

257 153



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**MODELACION ESTOCASTICA
Y ESPACIAL
DE LA BIODIVERSIDAD**

1997

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

PRESENTA

RAFAEL IVAN AZUARA MONTER

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ANTONIO BOJORQUEZ-TAPIA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

D. R. © IVÁN AZUARA
D. R. © UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Compilación y edición: Iván Azuara

Capítulo 1: Iván Azuara

Capítulo 2: Iván Azuara y Arturo Ramírez Hernández. 1994. *Ciencia y Desarrollo* 118:40-47

Capítulo 3: Luis A. Bojórquez Tapia, Iván Azuara, Exequiel Ezcurra y Óscar Flores Villela. 1995. *Ecological Application* 5(1):215-251

Capítulo 4: Iván Azuara y Luis A. Bojórquez Tapia. 1995. *Environmental Management* (en prensa)

Capítulo 5: Iván Azuara. 1997

Capítulo 6: Iván Azuara. 1997.

*Aún creo que es posible un modelo
de la realidad, o sea, una teoría
que represente las cosas en sí mismas
y no tan sólo la probabilidad
de su aparición.*

ALBERT EINSTEIN, 1934

A mis padres Stella Monter y Rafael Azuara, por introducirme en los placeres de la comprensión del mundo; a él, además, por interesarme tempranamente en la “información geográfica” a través de la topografía, la hidrología y la geodesia, con gratitud, admiración y amor.

A mis hermanas por su generosidad.

A las mujeres que me han acompañado en las diferentes etapas de esta pequeña empresa científica y que me han entregado amorosamente lo más preciado que se le puede otorgar a alguien: confianza y libertad.

*A mis colegas y amigos
de la UAM-Xochimilco, del Instituto
de Ecología, de la Facultad de Ciencias
y del Instituto de Geografía de la UNAM,
así como a los militantes y dirigentes
de los diferentes grupos ambientalistas
de México.*

*Un especial agradecimiento a los doctores
Exequiel Ezcurra, Gerardo Ceballos,
Luis Eguiarte, Miguel Franco y Daniel
Piñero, del Instituto de Ecología
de la UNAM.*

*A los compañeros de la Comisión
de Ciencia y Tecnología del Senado
de la República, en particular al ingeniero
Heberto Castillo Martínez.*

*Al doctor Valentino Sorani, del Instituto de
Geografía de la UNAM.*

*Al doctor Jorge Soberón, de la Comisión
Nacional para el Conocimiento y Uso
de la Biodiversidad.*

*Al doctor Óscar Flores Villela, del Museo
de Zoología de la Facultad de Ciencias
de la UNAM.*

*Un especial agradecimiento a Laura Itzel
Castillo, vicecoordinadora de Desarrollo
y Medio Ambiente de la Cámara
de Diputados.*

PRESENTACIÓN

El 4 de octubre de 1957 la desintegrada Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas (URSS) lanzó el primer vehículo espacial, el Sputnik 1. Meses después, el 17 de agosto de 1958, los Estados Unidos lanzan al espacio el segundo vehículo. Así, en una alternancia de Sputnik, Mars y Cosmos *versus* Pioneer, Ranger y Mariner se inicia la carrera espacial en el contexto de la guerra fría.

Han pasado ya cuarenta años, el mundo ha cambiado, el muro de Berlín ha sido derribado y centenares de satélites artificiales orbitan nuestro planeta. Sin embargo, los que hemos trabajado cotidianamente con cartografía impresa, no dejamos de sentir cierto escalofrío cuando extendemos sobre la mesa mapas topográficos, en proyección Universal Transversa de Mercator (UTM), de las exóticas superficies de Io, Ganymede, Callisto, Mimas, Tethys, Dione y Rhea, preparados, entre otros, por el U.S. Geological Survey. La cartografía topográfica del lado oscuro de la Luna todavía nos produce la misma sensación. Hemos llegado demasiado lejos, Voyager 2 ha salido del sistema solar.

Cuando observo la imagen completa de la Tierra captada por un vehículo espacial, con una leyenda en la parte inferior que dice "Save the world", imagino que así vemos a nuestro planeta, como algo lejano y ajeno. El paradójico avance científico y tecnológico no ha contribuido de manera significativa en detener la acelerada destrucción de ecosistemas, reducir la pérdida de biodiversidad, y mucho menos en cambiar las condiciones de vida de las sociedades humanas que permanecen casi intactas, desde que Humbolt, a principios del siglo pasado, o Darwin, en 1859, las describieran. Es decir, antes de que el hombre fuera colocado en la categoría de mamífero "superior".

Desde la aparición del ser humano hay inequidad. Hasta donde podemos rastrear con el ojo curioso de la historia encontramos injusticia y desequilibrio. Ello sucede bajo la creencia en la divinidad o bajo la luz que otorga la conciencia de la evolución. El patrón generalizado de conducta humana supedita el ser por el tener, reinventando viejos imperios con "nuevas doctrinas" o modelos económicos (globalización y neoliberalismo). Hemos olvidado, en el camino, la Tierra que está bajo nuestros pies. Hemos olvidado, también, que somos una especie del grupo de los mamíferos.

No obstante, alejarse ayuda. El lanzamiento de la serie de satélites de observación de la Tierra como son SPOT y Landsat, condujo a un acelerado desarrollo cibernético: plataformas de cómputo que procesan grandes volúmenes de información en un tiempo reducido, el desarrollo de programas de procesamiento de imágenes de satélite, generación de bancos de datos espaciales y una reciente proliferación de los sistemas de información geográfica, que ahora pueden aplicarse en la planeación ambiental y económica regional.

Modelación Estocástica y Espacial de la Biodiversidad es un compendio de artículos científicos. El primero de ellos, aborda el uso que pueden tener estas nuevas tecnologías en la conservación de la diversidad biológica. Este artículo fue publicado en octubre de 1994, en la revista *Ciencia y Desarrollo*. En el segundo artículo de la serie, se identifican áreas prioritarias para la conservación, en los estados de Guerrero y Oaxaca, a través del uso de bancos de datos espaciales de especies de vertebrados, sistemas de información geográfica (SIG) y modelos probabilísticos multivariados. Este artículo se publicó en la revista *Ecological Applications* de la Ecological Society of America en febrero de 1995. El tercer artículo aborda detalladamente la integración de este tipo de modelos estocásticos a los SIG. En él se reportan áreas ricas en especies de vertebrados de la Sierra Madre Occidental y se discute la aplicación de esta tecnología bajo las condiciones que imperan en los países en vías de desarrollo. La *International Journal of Geographical Information System* recomendó este artículo para su publicación en *Environmental Management*, además de aportar valiosas correcciones al primer borrador. Actualmente se encuentra en prensa.

El cuarto y quinto artículos aún no se someten al arbitraje internacional, por lo que constituyen aportaciones inéditas. En orden cronológico, el cuarto artículo presenta un enfoque de análisis de la distribución espacial de las especies en los diferentes niveles de la jerarquía taxonómica. En él se propone un índice de entropía, el cual cuantifica la contribución de las diferentes variables ambientales que definen los patrones de distribución de

especies, géneros y familias. Asimismo, se discuten las implicaciones ecológicas, biogeográficas y evolutivas de este concepto.

Finalmente, el último artículo es una discusión general del trabajo, a la luz de otras disciplinas de la ecología y las ciencias ambientales, como son la ecología de poblaciones, la genética de poblaciones, la biología de la conservación y la etnoecología. Sustentar en esta última disciplina parte de la discusión, nos regresa al punto de partida: ¿Cuál es nuestra contribución *real* a la conservación de la biodiversidad y al mejoramiento de las condiciones de vida de los diferentes sectores de la sociedad, particularmente, nuestras comunidades y pueblos indígenas?

CONTENIDO

PRESENTACIÓN	11
RESUMEN EN INGLÉS	15
RESUMEN EN ESPAÑOL	17
1. INTRODUCCIÓN	19
2. TECNOLOGÍAS Y MANEJO DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA EN BIOCONSERVACIÓN	21
3. IDENTIFYING CONSERVATION PRIORITIES IN MEXICO THROUGH GEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEMS AND MODELING	33
4. INTEGRATING PREDICTIVE MODELS INTO A GIS FOR ENVIRONMENTAL PLANNING	51
5. ENTROPY OF DISTRIBUTION MODELS: ITS IMPLICATIONS IN ECOLOGY, BIOGEOGRAPHY AND EVOLUTION	63
6. MODELACIÓN ESTOCÁSTICA Y ESPACIAL DE LA BIODIVERSIDAD: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	87

STOCHASTIC AND SPATIAL MODELING OF BIODIVERSITY

Abstract: Environmental assessments of regional development projects have been used in Mexico to determine where conflicts between conservation of biodiversity and resource extraction are likely to occur. Species-rich areas have been acknowledged as priority for conservation. However, biological information is incomplete and biased to accessible sites, so species-rich areas cannot be depicted directly from current biological knowledge. An alternative predictive approach to determine species-rich areas is presented in this dissertation. It is based in the gap analysis technique, and involves the use of ordination analysis and generalized linear models (GLM), integrated to a geographical information system (GIS). The approach was used for locating species-rich areas in the Mexican states of Guerrero and Oaxaca and Sierra Madre Occidental, where regional forestry development projects were proposed.

This work describes firstly the GIS-framework development for bioconservation objectives and how were identified the conservation priorities. Baseline information consisted of geo-referenced collection sites of terrestrial vertebrates and a set of environmental variables into a GIS-database. Results and validation of models demonstrated that species-rich areas could be depicted under the constraints of environmental assessment in Mexico. A large number of species could be used in the analysis because a minimum of information was necessary. The predictive approach optimized available biological and environmental information in order to its integration into regional development planning. Cost-effectiveness of the integration of predictive modeling into a GIS, as well as the issues which have to be taken into consideration when environmental assessment is performed with GIS were analyzed under the condition of developing countries.

An approach of spatial distribution analysis of the different taxonomical hierarchy levels, like a function of environmental variables and their valuation through an entropy analysis, is presented. The proposed relative entropy index, consists of squared eigen values of matrices used to measure the variance of one variable with respect to the total variance at each taxonomical hierarchy level (species, genus and family). This analysis was applied to the vertebrates from Guerrero and Oaxaca. The results has important biogeographic and evolutive implications, since it allows contrasting the morphophysiological similitudes of the species with their ecological similitudes, and then allows mapping the displacement of shared characters. At last, contributions are discussing taken into consideration the knowledge of other disciplines from conservation biology.

MODELACIÓN ESTOCÁSTICA Y ESPACIAL DE LA BIODIVERSIDAD

Resumen: Las evaluaciones ambientales de proyectos de desarrollo regional han sido utilizadas en México para determinar dónde pueden ocurrir conflictos entre la conservación de la biodiversidad y la extracción de recursos naturales. Las áreas ricas en especies han sido recomendadas por la comunidad científica como prioritarias para la conservación. Sin embargo, la información biológica disponible es incompleta y sesgada, ya que las colectas biológicas se realizan generalmente en sitios accesible para los colectores. En consecuencia, dichas áreas no pueden definirse de manera directa a partir del estado general del conocimiento biológico. Un enfoque predictivo alternativo para determinar áreas ricas en especies se presenta en esta tesis doctoral. Éste se sustenta en la técnica de análisis de discrepancia (*gap analysis*), modificada por el autor para incluir el uso de análisis de gradientes a través de técnicas de ordenación y modelos lineales generalizados integrados a un sistema de información geográfica (SIG). El enfoque fue utilizado para localizar áreas ricas en especies en los estados de Guerrero y Oaxaca, así como en la Sierra Madre Occidental, donde se han propuesto megaproyectos de aprovechamiento forestal.

El trabajo describe inicialmente la estructura del SIG desarrollado con objeto de conservar la diversidad biológica. La información básica consistió en un conjunto de sitios de colecta de vertebrados terrestres, geo-referenciados y compilados en un banco de datos y un conjunto de variables ambientales compiladas en un SIG. Los resultados y la validación de los modelos demostraron que se pueden definir áreas con alta riqueza biológica, bajo las restricciones de las evaluaciones ambientales en México. Una gran cantidad de especies puede ser incluida en el análisis debido a la información mínima que se requiere. El enfoque predictivo optimiza la información biológica disponible para integrar la conservación de la biodiversidad dentro de la planeación regional del desarrollo. El balance entre el costo y el beneficio de la integración de modelos estocásticos (probabilísticos) al SIG, así como las ventajas y limitaciones que deben considerarse cuando se emplea un SIG en una evaluación ambiental, son analizadas bajo las condiciones de los países en vías de desarrollo.

Posteriormente, se presenta un enfoque de análisis espacial de la distribución de especies en función de variables ambientales, en los diferentes niveles jerárquicos de la taxonomía, así como la cuantificación de sus contribuciones a través del análisis de su entropía. El índice de entropía relativa propuesto, es una función cuadrática de una matriz de eigen-valores y mide la varianza de una variable con respecto a la varianza total en cada nivel de la jerarquía taxonómica (especie, género y familia). El análisis se aplicó a los vertebrados de Guerrero y Oaxaca. Los resultados tienen implicaciones biogeográficas y evolutivas importantes ya que permiten contrastar las similitudes morfofisiológicas de las especies, con sus similitudes ecológicas, lo que abre la posibilidad de mapear el desplazamiento de caracteres compartidos. Finalmente, a partir del estado del conocimiento de las disciplinas que sustentan la conservación de la biodiversidad se discute las contribuciones del estudio.

INTRODUCCIÓN

El umbral del tercer milenio, y en especial las dos últimas década del siglo XX, se ha caracterizado por la creciente preocupación de la sociedad y los gobiernos por los problemas ambientales. El concepto de desarrollo sustentable, planteado en Río de Janeiro, Brasil, en 1992, ha servido para evaluar las tendencias globales, nacionales y regionales, en función de objetivos superiores que se refieren a la calidad de vida en una perspectiva intergeneracional (Urquidí 1995). En junio de 1997, en sesión extraordinaria, la Asamblea General de las Naciones Unidas evaluó los avances que la denominada Agenda XXI, producto de la cumbre de Río de Janeiro, generó en cinco años. Los políticos y científicos de la comunidad internacional coinciden en la importancia de identificar prioridades para la conservación de la biodiversidad tanto a nivel global como a nivel nacional (Vane-Wright *et al.* 1991, UNEP 1992, WCMC 1992).

Por su parte los científicos de la Sociedad Ecológica Americana (ESA, por sus siglas en inglés) han identificado una serie de preguntas para enfrentar los problemas ambientales y alcanzar una biosfera sustentable antes que finalice el siglo XX. Las preguntas que necesitamos responder son las siguientes: (1) ¿Cuáles son los patrones de diversidad en la naturaleza y cuáles son sus determinantes críticos tanto ecológicos como evolutivos? (2) ¿Cómo interactúan las características morfológicas, fisiológicas y conductuales de los organismos? (3) ¿Qué factores explican las adaptaciones de las historias de vida de los organismos? (4) ¿Cuáles son las principales retroalimentaciones entre las porciones bióticas y abióticas de los ecosistemas y paisajes? (5) ¿Cuáles son las consecuencias de la variabilidad ambiental incluyendo las perturbaciones naturales y las antropogénicas? y (6) ¿Cómo afectan los patrones y procesos de una resolución espacial y temporal específica a otras escalas o resoluciones? (Lubchenco *et al.* 1991).

Las áreas ricas en especies de flora y fauna han sido recomendadas como prioritarias para la conservación (Patterson 1987, Scott *et al.* 1993). Sin embargo, la información biológica disponible es incompleta y sesgada, ya que las colectas biológicas, además de insuficientes, se realizan generalmente en sitios accesible para los colectores (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). En consecuencia, las áreas ricas en especies no pueden definirse de manera directa a partir del estado general del conocimiento biológico. Un enfoque predictivo alternativo para determinar áreas ricas en especies se presenta en esta tesis doctoral. Éste se sustenta en la técnica de análisis de discrepancia (*gap analysis*), modificada por el autor para incluir el uso de análisis de

gradientes a través de técnicas de ordenación y modelos lineales generalizados integrados a un sistema de información geográfica (SIG). El enfoque fue utilizado para localizar áreas ricas en especies en los estados de Guerrero y Oaxaca, así como en la porción de la Sierra Madre Occidental correspondiente a los estados de Chihuahua y Durango.

La primera parte del trabajo describe, de manera breve, las tecnologías y métodos empleados con el objeto de conservar la diversidad biológica. Estas técnicas incluyen a las bases de datos de especies biológicas, los SIG, el procesamiento digital de imágenes de satélite, el uso de sistemas de posicionamiento global y las técnicas de videografía aérea. Posteriormente, se describe el sistema de información geográfica desarrollado para objetivos de bioconservación y como fueron identificadas las áreas prioritarias para la conservación en cada región. La información básica consistió en un conjunto de sitios de colecta, de vertebrados terrestres, geo-referenciados y compilados en un banco de datos y el conjunto de las principales variables ambientales de cada una de las regiones compilado a través de un SIG. Treinta y dos grupos de especies de vertebrados con similitudes ambientales se identificaron en Guerrero y Oaxaca por medio del análisis de ordenación, empleando la técnica de análisis de correspondencia de especies por variables ambientales (CASEV, por sus siglas en inglés). Asimismo, se generaron veinticinco modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) para predecir su distribución. La validación de un grupo de modelos mostró que no existen diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las que predice este procedimiento estadístico. Para la región analizada de la Sierra Madre Occidental se definieron veinte grupos de especies de vertebrados bajo el mismo procedimiento.

Los resultados revelan que se pueden definir áreas con alta riqueza biológica, bajo las restricciones de las evaluaciones ambientales en México. Una gran cantidad de especies puede ser incluida en el análisis debido a la información mínima que se requiere. Asimismo, los resultados demuestran la factibilidad de aplicar este tipo de metodología en todo el territorio nacional. El enfoque predictivo optimiza la información biológica disponible para integrar la conservación de la biodiversidad dentro de la planeación regional del desarrollo.

El balance entre el costo y el beneficio es una consideración importante durante el proceso de planeación y ejecución de este tipo de estudios, sobretodo por la escasez de los fondos que se destinan para la investigación en México. El uso de los modelos pre-

dictivos (estocásticos) aumenta potencialmente la utilidad de las bases de datos y los SIG, por lo que puede considerarse como un instrumento que permite un ahorro económico importante. Asimismo, la estructura del sistema que se integró para la conservación de la biodiversidad, es un ejemplo del uso eficiente de programas y sistemas de computo de bajo costo. Aplicaciones similares son factibles de efectuar en países en vías de desarrollo, especialmente en áreas rurales.

Además de las ventajas técnicas y económicas que presenta el enfoque predictivo para analizar la riqueza de especies a nivel regional, en el capítulo 5 de esta tesis se presentan aspectos teóricos que contribuyen a responder algunas de las preguntas que la Sociedad Ecológica Americana ha planteado (Lubchenko *et al.* 1991). De esta manera, se adopta el concepto de *entropía* definiéndolo como el contenido de información que aportan las diferentes variables ambientales para determinar un patrón de distribución espacial específico en los diferentes niveles de la jerarquía taxonómica (Wilson 1974, Rabinovich y Rapoport 1975). Considerando los vínculos entre las nociones cibernéticas y las leyes físicas fundamentales, la compilación de información, proceso que implica un intercambio energético entre observador y observado, respeta la segunda ley termodinámica. No obstante, deja de regirse por ella (Papert 1979). Así, un sistema que presenta una cantidad de información se caracteriza por una alta entropía negativa y por una baja probabilidad de permanecer en un estado (Meyer 1979). El índice de entropía relativa propuesto es una función cuadrática de una matriz de eigen-valores y mide la varianza de una variable con respecto a la varianza total en cada nivel de la jerarquía taxonómica (especies, géneros y familias). El análisis se aplicó a los vertebrados de Guerrero y Oaxaca. Este enfoque permite observar *en el espacio* la distribución de sinapomorfismos filogenéticos, es decir caracteres compartidos, en función de sus similitudes ecológicas, por lo que es factible mapear el desplazamiento de caracteres morfo-fisiológicos compartidos y de esta forma desentrañar algunos determinantes evolutivos de las especies y del hombre.

Bibliografía

- Bojórquez-Tapia, L.A., P. Balvanera y A.D. Cuarón. 1994. Biological Inventories and Computer Database: Their Role in Environmental Assessments. *Environmental Management* 18(5):775-785.
- Lubchenko, J., A.M Olson, L.M. Brubaker, S.R. Carpenter, M.M. Holland, S.P Huubbell, S.A. Levin, J.A. MacMahon, P.A. Matson, J.M. Melillo, H.A. Mooney, C.H. Peterson, H.R. Pulliam, I.A. Real, P.J. Reagal, y P.G. Risser. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. A report from the Ecological Society of America. *Ecology*. 72:371-412.
- Meyer, F. 1979. La referencia termodinámica. En: *Epistemología de la biología*, pp. 24-31. F. Meyer-S.Papert-C. Nowinski and J. Piaget (eds). Editorial Paidós. Buenos Aires.
- Papert, S. 1979. Epistemología de la Cibernética. En: *Epistemología de la biología*, pp. 47-63. F. Meyer-S.Papert-C. Nowinski and J. Piaget (eds). Editorial Paidós. Buenos Aires.
- Patterson, B. D. 1987. The principle of nested subset and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* 1: 323-354.
- Rabinovich, J. E. and E. H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2:141-157.
- Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R. Noos, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliam y R.G. Wright. 1993. Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monograph* 123:1-41.
- UNEP (United Nations Environmental Program) 1992. Draft convention on biological diversity. Conference for the adoption of the agreed text of the convention on biological diversity. UNEP/Bio.Div/Conf/L.2, Nairobi, 21 pp.
- Urquidi, L.V. 1995. Población, desarrollo y ambiente: Nuevas reflexiones sobre el tema. *Boletín Especial del GAAPP*. 10:1-4.
- Vane-Wright, R.I., C.J. Humphries y P.H. Williams. 1991. What to Protect? Systematics and the Agony of Choice. *Biological Conservation*. 53:235-354.
- WCMC (World Conservation Monitoring Centre). 1992. Global Biodiversity: Status of Earth's living resources. Chapman and Hall, London. XX + 594 pp.
- Wilson, J. W. 1974. Analitical zoogeography of north american mammals. *Evolution* 28:124-140.

TECNOLOGÍAS Y MANEJO DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA EN BIOCONSERVACIÓN

El hombre ha consumido energía e impactado su medio para acumular información. Ahora, debe utilizar la información acumulada para un manejo eficiente de la energía y la biodiversidad.

Resumen. La toma de decisiones para el aprovechamiento y conservación de la biodiversidad debe sustentarse en un eficiente manejo de la información disponible. Esta meta se puede alcanzar integrando diferentes tecnologías en un sistema de información.

El objetivo de este artículo es explicar como se integró un sistema de información geográfica (SIG) para la bioconservación en los estados de Guerrero y Oaxaca, México. En este sistema se integró información de bases de datos de especies con información cartográfica de variables ambientales. A través de técnicas de modelación matemática y espacial, el SIG permitió identificar sitios ricos en especies y por lo tanto de interés para la conservación.

Se discute la estructura básica del SIG para el análisis de bioconservación, así como el fortalecimiento del mismo a través de tecnologías como son los sensores remotos, los sistemas de posicionamiento global y la videografía aérea.

INTRODUCCIÓN

El aprovechamiento y la conservación de la biodiversidad para elevar la calidad de vida de las sociedades humanas es el paradigma central de la bioconservación. El incremento en la pérdida de biodiversidad hace necesaria la búsqueda de soluciones a este problema por parte de investigadores y de los ejecutivos que toman las decisiones antes de que finalice el presente milenio.

Los requerimientos de información para identificar áreas para conservación y evaluar el impacto de proyectos de desarrollo indican que el conocimiento ecológico está en una etapa crítica. En la mayoría de casos, la información biológica para la toma de decisiones es limitada y sesgada y, en otros casos, los grandes volúmenes de información disponible dificultan su manejo (Ball y Gimblett 1992, Loh y Rykiel 1992, y Bojórquez-Tapia *et al.* 1994b).

Afortunadamente, el actual avance tecnológico de la computación y de las comunicaciones permite manejar información de diversas fuentes, entre ellas la generada por los satélites. Asimismo, los análisis estadísticos y la modelación matemática permiten identificar y manejar las limitaciones y los sesgos de los datos. Sin embargo, el manejo de importantes volúmenes de información hace necesario el desarrollo de sistemas integrados por base de datos, sistemas de información geográfica y sistemas expertos (Loh y Rykiel 1992, Coulson *et al.* 1991). De esta forma, se puede satisfacer la demanda de información relevante y confiable en el menor tiempo posible para la planeación ambiental, la identificación de reservas y el impacto ambiental.

El desarrollo de este tipo de sistemas implica, además del uso eficiente de la tecnología, el abordar problemas teóricos como son: escalas, jerarquías, niveles de organización y ganancias y pérdidas en términos de entropía (o sea, el contenido de información). Por ejemplo, la definición de la escala depende de la jerarquía biológica o taxonómica que se quiere observar. A su vez, la observación depende del nivel de organización (por ejemplo: individuo, población o comunidad), puesto que cada nivel de organización presenta propiedades emergentes. En consecuencia, la información de un fenómeno determinado depende del nivel de observación o escala. Cada nivel, puede considerarse un sistema.

Así, un sistema que presenta una cantidad de información se caracteriza por una alta entropía negativa y por una baja probabilidad de permanecer en un estado.

Bajo estas premisas, el problema principal que se aborda es el integrar un sistema de información eficiente para el aprovechamiento y conservación de la biodiversidad.

El objetivo de este artículo es explicar cómo se estructuró un sistema de información geográfica (SIG) para la bioconservación en los estados de Guerrero y Oaxaca, México.

El proyecto permitió identificar áreas prioritarias para la conservación oportunamente, ya que, en la región se ha propuesto un proyecto de explotación forestal de gran envergadura sin considerar la conservación de la diversidad biológica.

El sistema para la bioconservación se integró a través de bases de datos computarizados, sistemas de información geográfica y modelación matemática. Se

discuten alternativas para optimizar tiempos, seleccionar información y fortalecer los análisis ambientales a nivel regional. Por esta razón, se incluyen en este análisis los sensores remotos, los sistemas de posicionamiento global y la videografía aérea como técnicas de apoyo.

La integración de tecnologías requiere de *claridad en los objetivos*, ya que el diseño de la estructura de un SIG depende de ellos. En todo proyecto que se requiera del manejo de SIG's, se deben considerar los siguientes puntos: a) obtener datos relevantes para el proyecto, b) disponibilidad de los datos, c) programas y equipo necesarios, d) compatibilidad entre formatos, e) tiempo de captura de la información y, f) costo de la información.

ÁREA DE ESTUDIO

Los estados mexicanos de Guerrero y Oaxaca ocupan una extensión aproximada de 160 243 km², a lo largo de la costa suroeste del Pacífico. Esta región se caracteriza por un complejo mosaico de condiciones ecológicas y tipos de vegetación producido por: a) su localización en la zona de transición biogeográfica entre la biota neártica y la neotropical, b) una topografía accidentada, c) una alta diversidad de climas. Las temperaturas medias anuales fluctúan entre 8 y 30°C, las precipitaciones medias anuales entre 500 a 4,000 mm.

Guerrero y Oaxaca ocupan, respectivamente, el cuarto y primer lugar en número de especies de vertebrados. La diversidad de plantas es igualmente alta, el número total de especies para los dos estados se estima en 9 000 (Flores-Villela y Gerez, 1988, y Bojórquez-Tapia *et al.* 1994a). Aproximadamente el 30% de las especies de plantas son endémicas de México.

En Oaxaca se encuentran veinte tipos de vegetación, mientras que en Guerrero se han determinado treinta y tres tipos. Los bosques de coníferas, los bosques de encinos, los bosques tropicales caducifolios y los bosques tropicales perennifolios son los principales tipos de vegetación en Oaxaca, mientras que los bosques de encinos y los bosques tropicales perennifolios, son los principales tipos de vegetación en Guerrero (Flores-Villela y Gerez 1988).

Los dos estados abrigan extensiones de bosques no manejados. Se estima, que la cobertura forestal comercial en ambos estados es de 4,200,000 ha (32% del total de México), lo cual constituye el 24% del volumen total nacional. En esta región se ha propuesto un proyecto de desarrollo forestal, sin considerar, dentro del plan de explotación, la conservación de la biodiversidad (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994a y 1994b).

Por otro lado, es importante señalar que, a pesar de la importancia biológica de la región, menos del 2% de la extensión total se encuentra bajo algún régimen de protección (Flores-Villela y Gerez 1988).

PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

El procedimiento que a continuación se describe, permitió identificar sitios ricos en especies y por lo tanto de interés para la conservación, en los estados de Guerrero y Oaxaca. Este procedimiento integró en un SIG información de bases de datos de especies con información cartográfica de variables ambientales a través de técnicas de modelación matemática y espacial.

A. Bases de datos computarizadas

Una base de datos computarizada (BD) es un lote de información de interés específico, el cual está organizado por medio de programas de cómputo. El desarrollo de las BD para el manejo y análisis de la información biológica es un objetivo perseguido por muchos individuos e instituciones. La importancia de las BD crece en función de las necesidades del usuario y del desarrollo de las capacidades de cómputo.

La estructura de la BD debe ser flexible y dinámica en la incorporación y manejo de los datos. Asimismo, debe ser compatible con otros formatos a fin de hacer eficiente la importación y exportación de información.

El diseño de la estructura de las BD debe ser acorde con los objetivos planteados para cada trabajo. Estos objetivos definirán la información que se debe compilar. Un problema frecuente, derivado de una indefinición de funciones de la BD, es la generación de una estructura sobrada con una serie de campos con información de poca utilidad que consumen espacio y tiempo de captura.

La BD para la bioconservación en Guerrero y Oaxaca se compiló con información de colecciones zoológicas, museos, herbarios, referencias bibliográficas y consulta a expertos. De éstas fuentes se extrajo información taxonómica de los especímenes, la localidad de registro y sus coordenadas geográficas (geo-referencia). Es importante señalar que, aunque se consideró compilar también otro tipo de datos, como el tamaño y peso del espécimen y la información genética por ser de gran utilidad para estudios locales más específicos, esta información no se incluyó en la BD de Guerrero y Oaxaca por no ser acorde a los objetivos de un análisis a nivel regional y por no estar presente en la mayor parte de las fuentes (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994a y 1994b).

La selección de la información a incluir en una BD depende, además de los objetivos del proyecto, del tipo de análisis, de la escala o nivel de resolución de la pregunta y de la calidad de la información disponible. Para Guerrero y Oaxaca se lograron geo-referenciar 2,447 localidades de colecta de vertebrados endémicos, que representan el 85% del total de la información disponible (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994a).

B. Sistema de información geográfica

Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) son programas de cómputo diseñados para compilar, almacenar, recuperar, manipular y desplegar información geográfica de una región de interés (Burrough 1989). Estos sistemas son de gran utilidad en bioconservación, ya que los componentes de la diversidad en la jerarquía biológica (organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes) y en la jerarquía taxonómica (especies, géneros, familias) se distribuyen en el espacio. Por tanto, estos componentes pueden ser, potencialmente, geo-referenciados y representados espacialmente (Scott *et al.* 1993).

En un SIG se pueden integrar grandes volúmenes de información generadas de diversas fuentes y obtener resultados dentro de límites razonables de tiempo y esfuerzo. Un SIG está constituido por un conjunto de programas de cómputo que permiten ejecutar operaciones espaciales sobre los datos (Marble, 1984). Con esta definición se excluye a los programas de captura de datos y a sistemas gráficos que no tienen capacidad de análisis y manipulación de la información geo-referenciada (Burrough, 1989).

La figura 1 muestra los programas que integraron el SIG para la bioconservación de Guerrero y Oaxaca. Asimismo, el cuadro 1 describe la plataforma de equipo y los programas empleados.

CUADRO 1

La plataforma de equipo empleada en este estudio fueron 3 computadoras IBM 386 con monitor cromático VGA y coprocesador matemático y una tableta digitalizadora NUMONICS de 60 x 90 cm.

Los programas empleados fueron: AU2 ver. 3.2 1986 de ICFA internacional; Roots 1986-1990 de Harvard University; CI/SIG ver. 2.2 1992 de Conservation International; ORDEN ver. 2.4 1993 de la UNAM, compilado por el doctor Exequiel Ezcurra; GLIM ver. 3.77, 1985 de Royal Statistical Society.

Conforme a Marble (1984), un SIG está integrado por cuatro subsistemas:

1. SED: Subsistema de Entrada de Datos

En este subsistema se compila información espacial de diversas fuentes (mapas impresos, sensores remotos y

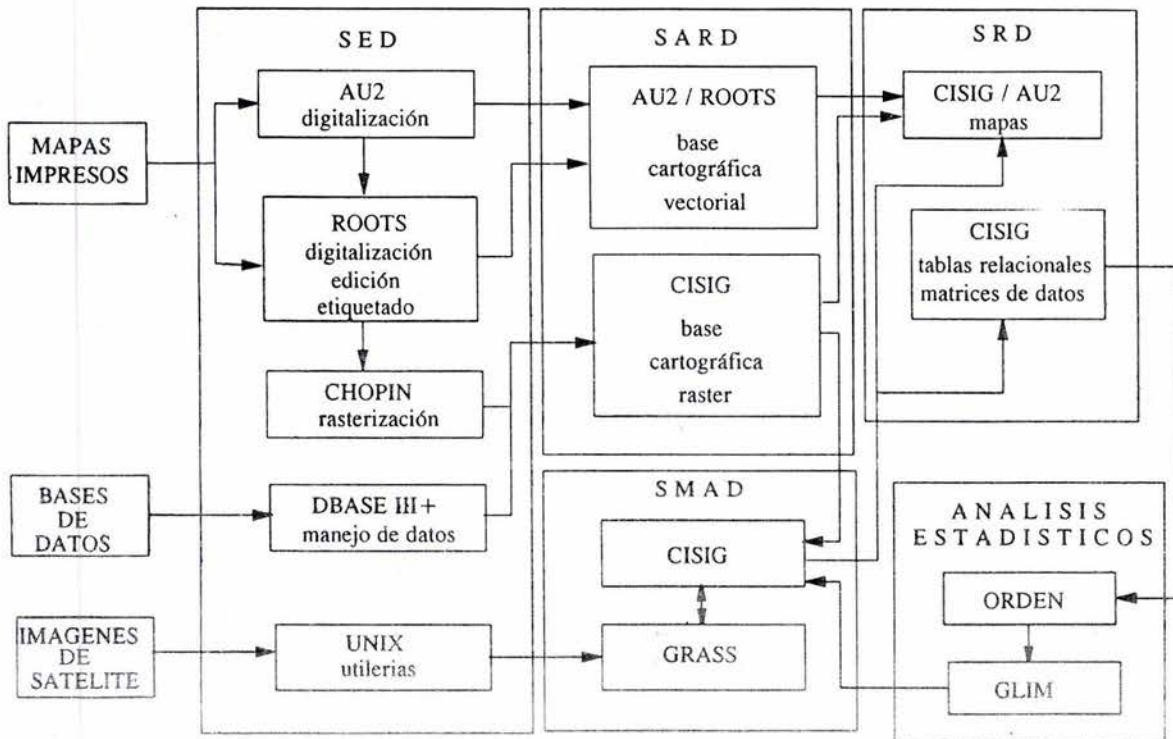


Fig. 1. Procesamiento de la información a través de los diferentes subsistemas del Sistema de Información Geográfica para la conservación.

datos de campo geo-referenciados), la cual es transformada a un formato digital. Existen tres tipos de formatos digitales: el vectorial, el raster y el quad-tree. En el formato vectorial, la representación de los atributos de un área geográfica se efectúa por medio de puntos, líneas y polígonos. En el formato raster, las entidades son conjuntos de celdas de un mismo tamaño localizadas en renglones y columnas. En el formato quad-tree, la representación se realiza por medio de un conjunto de celdas de resolución variable, cuyo tamaño y localización se define por un árbol de nodos cuadrangulares. El algoritmo de quad-tree divide un cuadrado en cuatro partes. Si, por ejemplo, en el mapa existe un polígono que ocupa tres cuartas partes del cuadro, el algoritmo fija ese tamaño de la celda y procede a subdividir en cuatro el cuadrante restante. Este procedimiento de sucesivas subdivisiones define con precisión las líneas que forman los polígonos y reduce el número de celdas.

La representación vectorial presenta mayor definición de líneas, por lo que se ha empleado en la cartografía y mapeo de propiedades. El formato quad-tree, aunque ha caído en desuso por problemas de compatibilidad, combina la precisión con la facilidad para efectuar operaciones con mapas. El formato raster ofrece ventajas cuando se efectúan análisis con mapas para el manejo de recursos naturales, ya que el arreglo matricial agiliza la velocidad de las operaciones entre diferentes mapas (Burrough 1989, Marble 1984, y Coulson *et al.* 1991). En el SIG para la bioconservación de Guerrero y Oaxaca se emplearon los formatos vectorial y raster.

Los requerimientos de información para incorporar mapas impresos y bases de datos georreferenciados al SED son: a) coordenadas geográficas explícitas, b) proyección geográfica (Lambert y UTM, entre otras), c) escala y, d) fuente de información. El proceso de digitalización de cartografía impresa produce, por lo general, mapas en formato vectorial; su transformación a formato raster requiere de un cuidadoso proceso de edición y etiquetado de polígonos (figura 1).

Por otro lado, si se desea incorporar al SED imágenes de sensores remotos, los requerimientos de información son: a) tipo de imagen, b) coordenadas geográficas en una proyección determinada, c) número de columnas y renglones, d) tamaño de la celda o pixel y, e) bits por pixel. Los sensores remotos generan información en un amplio intervalo de frecuencias, no todas observables por el ojo humano (radiación infrarroja cercana, infrarroja media, térmica e incluso imágenes generadas por señales de radio). Toda la información de los satélites de observación que reciben las estaciones terrestres se compila en formato raster. La integración de datos multispectrales de sensores remotos a un SIG fortalece los análisis y el manejo de información en estudios ecológicos y ambientales (Coulson *et al.* 1991) (figura 1).

La información de tipos de vegetación y otras variables ambientales se compilaron en el SED por medio de programas de digitalización (figura 1). La fuente de información fue la cartografía temática impresa de INEGI. Asimismo, los especímenes georreferenciados de la BD se transfirieron al SED para generar mapas de colectas por clase taxonómica en formato raster.

La figura 2 muestra: a) mapa de carreteras en formato vectorial, b) mapa de colectas de especies de vertebrados en formato raster y, c) mapas de tipo de vegetación en formato raster.

2. SARD: Subsistema de Almacenamiento y Recuperación de Datos

Los objetos del mundo real pueden ser descritos, en un SIG, por los siguientes aspectos: a) la posición que guardan con respecto a un sistema de coordenadas conocido, por ejemplo latitud y longitud, b) atributos no relacionados con su posición (tipo de suelo, color, elevación) y, c) la interrelación espacial que establecen con otros objetos (topología). Cada posición, atributo e interrelación de los objetos, se almacena en el SARD como una categoría (por ejemplo: bosque de pino, bosque de encino, pastizal). El conjunto de las diferentes categorías integran un mapa temático (por ejemplo, vegetación), en el cual se expresa una serie de relaciones topológicas.

La corrección, la actualización y el manejo de una base de datos cartográficos (BDC) se facilita con un SARD ordenado por regiones. Cada región puede contar con información en diferentes resoluciones. En el formato raster, la resolución se define por el tamaño de la celda o pixel. En el formato vectorial, la resolución está definida por la distancia mínima entre un vector y otro. Cada resolución puede asociarse a una escala y a una proyección geográfica. A su vez, en cada resolución se pueden generar y/o almacenar mapas temáticos. La estructura descrita constituye un sistema jerárquico, en la cual la cantidad de categorías, escalas, proyecciones y regiones que puede contener una BDC es definida por el usuario. Por tanto, se requiere de un estricto orden en el almacenamiento y organización de los datos para una recuperación rápida de la información.

Existen otras estructuras de almacenamiento de datos: *en red* y *relacional*. La estructura en red permite una conexión más directa de los elementos de los diferentes niveles de organización. En la estructura relacional, en cada nivel de información se generan tablas, matrices y soportes. Éstos pueden estar relacionados con la región (escala, proyección, extensión total y temas), con mapas temáticos (número de categorías, extensión ocupada por cada categoría) o con entidades geográficas (áreas y coordenadas extremas de cada polígono, o entidad).

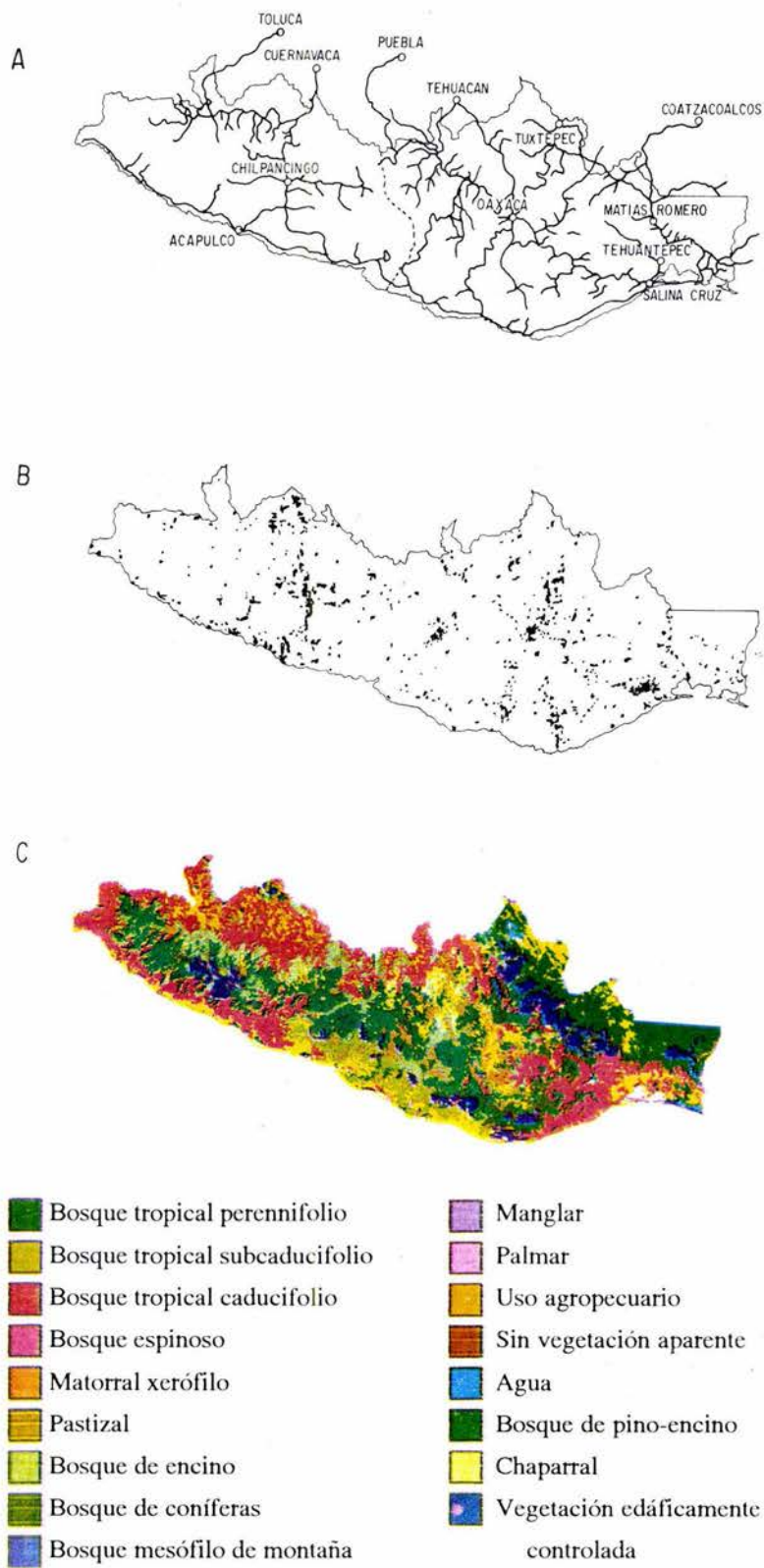


FIG. 2. Formatos de captura de Información: a) mapa de carreteras en formato vectorial, b) mapa de colectas de especies de vertebrados en formato vectorial y, c) mapas de tipo de vegetación en formato raster.

En la figura 3 se muestra la organización en el SARD de la base de datos cartográfica para Guerrero y Oaxaca, así como las variables ambientales incluidas en este análisis.

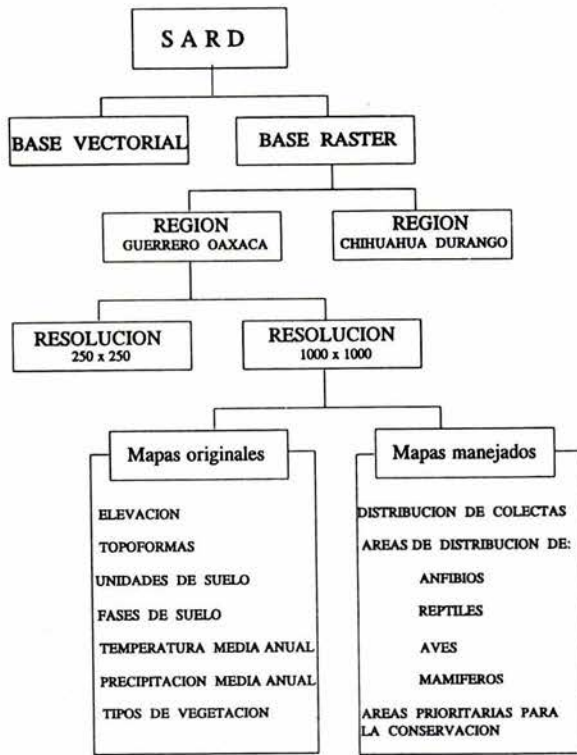


FIG. 3. Organización del Subsistema de Almacenamiento y Recuperación de Datos (SARD) y variables ambientales cartográficas para Guerrero y Oaxaca.

3. SMAD: Subsistema de Manipulación y Análisis de Datos

En este subsistema se incluye una gran variedad de operaciones a través de comandos y de reglas de análisis definidas por el usuario. El formato digital hace posible la ejecución de procesamientos cuantitativos y cualitativos. Los análisis se efectúan sobre aspectos espaciales y no espaciales de los datos, separados o en combinación. Con estos comandos los datos se ajustan a nuevas proyecciones, se llevan a cabo recuperaciones lógicas de datos, y se calculan áreas y perímetros (Burrough 1989).

Los datos de una base cartográfica pueden operar como variables *discretas* (tipos de suelo o vegetación) y *continuas* (elevación, temperatura, precipitación). Los mapas se pueden clasificar en: *nominales* (se usan números como nombres; 1 = selva, 2 = pastizal), *ordinales* (se usan números para dar un rango de valor; 1 =

excelente, 2 = bueno, 3 = malo), *binario* (presencia y ausencia, verdadero-falso; 0 = ausente, 1 = presente), de *intervalos* (sin un valor de cero verdadero; 1 = 16-18°C, 2 = 18-20°C) y de *razón* (con un valor de cero verdadero). Es importante saber con que tipo de variable y tipo de mapa contamos antes de ejecutar cualquier operación.

Una de las funciones principales del SMAD es la creación de nuevas cartas por sobreposición y/o álgebra de mapas de coberturas temáticas. Las reglas de sobreposición se establecen en función del tipo de mapa (binario, nominal, ordinal) y la operación a ejecutar (suma, resta, multiplicación, división y exponenciación).

La lógica booleana juega un papel importante en el proceso de recuperación y análisis de los datos. Los operadores principales son: *Y*, *O*, *NO* y *XO*. De esta manera, el SIG puede mostrar, para un mapa con categorías *a* y *b*, las siguientes alternativas: *a Y b*, *a y NO b*, *a O b*, *a XO b* (figura 4). Por ejemplo, la primera alternativa muestra el rango de distribución óptima de una especie X, la cual es altamente sensible al intervalo de temperatura entre los 24 y los 26°C (mapa *a*) y al intervalo de precipitación entre los 2,500 y los 3,000 mm (mapa *b*). La segunda alternativa muestra todo el rango donde ocurren las variables de interés para definir la distribución de la especie X. La cuarta alternativa (*a XO b*) muestra el mismo rango menos el rango de distribución de la especie X.

Burrough (1989) ha clasificado la capacidad de análisis por sobreposición de un SIG en tres grupos de operaciones: *puntuales* (se ejecutan pixel por pixel), *de región* (operan sobre la leyenda o etiqueta de cada unidad) y *funciones de vecindad*.

Las operaciones analíticas de un SIG se agrupan en *primarias* y *compuestas*. Las primarias incluyen funciones básicas como medidas de áreas y distancia, generación de soportes, reclasificación y operaciones Booleanas. Las compuestas operan con subrutinas de sistemas expertos (Coulson *et al.* 1991).

La información cartográfica y tabular que se genera en el SMAD se incorpora de manera automática al SARD y puede reportarse de diversas formas (despliegues gráficos, tablas de conteo de áreas y matrices de comparación, entre otras).

Regresando a nuestro ejemplo, el SARD de Guerrero y Oaxaca incluye los siguiente mapas raster: a) mapas con los puntos de colecta de especies, b) mapas de vegetación, temperatura media anual, precipitación media anual, altitud, tipos de suelo, fases de suelo y topografías (figura 3).

El siguiente paso en el análisis mediante el SIG, es combinar la información de estos mapas digitales en el SMAD. Imaginemos que cada espécimen mediante un alfiler atraviesa las hojas de un libro formado por los diferentes mapas. Cada página corresponde a una variable ambiental que puede llegar a tener muchos estados o categorías. Después de ejecutar esta opera-

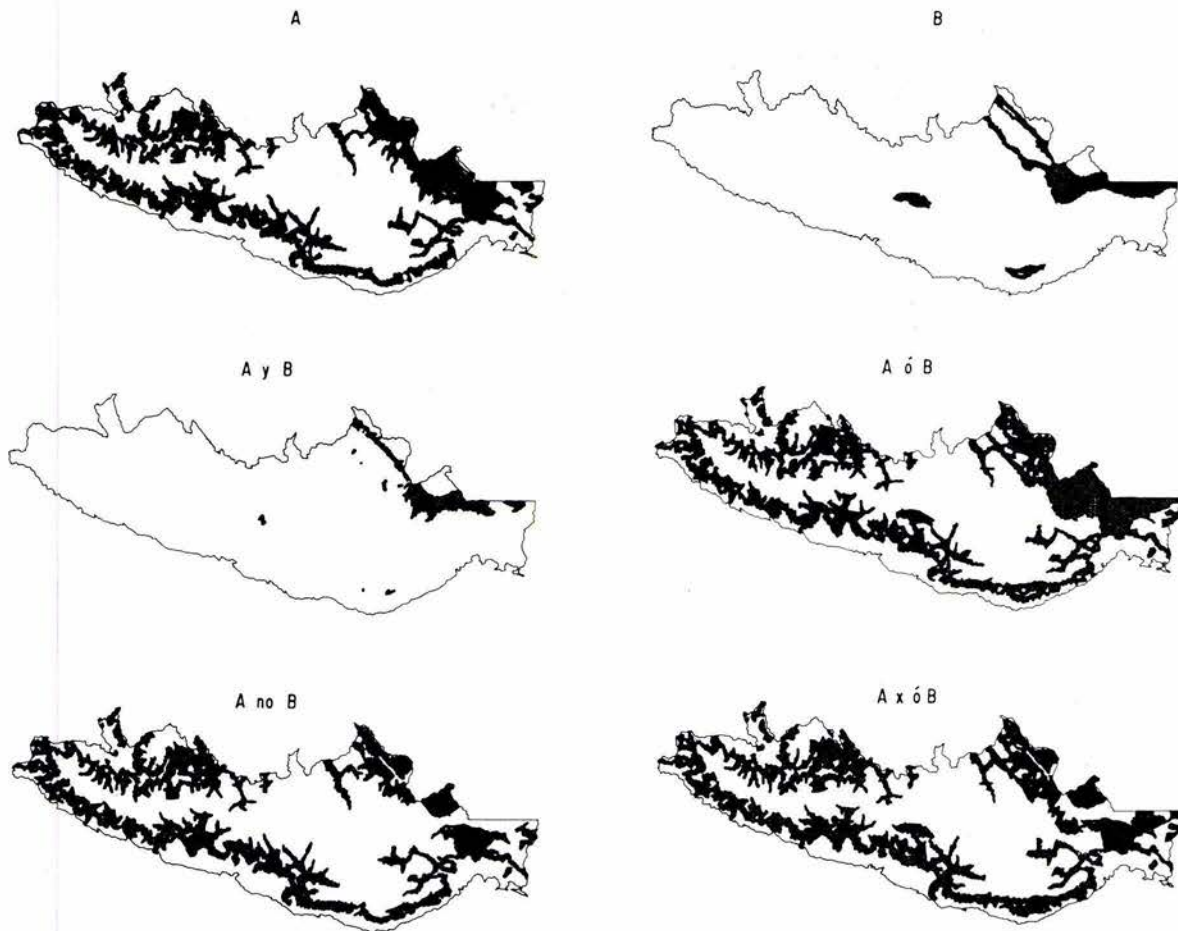


FIG. 4. Operaciones del SMAD que emplean la lógica Booleana. Donde: A = temperaturas entre los 24 y los 26°C y, B = precipitaciones entre 2,500 y 3,000 mm.

ción, cada punto de colecta estará caracterizado por una condición ambiental específica, por ejemplo: 2,000 msnm, 15°C temperatura, 3,000 mm de precipitación, bosque de pino y topofomas planas. Esta operación, denominada *cruza*, combina un mapa nominal de puntos con una serie de mapas de intervalos (variables continuas) y nominales (variables discretas). Si, por ejemplo, tenemos 10 variables con 15 estados cada una, el resultado de combinar una BD de 1,000 colectas de mamíferos con las diez variables sería una matriz de datos de 150 x 1,000.

4. SRD: Subsistema de Reporte de Datos

En este subsistema se muestran, al usuario, tanto los resultados de los análisis como los datos en crudo. Los despliegues se efectúan en forma tabular o cartográfica de una parte o toda la base de datos, de mapas originales y manipulados, de tablas con información puntual o del área de una región, relación tablas-mapas y productos de modelos espaciales.

Una parte importante del SRD son las matrices de datos. Por ejemplo, el tipo de resultados que nos interesa del comando *cruza* no son la serie de mapas que se generan, sino la matriz de datos que los describe. De este modo, se obtuvieron las siguientes matrices de especímenes por variables ambientales: anfibios (376 x 7), reptiles (1,166 x 7), aves (388 x 7), mamíferos (539 x 7). Estas matrices son la base para efectuar diversos análisis estadísticos. Un resumen del método empleado en el análisis y procesamiento de la información se muestra en la figura 5.

C. Análisis estadísticos multivariados

Las matrices de especímenes por variables ambientales pueden reducirse, fuera del SIG, y con una hoja de cálculo, a una matriz de frecuencia de especies por variables ambientales. De esta forma se obtuvieron las siguientes matrices: anfibios (62 especies x 55 categorías), reptiles (159 especies x 62 categorías),

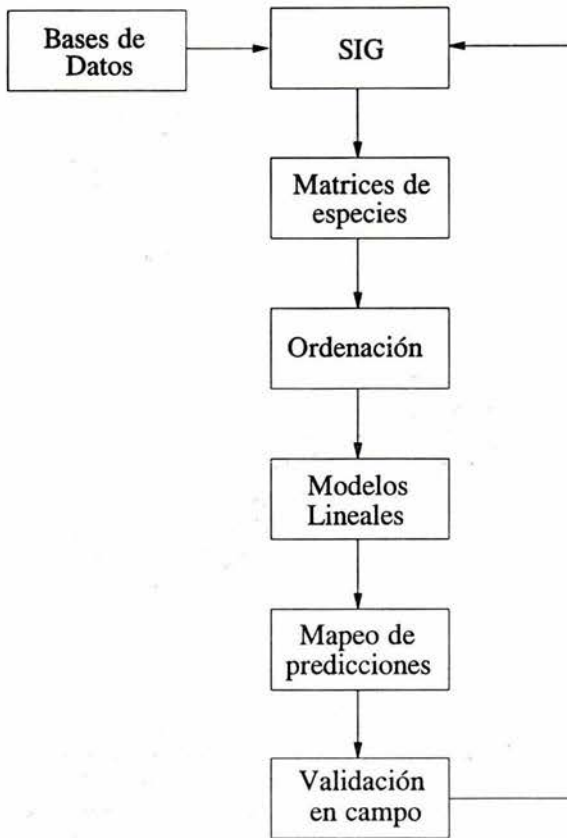


FIG. 5. Resumen metodológico para el procesamiento y análisis de la información.

aves (50 especies x 61 categorías), mamíferos (55 x 64 categorías).

Tomemos por ejemplo el caso de los reptiles en el que 1 166 colectas corresponden a 159 especies. La matriz de frecuencia nos indicaría cuántas veces ocurre una especie en bosque de pino, cuántas en selva baja y así en los diferentes estados de la variable vegetación. Por tanto, para cada variable cada una de las 159 especies estará un número de veces presente o ausente en un estado. Las matrices de frecuencia son la base de los análisis estadísticos multivariados como las ordenaciones o las clasificaciones.

Con base en técnicas de ordenación, como el análisis de correspondencia, podemos identificar: a) grupos de especies que requieren condiciones ambientales similares, b) las variables que operan como mejores predictores de la distribución de especies y, c) los estados ambientales asociados a cada grupo de similitud. Los modelos lineales generalizados (GLIM) se utilizan aquí para predecir la ocurrencia de especies en áreas no colectadas (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994b).

En la figura 6 se muestra un modelo lineal para predecir la distribución de especies. La función lineal ajusta las frecuencias observadas de un grupo de mamíferos a una superficie de respuesta. Esta predicción

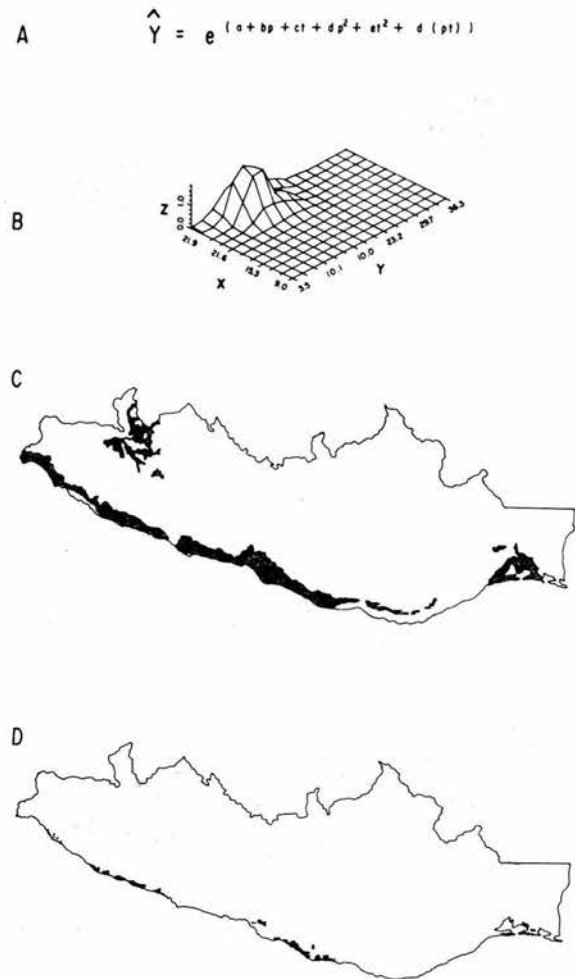


FIG. 6. Análisis estadístico espacial. A = modelo lineal de un grupo de mamíferos (M2), B = superficie de respuesta de M2 a la precipitación y a la temperatura, C = distribución espacial de M2 dada por la función B, D = distribución de M2 en función del modelo A y la variable categórica vegetación.

se transfiere al SMAD del SIG, para generar un mapa de distribución de este grupo de especies. El ajuste del modelo se mejora al incorporar, en forma de filtro, información cualitativa proveniente del análisis de correspondencia, como por ejemplo, el tipo de vegetación. Las predicciones se validan con información de campo no incluida en las bases de datos. Finalmente la combinación de todas las áreas de distribución (figura 7), permite identificar sitios con mayor biodiversidad y determinar prioridades de conservación.

DISCUSIÓN

La integración de BD, SIG's y modelación matemática (Coulson *et al.* 1991, Loh y Rykiel 1992), así como

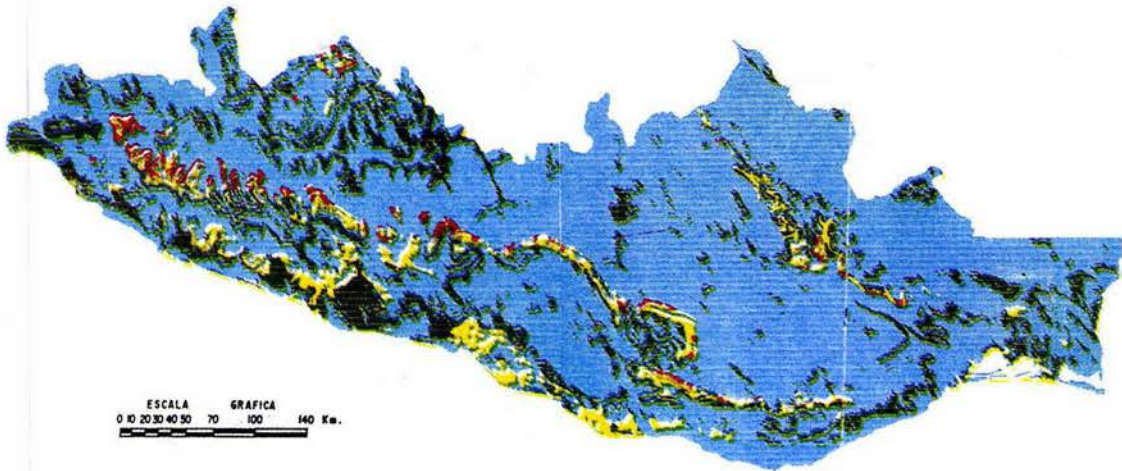


FIGURA 7. Combinación de todas las áreas de distribución de los vertebrados de Guerrero y Oaxaca. Las áreas verdes abrigan al menos una clase taxonómica, las áreas amarillas dos clases taxonómicas y las áreas rojas abrigan de 3 a 4 clases.

sus aplicaciones individuales, han sido empleadas en diferentes estudios de bioconservación en diversas escalas. Por ejemplo, World Conservation Monitoring Center (1992) han empleado la riqueza de especies y el endemismo como criterios para determinar prioridades de conservación en la escala global. En la escala regional (1:500,000 a 1:1,000 000) se han desarrollado la serie de estudios denominados *Gap Analysis* o Análisis de Discrepancias (Scott *et al.* 1993). La técnica consiste en sobreponer, en un SIG, información sobre distribución de especies y las áreas naturales protegidas existentes. Los resultados señalan que áreas, ricas en especies, están o no están protegidas.

Es importante mencionar el problema de escala en estudios de bioconservación, ya que la estructura del SIG, la plataforma de equipo y el método de análisis dependen, en cierta medida, de la escala. Un ejemplo claro del fenómeno de escala se muestra en la figura 2. Si contrastamos el mapa *a* y el mapa *b*, generados para un análisis regional, se puede observar que la mayor parte de las colectas de especies se realiza en sitios accesibles cercanos las carreteras y a las principales ciudades. Es decir que la distribución de colectas no es al azar (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994a). Si analizáramos la información en una escala local (por ejemplo cerca de Acapulco), a nivel nacional (ver por ejemplo, Flores-Villela y Geréz 1988), o bien, a nivel global, la percepción de la distribución de colectas sería diferente (probablemente en escalas mayores las colectas fueron realizadas al azar).

El método que hemos descrito parte de la consideración de los sesgos que, a nivel regional, puede pre-

sentar la información. Las ventajas que presenta son las siguientes: a) Un gran número de especies puede incluirse en el análisis debido a la mínima información requerida; b) el enfoque predictivo permite aprovechar al máximo la información biológica y geográfica disponible; c) el modelado de la distribución de especies está basado en la frecuencia de ocurrencia de cada especie en una condición ambiental determinada y no en mapas arbitrarios de rangos de distribución; d) la plataforma de equipo y el tipo de programas requeridos para el análisis son de fácil manejo y accesibles desde el punto de vista económico.

Sin embargo, el método presenta las siguientes desventajas: a) la captura de información tanto de las BD, como la digitalización de cartografía impresa, requiere de una inversión de tiempo considerable; b) la información de la vegetación y el uso del suelo no está actualizada.

OPTIMIZACIÓN DE TIEMPOS DE CAPTURA DE INFORMACIÓN

En relación a la captura de información de las BD, el principal problema es la georreferencia de las colectas. Una tecnología que puede jugar un papel importante en la incorporación de nuevos registros de especímenes a las BD son los sistemas de posicionamiento global (SPG). Estos instrumentos calculan la ubicación (latitud y longitud) y elevación (msnm) de un punto en la superficie terrestre. El proceso se basa en la obtención de datos de una serie de satélites que orbitan la

Tierra (23 hasta mediados de 1993). Para determinar la posición, las señales de radio de al menos tres satélites son recibidas por un receptor en la superficie terrestre. Este receptor efectúa cálculos trigonométricos para estimar la ubicación y el error de posicionamiento. Con estos instrumentos es posible obtener información muy precisa cuando se realizan colectas de especies o validaciones en el campo.

Con respecto a la captura de información geográfica impresa (digitalización), una posible alternativa para optimizar el tiempo invertido en esta actividad es el uso del barrido espectral o "scanning". Este proceso convierte mapas o fotografías en información digital por medio de un sensor fotosensible. El resultado es un arreglo binario de píxeles (presencia-ausencia de líneas, puntos y sombras). La desventaja de esta técnica es la inversión en tiempo de edición para mapas complejos. La mejor opción es hacer una selección de los tipos de mapas y combinar las dos formas de captura de información.

ACTUALIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN Y EL USO DEL SUELO

Para la actualización de la vegetación y el uso del suelo lo más recomendable es el procesamiento de imágenes de satélite. La información espectral de la superficie terrestre que captan los sensores remotos es refractada y almacenada en diferentes bandas. Cada banda capta una región específica del espectro electromagnético. La cantidad y la calidad de la información es variable y depende básicamente del tipo de satélite. Algunos satélites ofrecen una mayor resolución en un menor número de bandas (por ejemplo SPOT), otros menor resolución y un mayor número de bandas espectrales (por ejemplo Landsat MSS y TM).

Por la extensión que ocupa la región de Guerrero y Oaxaca, lo más recomendable (por el costo y la información espectral), es el uso de imágenes del satélite Landsat TM. Sin embargo, habría que hacer dos consideraciones: a) la plataforma de equipo necesaria para procesar las imágenes, b) la optimización de tiempos en el procesamiento.

En relación al equipo, las capacidades de las computadoras personales son limitadas cuando se efectúan análisis con bancos cartográficos que cubren grandes extensiones territoriales y cuando se procesan imágenes de satélite. Por ejemplo, una imagen del satélite Landsat TM corregida geográficamente, ocupa aproximadamente 75 Mb por cada banda espectral. Si cada imagen TM se integra por siete bandas con diferentes longitudes de onda, necesitaremos más de 500 Mb en disco, tan solo, para almacenar los datos en crudo de una imagen. Por esta razón, el uso de computadoras con mayor capacidad de memoria, multiusuario y con procesos paralelos como son las *estacio-*

nes de trabajo se vuelve indispensable para este tipo de análisis.

Una buena estrategia es combinar, en una estación de trabajo, la información raster generada en SIG's para computadoras personales con imágenes de satélite. De esta forma las computadoras personales pueden emplearse para la captura (digitalización y barrido) y las estaciones de trabajo para procesamiento y análisis de imágenes, así como para la actualización dinámica del SARD.

Con respecto a la segunda consideración, uno de los resultados más importantes del procesamiento digital de imágenes es una "clasificación supervisada" de los tipos de vegetación, es decir una clasificación interactiva y participativa y no netamente automática. Sin embargo, una clasificación con una alta fidelidad requiere de un gran número de sitios de validación en el campo, ya que, un incremento significativo de campos para el entrenamiento del programa reduce al mínimo la confusión en la interpretación de objetos o atributos.

La generación de sitios de validación en campo requiere de una gran inversión de tiempo. Sin embargo, éste puede reducirse significativamente con técnicas de *videografía aérea*. La videografía aérea consiste en una serie de tomas de imágenes de video desde un avión, con una cámara especial que capta longitudes de onda específicas, reflejadas desde la superficie terrestre. La cámara puede programarse para efectuar acercamientos cada determinado tiempo y asociar cada toma al registro espacial de un SPG a bordo del avión. Así, la ruta de vuelo y la información de las imágenes de video pueden ser transferidas a un SIG (Graham 1993). Los acercamientos y transectos que capta la cámara se procesan en un programa especial, se identifica la composición de especies y se incorporan los datos al SARD del SIG. Con esta información se puede realizar la clasificación supervisada de las imágenes de satélite, con un gran número de puntos de control o entrenamiento.

El producto final de este proceso es la generación de un mapa actualizado de uso de suelo y vegetación.

CONCLUSIONES

La integración de diferentes tecnologías en un sistema de información es indispensable para sustentar la toma de decisiones en bioconservación.

El SIG para la bioconservación en los estados de Guerrero y Oaxaca permitió identificar sitios ricos en especies y por tanto de interés para la conservación. Sin embargo, la estructura básica y lógica del mismo puede fortalecerse a través de: a) la optimización de tiempos de captura de información y, b) la actualización dinámica de los cambios del uso del suelo y la vegetación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la revisión del artículo, comentarios y aportaciones al doctor Luis Antonio Bojórquez Tapia. Asimismo, agradecemos los comentarios del doctor Mauricio Bellón y la revisión final del artículo y observaciones a un evaluador anónimo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ball, G.L. y R. Gimblett. 1992. "Spatial Dynamic Emergent Hierarchies Simulation and Assessment System". *Ecological Modelling* 62:107-121.
- Bojórquez-Tapia, P. Balvanera y A.D. Cuarón. 1994. "Biological Inventories and Computer Database: Their Role in Environmental Assessments". *Environmental Management* 18:775-785.
- Bojórquez-Tapia, L.A., I. Azuara, E. Ezcurra y O. Flores-Villela. 1994. "Identifying Conservation Priorities in Mexico through Geographical Information Systems and Modeling". *Ecological Applications* 5(1):215-237.
- Burrough, P.A. 1989. *Principles of Geographical Information Systems*. Clarendon Press, Oxford.
- Coulson, R.N., C.N. Lovelady, R.O. Flamm, S.L. Spradling y M. Saunders. 1991. "Intelligent Resource Management". *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. pp 153-172. Monica G. Turner and Robert H. Gardner eds. Springer-Verlag, New York.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1988. *Conservación en México: Síntesis Sobre Vertebrados Terrestres, Vegetación y Uso del Suelo*. INIREB, Xalapa. 302 pp.
- Graham, L. 1993. "Airborne Video for Near-Real-Time Vegetation Mapping". *Journal of Forestry* 91(8):28-32.
- Loh, D.K. y E.J. Rykiel, Jr. 1992. "Integrated Resource Management System: Coupling Expert System with Data-Base Management and Geographic Information Systems". *Environmental Management*. 16(2):167-177.
- Marble, D.F. 1984. "Geographical Information Systems". *Pecora 9 Conference*, Sioux Falls S.D. pp 18-24.
- Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R. Noss, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliam y R.G. Wright. 1993. "Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity". *Wildlife Monograph* 123: 1-41.
- World Conservation Monitoring Centre. 1992. *Global Biodiversity: Status of Earth's living resources*. Chapman and Hall, London. XX + 594 pp.

IDENTIFYING CONSERVATION PRIORITIES IN MEXICO THROUGH GEOGRAPHIC INFORMATION SYSTEMS AND MODELING¹

Abstract. Environmental assessments of regional development projects have been used in Mexico to determine where conflicts between conservation of biodiversity and resource extraction are likely to occur. Species-rich areas have been acknowledged as a priority for conservation. However, biological information is incomplete and biased toward accessible sites, so species-rich areas cannot be depicted directly from current biological knowledge.

An alternative approach to predicting species-rich areas is presented in this article. It is based on the gap analysis technique and involves the use of ordination analysis and generalized linear models integrated with a geographic information system. This approach was used for locating species-rich areas in the Mexican states of Guerrero and Oaxaca, where a regional forestry development project was proposed. Baseline information consisted of geo-referenced collection sites of terrestrial vertebrates. Thirty-two species assemblages were identified by the ordination analysis, as well as by 25 generalized linear models. Validation of six of these models showed no significant differences between observed and predicted species frequencies.

Results demonstrated that species-rich areas could be depicted even under the constraints of environmental assessment in Mexico. A large number of species could be used in this analysis due to the minimal information required for each species record. This predictive approach optimized available biological information for the integration of conservation into regional development planning.

Key words: biodiversity; conservation priorities; environmental assessments; gap analysis; GIS; GLIM; gradient analysis; identifying species-rich areas; Mexico; modeling; species-distribution maps; terrestrial vertebrate community.

INTRODUCTION

Concern over global change and widespread loss of biological diversity has resulted in laws and policies in favor of environmentally sound development and biodiversity conservation (UNEP 1992). Governments all over the world and multinational development banks are implementing environmental assessments (EA) as environmentally sound procedures aimed at development planning (Goodland 1988, Davis 1989). In Mexico, EAs are prerequisites for the approval of development projects (Bojórquez-Tapia 1989).

Consequently, EAs must provide elements for integration of natural resources management and conservation endeavors into regional development projects. Such integration implies that areas with the greatest potential for conflict between conservation and resource extraction have to be located and protected (Blockstein 1990, Davis et al. 1990).

Conflicts between conservation and resource extraction are prone to occur on species-rich areas, which are

critical for biodiversity protection. Species-rich areas are critical because they tend to support more uncommon species (Patterson 1987, Wright and Reeves 1992) and their protection optimizes resources for conservation (Rapoport et al. 1986, Scott et al. 1987, 1988, 1993). Gap analysis is an approach used for identification of such areas. The technique consists of geographic information system (GIS) overlays of biological distribution data on a map of existing nature reserves, so results depict which species-rich areas are or are not protected (Scott et al. 1987, 1988). Alternatively, if the relationships between species richness and ecological factors are known, modeling through gap analysis can predict where species richness is likely to be the greatest (Davis et al. 1990). This approach has been recommended to locate possible nature reserves when biological inventories are incomplete (Austin et al. 1984, Margules and Stein 1989, Nicholls 1989).

This article presents the results of modeling through gap analysis to identify priority areas for conservation in the Mexican states of Guerrero and Oaxaca. The study is timely because, despite the biological importance of these states, a forestry development project is

¹ Manuscript received 27 May 1993; revised 20 January 1994; accepted 21 January 1994.

being planned without proper regard to conservation (Bojórquez-Tapia and Ongay-Delhumeau 1992). We also describe how a map of species-rich areas can be obtained with a minimum of information from biological inventories. The approach yields results useful for identification of critical areas for conservation, under the typical conditions of EAs and biological data constraints in Mexico (Bojórquez-Tapia 1989, Bojórquez-Tapia et al. 1994).

STUDY AREA

The Mexican states of Guerrero and Oaxaca comprise $\approx 160\,230$ km², along the southwestern Pacific coast of Mexico (see Fig. 9). The region is characterized by a complex mosaic of vegetation types and ecological conditions (Flores-Villela and Gerez 1988), produced by its location along the biogeographic transition zone between neotropical and boreal biota (Rzedowski 1991), with rough topography, and variable climate (García and Falcón 1980). Mean annual temperature ranges between 8° and 30°C, and mean annual precipitation ranges between 500 and 4000 mm (INEGI 1982a).

Guerrero and Oaxaca are, respectively, the fourth and the first states in number of terrestrial vertebrate species in Mexico (Flores-Villela and Gerez 1988). Vascular plant diversity is equally high: estimations of the total number of species for the two states range from ≈ 8000 (Lorence and García Mendoza 1989), to 9000 species (Rzedowski 1991), and around 30% of the plant species probably are endemic to Mexico (Rzedowski 1991). The biological importance of the two states increases when one considers that Mexico is a "megadiversity" country because of its total number of species and high levels of endemism (McNeely et al. 1990).

Twenty vegetation types are found in Oaxaca, and thirteen in Guerrero. Coniferous forest, oak forest, tropical deciduous forest, and tropical evergreen forest are the main vegetation types in Oaxaca, while oak forest and tropical deciduous forest are the main vegetation types in Guerrero (Flores-Villela and Gerez 1988).

The two states contain extensive unmanaged forest. It is estimated that commercial forests in the two states cover 4.2×10^6 ha (32% of Mexico's total) and contain 24% of the nation's total timber volume (SARH 1980). A development project has been proposed to capitalize on those forest resources, but without proper consideration of biodiversity conservation (Bojórquez-Tapia and Ongay-Delhumeau 1992).

Despite their biological importance, <2% of the total area of the two states is under some form of protection (Flores-Villela and Gerez 1988).

METHODS

Typical environmental assessments in Mexico are short-duration studies, performed with limited funds and baseline information (Bojórquez-Tapia 1989). Given these constraints, readily available biological data

on endemic terrestrial vertebrates for the region were compiled from collections in Mexico and from the literature. A thorough description of the data is reported elsewhere (Bojórquez-Tapia et al. 1994).

Endemic species were used because of the following reasons: (1) It would be impossible to handle the total number of species of the region under the time restrictions of an EA; (2) endemics have been considered extinction-prone (Terborgh 1974, Terborgh and Winter 1983, Diamond 1986); and (3) endemics were assumed to be suitable indicators of species-rich areas, since it has been observed that species distributions exhibit nonrandom patterns (Patterson 1987, Patterson and Brown 1991). The criteria used for endemism were that species had to be endemic to Mexico and distributed in Guerrero and Oaxaca.

Data on endemic species were compiled from the literature and from biological collections. Literature data sources included: for amphibians and reptiles, Flores-Villela (1993); for birds, Friedman et al. (1957) and Flores-Villela and Gerez (1988); and, for mammals, Ramírez-Pulido et al. (1982). The consulted collections were the Instituto de Biología (IBUNAM) and the Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias (MZFC), both at the National Autonomous University of Mexico (UNAM) in Mexico City.

The data consisted of species names and collection sites. Each collection site was georeferenced mainly on a 1:250 000 topographic map (INEGI 1982b) and, if necessary, on 1:600 000 or 1:800 000 highway maps (SCT 1987a, b). Geographic coordinates of collection sites were also obtained from Binford (1989), Godwin (1969), and Office of Geography (1956). Repeated collection sites for a single species were not compiled into the data base.

The following 1:1 000 000 maps of the region were digitized by means of the geographic information system (GIS): soil types, soil phases, mean annual precipitation, mean annual temperature, vegetation, topography, and physiography (INEGI 1982a). The GIS consisted of three programs: AU2 (ICFA 1987), Roots (Corson-Rikert 1990), and CI/SIG (Conservation International 1992). The maximum resolution of our raster system (1-km² cell size) was used to minimize the "ladder effect" of digitized maps at the category boundaries of the environmental variables.

The geographic coordinates of all collection sites were transferred to the GIS. The digitized maps were then overlaid on the map of collection sites to characterize these sites environmentally. Results from the overlays were transferred to matrices of species and environmental variables. From these matrices, the corresponding contingency tables were prepared for the subsequent ordinations. The contingency tables consisted of the number of observations by species and by variable state or category (for example, number of observations of a species within the 8–10°C category).

Modeling was carried out by means of ordinations,

through correspondence analysis of species and environmental variables (CASEV; Montaña and Greigh-Smith 1990), and generalized linear models (GLIM; Nicholls 1989, Atkin et al. 1990). We used both ORDEN version 1.4, by E. Ezcurra (unpublished program), and GLIM version 3.77 (Royal Statistical Society 1985) for all the statistical analyses.

CASEV was used to detect the relations between ecological factors and species distributions. The relationships between ordination axes and environmental variables were evaluated by visual examination. Thus, it was possible to: (1) select the environmental variables that better explained distribution patterns, and (2) identify groups of assemblages of species with similar ecological requirements. For each of these groups, a frequency matrix was prepared, using the environmental variables. To avoid altering the total deviance, non-existent combinations of values between the environmental variables were eliminated from the analysis.

Log-linear models were fitted to the frequency matrix of each species assemblage (Atkin et al. 1990). The models were evaluated by coefficients of determination (r^2) and significance ($P < 0.001$) for the linear terms, and by significance ($P < 0.05$) for the quadratic terms. Coefficients of determination were estimated by:

$$r^2 = \frac{(\text{total deviance} - \text{residual deviance})}{\text{total deviance}},$$

where the "deviance", or measure of goodness of fit of the model to the data, was the chi-square function:

$$\sum \{(\text{observed})[\ln(\text{observed}/\text{expected})]\}.$$

The selected models were then used to predict the frequency of species for each species assemblage. The input values for the models were obtained from the species and environmental variables matrices (non-existent combinations of values were omitted). Results were plotted as a function of the two main variables to obtain a response surface for each species assemblage (Ezcurra et al. 1987).

Some models were validated using available information that was not included in our data base. By means of a chi-square test, predicted and observed frequencies were compared for one species assemblage of reptiles, two species assemblages of birds, and three species assemblages of mammals. Observed frequencies were obtained from the following data sources: Morales-Pérez and Navarro-Sigüenza (1991), Flores-Villela and Muñoz-Alonso (1993), Jiménez-Alvarez et al. (1993), Navarro and Escalante-Pliego (1993), L. A. Peña-Hurtado (*unpublished manuscript*).

The GIS was employed to identify where species-rich areas were likely to occur. The combinations of variables that predicted the highest frequencies of species were mapped. This was in fact a map of predicted distribution of species assemblages. However, if a model could not be fitted to a species assemblage, the observed variable combinations with the highest fre-

quencies were mapped. The final map was drawn by means of overlaying all the predicted distributions together and, to increase the accuracy of the predictions, the vegetation-type map. Predicted species-rich areas were ranked according to the number of species assemblages that coincide in the same zone; thus, category 1 corresponded to one species assemblage, category 2 corresponded to two species assemblages, and category 3 corresponded to three or more species assemblages.

RESULTS

The following matrices (species \times environmental variables) resulted from the overlays: amphibians (376 \times 7), reptiles (1166 \times 7), birds (388 \times 7), and mammals (530 \times 7). From these matrices the following contingency tables (species \times categories of environmental variables) were obtained: amphibians (62 \times 55), reptiles (159 \times 62), birds (50 \times 61), and mammals (55 \times 64).

Thirty-two groups of species with similar ecological requirements (7 assemblages for amphibians, 10 for reptiles, 8 for birds, and 7 for mammals) were obtained from correspondence analysis of species and environmental variables (CASEV; Montaña and Greigh-Smith 1990) (Table 1, Figs. 1-4, Appendix). The variables that explained the highest variance differed between classes of terrestrial vertebrates but, in general, they were mean annual temperature, mean annual precipitation, elevation, and vegetation type (Table 2). However, other variables contributed greatly to the variance: landform, soil phase, and soil unit for mammals, and soil unit for amphibians, birds, and reptiles (Table 2). Nevertheless, elevation and mean annual temperature were highly correlated ($r^2 = -0.8$), so elevation was discarded from further analyses. Likewise, vegetation type was an ordinal variable, so we decided not to include it in GLIM (generalized linear models; Nicholls 1989, Atkin et al. 1990), but rather to use it as an additional overlay to increase mapping accuracy.

Frequency matrices were built from mean annual temperature (12 categories) and from mean annual temperature and mean annual precipitation (15 categories). Since non-existent combinations of values between these orthogonal environmental variables were eliminated, the frequency matrices contained a total of 106 cells.

Significant fits of GLIM were possible for 25 assemblages (Table 3, Figs. 5-7) of the original 32 groups of species (Table 1). The general model consisted of five terms:

$$y = e^{(a + bt + ct + dt^2 + pt^2 + qpt)},$$

where y is the predicted frequency of number of species, t is mean annual temperature, and p is mean annual precipitation. The importance of each term (indicated by the coefficients $b-g$) varied between models (Table 3). Validation of the models through the chi-square test

TABLE 1. Environmental characterization of assemblages of endemic terrestrial vertebrate species in Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Assemblage	Mean annual temperature (°C)	Mean annual precipitation (10 ² mm)	Vegetation type*	Elevation (10 ² m)
Amphibians				
1	12–20	10–40	PO	20–36
2	12–26	8–40	PO, TD	10–20
3	12–26	5–8	TS	10–20
4	24–30	5–8	OF, MTE	10–16
5	24–30	8–40	TD, TS	10–16
6	24–30	8–40	TD	2–10
7	12–14	6–7	NA	30–36
Reptiles				
1	26–30	4–7	M, TS	0–6
2	26–30	4–7	TD, TS	2–6
3	24–30	4–10	TD, G	6–10
4	22–24	6–20	OF	10–12
5	18–24	6–20	OF, CH	16–20
6	20–22	20–25	OF, PO	20–26
7	18–20	20–25	PO, CF	20–26
8	10–18	20–25	CF, MCF	26–36
9	NA†	25–35	TE	NA†
10	18–22	20–30	MC	20–36
Birds				
1	10–16	20–45	CF, MC	26–36
2	16–20	8–35	PO, OF	16–28
3	20–24	8–35	OF	16–26
4	20–22	4–8	OF, CH	16–26
5	22–26	4–8	OF, CH, G, DV	10–16
6	22–26	8–45	TE, DV	10–16
7	26–28	8–35	TD, TS	8–16
8	28–30	8–35	TS, M	0–10
Mammals				
1	26–30	10–35	CF, M	0–10
2	22–26	7–35	TD, TS, OF, G	2–16
3	22–26	4–5	DS, TD	6–20
4	18–24	7–12	DS, OF	16–20
5	18–22	8–40	CF, PO, MC, TE	20–25
6	18–22	30–40	CF, PO, MC	26–36
7	12–18	10–40	CF, PO, MC	26–36

* CF = Coniferous forest; CH = Chaparral; DS = Desert scrub; DV = Disturbed vegetation; G = Grassland; M = Mangrove; MC = Montane cloud forest; OF = Oak forest; PF = Palm forest; PO = Pine-oak forest; TD = Tropical deciduous forest; TE = Tropical evergreen forest; TS = Tropical semideciduous forest.
† NA = data not available.

demonstrated that the differences between predicted and observed frequencies of species were not significant (Table 4).

The response surfaces depicted the distribution gradients for 23 species assemblages (Figs. 5–7). Within the plotted range, some predicted frequencies for species assemblages responded to low mean annual temperature and low mean annual precipitation (mammals 1, 2, and 3; reptiles 2, 3, and 4; amphibians 6; and birds 7 and 8), some responded to moderate mean annual temperature and low mean annual precipitation (reptiles 6 and 7), some reacted to low mean annual temperature and from low to high mean annual pre-

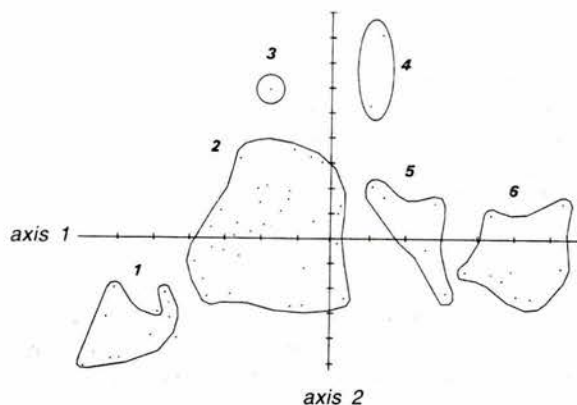


FIG. 1. Ordination analysis for 62 endemic species of amphibians of Guerrero and Oaxaca, Mexico. The numbers indicate groups or species assemblages distributed along similar environmental gradients. Axis 1 combines gradients of elevation, mean annual temperature, and vegetation type; axis 2 includes a mean annual precipitation gradient. Non-grouped points belong to the 7th assemblage, on axis 3 (perpendicular to both of the axes shown).

cipitation (mammals 6 and 7; reptiles 6 and 7; amphibians 1; and birds 1 and 2), and others reacted to rather extensive gradients (birds 3, 5, and 6; mammals 4 and 5; and amphibians 2 and 5).

Predicted distributions of species assemblages covered a large proportion of the study region (Fig. 8). However, when the areas were ranked with respect to the number of taxonomic classes contained, the predicted species-rich areas could be easily detected (Fig. 9). These areas are located along the Sierra Madre del Sur and Sierra de Juárez (Fig. 9). Given a 1-km² cell size, category 3 covered 1526 km², category 2 extended over 7788 km², and category 3 occupied 24 735 km².

DISCUSSION

Environmental policies in most countries demand comprehensive land-use planning aimed at long-term

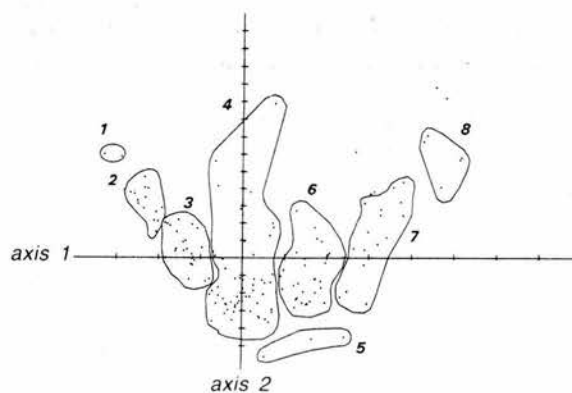


FIG. 2. Ordination analysis for 159 endemic species of reptiles of Guerrero and Oaxaca, Mexico. The numbers and axes are as in Fig. 1. Non-grouped points belong to assemblages 9 and 10 on axis 3.

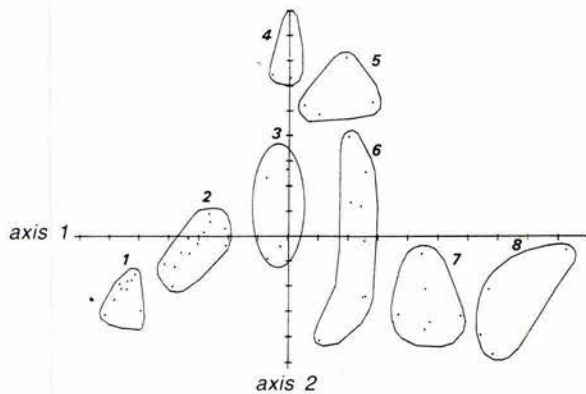


FIG. 3. Ordination analysis for 50 species of birds of Guerrero and Oaxaca, Mexico. The numbers and axes are as in Fig. 1.

conservation of biological diversity (UNEP 1992). As part of these policies, environmental assessments (EAs) are required for regional development projects. EAs are procedures aimed at environmentally sound development planning. Likewise, EAs are expected to use biological inventories as baseline information to achieve two important objectives: (1) to evaluate if a project conflicts with biodiversity protection, and (2) to set the basis for a regional conservation strategy (Goodland 1988). The two objectives require pinpointing areas with the greatest potential for conflict between conservation and resource extraction (Blockstein 1990). Such conflicts are likely to occur in species-rich areas, since they are critical for biodiversity protection (Rapoport et al. 1986, Scott et al. 1987, 1988).

Gap analysis is a technique designed to identify priority areas for conservation by comparing the location of existing nature preserves with the location of species-rich areas (Scott et al. 1987, 1988). To locate species-rich areas, this approach utilizes GIS (geographic

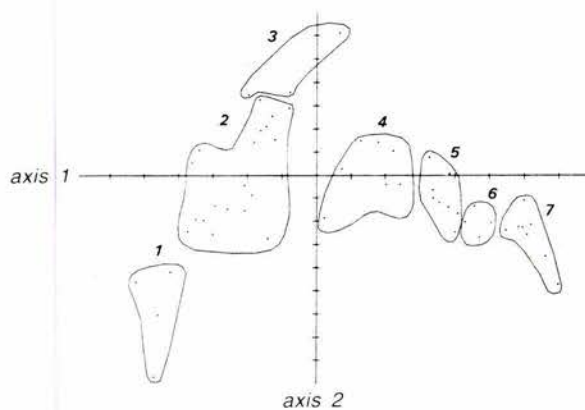


FIG. 4. Ordination analysis of 55 species of mammals of Guerrero and Oaxaca, Mexico. The numbers and axes are as in Fig. 1.

TABLE 2. Contribution (%) of the environmental variables to the first five ordination axes of endemic terrestrial vertebrates from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Variable	Amphibians	Reptiles	Birds	Mammals
Mean annual precipitation	22	37	15	16
Mean annual temperature	20	8	13	19
Elevation	21	10	20	11
Vegetation	14	19	36	12
Soil phase	3	7	4	18
Soil unit	15	17	10	11
Landform	5	2	3	13
Total	100	100	100	100

information system) maps of species distributions, which are generated from four sets of information: (1) a digitized map of vegetation types; (2) a digitized map of geographic entities; (3) a data base that assigns the presence or absence of a species to the geographic units; and (4) a data base that associates each wildlife species with a set of preferred vegetation cover types (Scott et al. 1993).

TABLE 3. Generalized linear models of the distribution of endemic terrestrial vertebrates from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Assemblage	Model terms*	df	r ² †
Amphibians			
1	$a + b$	3	0.74
2	$a + b + c$	5	0.51
5	$b + c + a$	5	0.43
6	$a + b + c$	5	0.62
Reptiles			
2	$a + b$	4	0.69
3	$b + a$	4	0.77
4	$b + a$	4	0.73
6	$b + a$	4	0.63
7	$a + b$	4	0.55
8	a	2	0.34
10	b	2	0.34
Mammals			
1	$a + c + b$	5	0.67
2	$a + b + c$	5	0.27
3	$a + b$	4	0.26
5	$a + b$	2	0.37
6	$b + a$	4	0.32
7	$a + b + c$	5	0.62
8	$a + b$	4	0.66
Mammals			
1	$a + b + c$	5	0.90
2	$a + b$	4	0.62
3	$a + b$	4	0.61
4	$a + b$	4	0.48
5	$a + b$	4	0.43
6	$a + b + c$	4	0.49
7	$a + c + b$	5	0.72

* a = mean annual temperature; b = mean annual precipitation; c = interaction between mean annual temperature and mean annual precipitation. The order of the terms signifies their order of importance for fitting the model.

† r^2 = (total deviance - residual deviance)/(total deviance); $P < 0.001$ for all assemblages.

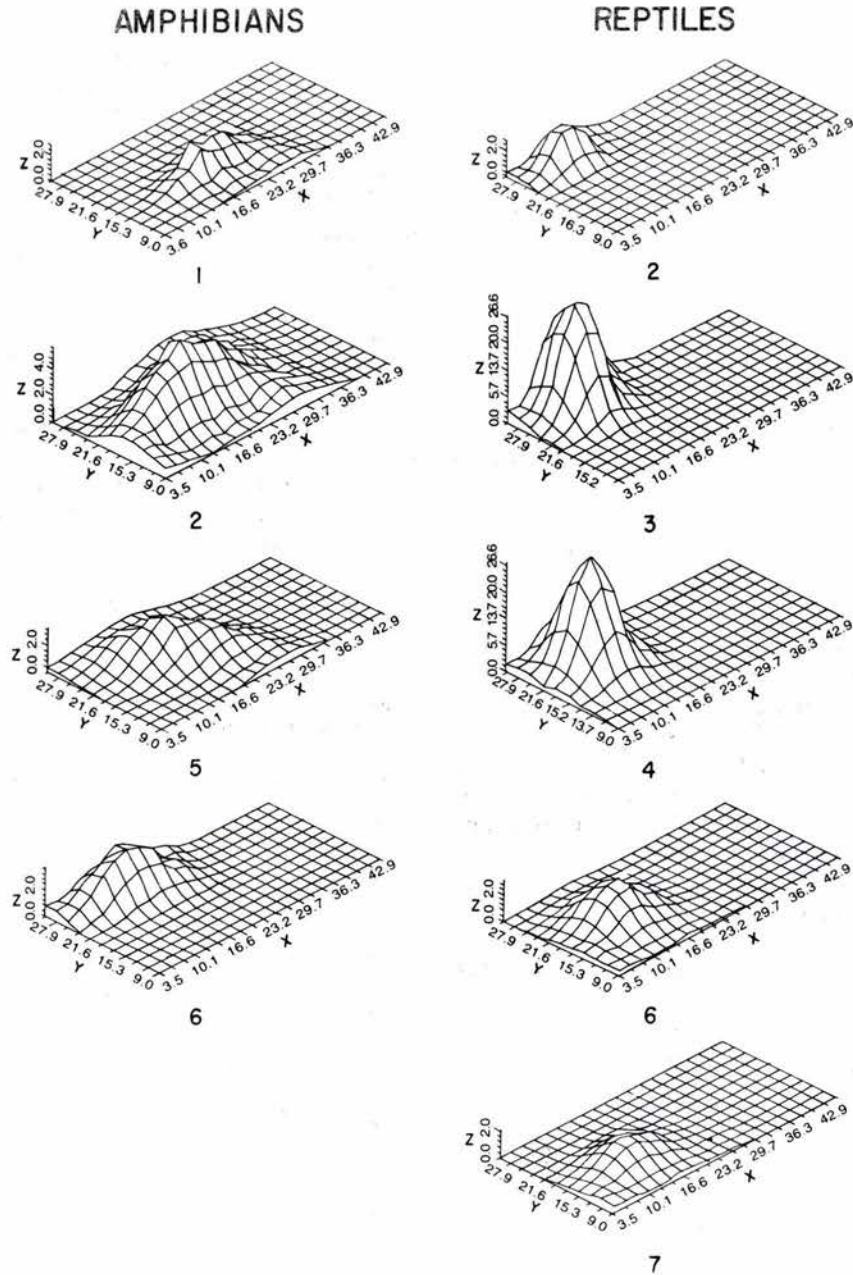


FIG. 5. Response surfaces for endemic amphibians and reptiles of Guerrero and Oaxaca, Mexico. X = mean annual temperature; Y = mean annual precipitation; Z = frequency.

However, incomplete biological data and lack of up-to-date cartography hamper comprehensive assessments of biodiversity through the original gap-analysis approach. In most parts of the world, current biological data is limited by sampling artifacts, such as biases towards field stations or accessible sites (Nelson et al. 1990, Pearson and Cassola 1992). In the case of Guerrero and Oaxaca, biological data are concentrated along major highways and accessible sites (Bojórquez-Tapia et al. 1994), and vegetation type maps are based on 15-year-old baseline information (INEGI 1982a).

An alternative approach is essential, since it is unrealistic to postpone a development project until complete information is available. Consequently, a predictive approach is needed to assess species distribution patterns and to identify species-rich areas. Such an approach must yield a sound assessment in a short time and with limited baseline information. Multivariate models have been used to predict species distribution patterns with limited biological data (Austin et al. 1984, Miller 1986, Ezcurra et al. 1987, White and Miller 1988, Margules and Stein 1989, Nicholls 1989, Mon-

BIRDS

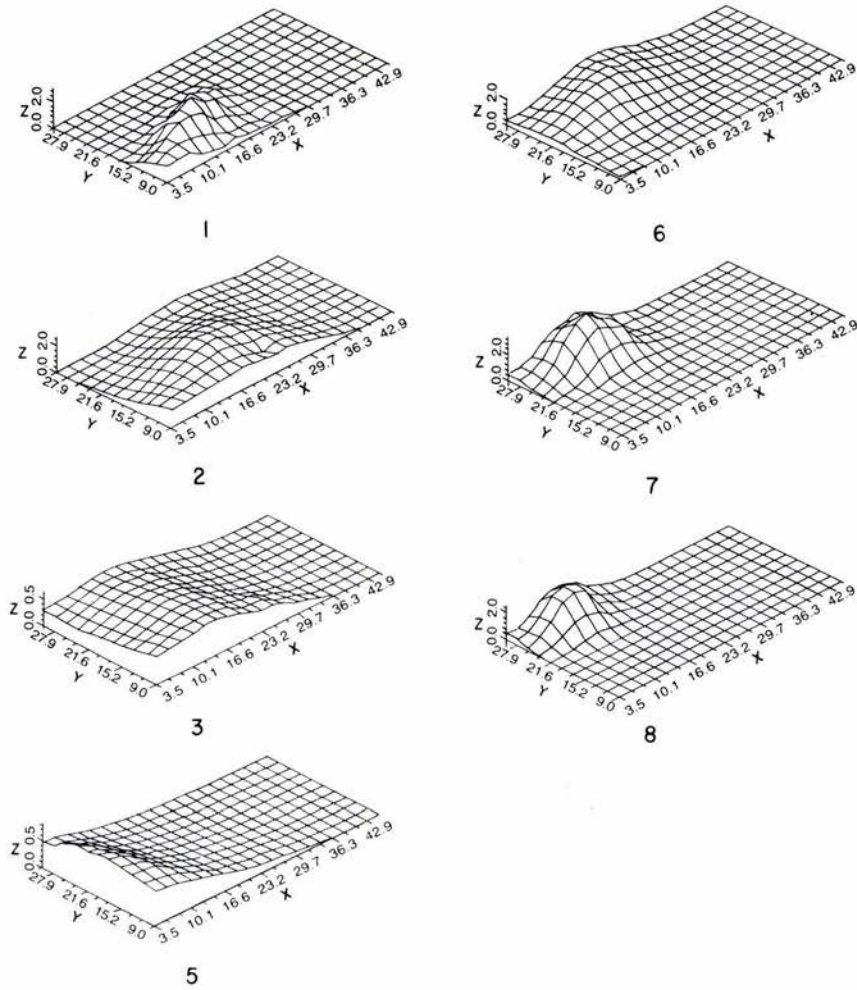


FIG. 6. Response surfaces for endemic birds of Guerrero and Oaxaca, Mexico. X = mean annual temperature; Y = mean annual precipitation; Z = frequency.

taña and Greigh-Smith 1990, Kremen 1992). Likewise, GISs have been utilized to map the species distribution patterns predicted from the multivariate models (Miller et al. 1989, Davis et al. 1990, Walker 1990).

Thus, a feasible procedure is to generate a map of predicted species-rich areas that can be overlaid on maps of projected land use. The end product would be a map that shows conflicting areas that should be protected and surveyed in more detail. Furthermore, specific biodiversity protection guidelines can be prescribed for those areas to withhold development until field validations take place (for example, restrictions on forestry operations).

Our study demonstrates that a map of predicted species-rich areas can be generated under conditions of EAs in Mexico. To overcome the limitations imposed by baseline data and regional scale, the approach con-

sists of: (1) the use of a data base of collection sites, (2) relating that data base to a set of environmental variables through a GIS, (3) using ordination techniques (CASEV; Montaña and Greigh-Smith 1990) to depict the relations between richness and environmental variables, (4) using the main variables to formulate the generalized linear models that predict the greatest likelihood of finding a species-rich area, and (5) mapping the predictions of the model by means of a GIS.

This statistical procedure utilizes almost all the available information on endemic species (see Bojórquez et al. 1994), takes into account the data constraints, and produces areas with precise boundaries at an adequate scale for an EA. In contrast, global (Vane-Wright et al. 1991, Pearson and Cassola 1992) or regional (Fa 1989) biogeographic analyses are inappropriate for an EA because they do not identify specific areas, since maps

MAMMALS

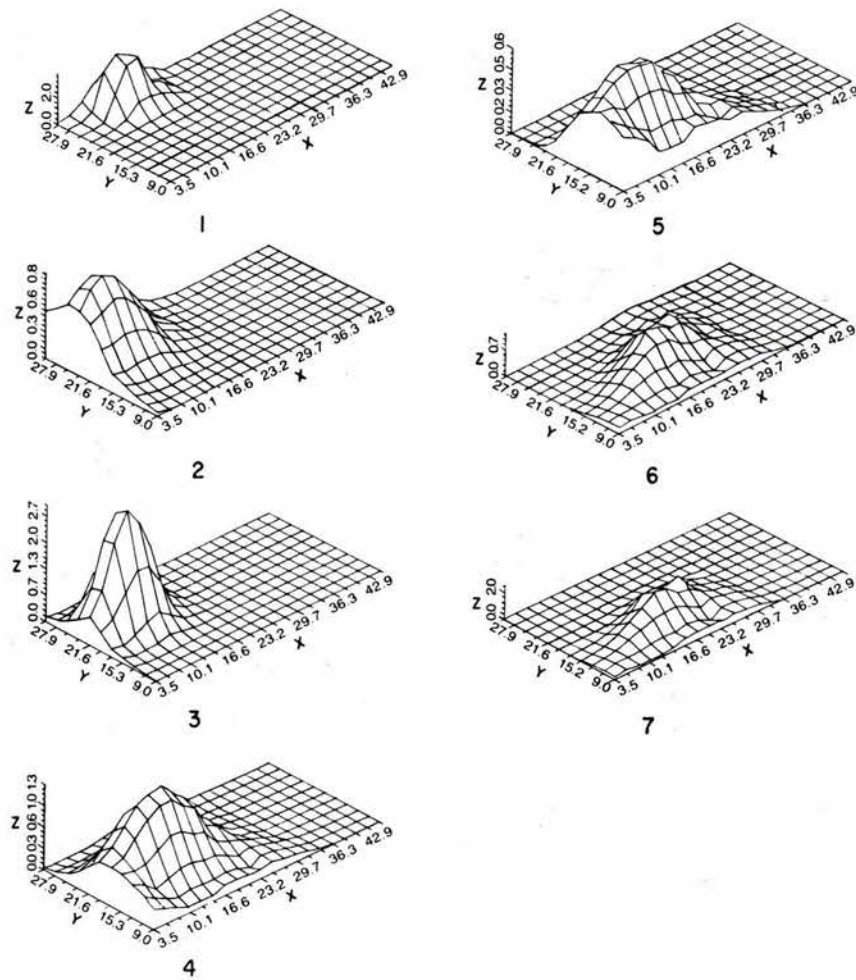


FIG. 7. Response surfaces for endemic mammals of Guerrero and Oaxaca, Mexico. X = mean annual temperature; Y = mean annual precipitation; Z = frequency).

at rather small scales are not useful for identifying specific areas.

Although the validation of some of the linear models makes us think that the analysis is robust (Table 3), it has to be noted that the results depend on the accuracy of small-scale maps, and the number and composition of species assemblages derived by ordinations. Therefore the models are vulnerable to error propagation, and the results may vary depending on the spatial resolution and the criteria used in the ordinations for obtaining species assemblages.

The results (Table 2) show that mean annual precipitation, mean annual temperature, elevation, and vegetation are, in general, good predictors of species richness, while the other variables are good predictors for distinct groups: soil unit for amphibians, birds, and reptiles, and landform, soil phase, and soil unit for

mammals. Similar patterns have been found by other authors. For example, Miller et al. (1989) report that soil and vegetation are good predictors of rare bird distribution in Tanzania; Rabinovich and Rapoport (1975) correlate passerine bird species richness to temperature, precipitation, topography, and vegetation; and Fa (1989) and Robertson (1975) associate mammal species richness and abundance with elevation and vegetation.

In general, patterns of species richness have been related to environmental productivity (Abramsky and Rosenzweig 1984, Owen 1990), while endemism in Guerrero and Oaxaca has been correlated with elevation (Peterson et al. 1993). Therefore, our results can be partly explained by the relationship of the environmental variables to productivity at the scale of our study. Habitat productivity is correlated with climatic

TABLE 4. Validation of six generalized linear models of distribution of endemic terrestrial vertebrates from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Locality*	Assemblage		Observed frequency, f	Predicted frequency, f_i	$(f - f_i)^2 / f_i$
	No. (Table 1)	No. of species			
			Reptiles		
1	7	18	5	5	0.00
			Birds		
2	1	9	2	7	3.57
1	2	12	2	3	0.33
			Mammals		
1	5	8	3	1	4.00
3	6	5	1	1	0.00
3	7	8	4	3	0.33
Totals		60	20	17	8.23†

* 1 = Omiltemi, Guerrero; 2 = Sierra Norte de Guerrero; 3 = Sierra de Juárez, Oaxaca.

† χ^2 , $P = 0.14$.

variables, such as precipitation and temperature, and to landform and soils. Climatic variables explain variation at small scales; at medium scales, the broad climatic patterns are modified by landform because landforms control the intensities of key factors important to vegetation productivity and soil development; and at microscales, the broad patterns are controlled by edaphic factors (Bailey 1985, 1987). Considering that most endemic species are small, a case can be made that the high contribution of soil phase to the variance for mammals and of soil unit for the other three classes is related to distinct habitat requirements controlled by edaphic factors.

Our approach permits the use of a large number of species in the analysis because a minimum of data is necessary: geographical coordinates of collection sites and maps of environmental variables. These kinds of data are readily available in herbaria, museums, literature (Bojórquez-Tapia et al. 1994), and official cartography (INEGI 1982a). Consequently, both data on species habitat preferences and a digitized map of geographic entities are unnecessary. This is crucial for cases analogous to our study because habitat preferences are unknown for most species and geographic entities maps are yet to be produced in most parts of the world.

Species distributions are predicted in our approach from georeferenced records of collection sites to avoid the use of a coarse grid map. Such maps divide a region into rather large squares of arbitrary size (for example, 10 × 10 km) and species presence/absence within each square of the grid is recorded (see Fa 1989, Miller et al. 1989, Davis et al. 1991). These maps are of limited application for our case because of the complexity of the region, biases of biological data (Bojórquez-Tapia et al. 1994) and the lack of a habitat-range map with

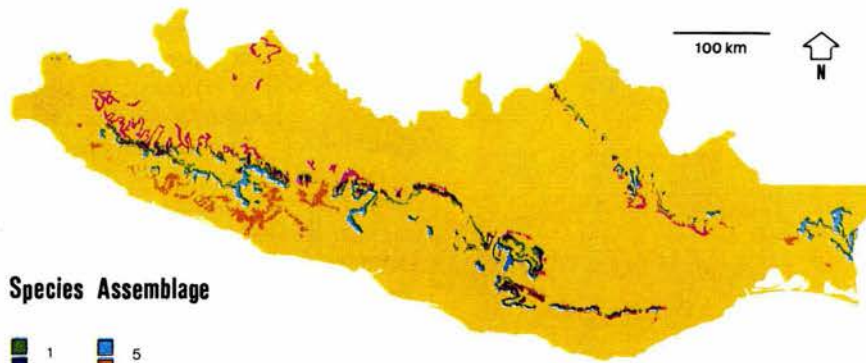
precise boundaries to minimize overestimation of the distributions (Davis et al. 1991).

An important aspect of our study is the use of endemic terrestrial vertebrates. Endemics are used for two reasons: (1) endemics are considered extinction-prone but suitable for protection with relatively small investments (Terborgh 1974, Terborgh and Winter 1983, Diamond 1986), and (2) data on the total number of species of Guerrero and Oaxaca would be impossible to handle under the time restrictions of an EA (Bojórquez-Tapia et al. 1994). Endemic species have been used to identify priority areas for conservation elsewhere (Terborgh and Winter 1983, Diamond 1986).

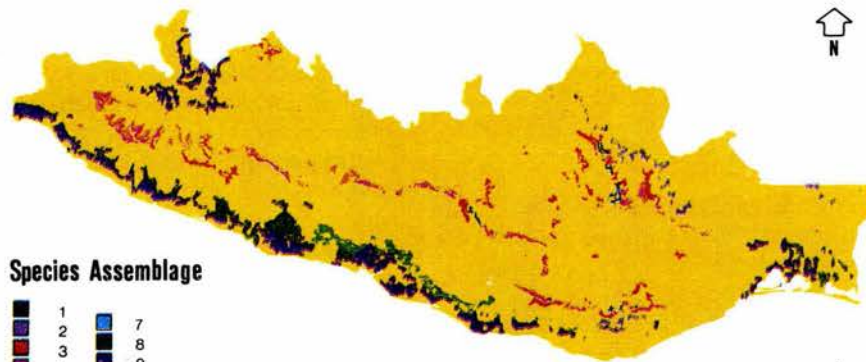
Therefore, the detected species-rich areas in our study correspond to centers of endemism. Though this might be regarded as a bias towards endemics, species distributions have been observed to follow nonrandom patterns, especially in complex and environmentally fragmented regions such as Guerrero and Oaxaca. Non-random patterns of species distributions presuppose that different species assemblages are samples from the same species pool (Patterson 1987, Patterson and Brown 1991, Wright and Reeves 1992); hence, sites occupied by assemblages of narrowly distributed species must correspond with sites occupied by more widely distributed species. Since richer sites support a greater number of uncommon species (Wright and Reeves 1992), endemic distribution patterns should reflect specific conditions that are related to local species richness.

The use of endemics also assumes that current biodiversity patterns should result from ecological and geographic changes, as suggested by vicariance biogeography (Croizat 1958, 1962, Croizat et al. 1974). Thus common distribution patterns of biota may exist because such changes affect all biota. Evidence of distribution patterns of biota has been detected: (1) the "generalized tracks" (similar distribution patterns) of highly mobile groups, such as butterflies and birds, and sedentary groups, such as apterous insects (Croizat 1958, Nelson 1973, Croizat et al. 1974); (2) the relationship between distribution patterns and centers of endemism; and (3) the relation between speciation of birds and centers of endemism (Cracraft 1982).

Consequently, at least in principle, species-rich areas can be located by means of identifying centers of endemism. Through the protection of species-rich areas, it is possible to simultaneously preserve both the endemics (which are the ones in urgent need of preservation) and more widely distributed species. However, the location of species-rich areas depends upon the scale and taxon used (Davis et al. 1991). If the scale is too small, transition zones may not be detected, and the location of the species-rich areas of one taxonomic class may be separated from other classes' positions. In our study, the detection of species assemblages through ordination allows us to determine species-rich areas independently from the taxa. Therefore, richness



a



b



c



d

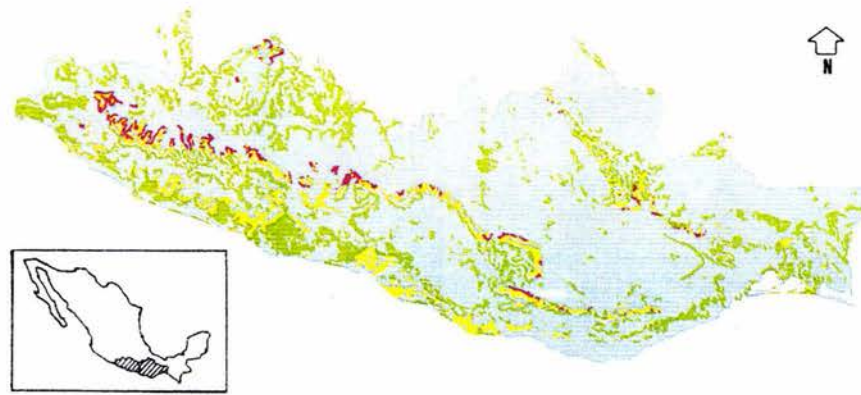


FIG. 9. Location of study area and predicted species-rich areas ranked by the number of classes of terrestrial vertebrates included within the area. Red = rank 3 (three or more species assemblages); yellow = rank 2 (two species assemblages); and green = rank 1 (one species assemblage).

is depicted by analyzing the distribution patterns of species assemblages (we ranked the species-rich areas as the ones that contained species assemblages of 1, 2 or 3 taxonomic classes; Figs. 8 and 9).

With respect to transition zones, these can be examined by means of the response surfaces (Figs. 5–7). As an aftermath of the ordination analysis, predicted highest frequencies for species assemblages within a class are obtained from different combinations of values of the main variables. Since the highest predicted frequencies never coincide, transition zones can be depicted by examining the response surfaces of two or more species assemblages and pinpointing where the lower frequencies cross. If necessary, the values of the variables can be read directly from the corresponding charts and then mapped through the GIS.

Examination of response surfaces serves to determine which additional species assemblages are contained by a predicted species-rich area, regardless of its rank. Response surfaces can also be classified according to a threshold value relative to the maximum predicted frequencies; in this way, overlapping of species distributions can be increased since wider variable value combinations are involved. For example, consider the maximum frequencies and a category-2 species-rich area, namely, the one that is composed of species assemblages 6 for amphibians and 7 for birds (Fig. 9); this should also contain species assemblages of birds 5, 6, 7, and 8, amphibians 5, reptiles 2, 3, and 4, and mammals 1, 2, and 3 (Figs. 5–7).

Priority consideration for establishing new nature preserves should be given to ranks 3 and 2 (Fig. 9), so these areas should be surveyed in detail. For areas of rank 1, the legally required environmental impact as-

essments for the forestry operations should give special attention to the protection of important habitats for the particular species assemblages.

A more accurate priority ordering can be obtained by overlaying the species-rich areas map on both a map of proposed forestry operations and a vulnerability map. Consequently, detailed surveys should include, on the one hand, (1) a biological inventory, (2) a field-verified vegetation map, (3) an appraisal of minimum areas needed for biodiversity protection, and (4) location of landscape corridors connecting areas of high species richness, and, on the other hand, (5) an appraisal of development pressure, including such factors as population, road density, land ownership, and land management. Thus, our species-rich area map can be viewed as a first step in a multistage sampling system (see Myers and Shelton 1980) that provides preliminary information about where detailed conservation surveys should be conducted.

CONCLUSIONS

Biased and limited biological data on species distributions are a major obstacle for identifying priority areas for conservation. Hence, a predictive approach is needed to supply timely information for EAs of regional development projects. Multivariate models and GIS can be used to identify species-rich areas and centers of endemism on which to base conservation decisions.

The approach presented in this article optimizes the use of current biological information for environmental planning. By ranking the predicted species-rich areas, appropriate surveys and mitigation measures can be

FIG. 8. Predicted distribution areas for species assemblages of endemic amphibians (a), reptiles (b), birds (c), and mammals (d) of Guerrero and Oaxaca, Mexico (see Appendix for species lists).

planned to mitigate conflicts between conservation and resource extraction.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by the Centro de Ecología, UNAM, the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, and the Conservation International Foundation. This article was a contribution from the second author's dissertation, presented at the Facultad de Ciencias, UNAM. The valuable commentaries of the two anonymous reviewers improved this article. We also acknowledge the highly efficient and indispensable technical assistance of M. Alquicira, C. Álvarez, B. Estrada, L. Peña, and A. Ramírez.

LITERATURE CITED

- Abramsky, Z., and M. L. Rosenzweig. 1984. Tilman's predicted productivity-diversity relationships shown by desert rodents. *Nature* **309**:150-151.
- Atkin, M., D. Anderson, B. Francis, and J. Hinde. 1990. Statistical modeling in GLIM. Clarendon, Oxford, England.
- Austin, M. P., R. B. Cunningham, and P. M. Flemming. 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* **55**:11-27.
- Bailey, R. G. 1985. The factor of scale in ecosystem mapping. *Environmental Management* **9**:271-276.
- . 1987. Suggested hierarchy of criteria for multiscale ecosystem mapping. *Landscape and Urban Planning* **14**:313-319.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithological Monographs* **43**.
- Blockstein, D. E. 1990. Toward a federal plan for biological diversity. *Journal of Forestry* **88**:15-19.
- Bojórquez-Tapia, L. A. 1989. Methodology for prediction of ecological impacts under real conditions in Mexico. *Environmental Management* **13**:545-551.
- Bojórquez-Tapia, L. A., P. Balvanera, and A. D. Cuarón. 1994. Biological inventories and computer databases: their role in environmental assessments. *Environmental Management* **18**:775-785.
- Bojórquez-Tapia, L. A., and E. Ongay-Delhumeau. 1992. International lending and resource development in Mexico: can environmental quality be assured? *Ecological Economics* **5**:197-211.
- Conservation International. 1992. CI/SIG, Sistema de información geográfica, 2.0: manual del usuario. Conservation International, Washington, D.C., USA.
- Corson-Rikert, J. 1990. Roots user's manual. Harvard University Graduate School of Design, Laboratory for Computer Graphics and Spatial Analysis, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Cracraft, J. 1982. Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution. *American Zoology* **22**:411-424.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Published by the author. Caracas, Venezuela.
- . 1962. Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L., G. Nelson, and D. E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* **23**:265-287.
- Davis, F. W., J. E. Estes, B. C. Csutti, and J. M. Scott. 1991. Geographic information system analysis of biodiversity in California. Final Report. Department of Geography, University of California, Santa Barbara, California, USA.
- Davis, F. W., D. M. Stoms, J. E. Estes, J. Scepán, and J. M. Scott. 1990. An information system approach to the preservation of biological diversity. *International Journal of Geographical Information Systems* **4**:79-86.
- Davis, G. 1989. Environmental assessment: operational directive adopted by the bank. *Environment Bulletin* **1**:2.
- Diamond, J. 1986. The design of a nature reserve system for Indonesian New Guinea. Pages 485-503 in M. E. Soulé, editor. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ezcurrea, E., M. Equihua, and J. López-Portillo. 1987. The desert vegetation for el pinacate, Sonora, Mexico. *Vegetatio* **71**:49-60.
- Fa, J. E. 1989. Conservation-motivated analysis of mammalian biogeography in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. *National Geographic Research* **5**:296-316.
- Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana*. Carnegie Museum of Natural History Special Publication **17**.
- Flores-Villela, O., and P. Gerez. 1988. *Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos-Conservation International, Xalapa, Mexico City, Mexico.
- Flores-Villela, O., and A. Muñoz-Alonso. 1993. Anfibios y reptiles. Pages 411-442 in I. Luna and J. Llorente, editors. *Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/UNAM. Mexico City, Mexico.
- Friedman, H. L., L. Griscom, and A. H. Miller. 1957. Distributional checklist of the birds of México. Part I. Pacific Coast avifauna. Number 29. Ornithological Club, Berkeley, California, USA.
- García, E., and Z. Falcón. 1980. *Nuevo atlas Porrúa de la República Mexicana*. Editorial Porrúa, S.A., Mexico City, Mexico.
- Godwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **141**:256-265.
- Goodland, R. 1988. A major new opportunity to finance the preservation of biodiversity. Pages 437-441 in O. E. Wilson, editor. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C., USA.
- ICFA [Ingenieros Civiles y Fotogrametristas Asociados]. 1987. AU2 Paquete general de cartografía: manual del usuario. Publicación 88-AU-2-01. ICFA, Mexico City, Mexico.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática]. 1982a. *Atlas nacional del medio físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Mexico City, Mexico.
- . 1982b. *Carta topográfica 1:250,000*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Mexico City, Mexico.
- Jiménez-Alvarez, T., J. Juárez-Gómez, and L. León-Paniagua. 1993. Mamíferos. Pages 503-549 in I. Luna and J. Llorente, editors. *Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/UNAM. Mexico City, Mexico.
- Kramen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications* **2**:203-217.
- Lorence, D. H., and A. García Mendoza. 1989. Oaxaca, Mexico. Pages 253-269 in D. G. Campbell and H. D. Hammond, editors. *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. New York Botanical Garden, New York, New York, USA.
- Margules, C. R., and J. L. Stein. 1989. Patterns in the distribution of species and the selection of nature reserves: an example from *Eucalyptus* forests in south-eastern New South Wales. *Biological Conservation* **50**:219-238.
- McNeely, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier, and T. B. Werner. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland; World Re-

- sources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund—U.S., and The World Bank, Washington, D.C., USA.
- Miller, R. I. 1986. Predicting rare plant distribution patterns in the Southern Appalachians of the south-eastern U.S.A. *Journal of Biogeography* **13**:293–311.
- Miller, R. I., S. N. Stuart, and K. M. Howell. 1989. A methodology for analyzing rare species distribution patterns utilizing GIS technology: the rare birds of Tanzania. *Landscape Ecology* **2**:173–189.
- Montaña, C., and P. Greigh-Smith. 1990. Correspondence analysis of species by environmental variable matrices. *Journal of Vegetation Science* **1**:453–460.
- Morales-Pérez, J. E., and A. G. Navarro-Sigüenza. 1991. Análisis de distribución de las aves en la Sierra Norte del estado de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología UNAM. Serie Zoológica* **62**: 497–510.
- Myers, W. L., and R. L. Shelton. 1980. Survey methods for ecosystem management. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Navarro, A. G., and P. Escalante-Pliego. 1993. Aves Parque Estatal Omiltemi. Pages 443–501 in I. Luna and J. Llorente, editors. *Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/UNAM. Mexico City, Mexico.
- Nelson, B. W., C. A. C. Ferreira, M. F. da Silva, and M. L. Kawasaki. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature (London)* **345**:714–716.
- Nelson, G. 1973. Comments on Leon Croizat's biogeography. *Systematic Zoology* **22**:312–320.
- Nicholls, A. O. 1989. How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biological Conservation* **50**:51–75.
- Office of Geography. 1956. Mexico official standard names approved by the U.S. Board on Geographic Names. Department of the Interior, Washington, D.C., USA.
- Owen, J. G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy* **71**:1–13.
- Patterson, B. D. 1987. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* **1**:323–354.
- Patterson, B. D., and J. H. Brown. 1991. Regional nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* **18**:395–402.
- Pearson, D. L., and F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* **6**:376–391.
- Peterson, A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis-Martinez, A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez, and I. Vargas-Fernández. 1993. Conservation priorities in Mexico: moving up in the world. *Biodiversity Letters* **1**:33–38.
- Rabinovich, J. E., and E. H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* **2**:141–157.
- Ramírez-Pulido, J., R. López, C. Müdspacher, and I. Lira. 1982. Catálogo de los mamíferos de México. Editorial Trillas, Mexico City, Mexico.
- Rapoport, E. H., G. Boroli, J. A. Monjeau, J. E. Puntieri, and R. D. Oviedo. 1986. The design of nature reserves; a simulation trial for assessing specific conservation value. *Biological Conservation* **37**:269–290.
- Robertson, P. B. 1975. Reproduction and community structure of rodents over a transect in southern Mexico. Dissertation. University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.
- Royal Statistical Society. 1985. GLIM 3.77. Royal Statistical Society, London, England.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* **15**:47–64.
- SARH [Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos]. 1980. *Vademecum forestal mexicano*. Dirección General de Información y Sistemas Forestales, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Mexico City, Mexico.
- Scott, J. M., B. Csuti, J. D. Jacobi, and J. E. Estes. 1987. Species richness, a geographic approach to protecting future biological diversity. *BioScience* **37**:782–788.
- Scott, J. M., B. Csuti, K. Smith, J. E. Estes, and S. Caicco. 1988. Beyond endangered species: an integrated conservation strategy for the preservation of biological diversity. *Endangered Species Update* **5**:43–48.
- Scott, J. M., F. Davis, B. Csuti, R. Noos, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T. C. Edwards, J. Ulliman, and R. G. Wright. 1993. Gap analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs* **123**.
- SCT [Secretaría de Comunicaciones y Transportes]. 1987a. Mapa de carreteras del estado de Guerrero 1:600 000. Secretaría de Comunicaciones y Transportes, Mexico City, Mexico.
- . 1987b. Mapa de carreteras del estado de Oaxaca 1:800 000. Secretaría de Comunicaciones y Transportes, Mexico City, Mexico.
- Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of 155 extinction-prone species. *BioScience* **24**:715–722.
- Terborgh, J., and B. Winter. 1983. A method for siting parks and reserves with special reference to Colombia and Ecuador. *Biological Conservation* **27**:45–58.
- UNEP [United Nations Environmental Program]. 1992. Draft convention on biological diversity. Conference for the adoption of the agreed text of the convention of biological diversity. UNEP/Bio.Div/Conf/L.2. United Nations Environmental Program, Nairobi, Kenya.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries, and P. H. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**:235–254.
- Walker, P. A. 1990. Modelling wildlife distributions using a geographic information system: kangaroos in relation to climate. *Journal of Biogeography* **17**:279–289.
- White, P. S., and R. I. Miller. 1988. Topographic models of vascular plants in the Southern Appalachian High Peaks. *Journal of Ecology* **76**:192–199.
- Wright, D. H., and J. H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* **92**:416–428.

APPENDIX

Assemblages of endemic vertebrate species from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Order Family	Species	Order Family	Species
AMPHIBIANS			
	Assemblage 1		<i>Thorius macdougalli</i> <i>T. minutissimus</i> <i>T. narisovalis</i>
Anura Hylidae	<i>Hyla bogertae</i> <i>H. echinata</i> <i>H. sabrina</i> <i>H. thorectes</i> <i>H. trux</i>		Assemblage 3
	<i>Ptychohyla ignicolor</i>	Caudata Plethodontidae	<i>Pseudoeurycea conanti</i>
Leptodactylidae	<i>Eleutherodactylus uno</i> <i>E. syristes</i>		Assemblage 4
	Assemblage 2	Anura Hylidae	<i>Hyla crassa</i> <i>H. miotympanum</i>
Anura Bufonidae Hylidae	<i>Bufo occidentalis</i> <i>Hyla altipotens</i> <i>H. bistrincta</i> <i>H. chaneque</i> <i>H. chryses</i> <i>H. erythromma</i> <i>H. hazelae</i> <i>H. juanita</i> <i>H. melanomma melanomma</i> <i>H. mykter</i> <i>H. pellita</i> <i>H. pentheter</i> <i>H. pinorum</i>	Caudata Plethodontidae	<i>Pseudoeurycea cochranae</i>
	<i>Ptychohyla leonhardschultzei</i>		Assemblage 5
Leptodactylidae	<i>Eleutherodactylus megalotympanum</i> <i>E. mexicanus</i> <i>E. dilatus</i> <i>E. nitidus nitidus</i>	Anura Bufonidae	<i>Bufo marmoratus</i> <i>B. preplexus</i>
	<i>Rana omiltemana</i> <i>R. sierramadrensi</i> <i>R. spectabilis</i>	Hylidae	<i>Hyla smithii</i> <i>H. sumichrasti</i>
Ranidae		Ranidae	<i>Rana zweifeli</i>
			Assemblage 6
Caudata Ambystomatidae Plethodontidae	<i>Rhyacosiredon rivularis</i> <i>Bolitoglossa hermosa</i> <i>B. macrinii</i> <i>B. riletti</i> <i>Thorius pulmonaris</i> <i>Pseudoeurycea anitae</i> <i>P. bellie belli</i> <i>P. mystax</i>	Anura Bufonidae Hylidae	<i>Bufo gemmifer</i> <i>Hyla sartori</i> <i>Pachymedusa dacnicolor</i> <i>Tripurion spatulatus reticulatus</i>
		Leptodactylidae	<i>Eleutherodactylus lineatus</i> <i>E. silvicola</i> <i>E. spatulatus</i>
		Caudata Plethodontidae Gymnophiona Caeciliidae	<i>Bolitoglossa platydactyla</i> <i>Dermophis oaxacae</i>
			Assemblage 7
		Anura Hylidae	<i>Hyla cembra</i> <i>H. siopela</i>
		Caudata Plethodontidae	<i>Nototriton adelos</i>
REPTILES			
	Assemblage 1		Assemblage 3
Squamata Polychridae Colubridae	<i>Anolis taylori</i> <i>Salvadora lemniscata</i>	Squamata Gekkonidae	<i>Phyllodactylus lanei lanei</i> <i>Phyllodactylus muralis</i>
	Assemblage 2	Iguanidae	<i>Ctenosaura pectinata</i> <i>Enyaliosaurus clarki</i>
Squamata Anguidae Iguanidae Phrynosomatidae	<i>Abronia bogerti</i> <i>Ctenosaura acanthura</i> <i>Sceloporus edwardtaylori</i> <i>S. macdougalli</i>	Polychridae	<i>Anolis subocularis</i> <i>A. isthmicus</i>
	<i>Anolis cuprinus</i> <i>Ficimia ramirezi</i> <i>Thamnophis valida isabelleae</i>	Phrynosomatidae	<i>Sceloporus horridus oligoporus</i> <i>S. pyrocephalus</i> <i>Urosaurus bicarinatus anonymor- phus</i>
Polychridae	<i>Tantilla calamarina</i> <i>T. striata</i> <i>Tantillita brevissima</i>		<i>U. gadovi</i> <i>Cnemidophorus calidipes</i> <i>C. communis communis</i> <i>C. guttatus immutabilis</i> <i>C. lineatissimus lividus</i>
Elapidae Viperidae	<i>Micrurus distans michoacanensis</i> <i>Porthidium dunnii</i>	Teiidae	<i>Conophis vittatus vittatus</i> <i>Leptodeira maculata</i> <i>Leptophis diplotropis diplotropis</i>
Testudines Bataguridae	<i>Rhinoclemmys rubida perixantha</i>	Colubridae	

APPENDIX. Continued.

Order Family	Species	Order Family	Species
BIRDS			
	Assemblage 1		Assemblage 5
Falliformes		Apodiformes	
Phasianidae	<i>Dendrortyx macroura</i>	Trochilidae	<i>Calothorax pulcher</i>
Passeriformes		Passeriformes	
Tyrannidae	<i>Empidonax affinis</i>	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus jocosus</i>
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	Emberizidae	<i>Aimophila mystacalis</i>
Emberizidae	<i>Pipilo ocai</i>	Vireonidae	<i>Vireo hypochryseus</i>
	<i>Atlapetes pileatus</i>		Assemblage 6
Parulidae	<i>Geothlypis nelsoni</i>	Galliformes	
	<i>Ergaticus ruber</i>	Cracidae	<i>Ortalis poliocephala</i>
Corvidae	<i>Cyanolyca nana</i>	Phasianidae	<i>Philortyx fasciatus</i>
	<i>C. mirabilis</i>	Psittaciformes	
	Assemblage 2	Psittacidae	<i>Amazona finschi</i>
Caprimulgiformes		Apodiformes	
Caprimulgidae	<i>Nyctiphrynus mcleodii</i>	Trochilidae	<i>Cyananthus sordidus</i>
Apodiformes		Piciformes	
Trochilidae	<i>Atthis heloisa</i>	Picidae	<i>Melanerpes hypopolius</i>
Passeriformes		Passeriformes	
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes leucogaster</i>	Tyrannidae	<i>Tyrannus crassirostris</i>
Troglodytidae	<i>Thryothorus sinaloa</i>	Troglodytidae	<i>Hylorchilus sumichrasti</i>
Mimidae	<i>Melanotis caerulescens</i>	Muscicapidae	<i>Turdus rufopalliatus</i>
	<i>Toxostoma ocellatum</i>		Assemblage 7
Muscicapidae	<i>Ridgwayia pinicola</i>	Trogoniformes	
	<i>Catharus occidentalis</i>	Trogonidae	<i>Trogon citreolus</i>
Emberizidae	<i>Oriturus superciliosus</i>	Piciformes	
	<i>Atlapetes albinucha</i>	Picidae	<i>Melanerpes chrysogenys</i>
	<i>Piranga erythrocephala</i>	Passeriformes	
Vireonidae	<i>Vireo brevipennis</i>	Emberizidae	<i>Passerina rositae</i>
	Assemblage 3		<i>Granatelus venustus</i>
Passeriformes		Corvidae	<i>Cacicus melanicterus</i>
Troglodytidae	<i>Thryothorus felix</i>		<i>Cyanocorax sanblasianus</i>
Emberizidae	<i>Aimophila humeralis</i>		Assemblage 8
	<i>Pipilo albicollis</i>	Strigiformes	
	<i>Melozone kieneri</i>	Strigidae	<i>Otus seductus</i>
	Assemblage 4	Passeriformes	
Piciformes		Tyrannidae	<i>Deltarhynchus flammulatus</i>
Picidae	<i>Piculus auricularis</i>	Emberizidae	<i>Aimophila sumichrasti</i>
Passeriformes			<i>Passerina lenclancherii</i>
Emberizidae	<i>Aimophila notosticta</i>		
Vireonidae	<i>Vireo nelsoni</i>		
	Assemblage 1	MAMMALS	
Lagomorpha		Lagomorpha	
Leporidae	<i>Lepus flavigularis</i>	Leporidae	<i>Sylvilagus cunicularius pacificus</i>
Rodentia		Rodentia	
Geomyidae	<i>Orthogeomys cuniculus</i>	Sciuridae	<i>Spermophilus adocetus adocetus</i>
Carnivora			<i>S. annulatus annulatus</i>
Mustelidae	<i>Spilogale pygmaea pygmaea</i>	Heteromyidae	<i>Liomys pictus pictus</i>
	<i>S. pygmaea australis</i>	Cricetidae	<i>Peromyscus banderanus banderanus</i>
	<i>S. pygmaea intermedia</i>		<i>P. b. vicinior</i>
	Assemblage 2		<i>P. perfulvus perfulvus</i>
Marsupialia			<i>P. melanophrys melanophrys</i>
Didelphidae	<i>Marmosa canescens canescens</i>	Dasyproctidae	<i>Sigmodon mascotensis</i>
	<i>M. c. oaxacae</i>		<i>Rheomys mexicanus</i>
Insectivora			<i>Dasyprocta mexicana</i>
Soricidae	<i>Notiosorex gigas</i>		Assemblage 3
Chiroptera		Chiroptera	
Phyllostomidae	<i>Artibeus hirsutus</i>	Vespertilionidae	<i>Rhogeessa alleni</i>
	<i>Choeronycteris harrisoni</i>	Rodentia	
	<i>Rhogeessa parvula</i>	Heteromyidae	<i>Liomys pictus plantinarenensis</i>
Vespertilionidae	<i>R. gracilis</i>		<i>L. irroratus torridus</i>
	<i>Myotis fortidens fortidens</i>		

APPENDIX. Continued.

Order Family	Species	Order Family	Species
	Assemblage 4		Assemblage 6
Lagomorpha Leporidae	<i>Sylvilagus cunicularius cunicularius</i> <i>Lepus callotis callotis</i>	Insectivora Soricidae	<i>Sorex ventralis</i>
Rodentia Heteromyidae	<i>Liomys pictus annectens</i> <i>L. irroratus irroratus</i>	Lagomorpha Leporidae	<i>Sylvilagus insonus</i>
Cricetidae	<i>Peromyscus thomasi thomasi</i> <i>Sigmodon leucotis alticola</i> <i>S. alleni planifrons</i>	Rodentia Cricetidae	<i>Peromyscus lepturus lepturus</i> <i>P. melanocarpus</i> <i>Microtus umbrosus</i>
	Assemblage 5		Assemblage 7
Insectivora Soricidae	<i>Cryptotis mexicana mexicana</i> <i>C. goldmani goldmani</i> <i>C. mexicana peregrina</i>	Insectivora Soricidae	<i>Cryptotis magna</i>
Rodentia Heteromyidae	<i>Liomys irroratus guerrerensis</i>	Rodentia Cricetidae	<i>Oryzomys caudatus</i> <i>Peromyscus chinanteco</i> <i>P. lepturus ixtlani</i> <i>P. furvus</i> <i>P. thomasi cryophilus</i> <i>Microtus quasiater</i> <i>M. oaxacensis</i>
Cricetidae	<i>Peromyscus melanurus</i> <i>P. megalops</i> <i>Sigmodon alleni vulcani</i> <i>Microtus fulviventer</i>		

INTEGRATING PREDICTIVE MODELS INTO A GIS FOR ENVIRONMENTAL PLANNING

Abstract. Biological and ecological inventories, computer databases, and GIS are important tools for environmental planning, such as environmental impact assessment, the design and identification of natural reserves and natural resources, and land use planning. Cost-effectiveness is an important consideration during the planning and implementation of development projects. Integrating stochastic modeling into a GIS make possible to develop more applications with spatial data is therefore cost effective approach.

This article describes how biological and spatial information has been integrated into a GIS for conservation planning, and how domain-specific models (ordination models and general lineal models, GLM) were used to make predictions into a GIS. The proposed system is an example of such an integrated GIS consists of inexpensive software and hardware platform. The GIS-based environmental modeling and planning for the biological conservation was performed for study area in Mexico. Ordination simplifies the spatial modeling process and the incorporation of GLM into the modeling framework enhances the GIS's prediction capability. Finally, the GIS integration is examined as well as the issues which have to be taken into consideration when analysis of environmental planning is performed with a GIS.

Key words: modeling, GIS, data management, GLM, species assemblage, ordination, biodiversity, conservation, planning, Mexico.

Short title: Models into a GIS for Environmental Planning

INTRODUCTION

Governments all over the world and Multinational Development Banks (MDBs) are implementing environmental assessments (EAs) as a tool towards achieving environmentally sound development projects (Davis 1989, Goodland 1989). Thus, their main objective is to layout ways to achieve sensible management of natural resources, within the context of sustainable development. In particular, EAs have been used in Mexico to locate where conflicts between conservation of biodiversity and resource extraction are more likely (Blockstein 1990; Bojórquez-Tapia and Ongay-Dehumeau 1992; Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

Species-rich areas have been prioritized for conservation within the regional land use planning (Rapoport *et al.* 1986, Scott *et al.* 1987, 1988, 1993, OEA 1994). Accordingly, biological inventories, database management systems (DBMS), and geographical information

systems (GIS) have been used for delineating such areas, as is the case with gap analysis. This is a technique based upon GIS operations to compare species distributions maps with natural reserves maps (Scott *et al.* 1987, 1988; 1993, UNEP 1992; Bojórquez *et al.* 1995) Results allows users to verify if natural reserves networks protect species-rich areas.

In spite of the efficiency of DBMs and GIS for compiling and managing data, however, problems arise whenever since biological data is not readily available, biological inventories are biased, and maps are of a small scale (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). Under such conditions, it is necessary to integrate a systems that allows DBMs and GIS to be used as a modeling tool (Covington *et al.* 1988, Hendrix *et al.* 1988; Ji *et al.* 1992, Loh and Rykiel 1992), and make more informed decisions (Ball 1994). This is of the utmost importance for developing countries, because EAs are short duration studies performed with scarce funds,

and limited data (Lim 1985, Argawala 1989). Indeed, cost-effectiveness is a critical requirement for building a databases and spatial modeling systems (Burbidge 1991, Ball and Gimblett 1992, Ball 1994).

Ji (1993) distinguishes two alternatives for developing a GIS-environment related to a given system architecture: (1) developing domain-specific GIS, or (2) integrating domain-specific analytical models into an existing GIS. The second method is generally more practical and economical, but with the two alternative is possible to share the existing GIS capabilities in database manipulation, graphical display, tabular reporting and spatial analysis. The construction of a GIS database is an expensive task. Moreover, if the only use of such technology is for querying information, the cost-effectiveness of building the database can makes the project unfeasible (Ball 1994). An approach to fund-saving is to incorporate additional functionality in the database as the new models are built (Ball and Gimblett 1992). The implementation of predictive and stochastic models extends the usefulness of the database into many more functions (Davis *et al.* 1990, 1991; Burgman *et al.* 1993, Ball 1994, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

This article describes how integrated DBMS and GIS can be used to merge biological data and spatial information into EAs. Our approach combines domain specific models (ordination analysis and generalized linear models, GLM) to delineate potentially species-rich areas. Two case studies are used to illustrate the process (Centro de Ecología 1992, Bojórquez-Tapia *et al.* 1994, 1995).

STUDY CASE

The identification of conservation priorities based on GIS operations, selection criteria and use of integrated system was developed in the follow study areas (Figure 1):

Guerrero-Oaxaca

The states of Guerrero and Oaxaca encompass approximately 160,200 km². A complex mosaic of vegetation types and ecological conditions is a characteristic of this region. Guerrero and Oaxaca rank fourth and first States, in number of terrestrial vertebrate species in Mexico, respectively (Flores-Villela and Gerez 1988). Vascular plant is also highly diversified; the total number of species for the two States ranges from about 8,000 (Llorence and Garca 1989) to 9,000 (Rzedowski 1991a), and approximately 30% of the plant species are endemic to Mexico (Rzedowski 1991b).

In spite of their biological importance, less than 2% of the total area of the two States is currently under

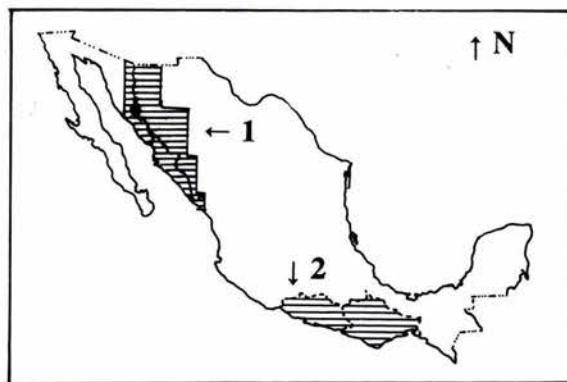


FIG. 1. Location of study areas (1. Sierra Madre Occidental; 2. Guerrero and Oaxaca States).

some form of protection (Flores-Villela and Gerez 1988).

Sierra Madre Occidental

The Sierra Madre Occidental covers approximately 218,100 km² of mountain ranges with a rough topography. The area presents a high level of endemism (Lowerre 1990). Coniferous and oak forests are the main vegetation types. The number of endemic terrestrial vertebrate species rank first and fifth respectively, in these vegetation types in Mesoamerica. Only 1% of the total area is under some form of protection (Flores-Villela and Gerez 1988).

Materials and Methods

The two studies were performed using limited equipment and software: five IBM-compatible microcomputers, two digitizing tables (kurta IS/ONE and Numonics 2200), DBase III+, and an *ad hoc* GIS (Figure 2; Bojórquez-Tapia *et al.* 1994 and 1995; Azuara and Ramírez-Hernández 1994).

The approach to identify conservation priorities as a criteria of environmental planning couples DBMS, GIS, statistical analysis and spatial modeling. The method was based on the gap analysis technique (Scott *et al.* 1987, 1988, 1993) and involved ordination analysis and GLM, both integrated into a GIS (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995). The steps of the data processing were the followings: (1) data input, (2) data manipulation, (3) modeling (4) validation of results (Figure 3).

GIS was integrated into four subsystems: data input subsystem (DIS), data storage and retrieval subsystem (DSRS), data manipulation and analysis subsystem (DMAS) and data report subsystem (DRS; Marble 1984). The GIS software consisted mainly of three programs: AU2 (ICFA 1987), Roots

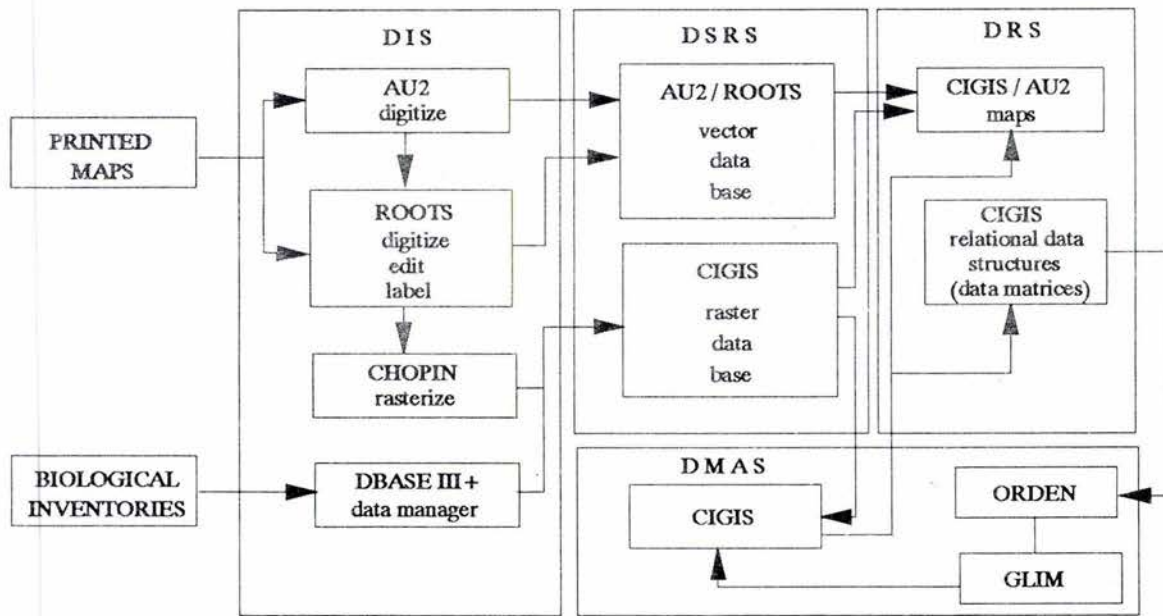


Fig. 2 Programs that integrate the Geographical Information System. The information flows through several conceptual subsystems.

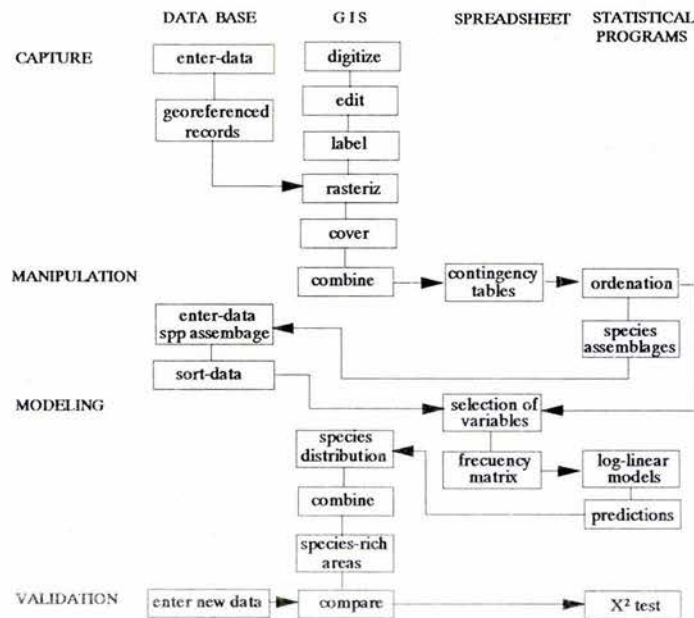


Fig. 3 Methodological procedure. The main steps of the information processing are showed in the rows. The kind of software is showed in the columns.

(Corson-Rikert 1990) for digitizing and editing, and CI/GIS (Conservation International 1992) for manipulation and analysis. The GIS combined layers in the three formats: raster for environmental data; and vector for highways and major roads; and sites, for species collec-

tion localities (Peuquet 1982; Matton 1987; Tilley and Sperri 1988; Congalton and Green 1992, Azuara and Ramirez-Hernández 1994). The DMS included two statistical programs: ORDEN version 2.0, programmed by E. Ezcurrea, and GLM version 3.77 (Royal Statistical Society 1985).

Data preparation

Data capture included the use of: DIS, DSRS and DMAS (Figure 2). We used two sets of data: (1) biological inventories, and (2) environmental information from thematic maps. A biological computer database was compiled with information from biological inventories. Taxonomic information and georeferenced collection sites of terrestrial vertebrates and vascular plants were collected from literature, consultation with experts, visits to herbaria and zoological collections. Each collection site was georeferenced mainly on 1:250,000 topographic map and on 1:600,000 or 1:800,000 highway maps (SCT 1987a,b,c,d). Attribute information was compiled into the database using DBase III+ (Table 1). Geographical coordinates for about 25% of the records could not be obtained because museum labels and catalogs contained imprecise information (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). The geographic information included the following small scale maps (1:1,000,000 maps): soil type, soil phase, mean annual precipitation, mean annual temperature, vegetation, topography, and physiography (INEGI 1982).

TABLE 1. Numbers of species and records compiled in DBMS from two Mexican regions

Class	Guerrero-Oaxaca			Chihuahua-Durango		
	A	B	C	A	B	C
Mammals	55	669	530	71	1244	760
Birds	50	397	388	209	1516	400
Reptiles	159	1424	1166	39	510	201
Amphibians	62	385	376	10	114	72
Total	326	2875	2460	339	3384	1433

A = species with geo-referenced records; B = total records; C = geo-referenced records.

Maps were digitized using the programs AU2 and Roots (Figure 2). The strategy was as follows; (1) digitization of each environmental variable in AU2, (2) vector file transfers from AU2 to Roots (CONVER3 programed by M. Granados), (3) editing of the vector files through Roots. Interface was developed between AU2 and Roots to apply the rules of edition and label from Roots over the imported files from AU2. Polygon labeling in vector files was performed using Roots. The vector files were finally converted from Roots

vector format to CI/GIS raster files by the CHOPIN conversion program (Corson-Rikert 1990). CI/GIS is a raster program for personal computers. Particular reasons to use a raster-based CI/GIS were its overlay capability and its management of data tables. With a vector-based Roots it is not possible to make simultaneous operations to characterize species records with environmental information from thematic maps.

Resolution of 1 km² cell size was used for the GIS raster database. The species-related data was transferred from the DIS to the DSRS. The same resolution of 1 km² was used for each collection site in a raster format (Figure 2). Generation of an environmental thematic map (e.g., vegetation type or temperature) in CI/GIS requires multiple overlay operations. The vector files generated in Roots were too small for regional analysis. To mosaic these files, CI/GIS overlay capability was used (covering operation; Burrough 1989).

Data Manipulation and Analysis

DMAS embraced several overlay operations on the raster data base to obtain the data in appropriate format for the statistical programs. Thus, results from the GIS operations were generated in ASCII files and transferred to a worksheet (Figures 2, 3).

Resolution of species and thematic maps were synchronized. Then, the digitized layers maps (of environmental thematic) were overlaid on a map of collection sites to characterize these sites environmentally. This process generated a matrix of collection sites and sets of cells having each environmental variable (for example, temperature). Frequently, more than one species record fell into one cell. Therefore, it was necessary to overcome the multiple occurrences of species in a cell to fill a matrix of records of species related to environmental variables *A* (Table 2). Dimensions of *A* were $c \times n$, where *c* was the number of records or collection sites of one species, and *n* was the number of environmental variables; a_{ij} was the state of one environmental variable in which the record *j* had been observed in the environmental variable *i*.

Contingency tables. Each matrix *A* was arranged in a contingency table (*B*) of species by environmental variables, following the methods described by Montaña and Greig-Smith (1990). Dimensions of *B* were $d \times q$, where *d* was the number of species and *q* was the number of different states of the environmental variables, in which b_{ij} was the frequency with which the species *j* occurred simultaneously in state *i* (Table 3). A spreadsheet program was used for the algebraic operations.

Ordination. The contingency table *B* was used to develop the Correspondence Analysis of the matrices of Species by Environmental Variables, CASEV (Montaña and Greig-Smith 1990). The ORDEN pro-

TABLE 2. Representation of Matrix (530 collection sites x 7 environmental variables) for mammals from Guerrero and Oaxaca, Mexico

Variables/ Species	1 Elevation (10 ² m)	2 Temperature (°C)	3... Rainfall (10 ² mm)	7 Vegetation type*
Specie 1 Record 1	2-6	26-28	25-30	PO
(<i>Liomis pictus</i>) 2	28-30			
3	20-26	<i>a_{ij}</i>		
Specie 2 Record 1	8-10			
(<i>Lepus flavigularis</i>) 2	20-26			
3				
Specie 55				
Total	530			

* PO = Pine-oak forest

a_{ij} = is the record *j* from one specie (in this case *Liomis pictus*) in the state *i* from one variable (in this case temperature).

gram Version 2.1, by E. Ezcurra, was used for this statistical analysis.

Species assemblages. The result of the ordination or gradient analysis through CASEV was the identification of species assemblages that share similar environmental conditions (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995). For example, nine species assemblages of mammals were identifying in the Sierra of Chihuahua-Durango (Table 4). The information on these species assemblages was transferred into the original database of biological inventories, where the set of environmental variables was differentiated for each species assemblage.

Selection of variables. An important result from the ordination process through CASEV was the identification of the best predictor for a taxonomic group distribution. This result was obtained through the relative entropy method (*E*) by which the environmental variables were tested. Squared eigen values of matrices were used to measure the relative variance of one variable with respect to the total variance (Azuaa 1997). One

TABLE 3. Representation of Contingency table (55 species x 66 states) for mammals from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Species/states of environmental variables	1	2	3	4	...	55	
Elevation (msnm)	0-200	11	1	1	0	...	2
	200-600	7	0	0	0	...	0
	600-1000	0	3	0	1	...	0
	1000-1600	5	2	1	0	...	0

Temperature (°C)	8-10
Landform	Sierra Valle	1	5	6	10	...	1
	.		<i>b_{ij}</i>				
Variable 7	.						

b_{ij} = number of times that species *j* has been observed in the state *i*.

TABLE 4. Environmental characteristics of mammals species assemblages with distribution in Sierra of Chihuahua-Durango, Mexico.

Assemblage	Temperature (°C)	Rainfall (10 ² mm)	Vegetation type*	Elevation (10 ² m)
1	8-16	7-8	OF,PO,CF	20-30
2	16-20	7-8	OF,PO	10-20
3	20-22	6-8	OF,CF	10-20
4	22-28	6-7	TD	0-10
5	16-20	6-7	OF	10-20
6	8-16	6-7	NA	20-30
7	20-22	5-6	DV	10-20
8	18-20	5-6	DS,G	10-20
9	8-18	5-6	G	20-30

CF = Coniferous forest; PO = Pine-oak forest; OF = Oak forest; TD = Tropical deciduous forest; DS = Desert scrub; G = Grassland; DV = Disturbed vegetation; NA = Non applicable.

way to model variability is to assume that the varying parameters are random variables. Associated with each random variables is a probability distribution that quantifies the likelihood that a variable assumes a

specified value or falls within a specified range. Predictive equations, elements of which are random, are called *stochastic* (Overton 1977, Shoemaker 1977). The main environmental variables identified by *E* from Guerrero-Oaxaca and Sierra Madre Occidental were mean annual precipitation (v_1) mean annual temperature/elevation (two highly correlated variables) (v_2), and vegetation type (v_3) (Centro de Ecología 1992, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

Frequency matrix. Once the ideal predictors were selected, we built a matrix (*C*) for each species assemblage, using the two main environmental variables. Dimensions of frequency matrix *C* were $g \times m$, where g was the number of states of the variable v_1 , and m was the number of states of the variable v_2 ; c_{ij} was the frequency with which a species occurred simultaneously in state j of variable v_1 and state i of variable v_2 . Two examples are showed in Tables 5 and 6. Since nonexistent combination of values between these environmental variables were eliminated, the frequency matrices contained a total of 106 cells from Guerrero and Oaxaca, and 87 cells from Sierra of Chihuahua-Durango, respectively. Definition of this probabilistic space was an important contribution from GIS technology to statistical methods.

Log-linear models. With the frequency of species occurrence in v_1 and v_2 , log-linear models were fitted for each one of the assemblages (Atkin *et al.* 1990). The program GLM version 3.77 (Royal Statistical Society 1985) was used for all statistical analyses.

TABLE 5. Frequency matrix for temperature and rainfall for the assemblage 2 of mammals from Guerrero and Oaxaca.

Temperature (°C)		9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	30
Rainfall	350								0	0			
(mm)	450			0	0	0	1	2					
	550			0	4	0	5	1	0	0			
	650			2	1	4	3	0	2	0	0		
	750		0	0	1	0	6	2	7	14	1		
	900		0	0	0	2	1	5	3	4	19	8	
	1100	0	0	0	0	0	4	14	4	4	40	1	
	1350	0	0	0	2	0	0	1	6	9	22	0	
	1750		0	0	0	1	0	1	8	9	5		
	2250		0	0	0	0	0	3	2	3	0		
	2750			0	0	0	0	0	4				
	3250			0	0	0	0	0	0				
	3750			0	0	0	0	0	0				
	4250			0	0	0	0	0	0				
	4500			0	0	0	0	0	0				

TABLE 6. Frequency matrix for temperature and rainfall for the assemblage 2 of mammals from Chihuahua and Durango, Mexico.

Temperature (°C)		9	11	13	15	17	19	21	23	25	27
Rainfall	150					0					
(mm)	250			0	0			0	0		
	350			0	0	0	0	0	0	0	
	450	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
	550	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
	650	0	2	0	0	0	0	0	1	0	
	750	0	3	5	0	1	0	0	5	0	1
	900	1	22	3	12	0	0	0	0	0	0
	1100	0	1	0	0	0	0	0	2	0	
	1350	0	9	1	1	2	5	2	0	0	0
	1750					0	0	0	0	0	
	2250								0	0	

Deviance analyses were executed for each one of the species assemblages (Table 7). Significant fits were possible for 25 assemblages from Guerrero-Oaxaca, and 13 from Chihuahua-Durango (Tables 8 and 9). The r^2 was lower, in general, for species assemblages from Chihuahua-Durango. There are three possible reasons; (1) concentration of collections in few sites, (2) influence of spatial heterogeneity, the area of the Sierra of Chihuahua and Durango is more homogeneous, and (3) the method allows to determine better fits when the biological diversity is highest.

Species distribution. The highest predicted frequency of species was transferred to the GIS for each species assemblage. If a model could not be fitted to a species assemblage, the highest frequency observed on the matrix *C* was used (under the assumption that this species assemblages are integrated by rare species). The process consisted of: (1) selection of the states of v_1 and v_2 in which the predicted frequency was the highest for a species assemblage i (sa_i), (2) overlay of the selected categories into the GIS, (3) selection of a third variable that presented the highest entropy value (lower than v_1 and v_2), for example vegetation (v_3), (4) selection of the state or states associated to sa_i , (5) combination into a GIS of the information of v_1 and v_2 states with the main states of v_3 for sa_i . In this way, the accuracy of the predictions was increased using the information of a map of v_3 .

The benefit of use GIS in this research was the possibility to include several categorical variables under conditions of a wide probabilistic space with low frequency records. If all the variables are integrated into a lineal model, after ordination, the number of

TABLE 7. Deviance analysis of mammals species assemblage 1 from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

Supply	X	d.f.	r ²
Model	99.20	5	0.90
Precipitation	32.31	2	0.29
lineal	3.76	1	—
quadratic	28.55	1	—
Temperature	45.87	2	0.42
linear	31.05	1	—
quadratic	14.82	1	—
Interaction	21.02	1	0.19
Error	10.16	100	—
Total	109.36	105	—

The fit was highly significant ($p < 0.001$) for all terms.

cells equal to zero will be increased. Therefore, significant fits will not be possible.

Species-rich areas. The final map was composed by all the overlays of predicted areas of distribution for different assemblages. Predicted species-rich areas were ranked according to the number of species assemblages that coincided in the same zone. Figure 4 shows the distribution of species assemblages of the vertebrates from Guerrero and Oaxaca. Figure 5 displays the species assemblages distribution of vertebrates from the Sierra of Chihuahua and Durango. The final map to identify conservation priorities in Guerrero and Oaxaca appears in Figure 6.

Validation. Some models were validated using available information within the study area that was not included in the original database. We performed the same process that was described in the data input section to include the new information. We combined the new collection site map with the species distribution map in CI/GIS, and the predicted and observed species frequencies were compared by means of chi-square test. This test demonstrated that the difference between predicted and observed frequencies of species was not significant ($p < 0.001$) (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

Discussion and Conclusion

Integrated technologies of GIS, DBMS, and domain-specific model have been widely used for efficient and systematic use and control of information (Burgman *et al.* 1993; Covington *et al.* 1988; Coulson *et al.* 1991; Davis *et al.* 1991; Hendrix *et al.* 1988; Ji 1993; Ji *et al.* 1992; Loh y Rykiel 1992; Scott *et al.* 1987, 1988). In fact, these have been useful for incorporating biolo-

TABLE 8. Generalized lineal models of the distribution of endemic terrestrial vertebrates from Guerrero and Oaxaca, México.***

Assemblage	Model**	d.f.	r ² *
<i>Amphibians</i>			
1	1 + 2	3	0.74
2	1 + 2 + 3	5	0.51
5	2 + 3 + 1	5	0.43
6	1 + 2 + 3	5	0.62
<i>Reptiles</i>			
2	1 + 2	4	0.69
3	2 + 1	4	0.77
4	2 + 1	4	0.73
6	2 + 1	4	0.63
7	1 + 2	4	0.55
8	1	2	0.34
10	2	2	0.34
<i>Birds</i>			
1	1 + 3 + 2	5	0.67
2	1 + 2 + 3	5	0.27
3	1 + 2	4	0.26
5	1 + 2	2	0.37
6	2 + 1	4	0.32
7	1 + 2 + 3	5	0.62
8	1 + 2	4	0.66
<i>Mammals</i>			
1	1 + 2 + 3	5	0.90
2	1 + 2	4	0.62
3	1 + 2	4	0.61
4	1 + 2	4	0.48
5	1 + 2	4	0.43
6	1 + 2 + 3	4	0.49
7	1 + 3 + 2	5	0.72

d.f. = degrees of freedom.

r² = (total deviance-residual deviance)/total deviance.

* $p < 0.001$ for all assemblage.

** 1 = temperature; 2 = rain fall; 3 = interaction between temperature and rain fall.

*** = Source Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995.

gical, ecological, social, and economic data in the decision-making process, and for evaluating the implications of different management policies (Rykiel 1989).

TABLE 9. Generalized lineal models of the distribution of endemic terrestrial vertebrates from Chihuahua and Durango, México.

Assemblage	Model**	d.f.	r ² *
<i>Amphibians</i>			
1	1 + 2	3	0.45
<i>Reptiles</i>			
1	1 + 2	3	0.52
2	1 + 2	4	0.43
3	2 + 1	4	0.36
<i>Birds</i>			
1	1 + 2 + 3	4	0.29
2	1 + 3 + 2	4	0.25
<i>Mammals</i>			
1	1 + 2 + 3	5	0.62
2	1 + 2	4	0.35
3	2 + 1	4	0.36
5	1 + 2	4	0.34
6	1 + 2	4	0.57
8	2 + 1 + 3	4	0.36
9	1 + 2 + 3	5	0.72

d.f. = degrees of freedom.

r² = (total deviance-residual deviance)/total deviance.

* p < 0.001 for all assemblage.

** 1 = temperature; 2 = rain fall; 3 = interaction between temperature and rain fall.

Likewise, the efficiency and quality of biodiversity conservation projects depends on timely information and quality data. Similar to other environmental issues, problems in conservation are vaguely defined and are relative to particular conditions. Therefore, their solution involve the use of indirect procedures, such as expert knowledge, and decisionmakers previous experiences. Decision support systems (DSS) consist of a set of rules or connected principles that assist decisionmakers in the resolution of problems through computer applications (Guariso and Werthner 1989). These systems include an assortment of simulation models that can be selected by users, depending on their needs (Bojórquez-Tapia *et al.* 1990).

An important considerations for the design of a GIS-based DSS is the structure of databases (Ball and Gimblett 1992; Loh and Rykiel 1992). Thus, an efficient database design base depends on the following: (1) objectives of the specific applications, (2) flexibility to exchange data to other application programs,

and (3) capability for future expansion and updates. Notwithstanding, cost-effectiveness is an important factor in developing countries when performing EAs (Lim 1985, Argawala 1989, Burbidge 1991). Similarly, time and cost of data compilation and information processing is crucial in modeling for biodiversity conservation (Austin 1991; Azuara and Ramírez-Hernández 1994).

Typical conditions for the construction of GIS databases for conservation in developing countries are scarce funds, lack of modern technology, and urgency to resolve conflicts with in development projects. Under these conditions, biodiversity conservation programs and natural resource management compel the use of both simple and inexpensive DSS technology. Indeed, as our results demonstrate, low-grade personal computers (PCs) platforms can be used to that end. The use of inexpensive technology is also justified, as our experience reveals, since data compilation time cannot be significantly reduced through the use of higher-end software. This run under rather expensive platforms, such as ARC/INFO under UNIX OS. On the other hand, modern and powerful computers, such as workstations or state-of-the-art PCs, are insufficient or not available in most cases. For example, the majority of research institutions and agencies involved in management of natural protected areas lack powerful computers, especially those located in rural areas. In this context, programs like AU2 and Roots are convenient for digitizing and editing, respectively. CI/GIS is useful for raster-based analyses, since it practically provides all the functions for managing geographical information (point operations, legend unit operations, and neighborhood functions/operations).

However, the use of an inexpensive platform may be inefficient in terms of time for processing information (display, manipulation and analysis of spectral data), when comparing with state-of-the-art equipment and software. Our experience with CI/GIS shows that this program have crucial limitations for map production and analysis. Obviously, the basic problems are associated with the system platform, but more importantly the problems are related to the small file size that CI/GIS can handle. Other GIS, like GRASS (Geographical Resources Analysis Support System) version 4.1 (USACERL 1993), IDRISI, or Grasslands, are less limited, with the additional advantage of facilitating a set of tools for satellite image processing. Yet GRASS can be difficult to handle for low-budget Mexican institutions or agencies because of the cost of the required UNIX-based platforms and the need for a systems administrator (in spite of being a powerful, and public domain program). Therefore, IDRISI or Grasslands are more appropriate, since they run in PC platforms, similar to those for CI/GIS.

Another important aspect in a GIS-based application for EAs and conservation is the conceptual model

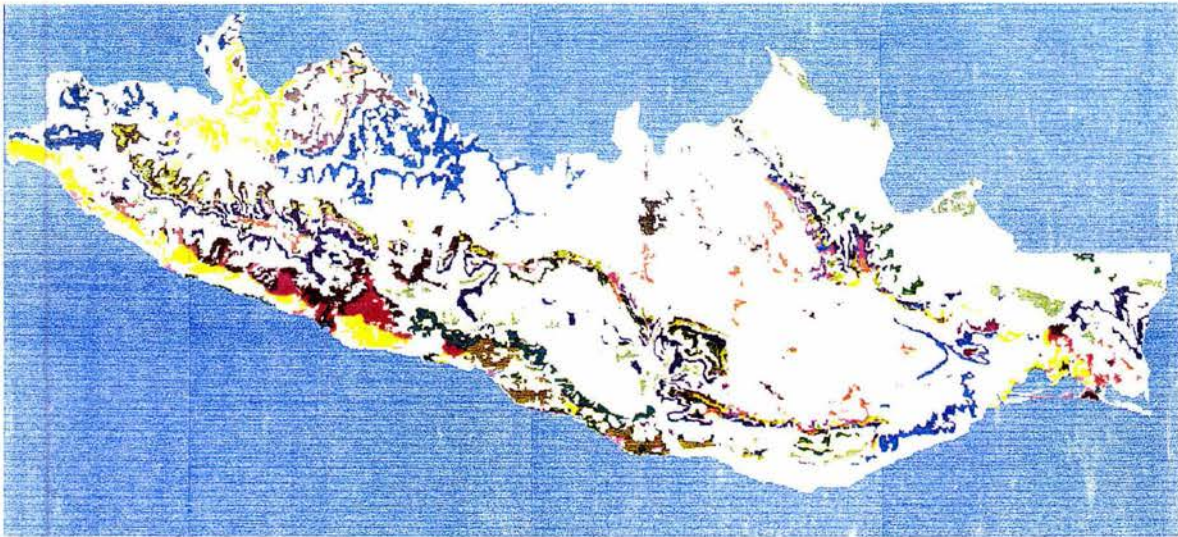


FIG. 4 Distribution of species assemblages of vertebrates from Guerrero and Oaxaca states. Each color represent one or more species assemblage of endemic amphibians, reptiles, birds and mammals (see Appendix of Bojórquez-Tapia *et al.* 1995 for species list.)



FIG. 5 Distribution of species assemblages of vertebrates from Sierra of Chihuahua-Durango. There are not overlapping of species distribution (see Figure 6).

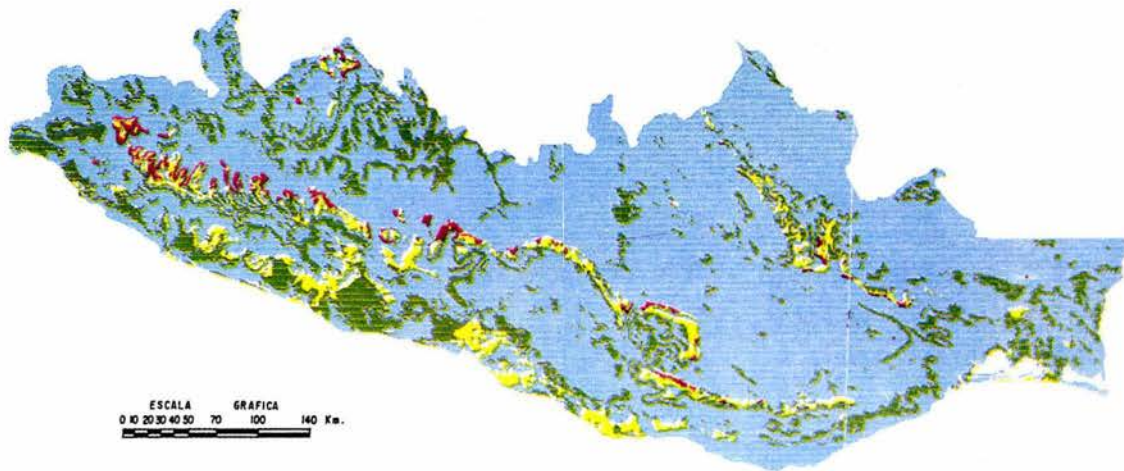


FIG. 6. Predicted species-rich areas ranked by the number of classes of terrestrial vertebrates included within the area (modified from Azuara and Ramírez-Hernández 1994). Red = rank 3 (three or more species assemblages); yellow = rank 2 (two species assemblages); and green = rank 1 (one species assemblage).

for the problem domain. Such an application should allow a systematic approach to spatial databases, and modeling focused towards sensible management of natural resources. Since species rich areas have been considered a priority for conservation, a logical step in EAs is to locate such areas to prevent conflicts between conservation and resource extraction (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

Nonetheless, accumulation of errors generated during the analysis may limit the usefulness of the results. The main sources of error are the following: (1) inaccurate georeferenced data, (2) data input mistakes (by digitizing or scanning), (3) incorrect labeling, (4) translation inexactness (vector to raster, raster to vector or interchanges in the same format between two programs), (5) imprecise changes of projection, scale, or resolution to make information concurrent, (6) biases in data and scale effect (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994), (7) model simplification (Ball 1994), and (8) the additional error of statistical predictions. Consequently, predefined tolerance levels are needed to define acceptable levels of error. It is also important to avoid the generation of additional errors through the modeling process (Ball 1994). Furthermore, it is essential to statistically analyze the data in order to filter some of these problems out before a model is developed (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994).

The relevance of GIS-based modeling is that optimizes the use of data which are dispersed and in an incompatible format for digital processing, as in the case with biological information (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). Although the compilation of databases into

digital format is a laborious and expensive task, the use of computer databases for biological data is advantageous because it allows the combination of biological and cartographic information. Then, spatial models can be designed by means of a GIS and new information for decisionmaking can be generated.

Predictive modeling, through ordination analysis, GLM, and GIS, extends the usefulness of the database (Davis *et al.* 1990, 1991; Ball and Gimblett 1992, Ball 1994) for the following reasons: (1) Matrices allow the analysis of large amounts of data, (2) identification of species assemblages simplifies the inherent variability of data and the modeling process, and (3) the incorporation of GLM enhances the GIS's prediction capability. Therefore, the contribution of this approach to conservation of biological diversity species-rich areas can be predicted with limited information, so precautions can be taken for their protection. Also, the predictive approach allows decisionmakers to anticipate conflicts between conservation and resource extraction, even in areas that have not been explored.

Acknowledgements

I appreciate the useful suggestions of Exequiel Ezcurra and Gerardo Ceballos. I would like to thank A. Ramírez-Hernández, C. Alvarez and L. Peña for their technical assistance and S. Manzanilla-Naim, C. Lartigues and M. Alcaraz for their comments on the previous version of this paper.

Literature Cited

- Agarwala, S.B.C. 1989. Environmental impact analysis in developing countries. *Environmental Conservation* 16:66.
- Atkin, M., D. Anderson, B. Francis, and J. Hide. 1990. Statistical Modelling in GLIM. Clarendon Press. Oxford. 374 pp.
- Austin, M.P. 1991. Vegetation: Data Collection and Analysis. Pages 37-41. in C.R. Margules, M.P. Austin (ed.), Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO Australia.
- Azuara, I. and A. Ramírez-Hernández, 1994. Tecnologías y Manejo de Información Geográfica en Bioconservación. *Ciencia y Desarrollo* 118:40-47.
- Azuara, I. 1997. Entropy of distribution Models: its implication in Ecology, Biogeography and Evolution: In: Modelación Estocástica y Espacial de la Biodiversidad. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ball, G.L. 1994. Ecosystem Modeling with GIS. *Environmental Management* 18(3):345-349.
- Ball, G.L. and R.Gimblett. 1992. Spatial dynamic emergent hierarchies simulation and assessment system. *Ecological Modelling* 62:107-121.
- Blockstein, D.E. 1990. Toward a federal plan for biological diversity. *Journal of Forestry* 88(3):15-19.
- Bojórquez-Tapia, L.A., P.F. Ffolliott, and D.P. Guertin. 1990. Multiple Resource Modeling as a Tool for Conservation: Its applicability in Mexico. *Environmental Management* 14:317-324.
- Bojórquez-Tapia, L.A., and E. Ongay-Delhumeau. 1992. International lending and resource development in Mexico: Can environmental quality be assured? *Ecological Economics* 5:197-211.
- Bojórquez-Tapia, L.A., P. Balvanera and A.D. Cuarón. 1994. Biological Inventories and Computer Database: Their Role in Environmental Assessments. *Environmental Management* 18(5):775-785.
- Bojórquez-Tapia, L.A, I. Azuara, E. Ezcurra and O. Flores-Villela 1995. Identifying Conservation Priorities in Mexico through Geographical Information Systems and Modeling. *Ecological Applications* 5(1):215-231.
- Burdidge, A.A. 1991. Cost Constraints on surveys for nature conservation. Pages 3-6. in C.R. Margules, M.P. Austin (ed.), Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO Australia.
- Burgman, M.A., S. Ferson y H.R. Akcakaya. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman & Hall. 314 pp
- Burrough, P. A. 1989. Principles of Geographical Information System. Clarendon Press, Oxford.
- Centro de Ecología. 1992. Evaluación y recuperación de especies amenazadas y en peligro de extinción de la Sierra Madre Occidental en los estados de Chihuahua y Durango. Informe Técnico. UNAM, México, 236 pp.
- Congalton, R.G. and K. Green. 1992. The ABCs of GIS, an Introduction to Geographic Information System. *Journal of Forestry* 90 (11):13-19.
- Conservation International. 1992. CI/GIS, Sistema de Información Geográfica, Versión 2.0. Manual del Usuario. Conservation International. Washington, D.C. 151 pp.
- Corson-Rikert J. 1990. Roots User's Manual. Harvard University Graduate School of Design, Laboratory for Computer Graphics and Spatial Analysis. Cambridge, USA. 152 pp.
- Coulson, R.N., C.N. Lovelady, R.O. Flamm, S.L. Spradling and M. Saunders. 1991. Intelligent Geographic Information Systems for Natural Resource Management. Pages 153-172 in Monica G. Turner and Robert H. Gardner (ed.), Quantitative Methods in Landscape Ecology. Springer-Verlag. New York.
- Covington, W.W., D.B. Wood, D.L. Young, D.P. Dykstra y L.D. Garret. 1988. TEAMS: a decision support system for multiresource management. *Journal of Forestry* 86:25-33.
- Davis, F.W., J.E. Estes, B.C. Csutti and J.M. Scott. 1991. Geographical Information System Analysis of Biodiversity in California. Final Report. Department of Geography, University of California, Santa Barbara. 63 pp.
- Davis, F.W., D.M. Stoms, J.E. Estes, J. Scepan, and J.M. Scott. 1990. An information system approach to the preservation of biological diversity. *International Journal of Geographical Information Systems* 4:79-86.
- Davis, G. 1989. Environmental assesment: operational directive adopted by bank. *Environment Bulletin* 1(4):2.
- Flores-Villela, O., and P. Geréz. 1988. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. INIREB, Xalapa, México. 302 pp.
- Goodland, R. 1989. The environmental implications of major projects in Third world development. Pages 9-34 in E.O. Wilson (ed.), Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC, 521 pp.
- Guariso, G. and H. Werthner. 1989. *Environmental Decision Support Systems*. Ellis Horwood Limited. Chichester, West Sussex, 240 pp.
- Hendrix, W.G., J.G. Fabos and J.E. Price. 1988. An Ecological Approach to Landscape Planning using Geographic Information System Technology. *Landscape and Urban Planning* 15:211-225.
- ICFA (Ingenieros Civiles y Fotogrametristas Asociados) 1987. AU2 Paquete General de

- Cartografía: Manual del Usuario. Publicación 88-AU-01, México, D.F.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática), 1982. Atlas Nacional del Medio Físico. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F. 224 pp.
- Ji, W. 1993. Integrating a resource assessment model into ARC/INFO GIS: a spatial decision support system development. Pages 159-166. in: Annual Convention and Exposition Technical Papers, New Orleans, USA.
- Ji, W., J.B. Johnston, M.E. McNiff, and L.C. Mitchell. 1992. Knowledge-based GIG: An Expert System Approach for Managing Wetlands. *GeoInfo Systems*. Reprinted from November/December:1-4.
- Lim, G. 1985. Theory and practice of EIA implementation: A comparative study of tree developing countries. *Environmental Impact Assessment Review* 5:133-153.
- Loh, D.K. and E.J. Rykiel, Jr. 1992. Integrated Resource Management System: Coupling Expert System with Data-Base Management and Geographic Information Systems. *Environmental Management*. 16(2):167-177
- Lorence, D.H., and A. García-Mendoza. 1989. Oaxaca, México. Pages 253-269 in D.G. Campbell and H.D. Hammond (eds.), Floristic inventory of tropical countries: The status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future. New York Botanical Garden, New York, 253 pp.
- Lowerre, R. 1990. Evaluation of Forestry Development project of the World Bank in the Sierra Madre Occidental in Chihuahua and Durango, Mexico. Texas Center for Policy Studies.
- Marble, D.F. 1984. Geographical Information System. Pages 18-24 in Pecora 9 Conference, Sioux Falls S.D.
- Matton, G. 1987. Raster versus Vector Data Encoding and Handling: A Commentary. *Photogrammetric engineer and Remote Sensing*, Vol. 53(10):1397-1398.
- Montaña, C. and P. Greig-Smith. 1990. Correspondence Analysis of Species by Environmental Variable Matrices. *Journal of Vegetation Science* 1:453-460.
- Overton, W.S. 1977. A Strategy of Model Construction. Pages 50-73 in A.S. Hall and J. Day (ed.), Ecosystem Modeling in Theory and Practice. John Wiley. New York.
- Peuquet, D. 1982. Comparative Data Structures: Raster versus Vector. Pages 81-84 in D.H. Douglas and A.R. Boyle (ed.), Computer Assisted Cartography and Geographic Information Processing: Hope and Realism. Department of Geography, University of Ottawa, Canadian Cartographic Association.
- Rabinove, Ch.J. 1986. Principles of Logic and the Use of Digital Geographic Information Systems. *U.S. Geological Survey Circular* 977:1-18.
- Rapoport, E.H., G. Boroli, J.A. Monjeau, J.E. Punteiri, and R.D. Oviedo. 1986. The desing of nature; a simulation trial for assessing specific conservation value. *Biological Conservation* 37:269-290.
- Royal Statistical Society. 1985. *GLIM* Version 3.77. London, England.
- Rykiel, E.J., Jr. 1989. Artificial intelligence and expert system in ecology and natural resource management. *Ecological Modelling* 46:3-8.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la Flora Fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la Flora Fanerogámica Mexicana. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.
- Scott, J.M., B. Csuti, J.D. Jacobi and J.E. Estes. 1987. Species richness. *BioScience* 37:782-788.
- Scott, J.M., B. Csuti, K. Smith, J.E. Estes and S. Caicco. 1988. Beyond endangered species: an integrated conservation strategy for the preservation of biological diversity. *Endangered Species UPDATE* 5:443-48.
- Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R. Noos, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliam, and R.G. Wright. 1993. Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monograph* 123: 1-41.
- SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes), 1987a. Mapa de carreteras del estado de Guerrero 1:600 000., México D.F.
- SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes), 1987b. Mapa de carreteras del estado de Oaxaca 1:800 000., México D.F.
- SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes), 1987c. Mapa de carreteras del estado de Chihuahua 1:800 000., México D.F.
- SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes), 1987d. Mapa de carreteras del estado de Durango 1:600 000., México D.F.
- Shoemaker, Ch. 1977. Mathematical Construction of Ecological Models. Pages 76-113 in A.S. Hall and J. Day (ed.), Ecosystem Modeling in Theory and Practice. John Wiley. New York.
- Tilley, S. y S.L. Sperry. 1988. Raster and Vector integration. Reprinted from the August, 1988 edition of Computer Graphics World. Copyright 1988 by PennWell Publishing Company. pp. 1-3.
- UNEP (United Nations Environmental Program) 1992. Draft convention on biological diversity. Conference for the adoption of the agreed text of the convention on biological diversity. UNEP/Bio.Div/Conf/L.2, Nairobi, 21 pp.
- USACERL (U.S. Army Construction Engineering Research Laboratories) 1993. Geographical Resources Analysis Support System (GRASS) version 4.1..Public domain.

ENTROPY OF DISTRIBUTION MODELS: ITS IMPLICATION IN ECOLOGY, BIOGEOGRAPHY AND EVOLUTION

Abstract. The Ecological Society of America (ESA) defined in 1991 the principal scientific questions to enable inhabitation in a sustainable biosphere. An approach of spatial distribution analysis of the different taxonomical hierarchy levels, like a function of environmental variables and their valuation through an entropy analysis, pretends to provide an answer to some of ESA's questions. This approach consists of: (1) the use of database of collections sites of vertebrates; (2) relating that database to a set of environmental variables through a GIS; (3) using ordination techniques (CASEV) to depict the relation between richness and environmental variables; (4) apply an entropy analysis to quantify the contribution of each variable to the total variability of the distribution patterns; (5) using the main variables to formulate the generalized linear models that predict the greatest likelihood of finding species-rich areas; and (6) mapping the predictions of the model by means of a GIS. The proposed relative entropy index, consists of squared eigen values of matrices used to measure the relative variance of one variable with respect to the total variance at each taxonomical hierarchy level. The entropy analysis applied to the endemic vertebrates of Mexico, with distribution in Guerrero and Oaxaca, demonstrates that the importance of the environmental variables changes from one taxonomical level to another. Likewise, this analysis demonstrates that the identification of priority areas for conservation is more efficient at species level than at genera and family levels, since, in the case of mammals, the distribution areas at each taxonomical level (using the same variables as predictors) are significantly different. Nevertheless, this result has important biogeographic and evolutive implications since it allows contrasting the morphophysiological similitudes of the species with their ecological similitudes. This point of convergence allows to observe in space the phylogenetic synapomorphy distribution with regards to its ecological similitudes, which makes mapping the displacement of shared morphophysiological characters feasible and, in this manner, to figure out some of the evolutive determinants of the species.

Key words: modeling, GIS, vertebrates, mapping, species assemblages, conservation, biogeography, evolution, biodiversity, Mexico.

INTRODUCTION

At present, the responsibility of scientists devoted to natural science is very great since, in addition to solving the problem of "human nature" in terms other than metaphysics (Monod 1970), now the analysis of their object of study is undertaken in a biosphere sensitively affected by human species (UNEP 1992, WCMC 1992). The Ecological Society of America (ESA) has identified a series of questions to confront the environmental problems and to achieve a sustainable biosphere before the close of the 20th Century. We need to answer the following questions: (1) What are the patterns of diversity in nature and what are their critical ecological and evolutionary determinants?; (2) How do morphological, physiological and behavioral traits of organisms interact?; (3) What factors explain the life history adaptations of organisms?; (4) What are the feedbacks between the biotic and abiotic portions of the ecosystems and landscapes?; (5) What are the

consequences of environmental variability, including natural and anthropogenic disturbance for several levels?; and (6) How do patterns and processes at one spatial or temporal resolution affect those at other scales or resolutions? (Lubchenco *et al.* 1991).

The technical and scientific solution to these problems is presumably feasible but highly complex, more so within the term imposed. The theoretical part probably requires an urgent epistemological reoutline, that would, no longer grant ecology a marginal role as a discipline of biology, but rather a central role that would consider the relevant aspects of biology, mathematics, physics, geography and cybernetics (Piaget 1979), and of all the ecological sub-disciplines, in order to give reply, in a simultaneous or isolated manner, to each one of these questions. Obviously, this requires a greater scientific collaboration. However, the real solution to the environmental problems requires, in addition to concrete actions and solid researches, a deep and critical analysis of the economic

order that governs the contemporary world and of the social/political conditions that this world has established (Castillo-Juárez *et al.* 1996).

From a technical viewpoint, a significant part of ESA's questions could be answered by solving; How can multiple, interactive models be linked within a dynamic spatial modeling system? (Ball and Gimblett 1992). This kind of system should be integrated by database management system (DBM's), geographical information system (GIS) and framework modeling. The models approach makes it possible to incorporate additional functionality in the database as new models are built. The implementation of predictive modeling extends the usefulness of the database into many more functions and enhances the GIS's prediction capability (Azuares and Bojórquez-Tapia 1997). Nonetheless, the management of large amounts of information previously requires, (1) statistical methods to identify the bias and limitation of data (Fotheringham and Wong 1991, Bojórquez-Tapia *et al.* 1994 a), and (2) statistical methods to map the species distribution patterns predicted by models (Miller *et al.* 1989, Walker 1990, Davis *et al.* 1990, Scott *et al.* 1993).

The effectiveness of databases, GIS and modeling was analyzed in previous papers for identified patterns of diversity in nature, as a consequence of environmental variability (Azuares and Ramírez-Hernández 1994, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995, Azuares and Bojórquez-Tapia 1997). Thus, in order to recognize the effect of environmental variability, over several hierarchical levels, and to recognize the effect of each environmental variable on specific spatial pattern, I now propose a measure of diversity that relates the species, species per genera, species per family with respect to several environmental variables and with respect to total environmental variability. This technique allows modeling the richness distribution patterns through the identification of species assemblages (per species, per genera and per family) that share similar environmental conditions. The proposed measure is a relative entropy index by environmental variable E_{var} and it can be used in identifying main variables to make spatial predictions of species distributions.

This study was undertaken in the States of Guerrero and Oaxaca, in southern Mexico. This is one of the areas in the world with a greater biodiversity owing to its location in the transition of the neoartic and neotropical biogeographical regions (Flores Villeda and Gerez 1988, WCMC 1992). The models of species assemblages distribution were developed for endemic terrestrial vertebrates with data obtained from databases and GIS. The original applications were developed to identify priority areas for conservation through the detection of "hot spots" or species rich areas (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995, Azuares and Bojórquez-Tapia 1997). So, as to how species groups with similar environmental conditions, ordained by species, genera and family, are distributed

is now being examined in this article, as well as the relative importance that each one of these variables has in the different hierarchical levels of taxonomy.

The technique furnishes the following elements of interest for ecologists; (1) it expresses quantitatively species relation with respect to environmental factors at the different levels of taxonomical hierarchy, (2) it demonstrates that identification of priority areas for conservation is more efficient at species level than at genera and family levels, (3) it enhances criteria and simplifies processes of diagnosis for biological conservation and the handling of natural resources. On the other hand, entropy analysis demonstrates that the importance of environmental variables changes from one taxonomical level to another. This result could be of interest for biogeographers and taxonomists, since, in addition to identifying genera and family groups with similar environmental conditions and to measure their variability, the information can be contrasted with species cladograms and area cladograms, in the support of systematic studies. Another important result is that the distribution areas of species groups, at each taxonomical level (using the same variable as predictors), are significantly different.

Finally, the results furnish elements for the analysis of biotas evolution and the speciation processes since, while it is quite true that for the neo-Darwinists genera and family are not evolutive units, the classic taxonomical classification is defined by morphological and physiological similitudes (this study does not consider genetic information). The subjects with morphological similitudes (species, genera, family and ordenes) are distributed in an hyperspace, analogue to Hutchinson's model (1957), with respect to a group of environmental variables. Groups with ecologic similitudes are defined in this hyperspace. This allows contrasting morphophysiological similitudes of the species with their ecological similitudes. In this manner, the entropy analysis and the gradient analysis information, at the different taxonomical levels, can back-up the identification of ancestries and their distribution patterns in a geographic area, with a spatial and temporary resolution previously defined.

METHODOLOGY

Biological data on terrestrial vertebrates from Guerrero and Oaxaca States were compiled from literature and field data collected by scientists in Mexico. Each species record was georeferenced (details of the criterion selection and procedure were reported in Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). Other set of data was the cartographic information from Guerrero and Oaxaca States. The source was the thematic maps from INEGI (1982). The main environmental variables extracted from cartography were: (1) vegetation types; (2) mean annual temperatures; (3) mean annual precipitation; (4) soil

types; (5) soil phases (chemical and physical); (6) elevation, and (7) landform. The framework used for the integration of the biological data and environmental variables into GIS was reported in Azuara and Bojórquez-Tapia (1997).

The following statistical procedure was applied at different taxonomical levels. Each one of the species records was characterized for each one of the environmental variables, by defined data sets for the taxonomical class (amphibians, reptiles, birds and mammals). The data sets for each taxonomical class were analyzed per species, per genera and per family.

STATISTICAL PROCEDURE

The statistical procedure consisted of eight steps; (1) build matrices of species records by environmental variables, using the overlays data tables obtained from GIS; (2) generate contingency tables; (3) make ordination through a correspondence analysis; (4) select the main variables through the relative entropy analysis; (5) build frequency matrix; (6) develop generalized linear models; (7) analyze the surface response of the fit; and (8) transfer the highest estimated frequency to the GIS.

With the information of the GIS overlays, matrices of species records by environmental variables (A) were built. The dimensions of matrix A were $c \times n$, where c was the number of records or collection sites of one species, and n was the number of environmental variables; a_{ij} was the state of one environmental variable in which the specimen j has been observed in the environmental variable y . Each matrix A was arranged in a contingency table of species by environmental variables (B), following the methods described by Montaña and Greig-Smith (1990). The contingency tables consisted of the number of observations by species and by variable state of category. Dimensions of B were $d \times m$, where d was the number of species and m was the number of different states of environmental variables; b_{ij} was the frequency with which the species j occurs simultaneously in the state i . Following the same logic, contingency tables of genera by environmental variables and of family by environmental variables were built.

Ordination. The contingency table B was used to develop the Correspondence Analysis of the matrices of Species by Environmental Variables (CASEV), Montaña and Greig-Smith (1990). The ORDEN Version 2.1 program, programed by Ezcurra, was used for this statistical analysis. The CASEV detected the relations between ecological factors and species distributions. The relationships between the ordination axes and the environmental variables were evaluated by visual examination, using a biplot technique (Digby and Kemton 1987, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995). Each environmental variable was isolated and expressed in

the same graphic scale of the species plot. Thus, it was possible to: (1) make a gradient analysis of the vertebrates (2) identify species assemblages that share similar environmental conditions (3) select the environmental variables that better explain distribution patterns. The same procedure was followed using contingency tables B for gradient analysis of genera and families. The number of categories of environmental variables is not necessarily the same between the different hierarchic levels of taxonomy since, when frequencies were low in the interval of a continuous variable (in the relation to the arrangement of each taxonomical level), this frequency added-up to the upper or lower level, extending the interval range of that specific variable.

Entropy analysis. The selection of the main environmental variables was determined by the *relative entropy index*. It was defined as the information contained in one variable with respect to one taxonomical level (*class, genera, family or specie*), and with respect to the total environmental variation (Wilson 1974; Rabinovich and Rapoport 1975). Entropy was estimated by:

$$E_{var} = H / H_{max}$$

Where E_{var} is the entropy associated to one variable, and H is the explained variance given by:

$$H = \sum a [\sum s (x^2)]$$

Where a is the number of axes from $i=1$ to n , and s is the number of states in which one variable was divided. Thus,

$$H_{max} = \sum v \{ \sum a [\sum s (x^2)] \}$$

Where v is the number of variables from $i=1$ to n .

Therefore, squared eigen values of matrix were used to measure the relative variance of one variable with respect to the total variance. The variables that presented the highest values were designated to define the cut between the species assemblages. Because environmental variables and species distribution were euclidian representations of spatial gradients, the partitions were heuristic exercises based on the theory of fuzzy sets (Bezdek 1974; Equihua 1991). For each one of the species assemblages, per *species*, per *genera* and per *family*, a frequency matrix was prepared using also the environmental variables that presented the highest contribution to the total entropy.

Once the best predictors (the two main variables) were selected, a matrix (C) was built for each *species* assemblage, *genera* assemblage and *family* assemblage. Dimensions of frequency matrix C were $g \times p$, where g was the number of states of the variable v_1 , and p was the number of states of the variable v_2 , in which c_{ij} was the frequency with which the species

from one assemblage occurs simultaneously in the state j and in the state i . The occurrence of each species from each species assemblage was recorded in a real vacant cell. To avoid alterations of the total deviance, nonexistent combinations of values between the two environmental variables were eliminated from the analysis (Azuara and Bojórquez-Tapia 1997).

General Linear Models. Log-linear models were fitted to the frequency matrix of each species assemblage (Atkin *et al.* 1990). The models were evaluated by coefficients of determination (r^2) and significance ($p < 0.001$), for the linear terms, and by significance ($p < 0.05$) for the quadratic. Coefficients of determinations were estimated by:

$$r^2 = \frac{(\text{total deviance} - \text{residual deviance})}{\text{total deviance}}$$

Where the "deviance" or measure of goodness of fit, of the model to the data, was the chi-square function:

$$\sum \{(\text{observed})[\ln(\text{observed}/\text{expected})]\}.$$

The selected models were then used to predict the frequency of species assemblage, given specific combinations of variable values. Results were plotted as a function of the two main variables to obtain a response surface for each species assemblage (Ezcurra *et al.* 1987). Vegetation types were used as a filter, within the GIS, to improve prediction precision of the models. Some models were validated using available information that was not included in our database. By means of a chi-square test, predicted and observed frequencies were compared (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995).

The transfer to GIS of the predictions of maximum frequency of species, genera and families, are exemplified in this article with endemic mammals from Guerrero and Oaxaca. The following were the variables used to create distribution maps of species groups in the three taxonomical levels: precipitation, temperature and types of vegetation. The significance level of the differences or similitudes of distribution patterns of species, genera and families, was determined through a chi-function, on the basis of a matrix formed by the cell group of 1000 x 1000 m (pixel resolution) that covers the total extension of both States.

RESULTS

A large amount of data was compiled in the database from Guerrero and Oaxaca States (Table 1). The following matrices (species X environmental variables) resulted from the GIS overlays: amphibian (376 X 7), reptiles (1166 X 7), birds (388 X 7), and mammals (530 X 7). The following contingency tables were obtained from these matrices: for the first set when B

TABLE 1. Number of species and records compiled in the database from Guerrero and Oaxaca, Mexico*

Taxonomic group	A	B	C	D	E
Amphibians	62	385	368	203	73
Reptiles	159	1 424	1 166	560	319
Birds	50	397	376	178	90
Mammals	55	669	530	297	161
Total	326	2 875	2 460	1 238	643

* A: number of species; B: total number of record; C: number of georeferenced records; D: number of georeferenced collection sites; E: number of georeferenced collection sites for a single taxonomic group.

= (*species* X categories of environmental variables) amphibians (62 X 55), reptiles (159 X 62), birds (50 X 60), and mammals (55 X 64) were obtained; for the second set when B = (*genera* X categories of environmental variables) amphibians (14 X 51), reptiles (47 X 58), birds (38 X 56), and mammals (23 X 61) were obtained; and when B = (*family* X categories of environmental variables) amphibians (7 X 55), reptiles (13 X 58), birds (18 X 55), and mammals (11 X 65) were obtained.

The result obtained through the CASEV (Montaña and Greigh Smith 1990) was: thirtytwo groups of species with similar ecological requirements (7 assemblages for amphibians, 10 for reptiles, 8 for birds, and 7 for mammals); seventeen groups of *genera* with similar ecological requirements (3 assemblages for amphibians, 4 for reptiles, 4 for birds, and 6 for mammals); and fifteen groups of *family* with similar ecological requirements (3 assemblages for amphibians, 5 for reptiles, 4 for birds, and 3 for mammals). The assemblages of endemic vertebrate species from Guerrero and Oaxaca, and their environmental characterization (Table 2) was previously reported in Bojórquez-Tapia and others (1995). The *genera* and *family* assemblages of endemic vertebrates and their characterization are shown in Appendix and Tables 3 and 4, respectively.

The variables that explained the highest variance through the relative entropy index, differed between several taxonomical levels of terrestrial vertebrates but, in general, they were mean annual temperature, mean annual precipitation, elevation, vegetation type and soil type. Nevertheless, the importance of each variable was different, for some *classes*, when taxono-

TABLE 2. Environmental characterization of assemblages of endemic terrestrial vertebrate species in Guerrero and Oaxaca, Mexico

Assemblage	Mean annual temperature (°C)	Mean annual precipitation (10 ² mm)	Vegetation type*	Elevation (10 ² m)
Amphibians				
1	12-20	10-40	PO	20-36
2	12-26	8-40	PO, TD	10-20
3	12-26	5-8	TS	10-20
4	24-30	5-8	OF, MTE	10-16
5	24-30	8-40	TD, TS	10-16
6	24-30	8-40	TD	2-10
7	12-14	6-7	NA	30-36
Reptiles				
1	26-30	4-7	M, TS	0-6
2	26-30	4-7	TD, TS	2-6
3	24-30	4-10	TD, G	6-10
4	22-24	6-20	OF	10-12
5	18-24	6-20	OF, CH	16-20
6	20-22	20-25	OF, PO	20-26
7	18-20	20-25	PO, CF	20-26
8	10-18	20-25	CF, MCF	26-36
9	NA**	25-35	TE	NA**
10	18-22	20-30	MC	20-36
Birds				
1	10-16	20-45	CF, MC	26-36
2	16-20	8-35	PO, OF	16-28
3	20-24	8-35	OF	16-26
4	20-22	4-8	OF, CH	16-26
5	22-26	4-8	OF, CH, G, DV	10-16
6	22-26	8-45	TE, DV	10-16
7	26-28	8-35	TD, TS	8-16
8	28-30	8-35	TS, M	0-10
Mammals				
1	26-30	10-35	CF, M	0-10
2	22-26	7-35	TD, TS, OF, G	2-16
3	22-26	4-5	DS, TD	6-20
4	18-24	7-12	DS, OF	16-20
5	18-22	8-40	CF, PO, MC, TE	20-25
6	18-22	30-40	CF, PO, MC	26-36
7	12-18	10-40	CF, PO, MC	26-36

* CF = Coniferous forest; CH = Chaparral; DS = Desert scrub; DV = Disturbed vegetation; G = Grassland; M = Mangrove; MC = Montane cloud forest; OF = Oak forest; PF = Palm forest; PO = Pine-oak forest; TD = Tropical deciduous forest; TE = Tropical evergreen forest; TS = Tropical semideciduous forest.

** NA = data not available.

TABLE 3. Environmental characteristics of genera assemblages distribution in Guerrero and Oaxaca, Mexico

Assemblage	Temperature (°C)	Rainfall (10 ² mm)	Vegetation type*	Elevation (10 ² m)
Amphibians				
1	12-18	8-35	CF, TE	20-30
2	18-22	8-35	CF, MC, PO, G	16-20
3	24-30	7-35	TD, OF, M	2-16
Reptiles				
1	24-30	5-20	TS, TD, G	0-10
2	20-24	5-20	CF, PO, OF	20-20
3	10-20	5-20	PO, TS, TD	20-26
4	12-22	20-30	MC, TE	26-30
Birds				
1	10-22	10-45	CF, MC, PO, OF	16-30
2	16-24	6-10	NA	10-20
3	22-26	NA	TE, TD, G	10-16
4	26-30	4-10	TD, TS, M, P	0-10
Mammals				
1	26-30	5-12	DS, M, P	0-6
2	24-28	5-12	NA	2-6
3	24-30	5-12	DS, DV, TD	0-10
4	22-26	7-15	TD, TS, OF, G	16-20
5	18-24	15-35	CF, TE	16-28
6	10-20	15-35	CF, MC, PO	26-35

* CF = Coniferous forest; PO = Pine-oak forest; OF = Oak forest; MC = Montane cloud forest; TE = Tropical evergreen forest; TS = Tropical semideciduous forest; TD = Tropical deciduous forest; DS = Desert scrub; CH = Chaparral; G = Grassland; DV = Disturbed vegetation; P = Palm forest; M = Mangrove; NA = Non applicable.

mical level changed (Table 5). In order to compare the spatial predictions, general linear models were made with the same predictors for all taxonomical levels (Table 6). The distribution of *species*, *genera* and *family* assemblages for endemic mammals from Guerrero and Oaxaca, are showed in Figure 1. Chi-square tests demonstrated that significant differences exist in distribution areas of mammals between species assemblages and genera assemblages ($p < 0.001$), between species assemblages and family assemblages ($p < 0.001$)

TABLE 4. Environmental characteristics of family assemblages distribution in Guerrero and Oaxaca, Mexico

Assemblage	Temperature (°C)	Rainfall (10 ² mm)	Vegetation type*	Elevation (10 ² mm)
<i>Amphibians</i>				
1	20-26	15-35	TE, TD, DV, G	0-16
2	12-20	10-30	CF, PO, OF	16-36
3	2-20	18-20	NA	10-16
<i>Reptiles</i>				
1	24-30	4-10	TS, TD, G, M	0-16
2	18-26	4-8	NA	0-16
3	18-24	8-20	PO, OF, DV	20-26
4	12-18	8-30	CF, MC, TE	16-36
5	NA	8-35	TE	NA
<i>Birds</i>				
1	12-20	7-45	CF, MC, PO	16-36
2	20-30	6-20	TE, TD, DV	0-16
3	20-30	6-20	NA	0-16
4	12-22	7-35	PO, OF	16-36
<i>Mammals</i>				
1	12-20	10-35	CF, PO, OF, TE	16-36
2	24-30	6-15	TS, TD, G, CH	2-10
3	26-30	6-20	P, DV, M	0-6

* CF = Coniferous forest; PO = Pine-oak forest; OF = Oak forest; MC = Montane cloud forest; TE = Tropical evergreen forest; TS = Tropical semideciduous forest; TD = Tropical deciduous forest; DS = Desert scrub; CH = Chaparral; G = Grassland; DV = Disturbed vegetation; P = Palm forest; M = Mangrove; NA = Non applicable.

and between genera assemblages and family assemblages ($p < 0.001$). Consequently, distribution areas of mammal groups in the different levels of taxonomical hierarchy are independent variables amongst themselves.

DISCUSSION AND CONCLUSION

The Ecological Society of America (ESA) has identified a set of questions to confront the environmental problems before the 20th Century comes to a close

TABLE 5. Relative entropy index (E_{var}) of endemic vertebrates from Guerrero and Oaxaca*

Environmental variables	species	genera	family
<i>Amphibian</i>			
Precipitation	0.22	0.12	0.16
Temperature	0.20	0.08	0.14
Vegetation types	0.14	0.15	0.16
Elevation	0.21	0.10	0.13
Soil types	0.15	0.44	0.20
Soil phases	0.03	0.03	0.11
Landform	0.05	0.08	0.09
<i>Reptiles</i>			
Precipitation	0.37	0.13	0.18
Temperature	0.08	0.08	0.11
Vegetation types	0.19	0.48	0.32
Elevation	0.10	0.09	0.09
Soil types	0.15	0.16	0.11
Soil phases	0.07	0.05	0.12
Landform	0.02	0.09	0.06
<i>Birds</i>			
Precipitation	0.15	0.24	0.06
Temperature	0.13	0.17	0.12
Vegetation types	0.36	0.22	0.05
Elevation	0.20	0.11	0.07
Soil types	0.10	0.18	0.63
Soil phases	0.04	0.04	0.04
Landform	0.03	0.04	0.03
<i>Mamals</i>			
Precipitation	0.16	0.08	0.15
Temperature	0.19	0.22	0.14
Vegetation types	0.12	0.21	0.22
Elevation	0.11	0.14	0.10
Soil types	0.11	0.07	0.18
Soil phases	0.18	0.15	0.11
Landform	0.13	0.13	0.09

* $E_{var} = H / H_{max}$, where: $H = \sum a [\sum s (x^2)]$, and $H_{max} = \sum v [\sum a [\sum s (x^2)]]$

a = axes, s = states, v = environmental variable

TABLE 6. General linear models for species, genera and family assemblages of endemic vertebrates from Guerrero and Oaxaca

<i>Species</i>			<i>Genera</i>			<i>Family</i>		
<i>Assemblage</i>	<i>Model terms*</i>	<i>r</i> ^{2**}	<i>Assemblage</i>	<i>Model terms</i>	<i>r</i> ²	<i>Assemblage</i>	<i>Model terms</i>	<i>r</i> ²
Amphibians								
1	a + b	0.74	1	a + c + b	0.30	1	b + a + c	0.57
2	a + b + c	0.51	2	b + a	0.43	2	a + b + c	0.33
5	b + c + a	0.43	3	a + b	0.62	3	b + a + c	0.48
6	a + b + c	0.62						
Reptiles								
2	a + b	0.69	1	b + a	0.78	1	b + a	0.73
3	b + a	0.77	2	b + a	0.71	2	a + b	0.29
4	b + a	0.73	3	a + b	0.42	3	b + a	0.50
6	b + a	0.63						
7	a + b	0.55						
8	a	0.34						
10	b	0.34						
Birds								
1	a + c + b	0.67	1	a + b	0.40	1	b + a + c	0.29
2	a + b + c	0.27	3	b + a + c	0.34	2	b + a	0.26
3	a + b	0.26	4	a + b + c	0.64	3	a + b	0.26
5	a + b	0.37				4	b + a	0.38
6	b + a	0.32						
7	a + b + c	0.62						
8	a + b	0.66						
Mammals								
1	a + b + c	0.90	1	a + b + c	0.57	1	b + a + c	0.34
2	a + b	0.62	2	b + c + a	0.32	2	b + a	0.52
3	a + b	0.61	3	b + a	0.50	3	a + c + b	0.66
4	a + b	0.48	4	b + a	0.51			
5	a + b	0.43	5	b + a + c	0.27			
6	a + b + c	0.49	6	a + b + c	0.47			
7	a + c + b	0.72						

* mean annual temperature; b = mean annual precipitation; c = interaction between mean annual temperature and mean annual precipitation. The order of the terms signifies their importance for fitting the model.

** $r^2 = (\text{total deviance} - \text{residual deviance}) / (\text{total deviance})$; $p < 0.001$ for all assemblages.

(Lubchenco *et al.* 1991). The answers to this group of questions that are posed hereafter, only pretend, through the preliminary results of the analysis submitted in this article, to contribute in a marginal manner towards the ample lines of investigation involved. Under this consideration, the discussion, while trying to lay the ground for the main conclusions, is not exempt from certain margin of speculation.

What are the patterns of diversity in nature, and what are their critical ecological and evolutionary determinants? A central scientific problem for ecologist and systematists has been to explain spatiotemporal patterns of species diversity. One aspect of this question is how to understand the taxonomical as-

sembly of biotas and their included ecosystem and communities. The other fundamental aspect is to examine how species assemblages evolve (Cracraft 1994). The understanding of species assemblages and their spatial patterns of distribution were approached in this study through a focus consisting of: (1) the use of database of collection sites of vertebrates, (2) relating that database to a set of environmental variables through a GIS, (3) using ordination techniques (CA-SEV; Montaña and Greig-Smith 1990) to depict the relation between richness and environmental variables, (4) apply the entropy analysis to quantify the contribution of each variable to the total variability of the distribution patterns, (5) using the main variables to

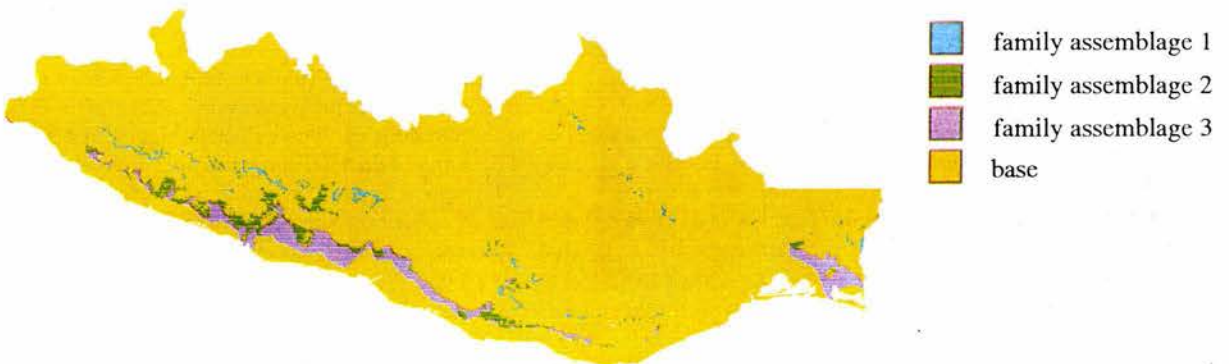
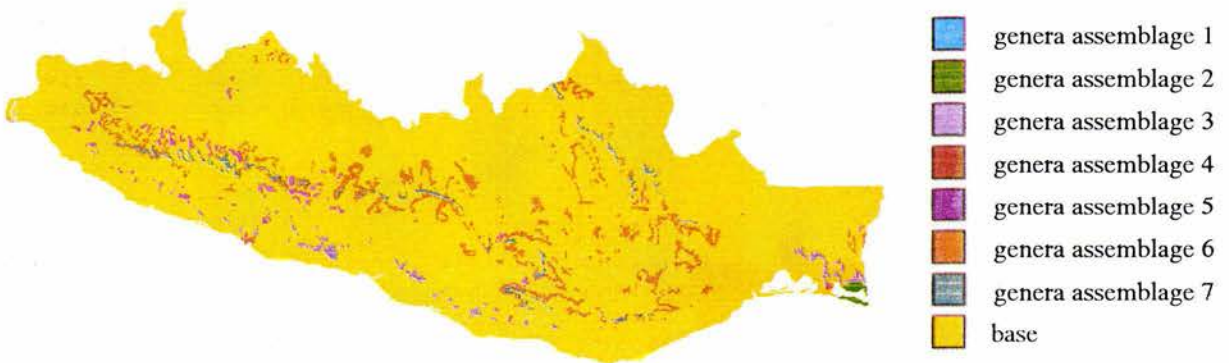


FIG. 1. Hierarchical species distribution of mammals from Guerrero and Oaxaca, Mexico.

formulate the generalized linear models that predict the greatest likelihood of finding species-rich areas, and (6) mapping the predictions of the model by means of a GIS. By defining the ecological determinants of the distribution patterns of species at landscape level, this focus allows answering partially the fourth question by Lubchenco and his associates (1991). *What are the feedbacks between the biotic and abiotic portions of the ecosystems and landscapes?*

In general, at landscape level, mean annual precipitation, mean annual temperature, elevation, and vegetation are good predictors of endemic-vertebrates species richness from Guerrero and Oaxaca. While the other variables are good predictors for distinct groups: soil unit for amphibian, birds and reptiles, and landform, soil phase, and soil unit for mammals (Table 5). Similar patterns have been found by other authors (Rabinovich and Rapoport 1975, Robertson 1975, Fa 1989, Miller *et al.* 1989). However, the importance of predictors changes within one same class, when genera and family richness is analysed. The interpretation of this type of result is associated with a low species assemblage evolve and corresponds more to the *evolutionary determinants of the patterns of diversity in nature*.

The four processes that add or subtract species from a region (and they are considered processes of species assembly) are: speciation, extinction, biotic dispersion and long-distance dispersal (Cracraft 1994). These processes cannot be analyzed without previously defining *species assemblages*. The notion of "species assembly" itself carries different causal implications. To a systematist, the buildup of species over time is seen in terms of coarse-grain changes in species diversity, with the processes of speciation and extinction being central to the analysis. To many ecologists, in contrast, "species assembly" is the specific temporal sequence of species gain or losses to a local community (e.g., Diamond 1975, Nee 1990, Drake 1990). Both these groups of investigators also use the word "historical" to describe this temporal change in diversity, thus ascribing different causal processes to this word as well. Therefore, knowledge about species assemblages depends on our perception of what "species" really are. At local communities level, it will rarely matter how species are defined, but at larger regional level it may matter very much, because here we are dealing with isolated or sympatric populations that exhibit varying degrees of differentiation, and the nature of that differentiation is the primary evidence used to establish species limits (Cracraft 1994). Three views of species are in common use today: the biological species concept, the evolutionary species concept, and the phylogenetic species concept. No matter which concept is applied, exact counts of number of species in any extended area will always be ambiguous. The existence and special character of the species problem is in itself, as Darwin recognized, one of the most important

pieces of evidence for the historical process we call evolution (O'Hara 1994).

In this study, only terrestrial vertebrates species endemic of Mexico, with distribution in Guerrero and Oaxaca (Table 1) were included, differentiating the subspecies of all classes as separate subjects (Annex, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995). In this manner the expectations of the future behavior of these organisms and their descendents were considered (O'Hara 1994). Endemics are considered extinction-prone but suitable for protection with relatively small investments (Terborgh and Winter 1983). Non-random patterns of species distribution presuppose that different species assemblages are samples from the same species pool. Therefore, sites occupied by assemblages of narrowly distributed species must correspond with sites occupied by more widely distributed species (Patterson 1987, Patterson and Brown 1991, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995). The use of endemics also assumes that current biodiversity patterns should result from ecological, geographical and geological changes. Thus common distribution patterns exist because such changes affect all biota, as suggested by vicariance biogeography (Croizat 1958, 1962, and Croizat 1974) and other evidences (Nelson 1973, Cracraft 1982). If the distribution of endemic species groups assembled in genera and family is analyzed (Figure 1), the specie problem ceases to be significant, as per terms handled by O'Hara (1994), with the advantage that the distribution patterns shown by these endemic species assemblies, can be generalized among families and genera of vast distribution, following the hypothesis submitted by Patterson (1987).

It has been affirmed that the four processes whereby species are extracted or introduced in a given geographic area, are processes of species assembly (Cracraft 1994). However, to understand how these processes determine *the patterns of diversity in nature*, it is necessary to reply in parallel manner the sixth question posed by Lubchenco and his collaborators (1991) *How do patterns and processes at one spatial or temporal resolution affect those at other scales or resolutions?* The data used in this study are adequate to analyze processes of species assembly, since they arise from the historic database in a vast geographic area (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994).

The spatial-temporal scales and the resolution levels are fundamental to understand these processes. For example, speciation is generally viewed as a process of large spatiotemporal scale. Population becomes isolated regionally and then differentiate. Species themselves do not have to become extinct before that process extinction can be said to be important at the level of local species assemblages. The distinction between population and species extinction is therefore a function of the spatiotemporal scale of the problem under study. A clear distinction must be also made between dispersion and dispersal. Dispersion is a po-

pulation-level phenomena and describes a change in range of the population of a species, or of the populations of numerous species jointly (biotic dispersion) (Paltnic 1976, Cracraft 1994).

This process is fundamental to understand an important part of ESA's fifth question: *What are the consequences of environmental variability, including natural and anthropogenic disturbance for several levels?* (Lubchenco *et al.* 1991). Biotic dispersion, in particular is affected in a direct manner by anthropogenic fragmentation phenomena and the changes in the land use at landscape level (Harris 1984). Long-distance dispersal, in contrast, is a process of small numbers of individuals rather than population, and involves relatively rapid colonization *across a barrier* beyond the normal home-range distance. From a systematic perspective, long-distance dispersal may lead to differentiation following isolation, or if differentiation does not take place, then dispersal produces widespread, patchy distributions (Cracraft 1994).

The species within a biota exhibit some degree of similarity in their ecological responses to the environmental conditions under which they have evolved (Table 2, Figure 1, map *a*), we would predict that they would share similarities in their subsequent history of dispersion. Species, after all, are ecologically bonded to other species in their communities, thus ensuring some degree of correlated change in distribution (Patterson 1990, Cracraft 1994). In this study, *the consequences of environmental variability on distribution patterns* of different taxonomical levels, was measured through the *relative entropy index*. Where amphibians were involved, it was observed that the best predictor of species richness was the annual medium precipitation, followed by temperature and elevation (highly correlated variables, $r^2 = 0.8$ $p < 0.001$). However the importance of precipitation changes when it involves genera and family richness (table 5). In these levels, the best predictor is the type of soil. It is important to point out that in the geographic scale used in this study, the limits of the soil units coincide with the geomorphological units (Ortiz-Pérez *com. per.*). This could lead us to infer that the geological processes have been important, together with processes of species assembly, to define the present distribution of amphibians in this region. This pattern appears to a lesser degree in the predictors of richness of mammal species and families. For this group, temperature is the best predictor of richness of species and genera and vegetation for richness of families. For birds, vegetation and elevation are the most important predictors for the species level, precipitation and vegetation for the family level, and types of soil (geomorphology) and temperature for families. On the other hand, the importance assigned to precipitation and the type of vegetation, as richness predictors of reptile species, is alternated when involving family richness, and vegetation becomes more important when it involves genera richness.

The interpretation of these results and the spatial representation, in addition to reflecting the processes of species assembly in the region of Guerrero and Oaxaca, opens an important line of research associated with ESA's second question. *How do morphological, physiological, and behavioral traits of organism interact?* While it is certain that for the neo-Darwinists the genera and family are not evolutionary units, the classical taxonomical classification is defined by morphological and physiological similarities. This study neither considered the genetical nor the ethological information of the species (Bojórquez-Tapia *et al.* 1994). However, the taxonomists in charge of classifying species information from the database, used in certain cases, genetical and behavioral analysis for the differentiation and reclassification of samples.

The beings with morpho-physiological similarities (*species, genera, family, ordenes*) are distributed in an hyperspace, analogue to Hutchinson's (1957) *n*-dimensional model, with respect to a group of environmental variables. Groups with ecological similarities are defined in this hyperspace. This allows contrasting morpho-physiological similarities of the species with their ecological similarities. The construction of a natural classification in modern biogeography and systematics, requires a concept of homology that denotes a natural relationship: shared history (Nelson and Platnick 1981, Craw 1983). In form-systematics (the "physical" characters of organisms, including morphology, genetics, behavior, etc) phylogenetic homology is denoted by the presence of shared derived characters or synapomorphies. Phylogenetics synapomorphy in biogeography is represented by shared baselines denoting the different sectors of the earth where the evolution of particular distributions has occurred (Craw 1983).

In this manner, the information from the entropy analysis and the gradients analysis in the different taxonomical levels, can identify which variables have been more important in the determination of a phylogenetic synapomorphy, more so if the analysis is performed genera by genera and family by family. Consequently, the method could contribute towards ancestry identification and its distribution patterns in geographic area, with a previously defined spatial and temporal resolution. In general terms, climatic variables (temperature and precipitation), types of vegetation and physical variables such as topography and soil units, are the most important variables to determine vertebrate richness in the region of Guerrero and Oaxaca. These data coincide with an ample list of authors which has been compiled by Rabinovich and Rapoport (1975). A considerable correlation exists between temperature and elevation (0.8 $p < 0.001$) in the area under survey. Consequently, temperature, precipitation and types of vegetation variables were used to establish a distribution comparison of vertebrate species in the different taxonomical levels.

Linear models for the different classes at taxonomical hierarchy level of endemic vertebrates from Guerrero and Oaxaca, generally present determination coefficients above 50%, which describes good fit, with the exception of models that predict group distribution of bird species per family (Table 6). However, prediction precision may be improved by using other types of variables, such as vegetation types, in filter form in the GIS (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995, Azuara and Bojórquez-Tapia 1997). This situation does not deny the possibility of including, within the linear model, the categorical variables with a high rate of entropy (Bojórquez-Tapia *et al.* 1997). However, by eliminating the filter-variables, the extension of the predicted areas increases and the precision is reduced. When analyzing the endemic mammals of Guerrero and Oaxaca, with ecological similarities (Figure 1), the distribution areas of species groups at each taxonomical level (using the same variables as predictors) are significantly different ($p < 0.001$).

This result is partial and cannot yet be generalized for other classes of vertebrates (notwithstanding the progress reported in Table 6). In spite of existing significant differences in the hierarchical distribution of mammals, patterns of adjoining and juxtaposed distribution in certain areas can be identified on the maps. What we are observing in the space, is the phylogenetic synapomorphy distribution, with respect to its ecological similarities. That is to say, that with this type of focus, it would be feasible to map the displacement of shared morpho-physiological characters and in this manner figure out some of the evolutive determinants of the species.

Thus, the result contributes to biogeography and to taxonomy, since in addition to identifying groups of genera and family with similar environmental conditions (Tables 3 and 4) and to measure their variability (Table 5), it opens the possibility for spatial information to be contrasted with species cladograms and area cladograms in support of systematic studies. An answer remains pending for: What happened to the distribution presented by a group of species in a past period, what were the environmental conditions and the evolutive determinants that led it to reflect the present distribution pattern? What factors explain the life history adaptations of organisms? (Lubchenco *et al.* 1991). However, points of contact have been established through the technique exposed, that will allow defining future lines of research that will permit finding a reply.

REFERENCES

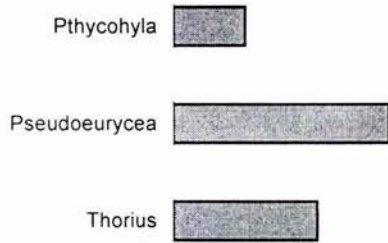
- Atkin, M., D. Anderson, B. Francis, and J. Hide. 1990. Statistical Modelling in GLIM. Clarendon Press. Oxford. 374 pp.
- Azuara, I. and L.A. Bojórquez-Tapia. 1997. Integrating Stochastic Models into a GIS for Environmental Planning. *Environmental Management* (in press).
- Azuara, I. and A. Ramírez-Hernández, 1994. Tecnologías y Manejo de Información Geográfica en Bio-conservación. *Ciencia y Desarrollo* 118:40-47.
- Ball, G.L. 1994. Ecosystem Modeling with GIS. *Environmental Management* 18(3):345-349.
- Ball, G.L. and R. Gimblett. 1992. Spatial dynamic emergent hierarchies simulation and assessment system. *Ecological Modelling* 62:107-121.
- Bezdek, J.C. 1974. Numerical taxonomy with fuzzy sets. *Journal of Mathematical Biology*. 1:57-71
- Bojórquez-Tapia, L.A., I. Azuara, E. Ezcurra and O. Flores-Villela 1995. Identifying Conservation Priorities in Mexico through Geographical Information Systems and Modeling. *Ecological Applications* 5(1):215-231.
- Bojórquez-Tapia, L.A., P. Balvanera and A.D. Cuarón. 1994. Biological Inventories and Computer Database: Their Role in Environmental Assessments. *Environmental Management* 18(5):775-785.
- Bojórquez-Tapia, L.A., G.M. Cruz-Bello, G. Segura, V. Sorani, E. Ezcurra. 1997. Spatial modeling of habitat loss and species-rich area in Durango and Chihuahua, México. *Ecological Applications* (in press).
- Castillo-Juárez, L.I., I. Azuara, R. Méndez. 1996. El desarrollo sustentable bajo las condiciones reales de México. In: *Engineering Sustainable Development*. Proceedings of the International Congress FIUAEM'96. Vol. 1:19-26.
- Cracraft, J. 1982. Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution. *American Zoology* 22:411-424.
- Cracraft, J. 1994. Species Diversity, Biogeography, and the Evolution of Biotas. *American Zoology* 34:33-47.
- Craw, R.C. 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? *Systematic Zoology* 32:431-437.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Published by the autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. 1962. Space, time, form: the biological synthesis. Published by the autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L., G. Nelson, and D.E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23:265-287.
- Davis, F.W., D.M. Stoms, J.E. Estes, J. Scepan, and J.M. Scott. 1990. An information system approach to the preservation of biological diversity. *International Journal of Geographical Information Systems* 4:79-86.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: L.M. Cody and J.M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*, pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge.

- Digby, P.G.N., and R.A. Kemton. 1987. Multivariate Analysis of Communities. Chapman and Hall (eds). London.
- Drake, J. A. 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? *Trends Ecology and Systematic*. 5:159-14
- Equihua, M. 1991. Análisis de la vegetación empleando la teoría de conjuntos difusos como base conceptual. *Acta Botánica Mexicana* 15:1-16.
- Ezcurra, E., M. Equihua, and J. López-Portillo. 1987. The desert vegetation for El Pinacate, Sonora, Mexico. *Vegetatio* 71:49-60.
- Fa, J. E. 1989. Conservation-motivated analysis of mammalian biogeography in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. *National Geographic Research* 5:296-316.
- Flores-Villela, O. and P. Geréz. 1988. Flores-Villela, O., and P. Geréz. 1988. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. INIREB, Xalapa, México. 302 pp.
- Fotheringham, A.S. and D.W.S. Wong. 1991. The modifiable areal unit problem in multivariate statistical analysis. *Environmental and Planning* 23:1025-1044.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remark. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22:415-427.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática), 1982. Atlas Nacional del Medio Físico. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F. 224 pp.
- Lubchenko, J., A.M Olson, L.M. Brubaker, S.R. Carpenter, M.M. Holland, S.P. Huubbell, S.A. Levin, J.A. MacMahon, P.A. Matson, J.M. Melillo, H.A. Mooney, C.H. Peterson, H.R. Pulliam, I.A. Real, P.J. Reagal, and P.G. Risser. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. A report from the Ecological Society of America. *Ecology*. 72:371-412.
- Miller, R. I., S. N. Stuard, and K.M. Howell. 1989. A methodology for analyzing rare species distributions patterns utilizing GIS technology: The rare birds of Tanzania. *Landscape Ecology* 2:173-189.
- Monod, J. 1970. Le hasard et la nécessité: Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne. Editions du Seuil. 204 pp.
- Montaña, C. and P. Greig-Smith. 1990. Correspondence Analysis of Species by Environmental Variable Matrices. *Journal of Vegetation Science* 1:453-460.
- Nee, S. 1990. Community construction. *Trends Ecology and Systematic* 5: 337-340.
- Nelson, G. 1973. Comments on Leon Croizats biogeography. *Systematic Zoology* 22:312-320.
- Nelson, G., and N. Platnick. 1981. Systematics and biogeography. New York, Columbia University Press.
- O'Hara, R. J. 1994. Evolutionary History and the Species Problem. *Systematic Zoology* 32:12-22.
- Patterson, B. D. 1987. The principle of nested subset and its implications for biological conservation. *Conservation Biology* 1:323-354.
- Patterson, B. D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59:330-342.
- Patterson, B. D., and J.H. Brown. 1991. Regional nested patterns of species composition in granivorous rodents assemblages. *Journal of Biogeography* 18:395-402.
- Piaget, J. 1979. Logique et connaissance scientifique. Editions Gallimard. Paris. 923 pp.
- Platnick, N.I. 1976. Concepts of dispersal in historical biogeography. *Systematic Zoology* 25:294-295.
- Ravinobich, J. E. and E. H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2:141-157.
- Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R. Noos, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliam, and R.G. Wright. 1993. Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monograph* 123:1-41.
- Terborgh, J., and B. Winter. 1983. A method for siting parks and reserves with special reference to Colombia and Ecuador. *Biological Conservation* 55:235-254.
- UNEP (United Nations Environmental Program) 1992. Draft convention on biological diversity. Conference for the adoption of the agreed text of the convention on biological diversity. UNEP/Bio.Div/Conf/L.2, Nairobi, 21 pp.
- WCMC (World Conservation Monitoring Centre). 1992. Global Biodiversity: Status of Earth's living resources. Chapman and Hall, London. XX + 594 pp
- Walker, P. A. 1990. Modelling wildlife distributions using a geographic information system: kangaroos in relation to climate. *Journal of Biogeography* 17: 279-289.
- Wilson, J. W. 1974. Analytical zoogeography of north american mammals. *Evolution* 28:124-140.

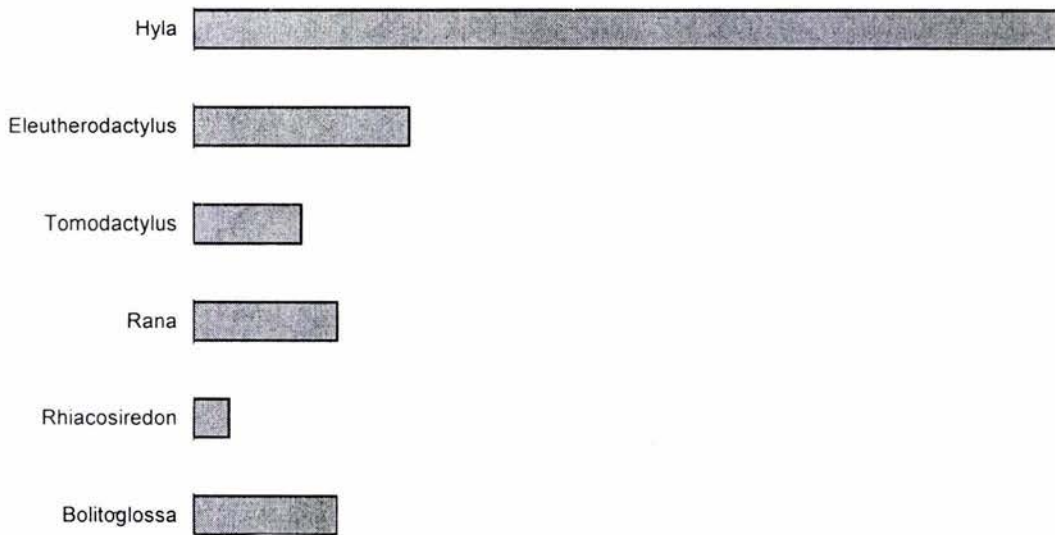
Appendix

AMPHIBIAN
RICHNESS OF SPECIES IN GENERA FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

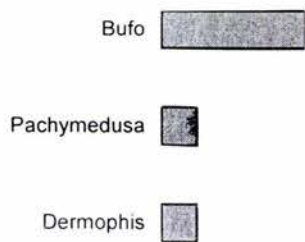
ASSEMBLAGE 1



ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



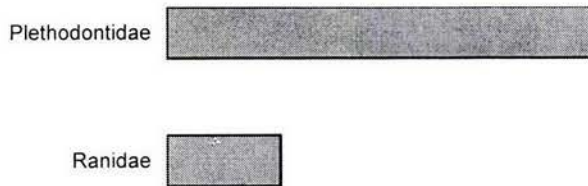
0 5 10 15 20 25
Number of species

AMPHIBIAN
RICHNESS OF SPECIES IN FAMILY FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

ASSEMBLAGE 1



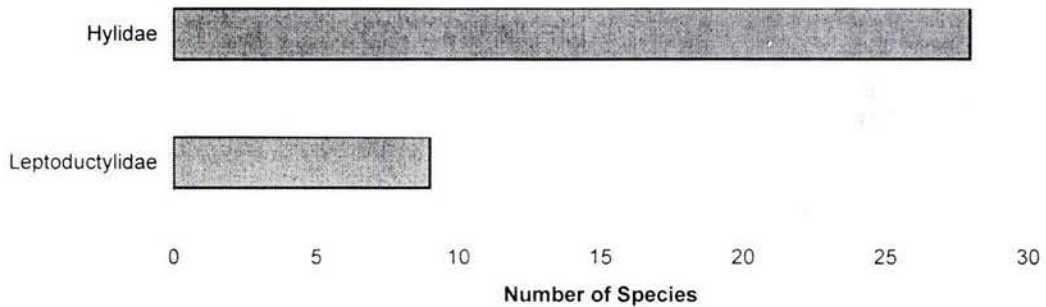
ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



ASSEMBLAGE 4



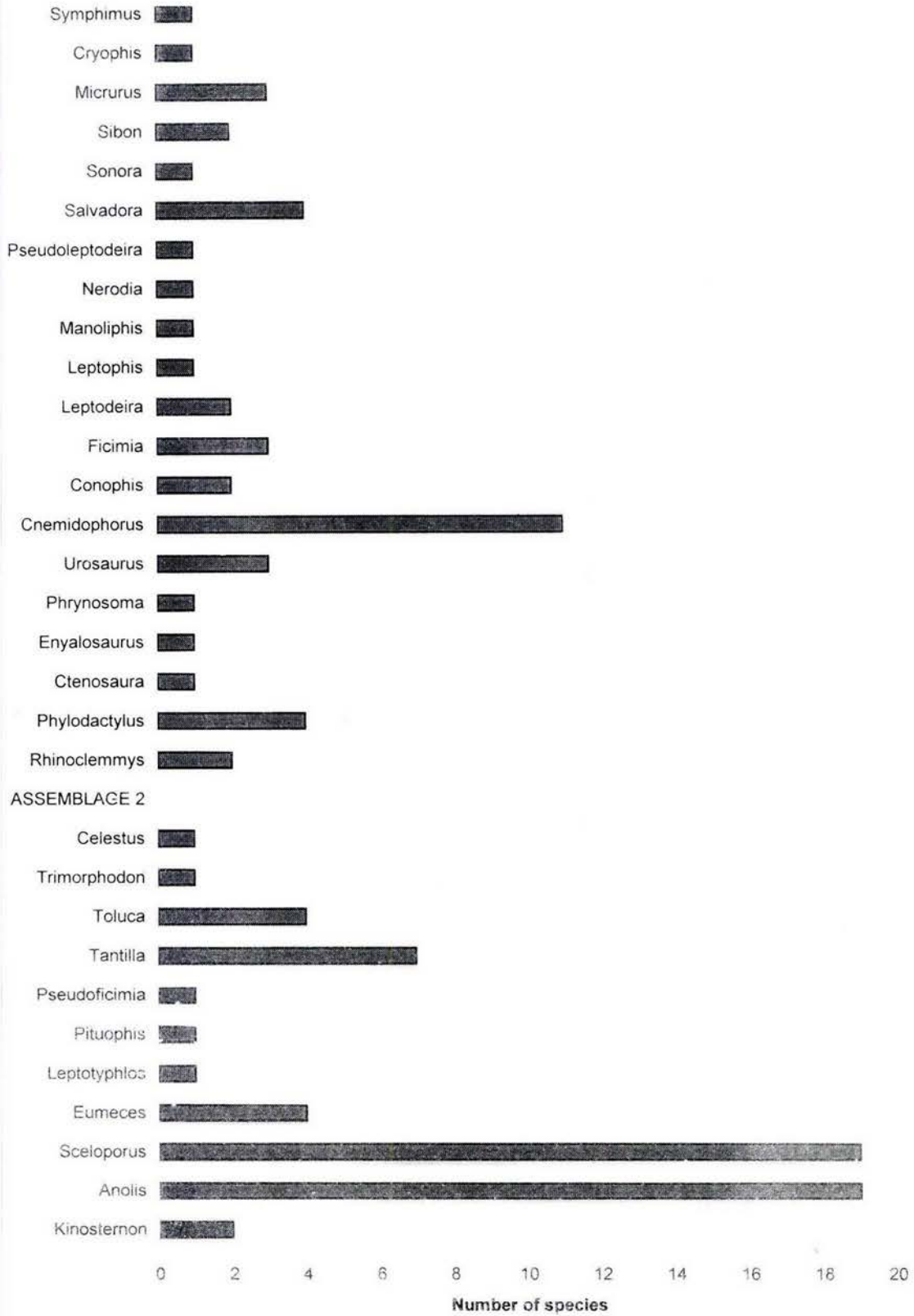


REPTILES

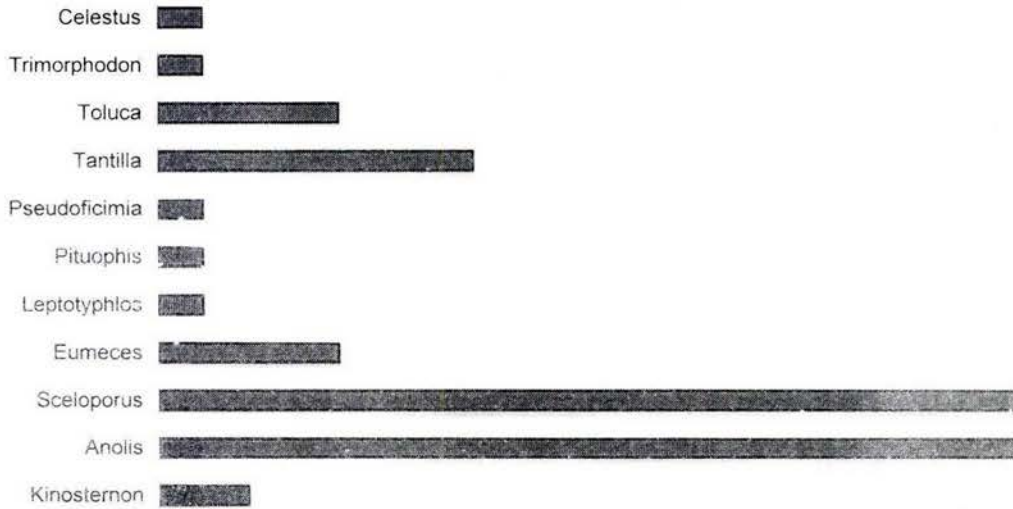
RICHNESS OF SPECIES IN GENERA FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

F3

ASSEMBLAGE 1



ASSEMBLAGE 2

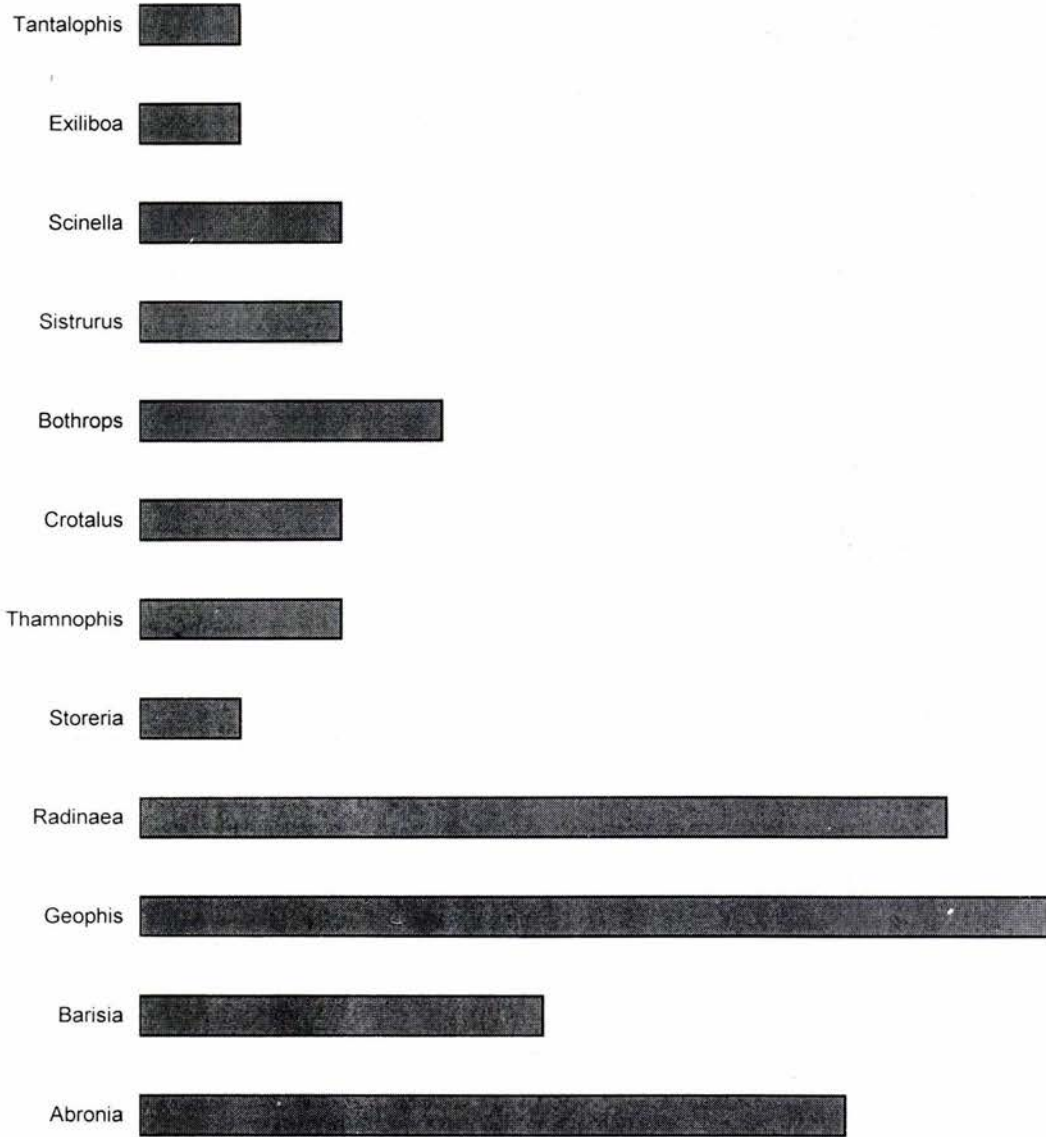


REPTILES

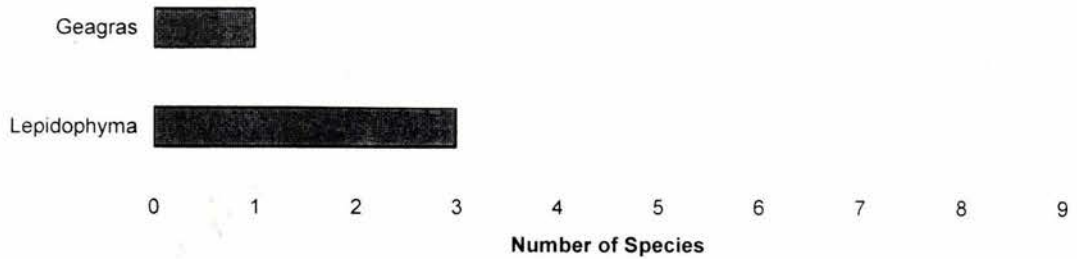
RICHNESS OF SPECIES IN GENERA FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

F4

ASSEMBLAGE 3

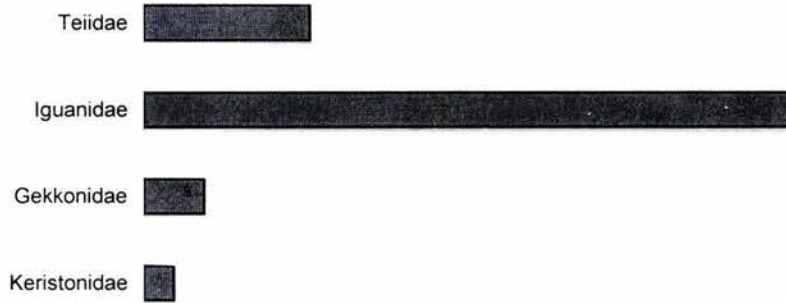


ASSEMBLAGE 4



REPTILES
RICHNESS OF SPECIES IN FAMILY FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

ASSEMBLAGE 1



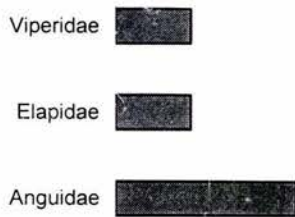
ASSEMBLAGE 2



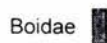
ASSEMBLAGE 3



ASSEMBLAGE 4



ASSEMBLAGE 5

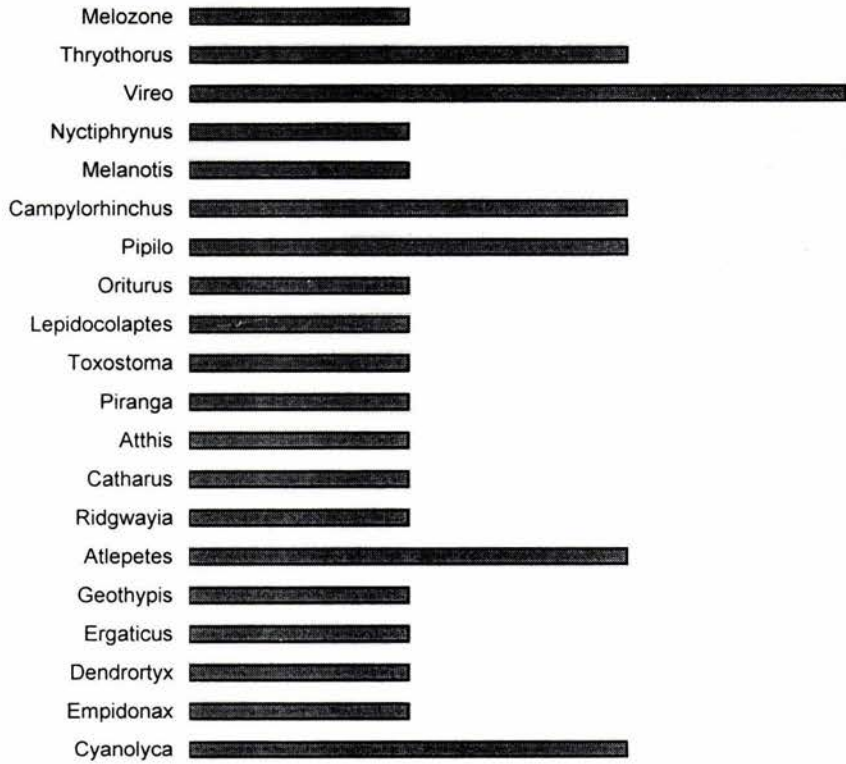


0 10 20 30 40 50 60
Number of Species

BIRDS

RICHNESS OF SPECIES IN GENERA FROM GUERRERO AND OXACA, MEXICO

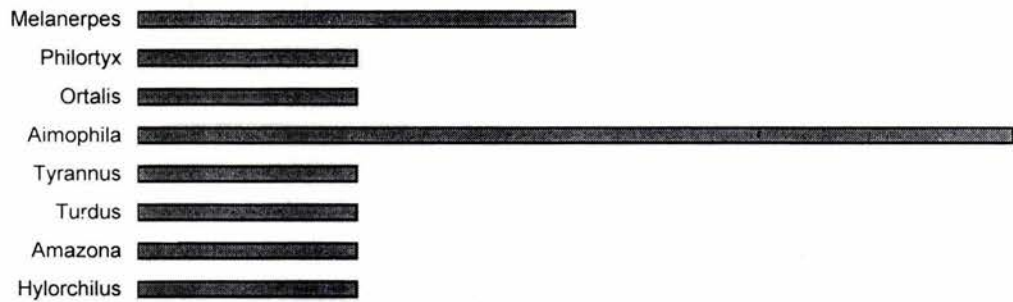
ASSEMBLAGE 1



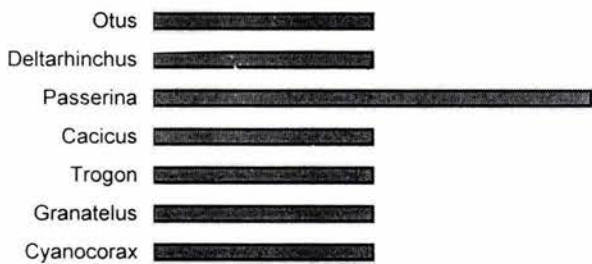
ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



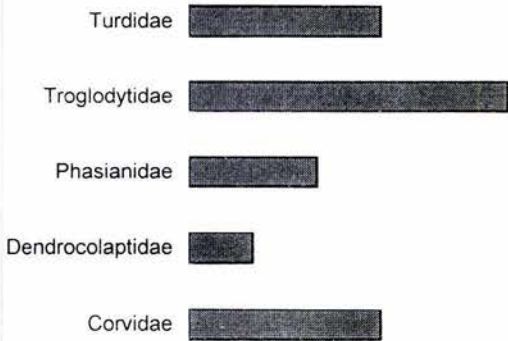
ASSEMBLAGE 4



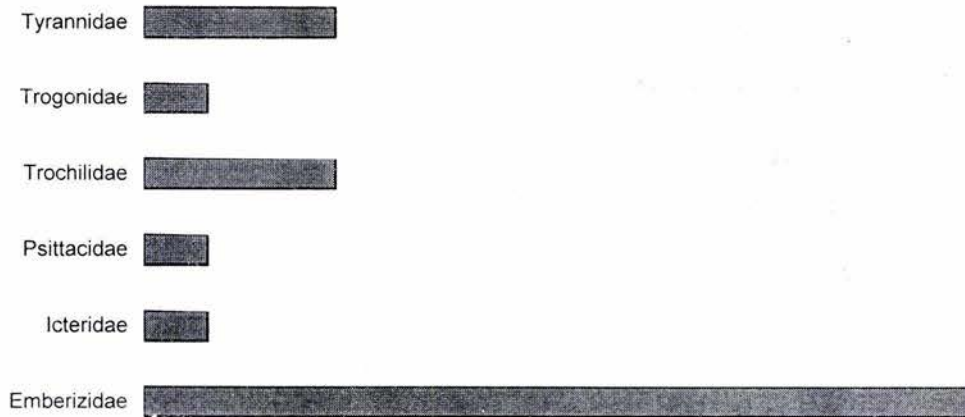
0 0.5 1 1.5 2 2.5 3 3.5 4
Number of Species

BIRDS
RICHNESS OF SPECIES IN FAMILY FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

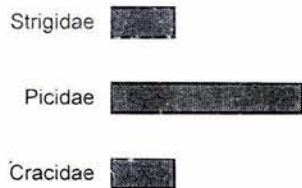
ASSEMBLAGE 1



ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



ASSEMBLAGE 4



0 2 4 6 8 10 12 14
Number of Species

MAMMALS
RICHNESS OF SPECIES IN GENERA FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

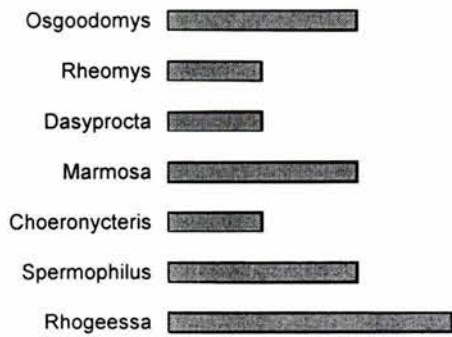
ASSEMBLAGE 1



ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



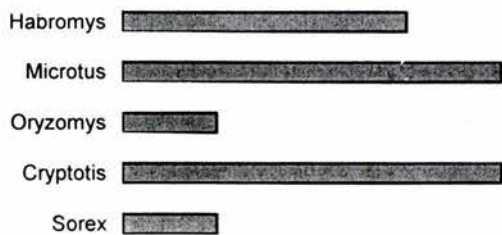
ASSEMBLAGE 4



ASSEMBLAGE 5



ASSEMBLAGE 6

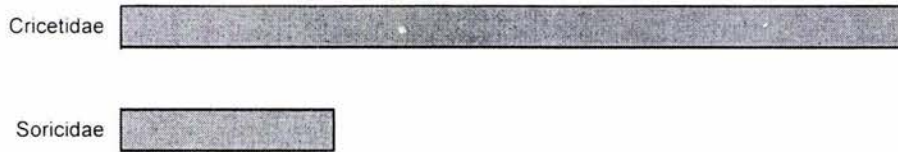


0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10
Number of Species

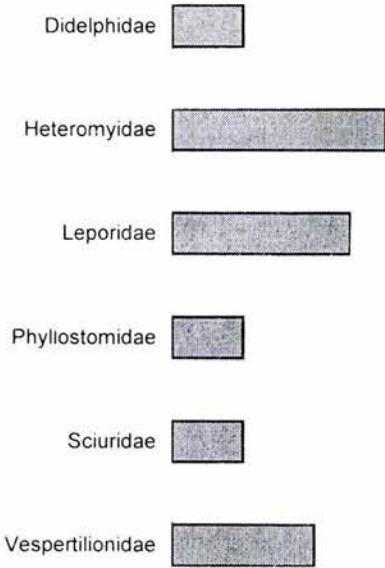
MAMMALS

RICHNESS OF SPECIES IN FAMILY FROM GUERRERO AND OAXACA, MEXICO

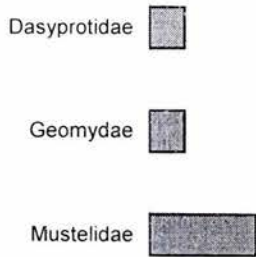
ASSEMBLAGE 1



ASSEMBLAGE 2



ASSEMBLAGE 3



0 5 10 15 20 25
Number of species

MODELACIÓN ESTOCÁSTICA Y ESPACIAL DE LA BIODIVERSIDAD: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Resumen: A partir de una breve descripción del estado del conocimiento de las disciplinas ambientales que sustentan la conservación de la biodiversidad se discute la modelación estocástica y espacial de la diversidad biológica expuesta y su relación con tópicos y resultados importantes de esta disertación. De esta manera se analizan herramientas demográficas útiles para la conservación, los procesos evolutivos relevantes para esta actividad como la deriva génica y endogamia. También se aborda la idea de los tamaños mínimos viables que requiere una población local para su permanencia, y en este contexto su relación con la ecología del paisaje a través de conceptos como metapoblación, metacomunidad y ensambles o grupos de especies, efectuándose precisiones y consideraciones sobre la importancia de los SIG y la ecología del paisaje en los instrumentos de política ambiental de la legislación mexicana. Asimismo, se discuten las escalas espaciales y temporales de la biodiversidad en relación a los modelos matemáticos y teorías como la del caos y los fractales. Finalmente, se analiza la importancia de las culturas indígenas en el contexto de la conservación de la biodiversidad.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de los diferentes capítulos que integran este trabajo se han efectuado discusiones y conclusiones particulares respecto a la utilización de las tecnologías de análisis espacial y estadístico empleadas en la conservación de la biodiversidad en México. La identificación de áreas prioritarias para la conservación en los estados de Guerrero y Oaxaca, así como en la Sierra Madre Occidental, en la porción ocupada por los estados de Chihuahua y Durango, demuestran que, en un tiempo razonable, es factible realizar un análisis de todo el territorio nacional para definir políticas de conservación y manejo de recursos naturales empleando la metodología expuesta. Asimismo, la aplicación de esta metodología y los resultados obtenidos contribuyen a la solución de algunos de los paradigmas planteados por la Sociedad Ecológica Americana (Lubchenco *et al* 1991).

En el capítulo precedente, también se han esbozado algunas contribuciones a la biogeografía y al análisis de la evolución de las biotas, e incluso se establece un vínculo con la física a través de la referencia termodinámica. Sin embargo, una discusión general de las aportaciones de la presente disertación requiere de una descripción del estado del conocimiento de las disciplinas ambientales que sustentan la conservación de la diversidad biológica. Asimismo, es necesario hacer algunas precisiones de tipo técnico y legal, ya que cuando se comenzó a escribir este trabajo algunos conceptos técnicos (particularmente del capítulo 2) y algunos preceptos legales eran diferentes. En consecuencia, en esta discusión general se hace una breve exposición de las herramientas demográficas útiles para la conservación, así como los procesos evolutivos

relevantes para esta actividad como la deriva génica y endogamia. También se aborda la idea de los tamaños mínimos viables que requieren las poblaciones locales de una especie determinada para su permanencia así como las metapoblaciones y metacomunidades. Por otro lado, se plantean consideraciones sobre las herramientas espaciales, destacando la importancia de los SIG y la ecología del paisaje en los instrumentos de política ambiental definidos en la legislación mexicana (DOF 1996). Asimismo, se hace una breve introducción a la teoría de caos y su relación con la fenomenología jerárquica de la biodiversidad, en sus diferentes escalas espaciales y temporales. Finalmente, se aborda la importancia de las culturas indígenas en la conservación de la biodiversidad.

En cada uno de los apartados que integran esta discusión general se establece la relación con los capítulos que conforman la tesis. Asimismo, se definen las aportaciones, se efectúan algunas recomendaciones y se plantean probables líneas de investigación.

HERRAMIENTAS DEMOGRÁFICAS ÚTILES PARA LA CONSERVACIÓN

Todas las poblaciones viven en ambientes inciertos y su sobrevivencia a largo plazo depende de los cortos plazos, es decir, de las fluctuaciones probabilísticas de las abundancias poblacionales. Los **modelos estocásticos** son herramientas que permiten evaluar el riesgo que enfrentan las poblaciones naturales. Las fuentes de incertidumbre que contribuyen a los cambios en la abundancia de las poblaciones pueden clasificarse como fenotípicas, demográficas, ambientales y de variación espacial. En el contexto de la conservación la

terminología para el tamaño y distribución de la población (abundancia, frecuencia, rareza, especificidad de hábitat, escasez) describe propiedades de la población diferentes a las de la terminología para el riesgo (amenaza, peligro, vulnerabilidad y viabilidad). Las categorías del grado de riesgo deben aplicarse después de una evaluación cuantitativa de los niveles de riesgo (Burgman *et al.* 1993).

En poblaciones pequeñas, la variación en la tasa reproductiva y en la tasa de mortalidad puede causar fluctuaciones al azar en su tamaño. Se puede considerar que el número de hijos que deja cada progenitor y la longevidad de cada individuo tienen un componente azaroso. Por el sólo azar es posible que en uno o varios años todos los individuos dejen pocos hijos y se extinga así la población. A este fenómeno se le denomina **estocasticidad demográfica** (Gilpin y Soulé 1987, Eguiarte y Piñero 1990, Primack 1993). Las evaluaciones de riesgo poblacional son esenciales cuando se cuenta con escasos recursos para la conservación y manejo de especies silvestres, como es el caso de México. Estas evaluaciones permiten que se minimice el número de especies a extinguirse dentro de los próximos años.

Los cambios en abundancia de una población a través del tiempo pueden caracterizarse, al menos en parte, de modo azaroso. Un modelo estocástico es justo un modelo determinístico en el cual uno de los parámetros varía azarosamente. El riesgo es la posibilidad de que un evento adverso ocurra. En consecuencia, la probabilidad de ocurrencia de eventos a través de modelos estocásticos es un buen estimador del riesgo para las poblaciones naturales. El total de número de individuos (N), en una región definida espacialmente, sólo puede cambiar por la ocurrencia de nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones. El cambio en una población en un intervalo discreto de t a $t + 1$ puede describirse por la ecuación:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

Donde B y D son el total de número de nacimientos y muerte respectivamente durante el intervalo de tiempo t a $t + 1$, mientras que I y E son el total de número de individuos que entran o abandonan la región en el mismo intervalo de tiempo. En poblaciones manejadas estos parámetros se sustituyen por la introducción y la remoción de individuos.

Se puede escribir esta ecuación en términos de la diferencia en la tasa promedio de reproducción *per capita*, o tasa de nacimiento (b) y la tasa promedio de mortalidad *per capita* (d). En consecuencia, se puede calcular la tasa de cambio en el tamaño de la población como:

$$dN/dt = (b - d) N$$

resolviendo por integración, a un tiempo t , dado un tamaño de población inicial, N_0 , el tamaño de la población será:

$$N_t = N_0 e^{(b-d)t}$$

o bien:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

donde r es la tasa intrínseca de crecimiento natural de la familiar ecuación de crecimiento exponencial (Rabinovich, 1980, Begon *et al.* 1987, Burgman *et al.* 1993).

A partir de este modelo se han desarrollado modificaciones que incorporan la estocasticidad demográfica y la variación ambiental. El trabajo que desarrollaron Burgman y sus colaboradores (1993), ilustra la construcción de un modelo estocástico para el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum simum*). El modelo exponencial de crecimiento poblacional predice que en 50 años el tamaño de la población será tan grande que no podrá ser soportado por el ambiente. La variabilidad demográfica incorpora un importante componente de incertidumbre a las predicciones del modelo, por ejemplo para:

$$b_t = b + s y_t,$$

y para:

$$d_t = d - s y_t$$

donde y_t es una variable al azar con una media de cero y una varianza de 1, y s representa la desviación estándar de las fluctuaciones de la población. Una modificación al modelo permite la evaluación de diferentes prácticas de manejo de la población. Los efectos de diferentes impactos sobre la población de rinocerontes pueden estimarse a través del riesgo de la población a declinar, calculando la probabilidad de eventos extremos y analizando los diferentes escenarios del comportamiento poblacional en el tiempo.

El *índice de entropía relativa* que he propuesto en el Capítulo 5, puede emplearse de forma análoga, para calcular la variabilidad ambiental, utilizando los datos de colecta de una especie particular a nivel regional (lo que implica la consideración de un conjunto de poblaciones) y su incidencia en una matriz integrada por un conjunto de variables ambientales. De esta forma, se pueden identificar las variables más sensitivas para la especie, y sus poblaciones. Asimismo, este índice permite la ponderación de las variables ambientales para el cálculo de la probabilidad de eventos extremos y el análisis de escenarios. Esta es una probable línea de investigación a la que puede dar origen este estudio.

Hasta aquí, sólo he descrito a la población con N , la cual varía en el tiempo. Otra familia de modelos, que juegan un rol muy importante en los estudios de conservación, son los que se basan en matrices. Es muy importante señalar que el método demográfico específico para cada estudio depende del ciclo de vida de la

especie en cuestión. En un estudio demográfico completo todos los individuos son contados (previo diseño de muestreo), se determina su edad (si es posible), se mide su tamaño y su sexo (si es el caso), se marcan para una futura identificación, se localiza su posición en un mapa y se toman muestras para un análisis genético. Las técnicas para conducir un estudio poblacional dependen de las características de las especies y de cada especialista: entomólogo, ornitólogo, mastozoólogo, herpetólogo, ictiólogo o botánico (Primack 1993).

Así tenemos poblaciones con generaciones claramente separadas, que repiten su ciclo anualmente y generaciones superpuestas, en las que los individuos infantiles, juveniles y adultos coexisten en todo momento y la reproducción ocurre de manera prácticamente continua (Franco 1990). El primer paso en todo estudio demográfico es la identificación de una cohorte, que es un grupo de individuos nacidos simultáneamente (coetáneos). Este procedimiento permite analizar N como un vector n_x , en una forma de registro de información que se denomina tabla de vida y permite conocer la dinámica de la población a través del análisis de su estructura por edades. Engen (1978) compiló y desarrolló una serie de modelos estocásticos donde describe algunas de las distribuciones más importantes empleadas en los análisis de abundancia, diversidad y equidad. Entre ellas destacan las distribuciones beta del primero y segundo tipo, la distribución gama (tipo III), la distribución lognormal, la distribución binomial negativa, la distribución Poisson-lognormal y la distribución de series logarítmicas entre otras.

Un enfoque interesante del uso de modelos poblacionales para la conservación es el que proponen Azuara *et al.* (1995), en el cual se describe la dinámica de un bosque, a través de la influencia que el número y el tamaño de los árboles tienen sobre los procesos de crecimiento, sobrevivencia y reproducción de los árboles ya establecidos, así como sobre el reclutamiento de nuevas plantas. No hay que olvidar que existen en nuestro planeta grandes extensiones de bosques monoespecíficos y que ciertas estructuras forestales permiten el establecimiento y permanencia de diversas especies de fauna, o el arribo de visitantes como es el caso de la mariposa monarca (*Danaus plexipus*). En este modelo, al igual que en el del rinoceronte blanco, se evalúan diferentes prácticas de manejo de la población de oyamel (*Abies religiosa*). Con la diferencia de que el manejo se efectúa sobre clases diamétricas específicas (correlato directo de la clase de edad), proyectando diferentes estructuras en el tiempo. Asimismo, se considera la variación espacial y ambiental, a través de una regionalización que define unidades ambientales homogéneas, y la magnitud del riesgo en cada unidad (calculada a través de las tendencias de las tasas de deforestación con datos obtenidos por

procesamiento de imágenes de satélite empleando un SIG). Los resultados tratan de conciliar el aprovechamiento forestal con la conservación dinámica de la estructura forestal deseada.

Otro tipo de herramienta demográfica importante, en los estudios de conservación y en particular para evaluar la variabilidad genética en la población y los efectos de la deriva génica, que se describen más adelante, es el tamaño efectivo de la población (N_e), que es el número efectivo de individuos que se reproducen. Un gran número de individuos en la población no se reproducen por causas diversas como la edad, problemas de salud, esterilidad, tamaño de cuerpo pequeño y las estructuras sociales que presentan algunos grupos animales (por ejemplo las abejas). N_e siempre es menor que N , esto puede deberse a una proporción desigual de sexos, a la variación entre individuos del número de crías que producen y a que las poblaciones presentan grandes fluctuaciones a través del tiempo. El primer efecto se puede describir con la fórmula general:

$$N_e = 4 N_m N_f / (N_m + N_f)$$

donde N_m y N_f son el número de crías de machos y hembras, respectivamente. Alternativamente, el tamaño efectivo de la población puede ser estimado por el análisis de frecuencias alélicas (Primack 1993).

En resumen los estudios demográficos son particularmente valiosos para calcular la estabilidad y permanencia de una población a largo plazo. Los modelos estocásticos de abundancia (Engen, 1968), el análisis de las fluctuaciones demográficas, los estudios de riesgo o los análisis de viabilidad de la población, son herramientas primordiales para la conservación. Existen también esfuerzos importantes en el análisis de la distribución de poblaciones, especialmente de **metapoblaciones**, poblaciones de la misma especie con una distribución espacial que les permite interactuar (Primack 1993, Burgman *et al.* 1993). Sin embargo, es importante desarrollar técnicas de integración para que los esfuerzos de conservación a nivel poblacional se integren a los demás niveles jerárquicos de la biodiversidad, particularmente al nivel de ecosistema y al nivel de paisaje.

En este sentido, los resultados obtenidos en los Capítulos 3 y 4, describen la distribución espacial de grupos de especies con similitudes ambientales. Si se desarrollan modelos análogos para una especie, o bien si se utilizan las áreas de distribución, identificadas en este estudio, para describir la distribución de un conjunto de poblaciones, cada color representado en los mapas nos delimitará la probable distribución espacial de las metapoblaciones en una región. Por tanto, las herramientas descritas en los Capítulos 2 y 4, pueden contribuir de manera importante al análisis espacial de las poblaciones animales y vegetales.

PROCESOS EVOLUTIVOS RELEVANTES
PARA LA CONSERVACIÓN: DERIVA GÉNICA
Y ENDOGAMIA

Los genomas de las especies son archivos de información genética que han acumulado patrones de desarrollo y ciclos de vida, capaces de aprovechar las diversas fuentes de energía de nuestro planeta. *Existen porciones del genoma que no se expresan*, sin embargo constituyen la materia prima de la futura evolución de diversos linajes (Ehrlich y Ehrlich, 1981). Como se ha visto en el Capítulo 5, la evolución orgánica está dada por dos procesos fundamentales: la adaptación y la especiación. La especiación es el proceso mediante el cual se originan nuevas entidades evolutivas (especies) y está asociado principalmente a los procesos que determinan su distribución y los mecanismos de aislamiento geográfico de sus poblaciones. La adaptación es el mecanismo que permite a las poblaciones enfrentar los problemas de su medio, de forma tal, que una población adquiere características que favorecen su sobrevivencia y fertilidad en ese medio específico. Desde hace varias décadas se considera que la selección natural no es el único mecanismo que explica la adaptación. La síntesis entre la genética y la teoría de Darwin (1859) dio origen a la disciplina que hoy conocemos como genética de poblaciones (Eguiarte 1986).

Una de las leyes que constituyen la base de esta disciplina es la ley de Hary-Weinberg (LHW), cuya definición es que "a partir de cualquier frecuencia genotípica inicial a la siguiente generación se presentará una proporción de frecuencias alélicas igual a:

$$p^2 + 2pq + q^2$$

donde:

p = frecuencia alélica, calculada a partir de la proporción total del gen A

q = frecuencia alélica, calculada a partir de la proporción del gen a.

El primer término representa la proporción de individuos con genotipo homocigo dominante (AA), el segundo la proporción de heterocigos (Aa) y el tercero la proporción de individuos con genotipo homocigo recesivo (aa), partiendo de un *locus* con alelos A y a. Los supuestos para que este modelo se cumpla, son los siguientes: (1) que la población sea muy grande, (2) que los apareamientos sean al azar, (3) que los alelos sean igualmente competentes para dejar progenie, (4) que no se introduzcan alelos de fuentes externas.

Como todo modelo el equilibrio de la LHW es un referente hipotético. La violación al primer supuesto se denomina *deriva génica* y mientras más pequeña sea la población, p y q cambiarán de manera azarosa. Esta condición vulnera el segundo supuesto, incrementando

la consanguinidad lo que se conoce como *endogamia*. Infringir la tercera condición significa que la *selección natural* esta operando, y violentar el cuarto supuesto se asocia a la *migración* y a la *mutación*. Cada genotipo tiene una sobrevivencia l y una fecundidad m . El producto de estos parámetros por cada genotipo en el modelo descrito se denomina *adecuación* (w), que significa la eficacia del genotipo en la población reflejada en el número de hijos que deja el portador del mismo. La intensidad de la selección se mide a través del coeficiente de selección $s = 1-w$. Si graficamos dos frecuencias alélicas en un plano bidimensional, obtenemos un conjunto de isoclinas definidas por las frecuencias alélicas distribuidas con relación a los diferentes genotipos. Si en un tercer eje graficamos la adecuación promedio de la población w , obtenemos una superficie de respuesta (con picos y valles) que describe una topografía adaptativa donde los picos representan la mayor adecuación promedio de la población (Futuyma 1982, Eguiarte 1986). Por otro lado, el aumento de la adecuación como resultado de apareamientos exogámicos se le denomina *heterosis* (Eguiarte y Piñero 1990).

El análisis de los procesos evolutivos descritos y los métodos de la genética de poblaciones son fundamentales para la biología de la conservación, tanto para la preservación de especies en cautiverio como para la conservación de las poblaciones naturales (Gilpin y Soulé 1986, Eguiarte y Piñero 1990, Burgman *et al.* 1993). Una complicación extra para la conservación es la *depresión exogámica*, que no es otra cosa que la reducción de la adecuación, como producto de la cruce de individuos provenientes de distintas poblaciones, que incluso en algunos casos llega al extremo de provocar la extinción. Sin embargo, los procesos asociados, por excelencia, a la extinción son la endogamia y la deriva génica.

La endogamia se genera por las limitación de las capacidades de dispersión o colonización de los organismos. Esta limitación y el aislamiento de las subpoblaciones se ha incrementado por la fragmentación de los ecosistemas generada por el aumento de la frontera agropecuaria e infraestructura urbana y por los manejos forestales inadecuados (Harris 1984). La consanguinidad aumenta el número de homocigos. Cuanto más consanguíneos sean los apareamientos, más rápidamente se pierde la heterocigocis. El nivel de endogamia se puede calcular con el coeficiente de consanguinidad (f), donde:

$$f = 2pq - \text{heterocigos observados} / 2pq$$

Una $f = 1$ significa que sólo tenemos homocigos, una $f = 0.75$ es, por ejemplo, el resultado de dos generaciones de autopolinización, $f = 0.50$ autopolinización, $f = 0.25$ equivale a la cruce entre hermanos o entre un progenitor y su hijo. Existen diversos métodos para estimar los efectos de la endogamia en la adecuación.

El más común es el propuesto por Morton y sus colaboradores (1955, en Eguiarte y Piñero 1990), consistente en graficar el logaritmo de la sobrevivencia a una edad x (estimador de la adecuación) en función de f . También se pueden emplear en algunas poblaciones vegetales las tasas de entrecruzamiento, T . El conocimiento de los sistemas reproductivos de las especies es fundamental para predecir los efectos de la endogamia en la adecuación de las poblaciones naturales.

Por otro lado, la deriva génica se produce por que las poblaciones son limitadas. En poblaciones muy pequeñas ocurren errores, de tal suerte que algunos individuos generan un número mayor de hijos sin que la selección natural intervenga. Mientras más pequeña sea una población más violentos son los errores. En este proceso las frecuencias de los genes cambian en forma aleatoria produciendo cambios en la población aún en contra de lo que mantendría la selección natural. Otro de los efectos de la deriva génica es que eventualmente se fije alguno de los alelos (esto es que se pierda el gen A o el a), conduciendo a la población a la extinción. Para evaluar los efectos de la deriva génica es necesario estimar el tamaño efectivo de la población (N_e), es decir, cuantos individuos de la población se reproducen.

La deriva génica y la endogamia provocan que los genes de la población se muevan al azar en la topografía adaptativa, previamente descrita. En poblaciones grandes sólo opera la selección natural. A medida que la población disminuye más violento es el movimiento al azar, lo que la conduce eventualmente a los pies de un nuevo pico adaptativo para comenzar a subirlo. Al hacerlo, la adecuación se incrementa al igual que el tamaño de la población. En consecuencia, las nuevas adaptaciones son producto del juego entre la deriva génica y la selección natural (Eguiarte 1986). Dicho de forma muy simple, la evolución de una especie es como escalar un paisaje rugoso. Si alguien está en una montaña pequeña y quiere llegar a una montaña más alta debe de descender para luego escalar.

Lamentablemente, este juego evolutivo ha sido alterado en un gran número de poblaciones vegetales y animales, por la influencia de la expansión de las poblaciones humanas y las alteraciones que esta ha ocasionado, particularmente la fragmentación de ecosistemas (Harris 1984). A pesar de que los estudios sobre variación genética que se han desarrollado a partir de los años sesenta muestran que la mayoría de las poblaciones animales, vegetales y de microorganismos presentan niveles relativamente altos de variación (Lewontin 1974, Hedrick 1983, Eguiarte y Piñero 1990), la tendencia general de un número importante de especies es la reducción del tamaño de sus poblaciones, lo que las conducirá, en un plazo no muy largo, a sufrir los efectos negativos de la endogamia y la deriva génica.

Los esfuerzos de conservación en el área genética se han centrado en dos estrategias: (1) la formación de

líneas genéticas sin recesivos deletéreos a través de cruces programadas, y (2) evitar al máximo la endogamia y la deriva génica a partir de reglas específicas de propagación en cautiverio para el rescate y la reintroducción de especies y a través de prácticas de manejo de poblaciones pequeñas. Al tratar de minimizar los efectos de la deriva génica es importante no generar problemas de depresión exogámica. Los patrones de diferenciación en la variación genética pueden aportar evidencias sobre las cruces que generan este tipo de problemas (Frank y Soulé 1981, Eguiarte y Piñero 1990).

El tamaño de las subpoblaciones es un parámetro importante para evaluar la pérdida de variabilidad genética, ya que a medida que tengamos un menor tamaño de población se presentará una mayor pérdida de heterocigosis. La diferenciación de la frecuencia alélica entre subpoblaciones se puede calcular por medio del estadístico de Wright, F_{st} , que no es otra cosa que un estimador de la varianza:

$$F_{st} = (\text{desviación estándar } q)^2 / (q \text{ promedio } (1 - q \text{ promedio}))$$

Dentro de los esfuerzos de conservación en México, se comienzan a considerar en los programas de conservación y manejo en áreas naturales protegidas, inferencias de procesos evolutivos relevantes como la endogamia y la deriva génica, a través de la documentación de tasas de entrecruzamiento y análisis del estadístico F_{st} de especies claves (Azuara *et al.* 1995).

Finalmente, es importante la orientación de los esfuerzos de la genética de la conservación a través de los análisis de prioridades definidas por la distribución de la riqueza biológica y la frecuencia de ocurrencia de especies (Capítulo 3), así como por los análisis de riesgo (Burgman *et al.* 1993) y los análisis de la dinámica de fragmentos o parches. Esta información puede integrarse a través del estudio genético de las metapoblaciones en regiones específicas. En este sentido, la línea de investigación abierta por Galpin (1991) es particularmente interesante, ya que **el análisis genético de las metapoblaciones demuestra que la probabilidad de extinción es proporcional a la capacidad de carga del parche**. Nuevamente, resalta la importancia de los análisis espaciales, a través de SIG, tanto en la identificación de las metapoblaciones como en el análisis de la dinámica de los parches o fragmentos de vegetación y sus tendencias futuras.

SOBRE LA IDEA DE LOS TAMAÑOS MÍNIMOS VIABLES

La idea de "población mínima viable" (PMV) surgió en 1976, en el Congreso de los Estados Unidos a raíz de una iniciativa de ley del Servicio Forestal para proteger las poblaciones de vertebrados en los Parques Nacionales (Gilpin y Soulé 1986). A pesar de que

existe evidencia suficiente de la inexistencia de un "número mágico" aplicable a todas las especies, esta idea toca el tema central de la biología de la conservación: la extinción de las especies.

La probabilidad de extinción no está asociada solamente al tamaño de la población, ya que cada población tiene una situación particular que depende de factores como la historia de vida de la especie y de la población, la distribución espacial y temporal de los recursos que demandan las poblaciones, y el nivel de variación genética dentro y entre las mismas. En este sentido, la dinámica de la viabilidad de una población depende de la interacción de tres campos, el fenotipo de la población (PP), el medio ambiente (E), y la estructura de la población y su adecuación (PSF) (Galpin y Soulé 1986).

En los apartados precedentes, de esta discusión, he descrito algunos procesos evolutivos y demográfico que actúan de manera diferente en poblaciones pequeñas y que las hacen más vulnerables a la estocidad demográfica, a la estocidad ambiental y a los factores genéticos que provocan una tendencia decreciente de la población conduciéndola a la extinción. A partir de la interacción de PP, E y PSF, Soulé y Galpin (1986) y posteriormente Primack (1993), desarrollaron un modelo gráfico que describe la viabilidad de la población a través de un conjunto de ciclos truncados, en el que se describe el efecto sinérgico de cada espiral de la vorágine que conduce a una especie a la extinción.

Se podría decir que la variable de estado a analizar en el sistema de "viabilidad poblacional" es LN_e que equivale a una población con un N_e bajo. Dos grupos de variables inciden sobre la población, por un lado tenemos la *variación ambiental* y los eventos catastróficos, y por el otro lado la destrucción del hábitat, la degradación ambiental, la fragmentación del hábitat, la sobreexplotación de los recursos y los efectos de las especies exóticas. Ante estas fuerzas, la primera espiral de la vorágine representa un incremento en la varianza de la tasa de crecimiento poblacional r , denotado por $Var(r)$. Esta situación provoca que la población sea más vulnerable a las perturbaciones, se altera su estructura de edades y su proporción de sexos y la conduce a reducir N . La segunda espiral de la vorágine representa un incremento en la subdivisión de la población. El incremento en la $Var(r)$, altera la distribución espacial de la población e incrementa la fragmentación de su distribución. Bajo estas condiciones, la tercera espiral de la vorágine representa un incremento en la depresión de N por endogamia. De manera casi simultánea la cuarta espiral representa un incremento en la deriva génica y una consecuente pérdida de la capacidad de la población a adaptarse. El resultado es la extinción de la población.

La idea de tamaños mínimos viables y del análisis de viabilidad es una línea de investigación relativamente reciente. Si bien es cierto, que el modelo de vorágines para comprender el proceso de extinción es

relativamente complicado, también es cierto que, como en todo modelo, se simplifican muchos procesos y se parte de muchos supuestos. El desarrollo de las herramientas demográficas y el análisis de los procesos evolutivos, nos indican que la aplicación de este modelo gráfico-conceptual y su formalización matemática resultaría extremadamente complejo y muy probablemente poco útil. Es un hecho que todo estudio demográfico y genético, deben partir del conocimiento biológico específico de la especie en cuestión. Por otro lado, cabe destacar la importancia de la variabilidad ambiental en este modelo de extinción de especies. A pesar de que todavía no han sido resueltas una serie de preguntas que nos permitan definir de manera clara la relación que guardan las variables que se manejan en este modelo de extinción con el nivel poblacional, y si efectivamente cada una de estas corresponden a ese nivel de resolución (Lubchenko *et al.* 1991), el Capítulo 5, puede aportar elementos importantes para generar modelos de extinción. Por último, los procesos demográficos y evolutivos, aún dentro de una espiral, no son tan lineales y unidireccionales como los han pretendido representar Soulé y Galpin (1986) y Primack (1993).

La definición teórica de tamaños mínimos viables es una idea interesante. Sin embargo, considero más importante la aplicación de las teorías y de las herramientas genéticas, demográficas y espaciales a estudios de caso concretos. El caso del rinoceronte blanco, los estudios de riesgo, y los resultados del Capítulo 3 son un buen ejemplo. Con el enfoque de estudios de caso (aún en el nivel de unidad de paisaje y regional), el desarrollo interactivo de modelos de análisis de viabilidad puede ser un vehículo interesante para un manejo adaptativo, en el sentido que lo maneja Holling (1973).

Los problemas que se han tratado hasta aquí están relacionados a poblaciones locales. Esta consideración necesita extenderse a la conservación de especies, que son en todo caso el objeto de los esfuerzos de conservación. Una estrategia óptima de manejo para minimizar el riesgo de una población particular no puede ser la misma que la que minimiza el riesgo de una metapoblación como un todo (Burgman *et al.* 1993).

Hace veintisiete años Levins (1970) introdujo el concepto de metapoblación a través de un modelo. El hace la distinción entre una población individual y un grupo de poblaciones e introduce una variable para describir la dinámica temporal, $p(t)$, la cual denota la fracción de hábitats (parches) ocupados por las especies en el tiempo t . De esta forma, engloba la relación individual y poblacional dentro del proceso, a través de dos parámetros claves, e y m , que representan el grupo de tasas locales de extinción y colonización de parches vacíos, respectivamente. Levins escribió la ecuación para la tasa de cambio en p , y de este modo específico las condiciones bajo las cuales p es mayor que cero, el modelo es el siguiente:

$$dp/dt = mp(1-p) - ep,$$

el equilibrio del valor de p esta dado por $\hat{p} = 1 - e/m$, de esta forma Levins aportó un modelo simple de la dinámica metapoblacional, análogo al modelo logístico como un paradigma del crecimiento poblacional local. En su forma equivalente:

$$dp/dt = (m-e) p [1 - p / (1 - e/m)].$$

La diferencia de $m - e$, nos da la tasa de incremento de p en una pequeña metapoblación (cuando p es pequeña), mientras que $1 - e/m$ es el equivalente de la "capacidad de carga" local, es decir el *punto de equilibrio estable* hacia el cual p se mueve en el tiempo. lo paradójico de este modelo es que fue desarrollado hace más de veinte años con el objeto de analizar las fluctuaciones asincrónicas de las poblaciones, para el control de plagas. Ahora se renueva el interés para analizar "la estocasticidad ambiental correlacionada" en el contexto de la conservación de la biodiversidad (Hanski y Gilpin 1991). El modelo original ha sido modificado por Verboom *et al.* (1991), denominándolo "**modelo estocástico metapoblacional**". Este difiere del original de Levins (1970) en que el número de parches es finito. Una consecuencia es que, debido a la estocasticidad, la extinción de una metapoblación puede ocurrir, aún si las tasas de extinción son bajas o las tasas de colonización son altas. Los autores seleccionaron como parámetros, para este modelo, el uso de los procesos de nacimientos y muertes para describir la dinámica de un número finito de parches con una metapoblación dispersa. El estado de la metapoblación está definido por el número de parches ocupados (presencia). Cualquier parche o fragmento ocupado puede llegar a la extinción con una tasa m y cualquier parche vacío puede ser recolonizado con una tasa $an(t) / m$, donde m es el número total de parches y $n(t)$ es el número de parches ocupados en el tiempo t .

Los nacimientos y las muertes son definidos respectivamente como:

$$B(n) = a n (m-n) / m$$

y

$$D(n) = m n$$

El parámetro a es interpretado como la tasa de colonización causada por un parche ocupado rodeado por un número infinito de parches vacíos. Es importante destacar que en la tasa a / m , el número esperado de nuevos parches ocupados por causa de un parche ocupado rodeado de parches vacíos, puede compararse a la R_0 , por ejemplo, en un modelo epidémico o en un modelo logístico de crecimiento, así $1/m$ es el tiempo medio que un parche permanece ocupado (Verboom *et al.* 1991).

Si dos o más especies están confinadas en un mismo grupo de hábitat parches ellas constituyen una **metacomunidad**, es decir una comunidad de metapoblaciones. Aún bajo condiciones en las que estas metacomunidades no interactuen, el concepto es interesante, ya que podemos no sólo describir la proporción de hábitat parches ocupados por cada especie, sino que también nos permite generar la distribución de sus probabilidades (Hanski y Galpin 1991).

Es evidente la convergencia de terminologías y conceptos del estudio de las metapoblaciones y las metacomunidades con los conceptos de la ecología del paisaje. En esta disciplina tanto los componentes como los procesos del paisajes, están categorizados por un esquema jerárquico. La síntesis entre los estudios metapoblacionales y la ecología del paisaje debe ser una prioridad en la agenda de las sociedades científicas del área de ecología. Bastaría con redefinir, a través del procesamiento de una imagen de satélite actual (1997) la distribución y el tamaños de los parches, en alguna de las áreas prioritarias identificadas en los Capítulos 3 y 4, en la cual existan datos poblacionales, para iniciar una urgente y fascinante línea de investigación.

Los análisis de viabilidad deben considerar, además, las interacciones que a nivel de comunidad tienen las especies (Capítulo 5). Es importante recordar que lo que puede ser bueno para una especie puede no serlo para las otras. Considero que con estos elementos, el conjunto de herramientas que he descrito en los apartados precedentes, y el conocimiento de la sensibilidad que tiene un grupo de especies a determinada variable ambiental (Capítulos 3 y 5), se pueden comenzar a instrumentar prácticas de manejo y programas serios de conservación en México.

No obstante, es pertinente precisar y puntualizar algunos aspectos de las herramientas espaciales utilizadas en la ecología del paisaje antes de plantear una síntesis con los análisis de viabilidad y vulnerabilidad en el contexto de las metapoblaciones y metacomunidades.

CONSIDERACIONES SOBRE LAS HERRAMIENTAS PARA ANÁLISIS ESPACIALES

En el procesamiento digital de imágenes de satélite (PDIS), la cantidad y la calidad de la información espectral es variable y depende básicamente barredor espectral a bordo del satélite artificial y del tipo de satélite (Hoffer *et al.* 1976). Para grandes extensiones lo más recomendable (por el costo y la información espectral), es el uso de imágenes del satélite Landsat TM. Este tipo de imagen cubre aproximadamente un área de 185 x 185 km., con una resolución (tamaño del pixel) aproximada de 30 metros por lado. El costo de estas imágenes fluctúa entre los 3,000 y los 6,000 dólares, dependiendo de las características y particularmente de la fecha de la toma, y nos permite realizar

la cartografía de la vegetación con una alta precisión en escalas de 1:50,000 a 1: 250 000. En escalas mayores como 1:20 000 a 1:10 000 aumenta el efecto de escalera en los bordes de los polígonos. Para estos casos es recomendable el uso de imágenes SPOT (con resolución de 10 a 20 m.) o emplear otras técnicas tradicionales de percepción remota como la fotografía aérea y la restitución.

Para desarrollar evaluaciones ambientales y proyectos de planeación ambiental regional, y sobre todo para estimar tiempos y costos, es fundamental, como se ha discutido en los capítulos 2 y 4, hacer dos consideraciones: a) la plataforma de equipo necesaria para procesar las imágenes, b) la optimización de tiempos en el procesamiento. Con respecto a la segunda consideración, es importante enfatizar que, uno de los resultados más importantes del procesamiento digital de imágenes es una "clasificación supervisada" de los tipos de vegetación. El procedimiento general es más o menos el siguiente:

(1) Se selecciona el compuesto (o combinación de bandas espectrales) que mejor defina los objetos que queremos analizar. No existen reglas definidas, la selección depende de los objetivos, de los tipos de vegetación o elementos del paisaje que integren la escena y de la época del año. Por ejemplo, para clasificar las masas forestales en la región de los santuarios de la mariposa monarca (*Danus plexippus*), se empleó una imagen Landsat TM de 1994, de la cual se seleccionó el compuesto TM4, TM5 y TM7 (Azua et al. 1995).

(2) Sobre la base del compuesto seleccionado se efectúa una **clasificación no supervisada**. Esto es, que sin proporcionar ningún elemento de caracterización, se corre un algoritmo de clasificación (generalmente análisis de cluster y en algunos casos análisis discriminante), el cual agrupa los pixels en polígonos con firmas espectrales similares.

(3) Con la impresión del compuesto, la clasificación no supervisada, un mapa topográfico y de ser posible un modelo digital de terreno (MDT; Peuker 1978), se realizan recorridos en campo con un geoposicionador geográfico o sistema de posicionamiento global (GPS; Capítulo 2), para recolectar datos para cada una de las clases definidas. Anteriormente, se tomaban registros radiométricos en este tipo de recorridos, pero han resultado ser muy ineficientes y poco prácticos, ya que las firmas espectrales de los polígonos son promedios radiométricos de diferentes elementos. Además, la lectura del radiómetro varía dependiendo de la hora del día. La imagen es un registro con hora y fecha específica, tratar de hacer compatibles este tipo de datos introducía problemas metodológicos y un margen de error muy elevado.

(4) Con los datos de campo se entrena la imagen registrando los elementos observados en "campos de entrenamiento" y por una serie de procedimientos estadísticos (por ejemplo algoritmos de máxima verosimilitud), se separan las clases con firmas espectrales

similares. De esta manera se obtiene una **clasificación supervisada** de los tipos de vegetación. Es muy importante en este tipo de análisis precisar previamente los criterios con los que se definirán las leyendas de cada clase, y de preferencia hacerlas compatibles con clasificaciones ya existentes. Generalmente, se emplean las clasificaciones fisonómico-estructurales, aunque en el campo resulta complejo definir las, ya que en una extensión de 30 x 30 m, no siempre se encuentra de manera exclusiva un tipo fisonómico estructural.

Una clasificación con una alta fidelidad requiere de un gran número de sitios de validación en el campo. La generación de sitios de validación en campo requiere de una gran inversión de tiempo y dinero. Sin embargo, éste puede reducirse significativamente con técnicas de **videografía aérea** (Capítulo 2). La precisión de estas técnicas depende en gran medida de los sistemas de posicionamiento global (GPS), que calculan la ubicación (latitud y longitud) y la elevación (msnm) a partir de una serie de satélites (Capítulo 2). Sin embargo, los GPS fueron desarrollados con fines militares, por tanto los satélites mandan errores cada determinado tiempo por cuestiones de "seguridad". Es necesario tener una estación terrestre ubicada en un punto con coordenadas conocidas para eliminar los errores a través de técnicas de corrección diferencial (Hurn 1989).

Para obtener como producto final un mapa actualizado de uso de suelo y vegetación es muy importante enfatizar dos problemas fundamentales del PDIS:

1) Hacer una clara distinción entre las etiquetas o leyendas que son producto de los análisis espectrales y las etiquetas o leyendas de los diferentes tipos de clasificación tradicional de la vegetación y el uso del suelo. Hacer compatible este tipo de información, requiere, en ocasiones de técnicas de mejoramiento, realce y reclasificación de imágenes (Ruiz-Azua 1990). En ellas intervienen algoritmos de filtrado que utilizan transformaciones de Fourier, y técnicas de análisis multivariado como componentes principales.

2) Las validaciones en el campo, no sólo deben realizarse durante el proceso de "clasificación supervisada" de la imagen de satélite. Aunque se utilicen técnicas de videografía aérea, es fundamental que una vez concluidos los procesos de clasificación y mejoramiento de imágenes se realice una validación *aposteriori*.

LOS SIG Y LA ECOLOGÍA DEL PAISAJE EN LOS INSTRUMENTOS DE POLÍTICA AMBIENTAL

Como se ha expuesto en el Capítulo 2 los Sistemas de Información Geográfica (SIG) son programas de cómputo diseñados para compilar, almacenar, recuperar, manipular y desplegar información geográfica de una región de interés (Burrough 1986). Estos sistemas son de gran utilidad para la planeación ambiental, ya que

los componentes de la diversidad en la jerarquía biológica (organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes) y en la jerarquía taxonómica (especies, géneros, familias), así como los elementos que caracterizan una región desde el punto de vista físico y socioeconómico se distribuyen en el espacio. Por lo tanto, estos componentes pueden ser, potencialmente, geo-referenciados y representados espacialmente (Haslett 1990, Scott *et al.* 1988, OEA 1994, Capítulo II).

Un paisaje es una extensión de varios kilómetros en la cual una serie de parches interactuantes o fragmentos de vegetación se repiten, sin que esta extensión llegue a constituir un bioma o una región biogeográfica. Los paisajes se forman por dos mecanismos, los procesos geomorfológicos y las perturbaciones particulares en cada componente (Forman y Godron 1981). Es en este nivel, en el cual se realiza la planeación ambiental regional, que es un proceso interdisciplinario que integra múltiples enfoques, con múltiples propósitos y cuyo objetivo último es hacer compatible el desarrollo de una región con los patrones y procesos que permiten que los ecosistemas permanezcan. Dicho de otra forma, la planeación ambiental busca conciliar el desarrollo con la conservación de la biodiversidad (Blokstein 1990). Existen diversas técnicas y objetivos para alcanzar este propósito. Me centraré sólo en dos aspectos:

(1) Los instrumentos de política ambiental, referidos en la legislación ambiental mexicana (DOF 1996) que definen las políticas de uso de suelo y el aprovechamiento de los recursos naturales. Estos son los estudios de impacto ambiental, que abarcan escalas diversas, los ordenamientos ecológicos del territorio (OEA 1994), que abarcan escalas que van desde 1:20,000 a 1:250,000 y los planes de manejo de áreas naturales protegidas (ANP) en escalas de 1:50,000 a 1:100,000.

(2) Los análisis de la biodiversidad regional, en escalas de 1:500,000 a 1:1,000,000 (Capítulos 2, 3 y 4).

En el primer grupo, las variables más importante que deben de introducirse como "capas" dentro del SIG son la vegetación y uso del suelo, la geomorfología y la topografía.

El conocimiento de los tipos de vegetación y las formas de uso del suelo, así como la cuantificación de sus extensiones, son indispensables para el diagnóstico de una región (Capítulos 2 y 3). Sin embargo, en un estudio de planeación ambiental, no sólo se cuenta con una capa de información de la vegetación. En algunos casos se puede contar con capas de vegetación de diferentes fechas, algunas generadas por fotointerpretación de fotografías aéreas viejas, otras con información de satélites que fueron lanzados hace más de veinte años (Landsat 2 MSS), o bien capas generadas con cartografía impresa de hace varios años. La primera limitación es hacer coincidir la información a nivel

espectral, a nivel del tipo de clasificación, a nivel de escala y de proyección, así como a nivel de la corrección geográfica de las imágenes. Si se logra rebasar esta limitación, se pueden calcular las tasas de deforestación, y analizar las tendencias a partir de curvas teóricas con modelos logísticos (Quattrochi y Pelletier 1991, Spiropoulos 1993, OEA, 1994).

Una segunda variable importante es la geomorfología, ya que esta capa de información es la que nos va a permitir desarrollar una "regionalización ecológica" en el área de estudio. Una regionalización ecológica es una división jerárquica de unidades ambientales homogéneas. Estas unidades se delimitan mediante la identificación progresiva, a escalas cada vez mayores de características geomorfológicas. De esta manera se pueden obtener los siguientes niveles jerárquicos: sistema terrestre, paisaje terrestre y unidad natural (OEA 1994). Para el caso de las ANP y estudios locales de impacto ambiental, se puede generar otro nivel utilizando la geometría de las laderas y el porcentaje de pendientes (Azuara *et al* 1995). A pesar de que existe una guía que trata de definir los niveles jerárquicos, no existen reglas sobre las extensiones de las unidades de paisaje. Por ejemplo en una zona costera plana, como Tabasco, las unidades de paisaje son mucho más extensas que en una zona muy accidentada como el estado de Oaxaca.

Con respecto a la topografía esta es indispensable tanto para la regionalización, como para ayudar a interpretar la imagen de satélite. A partir de la topografía, se pueden definir clases hipsográficas y efectuar interpolaciones para generar en el SIG un modelo digital de terreno (Peucker 1978). Tanto la geomorfología como la topografía se introducen al SIG generalmente por digitalización manual (Capítulo I). Una vez definida la regionalización ecológica en el SIG, alternativamente para la caracterización física y social de las unidades de paisaje se pueden introducir capas de información como, tipos de suelo, hidrología, asentamientos humanos y carreteras, división política y tenencia de la tierra. Si la escala permite que exista variación se pueden introducir la temperatura y la precipitación.

Respecto los análisis de biodiversidad regional a escalas menores (Capítulo 2 y 3), estos tienen como objetivo la identificación de áreas prioritarias para la conservación y se sustentan en la modelación de la distribución de la riqueza biológica. Los resultados de los análisis de biodiversidad son de gran utilidad para la planeación ambiental ya que si conocemos donde se concentra la mayor riqueza biológica, podemos definir políticas de conservación, y podemos programar que los proyectos de desarrollo se hagan donde no ocurre esta riqueza. De esta manera, los análisis a escalas regionales contribuyen de manera directa a los estudios de impacto ambiental y al ordenamiento ecológico del territorio. Sin embargo, a pesar de la insistencia de algunos grupos parlamentarios de la LVI Legislatura

en el Congreso de la Unión, los análisis de biodiversidad regional todavía no han sido considerados como instrumentos de política ambiental en la *Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente* (DOF 1996).

EL CAOS EN LA BIODIVERSIDAD

La *Royal Society of London*, se congregó en el año de 1986, con el objeto de realizar un ciclo de conferencias sobre caos. Los asistentes conocían lo que en su campo de trabajo significaba el caos. Sin embargo, las explicaciones del concepto se acercaban mucho a las representaciones y observaciones del artista renacentista Leonardo da Vinci, en torno a las turbulencias, el desorden y los remolinos en la dinámica de fluidos. La definición de caos a la que se llegó es la siguiente: "Comportamiento estocástico que ocurre en un sistema determinístico". Para entender el fenómeno del caos es necesario discutir su significado ulterior, ya que en su forma presente es una paradoja. El comportamiento determinístico está normado por leyes exactas e inquebrantables. El comportamiento estocástico es irregular, sin leyes y gobernado por la oportunidad o la probabilidad. Por lo tanto, el caos es el comportamiento sin leyes gobernado enteramente por leyes (Stewart 1989).

Estocástico significa, además de azaroso, que el comportamiento de un sistema al pasar de un estado a otro, sólo puede ser descrito en términos de probabilidad. Es decir, que a pesar de ser un sistema con leyes bien definidas, lo describimos con probabilidad como si fuese aleatorio (Yacamán 1994).

Un ejemplo de comportamiento caótico lo encontramos en el crecimiento de una población. Supongamos que llamamos N_t a la población en el año T , y r a la razón de crecimiento. Una ecuación sencilla nos diría que:

$$N_{t+1} = rN_t$$

Lo cual implica que si $r = 2$, la población se duplicará anualmente. Una ecuación más realista sería:

$$N_{t+1} = r N_t (1 - N_t)$$

En este caso, si $r = 2.5$, la población se estabiliza a un crecimiento de 66% anual. Sin embargo, si graficamos la población vs. la rapidez del crecimiento, se presenta un comportamiento curioso. Al principio la curva crece hasta llegar a estabilizarse, después se bifurca o desdobra en dos valores. Al aumentar r , la curva sufre más desdoblamientos, es decir que ya existen varios valores estables de la población y no sólo dos. En este estado ya ocurrió una situación que precede al caos. De hecho, si se sigue graficando sigue aumentando, lo que resulta en un complejo con desdoblamientos que

ocupan todo el espacio hasta cubrirlo por una zona negra. Esta zona es la zona caótica en la cual la población puede crecer desde prácticamente cero hasta 100%. Esto muestra que una ecuación no lineal sencilla puede caer en un estado caótico (Steward 1989, Yacamán 1994). Cuando una curva se estabiliza y sufre una bifurcación repentinamente se debe al efecto de dos atractores. En esencia, un atractor es una fuerza que se localiza en una porción del espacio, de tal forma que cualquier punto se acerca gradualmente a él. En la teoría de caos se han identificado cuatro formas de porciones en el espacio en las que puede fluir, por ejemplo, una razón en una secuencia de tiempo; estas son: los sumideros, las fuentes, la depresión de silla de montar y el ciclo estable limitado. Una combinación de *sumidero + ciclo estable limitado*, será considerado un sólo atractor (Steward 1989).

Después de esta breve explicación, ojalá y se empleara el concepto de *equilibrio ecológico* con más responsabilidad. Continuando con el ejemplo, es importante destacar que cuando se grafica una zona caótica dentro de la zona negra existen bandas blancas con un sólo valor para la población. Estas zonas son las "ventanas de tranquilidad" típicas de todo fenómeno caótico. En este "diagrama de bifurcación para el mapeo logístico", si efectuamos un acercamiento (zoom) sobre una de las ventanas periódicas, nos encontramos que la estructura completa se repite en miniatura, es decir que toda la zona caótica y las ventanas de tranquilidad en el diagrama de bifurcación contienen pequeñas copias de sí misma. Si efectuamos otro acercamiento sobre el "zoom" anterior volvemos a encontrar la misma estructura perfecta en todos los detalles. Este importante fenómeno se denomina auto-similaridad (Yacamán 1994). Mandelbrot (1977) inventó el término "fractal" para describir diferentes tipos de objetos geométricos los cuales exhiben estructuras detalladas similares en un infinito rango de escalas, así mismo, desarrollo una teoría matemática en torno a ellos. Un ejemplo del uso de fractales en ecología, en el nivel de paisaje, es su aplicación en la evaluación de patrones de desintegración continua por cambios en el uso del suelo (Meltzer y Hastings 1992). Los fractales y el caos están íntimamente relacionados.

Existe una gran tradición de investigación tanto básica como aplicada, que va de Galton y Fisher, hasta Lotka y Volterra, así como recientes ejemplos que han contribuido a la biología de poblaciones, a la ecología y al desarrollo de la *teoría de caos*. La heterogeneidad espacial y la localización espacial de interacciones introduce cuantitativamente nuevas dinámicas. Ellas presentan productos teóricos y computacionales que son similares a través del amplio rango de niveles biológicos y de los niveles de organización que integran lo que conocemos actualmente como biodiversidad (Levin *et al.* 1997). En la Tabla 1 se presenta una síntesis de la biodiversidad como fenómeno jerárquico.

Investigaciones recientes demuestran que la riqueza de especies en comunidades locales esta determinada por procesos regionales e históricos que no son bien comprendidos, como la relación que existe entre los *taxa* y el proceso de deriva continental y la diversidad local y regional. Las relaciones no lineales de acumulación de especies en comunidades, no necesariamente son indicativas de saturación. El análisis en diferentes escalas sugiere que las diversidades de comunidades locales están fuertemente limitadas por la riqueza de especies de las regiones que las rodean. De manera similar, la relación que se da entre los *taxa* y los continentes en forma de diversidad local regional, implica "reglas" que gobiernan el ensamblaje de comunidades que pueden ser ampliamente consistentes (Caley y Schluter 1997).

Por otro lado, algunas evidencias sugieren que, a grandes escalas espaciales, la disponibilidad de energía puede estar correlacionada con otras variables que determinan la riqueza de especies, como la temperatura y la precipitación (Rabinovich y Rapoport 1975, Currier y Fritz 1993, Capítulo 3), aunque existen investigaciones de ciertos *taxa* y zonas con patrones climáticos específicos que no apoyan esta hipótesis (Mourelle y Ezcurra 1996). En la mayoría de estudios regionales el tamaño de los cuadrantes no sólo permite incluir diferentes hábitats sino que llega a incluir diferentes biomas. La diversidad de especies en el nivel de paisaje, esta correlacionada con la diversidad de hábitat-parche en el paisaje, lo que sugiere que la diversidad regional de especies esta influenciada por la heterogeneidad espacial a nivel de bioma. De esta forma la energía disponible puede ser una variable que refleje

la diversidad de biomas (Tabla 1). La riqueza total de especies esta correlacionada con los diferentes tipos de hábitat a diferentes escalas espaciales. Los resultados obtenidos por Böhning-Gaese (1997) sugieren que la diversidad de especies esta directamente conectada con la diversidad de ecosistemas y paisajes, por lo que el planteamiento de ¿cuál es el nivel de biodiversidad que hay que proteger? queda resuelto. Protegiendo la diversidad de paisajes y ecosistemas se aseguran altos niveles de diversidad de especies y genes.

La idea de los fractales puede ayudarnos a entender de manera sencilla fenómenos de escala y autosimilaridad de algunos procesos, en el análisis espacial de la biodiversidad.

Sin embargo, queda pendiente el análisis de la relación del caos con los modelos estocásticos y las escalas de tiempo de la biodiversidad. Comenzare por tratar de aclarar el segundo aspecto:

A lo largo del presente capítulo, he descrito diferentes procesos estocásticos que determinan en diferentes niveles de resolución, la viabilidad, vulnerabilidad y permanencia de las especies. Sin embargo, existen ópticas, para este tipo de fenómenos, diferentes a las de la ecología y a la biogeografía ecológica, estas son las que proporcionan la biología evolutiva, la biogeografía histórica y la sistemática con todas las corrientes y metodologías que las sustentan. Como se discutió en el Capítulo 5, evaluar los *cambios en la diversidad de especies* siempre trae consigo serios problemas taxonómicos, por los diferentes sistemas y métodos de clasificación. Por otro lado, grupos de investigadores diferentes, utilizan el adjetivo "histórico", para describir cambios temporales en la diversi-

Tabla 1. Caracterización jerárquica de las escalas espaciales de la biodiversidad *

<i>Nivel</i>	<i>Ecosistema, Sitio o Hábitat</i>	<i>Paisaje</i>	<i>Región</i>
Diversidad	alfa	gama	épsilon
Escala de análisis	1: 10,000 - 1: 80,000	1: 250,000 - 1: 1,000,000	1: 3,000,000
Tamaño del cuadrante	0.0025 - 0.4 km ²	4 - 36 km ²	400 - 50,000 km ²
Gradientes ambientales	Cortos- intermedios	Cortos- intermedios	Largos
Factores	Diversidad de microhábitat(heterogeneidad horizontal, diversidad de altura en el follaje)	Diversidad de hábitat	Energía disponible (temperatura, elevación)=bioma, diversidad de paisajes

* Modificado de Böhning-Gaese (1997), con información de Bailey (1985).

dad, atribuyendo diferentes procesos causales a este concepto, de manera indistinta (Cracraft 1994); de forma similar a lo que ocurre con los sistemas de referencia en física.

Por ejemplo, las "especies" en paleontología son fósiles que difieren lo suficiente para asignarles diferentes nombres. Si dos formas ocurren en un mismo depósito, ellas probablemente representan diferentes especies biológicas o poblaciones que no se entrecruzan. De esta forma, un linaje evolutivo está definido frecuentemente tanto por diferentes nombres, como por sus cambios en morfología. El hecho de que el registro fósil este incompleto trae consigo una serie de problemas. Por ejemplo, es más probable que las especies sean divididas finamente dentro de géneros en un complejo morfológico que en grupos morfológicos simplistas (Schopf 1975). En muchas ocasiones las subdivisiones son arbitrarias y manipulables, por lo que debemos rechazarlas (Llorente 1987). El problema más serio es que muchos de los *taxa* superiores actualmente reconocidos no son estrictamente grupos monofiléticos en el sentido cladista. No obstante y bajo estas restricciones, si contamos especies o *taxa* superiores, el número N en el tiempo t , puede cambiar en una tasa dN/dt . Como el número de individuos en una población, este valor es una función de la tasa de origen O y la tasa de pérdida o extinción E . La tasa de origen O es el número de nuevos *taxa* por los preexistentes en el taxón por unidad de tiempo. La tasa de extinción E está determinada por la probabilidad de extinción durante el periodo dt . De esta manera, la tasa promedio de cambio en diversidad es:

$$dN/dt = ON - EN = N(O - E)$$

Si $O = E$ la diversidad es constante, pero esta sólo permanecerá constante por un largo periodo si un proceso de retroalimentación negativa la sujeta al equilibrio. Es decir que se presenta un fenómeno de **diversodependencia** que controla los factores existentes, en el cual si la diversidad se incrementa, la tasa de origen declina o la tasa de extinción se incrementa (Futuyma 1982). Es obvio que si empleamos la tasa promedio de cambio en la diversidad y lo multiplicamos por el número de especies, bajo el esquema que he descrito previamente, arribaremos súbitamente al caos.

¿Por que me he empeñado en describir estos procesos caóticos y las diferentes ópticas que sobre la biodiversidad existen? La razón es sencilla: el fenómeno de la biodiversidad y su permanencia dinámica es producto, en gran medida, de factores que operan a grandes escalas espaciales y temporales de los cuales conocemos muy poco. En el Capítulo 5 de esta disertación, a través de ciertas inferencias me he atrevido a emitir algunas conclusiones en torno a las distribuciones de especies, géneros y familias para establecer alguna relación histórica de los diferentes ambientes

con la morfofisiología. Sin embargo, es preciso hacer algunas reflexiones.

Las conjeturas que permiten afirmar que el método descrito permite observar en el espacio la distribución de sinapomorfismos filogenéticos (es decir caracteres morfofisiológicos compartidos) en función de similitudes ecológicas, con el objeto de identificar algunos determinantes evolutivos, se sustenta en dos hipótesis que hay que demostrar y que evidentemente no aplican a todos los organismos.

Hipótesis 1: El origen de la homología

De acuerdo con los cladistas, los cuales aceptan la evolución filética pero rechazan la especiación filética por ser artificial, para probar monofilia en un grupo superior basta con demostrar -como condición necesaria y suficiente- la posesión de un tipo de caracteres homólogos denominados sinapomorfias o caracteres derivados compartidos, ya que estos son los únicos que son resultado de ancestría común inmediata, por lo que sólo los grupos hermanos descendientes lo comparten con su ancestro (Llorente 1987). Sin embargo, en un grupo monofilético de acuerdo con la sistemática de Hennig, las especies sólo tienen un ancestro común. Los grupos no monofiléticos pueden ser parafiléticos, basados en simplesiomorfias, es decir en un carácter homólogo que se encuentra en dos o más *taxa* que se hipotetiza se emitió de una especie ancestral que no es la más cercana a estos *taxa*, o bien los grupos no monofiléticos también pueden ser polifiléticos, basados sobre convergencias evolutivas (Nelson y Platnick 1981).

Hipótesis 2: La fidelidad ambiental y los cambios en el espacio

Las áreas de distribución espacial de grupos genéricos y grupos familiares definidos por sus similitudes ecológicas en función de similitudes morfofisiológicas específicas, no necesariamente reflejan la distribución pretérita de su ancestría monofilética o parafilética, ya que los óptimos de condiciones ambientales de géneros actuales, por ejemplo, no necesariamente son los mismos que los óptimos ancestrales. Por otro lado, en el caso que de que sí lo fueran, sería necesario revisar el arreglo espacial que presentaban las regiones y las masas continentales en el momento que se registra una homología específica e inferir dichas condiciones ambientales, para visualizar una distribución ancestral.

En conclusión, las escalas de espacio-tiempo que permiten que observemos la distribución de la biodiversidad actual, nos remiten a un manejo adecuado de la teoría de caos y de los procesos estocásticos, a través del análisis espacial de la distribución actual de géneros específicos con información sistemática precisa.

Finalmente y para concluir este apartado, quisiera hacer algunas precisiones de por que he denominado esta disertación como *Modelación Estocástica y Espacial de la Biodiversidad*. Si bien es cierto, que a lo largo del texto y del análisis de la biodiversidad en la escala límite del paisaje (Tabla 1), están presentes los fenómenos estocásticos, no parece claro que en términos matemáticos se haya efectuado una modelación estocástica *sensu stricto*.

Las ecuaciones predictivas discutidas en este trabajo (Capítulos 3, 4 y 5), son determinísticas con variables al azar y están dadas por un valor de y^* en un tiempo T , que comprende aproximadamente un intervalo de 100 años, dado que se trabajó con un banco de datos de presencias históricas georreferenciadas. El arreglo espacial de las variables climáticas (p, t), corresponde a la distribución de sus medias anuales en una escala 1: 1 000 000. Asimismo, la variable categórica vegetación, v , es una variable instantánea que corresponde a un intervalo de tiempo específico, diferente al definido por la ocurrencia de especies. Su inclusión en la predicción, para el incremento de la precisión, se maneja fuera del modelo matemático.

Las relaciones matemáticas deterministas son simplificaciones debido a que tanto las especies como las variables están sujetas a una considerable variabilidad. De hecho antes de proceder a ajustar los grupos de especies a un modelo lineal generalizado (GILM), con una función Poisson-lognormal, se graficó el conjunto de especies de cada grupo sobre las "series de espacio", definidas por las categorías nominales o intervalos ordinales de cada variable espacial, obteniéndose en todos los casos una distribución al azar.

Sin embargo, otra forma de modelar la variabilidad es asumir que los parámetros que varían son *variables de azar*. Cada una de estas variables al azar tiene asociada una probabilidad, la cual cuantifica la probabilidad de que una variable asuma un valor específico o caiga dentro de un rango específico (Shoemaker 1977, Engen 1979). La probabilidad, p_i de una variable azarosa Y , es igual a un valor de k_i , es decir:

$$P \{ Y = k_i \} = p_i \quad i = 1, \dots, n$$

La esperanza de una variable azarosa $E(Y)$ es el valor medio de la variable y es igual a la suma de los valores k_i , por el número de veces de la probabilidad de su ocurrencia, esto es:

$$E(Y) = \sum p_i k_i$$

Las ecuaciones cuyos elementos son azarosos son llamadas ecuaciones predictivas estocásticas. La solución a un modelo basado en una ecuación predictiva estocástica tradicional, consiste de una *distribución de probabilidades* de $Q_i(t)$, más que de un valor fijo de $Q_i(t)$. Q_i puede ser el valor que toma una población en el sentido estadístico del término, es decir, una

colección de elementos subdivididos en clases o categorías.

No hay que perder de vista que las predicciones efectuadas en esta disertación son espaciales y no temporales. Estas no están fundamentadas, a pesar del proceso de modelación, en probabilidades, sino en frecuencias estimadas producto de un ajuste. En este caso $Q_i(t)$, es más bien un resultado determinístico $Q_i(e)$, es decir un conjunto de frecuencias estimadas representadas en una superficie de respuesta de un grupo de especies a un continuo definido por un gradiente ambiental. Obviamente, existen regiones del continuo en el que se desconoce la presencia de estas especies y que se puede predecir su frecuencia de ocurrencia.

¿Donde entra el elemento estocástico? Las celdas que integran una superficie de respuesta finita en un espacio euclidiano tridimensional (por ejemplo, 106 combinaciones climáticas en Oaxaca y Guerrero y 87 en la Sierra de Chihuahua-Durango), se asocian a extensiones cuantificables de diversos tamaños en la superficie de la tierra. Es decir que a cada celda n -dimensional le correspondería una extensión determinada. Estos espacios ya están definidos en forma de áreas de distribución. Sin embargo, a cada uno de estos espacios se les puede asociar una probabilidad. Por ejemplo asumamos, para un área de distribución específica, que bajo condiciones favorables equivalentes al óptimo en la superficie de respuesta, la ocurrencia de las especies, y , sería igual a $2/3$ y que bajo condiciones desfavorables la ocurrencia sería igual a 0. Asumamos que por la variaciones estacionales, la probabilidad de que estos eventos ocurran es de $1/4$. Además asumamos que la condiciones promedio de ocurrencia de ese grupo de especies en esa área específica, es de 50% de las veces y bajo esas condiciones la ocurrencia y es igual a $1/3$. Entonces

$$P \{ y = k_i \} = p_i$$

donde

$$\begin{array}{ll} k_1 = 0 & p_1 = 1/4 \\ k_2 = 1/3 & p_2 = 1/2 \\ k_3 = 2/3 & p_3 = 1/4 \end{array}$$

El valor esperado de ocurrencia en una celda para cierta época del año podría ser

$$E(y) = \sum p_i k_i = 1/3$$

No es mi intención, explicar los tipos de distribución probabilística ni la teoría de probabilidades, para ello puede consultarse a Kendal y Stuart (1969) y a Engen (1978). Lo que quiero dejar claro es que la Modelación Espacial con la tecnología de SIG y la estadística que se le pueda asociar abre un panorama, que rebasa las fronteras de la modelación estocástica y determinística

tradicional. La heterogeneidad espacial y la localización espacial de interacciones introduce cuantitativamente nuevas dinámicas (Levin *et al.* 1997), en las que cada día se acercan más las formas de modelación del espacio y del tiempo. Sin embargo es preciso distinguir que es información y que es ruido para comprender las regularidades desde el nivel de genes hasta los niveles macroscópicos. Es probable que tengamos que remitirnos a los brillantes textos de geometría de Albert Einstein (1921), para abandonar de una vez y para siempre la geometría euclidiana y comenzar a explorar una geometría más acorde con los fenómenos del universo.

Dentro de los niveles de verosimilitud o fidelidad que representan los modelos es importante reconocer que ellos son imitaciones de la realidad, que representa la mejor realización individual de los complejos procesos en los cuales la estocasticidad, la contingencia y la no linealidad marca una diversidad de posibles respuestas (Levin *et al.* 1997).

IMPORTANCIA DE LAS CULTURAS INDÍGENAS N LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

Acercarse al ambicioso asunto de las culturas indígenas y su importancia en la conservación de la biodiversidad es tocar, en cierta medida, el tema central de la etnoecología. El problema requiere para ser abordado del planteamiento de dos consideraciones fundamentales:

(1) Desde el punto de vista científico nos conduce a un terreno interdisciplinario nuevo, (20 años aproximadamente) relativamente poco explorado, con pocas evidencias y generalizaciones, y altamente complejo ya que en el confluyen, por un lado el análisis de los patrones y procesos culturales y socioeconómicos de los grupos humanos; y por el otro, el análisis de los patrones y procesos de los componentes de la diversidad en la jerarquía biológica (organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes).

(2) Desde el punto de vista filosófico la nueva ciencia de la etnoecología importa un problema epistemológico de las ciencias humanas: La etnología, como el psicoanálisis, interrogan no al ser humano mismo, sino a la región que hace posible un saber específico sobre él. La etnología se aloja en el interior de la relación singular que la racionalidad occidental establece con todas las otras culturas (Foucault 1968). En consecuencia, esta nueva ciencia se ubica en el juego de diferentes juicios de valor. Esto hay que tenerlo claro para evitar mistificaciones. De esta manera, la etnoecología pone al descubierto dos tipos de racionalidad diferentes. La primera (de la que surge esta nueva disciplina) occidental, positiva, con un modelo de "desarrollo" económico definido, ahora por economías globales bajo un esquema neoliberal. La

otra (la que analiza y rescata) enraizada en el pensamiento tradicional de la gente que tiene una relación personal con la tierra donde reside y con sus recursos naturales (Alcorn 1994). Esta otra racionalidad, y esto hay que decirlo, es la de los grupos rurales marginados, producto del modelo de desarrollo de la primera racionalidad.

La primera consideración plantea una serie de problemas metodológicos, por la cantidad de disciplinas que intervienen en su objeto de estudio: las bases ecológicas de las relaciones humanas y las interacciones con el ambiente (Toledo 1990). Esto es, el estudio de las "otras ecologías", las definidas por las "concepciones nativas" de más de 6,000 culturas no occidentales. Las ciencias sociales, las ciencias biológicas y las "artes de interpretación" agrupadas de manera sistemática para resolver el problema de la crisis ambiental mundial (Patton 1993). Aquí es importante hacer énfasis en la necesidad de técnicas de integración y sistematización del conocimiento de las diferentes disciplinas y la información de diferentes fuentes, bajo los dos tipos de racionalidad.

La segunda consideración implica por *génesis*, una fuerte carga ideológica. Para mayor claridad entiendo en este análisis la definición de ideología, en sus dos acepciones: como un conjunto asistemático de nociones precientíficas y como representación ilusoria y deformada de la realidad elaborada por las clases dominantes que ocultan el yugo impuesto al conjunto de la sociedad (Braunstein *et al.* 1978). Tratare de abordar brevemente el aspecto metodológico mostrando algunas evidencias y propuestas útiles para la conservación de la biodiversidad. El aspecto ideológico sólo lo tocare desde el punto de vista legal a través del análisis de los instrumentos de política ambiental y de los derechos de los grupos indígenas.

I

Una parte importante de los estudios etnoecológico se ha centrado en el aspecto etnosistemático y de clasificación ecológica, es decir como las culturas indígenas clasifican sus plantas, animales, suelos, climas, tipos de vegetación y etapas de la sucesión ecológica (Fowler 1977, citado en Patton 1993, Martin 1993). Este conocimiento es muy importante ya que a través del establecimiento de sinónimas, se puede avanzar de manera más eficiente en los inventarios biológicos y en las caracterizaciones físicas y socioeconómicas, información fundamental para una planeación ambiental que conduzca a minimizar la citada crisis. Otro aspecto substancial de estos estudios es que hacen más eficiente el proceso de comunicación, lo que permite involucrar a las comunidades indígenas en el proceso de diagnóstico de sus propios recursos, y posteriormente en la toma de decisiones, bajo un esquema de autodeterminación. Estos esfuerzos son fundamenta-

les, no hay que olvidar que la tasa de pérdida de especies es más elevada que la tasa con la que podemos documentar su diversidad (Dirzo 1990).

Otra de las contribuciones de la etnoecología, es la evaluación de prácticas tradicionales de manejo de los recursos naturales que realizan los grupos indígenas. En algunos casos, bajo ciertas condiciones, estas prácticas han incrementado la heterogeneidad ambiental en una escala favorable para mantener la riqueza biológica e incluso favorecerla (Reichardt *et al.* 1994, Toledo *et al.* 1994). Asimismo, el conocimiento tradicional ha sido determinante para mitigar los efectos negativos de los procesos de adopción de tecnología y pérdida de variabilidad genética en especies de maíz y papa (Bellon 1991, Brush *et al.* 1992). Sin embargo, esto no se puede generalizar para todas las culturas indígenas y obviamente las prácticas desfavorables para la biodiversidad persisten en muchas comunidades, claro está que estas no se comparan con los modelos occidentales de agricultura y ganadería extensiva.

La tercera contribución y quizá la más importante es el análisis de la distribución global de la biodiversidad con respecto a la distribución de los grupos indígenas. En Centroamérica el 85% del total de las áreas naturales protegidas es ocupado por comunidades indígenas, en Sudamérica el 80% de las áreas se encuentran bajo la misma condición. Y si bien, en los países asiáticos y en África todavía están en proceso las estimaciones, las tendencias señalan un patrón similar (Alcorn 1994). Estas evidencias nos conducen a dos situaciones. La primera nos señala la necesidad de desarrollar métodos que nos permitan hacer compatible el aprovechamiento de los recursos naturales con los objetivos de conservación (Blokstein 1990, Capítulo 2). En este sentido, además de impulsar este tipo de líneas de investigación, es importante la formalización de los métodos que nos permiten tener un conocimiento objetivo de las condiciones de calidad de vida de los grupos indígenas. La utilización de técnicas de análisis multivariado y modelación espacial con SIG (Capítulo 3), han demostrado ser útiles para identificar grupos de comunidades rurales con condiciones socioeconómicas similares, así como para valorar los mejores predictores de una condición socioeconómica específica. Por otro lado, la distribución espacial de los grupos con condiciones socioeconómicas similares dentro de una región, permite integrar esta información a los análisis de riesgo y a la planeación ambiental regional (Flores-Martínez 1994, Azuara *et al.* 1995).

II

La segunda situación a la que nos conduce la evidencia de Alcorn (1994), y que tiene que ver con las consideraciones inicialmente expuestas, es el replanteamiento de los instrumentos de política ambiental y el cuestio-

namiento de la racionalidad del modelo económico que rige el orden mundial contemporáneo. El problema fundamental del modelo económico neoliberal, que es una continuación sin contraparte, o una fase superior del modelo capitalista, es que no consideró desde su origen al medio ambiente del cual depende. Si a esta omisión, se le agregan las presiones que ejerce el Fondo Monetario Internacional (FMI) a nuestro país, los pulsos de una economía especulativa, la equivocada percepción del crecimiento económico como una graduación de tasas de interés y no como un conjunto de relaciones sociales productivas destinadas a la satisfacción de necesidades y sustentada en el aprovechamiento racional de los recursos naturales de la nación, difícilmente se puede crecer económicamente y menos aún mantener la riqueza biológica. Es evidente que el problema no se resuelve solamente con decretar reservas naturales. La planeación de una economía nacional tendiente a una sustentabilidad con equidad, debe de estar fundada en una evaluación técnica y científica del potencial productivo de las diferentes regiones que conforman nuestro territorio. De esta forma se pueden definir políticas regionales de aprovechamiento racional de los recursos naturales y políticas de conservación, sustentadas en el conocimiento de las tasas de crecimiento y la capacidad de recuperación de los recursos naturales. Y principalmente, se debe considerar en la definición de políticas de uso del suelo y manejo de recursos, la participación de los diferentes sectores y actores sociales, así como el ejercicio real del federalismo (Castillo-Juárez *et al.* 1996).

Los instrumentos de política ambiental en México (DOF 1996), son las manifestaciones de impacto ambiental (MIA), los ordenamientos ecológicos del territorio (OET), los instrumentos económicos (impuesto a las gasolinas, multas y sanciones), las auditorías ambientales y los programas de manejo de áreas naturales protegidas.

El único instrumento que considera en la ley vigente de manera explícita a los diferentes sectores y actores sociales involucrados en la zona de estudio es el ordenamiento ecológico, ya que es una herramienta para orientar las políticas de uso del suelo de un área geográfica previamente definida. El proyecto de OET de la región de los Chimalapas, en el estado de Oaxaca, es un estudio de caso muy interesante. En esta región se realizaron de manera coordinada con los grupos indígenas dos ordenamientos, uno elaborado por un grupo de especialistas, con las metodologías y técnicas estadísticas apropiadas y el otro realizado por la comunidad bajo sus propios criterios de clasificación. Los objetivos y el procedimiento fueron definidos previamente, también de manera conjunta. El resultado fue que los dos grupos llegaron a una regionalización y a una definición de políticas de uso del suelo y de los recursos naturales bastante similares (Carranza-López 1997).

Es importante destacar que la participación social hace que el OET se convierta en una herramienta para la negociación. Hay que recordar que en los problemas ambientales siempre existe una parte afectada por lo que la solución de ellos recaerá dentro del campo de las estrategias de resolución de conflictos y de negociación (Piñero 1996). Por otro lado, la participación abierta de las comunidades indígenas y los diferentes actores de la región permite que se involucren y se comprometan con el manejo adecuado y la conservación de los recursos naturales de su región (OEA 1994, Castillo-Juárez *et al.* 1996).

Sin embargo, existen casos contrarios donde los instrumentos de política ambiental no han funcionado, por ejemplo, la construcción del canal intracostero tamaulipeco. La aprobación de esta MIA afecta una región de 480 km de largo donde habitan más de 20,000 campesinos y pescadores, cuya opinión no ha sido tomada en cuenta (Ceballos y Zsekely 1996). En el caso de Tepoztlán es todavía más evidente la ineficiencia de los instrumentos de política ambiental, ya que la Ley Ambiental vigente en ese momento (octubre de 1995), otorgaba una amplia discrecionalidad a la autoridad, existía falta de claridad en la atribución de competencias y una carencia total de derechos para las comunidades indígenas. Algunas de estas deficiencias se han superado recientemente (DOF 1996), aunque quedaron pendientes cuestiones esenciales como son:

1. Modificaciones al artículo 28 del capítulo de impacto ambiental en el que se señale que "los impactos positivos y negativos reportados en las MIAs sean demostrativos y no sólo de carácter enunciativo. Asimismo, la evaluación de dichos impactos debe estar sustentada en metodologías verificables". Sin esta modificación no se garantiza la calidad de los estudios y se presta a actos de corrupción.

2. Autonomía del órgano de procuración de justicia ambiental del poder ejecutivo, ya que actualmente la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA) actúa como juez y parte.

3. El derecho de todo mexicano a gozar de un medio ambiente que le permita contar con los requerimientos mínimos de calidad de vida en términos de desarrollo, salud y bienestar, así como el derecho y obligación de los mexicanos a utilizar racionalmente los recursos naturales de la nación, sin reducir la posibilidad de aprovechamiento para las futuras generaciones.

Este derecho debe elevarse a rango constitucional y por lo tanto requiere de la reforma al artículo 4o de la Carta Magna. Las leyes secundarias como la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección Ambiental son reglamentarias de la Constitución, si no se consagra este derecho en ella no existe la garantía individual ni colectiva que le permita tener interés jurídico a cualquier mexicano afectado por un problema ambiental y mucho menos a las comunidades indí-

genas. Sin este derecho la ley secundaria, los instrumentos de política ambiental y todo derecho individual o colectivo emanado de su ejecución, no tienen efecto bajo la Ley del Amparo.

Actualmente en la agenda del Congreso de la Unión está por discutirse, una vez reconocidos los Acuerdos de San Andrés Larrainzar, la Ley sobre Derechos y Cultura Indígena, por lo que será necesario efectuar una revisión de los instrumentos de política ambiental a la luz de esta nueva ley y de las reformas constitucionales, y de manera enfática analizar los reglamentos e instrumentos que sustentan la planeación ambiental regional.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcorn, J.B. 1994. Noble savage or noble state?: northern myths and southern realities in biodiversity conservation. *Ethnoecológica* II (3):7-19
- Azuara, I., L. A. Bojórquez-Tapia, M. Franco, M.A. Ortiz, V. Sorani y D. Piñero. 1995. *Plan Ecológico Forestal de la Reserva Especial de la Biosfera Mariposa Monarca*. Informe Técnico. Centro de Ecología, UNAM. México. 92 pp.
- Bailey, R.G. 1985. The Factor of Scales in Ecosystem Mapping. *Environmental Management*. 9 (4):271-276.
- Ball, G.L. 1994. Ecosystem Modeling with GIS. *Environmental Management* 18(3):345-349.
- Ball, G.L. and R.Gimblett. 1992. Spatial dynamic emergent hierarchies simulation and assessment system. *Ecological Modelling* 62:107-121.
- Begon, M., J.L. Harper and C. R. Townsend. 1987. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 876 pp.
- Bellon, M.R. 1991. The Ethnoecology of Maize Variety Management: a Case Study from Mexico. *Human Ecology* 19 (3): 389-417.
- Blockstein, D.E. 1990. Toward a Federal Plan for Biological Diversity. *Journal of Forestry* 88(3): 15-19.
- Böhning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*. 24: 49-60.
- Bojórquez-Tapia, L.A., I. Azuara, E. Ezcurra y O. Flores-Villela. 1995. Identifying Conservation Priorities in Mexico through Geographical Information Systems and Modeling. *Ecological Applications*. 5 (1): 215-231.
- Braunstein, N.A., M. Paternac, G. Benedito y F.Saal. 1978. *Psicología: ideología y ciencia*. Siglo XXI Editores S.A. 419 pp.
- Brush, S.B. Taylor, J.E. y M. R. Bellon 1992. Technology adoption and biological diversity in Andean potato agriculture. *Journal of Development Economics* 39: 365-387.

- Burrough, P.A. 1986. *Principles of Geographical Information Systems for Land Resources Assessment*. Clarendon Press, Oxford.
- Burgman, M.A., S. Ferson y H.R. Akcakaya. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Editorial Chapman & Hall. 314 pp.
- Caley, M.J. y D.Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*. 78 (1):70-80.
- Carranza-López, T. 1997. *Metodología para el estudio del ordenamiento ecológico técnico-campesino en San Isidro, La Gringa, San Francisco La Paz y Santa María Chimalapa, Oaxaca*. Tesis de Maestría. PIMADI. Instituto Politécnico Nacional. 218 pp.
- Castillo-Juárez, L.I., I. Azuara y R. Mendez. 1996. Desarrollo sustentable bajo las condiciones reales de México. En: *Engineering In Sustainable Development*. Proceedings of the International Congress. FIUAEM, México, pp: 19-26.
- Ceballos, G. y A. Székely. 1996. Escrito Complementario de la Denuncia Popular Contra el Proyecto de Canal Intracostero, Tamaulipas. Unidad de Quejas, Procuraduría Federal de Protección al Ambiente.
- Cracraft, J. 1994. Species Diversity, Biogeography and the Evolution of Biotas. *American Zoology* 34:33-47.
- Currie, D. J. y Fritz, J.T. 1993. Global patterns of animal abundance and species energy use. *Oikos* 67: 56-68.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Editorial Diana, primera edición en español (1953). 503 pp.
- Dirzo, R. 1990. La biodiversidad como crisis ecológica actual ¿que sabemos? Número especial 4. *Ecología y conservación en México, Ciencias*. 48-55.
- DOF (Diario Oficial de la Federación) 1996. Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección Ambiental. Diciembre de 1996.
- Eguiarte, L.E. y D. Piñero. 1990. Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos. Número especial 4. *Ecología y conservación en México, Ciencias*.: 34-47.
- Einstein, A. 1921. *Geometría y Experiencia*. Spriger, Berlin. Reproducido en: paginas 40-54, *Sobre la Teoría de la Relatividad y otras aportaciones científicas*. 1983. Sharpe Editor. Madrid, 279 pp.
- Flores-Martínez, A. 1994. Evaluación de riesgos ambientales en el estado de Oaxaca. Instituto Nacional de Ecología, México, 86 pp.
- Forman, R.T. and M.Godron. 1981. Patches and structural componentes for a landscape ecology. *Bio-Science* 31:733-740.
- Foucault, M. 1968. Las Ciencias Humanas. En *Las Palabras y las Cosas: una Aqueología de las Ciencias Humanas*. Ed. Siglo XXI, edición decimosexta (1985), pp: 334-375.
- Fowler, C.S. 1977. Ethnoecology. En *Ecological Anthropology*. Ed. John Wiley and Sons.
- Futuyma, D. J. 1982. *Evolutionary Biology*. Sinauer. Sunderland, Massachussets, 600 pp.
- Galpin, M. E. 1991. The genetic effective size of a metapopulation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 42: 165-75.
- Gilpin, M. E. y M.E. Soulé. 1986. Minimum viable population: processes of species extinction. En *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity* (ed. M.E. Soulé), Sinauer. Sunderland, Massachussets, pp: 19-34.
- Hanski, I. y M.Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of Linnean Society*. 42:3-16.
- Harris, L.D. 1984. *The Fragmented Forest: Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity*. University of Chicago Press. Chicago. 211 pp.
- Haslett, J.R. 1990. Geographic Information Systems: A New Approach to Habitat Definition and The Study of Distributions. *Trends in Ecology & Evolution*. 3(7):214-218.
- Hedrick, P.W. 1983. *Genetics of population*. Van Nostrand Reinhold Co. New York.
- Hoffer, R.M. y M.D. Shirley. 1976. Mission Planning: Considerations an requirements. En *Fundamentals of Remote Sensing*. Ed. Purdue Research Foundation.
- Holling, C.S. 1978. *Adaptative Environmental Assessment and Management*. Wiley. Chichester.
- Hurn, J. 1989. *Global Positional System*. A guideto the next utility. Trimble Navegation, USA. 76 pp.
- Kendall, M.G. y Stuart, A. 1969. *The Advanced Theory of Statistics*, vol. 1, 3a. edición, Griffin, London.
- Levin, S., B. Grenfell, A. Hastings y A. S. Perelson. 1997. Mathematical and Computational Challenges in Population Biology and Ecosystem Science. *Science*. 275: 334-343.
- Levins, R. 1970. Extinción. In: Gerstenhaber Ed. *Some Mathematical Questions in Biology. Lectures on Mathematics in Life Sciences*, 2: 77-107. Providence, Rhode Island: American Mathematical Society.
- Lewontin, R.C. 1994. *The genetics basis of evolutionary change*. Columbia University Press. New York.
- Llorente, J. 1987. Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias*. Número especial: 74-87.
- Lubchenko, J., A.M Olson, L.M. Brubaker, S.R. Carpenter, M.M. Holland, S.P Huubbell, S.A. Levin, J.A. MacMahon, P.A. Matson, J.M. Melillo, H.A. Mooney, C.H. Peterson, H.R. Pulliam, I.A. Real, P.J. Reagal, y P.G. Risser. 1991. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. A report from the Ecological Society of America. *Ecology*. 72:371-412.

- Mandelbrot, B.B. 1977. *Fractal Form, Chance and Dimension*. W.H. Freeman, New York.
- Martin, G. J. 1993. Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, México. *Etnoecológica*. I (2):17-33.
- Meltzer, M.I. y H.M. Hastings. 1992. The use of fractal to assess the ecological impact of increased cattle population: case study from the Runde Communal Land, Zimbabwe. *Journal of Applied Ecology*. 29: 635-646.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1996. Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 7: 667-680.
- Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography*. Columbia University Press. New York. 567 pp.
- OEA (Organización de los Estados Americanos) 1994. Ordenamiento ecológico del la región del Sistema Lagunar Huizache Caimanero, en los estados de Sinaloa y Nayarit. INE y Centro de Ecología, UNAM. (eds.). 93 pp.
- Patton, D. 1993. Ethnoecology: The challenge of cooperation. *Etnoecológica*, I (2):5-15.
- Peucker, T.K. 1978. Data structures for digital terrain models: discussion and comparison. *Harvard Papers on Geographical Information Systems*. 5: 1-15.
- Piñero, D. 1996. Conocimiento y Desarrollo Sustentable. En: *Políticas para el Desarrollo Científico y Tecnológico de México*. H. Castillo & I. Azuara (eds.). Comisión de Ciencia y Tecnología del Senado de la República. México pp.125-128.
- Pimack, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 564 pp.
- Quattróchi, A. and R. Pelletier. 1991. Remote Sensing for Analysis of Landscapes: an introduction. En: *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. M.G. Turner and R.H. Gardner (eds). Spring-Verlag. New York. pp. 51-76.
- Rabinovich, J.E. 1980. *Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales*. Ed. CECOSA, México. 313 pp.
- Rabinovich, J.E. y E. H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2:141-157.
- Schoemaker, C. 1977. Mathematical Construction of Ecological Models. Pages 76-113 En: A. S. Hall y J. Day (ed.) *Ecosystem Modeling in Theory and Practice*. John Wiley. New York.
- Schopf, T. J. M. , D.M. Raup, S.J. Gould, and D.S. Simberloff. 1975. Genomic versus morfologic rate of evolution: influence of morfologic complexity. *Paleobiology* 1:63-70.
- Spiropoulos, N. 1993. Change Detection in Salamis Island Using Landsat MSS and TM Imagery. *Geodesical Info Magazine*. pp (s.n)
- Steward, Y. 1989. *Does God Play Dice?. The Mathematics of Chaos*. Ed. Blackwell. Oxford. UK. 317 pp.
- Toledo, V.M. 1987. Ethnoecology, peasant economy and rural production in México. Speech presented at the University of California, Berkeley.
- Toledo, V.M. 1990. Perspectiva etnoecológica: cinco reflexiones acerca de las "ciencias campesinas" sobre la naturaleza con especial referencia a México. Número especial 4. Ecología y conservación en México, *Ciencias*.22-29.
- Toledo V.M., B. Ortiz y S. Medellín-Morales. 1994. Biodiversity inslands in a sea of pausterlands: Indigenous resource management in the humid tropics of Mexico. *Etnoecológica* II (3):37-49.
- Verboom, J., K. Lankester y J.A.J. Metz. 1991. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society*. 42:39-55.
- Yacamán, J.M. 1994. El caos, la nueva física, las nuevas matemáticas y sus aplicaciones a las ciencias sociales. *Ciencia y Desarrollo*. 114 : 14-26.