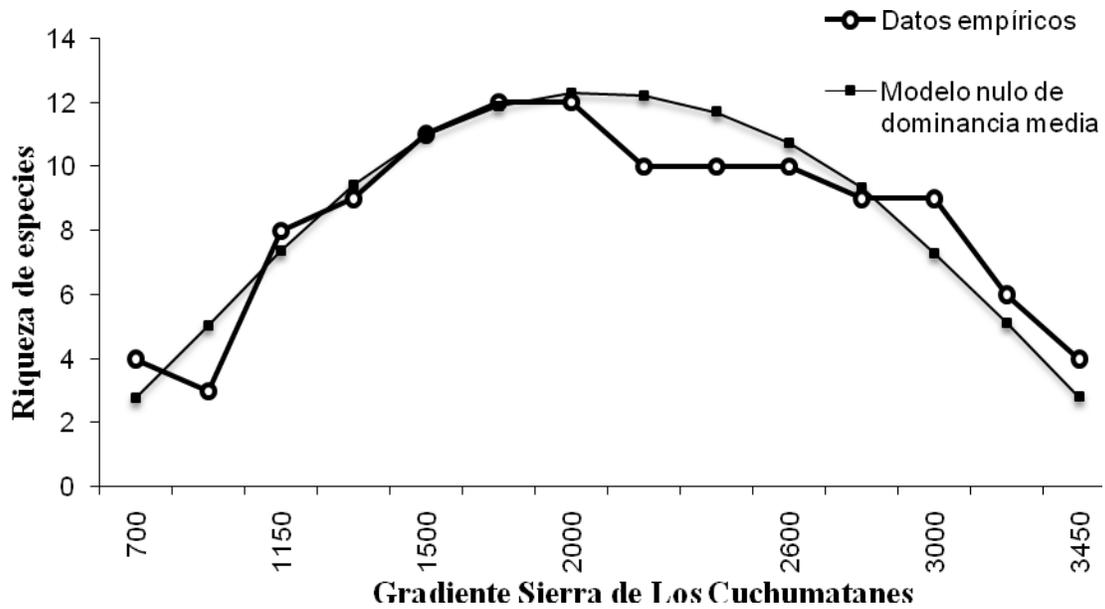


Fig. 8. Se muestra la distribución empírica de la riqueza de especies y el modelo nulo de dominancia media de mamíferos menores terrestres del gradiente altitudinal Sierra de Los Cuchumatanes, ambas curvas fueron generadas utilizando el programa de dominancia media (McCain 2004). La curva que muestra la distribución empírica de las especies fue elaborada a partir de los rangos elevacionales de distribución de cada una de las 29 especies analizadas (Fig. 7); el modelo nulo se genero a partir del promedio de 10,000 simulaciones de Montecarlo, obteniendo una función de $Y = -0.2301x^2 + 3.4477x - 0.668$.

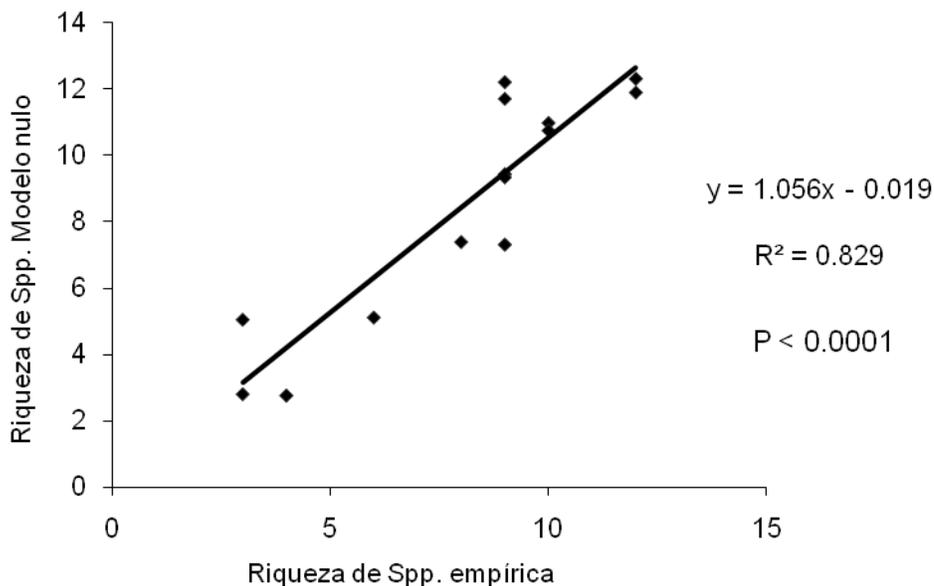


Fig. 9. Regresión lineal de la riqueza de especies empírica sobre la riqueza de especies estimada por el modelo nulo de dominancia media (McCain 2004).

9. Discusión

9.1. Análisis de los componentes de la diversidad gradiente Cerro Cruz Maltín

9.1.1. Diversidad alfa

El índice de Shannon-Weiner indica que la mayor diversidad de especies se encuentra en los pisos altitudinales intermedios, siendo a los 1750 donde se registra la máxima diversidad de especies (6 especies) así como el máximo valor Shannon-Weiner, los valores del índice para el resto de los pisos altitudinales muestreados son menores, encontrándose los valores más bajos en los pisos altitudinales ubicados en los extremos del gradiente.

El índice de dominancia presenta valores contrarios al índice de Shannon-Weiner, siendo mayores hacia los extremos del gradiente y menores al centro. El patrón de los valores de diversidad de Shannon-Weiner y dominancia indica que la mayor concentración de la riqueza de especies de mamíferos menores así como la proporción más equitativa entre las abundancias de las especies capturadas se encuentra al centro del gradiente, por el contrario hacia los extremos la riqueza desciende.

Los valores mayores del índice de dominancia hacia los extremos del gradiente indican la presencia de especies muy abundantes (dominantes) para estos sitios. *P. mexicanus* ejerce una dominancia en los primero dos pisos altitudinales (850 y 1200 msnms) con 3 y 9 capturas respectivamente y *P. guatemalensis* ejerce una dominancia para el piso altitudinal mayor (2250 msnm.) con 25 capturas.

Las causas del patrón de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres encontrado para el Cerro Cruz Maltín son discutidas en la parte 9.1.2. y 9.2 de esta tesis.

9.1.2. Diversidad beta

El índice de Morisita-Horn (Fig. 4), utiliza datos cuantitativos para evaluar la similitud/disimilitud de dos muestras (Moreno 2000). El resultado fue un agrupamiento de las muestras (pisos altitudinales) en base a la altitud, formándose dos grupos, uno conformado por los pisos altitudinales inferiores (850 y 1200) el cual se agrupa con un índice de 0.90, y el otro formado por los pisos altitudinales superiores (1750 y 2250) el cual se agrupa con índice de 0.42. El primer grupo presenta un índice bastante alto, esto principalmente por la presencia de las especies *P. mexicanus* y *S. hispidus* en ambos pisos altitudinales, encontrándose solamente un individuo de la especie *S. teguina* exclusivamente en el piso altitudinal ubicado a 1200 msnm. El segundo grupo presenta un índice bastante bajo, ya que cada piso altitudinal presenta especies propias, como lo son *H. desmarestianus* y *R. microdon* para los 1750 msnm y *Sorex veraepacis* para los 2250 msnm, encontrándose varios individuos de estas especies, solamente la especie *P. guatemalensis* se encontró en ambos pisos altitudinales.

La agrupación obtenida concuerda con el tipo de hábitat presente a lo largo del gradiente (observaciones del autor), siendo los pisos altitudinales superiores los que poseen un bosque nuboso bien conservado y los pisos inferiores conformados por un paisaje de bosques secundarios rodeadas de áreas de producción, apareciendo especies indicadoras de cada grupo, tales como *P. mexicanus* y *S. hispidus* que son frecuentes de hábitats perturbados (Reid 1997) y están presentes solo en los dos pisos inferiores; por el contrario para los pisos superiores se encuentran especies asociadas a bosques maduros como los son *P. guatemalensis*, *Heteromys desmarestianus*, *Reithrodontomys microdon* y *Sorex veraepacis* (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997).

El índice de Magurran mide el reemplazo de especies, aumentando conforme el número de especies en los dos sitios aumenta y también al volverse más diferentes (Moreno 2000). Al comparar los valores calculados por el índice de Magurran a través del gradiente altitudinal (Tabla No. 4) el valor más alto se da al centro del gradiente, entre los 1200 y 1750 msnm, sitio donde ocurre un mayor recambio de especies así como un aumento en la riqueza,

ocurriendo un cambio de especies asociadas a zonas perturbadas por especies asociadas a bosques con mejor grado de conservación (observaciones de campo hechas por el autor).

9.1.3. Diversidad Gamma

En el análisis altitudinal del Cerro Cruz Maltín, la diversidad *beta* tiene una mayor importancia para la diversidad total (*gamma*), esto debido a que esta diversidad, producto del reemplazo de especies a lo largo del gradiente aporta un 69.5 % de la diversidad *gamma*, el resto lo aporta la diversidad específica de cada piso altitudinal (diversidad *alfa*) con un 30.5 %. Estos resultados son congruentes con los datos obtenidos por medio del modelo nulo, así como el análisis de la diversidad *alfa*, encontrando que el recambio de especies a lo largo del gradiente contribuye de mayor manera a la diversidad total del gradiente analizado.

9.2. Modelo nulo de dominancia media

La hipótesis de dominancia media es una hipótesis espacial, la cual predice un patrón de joroba en la riqueza de especies al medio de un gradiente ó dominio, una vez los rangos de distribución de la especies se encuentran distribuidos al azar (Colwel *et al.* 2004). Para este estudio el dominio geométrico se estableció entre la base y la cima del Cerro Cruz Maltín (850 a 2250 msnm) y la base y la cima de la Sierra de Los Cuchumatanes (700 a 3450 msnm). Se utilizó el programa de dominancia media (McCain 2004) el cual genera un modelo nulo de dominancia media en la distribución de las especies, prediciendo un incremento en la riqueza a elevaciones medias, disminuyendo la riqueza con forme se acerca a los extremos del gradiente. El modelo nulo de dominancia media excluye cualquier efecto en el gradiente espacial sobre la distribución de las especies, tales como gradientes climáticos, fisiográficos e históricos, específicamente no se excluye las poblaciones, ni la identidad de las especies, es decir la estructura espacial de la distribución de especies en un rango geográfico ó dominio (Colwell *et al.* 2004, McCain 2004).

El patrón de la distribución de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en los dos gradientes altitudinales analizados mostró un pico en la diversidad de especies a elevaciones intermedias, mostrando un efecto de dominancia media en la distribución altitudinal de la diversidad. La regresión lineal de la riqueza de especies del modelo nulo generado sobre la riqueza de especies empíricas presentó valores fuertemente significativos, estableciendo que el modelo nulo explica más del 75 % de la variación observada para el Cerro Cruz Maltín con un $r^2 = 0.766$, $p = 0.0002$ ($y = 0.7563x + 1.058$) y más del 80 % para la Sierra de Los Cuchumatanes con un $r^2 = 0.829$, $p < 0.0001$ ($y = 1.0562x - 0.0198$). La pregunta importante acá es: ¿Por qué se produce este patrón en la diversidad de especies?

Los mamíferos menores no voladores han sido utilizados particularmente en estudios de gradientes ambientales, principalmente porque forman ensambles de especies característicos a lo largo del gradiente, esto como resultado de adaptaciones a la elevación, vegetación, factores históricos, limitada capacidad de dispersión, entre otros (Heaney 2001). El patrón de distribución altitudinal ha sido estudiado para una gran variedad de taxones, siendo este grupo de organismos a los que mejor se les ha documentado un incremento en la riqueza de especies a elevaciones intermedias (Grytnes & McCain 2007).

La causa de este patrón no es el resultado de una sola variable, sino de una mezcla entre varias variables tales como la complejidad del hábitat, competencia, factores históricos, procesos de extinción y evolución de las especies y ecotonos que se encuentran a lo largo del gradiente altitudinal (Grytnes & McCain 2007). Una de las causas del incremento de la riqueza de especies a elevaciones intermedias es debido a un traslape de rangos de distribución de las especies entre dos comunidades adyacentes (Lomolino 2001). Este traslape de especies de dos zonas adyacentes, hace que la diversidad de especies presente un pico, para el caso de mamíferos menores terrestres, esto ocurre generalmente al medio de un gradiente altitudinal (Heaney 2001). Mena & Vázquez-Domínguez (2005) discuten que en gradientes altitudinales grandes (que excedan los 1900 m) se tiene una mayor heterogeneidad en ecosistemas, lo que hace que existan varios ecotonos o zonas de transición entre comunidades de especies. Por otro lado la fracción de especies endémicas

tiende a incrementarse con la altitud, siendo más frecuente a elevaciones medias y altas, está mezcla de especies propias de zonas intermedias a altas, más la variedad de ecotonos que se encuentra en las zonas intermedias de las montañas son una de las explicaciones más frecuentemente utilizadas para explicar el efecto de dominancia media de la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres en gradientes altitudinales (Grytnes & McCain 2007, Heaney 2001, Mena & Vázquez-Domínguez 2005, McCain 2004).

Los sistemas montañosos Sierra de Los Cuchumatanes, junto con la Sierra de Las Minas, son las dos regiones más ricas en zonas de vida, ecosistemas, endemismos y diferencias macro y microclimática que tiene Guatemala (Castañeda 2008). La Sierra de Los Cuchumatanes presenta una gran diversidad de ecosistemas, producto de la gran variación altitudinal y presentar un complejo montañoso formado por numerosas montañas y valles intermontanos, que hacen de cada ladera y valle de esta sierra un hábitat único para las especies (Castañeda 2008).

La figura No. 7 muestra los rangos altitudinales de distribución de las especies a lo largo de la Sierra de Los Cuchumatanes, a manera de describir esta distribución, el autor identifico 4 grupos o ensambles de especies, estando la mayor cantidad de especies concentrada en los grupos intermedios (los de zonas intermedias bajas y zonas intermedias altas), sumando entre los dos grupo un total de 19 de las 29 especies registradas en este trabajo, existiendo en este intervalo altitudinal (1100 a 3000), un traslape de especies, entre las distribuidas principalmente en tierras bajas y las distribuidas principalmente en tierras altas, lo que hace que al centro del gradiente altitudinal se concentre la mayor diversidad de especies de mamíferos menores terrestres, encontrándose el pico de la riqueza entre los 1500 a 2600 msnm con un máximo de 10 a 12 especies, siendo entre los 1800 a 2000 msnm donde se registra la mayor diversidad, con 12 especies. Especies propias de tierras bajas (que prefieren habitar tierras menores a los 2000 msnm) que se encuentran distribuidas entre los 1500 a 2600 msnm para la Sierra de Los Cuchumatanes son *M. mexicana*, *O. fulvescens*, *O. melanotis*, *H. desmarestianus*, *T. nudicaudus* y *R. thomasi* (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997); por el contrario las especies propias de tierras altas (que prefieren habitar tierras mayores a los 2000 msnm), que también se les puede encontrar al medio este gradiente son:

S. veraepacis, *P. guatemalensis*, *R. microdon* y *H. lophurus* (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997); esto sumado a las especie más generalistas que tienen un rango de distribución altitudinal más amplio, tales como *P. aztecus*, *N. mexicana* y *R. sumichrasti* (Wilson & Reeder 2005, Reid 1997) hacen que al centro del gradiente altitudinal de la Sierra de Los Cuchumatanes se concentre la mayor diversidad de especies.

Contrariamente a lo encontrado en los dos grupos de especies distribuidos en zonas intermedias de las Sierra de Los Cuchumatanes, los grupos ubicados a los extremos del gradiente poseen una menor riqueza de especies, siendo de 4 especies exclusivas de zonas bajas (700 a 1300 msnm) y 6 exclusivas de zonas altas (2600 a 3450 msnm), siendo estas: *L. pictus*, *O. phyllotis*, *S. hispidus* y *P. mexicanus*, las cuales prefieren habitar en ambientes propios de tierras bajas (Wilson & Reeder 2005); y *P. beatae*, *P. mayensis*, *R. tenuirostris*, *S. saussurei*, *C. grisioventris* y *M. guatemalensis* en ambientes propios de zonas altas, las cuales prefieren habitar ambientes templados propios de altas montañas (Wilson & Reeder 2005). Estos dos grupos identificados por el autor no aportan ninguna especie al centro del gradiente, sitio donde fue encontrada la mayor diversidad de especies.

Similar efecto de dominancia media en la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres fue encontrado al analizar un solo cerro de la Sierra de Los Cuchumatanes, el Cerro Cruz Maltín presenta un incremento de especies al medio del gradiente, ocurriendo este incremento justamente en el ecotono que se da al pasar de un ambiente con alto grado de perturbación a otro con mejores condiciones de conservación, apareciendo especies propias de un bosque nuboso en el piso altitudinal a 1750 msnm (*H. desmarestianus*, *R. guatemalensis*, *R. microdon*, *O. saturator* y *O. fulvescens*) lugar donde principia el bosque nuboso del Cerro, y no estando presentes especies indicadoras de ambientes perturbados como lo son *P. mexicanus* y *S. hispidus*, las cuales solo se encontraron a 850 y 1200 msnm. El efecto de dominancia media para el Cerro Cruz Maltín no es el efecto de un traslape de los patrones de distribución altitudinal de las especies, sino más bien de un recambio de especies que ocurre entre una zona con perturbaciones antrópicas y otra aún conservada.

La evidencia presentada en el presente trabajo está basada en los rangos elevaciones de las especies, establecidos por los registros de colecta históricos del área, los cuales fueron obtenidos revisando bases de datos de colecciones de mamíferos; así como de la información biológica conocida para cada una de estas especies, las cuales fueron analizadas y discutidas anteriormente. En contraste, efectos e influencias del clima, interacciones bióticas, eventos históricos y disponibilidad de recursos no fueron evaluados ni contemplados, aunque estos pueden tener gran importancia en la distribución altitudinal de las especies.

A continuación se discute algunos estudios realizados para Guatemala, donde se analiza el patrón de distribución altitudinal de la riqueza de especies utilizando varios grupos taxonómicos. Cambell y Vannini (1989) analizaron la distribución de anfibios y reptiles en Guatemala y Belice, los autores encontraron una relación diferente a lo encontrado en este trabajo entre la riqueza de especies y la altitud, teniendo los reptiles una distribución vertical, encontrándose el mayor número de especies cerca del nivel del mar, con una reducción constante de la riqueza hacia los 1,200 msnm, teniendo un ligero incremento entre los 1,200 a 1,400 msnm, seguido nuevamente por una reducción de la riqueza hacia los 4,000 msnm. La distribución de la riqueza de especies de anfibios presenta el mismo patrón que la de reptiles, excepto que la riqueza disminuye más lentamente que la de los reptiles, encontrándose la riqueza es más o menos constante entre el nivel del mar y los 1,700 msnm, disminuyendo constantemente después de este nivel hasta encontrar 5 especies a 3,000 msnm y solamente 1 a 4,000 msnm. Los autores analizaron la diversidad conjunta de los dos grupos estudiados, encontrando resultados distintos, ya que la mayor riqueza de especies ocurre entre los 1,200 a 1,700 msnm, formando una grafica con forma de arco de la distribución de la riqueza de especies con respecto a la altitud, si bien no se presenta un claro efecto de dominancia media de la distribución de especies, tampoco existe una reducción constante de especies al aumentar la altitud, los autores atribuyen tal efecto a la superposición de especies propias de tierras bajas con especies propias de tierras altas así como al incremento de las especies endémicas (Cambell y Vannini 1989).

Schuster y Cano (2005) evaluaron la distribución de los coleópteros de la familia Passalidae para Mesoamérica Nuclear, encontrando una relación no lineal entre la riqueza de especies y la altitud, utilizando el modelo parabólico los autores atribuyen un pico en la riqueza de especies a altitudes intermedias, localizado en los bosques nubosos entre 1500 a 2100 msnm, este pico en la riqueza es atribuido a una mezcla de variables tales como eventos geológicos y climáticos del pasado así como la asociación de bosques latifoliados húmedos, los cuales proporciona una diversidad de hábitats característicos para estos organismos.

Wake y colaboradores (1992) analizaron la distribución de la riqueza de especies en cinco transectos altitudinales en Mesoamérica, uno de estos transectos estuvo ubicado en la Sierra de Los Cuchumatanes, los autores de este trabajo indican que la mayor riqueza de especies de salamandras para este transecto se encuentra entre los 1300 a 2800 msnm, ocurriendo la mayor diversidad a elevaciones intermedias, siendo los bosques húmedos tales como bosques nubosos o bosques siempre verdes los que albergan la mayor diversidad de salamandras. Los datos presentados en el trabajo de Wake y colaboradores (1992) para los otros 4 transectos indican que la mayor diversidad de salamandras ocurre a elevaciones intermedias, variando de 1000 a 2800 msnm según el gradiente analizado. Los datos para la Sierra de Los Cuchumatanes indican que la distribución de la riqueza de salamandras presenta una distribución similar a la de mamíferos menores terrestres, con un incremento de la riqueza a elevaciones intermedias, siendo los bosques húmedos los que albergan la máxima diversidad de estos organismos (Wake *et al.* 1992).

Wiens y colaboradores (2007) analizaron la historia filogenética de las salamandras bolitoglossine en América y su relación con el patrón altitudinal de la riqueza que presenta este grupo de anfibios, encontrando un patrón similar al observado en el presente trabajo, donde la mayor diversidad está asociado a las elevaciones intermedias, basado en análisis moleculares, los autores encontraron que las zonas intermedias (principalmente entre los 1000 a 2000 msnm) no solamente albergan la mayor diversidad de especies, si no también, la mayor diversidad filogenética, concluyendo que el patrón en la riqueza altitudinal es el resultado de una temprana colonización de estas regiones en la historia filogenética de las bolitoglossine y posterior colonización de las partes altas y bajas de las regiones montañas,

contando las zonas intermedias con un mayor tiempo para producirse eventos de especiación y acumulación de especies en contraste con las zonas bajas y altas de las montañas (Wiens *et al.* 2007).

Los resultados presentados por Wiens y colaboradores (2007) muestran la importancia de las zonas intermedias de las montañas para la conservación de la biodiversidad, favoreciendo procesos de especiación, dispersión así como de refugio ante cambios ambientales de la biodiversidad, por lo cual debieran de ser zonas prioritarias para la conservación de los recursos biológicos. El presente estudio no puede ser contrastado con la evidencia presentada por Wiens y colaboradores (2007) debido a que el análisis de la distribución altitudinal de mamíferos menores en Los Cuchumatanes se realizó con datos de los patrones de distribución elevacionales de las especies, no contando con información referente a la historia filogenética de la especie, lo que corresponderá a estudios moleculares futuros que revelen esta historia filogenética de los mamíferos menores terrestres de la región, sin embargo es una evidencia de la importancia que tienen las zonas intermedias para preservar la riqueza biológica y favorecer los procesos ecológicos que se dan en las montañas.

La información presentada en este trabajo de tesis muestra la importancia que tienen las zonas intermedias de la Sierra Los Cuchumatanes y en general las zonas montanas intermedias como refugios naturales de las especies así como para mantener la continuidad de procesos ecológicos esenciales de la biodiversidad, por lo que debieran de ser considerados de alta importancia para la planificación de programas de gestión de la biodiversidad (genes, especies y ecosistemas). Actualmente solo la meseta alta y ciertas zonas periféricas de la Sierra Los Cuchumatanes cuentan con algún tipo de protección o manejo, por lo que se debieran de incluir a las zonas intermedias en programas de largo plazo de protección, restauración y uso de la biodiversidad.

10. Conclusiones

1. El modelo nulo de dominancia media explica en ambos gradientes altitudinales analizados más del 75 % de la variación observada, con un $r^2 = 0.766$, $P = 0.0002$, para el gradiente Cerro Cruz Maltín, y $r^2 = 0.829$, $P < 0.0001$, para el gradiente Sierra Los Cuchumatanes, encontrándose en el caso del Cerro Cruz Maltín un incremento en la riqueza de especies de mamíferos menores terrestres a los 1750 msnm, con un máximo de 6 especies, y para el caso de la Sierra Los Cuchumatanes un incremento en la riqueza de especies entre los 1500 a 2600 msnm, con un máximo de 10 a 12 especies, siendo de los 1800 a los 2000 msnm donde se registra la mayor riqueza, 12 especies, lo que crea una distribución con efecto de campana hacia el centro de los dos gradientes altitudinales. El efecto de dominancia media se produce por un traslape de especies propias de tierras bajas con especies propias de tierras altas, ocurriendo entre los ensambles de especies nombrados en este trabajo como de zonas bajas intermedias y zonas altas intermedias.
2. El análisis de la diversidad *alfa* en el Cerro Cruz Maltín indica que la mayor diversidad de especies ocurre en los pisos altitudinales intermedios, existiendo una fuerte dominancia en los pisos altitudinales ubicados a los extremos, esta fuerte dominancia es ejercida por la especie *P. mexicanus* para los pisos altitudinales ubicados a 850 y 1200 msnm y por *P. guatemalensis* para el piso altitudinal superior, ubicado a 2250 smnm.
3. El análisis de la diversidad *beta* utilizando el índice de Morisita-Horn para el gradiente Cerro Cruz Maltín divide el gradiente altitudinal en dos grupos, el primero formado por los dos pisos altitudinales inferiores y el segundo formado por los dos pisos altitudinales superiores. El análisis beta indica que existe una mayor similitud entre los pisos altitudinales inferiores (0.90), producto de que se comparten las especies *P. mexicanus* y *S. hispidus*, por el contrario los pisos altitudinales superiores se agrupan débilmente (0.42) producto de la presencia exclusiva de 4 especies solo para el piso altitudinal ubicado a 1750, y una más exclusiva del piso altitudinal ubicado a 2250, siendo la *P. guatemalensis* la única especie presente en ambos pisos altitudinales.

4. La diversidad total calculada por medio del componente *gamma* para el Cerro Cruz Maltín es de 11.5 especies, en donde el componente *beta* aporta un 69.5% de esta diversidad y el componente *alfa* aporta un 30.5% de la diversidad total.

5. Se identificaron cuatro grupos de especies de mamíferos menores terrestres distribuidas a lo largo del gradiente altitudinal de la Sierra de Los Cuchumatanes, los cuales presentan cierto grado de traslape, siendo estos: a) los de zonas bajas distribuidas principalmente entre los 700 a 1300 msnm, conformado por las especies *L. pictus*, *O. phyllotis*, *S. hispidus* y *P. mexicanus*; b) los de zonas intermedias bajas distribuidas entre los 1110 a 1900 msnm, conformado por las especies *M. mexicana*, *O. fulvescens*, *O. melanotis*, *R. mexicanus*, *H. desmarestianus*, *Peromyscus* sp 6, *S. teguina*, *O. saturator*, *Ototyllumys* sp 2, *T. nudicaudus*, *R. thomasi* y *C. meriami*; c) los de zonas intermedias altas, distribuidas principalmente entre los 1500 a 3000 msnm, conformado por las especies *P. aztecus*, *S. veraepacis*, *H. lophurus*, *N. mexicana*, *P. guatemalensis*, *R. microdon* y *R. sumichrasti*; d) los de zonas altas, distribuidas principalmente entre los 2600 a 3450 msnm, conformado por las especies *P. beatae*, *P. mayensis*, *R. tenuirostris*, *C. grisioventris*, *S. saussurei* y *M. guatemalensis*.

11. Recomendaciones

1. Incluir a las zonas altitudinales intermedias de la Sierra Los Cuchumatanes (1300 a 2600 msnm.) en programas de gestión de la biodiversidad, planificando programas a largo plazo de conservación, uso y restauración, que permitan mantener una conectividad de ecosistemas dentro del gradiente altitudinal, favoreciendo la continuidad de los procesos ecológicos que en ella se dan.
2. Analizar el patrón de la distribución horizontal de la diversidad mamíferos menores terrestres para la Sierra de Los Cuchumatanes, lo que complementaria la información obtenida de este trabajo de tesis, aportando datos más exactos de la distribución de las especies de mamíferos menores terrestres, debido a que el área es muy heterogénea y existen especies endémicas nacionales y regionales que solo están presentes en unas pocas localidades de la Sierra de Los Cuchumatanes.
3. Poner a prueba el modelo nulo de dominancia media para mamíferos menores terrestres en gradientes altitudinales diferentes a la Sierra de Los Cuchumatanes, con lo cual se podría comparar los resultados encontrados en este trabajo de tesis y aportar datos y evidencia que apoyen a la hipótesis de dominancia media en la distribución altitudinal de la diversidad de mamíferos menores terrestres.
4. Poner a prueba el modelo nulo de dominancia media utilizando otros taxones, tomando como referencia el gradiente altitudinal de la Sierra de Los Cuchumatanes, lo que ayudaría a documentar los patrones de distribución altitudinal de la biodiversidad guatemalteca, además de poder comparar los distintos patrones de distribución altitudinal entre diferentes grupos de organismos en un mismo gradiente altitudinal.

12. Referencias

1. Arita H. y P. Rodríguez. 2003. Ecología Geográfica y Macroecología. Pp. 63-80. En: J. Llorente y J. Morrone (editores). Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
2. Avenant N. 2000. Small mammal community characteristics as indicators of ecological disturbance in the Willem Pretorius Nature Reserve, Free State, South Africa. *Journal of Wildlife Research* 30: 26-33.
3. Campbell J. y J. Vannini. 1989. Distribution of amphibians and reptiles in Guatemala and Belice. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 4(1):1-21.
4. Colwell R. y J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101-118.
5. Colwell R., C. Rahbek y N. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *American Naturalist* 163 (3): 1-23.
6. Elton C. 1932. *The ecology of animals*. Methuen, Londres. 121 pp.
7. Castañeda C. 2008, *Diversidad de Ecosistemas en Guatemala*. Pp. 181-229. En: C. Azurdia, F. García y M. Ríos (editores). *Guatemala y su biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Guatemala C.A.
8. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 2005. *Situación Actual de la Conservación in situ de la biodiversidad en Guatemala*. Guatemala C.A. 92 pp.
9. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 2006. *Establecimiento de prioridades nacionales y evaluación de necesidades para la creación de capacidades en biodiversidad*. Guatemala C.A. 59 pp.
10. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. 2007. *Ley de Áreas Protegidas Decreto 4-89 y sus reformas Decreto 18-89, Decreto 110-96, Decreto 117-97*. Guatemala. 32 pp.
11. Cúmez M. 1995. *Estudio preliminar de los suelos y vegetación de la meseta alta de La Sierra de los Cuchumatanes*. Tesis de licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. Facultad de Agronomía. 127 pp.
12. De La Cruz J. 1982. *Clasificación de zonas de vida de Guatemala a nivel de reconocimiento*. Instituto Nacional Forestal. Guatemala C.A. 38 pp.

13. Ezcurra E. 2005. Los pasos de Humboldt: La fundación metodológica de la biogeografía moderna durante el Siglo de la Ilustración. Pp 11-17. En: J. Lorente y J. Morrone (editores). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos afines. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
14. Fleishman E., G. Austin y M. Weiss. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79 (7): 2482-2493.
15. García B. 2005. Avances en la conservación del bosque nuboso del Cerro Cruz Maltín, San Pedro Soloma, Huehuetenango. Pp. 32-36. En: J. Rivas, E. Secaira y J. Cornejo (editores). Memorias del II Simposium internacional del Pavo de Cacho (*Oreophasis derbianus*), Patulul, Suchitepéquez, Guatemala.
16. Geopetrol. 2002. Análisis Hidrológico Básico de las tres áreas identificadas como prioritarios para la conservación de: Todos Santos Cuchumatán, Cerro Cruz Maltín, y Pepajau-Magdalena, Sierra de los Cuchumatanes, Huehuetenango. Informe Técnico. Fundación de Investigación Tropical. 39 pp.
17. Gottelli N. y G. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 368 pp.
18. Gotelli N. y M. Ellison. 2004. A primer of ecological statistics. Library of Congress Cataloging in Publication Data. Estados Unidos. 510 pp.
19. Grinnell J. y T. Storer. 1924. Animal life in the Yosemite. University of California Press, Berkeley, CA. 752 pp.
20. Grytnes J. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 291-300.
21. Grytnes J. y C. McCain. 2007. Elevational trends in biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 1: 1-8.
22. Heaney L. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology & Biogeography* 10: 12-36.
23. Hammer O. y T. Harper. 2003. PAST -PALaeontological STatistics-, ver. 1.13. 63 pp.
24. Horváth A., I. March y J. Wolf. 2001. Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 169-176.
25. Hutchinson G. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.

26. Jolon M. 2006. Estrategia de monitoreo de biodiversidad para el Biotopo del Quetzal y el corredor biológico Biosfera Sierra de Las Minas – Biotopo del Quetzal. CECON – JADE. 48 pp.
27. Koleff P., J. Gaston y J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
28. Krebs C. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Harper & Rob, Publishers. Nueva York. 753 pp.
29. Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
30. Lomolino M. 2001. Elevational gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
31. Magurran A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University press. Estados Unidos. 520 pp.
32. MacArthur R. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40: 510-533.
33. Martín P. 2000. Humboldt en los Andes de Ecuador, ciencia y romanticismo en el descubrimiento científico de la montaña. *Scripta Nova* 58: 16-26.
34. McCain C. 2003. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy* 84 (3): 967-980.
35. McCain C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31.
36. McCain C. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86 (2): 366-372.
37. McCain C. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88 (1): 76-86.
38. McCarthy T. y S. Pérez. 2006. Land and freshwater mammals of Guatemala, diversity and documentation. Pp. 625-674. En: E. Cano (editor). *Biodiversidad de Guatemala*. Universidad del Valle. Guatemala, C.A.
39. Mena J. y E. Vázquez-Domínguez. 2005. Species turnover on elevational gradients in small rodents. *Global Ecology and Biogeography* 14: 539-547.
40. Moreno C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Centro de investigaciones biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. 83 pp.

41. Papavero N., R. Pujol-Luz y J. Llorente. 2001. Historia de la Biología Comparada. Volumen V. El Siglo de las Luces. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 269 pp.
42. Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
43. Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecological Letter* 8: 224-239.
44. Ramírez J., A. Castro y S. Méndez. 2001. Los *Peromyscus* (*Rodentia: Muridae*) en la colección de mamíferos de la Universidad autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. *Acta Zoológica Mexicana* 83: 83-114.
45. Ramírez J., A. Cabrales y A. Castro. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 21 (1): 21-82.
46. Reid F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. 334 pp.
47. Rosen B. 1988. Biogeographic patterns: A perceptual overview. Pp. 23-55. En: A. Myers y P. Giller (editores). *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, Londres.
48. Ruggiero A. 2003. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. Pp. 81-94. En: Llorente J. y J. Morrone (editores). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
49. Sanders N., J. Noss y D. Wagner. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography* 12: 93-102.
50. Schuster J. y E. Cano. 2005. La distribución mesoamericana de montaña: Síntesis de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear. Pp. 257-268. En: J. Llorente y J. Morrone (editores). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos afines*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
51. Shmida A. y M. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
52. Terborgh J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
53. Terborgh J. 1985. The role of ecotenes in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1237-1246.

54. Véliz M. 1998. Composición florística de la meseta alta de la Sierra de los Cuchumatanes, Huehuetenango, Guatemala. *Revista Ciencia y Tecnología* 3 (2): 11-34.
55. Véliz M., C. Carrasco, H. Mejicanos y J. Véliz. 2001. Regiones de interés para la conservación dentro del área de influencia del Proyecto de Manejo Sostenible de los Recursos Naturales de los Cuchumatanes, Huehuetenango, Guatemala: Componente Flora. Informe técnico. Fundación Interamericana de Investigación Tropical, Guatemala. 48 pp.
56. Wake B., W. Theodore y J. Papenfuss. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Biogeography of Mesoamerica* 1: 303-319.
57. Whittaker R. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographic* 30: 279-338.
58. Whittaker R. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42: 207-264.
59. Whittaker R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
60. Whittaker R. y W. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429-452.
61. Wilson E. y E. Willis. 1975. Applied biogeography. Pp 69-82. En: M. Cody y J. Diamond (editores.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
62. Wilson E. y M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Tercera edición. Johns Hopkins University Press. 2142 pp.
63. Wiens J., G. Parra-Olea., M. García y D. Wake. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *The Royal Society*: 1-10.
64. Zapata F., K. Gaston y L. Chown. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal* 72: 677-690.
65. Zar J. 1996. *Biostatistical analysis*. Tercera edición. Prentice Hall. New Jersey. 988 pp.