

00387

24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES BIOGEOGRÁFICOS
DE LA MASTOFAUNA MEXICANA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

TANIA ESCALANTE ESPINOSA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

MÉXICO, D. F.



NOVIEMBRE, 2003

COORDINACIÓN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Nombre: Escalante
Espinosa Tania
Fecha: 10 - Nov - 2003
Firma: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de julio de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Tania Escalante Espinosa**, con número de cuenta 92510942 y número de expediente 3991182, con la tesis titulada: "**Patrones biogeográficos de la mastofauna mexicana**", bajo la dirección del (la) **Dr. Juan José Morrone Lupi**.

Presidente:	Dr. José Ramírez Pulido
Vocal:	Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe
Vocal:	Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza
Vocal:	Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez
Secretario:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Suplente:	Dr. Jorge Enrique Llorente Bousquets
Suplente:	Dr. David Valenzuela Galván

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de noviembre de 2003

Dr. Juan J. Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

B

RECONOCIMIENTO

La Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP), de la Universidad Nacional Autónoma de México, otorgó la beca con la cual fue posible realizar este trabajo.

Los Proyectos de Tesis Doctoral PAEP 2002 y 2003, números 201307 y 201301, permitieron la asistencia a cursos, congresos e impresión de tesis.

El Comité Tutorial, conformado por los Drs. Juan José Morrone Lupi, Jorge E. Llorente Bousquets y José Ramírez Pulido dirigieron de manera exitosa este trabajo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DEDICATORIA



Un pour tous, tous pour un

Les trois mosquetaires
Alexandre Dumas

A Gerardo,
por todo el apoyo durante estos años, por comprenderme cuando tenía que emplear largas horas estudiando, por las horas de desvelo, por "becarme", cuidarme y quererme tanto. Porque sin ti, simplemente no lo hubiera logrado.

A Sheila,
por su amistad incondicional, por sus palabras de aliento siempre que las necesité.

A Erika, Ildelfonso y Sebastián,
por compartir conmigo esta experiencia, y ayudarme a mantenerme al pié del cañón.

A Silvia y Luis Felipe,
porque sin duda esto es una obra que concluye gracias a lo que me ayudaron a concluir anteriormente.

A Rocío, Andrea, Carlos, Rosa y José,
por aceptarme como soy, a pesar de que a veces estemos lejos.

A Cherry,
por ser mi compañía siempre sin pedir nada a cambio, sin cuestionar mis horas ausente.

A quienes me inspiraron,
A quienes me ayudaron,
A quienes creyeron en mí,
este trabajo es suyo...

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ÍNDICE

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	3
Abstract.....	5
Introducción.....	7
Objetivos.....	25
Capítulo I. Material y Métodos.....	26
Resumen.....	27
Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa y J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. <i>Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales</i> 24(92): 325-341.	
Morrone J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. <i>Journal of Biogeography</i> 29(8): 1095-1104.	
Capítulo II. Estado del conocimiento.....	28
Resumen.....	29
Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. <i>Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)</i> 87: 47-65.	

Capítulo III. Patrones históricos.....	31
Resumen.....	32
Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2003. Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of Mexican land mammals. <i>The Southwestern Naturalist</i> 48(4): 563-578.	
Escalante, T., J. J. Morrone y G. Rodríguez. En prensa. La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica natural de México. En: Sánchez, G. y A. E. Rojas (eds.), <i>Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos</i> , CIB-UAEH, Pachuca.	
Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. Enviado. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone: A track analysis. <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> .	
Capítulo IV. Conservación.....	34
Resumen.....	35
Escalante, T. En prensa. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. <i>Anales del Instituto de Biología, UNAM</i> .	
Escalante, T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. Pp. 297-302. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.). <i>Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía</i> , Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.	
Conclusiones.....	37
Referencias bibliográficas.....	51

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México. A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM por la beca que me otorgó para estudiar el Doctorado. Al Comité Tutorial: Drs. Juan J. Morrone Lupi, Jorge E. Llorente Bousquets y José Ramírez Pulido, les agradezco que dirigieran acertadamente esta tesis. A los miembros del jurado de examen: Drs. José Ramírez Pulido, Héctor T. Arita Watanabe, Adolfo G. Navarro Sigüenza, Ella G. Vázquez Domínguez, Juan J. Morrone Lupi, Jorge E. Llorente Bousquets y David Valenzuela Galván, quienes sugirieron modificaciones y realizaron comentarios que enriquecieron este trabajo.

Héctor T. Arita, Gerardo Ceballos y Ricardo López Wilchis amablemente permitieron el empleo de los datos de las bases de datos que compilaron bajo los proyectos clave A003 (Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México) y P130 (Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá) financiados por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

El Sistema de Información Biotica[®] y la cartografía contenida en el mismo, fue proporcionada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, quien igualmente proporcionó las bases de datos en archivo electrónico. En particular agradezco la colaboración de Jorge Soberón Mainero, Raúl Jiménez Rosemberg y Hesiquio Benítez.

David N. Espinosa Organista y Claudia Aguilar Zúñiga han colaborado de manera importante en el manejo del Sistema de Información Geográfica y en el análisis mismo de los datos, así como continuamente aportaron ideas al proyecto. Actualmente se trabaja con el primero en la publicación formal de algunos de los resultados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El posgrado de la Facultad de Ciencias financió una estancia en el Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, España. Agradezco a Jorge M. Lobo su entusiasmo y sus enseñanzas, y a Joaquín Hortal su ayuda y hospitalidad. También recibí apoyo del PAEP para la impresión de la tesis.

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda incondicional, amistad y estímulo de Juan José Morrone. Todas las publicaciones fueron revisadas y corregidas por él. Gerardo Rodríguez, Livia León, Rodrigo Medellín, Isaias Salgado, Jorge Soberón, Patricia Dávila, Oscar Flores, Marisol Montellano, Adolfo Navarro, Pilar Rodríguez, Héctor Arita e Isolda Luna han realizado comentarios y aportaciones importantes a los manuscritos.

Participaron en la realización del trabajo, aportando su experiencia y comentarios, el personal y tesistas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, en especial gracias a Blanca Hernández, Armando Luis, Adolfo Navarro, Gabriela García y Marysol Trujano. Gracias a Raúl Contreras, Ricardo García y Juan Carlos Zamora, por lo que aprendí de ustedes durante los semestres que impartí clases.

También agradezco a los compañeros del Curso RLB 2000 y del Curso Conceptos y Estrategias para estimar la Biodiversidad 2002, por sus comentarios. Y a mis alumnos de la carrera de Biología de la Facultad de Ciencias y de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

Finalmente gracias a mis "padrinos" del CAPREVI por su apoyo en los momentos difíciles, en especial al Dr. Ramón Esteban.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

Se describen los principales patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México, basados en datos de ejemplares albergados en colecciones biológicas y referidos en la bibliografía, empleando métodos de la biogeografía histórica. Se analizaron 56,859 registros de ejemplares de colecciones y literatura pertenecientes a 696 taxones: 155 géneros, 425 especies y 116 subespecies, obtenidos de dos bases de datos. Los registros fueron sometidos a un control de calidad estricto antes de ser analizados. Posteriormente, cada registro fue representado geográficamente en un mapa del territorio y asignado a cuadrículas de 0.5° de latitud X 0.5° de longitud, 1° X 1° , los estados mexicanos, 47 ecorregiones y 14 provincias biogeográficas. El número de especies, ejemplares y sitios de recolecta fue cuantificado para cada una de las unidades anteriores, con el fin de obtener una estimación del estado del conocimiento de la mastofauna. Se identificaron las áreas con mayor riqueza de especies, las cuales se localizaron hacia el centro y sureste del país, mientras que los sitios con menor número de especies se encontraron en las penínsulas y el extremo norte, donde además coincide la menor cantidad de conocimiento mastofaunístico. Se empleó el estimador no paramétrico Chao2, con el que se estimó que el número total de especies para el país no aumentará sustancialmente, incluso con mayor muestreo.

El método del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) permitió la identificación de cinco áreas de endemismo (Altiplano Norte, los Altos de Chiapas, Baja California, Istmo y Yucatán), y la regionalización del país en 15 provincias agrupadas en dos regiones: Neártica (provincias Altiplano Mexicano Norte, Baja California, California, Sonora y Tamaulipas) y Neotropical (provincias Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de

México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur).

El método de la panbiogeografía fue empleado para analizar las principales zonas de confluencia de las regiones Neártica y Neotropical: Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental. Además, la zona de los Altos de Chiapas fue identificada como el relicto más austral de la mastofauna neártica en Mesoamérica.

En México, más del 40% de los mamíferos terrestres nativos se encuentra en riesgo, por lo que es necesario establecer prioridades dentro del sistema de áreas naturales protegidas y proponer nuevas áreas para protegerse. El empleo de los métodos de la biogeografía histórica permite establecer criterios para elegir áreas de conservación. En este trabajo se priorizaron 57 áreas (21 Áreas Naturales Protegidas y 36 Regiones Terrestres Prioritarias) donde coinciden al menos dos criterios de conservación (alta riqueza de especies, área de endemismo, y presencia de especies características y endémicas en riesgo). Además se propone la creación de un área de conservación para la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán. La zona de los Altos de Chiapas resultó una prioridad para conservación, ya que se comportó tanto como área de endemismo, nodo biogeográfico, y posee especies características y endémicas en riesgo.

El estudio de la distribución de los mamíferos terrestres de México requiere la integración y aplicación de nuevos métodos, lo cual permitirá comprender los procesos que originaron los patrones identificados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ABSTRACT

The main patterns of geographical distribution of the Mexican terrestrial mammals are described, based on data of specimens harbored in biological collections and referred in the bibliography, using methods of the historical biogeography. 56,859 records of collection specimens and literature belonging to 696 taxa were analyzed: 155 genera, 425 species, and 116 subspecies, obtained from two databases. The records were subjected to a strict quality control before being analyzed. Later, each record was geographically represented in a map of the country and assigned to grids of 0.5° latitude X 0.5° longitude, 1° X 1°, to the Mexican states, 47 ecoregions, and 14 biogeographic provinces. The number of species, of specimens and sites of collect were quantified for each one of units, to obtain an estimate of the state of the knowledge of mammals. Areas with high species richness were identified and located toward the center and southeast of the country, while the zones with smaller number of species were in the peninsulas and the north, where the least in knowledge of mammals also coincides. The non-parametric estimator Chao2 was used, which estimated that the total number of species for the country would not increase substantially, even with more sampling.

A Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) allowed the identification of five endemism areas (Altiplano Norte, Altos de Chiapas, Baja California, Istmo and Yucatán), and the regionalization of the country in 15 provinces, grouped in two regions: Nearctic (Altiplano Mexicano Norte, Baja California, California, Sonora and Tamaulipas provinces), and Neotropical (Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental and Sierra Madre del Sur provinces).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

The method of the panbiogeography was employed to analyze the main areas of confluence of the Nearctic and Neotropical regions: Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental and Sierra Madre Oriental. Also, the area of Altos de Chiapas was identified as a relict of the presence of the austral mammals in Mesoamerica.

In Mexico, more than 40% of the native terrestrial mammals are endangered, therefore it is necessary to establish priorities within the system of natural protected areas as well as define new areas. The use of methods of the historical biogeography allows the definition of criteria approaches to choose conservation areas. In this work, 57 areas were prioritized (21 Protected Natural Areas and 36 High-priority Terrestrial Regions) with at least two conservation criteria coincide (high species richness, endemism area, and presence of endangerment characteristic and endemic species). Also, the creation of a conservation area for the ecoregion "Selvas secas de la Península de Yucatán" was proposed. Altos de Chiapas resulted a conservation priority, because it is an endemism area and biogeographic node, and it possesses characteristic, endemic species, and species in danger.

The study of the geographical distribution of the Mexican terrestrial mammals requires the integration and application of new methods, which will facilitate understanding of those processes that originated the patterns here identified.

TESIS CON
PALLA DE ORIGEN

*La ciencia es una estrategia, es una forma de atar la verdad,
que es algo más que materia pues el misterio se oculta detrás.
Que no, que no, que el pensamiento no puede tomar asiento,
que el pensamiento es estar siempre de paso, de paso...*

Luis Eduardo Arute

Introducción

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INTRODUCCIÓN

México alberga la mayor fauna de mamíferos de América, y en el contexto mundial se considera uno de los países más diversos (Ceballos y Navarro, 1991; Fa y Morales, 1993). Esta diversidad está compuesta principalmente por roedores y murciélagos, aunque en el país están representados 12 órdenes, que incluyen 34 familias, cerca de 190 géneros, unas 530 especies y más de 1 000 subespecies (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Salinas y Ladrón de Guevara, 1993; Ramírez-Pulido *et al.*, 1996; Arita y Ceballos, 1997; Ceballos *et al.*, 2002a; Ceballos *et al.*, 2002b; Villa y Cervantes, 2003).

Dado que los mamíferos han sido un grupo de estudio con gran tradición (León, 1989; Vaughan *et al.*, 2000), el conocimiento que se tiene sobre su distribución es muy vasto (Hall, 1981; Arita, 1993a; Wilson y Reeder, 1993; Álvarez-Castañeda y Patton, 1999). Además, han sido de los primeros taxones en los que se ha reconocido que con la comparación de sus distribuciones es posible descubrir e identificar patrones (Buffon, 1761; Wallace, 1876).

La palabra patrón se refiere a rasgos característicos de un conjunto de resultados, tales como tendencias y repeticiones en una serie de datos. Son derivaciones, analogías o generalizaciones basadas en observaciones y, como tales, no están libres de cierta tendencia (Fa y Morales, 1993). Otros autores (Halffter, 1976; Wiens, 1989) han indicado que el término patrón también evoca el aspecto de comparación o referencia y las relaciones existentes entre distintas observaciones de la naturaleza. Puesto que la existencia de un patrón se diagnostica por recurrencia o repetición de distribuciones de datos independientes con respecto a una o más variables, la biogeografía intenta diagnosticar esos patrones respecto al espacio o tiempo (Escalante *et al.*, 2003a).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Myers y Giller (1988) propusieron que el objetivo fundamental de la biogeografía consiste en la definición de patrones y en la identificación de sus procesos causales. El desarrollo de los procesos precede a la formación de los patrones, pero el biogeógrafo primero requiere identificar el patrón y posteriormente averigua los agentes causales que lo han configurado (Vargas, 1992).

Los patrones biogeográficos pueden clasificarse con base en el grado de complejidad que encierra el establecimiento de los mismos en primarios, secundarios y terciarios (Myers y Giller, 1988). Por otro lado, Espinosa y Llorente (1993) consideran dos niveles en el estudio de los patrones biogeográficos: los que involucran la distribución individual de las especies (nivel ecológico) y los que involucran la distribución congruente de taxones distintos (nivel histórico). En general, los patrones principales que se intenta identificar y descubrir a nivel histórico son los patrones de diversidad, el endemismo y la disyunción.

El estudio de los patrones de distribución de los mamíferos de México es muy antiguo. Las primeras regionalizaciones mastofaunísticas en este país datan de la primera mitad del siglo XX (Dice, 1943; Goldman y Moore, 1945; Darlington, 1957). Años más tarde, Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1990) propusieron una versión actualizada de las provincias mastofaunísticas, con base en la riqueza de especies y el porcentaje de endemismos. Finalmente, un análisis biogeográfico a partir de datos de mamíferos a escala nacional incluyó estudios numéricos (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994).

El estudio y descubrimiento de los patrones de distribución geográfica de los taxones ha sufrido una importante revolución metodológica y conceptual desde la segunda mitad del siglo XX, originada a partir de tres hechos básicos: el desarrollo de la sistemática filogenética de Hennig (1950), la teoría de la deriva continental de Wegener (1929), y las ideas panbiogeográficas de Croizat (1964).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El estudio de los patrones de distribución geográfica en el nivel histórico, particularmente de las áreas de endemismo, recae en dos hipótesis principales: la dispersión y la vicarianza (Espinosa y Llorente, 1993). El término dispersión se puede entender de dos maneras: como la colonización a través de una barrera y como la expansión más o menos continua de la distribución de un taxón (Andersson, 1996). Para Udvardy (1980), la dispersión es el proceso o resultado de extenderse por migración activa o transferencia pasiva de los organismos de un lugar a otro, de su lugar de origen a otra localidad. Los biogeógrafos actuales han observado que las distribuciones de las especies frecuentemente se expanden, y que algunas especies cruzan barreras mientras esto ocurre. A través del estudio del cruce de barreras, algunos biogeógrafos ecológicos han postulado, descubierto y estudiado mecanismos relacionados con la dispersión (Udvardy, 1980). El dispersionismo sugiere que la explicación de las distribuciones orgánicas es la dispersión a gran distancia sobre una geografía estable (Bueno-Hernández y Llorente-Bousquets, 2000). Los métodos empleados en esta hipótesis son la implementación cladística de Bremer y la biogeografía filogenética (Morrone y Crisci, 1995).

En la década de 1950 se desarrolló un nuevo paradigma en los estudios biogeográficos: Croizat propuso que "la vida y la Tierra evolucionan juntas", es decir, que las barreras evolucionan conjuntamente con las biotas (Morrone, 2001b). La mayoría de los análisis biogeográficos modernos se realizan actualmente bajo esta perspectiva, llamada biogeografía de la vicarianza. En la hipótesis de vicarianza, una población ancestral es dividida en subpoblaciones por el surgimiento de barreras que los organismos no pueden cruzar. Al paso del tiempo, las subpoblaciones aisladas pueden diferenciarse en diferentes taxones. Los métodos básicos de esta aproximación son la panbiogeografía, el análisis de parsimonia de endemismos y la biogeografía cladística (Morrone y Crisci, 1995).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Croizat (1958) describió la panbiogeografía como una "síntesis introductoria de fitogeografía, zoogeografía y zoología". La panbiogeografía surgió como una reacción frente al dispersionismo, donde los resultados de un análisis biogeográfico pudieran interactuar directamente con la geología (Morrone y Crisci, 1990). La panbiogeografía consiste fundamentalmente en dibujar las distribuciones de diferentes taxones en mapas, conectando las áreas de distribución más cercanas con líneas llamadas trazos individuales, y analizando la coincidencia entre trazos individuales para determinar trazos generalizados. Los trazos generalizados indican la preexistencia de biotas ancestrales ampliamente distribuidas, subsecuentemente fragmentadas por cambios climáticos o geológicos. Las áreas donde dos o más trazos generalizados se intersectan se denominan nodos, los cuales implican que diferentes fragmentos ancestrales bióticos y geológicos se interrelacionan en espacio/tiempo, constituyendo un área compuesta (Morrone y Crisci, 1995).

El Análisis de Parsimonia de Endemismos (Parsimony Analysis of Endemicity o PAE; Rosen, 1988; Rosen y Smith, 1988) clasifica áreas con base en una analogía con la sistemática filogenética, de acuerdo con sus taxones compartidos, al considerarlos como caracteres, mediante la solución más simple (criterio de simplicidad o parsimonia) (Crisci *et al.*, 2000). El PAE ha sido aplicado por varios autores para establecer relaciones entre diferentes unidades biogeográficas. Rosen y Smith (1988) inicialmente lo aplicaron para determinar las relaciones entre localidades de arrecifes de coral y erizos de mar fósiles. Algunos autores lo han usado para resolver relaciones entre áreas u obtener áreas de endemismo, otros autores lo han aplicado para detectar trazos generalizados, proponer áreas para conservación y en estudios ecológicos (Morrone y Escalante, 2002; Escalante y Morrone, 2003).

La biogeografía cladística asume una correspondencia entre las relaciones taxonómicas y las relaciones de las áreas, donde las comparaciones entre cladogramas

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

de áreas derivados de diferentes taxones permiten obtener un cladograma general de áreas (Nelson y Platnick, 1981). Los cladogramas de área resueltos (cladogramas de áreas con nodos terminales únicos para todas las áreas) se obtienen a partir de los datos de distribución y las relaciones filogenéticas de grupos monofiléticos de taxones (Van Veller *et al.*, 2001), y son empleados para obtener cladogramas generales de áreas mediante métodos *a priori* o *a posteriori* (Van Veller *et al.*, 2000).

En la actualidad, es posible desarrollar estudios biogeográficos de mamíferos terrestres de México bajo la hipótesis de la vicarianza, pero dado que aún las filogenias que existen sobre ellos son escasas e incompletas, los patrones de distribución pueden estudiarse empleando los métodos de panbiogeografía y PAE.

Por otro lado, el desarrollo tecnológico en cómputo ha permitido la integración de datos que antes se encontraban dispersos. Así, el uso de herramientas computacionales en las colecciones científicas (una de las principales fuentes de los datos sobre biodiversidad) ha sido de gran ayuda, no solo en la reunión de los datos, sino también en la actualización, almacenamiento, procesamiento y obtención de información nueva (Escalante *et al.*, 2000). Lo anterior ha llevado a una revaloración de las colecciones científicas y a un intenso debate acerca de la utilización de los datos de colecciones en análisis ecológicos, biogeográficos y de conservación, entre otros (Bojórquez-Tapia *et al.*, 1994; Kress *et al.*, 1998; Shaffer *et al.*, 1998; Morrone *et al.*, 1999; Lobo, 2000; Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000; Soberón *et al.*, 2000; Steege *et al.*, 2000; Lobo *et al.*, 2001; Ponder *et al.*, 2001; Luis-Martínez *et al.*, 2003). Se ha señalado que, si bien los datos pueden tener problemas, es posible desarrollar métodos rigurosos de control de calidad que permitan su aplicación, lo cual permite minimizar dichos problemas.

Por estas razones, el estudio de las distribuciones de los mamíferos terrestres de México, apoyado por el uso de nuevas herramientas computacionales y bajo una

perspectiva vicariante promete nuevos resultados e interpretaciones. En los últimos años, aunque ya se han publicado algunos esquemas generales que incluyen distribuciones de mamíferos bajo un enfoque biogeográfico histórico (Morrone, 2001a; Morrone *et al.*, 2002), el campo de su estudio es aún incipiente. El estudio de los patrones biogeográficos de los mamíferos terrestres de México permitirá un mejor entendimiento de los procesos que los han originado, y proporcionará herramientas útiles para el establecimiento de prioridades de conservación.

Hipótesis

Los estudios sobre patrones de distribución geográfica de mamíferos nativos de México han estado enfocados básicamente desde las perspectivas macroecológicas (Arita, 1997; Rodríguez *et al.*, 2003), cuantitativas o de similitud (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990; Ramírez-Pulido *et al.*, 1994) e históricas dispersalistas (Darlington, 1966; Simpson, 1950, 1964). Este último enfoque propone que la dispersión es el principal mecanismo generador de los patrones de distribución actuales. A pesar de que los mamíferos son un taxón muy reciente y que su distribución pudiera estar muy influida por factores de cambios ecológicos, es posible detectar patrones correlacionados con eventos de vicarianza.

En el presente trabajo analicé de manera sistematizada los datos de distribución de los mamíferos terrestres de México, con la finalidad de describir y analizar los principales patrones de distribución de este grupo, empleando métodos de la biogeografía histórica. Las preguntas que se intentaron responder son las siguientes:

-¿Cuál es el estado actual del conocimiento de los mamíferos de México?

-¿Es posible descubrir patrones de distribución a partir de datos de especímenes de colecciones?

-¿Cuáles son los principales patrones de endemismo y homología espacial que presentan?

-¿Es posible proponer un esquema de regionalización natural para México, basado en los patrones de distribución de los mamíferos?

-¿Cómo se pueden incorporar los patrones descubiertos a estrategias de conservación?

La hipótesis de este trabajo se refiere a dos hechos principales (1) la existencia de un patrón de distribución geográfica congruente de los mamíferos terrestres (endemismo), y (2) la existencia de lugares compuestos geológica y bióticamente donde confluyen biotas con diferentes historias (nodos), los cuales pueden ser descubiertos empleando datos de distribución geográfica obtenidos directamente del registro de los especímenes. Por otro lado, la historia geológica de México ha influido de manera significativa en los patrones de distribución de los mamíferos terrestres, por lo que es posible identificar zonas de alta riqueza de especies, áreas de endemismo, homologías espaciales y nodos biogeográficos, los cuales pueden ser empleados en proponer prioridades de conservación.

La existencia de los patrones de distribución puede ser probada a través de los métodos de la biogeografía histórica, ya que las distribuciones coincidentes de dos o más especies representan un patrón biogeográfico que puede ser explicado por dispersión, pero donde en la mayoría de los casos una explicación vicariante será más apropiada.

En este escrito se presentan los resultados publicados en artículos independientes de acuerdo con el orden de los objetivos específicos. A continuación se hace una introducción a cada capítulo, y posteriormente, en cada uno se presenta un resumen breve del contenido de las publicaciones.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Capítulo I: Material y métodos

- o Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa y J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 24(92): 325-341.
- o Morrone J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29(8): 1095-1104.

Las bases de datos de colecciones biológicas son archivos en formato electrónico que permiten almacenar los datos de los rótulos de los especímenes albergados en las colecciones científicas. Los datos básicos que poseen son el nombre científico, sitio y fecha de recolecta, nombre del recolector, características del hábitat, número de registro en la colección, nombre de la localidad de recolecta, referencia geográfica (coordenadas latitud-longitud-altitud), entre otros. Las bases de datos de especímenes albergados en colecciones biológicas (por ejemplo, herbarios, museos, etc.) tienen gran relevancia tanto para el manejo de las colecciones como en la elaboración de consultas relacionadas con el inventario de la biodiversidad, análisis ecogeográficos y biogeográficos, así como la toma de decisiones en políticas de conservación (Escalante *et al.*, 2003c).

En biogeografía, los datos de los ejemplares pueden ser empleados en el descubrimiento de los patrones de distribución, mediante los métodos históricos que requieren de datos básicos sobre la localidad de registro de los taxones, con lo que se pueden hacer inferencias de sus áreas de distribución. Entre los métodos

biogeográficos históricos básicos (Morrone y Crisci, 1995) donde pueden emplearse los datos puntuales de distribución geográfica de las etiquetas de los ejemplares están la panbiogeografía, la biogeografía cladística y el Análisis de Parsimonia de Endemismos.

El Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) es un método que permite analizar la información histórica contenida en la distribución geográfica de un grupo de taxones, al emplear un algoritmo de simplicidad para construir un cladograma de áreas según la presencia de los taxones estudiados, y diagnosticar áreas de endemismo por la compartición de taxones. Hasta el momento se considera que es el único método cuantitativo en el que se han obtenido resultados comparables a los obtenidos en biogeografía cladística (Morrone, 1994; Escalante y Morrone, 2003). El PAE requiere como datos básicos los puntos de registro de los taxones en matrices de presencia-ausencia, generalizados en alguna unidad de análisis. En los últimos años, el empleo de cuadrículas (grilla) sobre el área de estudio ha sido muy utilizado (p. ej. Morrone, 1994; Posadas, 1996; Sfenthourakis y Giokas, 1998; Pires *et al.*, 2000; Ippi y Flores, 2001; Rojas-Soto *et al.*, 2003), pero aún no se ha discutido la sensibilidad de este método en diferentes unidades de análisis, tales como cuadrículas de diferentes tamaños y unidades naturales vs. cuadrículas.

Capítulo II. Estado del conocimiento

- o Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87: 47-65.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La identificación de patrones de distribución geográfica depende en gran medida del conocimiento previo de las distribuciones de los taxones. En este trabajo, se intentó realizar una estimación del estado actual del conocimiento de los mamíferos terrestres de México, empleando datos de ejemplares de colecciones biológicas y bibliografía. Actualmente es posible acceder a estos datos sin visitar directamente las colecciones biológicas, ya que muchas de ellas han incorporado los datos de las etiquetas de los ejemplares a bases de datos electrónicas (Llorente *et al.*, 1999), lo cual implica confiar en que existe una determinación correcta de los ejemplares. Lo anterior ha permitido que los datos que anteriormente se encontraban dispersos puedan ser reunidos en una forma eficaz. Las bases de datos de colecciones que se emplearon en este trabajo constituyen la materia prima de los análisis (Ceballos y Arita, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis y López-Jardinez, 1998). Las bases de datos de los mamíferos de México originalmente contenían más de 90,000 registros de ejemplares y bibliografía. Para realizar análisis biogeográficos a partir de estos datos fue necesario desarrollar diferentes rutinas de validación, para garantizar la mayor confiabilidad de los datos. Los principales problemas que se detectaron fueron: inconsistencias en los nombres de los taxones debidas principalmente a escritura incorrecta y sinonimias, determinación incompleta del ejemplar (ejemplares determinados hasta género o familia), falta de georreferencia de la localidad de recolecta y falta del nombre de la localidad o de datos necesarios para su georreferencia. A pesar de estas limitaciones, cerca del 60% de los datos fue útil para los análisis que se habían planteado, puesto que contenían los datos mínimos necesarios de nomenclatura e información geográfica. Las expectativas de uso de estas fuentes de información son muy diversas, ya que una vez que los datos han sido estandarizados, aunque algunos tengan que excluirse, los restantes pueden ser suficientes para desarrollar análisis de distribución como la estimación de áreas de distribución real y potencial, hacer comparaciones entre tales áreas, diagnosticar áreas

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

de endemismo, proponer prioridades de conservación, diseñar recolectas subsecuentes y hasta permitir el incremento de la eficiencia de las colecciones en términos de costos y rendimiento del personal (Escalante *et al.*, 2003a).

Una vez que las bases de datos fueron verificadas, se obtuvieron datos de distribución de 425 especies de mamíferos terrestres de México, más del 90% de las especies totales del país. La importancia de esto radica en que hasta ahora han sido pocos los estudios que consideren la distribución de todos o la mayoría de los mamíferos de México (Arita, 1993a; Ceballos y Rodríguez, 1993; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Fa y Morales, 1993), donde se analizan con procedimientos repetibles y hasta el momento ninguno lo ha hecho bajo la perspectiva de este trabajo. Además, el uso de la mayor cantidad de evidencia posible dará mejores resultados, ya que las hipótesis propuestas serán más robustas en tanto el número de datos que las apoyen sea mayor, independientemente de las características propias de cada taxón (capacidades de dispersión e historia de vida, entre otras).

Una forma de estimar el estado del conocimiento de la distribución es emplear como medidas de conocimiento a la cantidad de ejemplares recolectados y de sitios de recolecta en alguna unidad de análisis. Estas unidades pueden ser naturales o arbitrarias. Entre las naturales se encuentran las áreas de endemismo, provincias biogeográficas, ecorregiones, entre otras. Las unidades arbitrarias pueden ser las entidades geopolíticas, cuadrículas, etc. En este trabajo se emplearon ecorregiones, estados y cuadrículas de 0.5° de latitud por 0.5° de longitud, y de 1° de latitud por 1° de longitud. Para cada una de las unidades se estimó el número de registros de ejemplares y de sitios de recolecta.

Para saber si el inventario del país ha sido suficiente, puede compararse el número de especies conocidas con el número de especies que se esperaría que existieran, de acuerdo con la cantidad de muestreo realizado hasta ahora. Existen

muchos métodos que permiten hacer estimaciones de la riqueza de especies "real", a partir de los datos de riqueza "conocida". Uno de los métodos más utilizados son las curvas de acumulación de especies. Estas curvas muestran el número de especies acumuladas conforme se va aumentando el esfuerzo de recolecta en un sitio, de tal manera que la riqueza aumentará hasta que llegue un momento en el cual por más que se recolecte, el número de especies alcanzará un máximo y se estabilizará en una asíntota. Pero, incluso en estas curvas, podrían obtenerse asíntotas antes de que muchas especies hubieran sido registradas, sobre todo por efecto de la estacionalidad, la diversidad beta (el grado de remplazo de especies a través de gradientes ambientales) y la abundancia relativa de las especies (Heck *et al.*, 1975).

En general, los métodos para estimar la riqueza de especies pueden dividirse en dos grupos: los paramétricos y los no paramétricos. Los métodos paramétricos parten de supuestos acerca de la población (por ejemplo: que la muestra sea aleatoria, que la probabilidad de cada clase sea la misma, que las medidas sean independientes), y requieren que los datos se distribuyan de cierta forma. Entre los modelos paramétricos están las funciones de acumulación, como la logarítmica, exponencial y la ecuación de Clench (Moreno, 2001). Por otro lado, los modelos no paramétricos han sido llamados también "libres de distribución" (*distribution-free*), porque los datos no asumen un tipo de distribución particular ni una serie de supuestos *a priori* que los ajusten a un modelo determinado. El cálculo de los modelos no paramétricos es más sencillo y rápido, son más fáciles de entender y explicar, y son relativamente efectivos. Los principales modelos no paramétricos que se han empleado para la estimación de la riqueza son *Jackknife* de 1° y 2° orden, *Bootstrap* y *Chao2* (Palmer, 1990; Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001; Escalante, en prensa b). El estimador *Chao2* (Chao, 1984) está basado en la incidencia de especies en muestras y predice el número de especies en un área con base en las especies raras (que se encuentran exactamente en una y dos

muestras). Existen otro tipo de estimadores, pero se ha demostrado que *Chao2* es de los más eficientes y sencillos de emplear (Colwell y Coddington, 1994).

La cantidad de especies registradas para un área en las bases de datos puede ser útil para analizar algunos patrones de riqueza de especies. Los principales patrones de diversidad que se han descubierto para los mamíferos incluyen: correlación positiva entre riqueza de especies y área terrestre, un mayor número de especies en las regiones tropicales que en las templadas, mayor número de especies en continentes que en islas, y mayor número de especies donde faunas aisladas han entrado en contacto (Ceballos y Brown, 1995).

Capítulo III. Patrones históricos

- o Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2003. Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of mexican land mammals. *The Southwestern Naturalist* 48 (4): 563-578.
- o Escalante, T., J. J. Morrone y G. Rodríguez. En prensa. La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica natural de México. En: Sánchez, G. y A. E. Rojas (eds.). *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*, CIB-UAEH, Pachuca.
- o Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. Enviado. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone: A track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*.

El endemismo fue uno de los primeros patrones biogeográficos reconocidos. El descubrimiento de estos patrones y la investigación de las causas o los procesos que

los han producido, adquirieron relevancia especial durante el siglo XIX, con las ideas de Augustin Pyramus De Candolle. Los términos modernos de endemismo y región son atribuidos a él, son conceptos inseparables y se entienden como patrones reconocibles entre el universo de taxones que habitan la Tierra (Espinosa *et al.*, 2001).

La identificación de un área de endemismo se basa en el reconocimiento de patrones de homopatría (congruencia en las áreas de distribución) que se observan en la distribución de dos o más especies. Sin embargo, el descubrimiento de áreas de endemismo es uno de los mayores problemas metodológicos en la biogeografía histórica. Se han propuesto métodos variados para diagnosticar áreas de endemismo, pero sin duda el más utilizado en los últimos años ha sido el Análisis de Parsimonia de Endemismos o PAE (Morrone y Escalante, 2002; Escalante y Morrone, 2003). El PAE (Rosen, 1988; Rosen y Smith, 1988) clasifica áreas con base en una analogía en la sistemática filogenética, de acuerdo con sus taxones compartidos, al considerarlos como caracteres, mediante la solución más simple (criterio de parsimonia) (Crisci *et al.*, 2000). La identificación de áreas de endemismo depende de la estimación de las áreas de distribución de los taxones. Un área de distribución real o potencial puede estimarse a partir de los puntos de recolecta de los taxones en las bases de datos. Una vez que se obtienen las áreas de distribución de dos o más taxones, éstas pueden superponerse y diagnosticar un área de endemismo. Un cladograma obtenido con PAE puede diagnosticar la simpatría entre diferentes taxones y por lo tanto identificar áreas de endemismo, lo cual es útil también para proponer esquemas de regionalización.

En este trabajo se empleó el PAE para 696 taxones, que incluyen los géneros, las especies y subespecies de mamíferos de las bases de datos, en las ecorregiones, las provincias biogeográficas y las cuadrículas de 0.5° y 1°. Puesto que con las ecorregiones se obtuvo buena resolución en el PAE, éstas unidades fueron empleadas para la identificación de áreas de endemismo (Escalante *et al.*, 2003b). Para dibujar las

áreas de distribución de los taxones se empleó el método de propinuidad media (Rapoport, 1975) y el algoritmo GARP (Stockwell y Peters, 1999).

Los cladogramas obtenidos en el PAE también fueron utilizados en la formulación de un esquema jerárquico natural de regionalización, en este caso empleando las provincias biogeográficas de Morrone *et al.* (2002).

Un punto crucial en un análisis biogeográfico es la obtención de trazos generalizados y nodos, los cuales representan componentes bióticos ancestrales y áreas geobióticamente compuestas, respectivamente (Craw *et al.*, 1999). De acuerdo con Heads (1989), un nodo puede considerarse un sitio que manifiesta zonas límites, por lo que su identificación puede ser útil en el establecimiento de límites entre regiones biogeográficas.

Capítulo IV. Conservación

- o Escalante, T. En prensa a. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM.*
- o Escalante, T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. Pp. 297-302. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Uno de los problemas principales que enfrenta actualmente la biodiversidad es la extinción debida a la desaparición de los hábitats. Se ha calculado que la tasa de extinción de especies actual es de cuatro órdenes de magnitud más alta que las

observadas en el registro fósil (Wilson, 1994; Gaston y Spicer, 1998). En el caso de los mamíferos de México, más de 190 especies terrestres (aproximadamente el 42%) se encuentran asignadas a alguna categoría de riesgo (Semarnat, 2002). Por estas razones, resulta urgente establecer medidas para la conservación y uso sustentable de la biodiversidad, por lo que la mayoría de los países ha decidido crear áreas protegidas para su mantenimiento.

En los últimos años se ha planteado que la biogeografía está destinada a cumplir un papel importante en la conservación de la biodiversidad, ya que al documentar de manera eficiente los patrones de la diversidad biológica es posible determinar prioridades en la selección de áreas para la conservación. Los esfuerzos de conservación generalmente han estado encaminados a proteger solo a las especies que se encuentran en riesgo, a las más conspicuas o a las representativas de cierto país, sin embargo, es necesario conservar ecosistemas completos de acuerdo con criterios científicos.

El gobierno de México ha asumido en foros nacionales e internacionales la responsabilidad primaria ante los problemas de la protección de su biodiversidad (Conabio, 1998). Entre las estrategias que ha recibido mayor atención están: (a) el fortalecimiento del Sistema de Áreas Naturales Protegidas (SINAP), iniciado en 1995, que actualmente incluye a 127 áreas decretadas a nivel federal (Conanp, 2003); y (b) la identificación de Regiones Prioritarias para la Conservación, terrestres, marinas y limnológicas (Conabio, 1998). Hasta el momento todas las Áreas Naturales Protegidas (ANP) y las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) tienen la misma importancia. La priorización dentro de un conjunto de áreas prioritarias se refiere a cuál de las áreas seleccionadas tiene la mayor urgencia para su conservación (Williams, 1998).

El empleo de métodos biogeográficos modernos y el uso de las técnicas informáticas en la representación y en la elaboración de atlas biogeográficos, permiten

documentar de manera eficiente algunos patrones de distribución espacial de la diversidad biológica, con propósitos de conservación y uso sustentable (Morrone y Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000). Sin embargo, los mecanismos propuestos empleando métodos biogeográficos han sido generalmente excluidos de las políticas de conservación, a pesar del potencial que tienen.

Los análisis que se presentan en este trabajo están encaminados a la formación del atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México (Escalante, 2003; Escalante *et al.*, 2003c), y a la aplicación de los patrones obtenidos en la priorización de las áreas importantes para la conservación (Escalante, en prensa a).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

OBJETIVOS

Objetivo general:

Describir y analizar los patrones de distribución de los mamíferos terrestres de México empleando métodos biogeográficos históricos, y analizar su posible aplicación en la identificación y priorización de áreas de conservación.

Objetivos específicos:

1. Realizar una revisión metodológica del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), empleando los datos de distribución de mamíferos a partir de bases de datos electrónicas y diferentes unidades de estudio.
2. Analizar el estado actual de conocimiento de la distribución geográfica de la mastofauna de México, empleando bases de datos electrónicas de ejemplares de colecciones científicas y bibliografía.
3. Describir e interpretar los patrones de endemismo, empleando el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), proponer una regionalización biogeográfica y contrastarla con esquemas propuestos anteriormente.
4. Describir e interpretar los patrones de homología espacial de la mastofauna neártica de México, empleando el método de la panbiogeografía.
5. Proponer aplicaciones de los patrones de riqueza y endemismo en la priorización de áreas de conservación, mediante el uso de criterios biogeográficos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

BASES DE DATOS Y SISTEMAS DE INFORMACIÓN: APLICACIONES EN BIOGEOGRAFÍA

por

**Tania Escalante E.¹, Jorge Llorente B.^{1,2}, David N. Espinosa O.³,
Jorge Soberón M.⁴**

*El proceso ideal de toda investigación consiste en:
1) Un examen minucioso de cada uno de los elementos;
2) Una oposición de los diferentes fenómenos entre sí, interacción y comparación, y;
3) Una conclusión general deducida de los dos etapas anteriores.
Punto y línea sobre el plano (1923; Wassily Kandinsky)*

Resumen

Escalante T., J. Llorente, D. Espinosa & J. Soberón: Bases de datos y sistemas de información: Aplicaciones en Biogeografía. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24(92): 325-341, 2000. ISSN 0370-3908.

Se describen algunos aspectos sobre la nueva instrumentalización y elementos metodológicos en la conformación de Sistemas de Información en Biodiversidad (SIB). El uso de datos georreferidos con precisión a partir de vastas fuentes disponibles: colecciones de historia natural y literatura científica obligan al uso de bases de datos y Sistemas de Información Geográfica (SIG). La conceptualización de SIB y SIG, con base en el uso de grandes bases de datos, han implicado modelación detallada y construcción de archivos de autoridad: catálogos exhaustivos de nomenclatura y sinonimia, listas bibliográficas completas y nomencladores o gazeteros histórico-geográficos con localidades y sus sinonimias ubicadas bajo un sistema de Geoposicionamiento Global (GPS en sus siglas inglesas) que se genera de una concepción geocéférica de la Tierra y su biota. Se explican algunos problemas en el desarrollo de los sistemas y en la construcción de las bases de datos bióticas: control de calidad de datos, por ejemplo. Se muestra que el uso de tales sistemas es fundamental para responder a numerosas preguntas de frontera en los actuales estudios de biodiversidad y bioconservación. En particular, se detallan algunas aplicaciones en biogeografía y su importancia

1. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, México 04510 D.F.
2. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
3. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
4. Instituto de Ecología, UNAM, México.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

25-1

para modelar distribuciones, contrastar e identificar áreas de conservación de endemismos y riqueza biótica, y su uso como herramienta en lo que denominamos faunística predictiva y experimental. Finalmente se destaca el proceso en cuanto a su relevancia a niveles nacional y regional.

Palabras clave: Sistemas de Información Geográfica, Faunística predictiva, Sistemas de Información en Biodiversidad, colecciones científicas, bases de datos, áreas de distribución, Análisis de discontinuidades, biogeografía.

Abstract

Some aspects of the new instrumentalization and methodological elements that make up Information Systems in Biodiversity (ISB) are described. The use of accurate geographically referenced data allows a broad range of available sources: natural history collections and scientific literature require the use of data bases and Geographic Information Systems (GIS). The conceptualization of ISB and GIS, based in the use of extensive data bases, has implied detailed modeling and the construction of authoritative archives: exhaustive catalogues of nomenclature and synonymies, complete bibliographic lists, list of names proposed, historico-geographic gazetteers with localities and their synonyms united under a Global Positioning System which produces a geospheric conception of the earth and its biota. Certain difficulties in the development of the system and the construction of the biological data bases are explained: quality control of data, for example. The use of such systems is basic in order to respond to many questions at the frontier of current studies of biodiversity and conservation. In particular, some applications in biogeography and their importance for modeling distributions, to identify and contrast areas of endemism and biological richness for conservation, and their use as tools in what we identify as predictive and experimental faunistics are detailed. Lastly, the process as well as its relevance are emphasized at national and regional levels.

Key words: Geographic Information Systems, Predictive faunistics, Information Systems of Biodiversity, scientific collections, data bases, distribution areas, discontinuity analysis, Biogeography.

Introducción

Las tareas de proteger, manejar y usar la biodiversidad a nivel nacional llegan a ser simplemente imposibles sin el uso de modernas y poderosas herramientas informáticas (Soberón & Koleff, 1998a). En la actualidad, la información biológica alcanza magnitudes insospechadas y se encuentra en continua depuración. Además, día a día se generan grandes cantidades de datos que deben ser estandarizados, sistematizados y puestos a disposición de la comunidad científica mundial. Tan solo en México existen cerca de 80 sedes institucionales con poco más de 180 colecciones científicas, las cuales albergan aproximadamente 10,000,000 de ejemplares (Llorente & Koleff, 1997; Llorente *et al.*, 1999). Realizar una estimación de la cantidad de información o de los datos que contienen las colecciones, y la que es posible extraer de los ejemplares, es impresionante, en especial si se incluyen otras fuentes de datos como las notas de libretas de campo, los distintos catálogos de las colecciones y la bibliografía especializada. Duckworth *et al.* (1993) calculan 2500 millones de ejemplares en las colecciones de historia natural del mundo, además de varios millones de publicaciones relacionadas con la biota. Todos estos datos son susceptibles de organizarse para utilizarse en el desarrollo de estrategias de conservación y manejo

sustentable de los recursos, siempre y cuando estén disponibles y estructurados lógicamente para su consulta. Varios modelos de información taxonómica han sido publicados en años recientes y los aspectos bioinformáticos se han hecho una nueva especialidad (Berendsohn, 1997; Berendsohn *et al.*, 1999).

En los últimos años se han desarrollado Sistemas de Información sobre Biodiversidad (SIB) y Geográficos (SIG), los cuales son herramientas que permiten conjuntar los datos almacenados para hacer interpretaciones y realizar aplicaciones prácticas en el campo de la conservación, a partir de patrones biogeográficos descubiertos al integrar los datos. El proceso se puede concebir e ilustrar como un continuo flujo de información y retroalimentación (Figura 1). A continuación serán descritas las principales etapas en que se lleva a cabo este proceso.

Otención de datos y sus fuentes

Al menos se han reconocido tres fuentes de datos básicas en taxonomía y biogeografía con influencia sobre biodiversidad: los provenientes de colecciones y museos,

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

95-3

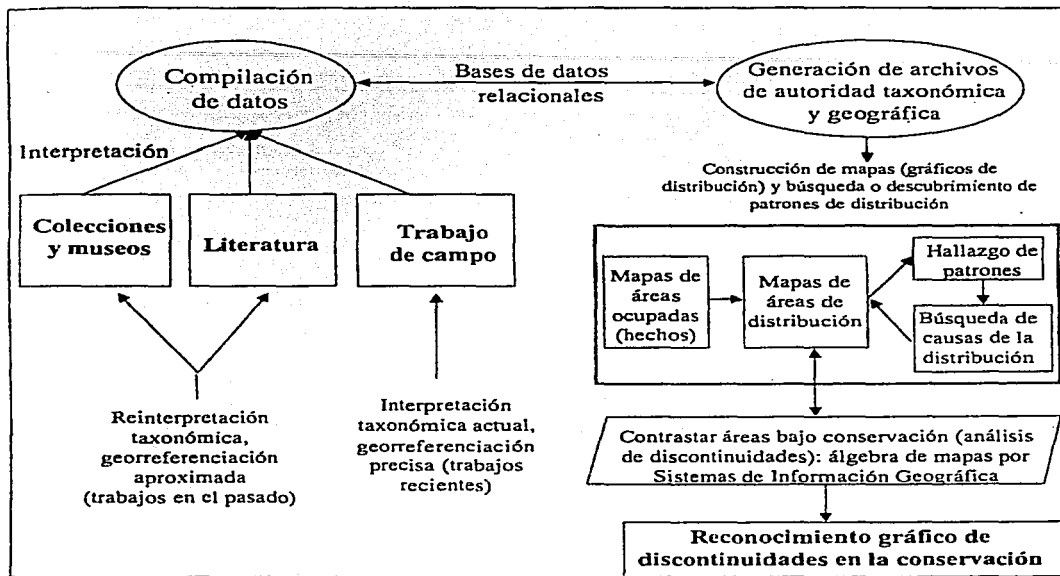


Figura 1. Proceso de integración, almacenamiento y aplicación de los datos biológicos en biogeografía.

la hemerobibliografía biológica, y el trabajo de campo reciente. En los dos primeros, debido a que en su gran mayoría se trata de trabajo histórico, es necesario considerar que puede existir una interpretación taxonómica diferente a la actual, y que la georreferenciación sólo se llevó a cabo de manera aproximada. Al contrario, los datos que se están generando hoy en día a partir del trabajo en campo, son realizados bajo una perspectiva taxonómica contemporánea (a menudo con mayor información), y las herramientas de georreferencia (por ejemplo: imágenes de satélite, Sistemas de Posicionamiento Global o *GPS*) permiten conocer con mayor grado de exactitud la ubicación y características de las localidades de recolecta.

Colecciones y museos. La información que poseen los especímenes proporciona una de las bases para los inventarios

nacionales. Con frecuencia de ellos se tienen datos de localidad geográfica, colector, fecha y nombre, pero se reconoce que esa información contiene cierto grado de incertidumbre taxonómica y geográfica. A pesar de sus limitaciones, tales datos han constituido la base para muchos estudios biogeográficos clásicos, y son el campo común donde la sistemática, la biogeografía y a veces la ecología contribuyen a la biología de la conservación. Algunos resultados básicos que producen los datos de etiquetas de ejemplares en herbarios y museos son listas de taxones y áreas de distribución (ocupación) de taxones. Ambos tipos de información biogeográfica son esenciales para aplicaciones prácticas de políticas de conservación. Adicionalmente, la información de las etiquetas tiene importancia de tipo histórico, y su uso puede ser extremadamente útil para planeación y monitoreo ecológico (Soberón *et al.*, 1996).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En México, poco más del 65% del material depositado en las colecciones está incorporado a colecciones de consulta, pero su accesibilidad aún es muy reducida. Los propios especialistas se ven a veces abrumados por la magnitud de la información de su colección al no contar con herramientas que les permitan un manejo ágil y eficiente de la información (Llorente & Koleff, 1997; Llorente *et al.*, 1999).

De los especímenes albergados en las colecciones, en algunos casos se pueden desprender datos biográficos que están aunados a los datos de sus etiquetas, pues se encuentran parte de los itinerarios, y se puede contar con notas adicionales a partir de las libretas de campo de los colectores.

Bibliografía. Los medios impresos proporcionan datos de alta confiabilidad en la aportación de datos crudos, entre ellos están las monografías, revisiones, descripciones originales y redescrpciones, listas de referencia de especies (*check-list*), catálogos, y otros. Para una definición de estos tipos de trabajos puede consultarse el libro de Papavero & Llorente (1999).

Trabajo de campo. El trabajo de campo actual se encuentra bastante transformado ya que no está sometido a las limitaciones que existían en el pasado. Se han desarrollado técnicas, instrumentos y metodologías que permiten realizar muchos tipos de estudios, entre los que se encuentran las tradicionales exploraciones y trabajos florísticos y faunísticos, así como los modernos trabajos de distribución local bajo un parcelamiento ecológico o geográfico a distintas escalas y extensiones, o bien con transectos altitudinales.

Los datos obtenidos de las tres fuentes anteriores deben interpretarse para poder emplearse en conjunto. Actualmente la compilación de grandes cantidades de datos y su integración son posibles gracias a los desarrollos contemporáneos en los sistemas de información. Si es factible realizar lo anterior, entonces podemos hablar de una cuarta fuente de datos: las fuentes electrónicas, que incluirían en primer término bases de datos dentro de un sistema de información, discos y otros dispositivos de almacenamiento, CD-ROMs, y redes electrónicas (Figura 2).

Bases de datos y Sistemas de Información

Antes de enfocarse a la idea de un sistema de información, es necesario entender algunos conceptos básicos, que a continuación se expresarán.

Un dato es la representación simbólica de cualquier fenómeno que el ser humano puede conceptualizar, es

decir, se refiere a hechos concernientes a personas, objetos, eventos, u otros (Koleff, 1997). En una etiqueta de un espécimen de una colección, ejemplos de datos pueden ser el nombre que le fue asignado al realizar la determinación, la localidad en donde fue recolectado, la vegetación que lo rodeaba, entre otros muchos datos.

La información puede considerarse un conjunto de datos que al analizarlos nos permite tomar decisiones. Estos datos, que han sido procesados y presentados de una forma adecuada para su interpretación, frecuentemente tienen el propósito de revelar tendencias o descubrir patrones (Koleff, 1997). A partir de los datos de localidades de recolecta de varias etiquetas de especímenes y con otros datos de la literatura y estudios en campo, es posible proponer el área de distribución de un determinado taxón o su probabilidad de aparecer cuando existan determinadas condiciones ambientales (distribución potencial), esto es un constructo teórico y metodológico (Vuilleumier, 1999).

Entonces, una base de datos es un conjunto de información relacionada con un tema o propósito particular, la cual, si está bien estructurada y es precisa, puede recuperarse posteriormente y, en general se maneja a modo de archivos computarizados en uno o más sitios (Microsoft Corporation, 1994; WCMC, 1997). Dentro de una base de datos, los datos pueden compartirse por diferentes usuarios y mantenerse independientes de sus aplicaciones, también su definición y descripción deben almacenarse junto con ellos. Los procedimientos de actualización habrán de ser capaces de conservar la integridad, la seguridad y la confidencialidad del conjunto de datos (Escalante & Rodríguez, 1998).

Se han identificado principalmente dos tipos de bases de datos útiles para el trabajo de los taxónomos: las curatoriales (referentes a los especímenes de las colecciones) y las taxonómicas (referentes a las especies). Entre las bases de datos auxiliares de las taxonómicas y las curatoriales se encuentran las geográficas, las cuales contienen información sobre localidades de recolecta. A partir de las bases de datos curatoriales se pueden generar otras como las biogeográficas, que contendrían información acerca de la distribución de las especies con respecto a sistemas de clasificación biogeográfica establecidos y cartografiados (Peláez, 1994). Otra base de datos que siempre es importante pero puede ser parte de una taxonómica es la referente a la bibliografía.

Los sistemas de bases de datos pueden clasificarse de acuerdo con las estructuras de datos y los operadores que se presentan a los usuarios. En primer término, los sistemas más

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

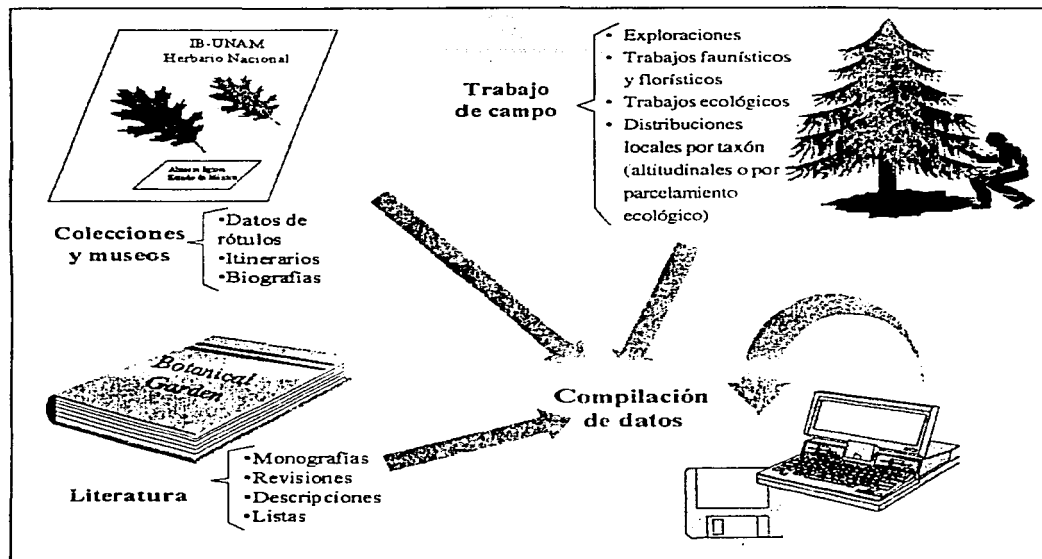


Figura 2. Principales fuentes de datos biológicos en la actualidad

antiguos entran en tres categorías amplias: de lista invertida, jerárquicos y de red. En fechas más recientes se reconocen los sistemas relacionales y otros tales como los sistemas orientados a objetos (Date, 1998). Algunos de ellos ya se han aplicado al desarrollo de sistemas de cómputo para colecciones biológicas, pero indudablemente los sistemas relacionales son los más utilizados. En adelante, únicamente se hará referencia a bases de datos de tipo relacional.

Un sistema relacional es aquel en el cual el usuario percibe los datos únicamente en forma de tablas, y donde los operadores al alcance del usuario generan tablas nuevas a partir de las existentes (Date, 1998). Como característica adicional, las bases de datos de tipo relacional generalmente están compuestas de dos o más tablas que se comunican por medio de igualdades. Las tablas de las bases de datos relacionales están constituidas por dos elementos principales: registros o renglones, y columnas. En

el caso de bases de datos de especímenes, debe entenderse por registro uno o varios ejemplares recolectados en la misma fecha, en la misma localidad (aquel punto geográfico que tiene la misma georreferencia y nomenclatura), por la misma persona, que corresponden al mismo taxón, y que, en un momento dado, hayan sido incorporados dentro de un catálogo con el mismo identificador (por ejemplo: número de catálogo cronológico de la colección o museo).

De esta manera, un sistema de información se puede definir como un conjunto estructurado de procesos, personal, *hardware* y *software*, para convertir datos en información (WCMC, 1997). Es el medio por el cual los datos fluyen de un usuario a otro, además proporciona servicios a todos los demás sistemas de una organización y enlaza todos sus componentes en forma tal que éstos trabajen con eficiencia para alcanzar el mismo objetivo.

Sistemas de Información sobre Biodiversidad

Desde hace cerca de 20 años, se han realizado intentos en todo el mundo para elaborar Sistemas de Información sobre Biodiversidad (SIB) (ver Berendsohn, 1999). Soberón & Koleff (1998,) presentan los factores críticos en el establecimiento de un SIB:

1. Los proveedores de los datos. Se incluyen a los grupos de personas que generan y proporcionan los datos "crudos" o agregados de datos de cualquiera de los niveles de biodiversidad (geógrafos, taxónomos, ecólogos, genetistas, forestales, físicos tradicionales, vendedores de productos naturales y otros).
2. Usuarios potenciales y actuales de la información. Las salidas de un SIB deben definirse en conjunto con los principales usuarios del sistema, es decir, la manera en como deban presentarse los resultados dependerá

del usuario al que son proporcionados y el fin que vayan a satisfacer.

3. Especificaciones técnicas. Dadas sus características multiescalares, los datos pueden aparecer en un número de formatos (imágenes, archivos de texto, archivos de información genética, u otros). Así, la estructura de un SIB debe responder a la complejidad y magnitud del problema que se requiera y se presente. Según Davis *et al.* (1990) un SIB debe direccionarse a contestar las siguientes clases de preguntas:

- ¿Cuál es el área de una especie o comunidad dadas?
- ¿Cuáles especies tienen alto riesgo?
- ¿Cuáles sitios tienen la más alta riqueza de especies?
- ¿Cuáles sitios biológicamente importantes tienen alto riesgo (por ejemplo: "hot spots")?

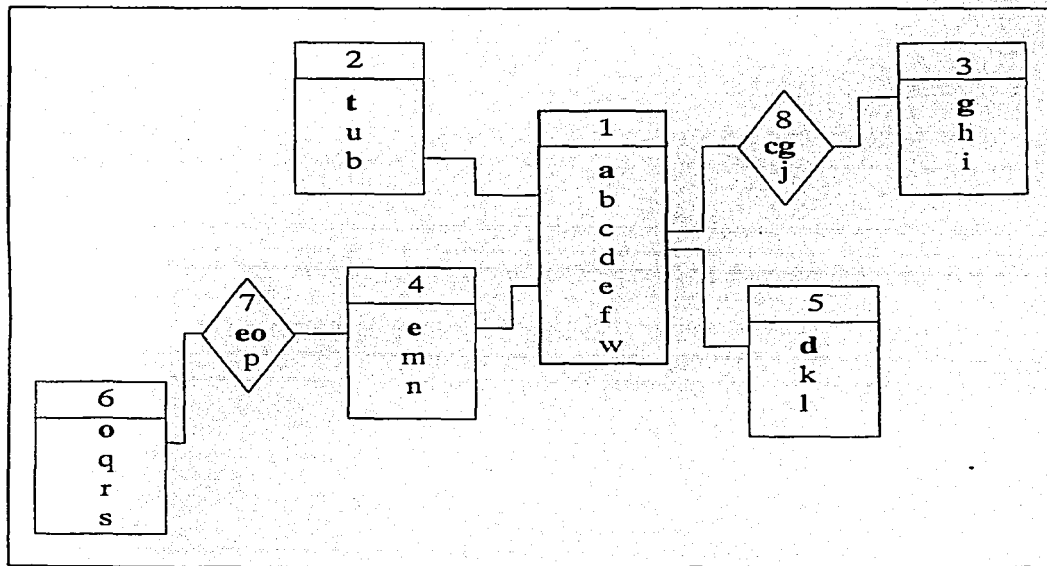


Figura 3. Esquemá que representa un sistema de bases de datos de tipo relacional.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

25-7

-¿Cuáles ecosistemas están adecuadamente protegidos?

-¿Qué factores ambientales están relacionados a sitios de alta diversidad? ¿Puede predecirse la diversidad sobre la base de esos factores?

-¿Dónde puede ocurrir desarrollo sustentable ecológicamente con impacto aceptable sobre la biodiversidad?

-¿Cuáles son las tendencias actuales de las especies y diversidad de ecosistemas?

Uno de los criterios importantes para caracterizar un SIB es si está basado en datos "crudos" o "atómicos" o sobre información interpretada. Un proyecto de un SIB hipotético, capaz de resolver preguntas de todo tipo sobre biodiversidad se muestra en la figura 4. El elemento

núcleo de los datos (o dato atómico) es el espécimen (Soberón & Koleff, 1998).

Generalmente, los SIB almacenan datos cuya estructura de información está organizada en forma de bases de datos que pueden ser centralizadas o distribuidas, según una arquitectura determinada. En una base de datos centralizada, todos los datos están localizados en un sitio único y los usuarios en sitios remotos pueden tener acceso a ella utilizando facilidades de comunicación (por ejemplo, redes). En cambio, una base de datos distribuida se encuentra dispersa físicamente a través de computadoras en múltiples lugares (McFadden & Hoffer, 1991).

Davis *et al.* (1990) identificaron cuatro aplicaciones primarias de un SIB:

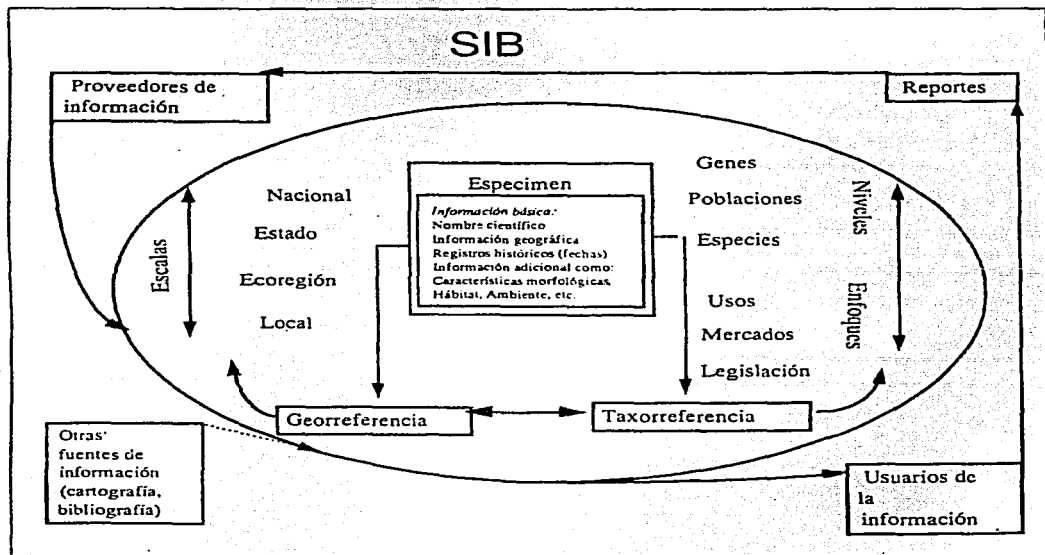


Figura 4. Proyecto de un Sistema de Información de Biodiversidad ideal, capaz de responder todo tipo de preguntas sobre biodiversidad (Proporcionado por Soberón y Koleff, 1998.).

1. Evaluación y análisis de la biodiversidad. Incluye el solapamiento automatizado de mapas de riqueza de especies y otros temas como vegetación, uso de suelo y sustentabilidad para determinar la extensión de la pérdida de la biodiversidad.
2. Análisis de discontinuidades y conservación. Una estrategia ampliamente utilizada para conservar la diversidad biológica es localizar tierras para reservas naturales (ver más adelante).
3. Impacto de desarrollo. Ayudar a la evaluación de los efectos sobre la diversidad biológica en proyectos de impacto ambiental.
4. Investigación científica. Un SIB general debe dar la invaluable ventaja a los investigadores científicos, para minimizar el tiempo de análisis de datos, contrastar teorías y probar hipótesis de localización de riqueza o endemismo, así como la verificación y la actualización de datos.

La importancia de construir un SIB de envergadura nacional, y alcanzar una escala global, ha sido discutida en foros de todo el mundo, durante los últimos seis años, como el llevado a cabo en 1994, en relación con la Agenda Sistemática 2000. Entre las misiones que se propusieron en ese entonces, cabe destacar la tercera: "organizar la información derivada de este programa global en una forma de recuperación eficiente, con el fin de satisfacer mejor las necesidades de la ciencia y de la sociedad". Así, los beneficios de un sistema de información sistemática eficiente incluyen (*Systematics Agenda 2000, 1994*):

1. Permitir a quienes formulan las políticas aplicar decisiones con base en una mejor información en relación con el manejo sustentable de los recursos.
2. Proveer una mejor documentación sobre la extinción y los cambios en la distribución de las especies.
3. Manejar los recursos biológicos con un mayor factor costo-beneficio, dado que las bases de datos electrónicas proveen una comunicación eficiente de la información sistemática y asociada.
4. Proporcionar un acceso rápido al conocimiento sistemático para la solución de problemas.
5. Facilitar nuevas clases de comparaciones y asociaciones entre datos biológicos y de otras fuentes, especialmente en biotecnología.
6. Mejorar la comunicación y colaboración global y reducir la duplicación de esfuerzos científicos.

Sistemas de Información Geográfica

Desde su origen, los Sistemas de Información Geográfica (SIG) han sido considerados como un caso especial dentro de los sistemas de información general (López, 1998). Un SIG es un conjunto organizado de conocimientos sistemáticos sobre las diversas formas de integrar y analizar la información acerca de entidades geográficas (Maguire *et al.*, 1991). También se ha definido como una colección organizada de *hardware*, *software*, y datos geográficos, diseñada para captura, almacenamiento, actualización, manipulación o simulación, análisis, y despliegue de todas las formas de información geográficamente referenciada (ESRI, 1996).

Los principales componentes de un SIG se pueden agrupar en tres conjuntos (Burrough, 1989; López, 1998), figura 5:

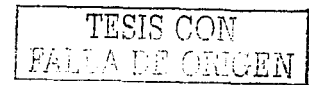
1. Elementos físicos (*hardware*)

La unidad central de procesamiento está ligada a una unidad de almacenamiento, el cual proporciona espacio para guardar los datos y el *software*. Un digitalizador u otro instrumento es utilizado para convertir datos de mapas y documentos a formatos digitales y enviarlos a la computadora. Un *plotter* es usado para presentar los resultados del procesamiento de los datos, y una unidad de cinta guarda los datos o programas en cintas magnéticas, o para comunicarse con otros sistemas. El usuario controla la computadora y sus periféricos a través de una unidad de despliegue visual.

2. Elementos lógicos (conjunto de programas o *software*)

Los programas individuales permiten realizar una secuencia de funciones para obtener resultados del análisis de la información. Cada uno de esos programas individuales permite realizar un conjunto de órdenes estructuradas lógicamente que facilitan la solución de consultas (*queries*). Existen cinco grupos de funciones o subsistemas que se realizan:

- (a) Entrada y verificación de los datos.
- (b) Almacenamiento de los datos y manejo de la base de datos.
- (c) Salida y presentación de los datos.
- (d) Transformación de los datos.
- (e) Interacción con el usuario.



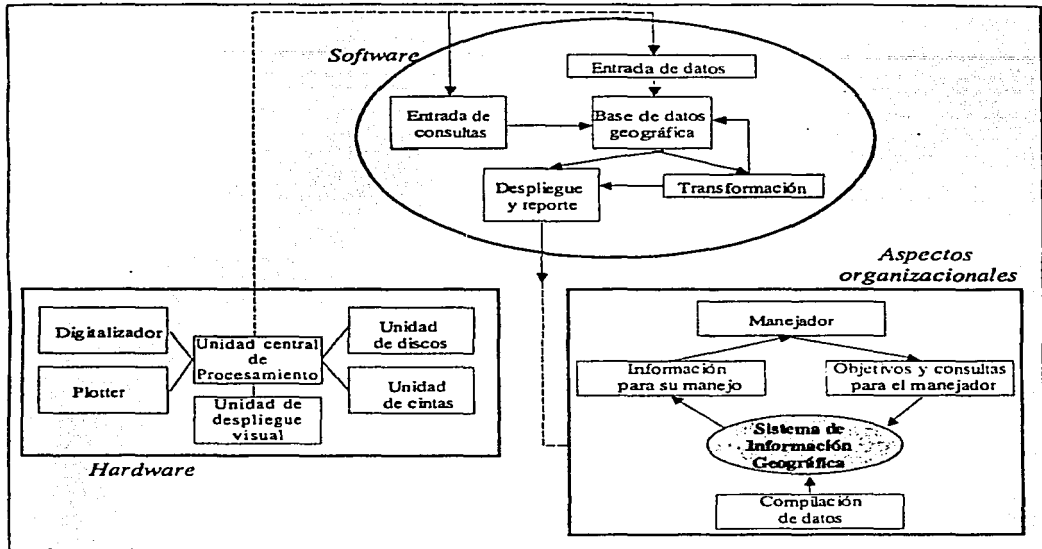


Figura 5. Componentes de un SIG: elementos físicos (hardware), elementos lógicos (software), y aspectos de organización (Redibujado de Burrough, 1989).

3. Aspectos de organización

Los cinco subsistemas técnicos anteriores determinan la forma en la cual la información geográfica puede procesarse, pero no por sí misma garantizan que sean efectivamente usados. Un SIG necesita estar localizado en un contexto organizacional adecuado, debe considerarse especialmente el entrenamiento del personal y los manejadores que usarán esta tecnología, así como modificaciones a la estructura institucional en donde se inicie el empleo de los SIG.

La tecnología de los SIG frecuentemente se ha confundido con otras ciencias y tecnologías que manejan datos espaciales, tales como percepción remota, cartografía, geodesia, fotogrametría, y, por supuesto, la ciencia "padre" de los SIG, la geografía. Como un ejemplo, se define a la percepción remota como una tecnología de

fuente de datos, y a un SIG como una tecnología de procesamiento de datos (Parker, 1988).

Las posibilidades de aplicaciones de los SIG son muy amplias. Los límites más comunes son los que dan la profundidad de los conocimientos, la claridad de los objetivos, la experiencia, el ingenio, la imaginación y la creatividad del grupo de usuarios que trata de aplicar dicha tecnología (López, 1998). El desarrollo y uso de los SIG pueden facilitar problemas de integración de datos y el consumo de tiempo que toma el procesamiento de síntesis de enormes cantidades de información para el examen de datos espaciales (Walsh, 1985).

Los SIG se caracterizan por los elementos espaciales de entrada de datos: puntos, líneas o polígonos que representan hechos geográficos que deben convertirse a un formato que pueda ser almacenado, manipulado, y

desplegado por un sistema de información basado en computadoras. La información espacial representada en un mapa primero debe transformarse dentro de un arreglo de coordenadas *X*, *Y* y *Z* que describen los datos (Walsh, 1985). Sobre un mapa plano, las coordenadas *X* y *Y* se refieren a una localización que corresponde a la misma localización sobre la superficie esférica de la Tierra. Así, el eje *X* representa la dirección este-oeste, y el eje *Y* vertical la norte-sur (ESRI, 1996). La coordenada *Z* indica el valor de la celda dentro de una retícula sobre un mapa plano (Walsh, 1985).

Un mapa representa gráficamente una porción de un espacio real sobre la superficie de la Tierra, entonces, las coordenadas *X* y *Y* corresponderán a la georreferencia o referencia geográfica de un determinado elemento (por ejemplo, las coordenadas geográficas expresadas en latitud y longitud respectivamente). Sin embargo, la georreferencia está compuesta de un tercer elemento, la altitud, que no necesariamente corresponde a la coordenada *Z* en un mapa plano de retícula. Para que este dato sea empleado de la mejor manera, es necesario recurrir a otra forma de representación de datos geográficos, los modelos digitales de terreno.

Control de calidad de los datos: Archivos de autoridades

Una tarea fundamental dentro de un sistema de información, es la necesidad de llevar a cabo un control de calidad de los datos. La información de los especímenes en las bases de datos es obtenida de fuentes muy diversas, así, es necesario el proceso de control de calidad porque los datos presentan numerosos problemas, tales como determinaciones mal realizadas, inestabilidad taxonómica y nomenclatural, entre otros. A menudo, el proceso de control de calidad genera bases de datos más pequeñas pero más confiables (Soberón & Koleff, 1998; Soberón *et al.*, 2000).

Cuando existen errores en los datos, la computadora generalmente los puede detectar como series de caracteres diferentes, lo que ocasiona que se "duplica" la información. El corregir estos errores, e incluso visualizarlos, es difícil sin la consulta de índices profesionales reconocidos, bibliografía especializada, u otros estándares o patrones, sean nacionales o internacionales. Entonces, la solución es contar con diccionarios (estándares) incluidos en la base de datos a los cuales se pueda recurrir cada vez que se captura un registro nuevo, o cuando se tiene una base de datos elaborada y se requiere verificar la información (Escalante & Rodríguez, 1998).

Por lo tanto, para ser utilizados, los datos deben confrontarse con estándares, los cuales juegan un papel crucial en la actividad coordinativa (Green, 1994). Sin embargo, debe tenerse cuidado que la "homogenización de los datos" elimine información de valor, el proceso de uso de diccionarios debe permitir comunicación. Los estándares son mecanismos usados en la recolección, manejo e intercambio de datos. Los beneficios de usar estándares son (WCMC, 1997):

1. Obtención de mayor consistencia, consolidación y comunicación.
2. Incremento en la eficiencia del conjunto de datos.
3. Menores costos al realizar transacciones de intercambio de datos.
4. Los datos pueden utilizarse en diversas aplicaciones.

El desarrollo de estándares generalmente requiere esfuerzos interdisciplinarios para revisar, formalizar y publicar los estándares, además deben establecerse procesos de revisión de los mismos (WCMC, 1997). No se trata de uniformizar un lenguaje sin considerar la naturaleza de los errores en la toma e interpretación de datos taxonómicos y geográfico-ecológicos; así, debe ponerse especial atención en el desarrollo de estándares.

Existen dos clases principales generales de estándares según Green (1994):

Atributos estándares: Se refieren a la información que es esencial para todos los datos.

Estándares de control de calidad: Son indicadores de validación y precisión de los datos, como referencias a glosarios o autoridades usadas para los nombres y códigos que incluyan las clases de error en el ingreso de los datos.

Se reconocen al menos dos tipos de estándares fundamentales para realizar el control de calidad de los datos de ejemplares: taxonómicos o nomenclaturales, y geográficos. Dentro de los primeros se encuentran los *archivos o diccionarios de autoridad taxonómica* (nomenclaturales), y de los segundos se consideran revisiones de nomenclatura de localidades y rutinas de validación de georreferencia. Adicionalmente, los diccionarios nomenclaturales pueden estar ligados a archivos bibliográficos, que de acuerdo con los códigos de nomenclatura vigentes regulan la validación y aceptación de nombres.

Los archivos o diccionarios de autoridad taxonómica, son listas de los nombres aceptados de un taxón, es decir,

TESIS CON
FALLA DE CUBIERTA

cir. son archivos que contienen la información jerarquizada dentro de un sistema de clasificación para un determinado grupo de organismos. El diccionario consiste de los nombres correctos de los taxones de todas las categorías taxonómicas. En el caso de los nombres de las especies debe incluir además la información del autor y año (Escalante & Rodríguez, 1998). La idea de computarizar diccionarios taxonómicos e información de colecciones científicas fue desarrollada formalmente desde 1970. A partir de entonces ha habido una diversidad de iniciativas de diferentes instituciones en el mundo, y en México se han comenzado a desarrollar y aplicar ampliamente con éxito. Con tales diccionarios es posible detectar gran número de inconsistencias nomenclaturales, como son la escritura incorrecta (errores de "tecleo") y sinonimia.

El control de calidad geográfica incluye la revisión de los nombres de las localidades y la georreferencia de las mismas. Los nombres de localidades presentan algunos problemas para poder utilizarse en análisis posteriores. Papavero & Lorente (1999,) han identificado algunos de ellos:

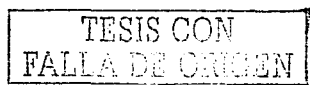
- no se tiene indicación alguna de la localidad; lo cual es muy frecuente en localidades tipo,
- para localidades antiguas, la citación es extremadamente vaga,
- la localidad dejó de existir y ya no aparece en mapas actuales,
- la localidad cambió de país y puede encontrarse en la literatura antigua,
- la localidad viene mal indicada, por insuficiencia de datos, o por estar mal escrita o transcrita,
- la localidad cambió de nombre,
- existen nuevas localidades homónimas en la misma área, y
- la localidad citada es tan pequeña que no se encuentra en diccionarios geográficos, listas toponímicas, mapas, u otros medios.

Para verificar la nomenclatura de localidades se cuenta con atlas, gaceteros o nomenclatores, cartografía a diferentes escalas, listas municipales y, en ocasiones, archivos electrónicos de autoridades con esta información. Todos ellos pueden permitir análisis de consistencia-inconsistencia de los datos geográficos, esto es su validación.

En la actualidad, la verificación de la georreferencia se puede llevar a cabo con rutinas sistematizadas de validación. Existen SIB que incluyen tales rutinas como Biotica', desarrollado en México por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 1998), donde se realizan rutinas de validación nacional y estatal. La validación por estado implica que se toman los sitios (definidos por sus coordenadas X, Y) de la base de datos, y se sobrepone a un tema de estados. El sistema entrega el número de sitios que indican un estado y sobre el mapa se encuentra en otro (número de inconsistencias), así como los sitios en los que se encontró correspondencia (consistencias) (CONABIO, 1998).

Además de los controles de calidad ya mencionados, debe considerarse un caso interesante de verificación de datos que se presenta en los datos llamados "históricos", es decir, datos recabados en el pasado. Algunos de ellos datan de dos siglos atrás y, por lo tanto, la forma en que eran recolectados dista mucho de parecerse a la actual, que es más organizada y sistematizada de acuerdo con los estándares actualmente establecidos. Los nombres de los taxones probablemente no estaban bien definidos, no había los Códigos de Nomenclatura que hoy conocemos, ni referencias a autoridades ni a sistemas de clasificación. Otros datos de las etiquetas con frecuencia eran omitidos, como fechas y tipos de vegetación o asociaciones, así como nombre del recolector y las iniciales que los acompañaban.

Los datos histórico-geográficos también carecían de referencia geográfica, o si existía, era de muy dudosa exactitud. Algunos podían provenir de localidades hoy alteradas o transformadas, lo cual puede significar que sólo son valiosos si se reconoce su contexto ecológico de origen, también algunos nombres de localidades están en desuso, se han transformado lingüísticamente o son de difícil ubicación geográfica por su historia accidentada (Lorente et al., 1997). Papavero & Lorente (1999,) presentan algunas formas de descubrimiento de las localidades-tipo antiguas o de las modernas pero imprecisas, como son el examen directo del material-tipo, el examen de los libros de registro (catálogos cronológicos), las libretas de campo o bitácoras, el levantamiento del itinerario de viaje del naturalista, incluso enciclopedias y bibliografías de viajes de exploración naturalista. Para localidades imprecisas también se puede recurrir al propio colector (si aún está vivo) o de la institución en donde trabajó, a los informes anuales publicados por dichas instituciones, e incluso, consultando a otros especialistas. Todo esto es, en buena parte, hacer historia de la historia natural, que puede ser de gran valor para rescatar datos aparentemente perdidos.



Aplicaciones de las bases de datos en biogeografía

La habilidad para reunir grandes bases de datos, junto con las herramientas computacionales requeridas para analizarlos, está incrementando el valor de las colecciones, museos, y el trabajo de los taxónomos alrededor del mundo. Las aplicaciones científicas de las bases de datos son de gran interés, como las implicaciones prácticas para prospección de especies importantes, restauración y reforestación, planeación ecológica, localización de áreas prioritarias a la conservación, y monitoreo o evaluación de estudios de impacto ambiental, entre otras (Soberón *et al.*, 1996).

Las bases de datos taxonómicas no sólo proporcionan acceso rápido a una cantidad sin precedente de información de interés para el sistemático, sino que también pueden usarse en el trabajo de ecólogos, biogeógrafos y para otros propósitos o aplicaciones (Soberón *et al.*, 2000). Una de las partes más gratificantes de un trabajo taxonómico es la obtención de patrones de distribución, que sirven de base para interpretar la historia biogeográfica del grupo. Para realizar esto, es necesario contar con la mayor cobertura geográfica posible, es decir, examinar el mayor número posible de ejemplares, al estudiar el mayor número posible de colecciones (Papavero & Llorente, 1999), y la forma moderna de almacenar, recuperar y analizar la información recabada son las bases de datos. En principio, las bases de datos de especímenes deben ser capaces de resolver dos preguntas relacionadas, las cuales son centrales en biogeografía y macroecología: (1) ¿Qué especies se encuentran en una localidad dada?, y (2) ¿Cuál es la distribución geográfica de cada especie? Sin embargo, no hay procedimientos universalmente aceptados para evaluar las bases de datos de especímenes en cuanto al esfuerzo de recolecta que podría ocultar los patrones reales y evita contestar esas preguntas (Soberón *et al.*, 2000).

Se han realizado algunos trabajos para analizar bases de datos desde la perspectiva de la debilidad de su uso para dos importantes objetivos de conservación: la obtención de listas de especies y la estimación de áreas de distribución (Soberón, *et al.*, 2000). Otros estudios pretenden conocer la representación de especímenes de un determinado grupo en un área geográfica. En México se han llevado a cabo análisis para conocer la proporción de recolección de cada estado o a nivel nacional, con la finalidad de hacer comparaciones. Se ha encontrado que conviene utilizar cocientes del número de individuos entre el número de localidades o bien el número de registros entre el número de localidades, ya que esto consideraría

qué tan ampliamente distribuidas están en el espacio geográfico y, en términos temporales, cómo se manifiestan las recolecciones. Si uno quiere perfeccionar tales índices, sería recomendable considerar la complejidad geográfico-ecológica, tomando en cuenta valores de variabilidad climática, vegetacional y fisiográfica para un estado determinado, tal vez un factor sobre ello afinaría el índice, lo cual puede lograrse si se tienen buenos mapas digitalizados de tales componentes geográficos (Peterson, *et al.*, 1996; Llorente *et al.*, 1997; Soberón *et al.*, 2000; Soberón *et al.*, 2000).

Un ejemplo de bases de datos de ejemplares se encuentra en el libro de Llorente *et al.* (1997), donde se conjuntaron 55,000 ejemplares de mariposas, de los cuales 13,807 provienen de la literatura. En el caso de esta fuente de datos deben tomarse en cuenta las implicaciones que tiene, ya que con frecuencia se sigue un criterio de conteo mínimo de ejemplares al incorporar los datos de la literatura en la base de datos, es decir, si no se indicaba la cantidad de ejemplares, sólo se registraba uno en la base de datos, lo cual implicaba una estimación mínima, pero al fin y al cabo una subestimación. Por otra parte, también debe advertirse que es posible que algunos datos registrados de ejemplares en la literatura, a menudo están depositados en colecciones que pudieron haber sido consultadas (Llorente *et al.*, 1997), lo cual conduce a redundancia de ejemplares, pero no necesariamente de registros.

Aplicaciones de los SIG en biogeografía

Como se vio anteriormente, las bases de datos son un elemento constituyente de los SIG, lo cual implica más opciones de análisis de los datos cuando ya se cuenta con ellos.

La tecnología de los SIG está revolucionando la elaboración de mapas de áreas ocupadas ("puntos" georeferidos con latitud, longitud y altitud) y su trazo o interpretación en áreas de distribución. La incorporación de técnicas areográficas sistematizadas electrónicamente pronto será de uso cotidiano; en la actualidad, la oferta de programas computacionales para el diseño de mapas biogeográficos que ilustren o grafiquen la distribución de los taxones, especies o poblaciones ya es notable. A través de estas herramientas se ganan precisión, rapidez y homogeneización, pues facilitan la comparación entre escalas, y dan la posibilidad de introducir varios parámetros geográficos (clima, suelo, vegetación, topografía, u otros) que contextualizan los límites ecológicos en las distribuciones (Papavero & Llorente, 1999).

TESIS CON
FALLA DE COPIEN

El análisis espacial es la tarea más común que realiza un biogeógrafo al utilizar los SIG, el cual es el estudio de las localizaciones y formas de los elementos o características geográficas y las relaciones entre ellos (ESRI, 1996); dentro de los análisis espaciales encontramos el álgebra de mapas. Generalmente se realizan las operaciones de unión y solapamiento espacial. Se entiende como solapamiento espacial al proceso de superposición de capas (temas) de datos geográficos que ocupan el mismo espacio con el fin de estudiar las relaciones entre ellos; en la unión, los atributos de los elementos de dos diferentes temas se juntan o unen basándose en las localizaciones relativas de los mismos (ESRI, 1996). Ver figuras 6 y 7.

Al utilizar los SIG se han descubierto algunas cuestiones interesantes en los datos de los ejemplares que antes eran difíciles o casi imposible de detectar. Los fenómenos de apilamiento de puntos en los mapas a causa de los

síndromes de carreteras, de los colectores y localidades clásicas, o de cercanía a ciudades, universidades o estaciones de campo, repercuten en la redundancia observada en muchos de los mapas y a la vez quedan muchas áreas vacías. No obstante, los puntos disponibles con su caracterización geográfico-ecológica podrían ayudar a determinar, en gran parte, las restricciones para definir las áreas potenciales o áreas de distribución (Llorente *et al.*, 1997). Las redundancias pueden verse como aparentes, pues refirman observaciones de la valencia ecológica para el trazo de la distribución potencial.

Análisis de discontinuidades para conservar la biodiversidad

Los biólogos de la conservación por años han utilizado, consciente o inconscientemente, el proceso llamado *gap analysis* para establecer prioridades de conservación a corto o largo plazo (Burley, 1990). Para el manteni-

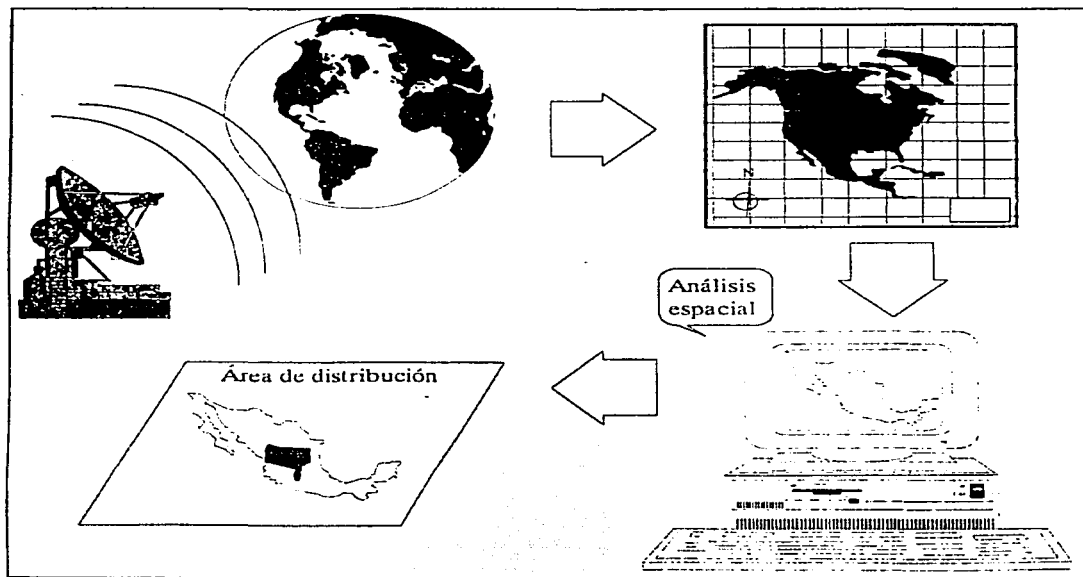


Figura 6. La tecnología de los SIG se ha aplicado al campo de la biogeografía para cartografiar la distribución de taxones.

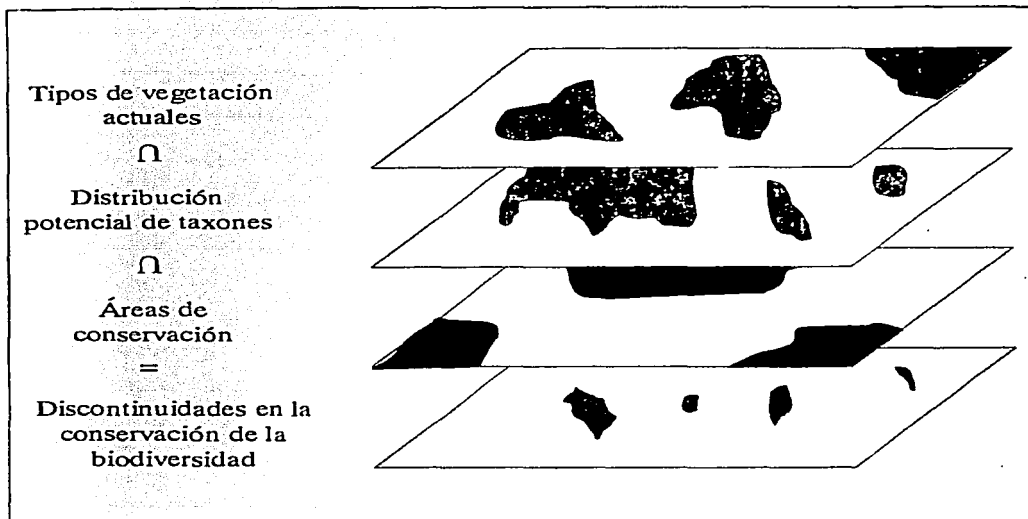


Figura 7. Análisis de discontinuidades (Redibujado de Upper Midwest Gap Analysis Home Page, 1998).

miento de la diversidad biológica, de manera convencional se ha procesado una especie cada vez. El *gap analysis* es una metodología para identificar "vacíos" o discontinuidades en la representación de la biodiversidad en áreas manejadas exclusivamente para un mantenimiento a largo plazo de poblaciones de especies nativas y ecosistemas naturales (Upper Midwest Gap Analysis Home Page, 1998).

El *gap analysis* (que aquí en adelante llamaremos análisis de discontinuidades o AD) inicialmente fue un programa del "National Biological Service" de los Estados Unidos de América, y actualmente su uso se ha difundido en todo el mundo. Utiliza dos tecnologías relativamente nuevas: detección por satélites remotos y SIG (figura 6), para asistir en la evaluación del estatus y distribución de varios elementos de la biodiversidad. Mientras no exista un sustituto para las medidas biológicas tradicionales, se piensa que el AD puede proporcionar una evaluación pa-

norámica preliminar de la distribución de diversidad de especies y biocenosis, el cual puede usarse para guiar investigaciones de campo futuras y proporcionar un sistema espacial para una estrategia nacional preliminar de conservación de la biodiversidad. El AD promete tener un desarrollo rápido de información sobre la distribución de diversos indicadores de biodiversidad en áreas específicas del mundo (Scott & Csuti, 1997).

El AD se efectúa por solapamiento de tres coberturas primarias de datos de SIG: cubierta de vegetación, mapas de distribución de especies, y mapas de posesiones públicas y de manejo para especies nativas; así, los vacíos en el manejo de la biodiversidad pueden identificarse. Estas capas de datos son desarrolladas, desplegadas y analizadas usando SIG. La meta del AD es garantizar que todos los hábitats o biomas, y las áreas ricas en diversidad de especies (riqueza y endemismo) estén adecuadamente representadas en la planeación, elección y manejo de la

biodiversidad. También puede usarse información de otros factores ambientales, tales como elevación, inclinación, aspecto, suelos, características acuáticas, y clima, con el fin de mejorar la precisión de los mapas de vegetación y de distribuciones de las especies. Igualmente, puede simularse o examinarse información adicional sobre atributos socioeconómicos de la tierra (por ejemplo: tendencia a proteger poblaciones, proyectos de vivienda iniciados, propietarios de tierras por estados y agencias federales, restricciones, etc.) para refinar los planes de manejo del uso del suelo (Scott & Csuti, 1997; Upper Midwest Gap Analysis Home Page, 1998). Ver figuras 6 y 7.

La metodología que sigue el AD es realmente simple: dentro de un país o región particular, primero se identifican y clasifican los diferentes elementos de la diversidad biológica. Entonces se examina la existencia de los sistemas propuestos de áreas protegidas y otras unidades de manejo de tierras que permiten conservar la biodiversidad. Finalmente, al usar varias clasificaciones se determina cuáles elementos (biomas mayores, tipos de vegetación, tipos de hábitats o especies) no están representados o están escasamente representados en el sistema actual de áreas de conservación. Una vez conocido esto con precisión razonable, se establecen prioridades para acciones de conservación. El proceso continúa indefinidamente, y el sistema de conservación se refina de acuerdo con los cambios de uso de suelo, de mejor información acerca de la distribución y estado de las especies, hábitats y biomas (Burley, 1990).

Faunística predictiva

Dentro de los estudios que realizan los taxónomos, los biogeógrafos y los conservacionistas resaltan varias preguntas importantes como ¿cuántas especies hay en un área dada?, ¿cuáles de esas especies son endémicas a la región?, y ¿qué esfuerzo de recolecta se requiere emplear para conocer la fauna en una región determinada? (Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Moreno & Halfter, 2000). Colwell (1997) instrumentó estadísticamente formas de estimación automatizada para riqueza de especies a través de muestreos de distintos tipos.

Los trabajos de exploración e inventario, desde hace más de dos siglos, han sido las técnicas principales que permiten conocer las biotas locales. La exploración se inicia cuando no se tiene conocimiento alguno de lo que existe en un área determinada, y el propósito de los inventarios ha sido generar una lista de las especies que habita en un lugar. Sin embargo, actualmente se piensa

que no son las únicas formas de poder contestar las preguntas que se plantearon en el párrafo anterior.

La faunística predictiva, es decir, la capacidad de hacer conjeturas respecto a listas de especies en áreas donde se desconoce absolutamente su fauna, es un campo de amplia investigación futura, ya que es posible iniciarla a partir del conocimiento previo de las faunas de localidades geográficas determinadas. En la actualidad se ha comenzado a instrumentar con el uso de bases de datos y con el apoyo de los SIG. Algunas metodologías son las siguientes:

- a) Curvas empíricas
- b) *Garp*
- c) Estimación de la riqueza de especies en un área dada por modelamiento teórico de curvas de acumulación de especies a partir de datos de museos (para más detalles ver los artículos de Soberón & Llorente, 1993, y Colwell, 1997).
- d) Monitoreo de fauna

La formalización del trabajo taxonómico, especialmente el que conduce a la creación de listas locales de especies, fácilmente puede proveer de una potente herramienta predictiva, cuyo uso sería invaluable en la conservación y el manejo de los recursos bióticos. Esta formalización requiere, por una parte, del acuerdo de ciertos estándares mínimos para recolectar y referir las listas (curvas de acumulación de especies por área y por tiempo; distribución del esfuerzo de recolecta) y, por otra, de la sistematización y análisis de los datos así obtenidos para la proposición de reglas empíricas con valor predictivo (Llorente *et al.*, 1994). Un ejemplo de cómo se han aplicado diferentes modelos de acumulación usados para extrapolar predicciones de tamaños de las faunas, con base en datos de campo y colecciones en museos, se encuentra en el artículo de León-Cortés *et al.* (1998).

Otra pregunta que resulta de gran interés es ¿existe el mismo número de especies en áreas del mismo tamaño que tienen las mismas características ecológicas pero en zonas diferentes?

La distribución actual de una especie dada cambia de un momento a otro en el tiempo (Vuilleumier, 1999). A pesar de ello, existe un área de distribución potencial durante un tiempo determinado (Llorente, 1984). Esta área es el conjunto de áreas donde una especie puede obtener o exhibir inmediatamente hábitat y nicho. Hay algunos factores que determinan tales distribuciones; por lo tan-



to, una aproximación para determinar una distribución de especies es analizar factores a gran escala como características de clima, altitud y vegetación, que pueden ser ligadas a las especies para inferir su distribución potencial. Este estudio es el inicio para entender la historia biogeográfica de un taxón, así, las alteraciones ambientales pasadas y futuras pueden estar correlacionadas a distribuciones previas y futuras hipotéticas de las especies, siendo de importancia en la biología de la conservación y biogeografía evolutiva (Cerqueira *et al.*, 1998).

El uso de las bases de datos de especímenes son una herramienta de gran valor, ya que para muchos grupos se tienen registradas sus variables ecológicas, y es posible construir listas hipotéticas de las especies que habitan en un área dada, puesto que existen factores ecológicos que determinan la riqueza, siempre considerando la ausencia de barreras. Pero con la aplicación de teorías de la biogeografía histórica se puede ir más allá en las predicciones, al incluir la vicarianza de biotas se puede complementar e indicar el grado de diferenciación de especies endemicas. De esta manera, a partir de áreas ocupadas es posible dibujar áreas de distribución de las especies, con lo que se formulan hipótesis de extrapolación o generalización en áreas desconocidas con el uso de álgebra de mapas.

Por lo tanto, de la faunística de muchos grupos más o menos conocidos pueden derivar hipótesis de cuántas y cuáles especies habitan en un sitio de acuerdo con los factores ecológicos existentes, a partir de información vertida en sistemas de información, y, adicionalmente, pueden someterse a comprobación dichas hipótesis. A este proceso lo hemos llamado faunística experimental.

Agradecimientos

Juan José Morrone y Rodrigo Medellín revisaron de manera crítica el manuscrito preliminar. Tania Escalante agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM, ya que con el apoyo de la beca otorgada pudo realizarse este trabajo. Jorge Llorente tuvo el apoyo del proyecto IN 21 1397, una beca de DGAPA (1999-2000) y el apoyo de CONACyT (32002) y el Instituto de Ciencias Naturales (UNC). John D. nos ayudó con el Abstract.

Referencias

Berendsohn, W. G. 1997. A taxonomic information model for botanical databases: The IOPI Model. *Taxon*, 46: 283-309.

Berendsohn, W. G., A. Anagnostopoulus, G. Hagedorn, J. Jakupovic, P. L. Nimis, B. Valdés, A. Güntsch, R. J. Pankhurst & R. J. White. 1999. A comprehensive reference model for biological collections and surveys. *Taxon*, 48: 511-562.

Burley, F. W., 1990. Monitoring biological diversity for setting priorities in conservation. En: Wilson, E. O. & F. M. Peter (eds.). *Biodiversity*. National Academy Press. pp: 227-230.

Burrough, P. A., 1989. *Principles of geographical information systems for land resources assessment*. Clarendon Press. Oxford. 194 p.

Cerqueira, R., C. Marroig & L. Pinder, 1998. Marmosets and Lion-tamarins distribution (Callitrichidae, Primates) in Rio de Janeiro State, South-eastern Brazil. *Mammalia*, 62(2): 213-226.

Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 345: 101-118.

Colwell, R. K. 1997. *Estimates. Statistical Estimation of species richness and shared species from samples. Version 3 User's Guide and Application*. <http://victeroy.ceb.uconn.edu/estimates>. University of Connecticut, Storrs, CT.

CONABIO. 1998. *Manual de usuario de Biotica' v. 3.0*. CONABIO. México.

Date, C. J., 1998. *Introducción a los sistemas de bases de datos*. 5a ed. Vol. 1. Addison Wesley Longman. México. 860 p.

Davis, F. W., D. M. Stoms, J. E. Estes & J. Seegan, 1990. An information systems approach to the preservation of biological diversity. *Int. J. Geographical Information Systems*, 4(1): 55-78.

Duckworth, W. D., H. H. Genoways & C. L. Rose. 1993. *Preserving natural sciences collections: chronicle of our environmental heritage*. Washington.

Escalante, T. & G. Rodríguez, 1998. *Diccionario computarizado de nombres de taxones de plantas vasculares y vertebrados para bases de datos de colecciones biológicas*. Tesis. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

ESRI. 1996. *Introduction to Arc View GIS*. Environmental Systems Research Institute, Inc. USA.

Green, D., 1994. Databasing diversity- a distributed, public domain approach. *Taxon*, 43: 51-62.

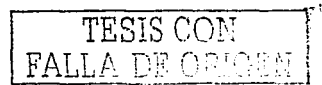
Koleff, P. 1997. *Introducción a las bases de datos en la Biología Comparada Contemporánea*. Publicaciones Docentes del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Número 1, UNAM. 37 pp.

Ledón-Cortés, J. L., J. Soberón-Mainero & J. Llorente, 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distributions*, 4: 37-44.

López, J., 1998. Sistemas de información geográfica (SIG): conceptos, definiciones y contexto metodológico que involucra su uso. *Quivera*, 1(0): 27-38.

Llorente, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphinae de México con especial referencia al género *Enantia* (Huebner) (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 58: 1-207.

Llorente, J., I. Luna, J. Soberón & L. Bojórquez, 1994. Biodiversidad, su inventario y conservación: teoría y práctica en la taxonomía alfa contemporánea. En: Llorente-Bousquets,



J. e I. Luna (comps.). *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica. pp.: 507-522.

Llorente, J. & P. Koleff, 1997. La actividad taxonómica en México. *Biodiversitas* 13: 11-14.

Llorente, J. E., L. Oñate-Ocaña, A. Luis-Martínez e I. Vargas-Fernández, 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: distribución geográfica e ilustración*. UNAM - CONABIO. 226 p.

Maguire, D. J., M. F. Goodchild & D. W. Rhind (eds.), 1991. *Geographical information systems: principles and applications*. Longman, U.K.

McFadden, F. R., & J. A. Hoffer, 1991. *Modern database management*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. U.S.A. 597 p.

Microsoft Corporation, 1994. *Microsoft Access. Relational Database Management System for Windows. Version 2.0, User's Guide*. U.S.A.

Moreno, C. E. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*. 37: 149-158.

Papavero, N. & J. Llorente, 1999. Levantamiento de localidades. En: Papavero, N. & J. Llorente (comps.). *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*. UNAM-Fondo de Cultura Económica. pp.: 189-198.

Papavero, N. & J. Llorente, 1999. Mapas de distribución geográfica. En: Papavero, N. & J. Llorente (comps.). *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*. UNAM-Fondo de Cultura Económica. pp.: 199-202.

Parker, H. D., 1988. The unique qualities of a geographic information system: a commentary. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. 54(11): 1547-1549.

Peláez, G., 1994. Bases de datos en taxonomía y colecciones científicas. En: Llorente-Bousquets, J. e I. Luna (comps.). *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica. pp.: 259-277.

Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza, & H. Benítez-Díaz, 1996. The need for continued scientific collecting: a geographic analysis of Mexican birds specimens. *Ibis*. 140: 288-294

Scott, J. M. & B. Csuti, 1997. Gap analysis for Biodiversity survey and maintenance. En: Reaka-Kudla, M. L., D. E. Wilson y E. O. Wilson (eds.). *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press, Washington, D.C. p: 321-340.

Soberón, J. & J. Llorente, 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7: 480-488.

Soberón, J., J. Llorente & H. Benítez, 1996. An international view of National biological surveys. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 83: 562-573.

Soberón, J., J. Llorente & L. Oñate, 2000. The use of specimens-labels databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and conservation* (en prensa).

Soberón, J., J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez, 2000. Modeling richness of Papilionid and Pierid butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) in Mexico on the basis of museum data. (manuscrito).

Soberón, J. & P. Koleff, 1998. The Mexican experience in the collection, organization and management of biodiversity data and information. En: *Framework for National Environmental Information Systems*. International Federation for Information and Documentation. Netherlands

Soberón, J. & P. Koleff, 1998. The National Biodiversity Information System of Mexico. en Contribution to the Second National Forum on Biodiversity and Human Society. The Quest for a Sustainable Future. National Academic Press

Systematics Agenda 2000. 1994. *Charting the biosphere*. Technical report. Produced by Systematics Agenda 2000: a consortium of the American Society of Plant Taxonomists, the Society of Systematic Biologists and the Willi Hennig Society in cooperation with the Association of Systematic Collections. USA. 34 pp.

Upper Midwest Gap Analysis Home Page. 1998. <http://www.emtc.nbs.gov/umgaphome.html>.

Vuilleumier, F. 1999. Biogeography on the eve of the twenty-first century: towards an epistemology of biogeography. *Ostrich*. 70(1): 89-103.

Walsh, S. J., 1985. Geographic information systems for natural resources management. *J. of Soil and Water Conservation*. 40(2): 202-205.

WCWC. 1997. *Darwin Initiative Handbook No. 2: Information Needs Analysis*. World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, UK.

TESIS CON FALLA DE ORDEN



Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters

Juan J. Morrone* and T. Escalante *Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico D.F., Mexico*

Abstract

Aim Parsimony analysis of endemism (PAE) is a biogeographical method that uses a parsimony algorithm to obtain an area cladogram, based on taxa inhabiting the study areas. We compare its performance at different geographical units (1/2° and 1° quadrats, ecoregions and biogeographical provinces) to analyse distributional patterns of Mexican terrestrial mammals, in order to assess the importance of the size of area units.

Location The area analysed corresponds to Mexico.

Methods Parsimony analyses were based on 56,859 collection records, corresponding to 703 genera, species and subspecies. Four data matrices were constructed for: (1) 716 quadrats of 1/2° latitude × 1/2° longitude, (2) 230 quadrats of 1° latitude × 1° longitude, (3) forty-five ecoregions and (4) fourteen biogeographical provinces.

Results For the 1/2° quadrat matrix, we obtained six cladograms of 17,138 steps. For the 1° quadrat matrix, we obtained five cladograms (strict consensus with 9394 steps). For the matrix of ecoregions, we obtained twelve cladograms (strict consensus cladogram with 3009 steps). For the provinces, we obtained a single cladogram with 1603 steps.

Main conclusions The best results were obtained with natural areas instead of quadrats. There seems to exist a trend to decrease the absolute number of steps and an increase in the absolute and relative number of synapomorphies as the size of the area units decreases, although this does not necessarily occur for the number of cladograms.

Keywords

Endemism, distributions, biogeography, parsimony, parsimony analysis of endemism, mammals, Mexico.

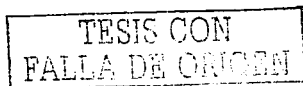
INTRODUCTION

Parsimony analysis of endemism (PAE) – also named parsimony analysis of distributions (PAD) (Trejo-Torres & Ackerman, 2001) – uses a parsimony algorithm in order to obtain an area cladogram, based on the taxa inhabiting the areas (Rosen, 1988; Rosen & Smith, 1988; Morrone & Crisci, 1995). Although it was originally aimed at finding areas of congruent distributional patterns, authors began to use it increasingly to assess biotic similarities between areas. PAE has been applied by several authors to establish

relationships among different biogeographical units, e.g. localities, quadrats, areas of endemism, continents, islands, etc. (Crow, 1989; Cracraft, 1991; Myers, 1991; Morrone, 1994a,b, 1998; Fernandes *et al.*, 1995; Morrone & Lopretto, 1995; Da Silva & Oren, 1996; Morrone & del Coscarón, 1996; Posadas, 1996; Bellan & Bellan-Santini, 1997; Morrone *et al.*, 1997, 1999; Posadas *et al.*, 1997; Geraads, 1998; Sfenthourakis & Giokas, 1998; Watanabe, 1998; Glasby & Álvarez, 1999; Luna-Vega *et al.*, 1999, 2000; Espinosa-Organista *et al.*, 2000; Ron, 2000; Biscconti *et al.*, 2001; Ippi & Flores, 2001; Morrone & Márquez, 2001; Trejo-Torres & Ackerman, 2001; García-Barros *et al.*, 2002).

Results of applying PAE have been interpreted in different ways. Many authors assume the existence of a common historical explanation for the assemblages of areas based on

*Correspondence: Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico. E-mail: jjm@hp.ciencias.unam.mx



shared species and supraspecific taxa (Rosen, 1988; Myers, 1991; Morrone, 1994b, 1998; Posadas *et al.*, 1997; Luna *et al.*, 1999). Cracraft (1991) speculated whether ecological similarity could also contribute to the patterns detected by PAE. Trejo-Torres & Ackerman (2001) considered that patterns discovered by PAE could have a 'static or non-historical interpretation'. Humphries & Parenti (1999) anathematized PAE, declaring that it 'is not a historical method'.

All previous analyses considered a single kind of area unit, without addressing the relevance of the size of the units. Herein we compare the performance of PAE analysing Mexican mammal distributional data at different geographical units, in order to assess the importance of the size of the area units.

MATERIALS AND METHODS

We use PAE to analyse distributional patterns of Mexican terrestrial mammals, with different units of analysis, namely quadrats, ecoregions and biogeographical provinces. We use 56,859 records of collection specimens of Mexican terrestrial mammals (Ceballos & Arita, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis & López-Jardinec, 1998), in order to construct four data matrices for: (1) a grid of $1/2^\circ$ latitude \times $1/2^\circ$ longitude, (2) a grid of 1° latitude \times 1° longitude, (3) a system of forty-seven ecoregions (Conabio, 1999) and (4) a system of fourteen biogeographical provinces (Morrone *et al.*, 2002).

Basic steps of PAE, as modified by Morrone (1994a) for identifying areas of endemism, are as follows:

1. Draw quadrats on a map of the region to be analysed, considering quadrats only where at least one locality of one species exists. Also it is possible to use a previous regionalization scheme, e.g. provinces, districts, ecoregions, etc.
2. Construct a data matrix where columns represent the taxa and rows represent the areas (quadrats, provinces, etc.). If a taxon is present in the area, the entry is '1' and if it is absent, the entry is '0'. A hypothetical area coded with '0' for all columns is added to root the cladogram.
3. Undertake a parsimony analysis of the data matrix. In case several cladograms result, obtain a strict consensus cladogram.
4. Identify in the cladogram the groups of areas defined by at least two taxa.
5. Superimpose the groups delimited in the cladogram onto the areas and map the taxa endemic to each group of quadrats to delineate the boundaries of each area of endemism.

The number of taxa (columns) used in the matrices was 703, corresponding to genera, species and subspecies (classification follows Ramírez-Pulido *et al.*, 1996). The number of areas (rows) varied according to the different units analysed: (1) 716 quadrats of $1/2^\circ$ latitude \times $1/2^\circ$ longitude, (2) 230 quadrats of 1° latitude \times 1° longitude, (3) forty-five ecoregions (two of them did not contain any records) and (4) fourteen biogeographical provinces. All the matrices

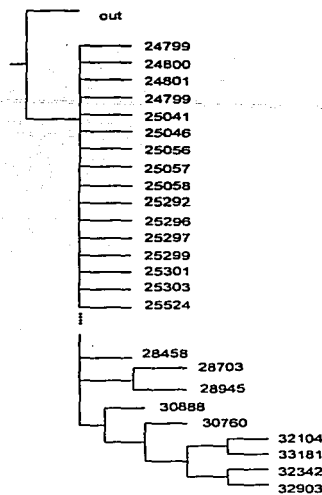


Figure 1 Cladogram obtained for the $1/2^\circ$ quadrat matrix. Each number represents one quadrat.

included one row coded with zeros to root the cladograms and were subjected to parsimony algorithms. For the analysis of the $1/2^\circ$ and 1° quadrat matrices, we used TNT version beta (Goloboff *et al.*, 2000), applying option *New Technology Search* (sectorial searches, tree-drifting and tree fusing), because this software is more efficient to analyse large data matrices. The matrix of ecoregions was also run with TNT (Goloboff *et al.*, 2000) and PAUP version 4.0b4a (Swofford, 1999), applying the *heuristic search*. The matrix of provinces was run with NONA (Goloboff, 1993) and Winclada version 0.9.99 version beta (Nixon, 1999). Maps were drawn with ArcView[®] version 3.2 (ESRI, 1999).

RESULTS AND DISCUSSION

For the $1/2^\circ$ quadrat matrix, we obtained six cladograms of 17,138 steps, after a very long run (6 h). We were unable to obtain the CI, RI, or the list of synapomorphies. The cladograms showed a basal polytomy with hundreds of quadrats (Fig. 1). For the 1° quadrat matrix, we obtained five cladograms (strict consensus with 9394 steps in Fig. 2a and map in Fig. 2b). We could not obtain CI, RI, or the list of synapomorphies. Additionally, and without obtaining the shortest cladogram (because neither the program nor the computer supported the large data matrix), synapomorphies, autapomorphies and homoplasies with consistency and

retention indices superior to 0.5 were requested to PAUP. For the matrix of ecoregions twelve cladograms were obtained. The strict consensus cladogram obtained with TNT and PAUP has 3009 steps, $CI = 0.23$ and $RI = 0.62$ (Fig. 3a; map in Fig. 3b). For the provinces, we obtained a single cladogram with 1603 steps, $CI = 0.43$ and $RI = 0.55$ (Fig. 4a; map in Fig. 4b). In Table 1, we detail the taxa that are synapomorphic for the clades in the different analyses. In Table 2, we present a summary of the number of cladograms, steps and synapomorphies for each unit in the different analyses (Fig. 5).

If we compare the results of Table 2, there seems to exist a trend to decrease the absolute number of steps as the size of the area units decreases, although this does not necessarily occur for the number of cladograms. On the other hand, the absolute and relative numbers of synapomorphies are increased when the number of units decreases, and when the units are somewhat more 'natural', as provinces. The poor resolution of the $1/2^\circ$ quadrat cladogram (besides technical problems of the computation programs) may be a result of the small size of the quadrats. Posadas & Miranda-Esquivel (1999) proposed to lump quadrats where

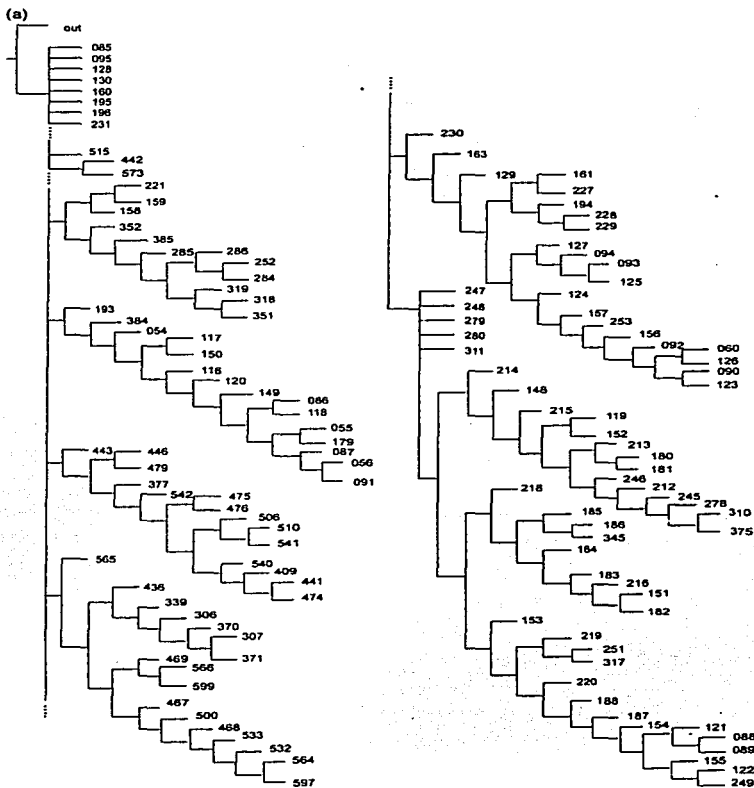


Figure 2 (a) Cladogram obtained for the 1° quadrat matrix. Each number represents one quadrat. (b) Map obtained for the 1° quadrat matrix, based on the cladogram of Fig. 2a.

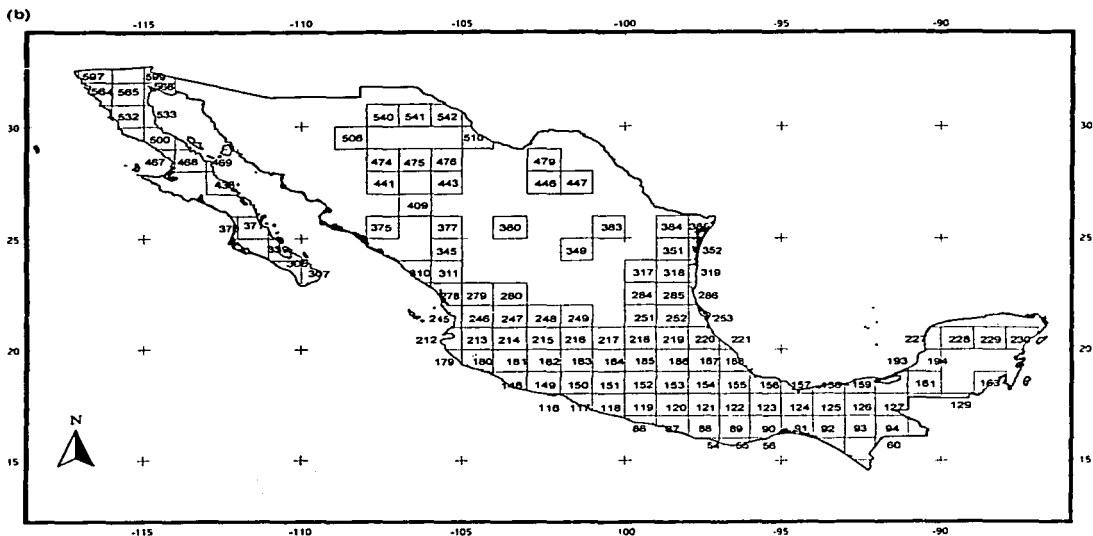


Figure 2 (b) continued

the readiness of data is low or to split those that generate conflict. This was apparently solved with the 1° quadrats, which represent four $1/2^\circ$ quadrats, where resolution increased.

Trejo-Torres & Ackerman (2001) discussed the existence of an apparent numerical artefact in PAE, caused by the use of area units with a highly dissimilar number of species, that places poorer areas at basal positions in the cladogram. These authors, however, demonstrated empirically that even with very few species, assignment of an area to a clade was usually possible.

In the four analyses we used taxa with different taxonomic categories (genera, species and subspecies). According to Glasby & Alvarez (1999), the advantage of scoring multiple taxonomic levels is that area information associated with endemic species can be incorporated at the generic level provided the species is not the only representative in the genus. In addition, distributional data at generic level could be used in the analysis when the species level identification is lacking. In our analyses, however, genera were uninformative for area relationships, except for the matrix of provinces. On the other hand, some subspecies clearly defined relationships that were not possible to define with the data of

the whole species. It is interesting to note that our data base contains some species with wide distributions, for which numerous subspecies have been described, but for those we lack distributional information, which would allow a better resolution.

Ron (2000) considered that although the logical basis underlying PAE is the assumption that localities or areas sharing taxa are closely related because they share a more recent history of biotic exchange, this assumption, by itself, does not justify the use of cladistic parsimony for area grouping. Cracraft (1991) has previously offered a more elaborate interpretation, suggesting that shared taxa among areas may be evidence of historical relatedness, because they are the consequence of failure to speciation when the areas vicariate. According to Cracraft (1994), if biotic dispersion is historically constrained, it should be expected that the distribution of taxa will exhibit hierarchical congruence when examined cladistically. In cladistic biogeography, three assumptions deal with widespread taxa (Morrone & Crisci, 1995). Under Assumption 0 (Wiley, 1987; Zandee & Roos, 1987), widespread taxa provide evidence of monophyly, therefore areas where they occur are considered to be monophyletic. Assumptions 1 and 2 (Nelson & Platnick,

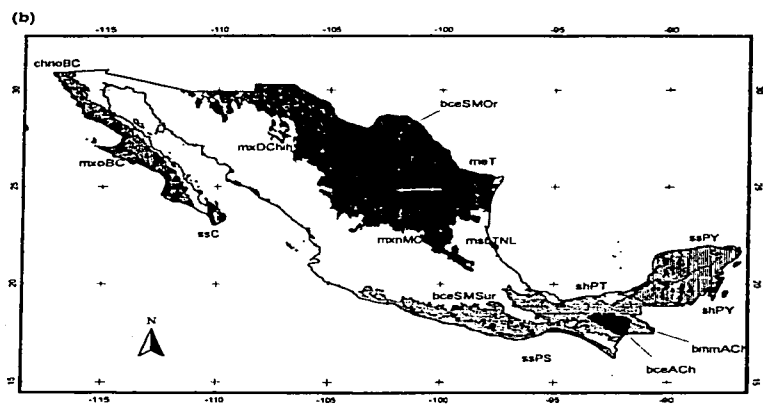
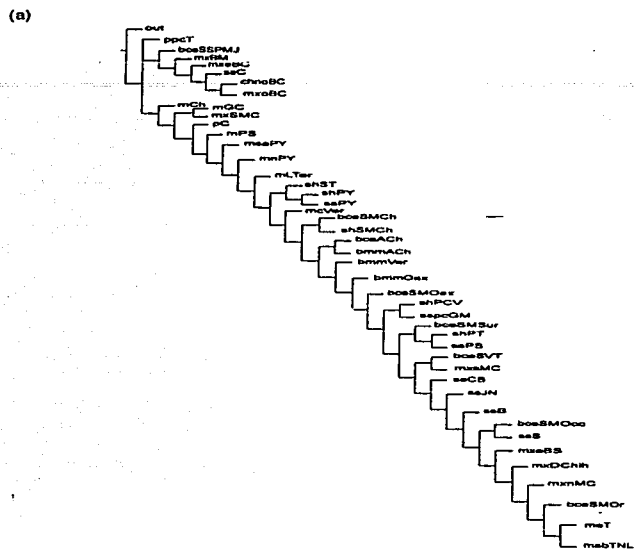


Figure 3 (a) Cladogram obtained for the ecoregions matrix. The labels are names of ecoregions (Conabio, 1999): bceACh, Altos de Chiapas pine-oak forests; bceSMOoc, Sierra Madre Occidental pine-oak forests; bceSMSur, Sierra Madre del Sur pine-oak forests; bmmACh, Altos de Chiapas tropical montane cloud forests; chnoBC, North-west Baja California coastal sage-chaparral; mxDCih, Chihuahuan desert; meT, Tamaulipan thorn scrub; msbTNL, Tamaulipas and Nuevo León submontane scrub; mxnMC, Northern Meseta Central desert; mxoBC, Western Baja California desert; shPT, Petén-Tehuantepec tropical moist forests; shPY, Yucatán tropical moist forests; ssC, Los Cabos tropical dry forests; ssPS, Southern Pacific tropical dry forests; and ssPY, Peninsula de Yucatán tropical dry forests. (b) Map obtained for the ecoregions matrix, based on the cladogram of Fig. 3a. Labels as in Fig. 3a.

1981) interpret areas harbouring widespread taxa as possibly monophyletic, paraphyletic and/or polyphyletic (Nelson & Ladiges, 1991). PAE operates under Assumption 0,

because it interprets widespread taxa as evidence for clustering together areas. PAE focuses on the subset of the information examined by cladistic biogeographical



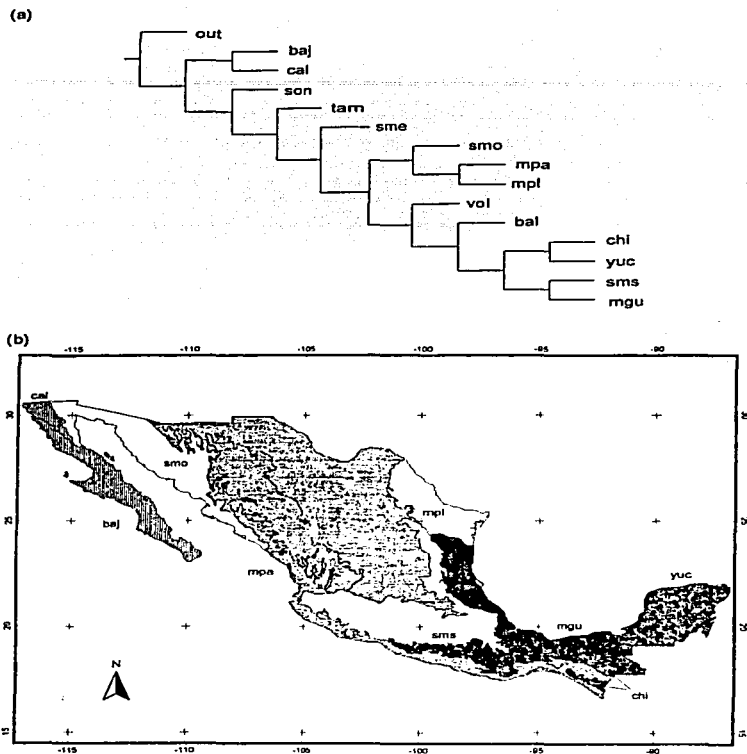


Figure 4 (a) Cladogram obtained for the provinces matrix. The labels are names of provinces (Morrone *et al.*, 2002): baj, Baja California; cal, California; chi, Chiapas; mgu, Mexican Gulf; mpa, Mexican Pacific Coast; mpl, Mexican Plateau; sme, Sierra Madre Occidental; smo, Sierra Madre Oriental; sms, Sierra Madre del Sur; son, Sonora; tam, Tamaulipas; vol, Trans-mexican Volcanic Belt and yuc, Yucatan Peninsula. (b) Map obtained for the provinces matrix, based on the cladogram of Fig. 4a. Labels as in Fig. 4a.

techniques under Assumption 0, because it only considers the distribution of extant taxa (Ron, 2000). From an analytical point of view, this is legitimate because in cladistic analyses characters in the data matrices are considered independent of one another and each taxon contributes equally relevant information to build the area cladogram. If the subset of information considered by PAE is large enough, area cladograms representing accurately the history of vicariant events should be expected and results should be similar to those derived from cladistic biogeographical analyses (Ron, 2000). Distributional patterns generated by sympatric speciation, long-distance dispersal and extinction

should be less frequent, or at least unorganized (lack signal), relative to distributional patterns generated by vicariance. Consequently, ideal organisms for the application of PAE are those that have limited dispersal abilities and speciate in a vicariant manner (Ron, 2000).

Geraads (1998) considered problematical that PAE cladograms are rooted with an 'ancestor' with all taxa absent, assuming '0' to be the 'primitive' state. Although this is certainly not known, it is a better hypothesis than assuming that all taxa were present in the ancestral biota, the apomorphic state being then the extinction. On the other hand, in an area cladogram, convergence would be impossible,

Table 1 Synapomorphic species for the clades of the analyses based on different units

Units	Synapomorphic species
1/2° quadrats	None
1° quadrats	<i>Chaetodipus californicus</i> , <i>Microtus californicus</i> , <i>Mimomacrotis crenolatum keenani</i> , <i>Myotis evotis milleri</i> , <i>M. peninsularis</i> , <i>Sciurus variegatoides goldmani</i> , <i>Sorex milleri</i> , <i>Spermophilus beecheyi</i> and <i>Tamiasciurus mearnsi</i>
Ecoregions	<i>Chaetodipus californicus</i> , <i>Cynomys mexicanus</i> , <i>Dipodomys gravipes</i> , <i>Lepus flavigularis</i> , <i>Micromyotis brachyotis</i> , <i>M. schmidtorum</i> , <i>Microtus californicus</i> , <i>Mimomacrotis crenolatum keenani</i> , <i>Myotis evotis milleri</i> , <i>Peromyscus californicus insignis</i> , <i>P. guardia</i> , <i>Rheomys mexicanus</i> , <i>Sorex stizodon</i> , <i>Spermophilus beecheyi</i> , <i>Tamiasciurus mearnsi</i> and <i>Tylomys tumbalensis</i>
Provinces	<i>Alouatta palliata mexicana</i> , <i>A. pigra</i> , <i>Artibeus*</i> , <i>Artibeus intermedius</i> , <i>A. jamaicensis</i> , <i>A. lituratus palmarum</i> , <i>Ateles*</i> , <i>Baiomyx*</i> , <i>Carollia*</i> , <i>C. perspicillata azteca</i> , <i>Centurio senex senex</i> , <i>Chaetodipus artus</i> , <i>Chiroderma*</i> , <i>C. salvini</i> , <i>Conepatus</i> , <i>C. mesoleucus</i> , <i>Corynorhinus mexicanus</i> , <i>Cratogeomys*</i> , <i>C. gymnurus</i> , <i>C. tylosinus</i> , <i>Cryptotis*</i> , <i>C. goldmani</i> , <i>C. mexicana</i> , <i>C. parva</i> , <i>Cynomys*</i> , <i>Dasyprocta punctata</i> , <i>Dasypros*</i> , <i>D. novemcinctus</i> , <i>Dermanura*</i> , <i>D. azteca</i> , <i>D. phacotis</i> , <i>D. tolteca</i> , <i>Desmodus*</i> , <i>D. rotundus murinus</i> , <i>Didelphis marsupialis caucae</i> , <i>D. virginiana yucatanensis</i> , <i>Dipodomys gravipes</i> , <i>Eira barbara senex</i> , <i>Eptesicus furinialis gaumeri</i> , <i>Glaucomys volans</i> , <i>Glossophaga*</i> , <i>G. commissarisii</i> , <i>G. leachii</i> , <i>G. soricina</i> , <i>Herpailurus yagouaroundi</i> , <i>Hodomys alleni</i> , <i>Lasiurus intermedius</i> , <i>L. intermedius intermedius</i> , <i>Leopardus*</i> , <i>L. pardalis</i> , <i>Leptonycteris nivalis</i> , <i>Lepus callotis</i> , <i>L. flavigularis</i> , <i>Liomys*</i> , <i>L. irroratus</i> , <i>L. pictus</i> , <i>Lontra longicauda annexens</i> , <i>Marmosa*</i> , <i>M. canescens</i> , <i>Mazama americana</i> , <i>Megasorex gigas</i> , <i>Mephitis macroura</i> , <i>Micromyotis*</i> , <i>M. brachyotis</i> , <i>M. megalotis mexicana</i> , <i>Microtus californicus</i> , <i>M. mexicanus</i> , <i>M. quasiater</i> , <i>Molossus*</i> , <i>M. rufus</i> , <i>Mormoops megalophylla megalophylla</i> , <i>Mustela frenata</i> , <i>Myotis ciliolabrum melanorhinus</i> , <i>M. evotis milleri</i> , <i>Nasua narica</i> , <i>Neotoma mexicana</i> , <i>Neotomodon alstoni</i> , <i>Odocoileus virginianus</i> , <i>Oligoryzomys fulvescens</i> , <i>Onychomys arenicola</i> , <i>Oryzomys alfaroi</i> , <i>O. melanotis</i> , <i>Panthera onca</i> , <i>Pecari tajacu</i> , <i>Peromyscus difficilis</i> , <i>P. furvus</i> , <i>P. gratus</i> , <i>P. guardia</i> , <i>P. leucopus</i> , <i>P. levipes</i> , <i>P. melanophrys</i> , <i>P. melanotis</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>Phylander*</i> , <i>P. opossum pallidus</i> , <i>Phyllostomus stenops septentrionalis</i> , <i>Potos*</i> , <i>P. flavus</i> , <i>Pteronotus*</i> , <i>P. davyi fulvus</i> , <i>P. parnellii</i> , <i>P. personatus pilosus</i> , <i>Reithrodontomys chrysopsis</i> , <i>R. fulvescens</i> , <i>R. mexicanus</i> , <i>Rheomys mexicanus</i> , <i>Rhogeessa tumida</i> , <i>Sciurus aberti</i> , <i>S. aureogaster</i> , <i>S. deppiei</i> , <i>S. nayartensis apache</i> , <i>Sigmodon*</i> , <i>Sigmodon alleni</i> , <i>S. hispidus</i> , <i>S. leucotis</i> , <i>S. mascoctensis</i> , <i>S. ochrogathus</i> , <i>Sorex oreopolis</i> , <i>S. saussurei</i> , <i>Spermophilus atricapillus</i> , <i>S. madrensis</i> , <i>Sturmira ludovici</i> , <i>Sylvilagus brasiliensis truei</i> , <i>S. floridanus</i> , <i>Tamiasciurus mearnsi</i> , <i>Tylomys*</i> and <i>T. nudicaudus gymnurus</i>

*These taxa are not necessarily restricted to Mexico, but its distribution was 'synapomorphic' within the country.

Table 2 Comparisons of results of the analyses based on different units

Units	Number of units	Number of cladograms		Number of steps		Number of synapomorphies	
		Absolute	Relative*	Absolute	Relative*	Absolute	Relative*
1/2° quadrats	716	6	0.008	17,138	23.935	-	-
1° quadrats	230	5	0.021	9394	40.843	9	0.039
Ecoregions	45	12	0.266	3009	66.866	16	0.355
Provinces	14	1	0.0714	1603	114.5	127	9.071

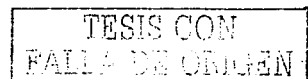
*Absolute number/number of units analysed.

because a taxon cannot appear separately in two areas not linked biogeographically. A way to handle this would be to use ACCTRAN optimization, which favours reversals rather than convergences; however, it is impossible to distinguish 'a priori' between primitive absences or real reversals (extinctions), so absence can only be coded '0' instead of either '0' or '?', as it should be.

Watanabe (1998) considered that PAE differs from phenetic analyses in that the similarities among areas can be clearly defined by shared taxa (synapomorphies). According to Trejo-Torres & Ackerman (2001), PAE is an alternative

to multivariate analysis. Previous phenetic analyses (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1992; Ramírez-Pulido *et al.*, 1994) were not very different from our results on maps of 1° grid, ecoregions and provinces. The Baja California peninsula in most cladograms was differentiated from the rest of the country, as well as the Northern Plateau and the Yucatan peninsula, but conflict exists between the eastern and western coasts and their relationships with other areas.

Da Silva & Oren (1996) suggested that PAE may be used as a tool to identify areas of endemism at an intracontinental



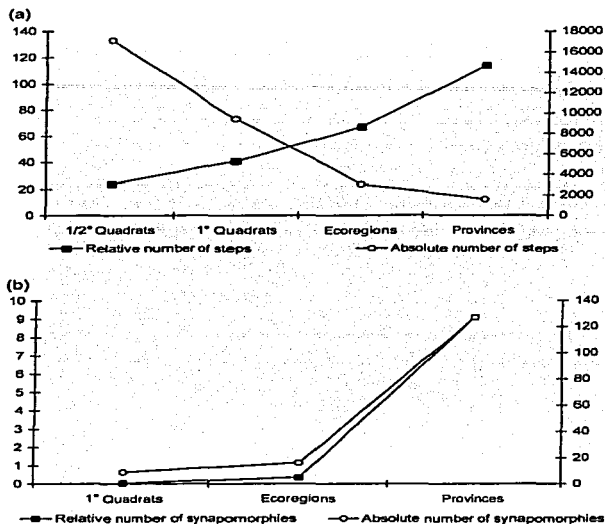


Figure 5 Comparisons of (a) number relative and absolute of steps and (b) number relative and absolute of synapomorphies for 1/2° and 1° quadrats, ecoregions and provinces.

scale as well as to make historical inferences. We think that the value of a PAE cladogram in this latter application should always be evaluated by congruence with general area cladograms built upon cladistic biogeography procedures (Luna-Vega *et al.*, 1999).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) for providing the data bases to carry out the analyses. Hector Arita, Gerardo Ceballos and Ricardo López-Vilchis allowed us to use their data on Mexican mammals. T. Escalante thanks the scholarship granted by DGEP-UNAM. We thank David Espinosa, Claudia Aguilar and Gerardo Rodriguez for helpful discussions and comments.

REFERENCES

- Bellan, G. & Bellan-Santini, D. (1997) Utilizzazione delle analisi di parsimonia (cladistica) in sinecologia bentonica: Esempi in una zona inquinata. *Società Italiana di Ecologia Atti*, 18, 247–250.
- Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L. & Valleri, G. (2001) Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analyses of endemism based on reptiles, land birds and *Scalesia* land plants. *Journal of Biogeography*, 28, 495–510.
- Ceballos, G. & Arita, H.T. (1996) *Project A003 'Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México'*. Conabio, México.
- Conabio (1999) *Ecorregiones de México*. Escala 1:1 000 000. Financed by CCA-Conabio, México. <http://www.conabio.gob.mx>.
- Cracraft, J. (1991) Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*, 4, 211–227.
- Cracraft, J. (1994) Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *American Zoologist*, 34, 33–47.
- Craw, R. (1989) New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology*, 16, 527–547.
- Da Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 39, 427–437.
- Espinosa-Organista, D., Morrone, J.J., Aguilar, C. & Llorente, J. (2000) Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. *Biodiversidad, Taxonomía Y biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*

- (eds J. Llorente, E. González and N. Papavero), pp. 61–94, Vol. II. Conabio, México D.F.
- ESRI (1999) *Arcview*® 3.1 GIS. Environmental Systems Research Institute, Inc., New York.
- Fernandes, M.E.B., Da Silva, J.M. & Silva, J. Jr (1995) The monkeys of the islands of the Amazon estuary, Brazil: a biogeographic analysis. *Mammalia*, 59, 213–221.
- García-Barros, E., Gurra, P., Lucifáñez, M.J., Cano, J.M., Munguira, M.L., Moreno, J.C., Sainz, H., Sanz, M.J. & Simón, J.C. (2002) Parsimony analysis of endemicity and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, 29, 109–124.
- Geraads, D. (1998) Biogeography of circum-Mediterranean Miocene-Pliocene rodents; a revision using factor analysis and parsimony analysis of endemicity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 137, 273–288.
- Glasby, C.J. & Álvarez, B. (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Floychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography*, 26, 507–533.
- Goloboff, P.A. (1993) *NONA v. 1.1*. Inst. Miguel Lillo, Tucumán.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K. (2000) *TNT tree analysis using new technology*. Beta Test Version v. 0.1.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Ippi, S. & Flores, V. (2001) Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 84, 49–63.
- López-Wilchis, R. (1996) *Project P130 'Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá'*. Conabio, México, D.F.
- López-Wilchis, R. & López-Jardine, J. (1998) *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos Y Canadá*, Vol. 1. UAM-I, México, D.F.
- Luna-Vega, I., Alcántara Ayala, O., Espinosa Organista, D. & Morrone, J.J. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299–1305.
- Luna-Vega, I., Alcántara Ayala, O., Morrone, J.J. & Espinosa Organista, D. (2000) Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions*, 6, 137–143.
- Morrone, J.J. (1994a) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J.J. (1994b) Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4, 188–194.
- Morrone, J.J. (1998) On Udvardy's Insularitica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Biogeography*, 25, 947–955.
- Morrone, J.J. & del Coscarón, C. (1996) Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera: Reduviidae). *Zoologische Medelingen, Leiden*, 70, 1–15.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373–401.
- Morrone, J.J., Espinosa-Organista, D., Aguilar Zúñiga, C. & Llorente-Bousquets, J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist*, 44, 508–515.
- Morrone, J.J., Espinosa-Organista, D. & Llorente-Bousquets, J. (2002) Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, 85, 83–108.
- Morrone, J.J., Katinas, L. & Crisci, J.V. (1997) A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *Journal of Comparative Biology*, 2, 25–41.
- Morrone, J.J. & Lopretto, E.C. (1995) Parsimony analysis of endemicity of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) from southern South America. *Neotropica*, 41, 3–8.
- Morrone, J.J. & Márquez, J. (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28, 635–650.
- Myers, A.A. (1991) How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1, 24–29.
- Nelson, G. & Ladiges, P. (1991) Standard assumptions for biogeographic analysis. *Australian Systematic Botany*, 4, 41–58.
- Nelson, G. & Platnick, N. (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nixon, K.C. (1999) *Winclada v. 0.9.99 v. beta*. University of Ithaca, New York.
- Posadas, P. (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemicity (PAE). *Biogeographica*, 72, 161–177.
- Posadas, P.E., Estévez, J.M. & Morrone, J.J. (1997) Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria*, 48, 1–10.
- Posadas, P. & Miranda-Esquivel, D.R. (1999) El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 539–546.
- Ramírez-Pulido, J. & Castro-Campillo, V. (1992) *Provincias Mastofaunísticas Escala 1: 4 000 000 Mapa IV.8.8.A. Atlas Nacional de México*, Vol. 2. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Ramírez-Pulido, J., Castro-Campillo, A., Arroyo-Cabrales, J. & Cervantes, F.A. (1996) *Lista Taxonómica de Los Mamíferos Terrestres de México*. Museum Texas Tech University, p. 158.
- Ramírez-Pulido, J., Ran, D.F. & Castro-Campillo, A. (1994) Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 45, 61–74.
- Ron, S.R. (2000) Biogeographic area relationships of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biology Journal of the Linnean Society*, 71, 379–402.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (eds A.A. Myers and P. Giller), pp. 437–481. Chapman & Hall, London.

- Rosen, B.R. & Smith, A.B. (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tetys* (eds M.G. Audley-Charles and A. Hallam), pp. 275–306. Special Publication of the Geological Society of London 37, London.
- Sfenthourakis, S. & Giokas, S. (1998) A biogeographical analysis of greek oniscidean endemism. *Israel Journal of Zoology*, 44, 273–282.
- Swofford, D.L. (1999) *PAUP* v. 4.0b4a. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*, Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Trejo-Torres, C. & Ackerman, J.D. (2001) Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28, 775–794.
- Watanabe, K. (1998) Parsimony analysis of the distribution patterns of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research*, 45, 259–270.
- Wiley, E.O. (1987) Methods in vicariance biogeography. *Systematics and evolution: a matter of diversity* (ed. P. Hovenkamp), pp. 283–306. Utrecht University, Utrecht.
- Zandee, M. & Roos, M.C. (1987) Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3, 305–332.

BIOSKETCHES

Juan J. Morrone is Professor of Biogeography, Systematics and Comparative Biology, and Chairman of the Department of Evolutionary Biology at the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico, D.F. His main interests are the systematics and biogeography of Neotropical weevils (Coleoptera: Curculionoidea). He has published more than 130 scientific articles and ten books. His last published book is: *Sistemática y biogeografía de artropodos mexicanos: Hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. III (Llorente, J. & J. J. Morrone, eds., Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico, D.F., 690 pp., 2002).

Tania Escalante is Teaching Assistant of Systematics and Biogeography at the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). She works on historical biogeography and conservation of Mexican terrestrial mammals.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

*Quien no conoce nada, no ama nada.
Quien no puede hacer nada, no comprende nada.
Quien nada comprende, nada vale.
Pero quien comprende también ama, observa, ve...
Cuanto mayor es el conocimiento inherente a una cosa,
más grande es el amor...*

Paracelso

Capítulo I:

Material y métodos

Resumen

En este capítulo se incluyen dos artículos metodológicos. El primero de ellos (Escalante *et al.*, 2000) aborda la relevancia que tienen los datos de los ejemplares albergados en las colecciones biológicas y su utilidad para detectar patrones biogeográficos que apoyen prácticas de conservación. Los registros de los ejemplares de colecciones pueden ser integrados a bases de datos dentro de un sistema de información, lo cual permite su actualización, almacenamiento y análisis. Estos registros, para ser utilizados en análisis biogeográficos, deben contar como mínimo con datos nomenclaturales y de referencia geográfica.

El segundo artículo (Morrone y Escalante, 2002) analiza uno de los métodos más utilizados para identificar áreas de endemismo: el PAE o Análisis de Parsimonia de Endemismos. En este trabajo se aborda el *Objetivo específico 1*, donde los datos de distribución de los mamíferos terrestres fueron empleados para probar la sensibilidad del PAE a diferentes unidades de estudio: cuadrículas de 0.5° y 1°, ecorregiones y provincias biogeográficas. En el caso de las cuadrículas, se obtuvo muy baja resolución en los cladogramas derivados del PAE, mientras que en el caso de las unidades naturales (ecorregiones y provincias) el número de sinapomorfias fue más alto. Lo anterior indica que los mejores resultados se obtienen al emplear unidades naturales en lugar de cuadrículas, y que las cuadrículas de 1° ofrecen mayor resolución que las más pequeñas (Morrone y Escalante, 2002; Escalante y Morrone, 2003).

*La ciencia está hecha de errores,
pero es bueno cometer esos errores,
ya que ellos llevan poco a poco a la verdad.*

*Prof. Lidenbrock,
Viaje al Centro de la Tierra, Julio Verne.*

Capítulo II.

Estado del conocimiento

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Resumen

En este capítulo se incluye un artículo (Escalante *et al.*, 2002) donde se investiga el estado actual del conocimiento de los mamíferos terrestres de México, de acuerdo con el *Objetivo específico 2*. Para lograr lo anterior se integraron dos bases de datos con registros de ejemplares de colecciones biológicas y literatura, pero no todos los registros de los que se disponía contaban con los datos mínimos necesarios: el 6% carecía de datos nomenclaturales, y hasta un 30% carecía de georreferencia. A partir de 56,859 registros de 425 especies se pudo observar que existen grandes sesgos en la recolecta de ejemplares. Se encontró que a pesar de hay un alto porcentaje del territorio del país (47%) con un número importante de registros de ejemplares, aún existen zonas donde hay menos de 0.003 registros por km², y existe hasta un 12% del territorio nacional que carece de registros. Los resultados sugieren que, en general, la porción norte del país y las penínsulas de Baja California y Yucatán requieren de mayores esfuerzos para avanzar en el conocimiento de su mastofauna, mientras que el centro del país es una zona bastante bien conocida.

También se llevó a cabo un análisis no paramétrico de riqueza de especies con el estimador *Chao2* (Chao, 1984). Se observó que se obtiene una mejor estimación cuando el número de muestras es mayor, por lo que para las unidades de 0.5° el número de especies terrestres total para el país no debería exceder las 465 especies. Este resultado indica que probablemente el país ya tiene un buen conocimiento de su mastofauna, pues el número de especies nuevas que pueden llegar a descubrirse no es muy alto comparado con el número de especies conocidas; es decir, el número de especies por describir para el país no es muy alto respecto al conocido y no aumentaría demasiado, teóricamente, incluso incrementando el esfuerzo.

Respecto a los patrones de riqueza de especies, en este trabajo se encontró que la mayor riqueza de especies en el país se concentra hacia el centro, las costas este y oeste del país, y en el estado de Chiapas (Escalante *et al.*, 2002; Escalante, 2003), lo cual ya ha sido citado por otros autores (Ceballos y Navarro, 1991; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Fa y Morales, 1993; Arita, 1999).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

30-1

ISSN 0065-1737

núm. 87

diciembre 2002

ACTA
ZOOLOGICA
MEXICANA
nueva serie



Instituto de Ecología A.C.
MEXICO

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE MÉXICO

Tania ESCALANTE¹, David ESPINOSA² y Juan J. MORRONE¹

¹Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apartado Postal 70-399, 04510 México, D. F., MÉXICO
E- mail: tania_escalante@correo.unam.mx

² Herbario de la Facultad de Estudios Superiores "Zaragoza", UNAM, Av. Guelatao 86, Col. Ejército de Oriente, 09230 México, D. F., MÉXICO

RESUMEN

Se describe la distribución de 424 especies de mamíferos de México, con base en información proveniente de dos bases de datos que contienen 56,859 registros de especímenes de colecciones biológicas y literatura. Los números de registros, de sitios de recolecta y la riqueza de especies fueron representados en mapas por medio de clases geométricas, para los 32 estados mexicanos, para un sistema de 47 ecorregiones, así como para gradículas de medio y de un grado de latitud y longitud. La mayor cantidad de registros y sitios de recolecta se concentra hacia el centro del país, mientras que las zonas más desprovistas de registros son las penínsulas de Baja California y Yucatán, así como el norte, especialmente el Altiplano. En cuanto al número de especies, las zonas más ricas se localizan en el centro, en Chiapas y en dos franjas a lo largo de las costas oriental y occidental. El número de especies estimado para el país con el estimador no paramétrico Chao2, es de aproximadamente 450 especies.

Palabras clave: Mamíferos, bases de datos, distribución geográfica, riqueza de especies, México.

ABSTRACT

Distributional data of 424 species of Mexican mammals are described, with information obtained from two databases, containing 56,859 records of specimens housed in biological collections as from records from literature. The number of records of specimens, number of collection sites, and the species richness, were represented in maps by geometric classes, for the 32 Mexican States, a system of 47 ecoregions, and grids of half and one grade of latitude-longitude. The largest number of records and collection sites is concentrated at the center of the country, while the areas with more collecting gaps are the Baja California and Yucatan peninsulas, as well as the north, especially the Mexican Plateau. As for the number of species, the richest areas are located in the center of the country, in Chiapas, and in two fringes along the oriental and western coasts. The estimated species number for the country with Chao2, is approximately 450 species.

Keywords: Mammals, databases, geographical distribution, species richness, Mexico.

INTRODUCCIÓN

México alberga la mayor fauna de mamíferos de América, y es posible que en el contexto mundial tenga uno de los números de especies más altos. Esta



Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

diversidad está compuesta principalmente por roedores y murciélagos (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo 1993), aunque en el país está representado un número considerable de órdenes (Fa & Morales 1998). Lo que hace única a la fauna de mamíferos mexicanos es su riqueza de especies, su gran número de endemismos y sus relaciones biogeográficas. Esto es el resultado de un juego de factores que incluyen la posición geográfica, la topografía, la historia geológica y la diversidad y heterogeneidad de hábitats del país (Ceballos & Navarro 1991). De acuerdo con Ramírez-Pulido *et al.* (1996), existen aproximadamente 450 especies de mamíferos terrestres mexicanos y más de 1,000 taxones infraespecíficos.

La diversidad puede ser definida simplemente como el número de especies presentes en una comunidad (Pielou 1975), es decir, la riqueza. En 1921, Arrhenius formuló un modelo que predice que el número de especies aumenta al aumentar la magnitud del área, de acuerdo con una relación potencial que se convierte a una lineal si el modelo es transformado a su forma logarítmica. Otros autores relacionan la riqueza de las especies con parámetros ambientales y algunos proponen que la distribución de las especies está frecuentemente relacionada con ellos (Davis *et al.* 1990, Ceballos & Brown 1995, Shvarts *et al.* 1995). En general, los estimadores de la riqueza de especies caen dentro de cuatro categorías: (1) número de especies observadas (S_{obs}), (2) extrapolaciones de curvas de especies-área, (3) integración de la distribución log-normal y (4) estimadores no paramétricos (Palmer 1990).

La posibilidad de reunir grandes bases de datos, junto con las herramientas computacionales requeridas para analizarlas, actualmente está incrementando el valor de las colecciones, los museos y el trabajo de los taxónomos en el mundo (Soberón *et al.* 1996). En México, ya se cuenta con bases de datos más o menos consistentes que permiten realizar múltiples análisis, así como con el soporte técnico necesario en programas de cómputo y con computadoras cada vez más poderosas que facilitan esta labor. En consecuencia, se han comenzado a realizar algunos intentos que permiten obtener cada vez más información así como interpretaciones de la misma (v. gr. Morrone *et al.* 1999, Oñate *et al.* 2000, Soberón *et al.* 2000).

Las bases de datos taxonómicas no solo proporcionan acceso rápido a una cantidad sin precedente de información de interés para los sistemáticos, sino que también pueden usarse en el trabajo de ecólogos, biogeógrafos y otros especialistas. Uno de los aspectos más interesantes de un trabajo taxonómico es la obtención de patrones de distribución que sirven de base para interpretar la historia biogeográfica del grupo (Morrone *et al.* 1996). Al respecto, las bases de datos de especímenes deberían ser capaces de resolver dos preguntas relacionadas, las cuales son centrales tanto para la biogeografía como para la macroecología: (1) ¿Qué especies se encuentran en una localidad dada? y (2) ¿Cuál es la distribución geográfica de cada especie? Sin embargo, hasta la fecha

no existen procedimientos universalmente aceptados para evaluar bases de datos de especímenes en cuanto al esfuerzo de recolección, el cual podría tanto ocultar patrones reales como evitar darle respuesta a esas preguntas (Soberón *et al.* 2000).

Un primer paso para el descubrimiento de patrones de distribución geográfica de los taxones es evaluar la cantidad de datos con los que se cuenta, así como la identificación de áreas de alta riqueza específica, ya que se ha reportado que el esfuerzo de muestreo, incluso cuando no es equitativo en todas las áreas, no oscurece completamente los patrones geográficos (Lobo *et al.* 2001). En los últimos años se ha propuesto la elaboración de un Atlas Biogeográfico Mexicano, el cual constituiría la síntesis de los patrones de distribución de las especies, y proveería información relacionada con la identificación de centros de diversidad y su importancia jerárquica o relativa, los que serían clave para determinar prioridades en la selección de áreas destinadas a la conservación. Además, permitiría identificar áreas y especies que merezcan estudios más detallados, maximizando el potencial científico que pueda tener su investigación en el futuro, e integrar otros tipos de datos, como urbanísticos, geológicos, etc. (Morrone & Espinosa-Organista 1998, Morrone 2000).

En el presente trabajo evaluamos el estado actual del conocimiento de la distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México, a partir de los datos nomenclaturales y de georreferencia de dos bases de datos con datos de ejemplares de colecciones y literatura (Ceballos & Arita 1996, López-Wilchis 1996), tomando en cuenta cuatro niveles diferentes de generalización.

MATERIAL Y MÉTODOS

Integramos dos bases de datos (Ceballos & Arita 1996, López-Wilchis 1996) con información de mamíferos de México en una única base de datos, la cual fue verificada y corregida en su información nomenclatural y de georreferencia (coordenadas geográficas de los sitios de registro). La depuración nomenclatural incluyó la contrastación de los datos de género y especie con el catálogo de referencia. La revisión bibliográfica permitió corregir los nombres inconsistentes, de acuerdo con Ramírez-Pulido *et al.* (1982, 1986), Corbet & Hill (1991), Wilson & Reeder (1993) y Ramírez-Pulido *et al.* (1996). Se eliminaron las especies marinas, pandémicas e introducidas.

La verificación de la georreferencia incluyó dos etapas. En primer lugar se corrigieron los nombres de las localidades y se incorporaron datos de georreferenciación, según CGSNEGI (1982). En segundo lugar, se llevó a cabo la validación de las coordenadas latitud-longitud respecto a los límites del país, en un mapa de contorno 1:250,000 (INEGI 1997), empleando el Sistema de Información

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

Biótica® (SIB) de CONABIO v. 3.0 (CONABIO 1998a) en su módulo de Sistema de Información Geográfica (SIG). Las localidades que no estaban incluidas dentro de los límites del país fueron eliminadas.

Los registros se sobrepusieron a: los 32 estados mexicanos (INEGI-Instituto de Geografía 1990), un sistema de 47 ecorregiones [versión electrónica en CONABIO (1999), documentado en Arriaga *et al.* (1997)], una gradícula de 1° de latitud x 1° de longitud (CONABIO 1998b) y otra de ½° de latitud x ½° de longitud (CONABIO 1998c). Para cada una de estas unidades (estados, ecorregiones y cuadros) se contó el número de registros de ejemplares, entendiéndose como registro uno o varios ejemplares recolectados en la misma fecha, en la misma localidad (aquel punto geográfico que tiene la misma georreferencia y nomenclatura), por la misma persona, que corresponden al mismo taxón, y que, en un momento dado, hayan sido incorporados dentro de un catálogo con el mismo identificador (Escalante *et al.* 2000). También se contó el número de sitios de recolecta y el número de especies (riqueza), elaborándose los gráficos correspondientes, de acuerdo con clases de intervalos iguales y con escalas geométricas con base dos y tres (Cuadro 1). Los valores obtenidos fueron representados en mapas, con el objeto de identificar las zonas más extremas en los números anteriores, de acuerdo con las gráficas de escala geométrica.

Cuadro 1

Escalas geométricas con base dos, tres y diez (Krebs, 1985), utilizadas para clasificar los datos de número de registros, sitios y especies en cada una de las unidades de análisis.

Clases de acuerdo a la escala geométrica	Cifras aritméticas agrupadas conforme a:		
	X 2	X 3	X 10
1	1	1	1-9
2	2-3	2-4	10-99
3	4-7	5-13	100-999
4	8-15	14-40	1000-9999
5	16-31	41-121	10000-99999
6	32-63	122-364	100000-999999
7	64-127	365-1093	1000000-9999999
8	128-255	1094-3280	-
9	256-511	3281-9841	-
10	512-1024	9842-	-

Con el fin de estimar el número total de especies para el país, a partir de los datos de las bases de datos, se aplicó el estimador de riqueza Chao2, en el programa EstimateS, v. 6.01b (Colwell 2000), el cual se ha empleado eficientemente para estimar la riqueza de especies de un área a partir de matrices

de incidencia de especies en muestras (Colwell & Coddington 1994, Chazdon *et al.* 1998, Heyer *et al.* 1999, Anderson & Ashe 2000, Moreno 2001). Elaboramos matrices de presencia-ausencia para tres niveles de generalización: las 47 ecorregiones (Arriaga *et al.* 1997, CONABIO 1999) y las gradículas de $1^\circ \times 1^\circ$ y $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$. Cada matriz de incidencia fue probada con el estimador no paramétrico Chao2 corregido y 100 aleatorizaciones sin remplazo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se partió de un total de 93,389 registros correspondientes a 829 especies de 12,606 localidades únicas (combinación única del nombre de la localidad y coordenadas de georreferencia). Después de la corrección y verificación de la nomenclatura y de la georreferencia, los datos se redujeron aproximadamente a un 60%: 56,859 registros de 424 especies en 6,268 localidades únicas, debido principalmente a errores de ortografía, a la asociación de nombres de especies por sinonimia y a la ausencia de datos que permitieran la georreferencia. Las especies finales consideradas aparecen en el apéndice 1.

Se sobrepusieron 56,859 registros depurados de ejemplares a un mapa con límite nacional y se analizaron para 32 estados, 47 ecorregiones, 241 cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ y 716 cuadros de $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$ que cubren en su totalidad el territorio del país. Los datos fueron clasificados en clases de escala geométrica (Cuadro 1) para el número de registros de ejemplares, número de sitios de recolecta y número de especies.

Los órdenes mejor representados en la base de datos fueron Rodentia (60% de los registros) y Chiroptera (aproximadamente el 22%), acorde con que éstos representan cerca del 79% de la fauna de mamíferos de México, con 215 y 133 especies, respectivamente (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo 1993, Fa & Morales 1998). Las familias con más registros fueron Muridae (33%), Heteromyidae (15%) y Phyllostomidae (12%), las cuales también han sido consideradas como las más ricas en géneros y especies para el país (por ejemplo, Muridae tiene 20 géneros y 133 especies registradas en México, según Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1993). El género con mayor número de registros fue *Peromyscus* (15%), seguido de *Liomys*, *Sylvilagus*, *Dipodomys* y *Chaetodipus* (3% aproximadamente cada uno). Cabría destacar que en México, *Peromyscus* tiene más de 40 especies registradas (Ramírez-Pulido *et al.* 1996), aportando casi el 10% de la riqueza de mamíferos mexicanos. En cuanto a las especies, *Peromyscus maniculatus*, *Dipodomys merriami* y *Liomys pictus* fueron las más recolectadas. Resulta interesante que ninguna de estas últimas ha sido considerada como "endémica", ni clasificada como en riesgo o como importante de conservar (Ceballos *et al.* 1998, Fa & Morales 1998, Ceballos 1999).

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

Los taxones menos representados fueron los órdenes Primates (0.53%), Xenarthra (0.52) y Perissodactyla (0.05%); las familias Antilocapridae (0.03%), Thyropteridae (0.01%) y Talpidae (0.01%), así como los géneros *Lichonycteris*, *Centronycteris*, *Scapanus* y *Lasionycteris*. Algunas de las especies faltantes en la base de datos reportadas para el país ya han sido consideradas extintas, desaparecidas del territorio, o que no se han vuelto a coleccionar desde el ejemplar tipo como: *Cervus elaphus*, *Cryptotis merriami*, *Euderma phyllote*, *Enhydra lutris*, *Heteromys nelsoni*, *Lasiurus seminolus*, *Lepus insularis*, *Metachirus nudicaudatus*, *Monachus tropicalis*, *Neotoma bunkerii*, *N. varia*, *Peromyscus caniceps*, *P. dickeyi*, *P. pembertonii*, *P. pseudocrinitus*, *P. sejugis*, *P. slevini*, *Reithrodontomys spectabilis*, *R. zacatecae* y *Tonatia saurophila*.

Número de registros. El número de registros en cada uno de los estados del país se presenta en el cuadro 2. El estado con mayor número de registros fue Chihuahua (4,799 registros), aunque ello coincide con que se trata del estado con mayor superficie (12.6% del territorio mexicano). Siguen en número de registros Jalisco (4,123; 4%), Oaxaca (4,088; 4.8%), Veracruz (3,935; 3.7%), Durango (3,727; 6.3%) y Chiapas (3,253; 3.8%), los cuales son estados de tamaño mediano. Querétaro y Aguascalientes tuvieron la menor cantidad de registros (431 y 212, respectivamente), pero también son de los estados más pequeños (0.6 y 0.3% de la superficie del país, respectivamente). Existen estados que tienen números muy bajos de registros, aunque no son tan pequeños, como Quintana Roo (420; 2.2%) y Baja California Sur (552; 3.8%). Puede observarse, entonces, que no necesariamente el tamaño del área condiciona la cantidad de registros. Hay estados que se recomendaría que fueran mejor explorados, dado que el número de ejemplares por unidad de área que poseen es muy bajo. Los estados con un gran número de registros por unidad superficie son el Distrito Federal (0.27 ejemplares/km²), Colima (0.17), Morelos (0.16) y Tlaxcala (0.10).

En el caso de las 47 ecorregiones analizadas, el número máximo de ejemplares fue de 5,669 registros para la ecorregión Matorrales Xerófilos del Desierto Chihuahuense y el mínimo de cero para las ecorregiones Selvas Secas del Archipiélago de Revillagigedo, Selvas Secas de la Sierra de la Laguna y Manglares de Marismas Nacionales. En 18 ecorregiones hay más de 1,094 registros, y en 11 de ellas, el número de registros no excede de 122. Entre éstas se encuentran algunas de las más pequeñas (Cuadro 3).

De los cuadros de 1° x 1° analizados, utilizando la escala geométrica con base tres (Cuadro 1), 101 solo poseen menos de 121 registros y de ellos, 52 tienen menos de 40. Considerando que una gradícula de este tamaño equivale a 12,343.21 km² y que cerca del 22% del territorio nacional tiene menos de 40 registros, hay zonas con menos de 0.003 registros/km², las cuales se localizan principalmente en las penínsulas de Baja California y Yucatán y el norte del país.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En el nivel de generalización de $\frac{1}{2}^{\circ} \times \frac{1}{2}^{\circ}$, son evidentes las discontinuidades en el conocimiento de la mastofauna, al menos en cuanto a su representación en colecciones. En el mapa de la figura 1 se puede observar que el 47% del territorio del país tiene menos de 31 registros de ejemplares, y existe un 12% sin inventario, al menos en estas dos bases de datos. Estas últimas zonas se localizan en las penínsulas de Baja California y Yucatán, en el estado de Tabasco y en general, el norte del país hacia los 23° de latitud N.

Cuadro 2
Número de registros, sitios y especies por unidad de superficie (km²) en los estados del país.

Estado	Superficie (km ²)*	No. de registros	Registros/km ²	No. de sitios	Sitios/km ²	No. Sp.	Sp./km ²
Distrito Federal	1525	414	0.27	53	0.03475	56	0.03672
Tlaxcala	4052	424	0.10	32	0.00790	47	0.01159
Morelos	4961	771	0.16	120	0.02419	92	0.01854
Aguascalientes	5272	212	0.04	40	0.00759	42	0.00796
Colima	5466	955	0.17	66	0.01207	124	0.02268
Querétaro	12114	431	0.04	54	0.00446	85	0.00701
Hidalgo	20664	834	0.04	129	0.00624	116	0.00561
Estado de México	21419	1128	0.05	206	0.00962	118	0.00550
Tabasco	24612	874	0.03	30	0.00122	103	0.00418
Nayarit	27103	1278	0.05	108	0.00398	119	0.00439
Guansjuato	31032	609	0.02	60	0.00193	144	0.00464
Puebla	34155	908	0.03	157	0.00460	130	0.00380
Quintana Roo	39201	420	0.01	59	0.00151	73	0.00186
Yucatán	43577	1274	0.03	103	0.00236	91	0.00208
Campeche	57033	1021	0.02	42	0.00074	84	0.00147
Sinaloa	58359	1981	0.03	185	0.00317	130	0.00222
Michoacán	58585	1906	0.03	255	0.00435	141	0.00240
San Luis Potosí	63778	1262	0.02	207	0.00325	140	0.00219
Nuevo León	64742	1323	0.02	168	0.00259	114	0.00176
Guerrero	64791	2453	0.04	392	0.00605	141	0.00217
Baja California	71505	2102	0.03	85	0.00119	118	0.00165
Veracruz	72005	3935	0.05	333	0.00462	187	0.00253
Chiapas	73628	3253	0.04	312	0.00424	191	0.00259
Zacatecas	73829	2378	0.03	236	0.00320	127	0.00172
Baja California Sur	73948	552	0.01	57	0.00077	54	0.00007
Jalisco	79085	4123	0.05	444	0.00561	197	0.00249
Tamaulipas	79686	2837	0.04	241	0.00302	142	0.00178
Oaxaca	93147	4088	0.04	580	0.00623	200	0.00214
Durango	122792	3727	0.03	355	0.00289	151	0.00122
Coahuila	150615	2467	0.02	292	0.00194	126	0.00083
Sonora	180605	2121	0.01	182	0.00101	127	0.00070
Chihuahua	245962	4799	0.02	649	0.00264	150	6.09x10 ⁻⁴

* Fuente: INEGI (1990).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

Cuadro 3

Ecorregiones con el menor número de registros. Los mismos muestran la localización de las ecorregiones en la figura 2.

Ecorregión	Número de registros	Superficie (km ²)*	Registros/k m ²
Matorrales Xerófilos del Valle de Tehuacán	97	9,932.46	0.009
Matorrales Xerófilos de Bahía Magdalena	85	-	-
Manglares de la Laguna de Términos	78	2,770.26	0.028
Manglares del Norte de la Península de Yucatán	66	2,193.48	0.030
Manglares del Pacífico Sur	61	742.61	0.082
Manglares del Sureste de la Península de Yucatán	60	3,252.05	0.018
Pantanos de Centla	17	17,043.47	0.0009
Pastizales de la Planicie Costera de Tamaulipas	14	3207.94	0.004
Manglares de Chiapas	11	1170.27	0.009
Manglares del Golfo de California	10	3749.49	0.002
Bosques de Coníferas y Encinos de las Sierras de San Pedro Mártir y Juárez	2	3956.52	0.0005

* Las superficies de las ecorregiones se obtuvieron de la documentación del sistema de 51 áreas previo al de 47 (Arriaga et al., 1997).

- desconocido

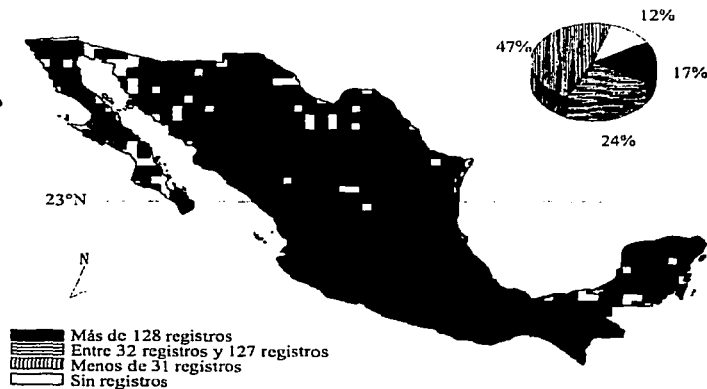


Figura 1

Número de registros en la gradícula de $\frac{1}{2}^\circ$ de latitud x $\frac{1}{2}^\circ$ de longitud, en escala geométrica de base dos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figura 2
Sistema de 47 ecorregiones con el número de sitios de recolecta.

Número de sitios de recolecta. Se contó el número de sitios de recolecta por estados, ecorregiones y cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ y $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$. Los estados con mayor número de sitios de recolecta (Cuadro 2) fueron: Chihuahua (649), Oaxaca (580), Jalisco (444), Guerrero (392) y Durango (355). Los que tuvieron los menores valores fueron el Distrito Federal (53), Campeche (42), Aguascalientes (36), Tlaxcala (32) y Tabasco (30).

Las ecorregiones más pequeñas, junto con las ecorregiones de las penínsulas de Baja California y Yucatán, en este caso resultaron ser las que tuvieron menor número de sitios de recolecta (Cuadro 3). Se pueden reconocer al menos 18 ecorregiones con menos de 32 sitios de recolecta en su interior (Fig. 2). Sin embargo, en las ecorregiones más grandes, como Matorrales Xerófilos del Desierto Chihuahuense, a pesar de tener más de 650 sitios de recolecta, únicamente hay 0.002 sitios de recolecta por km^2 .

Para las gradículas, el número de sitios de recolecta se presenta de forma similar al número de registros de ejemplares, ya que nuevamente el centro del país ha sido el más visitado por los mastozólogos, así como las dos costas desde el centro y

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

hacia el sur hasta el Istmo de Tehuantepec. Es claro que este patrón o "síndrome del recolector" se debe a la cercanía a los principales lugares de investigación en el país, así como a la presencia misma de las costas.

Riqueza. Con el fin de estimar la riqueza "conocida" (S_{obs}), se contó el número de especies para los estados, ecorregiones y gradículas. De los estados, Oaxaca fue el que tuvo más especies con 200, seguido de Jalisco (197), Chiapas (191), Veracruz (187) y Durango (151). Los estados que tuvieron menos especies fueron Aguascalientes (42), Tlaxcala (47), Baja California Sur (54), Distrito Federal, (56) y Quintana Roo (73). Dado que la superficie de los estados puede estar influyendo en los resultados, también es conveniente obtener una relación del número de especies por superficie (Cuadro 2), donde Chihuahua parecería ser el estado menos rico en especies.

En el cuadro 4 se comparan las zonas que resultaron más ricas en especies para las ecorregiones y las gradículas, con las zonas con mayor investigación mastofaunística. Para las ecorregiones, se observa que aquellas con mayor número de especies no son las que han sido más visitadas por los taxónomos, probablemente debido a que se trata de áreas de diferentes tamaños. En cambio, para las gradículas, existe una gran coincidencia entre las zonas mejor estudiadas con las zonas más ricas en especies (Figs. 1 y 3). Algunos autores ya han detectado patrones de riqueza congruentes a los encontrados en este trabajo (Ceballos & Navarro 1991, Ramírez-Pulido & Castro-Campillo 1993, Fa & Morales 1998, Arta 1999). Sin embargo, aún persisten dos preguntas: ¿son en realidad esas zonas las más ricas o se debe a un efecto secundario del esfuerzo de recolecta? y ¿Cómo detectar zonas muy ricas que no son evidentes, ya que no han sido suficientemente estudiadas?

Cuadro 4

Comparación de las zonas más ricas con las más recolectadas en el país para las ecorregiones y gradículas de $1^\circ \times 1^\circ$ y $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$.

Nivel de generalización	Zonas con mayor número de registros de ejemplares	Zonas con mayor número de especies	Zonas con mayor número de sitios de recolecta
Ecorregiones	norte	Sierra Madre Occidental, Meseta Central e Istmo	norte
Cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$	centro y Chiapas	centro hasta Chiapas, a ambos lados de la costa	centro
Cuadros de $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$	centro y Chiapas	centro hasta Chiapas, a ambos lados de la costa	centro

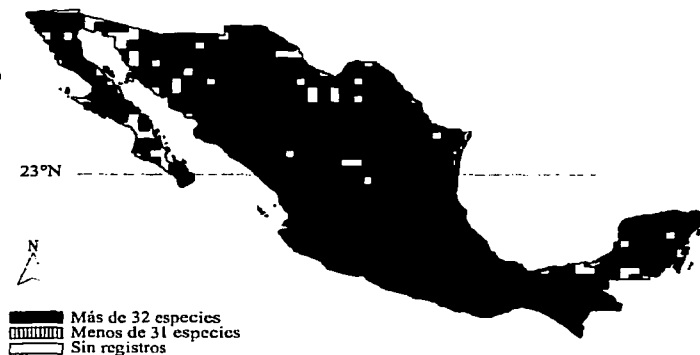


Figura 3
Número de especies en cada cuadro de $\frac{1}{4}^\circ$ de latitud x $\frac{1}{4}^\circ$ longitud.

Con el estimador no paramétrico Chao2 se obtuvieron las gráficas de la figura 4, donde se presenta el número de especies observado (S_{obs}) y el estimado por el algoritmo (Chao2). La riqueza estimada para cada unidad, y su desviación estándar ($S_{est} \pm SD$) fueron: 454.58 ± 11.17 para las ecorregiones (Fig. 4a), 451.05 ± 8.31 para la gradícula de $1^\circ \times 1^\circ$ (Fig. 4b) y 443.55 ± 8.61 (Fig. 4c) para la gradícula de $\frac{1}{2}^\circ \times \frac{1}{2}^\circ$. Se observa que a medida que se aumenta el número de muestras, el número de especies estimado tiende a disminuir, así como la desviación estándar de los datos. También, en la gráfica con menos muestras (la de gradícula más pequeña), se infiere una mayor posibilidad de que puedan registrarse especies nuevas para el país, o bien, nuevos registros de especies conocidas, por lo que la certidumbre de las estimaciones está influida por la escala y el número de muestras. A partir de las gráficas es posible concluir que muy probablemente ya no sea posible aumentar el número de especies registradas para el país (incluso aumentando el esfuerzo de recolecta) y este número generalmente oscilaría alrededor de las 450 especies.

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

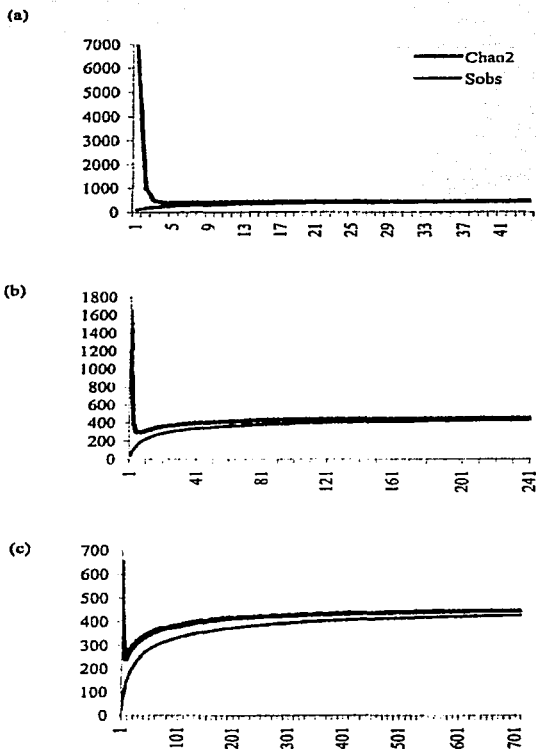


Figura 4

Estimación de la riqueza de especies para el país con Chao2 (Colwell, 2000), usando como muestras: (a) 44 ecoregiones, (b) 241 cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ y (c) 716 cuadros de $1/2^\circ$ de latitud \times $1/2^\circ$ longitud.

Sin embargo, para contestar las preguntas del apartado anterior, aún sería necesario hacer estudios más detallados, como establecer si existe correlación entre la riqueza y el esfuerzo de recolecta, encontrar funciones de acumulación de especies (Soberón & Llorente 1993, León-Cortés *et al.* 1998, Soberón *et al.* 2000), usar Chao2 para estimar especies a partir de matrices de incidencia en las localidades de cada una de las ecorregiones y gradículas, y establecer relaciones entre parámetros ambientales y la riqueza conocida y estimada.

Implicaciones para la conservación. A pesar de que en muchas ocasiones se ha mencionado que los mamíferos son uno de los grupos que se encuentran mejor estudiados, no se sabe a ciencia cierta si los ejemplares depositados en los museos y los registros bibliográficos que se tienen constituyen efectivamente una muestra representativa de los mismos. Aunado a esto tenemos la problemática de conservación que enfrentan, ya que muchas de las especies se encuentran categorizadas como en riesgo (Ceballos & Navarro 1991, López-Wilchis *et al.* 1992, Hilton-Taylor 2000, SEMARNAP 2000a) y otras tantas ya se consideran extintas. Debido a la imperiosa necesidad de conservar a los mamíferos de México, se han propuesto estrategias para su conservación a largo plazo, que incluyen acciones a nivel de especie y de ecosistemas (Ceballos 1999). La identificación de patrones biogeográficos de un grupo de organismos podría emplearse como un criterio de conservación, ya que si asumimos que las distribuciones de los organismos no obedecen al azar, sino a una conjunción de factores ecológicos e históricos, muchos de los procesos que han operado y operan actualmente, no solo afectan a los mamíferos, sino que probablemente afectan a muchos otros grupos de organismos, los cuales también pueden exhibir los mismos patrones.

En México, contamos con un Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas que consta de 119 áreas, pero aún dista de ser óptimo (SEMARNAP 2000b). Sin duda, se requiere incorporar nuevas áreas, incluyendo reservas campesinas, cañadas y corredores naturales, entre otros (SEMARNAP-INE-CONABIO 1995). Para cumplir con ese objetivo, creemos que el estudio de los patrones de diversidad y la identificación de áreas pobremente estudiadas serán pasos necesarios para conducir más eficientemente las investigaciones futuras.

AGRADECIMIENTOS

La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) proporcionó las bases de datos para realizar el análisis. G. Ceballos, H. Arita y R. López-Wilchis, responsables de los proyectos A003 y P130, amablemente permitieron el uso de sus bases de datos. J. Llorente, J. Ramírez-Pulido, Claudia Aguilar y Gerardo Rodríguez realizaron aportaciones valiosas al análisis y preparación del manuscrito. La primera autora agradece a la DGEP-UNAM la beca de posgrado que permitió la elaboración de la tesis de la cual forma parte el presente escrito.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. S. & J. S. Ashe. 2000. Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera; Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiver. Conserv.* 9: 617-653.
- Arita, H. 1999. Escalas y la diversidad de mamíferos de México. Mapa elaborado en convenio con la CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx>. Publicado en: Arita, H., F. Figueroa, A. Frish, P. Rodríguez y K. Santos del Prado, 1998. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conserv. Biol.* 11: 92-100.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9: 95-99.
- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa & R. Jiménez (coords.). 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. CONABIO. México, D. F.
- Ceballos, G. 1999. Áreas prioritarias para la conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas* 27(5): 1-8.
- Ceballos, G. & H. T. Arita. 1996. Proyecto A003 "Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México", financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Ceballos, G. & J. H. Brown. 1995. Global patterns of Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conserv. Biol.* 9(3): 559-568.
- Ceballos, G. & D. Navarro. 1991. *Diversity and conservation of Mexican mammals*. Pp. 166-197. In: Mares, M. y D. Schmidly (eds.), *Latin American Mammalogy*. University of Oklahoma Press, USA.
- Ceballos, G., P. Rodríguez & R. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecol. Appl.* 8: 8-17.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow & M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. Pp. 285-309. In: Dallmeier, F. y J. A. Comiskey (eds.), *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. The Parthenon Publishing Group. Paris.
- Colwell, R. K. 2000. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 6.01b*. User's guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Roy. Soc.* (Serie B) 345: 101-118.
- CONABIO. 1998a. *Sistema de Información Biótica v. 3.0*. Manual de usuario. México, D.F.
- _____. 1998b. *Gradícula cada 1°0'00"*. Dirección de Sistemas, Subdirección de Sistemas de Información Geográfica. México, D. F.
- _____. 1998c. *Gradícula cada ½°0'00"*. Dirección de Sistemas, Subdirección de Sistemas de Información Geográfica. México, D. F.
- _____. 1999. *Ecorregiones de México. Escala 1:1,000,000*. México. <http://www.conabio.gob.mx>
- CGSNEGI. 1982. *Relación de cabeceras municipales por entidad federativa y su ubicación en la cartografía 1:250,000*. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. México, D. F.

TESIS CON
PALLA DE ORIGEN

- Corbet, G. & J. Hill. 1991. *A world list of Mammalian species*, 3a ed., Oxford University Press. N. Y.
- Davis, F. W., D. M. Stoms, J. E. Estes, J. Sclapan & J. M. Scott. 1990. An information systems approach to the preservation of biological diversity. *Int. J. Geog. Infor. Syst.* 4(1):55-78.
- Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa & J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(92): 325-341.
- Fa, J. E. & L. M. Morales. 1998. *Patrones de diversidad de mamíferos de México*. Pp. 315-352. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM., México, D. F.
- Heyer, W. R., J. Coddington, W. J. Kress, P. Acevedo, D. Cole, T. L. Erwin, B. J. Meggers, M. G. Pogue, R. W. Thorington, R. P. Vari, M. J. Weitzman & S. H. Weitzman. 1999. Amazonian biotic data and conservation decisions. *Ciencia e Cultura, Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science. Envir. Biodiver.* 51(5/6): 372-385.
- Hilton-Taylor, C. (comp.). 2000. *2000 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN/SSC. Gland, Cambridge.
- INEGI. 1997. *Modelo Digital del Terreno* 1: 250 000. México, D. F.
- INEGI-Instituto de Geografía, 1990. *División Política Estatal* 1: 4000 000, 1.1.2. Atlas Nacional de México. Vol. I. Instituto de Geografía, UNAM. México, D. F.
- Krebs, C. J., 1985. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 3a. ed. Harper & Row Publishers. N.Y.
- León-Cortés, J. L., J. Soberón & J. Llorente, 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diver. Distrib.* 4:37-44.
- Lobo, J. M., I. Castro & J. C. Moreno. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biol. J. Linnean Soc.*, 73: 233-253.
- López-Wilchis, R. 1996. Proyecto P130 *"Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá"*, financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- López-Wilchis, R., G. López Ortega & S. Gaona. 1992. Mapa de zonas de importancia de mamíferos terrestres raros, amenazados y en peligro de extinción. In: Regionalización Mastofaunística. IV.8.9. Sección Naturaleza, Subsección Biogeografía. *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM e INEGI. México, D. F.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M & T - Manuales y Tesis SEA, vol. 1, Zaragoza.
- Morrone, J. J. 2000. "La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad" pp. 69-78. In: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000*, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: monografías Tercer milenio, Zaragoza, España.
- Morrone, J. J. & D. Espinosa 1998. "La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana", *Ciencia (México)*, 49(3):12-16.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista & J. Llorente-Bousquets. 1996. *Manual de biogeografía histórica*, UNAM, México, 155 pp.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar Zúñiga & J. Llorente-Bousquets. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.* 44(4):508-515.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

Oñate-Ocaña, L., J. J. Morrone & J. Llorente-Bousquets. 2000. Una evaluación del conocimiento y de la distribución de las Papilionidae y Pieridae mexicanas (Insecta: Lepidoptera). *Acta Zool. Mex.* (n.s) 81: 117-132.

Palmer, M. W., 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71(3): 1195-1198.

Pielou, E. C., 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. Nueva York.

Ramírez-Pulido, J. & A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* Vol. Esp. (XLIV):413-427.

Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales & F.A. Cervantes. 1996. Lista Taxonómica de los Mamíferos Terrestres de México. *Museum Texas Tech University* 158:62.

Ramírez-Pulido, J., M.C. Britton, A. Perdomo & A. Castro. 1986. *Guía de los mamíferos de México*, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México, D. F.

Ramírez-Pulido, J., R.L. Wilchis, C. Müdespacher & I. Lira. 1982. *Catálogo de los mamíferos terrestres nativos de México*. Trillas-UAMI, México, D. F.

SEMARNAP. 2000a. PROY-NOM-059-ECOL-2000. Protección ambiental - Especies de flora y fauna silvestres de México - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 16 de octubre de 2000. México. Pp. 2-56.

_____. 2000b. *Programa de Áreas Naturales Protegidas de México 1995-2000*. México, D. F.

SEMARNAP-INE-CONABIO. 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas protegidas de México*. México, D. F.

Shvarts, E. A., S. V. Pushkaryov, V. G. Krever & M. A. Ostrovsky. 1995. Geography of mammal diversity and searching for ways to predict global changes in biodiversity. *J. Biogeog.* 22: 907-914.

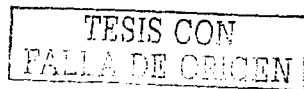
Soberón, J. & J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7: 480-488.

Soberón, J., J. Llorente & H. Benítez. 1996. An international view of national biological surveys. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 562-573.

Soberón, J., J. Llorente & L. Oñate. 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: An example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiv. Conserv.* 9: 1441-1466.

Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press - American Society of Mammalogists. Washington, D.C.

Recibido: 3 de julio 2001
 Aceptado: 10 de junio 2002



Apéndice 1
Especies consideradas en el análisis

<i>Agouti paca</i>	<i>Choeroniscus godmani</i>	<i>Eptesicus brasiliensis</i>
<i>Alouatta palliata</i>	<i>Choeronycteris mexicana</i>	<i>Eptesicus furialis</i>
<i>Alouatta pigra</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	<i>Eptesicus fuscus</i>
<i>Ammospermophilus harrisi</i>	<i>Coendou mexicanus</i>	<i>Erethizon dorsatum</i>
<i>Ammospermophilus insularis</i>	<i>Conepatus leuconotus</i>	<i>Euderma maculatum</i>
<i>Ammospermophilus interpres</i>	<i>Conepatus mesoleucus</i>	<i>Eumops aripudulus</i>
<i>Ammospermophilus leucurus</i>	<i>Conepatus semistriatus</i>	<i>Eumops bonariensis</i>
<i>Anoura geoffroyi</i>	<i>Corynorhinus mexicanus</i>	<i>Eumops glaucinus</i>
<i>Antilocapra americana</i>	<i>Corynorhinus townsendii</i>	<i>Eumops perotis</i>
<i>Antrozous pallidus</i>	<i>Cratogeomys castanops</i>	<i>Eumops underwoodi</i>
<i>Artibeus hirsutus</i>	<i>Cratogeomys fumosus</i>	<i>Galictis vittata</i>
<i>Artibeus intermedius</i>	<i>Cratogeomys goldmani</i>	<i>Geomys arenarius</i>
<i>Artibeus jamaicensis</i>	<i>Cratogeomys gymnurus</i>	<i>Geomys personatus</i>
<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Cratogeomys merriami</i>	<i>Geomys tropicalis</i>
<i>Ateles geoffroyi</i>	<i>Cratogeomys neglectus</i>	<i>Glaucomyys volans</i>
<i>Baiomys muscivorus</i>	<i>Cratogeomys tylosrhinus</i>	<i>Glossophaga commissarisi</i>
<i>Baiomys taylori</i>	<i>Cratogeomys zinseri</i>	<i>Glossophaga leachii</i>
<i>Balantiopteryx io</i>	<i>Cryptotis goldmani</i>	<i>Glossophaga morenoi</i>
<i>Balantiopteryx plicata</i>	<i>Cryptotis goodwini</i>	<i>Glossophaga soricina</i>
<i>Bassariscus astutus</i>	<i>Cryptotis magna</i>	<i>Habromys chinanteco</i>
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	<i>Cryptotis mayensis</i>	<i>Habromys lepturus</i>
<i>Bauerus dubiaquercus</i>	<i>Cryptotis mexicana</i>	<i>Habromys lophurus</i>
<i>Bos bison</i>	<i>Cryptotis parva</i>	<i>Habromys simuletus</i>
<i>Cabassous centralis</i>	<i>Cyclopes didactylus</i>	<i>Herpailurus yagouaroundi</i>
<i>Caluromys derbianus</i>	<i>Cynomys ludovicianus</i>	<i>Heteromys desmarestianus</i>
<i>Canis latrans</i>	<i>Cynomys mexicanus</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>
<i>Canis lupus</i>	<i>Dasyprocta mexicana</i>	<i>Hodomys alleni</i>
<i>Carollia brevicauda</i>	<i>Dasyprocta punctata</i>	<i>Hylonycteris underwoodi</i>
<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Dasyypus novemcinctus</i>	<i>Lasionycteris noctivagans</i>
<i>Carollia subrufa</i>	<i>Dermanura azteca</i>	<i>Lasius blossevilli</i>
<i>Castor canadensis</i>	<i>Dermanura phaeotis</i>	<i>Lasius borealis</i>
<i>Centronycteris maximiliani</i>	<i>Dermanura tolteca</i>	<i>Lasius cinereus</i>
<i>Centurio senex</i>	<i>Dermanura watsoni</i>	<i>Lasius egypt</i>
<i>Chaetodipus arenarius</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Lasius intermedius</i>
<i>Chaetodipus artus</i>	<i>Diaemus youngi</i>	<i>Lasius xanthinus</i>
<i>Chaetodipus baileyi</i>	<i>Diclidurus albus</i>	<i>Leopardus pardalis</i>
<i>Chaetodipus californicus</i>	<i>Didelphis marsupialis</i>	<i>Leopardus wiedii</i>
<i>Chaetodipus fallax</i>	<i>Didelphis virginiana</i>	<i>Leptonycteris curasoae</i>
<i>Chaetodipus formosus</i>	<i>Diphylla ecaudata</i>	<i>Leptonycteris nivalis</i>
<i>Chaetodipus goldmani</i>	<i>Dipodomys compactus</i>	<i>Lepus alleni</i>
<i>Chaetodipus hespidus</i>	<i>Dipodomys deserti</i>	<i>Lepus californicus</i>
<i>Chaetodipus intermedius</i>	<i>Dipodomys gravipes</i>	<i>Lepus callotis</i>
<i>Chaetodipus lineatus</i>	<i>Dipodomys merriami</i>	<i>Lepus flavigularis</i>
<i>Chaetodipus nelsoni</i>	<i>Dipodomys nelsoni</i>	<i>Lichonycteris obscura</i>
<i>Chaetodipus penicillatus</i>	<i>Dipodomys ordii</i>	<i>Liomys irroratus</i>
<i>Chaetodipus pernix</i>	<i>Dipodomys phillipsii</i>	<i>Liomys pictus</i>
<i>Chaetodipus spinatus</i>	<i>Dipodomys simulans</i>	<i>Liomys salvini</i>
<i>Chiroderma salvini</i>	<i>Dipodomys spectabilis</i>	<i>Liomys spectabilis</i>
<i>Chiroderma villosum</i>	<i>Eira barbara</i>	<i>Lonchorhina aurita</i>
<i>Chironectes minimus</i>	<i>Enchisthenes hartii</i>	<i>Lontra longicauda</i>

Escalante et al.: Patrones de distribución de mamíferos

Apéndice 1. Continuación

<i>Lynx rufus</i>	<i>Myotis vivesi</i>	<i>Panthera onca</i>
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	<i>Myotis volans</i>	<i>Peppogomys alcorni</i>
<i>Microtus californicus</i>	<i>Myotis yumanensis</i>	<i>Peppogomys bulleri</i>
<i>Marmosa canescens</i>	<i>Nasua narica</i>	<i>Pecari tajacu</i>
<i>Marmosa mexicana</i>	<i>Natalus stramineus</i>	<i>Perognathus amplus</i>
<i>Mazama americana</i>	<i>Nelsonia goldmani</i>	<i>Perognathus flavescens</i>
<i>Megadontomys cryophilus</i>	<i>Nelsonia neotomodoni</i>	<i>Perognathus flavus</i>
<i>Megadontomys nelsoni</i>	<i>Neotoma albigula</i>	<i>Perognathus longimembris</i>
<i>Megadontomys thomasi</i>	<i>Neotoma angustapalata</i>	<i>Perognathus merriami</i>
<i>Megasorex gigas</i>	<i>Neotoma bryanti</i>	<i>Peromyscus aztecus</i>
<i>Mephitis macroura</i>	<i>Neotoma fuscipes</i>	<i>Peromyscus beatae</i>
<i>Mephitis mephitis</i>	<i>Neotoma goldmani</i>	<i>Peromyscus boylii</i>
<i>Micronycteris brachyotis</i>	<i>Neotoma lepida</i>	<i>Peromyscus bullatus</i>
<i>Micronycteris megalotis</i>	<i>Neotoma martinensis</i>	<i>Peromyscus californicus</i>
<i>Micronycteris schmidtoris</i>	<i>Neotoma mexicana</i>	<i>Peromyscus crinitus</i>
<i>Micronycteris sylvestris</i>	<i>Neotoma micropus</i>	<i>Peromyscus difficilis</i>
<i>Microtus californicus</i>	<i>Neotoma nelsoni</i>	<i>Peromyscus eremicus</i>
<i>Microtus guatemalensis</i>	<i>Neotoma palatina</i>	<i>Peromyscus eva</i>
<i>Microtus mexicanus</i>	<i>Neotoma phenax</i>	<i>Peromyscus furvus</i>
<i>Microtus oaxacensis</i>	<i>Neotomodoni alstoni</i>	<i>Peromyscus gratus</i>
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	<i>Noctilio leporinus</i>	<i>Peromyscus guardia</i>
<i>Microtus quasiater</i>	<i>Notiosorex crawfordi</i>	<i>Peromyscus guatemalensis</i>
<i>Microtus umbrinus</i>	<i>Nycticeius humeralis</i>	<i>Peromyscus gymnotis</i>
<i>Mimom benettii</i>	<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	<i>Peromyscus hooperi</i>
<i>Mimom crenulatum</i>	<i>Nyctinomops famorosaccus</i>	<i>Peromyscus leucopus</i>
<i>Molossops greenhalli</i>	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	<i>Peromyscus levipes</i>
<i>Molossops aztecus</i>	<i>Nyctinomops macrotis</i>	<i>Peromyscus madrensis</i>
<i>Molossops calbensis</i>	<i>Nyctomys sumichrasti</i>	<i>Peromyscus maniculatus</i>
<i>Molossops molossus</i>	<i>Odocoileus hemionus</i>	<i>Peromyscus megalops</i>
<i>Molossops rufus</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>	<i>Peromyscus mekisturus</i>
<i>Molossops sinaloae</i>	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	<i>Peromyscus melanocarpus</i>
<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>Ondatra zibethicus</i>	<i>Peromyscus melanophrys</i>
<i>Musonycteris harrisoni</i>	<i>Onychomys eremicus</i>	<i>Peromyscus melanotis</i>
<i>Mustela frenata</i>	<i>Onychomys leucogaster</i>	<i>Peromyscus melanurus</i>
<i>Myotis albescens</i>	<i>Onychomys torridus</i>	<i>Peromyscus merriami</i>
<i>Myotis auriculaceus</i>	<i>Orthogeomys cuniculus</i>	<i>Peromyscus mexicanus</i>
<i>Myotis californica</i>	<i>Orthogeomys grandis</i>	<i>Peromyscus nesutus</i>
<i>Myotis carteri</i>	<i>Orthogeomys hispidus</i>	<i>Peromyscus ochraventer</i>
<i>Myotis cilialabrum</i>	<i>Orthogeomys lanius</i>	<i>Peromyscus pectoralis</i>
<i>Myotis elegans</i>	<i>Oryzomys ellerae</i>	<i>Peromyscus perfulus</i>
<i>Myotis evotis</i>	<i>Oryzomys chapmani</i>	<i>Peromyscus pofius</i>
<i>Myotis findleyi</i>	<i>Oryzomys couesi</i>	<i>Peromyscus simulus</i>
<i>Myotis fortidens</i>	<i>Oryzomys melanotis</i>	<i>Peromyscus spicilegus</i>
<i>Myotis keaysi</i>	<i>Oryzomys rhabdops</i>	<i>Peromyscus stephani</i>
<i>Myotis lucifuga</i>	<i>Oryzomys rostratus</i>	<i>Peromyscus truei</i>
<i>Myotis nigricans</i>	<i>Oryzomys saturator</i>	<i>Peromyscus winkelmanni</i>
<i>Myotis peninsularis</i>	<i>Osgoodomys banderanus</i>	<i>Peromyscus yucatanicus</i>
<i>Myotis planiceps</i>	<i>Otonyctomys hatti</i>	<i>Peromyscus zarhynchus</i>
<i>Myotis thysanodes</i>	<i>Otodylomys phyllotis</i>	<i>Peropteryx kappleri</i>
<i>Myotis velifera</i>	<i>Ovis canadensis</i>	<i>Peropteryx macrotis</i>

Apéndice 1. Continuación

<i>Philander opossum</i>	<i>Sciurus variegatoides</i>	<i>Tamiasciurus mearnsi</i>
<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Sciurus yucatanensis</i>	<i>Tapirus bairdii</i>
<i>Phyllostomus stenops</i>	<i>Scotinomys teguina</i>	<i>Taxidea taxus</i>
<i>Pipistrellus hesperus</i>	<i>Sigmodon alleni</i>	<i>Tayassu pecari</i>
<i>Pipistrellus subflavus</i>	<i>Sigmodon arizonae</i>	<i>Thomomys bottae</i>
<i>Platyrrhinus helleri</i>	<i>Sigmodon fulviventer</i>	<i>Thomomys umbrinus</i>
<i>Potos flavus</i>	<i>Sigmodon hispidus</i>	<i>Thyroptera tricolor</i>
<i>Procyon insularis</i>	<i>Sigmodon leucotis</i>	<i>Tonatia brasiliense</i>
<i>Procyon lotor</i>	<i>Sigmodon mascotensis</i>	<i>Tonatia evotis</i>
<i>Procyon pygmaeus</i>	<i>Sigmodon ochrognathus</i>	<i>Trachops cirrhosus</i>
<i>Promops centralis</i>	<i>Sorex arizonae</i>	<i>Tylomys bullaris</i>
<i>Pteronotus davyi</i>	<i>Sorex emarginatus</i>	<i>Tylomys nudicaudus</i>
<i>Pteronotus gymnotus</i>	<i>Sorex macradon</i>	<i>Tylomys tumbalensis</i>
<i>Pteronotus parnellii</i>	<i>Sorex milleri</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
<i>Pteronotus personatus</i>	<i>Sorex monticolus</i>	<i>Uroderma bilobatum</i>
<i>Puma concolor</i>	<i>Sorex oreopolus</i>	<i>Uroderma magnirostrum</i>
<i>Reithrodontomys burti</i>	<i>Sorex ornatus</i>	<i>Ursus americanus</i>
<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	<i>Sorex saussurei</i>	<i>Ursus arctos</i>
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	<i>Sorex sclateri</i>	<i>Vampyressa pusilla</i>
<i>Reithrodontomys gracilis</i>	<i>Sorex stizodon</i>	<i>Vampyroides caraccioli</i>
<i>Reithrodontomys hirsutus</i>	<i>Sorex ventralis</i>	<i>Vampyrum spectrum</i>
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	<i>Sorex veraepacis</i>	<i>Vulpes velox</i>
<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	<i>Spermophilus adocetus</i>	<i>Xenomys nelsoni</i>
<i>Reithrodontomys micradon</i>	<i>Spermophilus annulatus</i>	<i>Zygoeomys trichopus</i>
<i>Reithrodontomys montanus</i>	<i>Spermophilus atricapillus</i>	
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	<i>Spermophilus beecheyi</i>	
<i>Rheomys mexicanus</i>	<i>Spermophilus madrensis</i>	
<i>Rheomys thomasi</i>	<i>Spermophilus mexicanus</i>	
<i>Rhogeessa aeneus</i>	<i>Spermophilus perotensis</i>	
<i>Rhogeessa alleni</i>	<i>Spermophilus spilosoma</i>	
<i>Rhogeessa gonowaysi</i>	<i>Spermophilus tereticaudus</i>	
<i>Rhogeessa gracilis</i>	<i>Spermophilus variegatus</i>	
<i>Rhogeessa mira</i>	<i>Spilogale putorius</i>	
<i>Rhogeessa parvula</i>	<i>Spilogale pygmaea</i>	
<i>Rhogeessa tumida</i>	<i>Sturnira lilium</i>	
<i>Rhynchonycteris naso</i>	<i>Sturnira ludovici</i>	
<i>Romerolagus diazi</i>	<i>Sylvilagus audubonii</i>	
<i>Saccopteryx bilineata</i>	<i>Sylvilagus bachmani</i>	
<i>Saccopteryx leptura</i>	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	
<i>Scalopus aquaticus</i>	<i>Sylvilagus cunicularius</i>	
<i>Scapanus latimanus</i>	<i>Sylvilagus floridanus</i>	
<i>Sciurus aberti</i>	<i>Sylvilagus graysoni</i>	
<i>Sciurus alleni</i>	<i>Sylvilagus insonus</i>	
<i>Sciurus arizonensis</i>	<i>Tadarida brasiliensis</i>	
<i>Sciurus aureogaster</i>	<i>Tamandua mexicana</i>	
<i>Sciurus colliaei</i>	<i>Tamias bulleri</i>	
<i>Sciurus deppoi</i>	<i>Tamias dorsalis</i>	
<i>Sciurus nayaritensis</i>	<i>Tamias durangae</i>	
<i>Sciurus niger</i>	<i>Tamias merriami</i>	
<i>Sciurus oculatus</i>	<i>Tamias obscurus</i>	

L'antiquité est l'aristocratie de l'histoire

.....
Quien lee sabe mucho, pero quien observa sabe todavía más

Alexandre Dumas

Capítulo III.

Patrones históricos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Resumen

En este capítulo se presentan tres documentos enfocados a los *Objetivos específicos 3 y 4*. Puesto que en el capítulo I se propone el empleo de áreas naturales para el PAE, en este caso se emplearon las ecorregiones y las provincias biogeográficas para identificar áreas de endemismo y proponer una regionalización mastofaunística del país. En el primer artículo (Escalante *et al.*, 2003b) se utilizó el PAE y un sistema de 47 ecorregiones, donde usando distribuciones potenciales generadas por GARP, fue posible detectar cinco áreas de endemismo: Altiplano Norte, Baja California, Chiapas, Istmo y Península de Yucatán. También se identificaron 27 ecorregiones con especies características y 17 que no poseían especies confinadas a ellas.

El análisis de PAE desarrollado con las provincias biogeográficas permitió elaborar una propuesta de regionalización (Escalante *et al.*, en prensa b), donde se incluyen 15 provincias agrupadas jerárquicamente. La región Neártica de México comprende la subregión Pacífica Norteamericana, la cual se divide en los dominios Californiano (provincias Baja California y California) y Continental Norte (provincias Altiplano Mexicano Norte, Sonora y Tamaulipas). La región Neotropical incluye a la subregión Caribeña, y dentro de ella al dominio Continental Sur (provincias Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur).

Por otro lado, con el método panbiogeográfico y empleando los datos de distribución de mamíferos neárticos, se realizó una propuesta para establecer el límite de la región Neártica en México. Se obtuvieron trazos individuales para 46 especies de mamíferos de afinidad neártica, a partir de los cuales se dibujaron seis trazos generalizados: California, Centro-Golfo, Centro-Pacífico Norte, Centro-Pacífico Sur, Istmo y Chiapas. La intersección de los trazos generalizados permitió diagnosticar nueve nodos, localizados en las provincias biogeográficas Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur y Chiapas. A pesar de que no se encontraron nodos en la provincia de la Sierra Madre Occidental, dos de los trazos se encuentran presentes en ella. Las provincias de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, y Sierra Madre del Sur fueron consideradas como la zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical, y las tierras altas de Chiapas donde la biota neártica está presente como un relicto dentro de la región Neotropical (Escalante *et al.*, enviado).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

USING PARSIMONY ANALYSIS OF ENDEMICITY TO ANALYZE THE DISTRIBUTION OF MEXICAN LAND MAMMALS

TANIA ESCALANTE,* DAVID ESPINOSA, AND JUAN J. MORRONE

*Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera," Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, A.P. 70-399, 04510 México, D. E., México (TE, JJM)
Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zavagosa, UNAM, Av. Guelano 66, Col. Ejército de Oriente, 09230 México, D. E., México (DE)*

*Correspondent: tania.escalante@correo.unam.mx

ABSTRACT—Patterns of endemism of terrestrial mammals inhabiting México are analyzed by applying Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) to 47 ecoregions. The ecoregions were classified in 2 main groups: ecoregions of the Baja California Peninsula and ecoregions of the rest of the country. We found 27 ecoregions with characteristic taxa, and 5 areas of endemism: Northern High Plateau, Baja California, Chiapas, Isthmus, and Yucatán Peninsula. Groups of ecoregions are basically congruent with other regionalization schemes previously proposed for the country.

RESUMEN—Se analizan los patrones de endemismo de mamíferos terrestres de México aplicando Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) a 47 ecorregiones. Las ecorregiones se clasificaron en 2 grupos principales: las de la Península de Baja California y las del resto del país. Encontramos 27 ecorregiones con taxones característicos y 5 áreas de endemismo: Altiplano Norte, Baja California, Chiapas, Istmo y Península de Yucatán. Básicamente, los grupos de ecorregiones fueron congruentes con otros esquemas de regionalización propuestos previamente para el país.

México is inhabited by 450 species of native terrestrial mammals, comprising the fourth-richest country of the world in terms of mammalian diversity (Mittermeier and Mittermeier, 1992; Ramírez-Pulido et al., 1996). Most of these mammals belong to Rodentia and Chiroptera, the 2 orders with the greatest number of species and the greatest number of endemic species. Despite their vagility, Mexican mammals show evident geographic patterns (e.g., Alvarez and Lachica, 1974; Arita, 1993; Ramírez-Pulido and Castro-Campillo, 1993; Fa and Morales, 1998).

Biogeographic classifications of México were developed initially based on numbers of endemic mammalian species (Dice, 1939; Goldman and Moore, 1946). Later, Ramírez-Pulido and Castro-Campillo (1993) developed a classification based on a cluster analysis executed on a matrix of the presence or absence of 448 species in 121 quadrats of 1° latitude by 2° longitude. Another classification based on mammalian distributions (Ramírez-Pulido et al., 1994) was an application of a cluster analysis to geopolitical entities, which included all ter-

restrial species and similarity values. A workshop organized by the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) and the Comisión de Cooperación Ambiental (CCA) produced a biogeographic and ecological regionalization of the country based on attributes of the physical environment, resulting in a system of 19 biogeographic provinces and 47 ecoregions (Arriaga et al., 1997; Conabio, 1997, 1998a, 1999).

Morrone et al. (1999) and Espinosa Organista et al. (2000) used a parsimony analysis of endemicity (PAE) of species of plants, insects, and birds to classify 19 Mexican biogeographic provinces into 2 subregions: the northern provinces were assigned to the North American Pacific subregion (Nearctic region) and the southern provinces to the Caribbean subregion (Neotropical region). Espinosa et al. (2001) used PAE for the plant genus *Bursera* (Burseraceae) and for mammalian species to define provinces. Morrone et al. (2002) later presented a new classification, synthesizing biogeographic and ecological systems and reducing the number of provinces to 14.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

An ecoregion is a relatively large and environmentally homogeneous area of land or water, diagnosed by a group of natural communities that: 1) contain a geographically distinct assemblage of species and share ecological dynamics; 2) share similar environmental conditions; and 3) interact ecologically in a manner critical for long-term persistence (Conabio, 1998a; World Wildlife Fund, 1999–2000). Ecoregions can be used as natural areas for biogeographic analyses. Mexican ecoregions were aligned within a hierarchical system of classification in which concepts of biogeographic area (province) and ecoregion converge (Arriaga et al., 1997). Thus, an ecoregion is a subdivision of a province, based on attributes of the physical environment (Arriaga et al., 1997; Conabio, 1999). We believe that distributions of mammals can be used to assess provinces and constitute biotic elements for classifying ecoregions.

We used Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) on a system of 47 Mexican ecoregions (Conabio, 1999; Fig. 1) to characterize and classify ecoregions based on species of terrestrial mammals to identify areas of endemism. This contribution was part of our effort to create a Mexican Biogeographic Atlas (Morrone and Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000), which might help select high-priority areas for conservation, based on historical biogeographic criteria.

METHODS—Distributional data from genera, species, and subspecies of terrestrial mammals (Appendix 1) were obtained from several databases (Ceballos and Arita, 1998; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis and López-Jardín, 1998). The list of species was reviewed following Ramírez-Palido et al. (1996). We verified localities with the INEGI gazetteer of localities (INEGI, 1995) and tested georeferences through several validations of boundaries among states, coastlines, and other thematic charts (Conabio, 1998a; Soberón and Koleff, 1999). Three ecoregions lacked records of mammals (Marismas Nacionales mangroves, Revillagigedo Island tropical dry forests, and Sierra de la Laguna tropical dry forests) and were excluded from analyses. Therefore, the database had 56,859 records of specimens.

Records of 161 genera, 425 species, and 117 subspecies were overlapped with 44 ecoregions (Conabio, 1999; Appendix 2), obtaining a presence-absence matrix of 703 taxa (columns) by 44 ecoregions (rows). We analyzed the matrix using PAE (Morrone, 1994; Morrone et al., 1996). Trejo-Torres and

Ackerman (2001) referred to PAE as Parsimony Analysis of Distributions (PAD), because they considered that it included non-endemic species. Most parsimonious trees were obtained with the heuristic search in PAUP version 4.0b4a (Swofford, 1999). Trees were rooted with a hypothetical row coded with all zeros.

Distributional areas of taxa with consistence and retention indices >0.50 present in a single ecoregion ("characteristic species") or group of ecoregions ("endemic species") were drawn using the propinquity-media method (Rapoport, 1975) and delimited later with the genetic algorithm "GARIP" (Stockwell and Peters, 1999). Finally, we drew areas of endemism by overlapping the distributional areas of endemic species that had almost identical distributions or were nested within other distributions of other species.

RESULTS—*Characteristic Species in Ecoregions*—PAE produced 12 cladograms of 44 ecoregions, and the strict consensus tree (Fig. 2) had 3,009 steps (CI = 0.23, RI = 0.62, and RC = 0.14). We detected 17 ecoregions lacking characteristic species: Bajío tropical dry forests, Balsas basin tropical dry forests, California Gulf mangroves, Central Veracruz mangroves, Chiapas mangroves, Laguna de Términos mangroves, Northern Meseta Central desert, Northern Península de Yucatán mangroves, Pantanos de Centla, Sierra Madre de Chiapas pine-oak forests, Sierra Madre de Chiapas tropical moist forests, Sierras de San Pedro Mártir y Juárez pine-oak forests, Southeast Península de Yucatán mangroves, Southern Pacific coastal mangroves, Tamaulipas coastal grassland, Tehuacan Valley desert, and Veracruz tropical montane cloud forests. The remaining 27 ecoregions had at least 1 taxon whose distribution was restricted to them (Appendix 2). In addition, some taxa were insular and others occurred beyond the boundaries of México.

Regionalization of Ecoregions—There were 2 main clades (Fig. 2), the first comprised of the 6 ecoregions of the Baja California Peninsula (Sierras de San Pedro Mártir and Juárez pine-oak forests, SSPMjpf; Bahía Magdalena desert, BMD; Eastern Baja California, EBCd; Los Cabos tropical dry forests, LCdf; northwestern Baja California coastal sage-chaparral, NBCescl; and Western Baja California desert, WBCd; Appendix 2), and the second including the remaining ecoregions. Within the latter, the Tamaulipas coastal grassland ecoregion

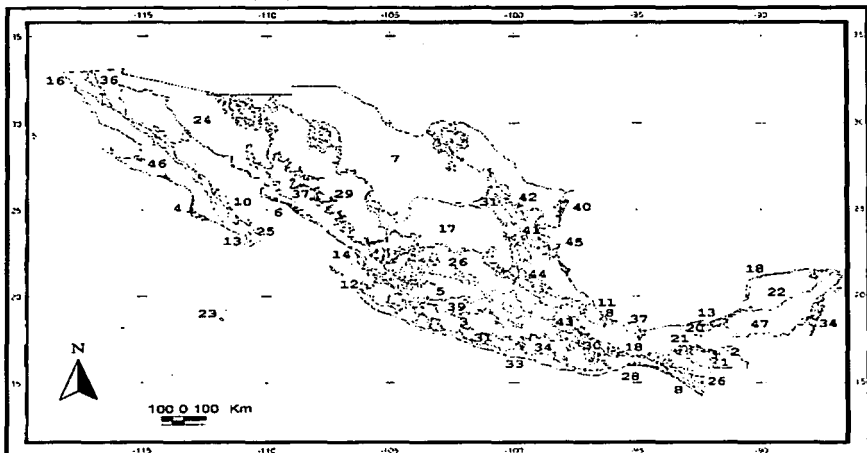


FIG. 1.—Ecoregions of México defined by Conabio (1999). See numbers in Appendix 2.

(Teg) formed a trichotomy with the other clades, probably due to the absence of data.

In addition, we detected several groups of ecoregions defined by 2 or more taxa. Of the more consistent clades (Fig. 3), the Tamaulipan thorn scrub (Tts) and Tamaulipas and Nuevo Leon submontane scrub (TNLss) ecoregions were sister groups, and the Sierra Madre Oriental pine-oak forests (SMOrpof) ecoregion was their sister area, followed by Northern Meseta Central desert (NMCd) and the Chihuahuan desert ecoregion (Chd). The Western Baja California desert (WBCd) and Northwest Baja California coastal sage-chaparral (NBCcesch) were sister groups to Los Cabos tropical dry forests (LCtdf), corresponding to the major part of the Baja California Peninsula. The Altos de Chiapas pine-oak forests (ACHpof) and Altos de Chiapas tropical montane cloud forests (ACHtmc) also formed sister groups. On 1 side, they were related to a clade with many other ecoregions, and on the other side, they were related to the Chiapas ecore-

gions (Sierra Madre de Chiapas pine-oak forests and Sierra Madre de Chiapas tropical moist forests). In southern México, the Southern Pacific tropical dry forests (SPtdf) and Petén-Tehuantepec tropical moist forests (PTtmf) were sister areas, and the Sierra Madre del Sur pine-oak forests (SMSpof) was the sister area to both of them (Fig. 3). The Península de Yucatán tropical dry forests (PYtdf) and Yucatán tropical moist forests (Ytmf) were sister areas and was the sister group to the Sierra de los Tuxtlas tropical moist forests. Close to them were the mangroves (LTm, NPYm, SPYm, SPem, and CVm), of which 2 corresponded to the Yucatán Peninsula (Northern Península de Yucatán mangroves and Southeast Península de Yucatán mangroves).

Areas of Endemism—Based on distributions of the characteristic species, generated by GARP-proximity media from sampling localities (which do not necessarily correspond to relationships illustrated by synapomorphic species in the cladograms), we defined the following

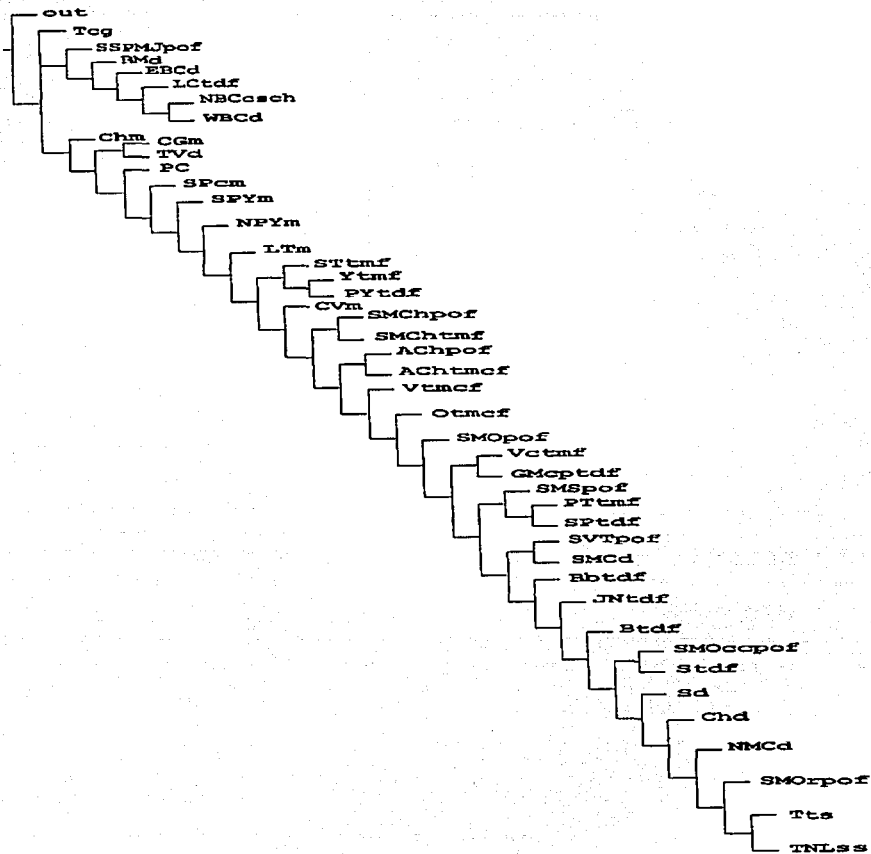


FIG. 2.—Strict consensus cladogram of the ecoregions of México analyzed. Acronyms in Appendix 2.

December 2003

Escalante et al.—Distribution of Mexican land mammals

567

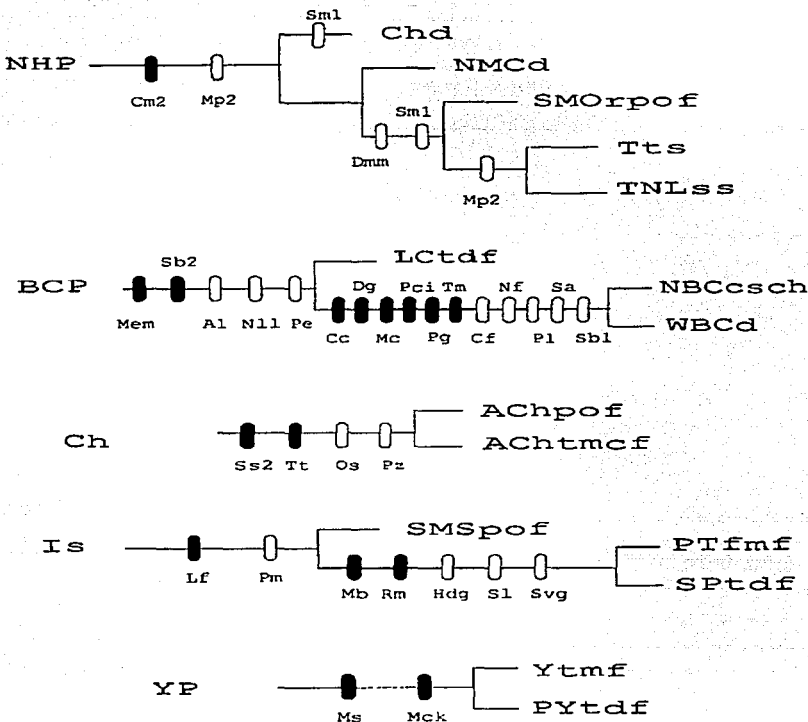


FIG. 3.—Main clades of the ecoregions of México. Black = synapomorphies; white = homoplasies with \bar{c} and $\bar{n} > 0.5$.

areas of endemism: Northern High Plateau, Baja California, Chiapas, Isthmus, and Yucatán Peninsula. We present both the synapomorphies and homoplasies with \bar{c} and $\bar{n} > 0.5$ (Fig. 3) and the 5 areas of endemism (Fig. 4).

The Northern High Plateau, characterized

by *Cynomys mexicanus* (Cm2), was nested within the second main clade (Fig. 2). The distribution of *Myotis planiceps* (Mp2) nested within that of *C. mexicanus*, and their distribution was shared partially by *Sorex milleri* (Sm1). *Dipodomys merriami margaritae* (Dmm) partially over-

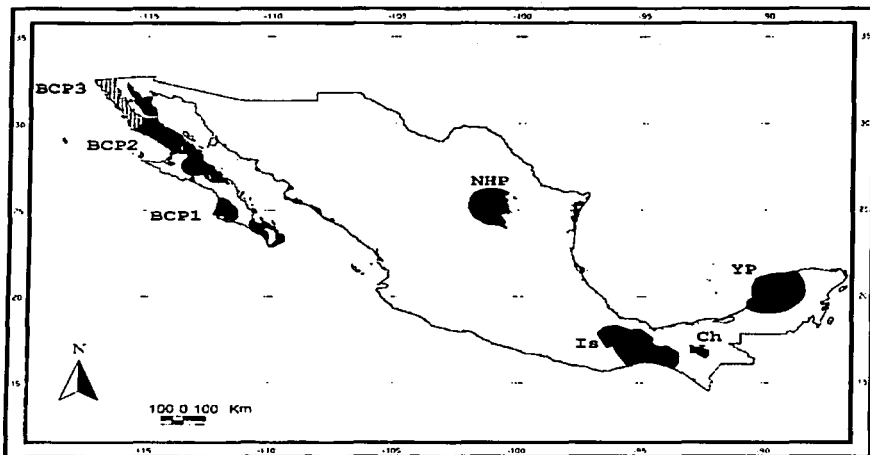


FIG. 4.—Map of areas of endemism, based on data regarding mammalian distributions in México. NHP = Northern High Plateau; BCP1, BCP2, and BCP3 = Baja California Peninsula; Ch = Chiapas; Is = Isthmus; and YP = Yucatán Peninsula.

lapped with the abovementioned taxa, because it also extended to the Baja California Peninsula. *Peromyscus hooperi* (Ph) (not shown in Fig. 3) had a distribution similar to that of *C. mexicanus* and *S. milleri*.

Baja California (Fig. 4), nested within the first main clade (Fig. 2), showed a nested pattern of endemism. Baja California was characterized by overlapping distributions of *Ammodramophilus leucurus* (Al), *Myotis evotis milleri* (Mem), *Neotoma lepida lepida* (Nll), *P. eva* (Pe), and *Spermophilus beecheyi* (Sb2) (Fig. 3); however, the most extensive distributions were those of *A. leucurus* (Al), *N. l. lepida* (Nll), and *Perognathus longimembris* (Pl), which delimited the largest area of endemism. Another area of endemism was characterized by *Chaetodipus fallax* (Cl), *P. guardia* (Pg), *Spermophilus beecheyi* (Sb2), and *S. atripallatus* (Sa). The smallest endemic area, nested within the previous one, was diagnosed by overlapping distributions of

Chaetodipus californicus (Cc), *D. gravipes* (Dg), *Microtus californicus* (Mc), *Neotoma fuscipes* (Nd), *P. californicus insignis* (Pci), *Syrrhaptes bachmanni* (Sb1), and *Tamiasciurus meaurio* (Tm).

The Chiapas area of endemism (Figs. 3 and 4) was diagnosed by the presence of *Oryzomys saturator* (Os), *P. zarhynchus* (Pz), *Sorex stizodon* (Ss2), and *Tylomys tumbalensis* (Tt). The smallest range was that of *S. stizodon* (Ss2).

The fourth area of endemism, Isthmus (Fig. 4), was the most complex, characterized (Fig. 3) by *Lepus flavigularis* (Lf), *P. melanurus* (Pm), *Heteromys desmarestianus goldmani* (Hdg), *Micronycteris brachyotis* (Mb), *Rheomys mexicanus* (Rm), *Sacropteryx leptura* (Sl), and *Sciurus variegatoides goldmani* (Sv). However, the distributions of most species (\bar{c} and $\bar{n} \geq 0.5$) were not informative. Only the ranges of *L. flavigularis*, *M. brachyotis*, and *R. mexicanus* were diagnostic.

The endemic area of Yucatán Peninsula

(Figs. 3 and 4) was characterized by *Micronycteris schmidtorum* (Ms) and *Mimon creolatum laenani* (Mck).

DISCUSSION—Biogeographic regionalizations of México have been attempted for several decades. Smith (1941) suggested that no satisfactory conclusions about the regionalization of México could be drawn due to 3 factors: 1) inadequate understanding of physiographic details, 2) insufficient distribution data, and 3) inappropriate objects for such interpretations. Since 1941, several geological hypotheses about geotectonic history have been proposed and physiography is better understood (Ferreña-Villafranca, 1990; Ortega et al., 2000; López-Ramos, 2001). Furthermore, there are large databases with thousands of sites where organisms have been collected, as well as modern methods and tools for defining areas of distribution, such as propinquity and genetic algorithms (Rapoport, 1975; Busby, 1991; CIAT, 1999; Stockwell and Peters, 1999; Escalante et al., 2000), so perhaps the current interpretation is nearer to reality. Although the databases contain a degree of uncertainty (Kress et al., 1998; ter Steege et al., 2000; Escalante et al., 2002), we can study regionalization with data available in biological collections, where it is possible to identify patterns (Lobo et al., 2001).

The influence of evolutionary and historical biogeographic events promoted the differentiation and survival of distinctive, endemic mammals (Ceballos and Brown, 1995). In the strict consensus cladogram (Fig. 2), we can distinguish the history of Baja California Peninsula, an important geological event previously examined (Lund and Bottjer, 1991; Viniëgra, 1992). Similarly, Ramírez-Pulido et al. (1994) showed that the Baja California Peninsula formed a group distinctive from the rest of the country. Baja California is where we found the largest number of endemic and characteristic taxa. Morrone et al. (1999) defined a clade with all the provinces of Baja California Peninsula using insect and bird data, although this clade was not apparent in a botanical analysis. In a cladogram obtained with all 3 data sets, Morrone et al. (1999) found that the Baja California Peninsula was related to other provinces in northern México.

The 5 ecoregions of the clade within North-

ern High Plateau correspond approximately to the 5 provinces (Northern High Plateau, Southern High Plateau, Golfo de México, Sierra Madre Oriental, and Tamaulipeca) of Arriaga et al. (1997). Morrone et al. (1999) included the Tamaulipas, Sierra Madre Oriental, and Northern High Plateau provinces in the North American Pacific subregion and the Southern High Plateau in the Caribbean subregion. Recently, Morrone et al. (2002) lumped the Northern High Plateau and Southern High Plateau provinces of Arriaga et al. (1997) into a single Mexican Plateau province, which Ramírez-Pulido and Castro-Campillo (1990) divided into Coahuilense and Zacatecana, almost coinciding with the Northern and Southern High Plateau, respectively. We follow this division, because the mammals we analyzed were not distributed in the southernmost part of the High Plateau (the Southern Meseta Central Desert ecoregion). According to Morrone (2001) and Morrone et al. (2002), the Mexican Plateau province is diagnosed by *D. spectabilis perlbandus* and *Perognathus flavus*. We can add *Cynonyx mexicanus*, *Myotis planiceps*, *P. hooperi*, and *Sorex milleri*, and, following Hall (1981), probably *Perognathus flavus pallidus*, *S. spilosoma pallidus*, and *S. variegatus couchii*, although we had no records of them.

The Baja California and Baja California Sur provinces coincide with the physiographic provinces of the Planicie Costera de Baja California and the Sistema Montañoso de Baja California. This mountain range in Baja California reaches its highest elevations in the Sierra de Juárez and San Pedro Mártir, and contains the Sierra de la Laguna in South Baja California. The peninsular orographic system is linked to the mountains of High California, mainly with the Sierra Nevada (Nieto, 1999). This is relevant because the ecoregions and provinces of the north of Baja California Peninsula, and therefore its biota, extend toward the United States (Comisión de Cooperación Ambiental, 1997; Bailey, 2001). Also, these results are congruent with proposals of vicariance based on phylogeographic analysis for the peninsula (Riddle et al., 2000). Numbers of characteristic species increased with inclusion of the large number of islands in the vicinity of Baja California.

The clade of Baja California Peninsula is congruent with the cladogram by Morrone et

al. (1999), where the biogeographic provinces Baja California and California are sister areas to the province of Del Cabo and belong to the North American Pacific subregion of the Nearctic region. Differences among the ecoregions were suggested by Arriaga et al. (1997), based on the distribution of some mammals along the western coast of the Baja California Peninsula, near the boundary between Eastern and Western Baja California. Morrone (2001) and Morrone et al. (2002) divided the peninsula into 2 provinces, California and Baja California. The first was restricted to the north (San Pedro Mártir and Juárez), whereas the second occupied the rest of the peninsula. Ramírez-Pulido and Castro-Campillo (1990) divided the peninsula in 3 provinces (Baja California, California, and Del Cabo) based on mammalian distributions. We think the province of California corresponds approximately to the area BCP3 (Fig. 4). To diagnose the uniqueness of the province of Del Cabo, more data regarding additional taxa are necessary. For the time being, we consider the Baja California Peninsula an important area of endemism. Morrone (2001) and Morrone et al. (2002) suggested that the California province is diagnosed by *Chaetodipus arenarius sabulosus*, *C. penicillatus angustirostris*, *Neotoma fuscipes martirensis*, *Perognathus amplus taylori*, *P. flavus sonoriensis*, and *Peromyscus californicus insignis*. The Baja California province is diagnosed by *Chaetodipus arenarius arenarius*, *C. baileyi estimus*, *C. b. insularis*, *C. fallax*, and *D. simulans*. Based on our data and those of Hall (1981), Alvarez-Castañeda and Cortés-Calva (1999), Bogán (1999), Cervantes et al. (1999), Patton and Álvarez-Castañeda (1999), and Yensen and Valdés-Alarcón (1999), we add *Chaetodipus californicus* ssp., *D. gavipes*, *Lepus californicus martirensis*, *Microtus californicus* ssp., *Myotis evotis milleri*, *Neotoma fuscipes* ssp., *Onychomys torridus macrotis*, *P. californicus insignis*, *P. truei martirensis*, *Reithrodontomys megalotis peninsularis*, *Scapanus latimanus anthonyi*, *Spermophilus beecheyi nudipes*, *Tamias obscurus obscurus*, and *Tamiasciurus nearnsi* to the California Province. To the rest of the peninsula we add *Ammospermophilus leucurus*, *Chaetodipus fallax* ssp., *Perognathus longimembris* ssp., *P. eva* ssp., *Spermophilus beecheyi ripinarum*, *S. texatadunus apricus*, *Sylvilagus audubonii confinis*, *S. bachmani* ssp., and *Tamias obscurus meridionalis*.

The Chiapas area of endemism corresponds approximately to the limits of the Chiapas province of Arriaga et al. (1997), which Morrone et al. (1999), Morrone (2001), and Morrone et al. (2002) assigned to the Caribbean subregion of the Neotropical region. This province is related to the Golfo de México and Soconusco provinces, based on plant, insect, and avian taxa (Morrone et al., 1999). The area of endemism herein delimited does not include the 2 disjunct areas reported by Arriaga et al. (1997) or Morrone et al. (2002). On the other hand, the province of Ramírez-Pulido and Castro-Campillo (1990) embraces almost all of the state of Chiapas. The limits for this province agree better with those of Morrone (2001), but more data (regarding additional taxa and geology) are necessary for confirmation. Morrone (2001) and Morrone et al. (2002) diagnosed the Chiapas province with *P. aztecus oaxacensis*. We add *Sorex stizodon* and *Oryzomys saturator* from our database and Hall (1981).

For the Isthmus, our results are not completely congruent with the consensus of provinces of Morrone et al. (1999), who included the eastern coastal province Gulf of México in the Caribbean subregion. Depending on the organisms considered, this province could be joined to Soconusco and Chiapas provinces, or to the Mexican Pacific Coast and Sierra Madre del Sur provinces. Leopold (1983) postulated that the Isthmus de Tehuantepec acted as a bridge linking biotas of the eastern and western coastal regions. On the other hand, Morrone (2001) and Morrone et al. (2002) recognized both the Mexican Pacific Coast and Gulf of México provinces, the first characterized by *Lepus flavigularis*, *Orthogomys grandis* ssp., and *Sciurus colliaci*, and the second by *Caluromys derbianus aztecus*, *Dasyprocta mexicana*, and *P. leucopus incensus*. We found also *Lepus flavigularis*, *Micronycteris brachyotis*, and *Rhombys micacanus*, and add *P. melanurus* from Hall (1981).

Mammals of the Yucatán Peninsula form a subunit together with Tabasco and Chiapas (Ramírez-Pulido et al., 1994). Arriaga et al. (1997) defined the provinces of Yucatán and Petén as almost completely occupying the Yucatán Peninsula, whereas both provinces coincide with the ecoregions, except in the mangroves along the northern coast in which no mammals occurred. Morrone et al. (1999) con-

sidered the Yucatán and Petén sister areas, belonging to the Caribbean subregion of the Neotropical region. We found that the limits of provinces and ecoregions were similar, except in mangroves; therefore, it might be necessary to look for more taxa from the mangroves. The area of endemism of Yucatán Peninsula was delimited by only 2 taxa, although the distributions of the bats *Myionycteris schmidtorum* and *Myotis cinerascens keemani* extend outside of México (Hall, 1981) and, therefore, cannot be considered strictly endemic to the country. They do not overlap completely, which suggests a pattern of endemism that includes almost all the ecoregions of the Yucatán Peninsula. Based on Hall (1981), other taxa that share this distribution are *Ateles geoffroyi yucatanensis*, *Coendou mexicanus yucataniae*, *Didelphis virginiana yucatanensis*, *Marmosa mexicana mayensis*, *Orthogeomys hispidus yucatanensis*, *P. leucopus castaneus*, *P. yucatanicus* ssp., *Reithrodontomys gracilis gracilis*, *Sciurus yucatanensis yucatanensis*, and *Sigmodon hispidus microdon*. We have records of these species, but no data on subspecies. Morrone (2001) and Morrone et al. (2002) defined the Yucatán Peninsula province with *Alouatta pigra*, *Cryptotis mayensis*, *Heteromys gumeri*, *Nasua nasua yucatanica*, *Otonyctomys hatti*, *P. yucatanicus*, and *Sciurus yucatanensis*. Because of the lack of data, we considered the Yucatán Peninsula endemism area to be small, but it might include the entire peninsula (Ramírez-Pulido and Castro-Campillo, 1990; Morrone, 2001; Morrone et al., 2002) or be divided in 2 provinces (Arriaga et al., 1997).

Areas of endemism represent natural biogeographic units. The use of areas of endemism as tools to detect priorities in conservation has been proposed by Morrone and Espinosa-Organista (1998) and Morrone (2000). The 5 areas of endemism we defined reflect a particular history of the earth and its biota, and these patterns probably are reflected by taxa other than mammals; however, other important biogeographic areas (such as panbiogeographic nodes) also should be considered for conservation (Craw et al., 1999). The absence of some areas in this study, previously proposed for mammals (like Transmexican Volcanic Belt Province), might be due to their composite origin, or to lack of data.

We thank the Comisión Nacional para el Conoci-

miento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) for providing the databases to carry out the analyses. H. Arita, G. Ceballos, and R. López-Wilchis allowed us to use some data from their databases of Mexican mammals. This paper is part of the thesis by T. Escalante; she thanks DGEP-UNAM for a scholarship. D. Espinosa thanks DGAPA-UNAM for sponsorship during his sabbatical year. We thank CONACYT for economic support through CONACYT grant 36488. Critical comments on the manuscript by A. Castro-Campillo, P. Posada, D. E. Wilson, and 2 anonymous reviewers were useful. C. Aguilar and G. Rodríguez helped us with the data analysis and preparation of the manuscript.

LITERATURE CITED

- ÁLVAREZ, T., AND F. DE LACHICA. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México. In: Flores, A., L. González, T. Álvarez, and F. Lachica, editors. El escenario geográfico, volume II, Recursos Naturales, SEP-INAH, México. Pp. 219–257.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., AND P. CORTÉS-CAJALA. 1999. Rodentia, Muridae. In: Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., México. Pp. 445–568.
- ARITA, H. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. In: Medellín, R. A., and G. Ceballos, editors. Avances en el estudio de los mamíferos de México, Publicaciones Especiales, volume I, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. Pp. 109–128.
- ARRIAGA, L., C. AGUILAR, D. ESPINOSA, AND R. JIMÉNEZ. 1997. (coordinators). Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- BAILEY, R. G. 2001. Description of the ecoregions of the United States. Map from <http://www.fs.fed.us/land/ecosysmgmt/ccoreglhome.html>.
- BOGAN, M. 1999. Chiroptera, Vespertilionidae. In: Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. Mamíferos del Noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., México. Pp. 139–181.
- BUSBY, J. R. 1991. BIOCLIM—a bioclimatic analysis and prediction system. In: Margules, C. R., and M. P. Austin, editors. Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis. CSIRO, Canberra, Australia. Pp. 64–68.
- CEBALLOS, G., AND H. T. ARITA. 1996. Project A003 "Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México." Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CEBALLOS, G., AND J. H. BROWN. 1995. Global pat-

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- terns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology* 9:559-568.
- CERVANTES, F. A., C. LORENZO, AND J. VARGAS. 1999. Lagomorpha, Leporidae, AND J. Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. *Mamíferos del noroeste de México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., México. Pp. 199-237.
- CIAT. 1999. FloraMap. International Center for Tropical Agriculture. <http://www.floramap-ciat.org>.
- COMISIÓN DE COOPERACIÓN AMBIENTAL. 1997. Regiones ecológicas de América del Norte. Comisión Cooperación Ambiental, México.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. Provincias biogeográficas de México, escala 1:4 000 000. Conabio, México.
- CONABIO. 1998a. La diversidad biológica de México: estudio de país. Conabio, México.
- CONABIO. 1998b. Sistema de información biótica v. 3.0. manual de usuario. México, D. F.
- CONABIO. 1999. Ecorregiones de México, escala 1: 1 000 000. CCA-Conabio, México. <http://www.conabio.gob.mx>.
- CRAW, R. C., J. R. GRIFFAN, AND M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- DICE, L. R. 1939. The Sonoran biotic province. *Ecology* 20:118-129.
- ESCALANTE, T., D. ESPINOSA, AND J. J. MORRONE. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87:47-65.
- ESCALANTE, T., J. LLORENTE, D. ESPINOSA, AND J. SCHERÓN. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 24:325-341.
- ESPINOSA, D., C. AGUILAR, AND T. ESCALANTE. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. In: Llorente, J., and J. J. Morrone, editors. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Pressas de Ciencias, México, D. F. Pp. 15-22.
- LOPEZ-WILCHUS, R. 1996. Project P130 "Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá." Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- LOPEZ-WILCHUS, R., AND J. LÓPEZ-JARDINEZ. 1998. Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá, volume 1. UAM-I, México.
- LUND, S. P., AND D. J. BOTTIER. 1991. Paleomagnetic evidence for microplate tectonic development of southern and Baja California. In: Fauphin, J. P., and B. R. T. Simoneit, editors. *The Gulf and Peninsular province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 47: 231-258.
- MITTERMEIER, R., AND G. MITTERMEIER. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. In: Sarukhán, J., editor. *México ante los retos de la biodiversidad*. Conabio, México. Pp. 63-73.
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- MORRONE, J. J. 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

44

- sidad. In: Martín-Piera, F., J. J. Morrone, and A. Melic, editors. Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes 2000, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m; monografías Tercer milenio, Zaragoza, Pp. 69–78.
- MORRONE, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T—Manuales & Tesis SEA, volume 3. Zaragoza, Spain.
- MORRONE, J. J., AND D. ESPINOSA-ORGANISTA. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49:12–16.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA-ORGANISTA, C. AGUILAR ZÚNIGA, AND J. LLORENTE-BOUSQUETS. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44:508–515.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA-ORGANISTA, AND J. LLORENTE-BOUSQUETS. 1996. Manual de biogeografía histórica. UNAM, México, D. F.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA-ORGANISTA, AND J. LLORENTE-BOUSQUETS. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 85:83–108.
- NIETO, A. 1999. Características generales del noroeste de México. In: Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. *Mamíferos del noroeste de México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. México. Pp. 13–28.
- ORTEGA, F., R. L. SEIDLOCK, AND R. C. SPEED. 2000. Evolución tectónica de México durante el Faneozoico. In: Llorente, J., E. González, and N. Pápagero, editors. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, volume II. Conabio-UNAM, México. Pp. 3–59.
- PATTON, J. L., AND S. T. ALVÁREZ-CASTAÑEDA. 1999. Rodentia, Heteromyidae. In: Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. *Mamíferos del noroeste de México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., México. Pp. 351–442.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., AND A. CASTRO-CAMPILLO. 1990. Provincias Mastofaunísticas, escala 1:4 000 000, mapa IV.8.A. Atlas Nacional de México, volume 2. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., AND A. A. CASTRO-CAMPILLO. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Volumen Especial XLIV:413–427.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., D. F. RAN, AND A. CASTRO-CAMPILLO. 1994. Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 45:61–74.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., A. CASTRO-CAMPILLO, J. ARROYO GABRALES, AND F.A. CERVANTES. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Museum, Texas Tech University* 158:62.
- RAPOPORT, E. H. 1975. *Areografa: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- RIDDLE, B. R., D. J. HAESLER, L. F. ALEXANDER, AND J. R. JAEGER. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:14438–14443.
- SMITH, H. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2:103–110.
- SOMMERON, J., AND P. SOLLEFF. 1999. The national biodiversity information system of México. In: *Contributions to the second national forum on biodiversity and human society: the quest for a sustainable future*. National Academic Press.
- STOCKWELL, D. B. R., AND D. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:143–158.
- SWOFFORD, D. L. 1999. PAUP v. 4.0b4a. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TER STEGEG, H., M. J. JANSEN-JACOBS, AND V. K. DATADIN. 2000. Guy botanical collections assist in a national protected area strategy in Guyana? *Biodiversity and Conservation* 9:215–240.
- TREJO-TORRES, J. C., AND J. D. ACKERMANS. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28:773–794.
- VINIEGRA, F. 1992. *Geología histórica de México*. UNAM, México, D. F.
- YENSEN, E., AND M. VALDE-ALARCÓN. 1999. Rodentia, Sciuridae. In: Álvarez-Castañeda, S. T., and J. L. Patton, editors. *Mamíferos del Noroeste de México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. México. Pp. 239–320.
- WORLD WILDLIFE FUND (WWF). 1999–2000. WWF's Global Conservation Programme. Conservation Advisory Services, Glund, Switzerland.

Submitted 2 May 2002. Accepted 21 October 2002.
Associate Editor was Cheri A. Jones.

APPENDIX 1

Mammalian taxa included in analyses, listed alphabetically by family.

AGOUTIDAE: *Agouti paca*, *A. p. nelsoni*. ANTILOCAPRIDAE: *Antilocapra americana*. BOVIDAE: *Bos bison*, *B. b. bison*; *Ovis canadensis*. CALUROMYIDAE:

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Galatomys derbianus, CANIDAE: *Canis latrans*, *C. lupus*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Vulpes velox*; V. v. *macrotis*.
GASTROIDEA: *Castor canadensis*, CEBIDAE: *Alouatta palliata*, *A. p. mexicana*, *A. pigra*; *Ateles geoffroyi*, CERVIDAE: *Mazama americana*, *Odocoileus hemionus*, *O. virginianus*. DASYPODIDAE: *Cabaiusus centralis*, *Dasylops novemcinctus*. DASYPROCTIDAE: *Dasyprocta mexicana*, *D. punctata*. DIDELPHIDAE: *Chironectes minimus*, *C. m. argyrodyles*, *Didelphis marsupialis*, *D. m. caucae*, *D. virginiana*, *D. v. yucatanensis*. EMBALLIONURIDAE: *Bulantiopyrrix io*, *B. plicata*; *Centronyxteris maximiliani*, *C. m. centralis*; *Diethylurus albus*; *Pteropteryx kappeler*, *P. k. kappeleri*, *P. macrotis*, *P. m. macrotis*; *Rhynchonycteris naso*, *Sucopteryx bilineata*, *S. b. centralis*, *S. leptura*. ERETHIZONITIDAE: *Coendou mexicanus*; *Erethizon dorsatum*, *E. d. epxanthum*. FELIDAE: *Hepialurus yugonotensis*, *Leopardus pardalis*, *L. wiedii*; *Lynx rufus*, *Panthera onca*, *Panma concolor*. GECOMNIDAE: *Cratogeomys castanops*, *C. fumosus*, *C. goldmani*, *C. ignarius*, *C. merriami*, *C. neglectus*, *C. rhyoliticus*, *C. zosteris*; *Geomys arizonus*, *G. a. arizonus*, *G. personatus*, *G. p. megaplatatus*, *G. hypacalis*; *Orthogeomys cucuridus*, *O. grandis*, *O. g. scalops*, *O. hespidus*, *O. linnus*; *Pappogeomys altonii*, *P. bulleri*; *Thomomys boatae*, *T. umbrinus*, *T. u. umbrinus*; *Zygozomys trichopus*. HETEROMYIDAE: *Chaetodiplos arizonus*, *C. a. dalquesti*, *C. artus*, *C. baileyi*, *C. californicus*, *C. fallax*, *C. f. anthonyi*, *C. formosus*, *C. goldmani*, *C. hispidus*, *C. intermedius*, *C. lineatus*, *C. nelsoni*, *C. penicillatus*, *C. p. eremicus*, *C. pernix*, *C. spinatus*; *Dipodomys compactus*, *D. c. compactus*, *D. deserti*, *D. gravipes*, *D. merriami*, *D. m. insularis*, *D. m. margaritae*, *D. nelsoni*, *D. ordii*, *D. phillipsi*, *D. p. ornatus*, *D. simulans*, *D. s. peninsularis*, *D. spectabilis*; *Heteromys desmarestianus*, *H. d. goldmani*, *H. d. temporalis*, *H. gairdneri*; *Eumys irroratus*, *E. i. bulleri*, *E. i. gerrardensis*, *E. pictus*, *E. p. annulatus*, *E. nelsoni*, *E. v. eripus*, *E. spectabilis*; *Perognathus amplus*, *P. a. amplus*, *P. s. flavescens*, *P. f. melanatus*, *P. flavus*, *P. longimembris*, *P. merriami*. LEPORIDAE: *Lepus alleni*, *L. californicus*, *L. collatus*, *L. c. gillardi*, *L. flavigularis*; *Romerolagus diazi*; *Sylvilagus auduboni*, *S. buchmanni*, *S. bradyi*; *S. s. h. trueri*, *S. cucularius*, *S. floridanus*, *S. graysoni*, *S. insonus*, *S. mansuetus*. MARMOSIDAE: *Marmosa canescens*, *Marmosa mexicana*. MOLOSSIDAE: *Eumops auripendulus*, *E. a. auripendulus*, *E. bonariensis*, *E. b. nuanetsi*, *E. glaucinus*, *E. g. glaucinus*, *E. hainae*, *E. perotis*, *E. p. californicus*, *E. underwoodi*; *Molossops greenhalli*, *M. g. mexicanus*; *Molossus aztecus*, *M. cobensis*, *M. molossus*, *M. rufus*, *M. sinuatus*; *Nyctinomops auripendulus*, *N. femorosaccus*, *N. latercaudatus*, *N. macrotis*; *Promops centralis*, *P. c. centralis*; *Tadarida brasiliensis*. MORMOOPIDAE: *Mormoops megalophylla*, *M. m. megalophylla*; *Pteronotus davyi*, *P. d. fulvus*, *P. gymnotus*, *P. parvelli*, *P. personatus*, *P. p. psilots*. MURIDAE: *Baiomys musculus*, *B. taylori*; *Habromys chinanteco*, *H. leptonus*, *H. lophurus*, *H. simulatus*; *Hodomys alleni*; *Megalodontomys eryophilus*, *M. nelsoni*, *M. thomasi*; *Microtus californicus*, *M. guatemalensis*, *M. mexicanus*, *M. m. fulviventris*, *M. oaxacensis*,

M. pennsylvanicus; *M. p. chihuahuensis*, *M. quasiater*, *M. umbrinus*; *Nelsonia goldmani*, *N. neotomodon*; *Neotoma albigula*, *N. a. latifrons*, *N. angustipalata*, *N. bryanti*, *N. fuscipes*, *N. goldmani*, *N. lepida*, *N. l. intermedius*, *N. l. lepida*, *N. martinicensis*, *N. mexicana*, *N. m. griseiventris*, *N. m. nuanetsi*, *N. micropus*, *N. nelsoni*, *N. palatina*, *N. phenax*; *Neotomodon alstoni*; *Nyctomys sumichrasti*; *Oligoryzomys fulvescens*; *Ondatra zibethicus*; *Oryzomys arenicola*, *O. leucogaster*; *O. torridus*; *Oryzomys affawoi*, *O. chapmani*, *O. c. caudatus*, *O. coneyi*, *O. c. peninsulae*, *O. melanotis*, *O. nelsoni*, *O. rhabdops*, *O. r. angusticeps*, *O. instratus*, *O. saturator*; *Osgoodomys banderanus*; *Otonyctomys harti*; *Otomyomys phyllotis*; *Peromyscus aztecus*, *P. a. exilis*, *P. a. hyloetes*, *P. a. oaxacensis*, *P. beatae*, *P. s. bayliffi*, *P. bullatus*, *P. californicus*, *P. c. insignis*, *P. eremicus*, *P. difficilis*, *P. eremicus*, *P. s. collatus*, *P. erui*, *P. furvus*, *P. gratus*, *P. grandis*, *P. guatemalensis*, *P. g. guatemalensis*, *P. gymnotus*, *P. hooperi*, *P. interparietalis*, *P. leucopus*, *P. levis*, *P. malinensis*, *P. maniculatus*, *P. megalops*, *P. mekisturus*, *P. melanacanthus*, *P. melanophrys*, *P. melanotis*, *P. melanurus*, *P. merriami*, *P. mexicanus*, *P. nasutus*, *P. n. penicillatus*, *P. ochroventris*, *P. pectoralis*, *P. perfulvus*, *P. polius*, *P. simulus*, *P. spicilegus*, *P. stephani*, *P. truei*, *P. winkelmanni*, *P. yucatanicus*, *P. zaryhinchus*; *Reithrodontomys burti*, *R. chrysopsis*, *R. fulvescens*, *R. gracilis*, *R. hirsutus*, *R. megalotis*, *R. mexicanus*, *R. microdon*, *R. montanus*, *R. m. montanus*, *R. sumichrasti*, *R. tenuirostris*; *Rheomys mexicanus*, *R. thomasi*, *R. t. chinapensis*; *Sciotoomys leucurus*, *S. t. leucurus*; *Stigmodon alleni*, *S. arizonae*, *S. fulviventris*, *S. f. melanotis*, *S. hispidus*, *S. leucotis*, *S. maxsonensis*, *S. ochrogynathus*; *Tshomys ballarri*, *T. nudicaudus*, *T. n. gymnotus*, *T. tumbalensis*; *Xenomys nelsoni*. MUSTELIDAE: *Canepatus leucotatus*, *C. mesoleucus*, *C. semistriatus*; *Felis bartoni*, *F. b. senex*; *Galictis vittata*, *G. v. canaster*; *Lontra longicaudus*, *L. l. canaster*; *Neptalys macroura*, *M. neptalys*; *Mustela erminea*, *Spilogale putorius*, *S. fageniana*; *Taxidea taxus*, *T. t. behandieri*. MIRMECOPHAGIDAE: *Cylopes didactylus*, *C. d. mexicanus*; *Tamandua mexicana*. NATALIDAE: *Natalus stramineus*, *N. s. mexicanus*. NOCTILIONIDAE: *Noctilio albiventris*, *N. a. minor*, *N. leporinus*, *N. l. mastivus*. PHYLLIHOSTOMIDAE: *Anoura geoffroyi*, *A. g. lasioptera*; *Artibeus hirsutus*, *A. intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. l. palmarum*; *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *C. p. azteca*, *C. subrufa*; *Centurio senex*, *C. s. senex*; *Chiroderma salvini*, *C. villosum*, *C. v. jesupi*; *Choronycteris goldmani*; *Choronycteris mexicana*; *Chrotopterus auritus*, *C. a. auritus*; *Dermanotis azteca*, *D. phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni*; *Desmodus rotundus*, *D. r. murinus*; *Diacromys youngi*; *Diphylla ecaudata*; *Euchisthenes harti*; *Glossophaga commissaris*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *G. m. mexicana*, *G. soricina*; *Hylonycteris underwoodi*; *Lepionyxteris curvirostris*, *L. c. yerba-buena*, *L. nivalis*; *Lichonycteris obscura*; *Lanchothra aurita*, *L. a. aurita*; *Macrophyllum macrophyllum*; *Macrotus californicus*, *M. waterhousei*, *M. w. mexicanus*; *Microonycteris buchyotis*, *M. megalotis*, *M. m. mexicana*, *M. schmidtorum*, *M. sylvestris*; *Mimon benettii*, *M. b. cozu-*

December 2003

Escalante et al.—Distribution of Mexican land mammals

575

melae, *M. circulatum*, *M. c. keenani*; *Musonycteris harrisi*; *Phyllotomus discolor*, *P. d. verrucosus*, *P. stenops*, *P. s. septentrionalis*; *Platyrrhinus helleri*; *Sturnira lilium*, *S. l. parvidens*, *S. ludovici*; *Tonatia brasiliense*, *T. exotis*; *Trachops cirrhosus*, *T. c. coffini*; *Uroderma bilobatum*, *U. magnirostrum*; *Vampyressa pusilla*, *V. p. thyonae*; *Vampyrus caraculi*, *V. c. major*; *Vampyrum spectrum*. PROCYONIDAE: *Bassariscus astutus*, *B. sumichrasti*; *Nasua narica*; *Potos flavus*; *Procyon insularis*, *P. lotor*, *P. pygmaeus*. SCURIDAE: *Ammodermophilus harrisi*, *A. insularis*, *A. interpres*, *A. leucurus*; *Cynomys ludovicianus*, *C. l. arizonensis*, *C. mexicanus*; *Glaucomys volans*; *Sciurus aberti*, *S. alleni*, *S. arizonensis*, *S. a. huachuca*, *S. aureogaster*, *S. colliaci*, *S. deppoi*, *S. d. negligens*, *S. mayariensis*, *S. n. apache*, *S. niger*, *S. n. limitis*, *S. oculatus*, *S. variegatoides*, *S. v. goldmani*, *S. yucatanensis*; *Spermophilus adocetus*, *S. annulatus*, *S. aticapillus*, *S. beecheyi*, *S. madriensis*, *S. mexicanus*, *S. perotensis*, *S. pilosoma*, *S. tereticaudus*, *S. variegatus*; *Tamias bulleri*, *T. idaealis*, *T. ducangae*, *T. merriami*, *T. m. merriami*, *T. obscurus*; *Tamiasciurus merriami*. SORICIDAE: *Cryptotis goldmani*, *C. goddardi*, *C. magna*, *C. mayensis*, *C. mexicana*, *C. m. obscura*, *C. parva*; *Megasorex gigas*; *Notto-*

sorex craxfordi, *N. c. exotis*; *Sorex arizonae*, *S. emarginatus*, *S. macrotus*, *S. milleri*, *S. monticola*, *S. m. monticolus*, *S. oreopolus*, *S. ornatus*, *S. o. juncensis*, *S. maurusuri*, *S. selateri*, *S. stizodon*, *S. ventralis*, *S. veraepacis*. TALPIDAE: *Scalopus aquaticus*; *Scapanus latimanus*. TAPIRIDAE: *Tapirus bairdi*. TAYASSUIDAE: *Pecari tajacu*; *Tayassu pecari*; *T. p. ringens*. THIYOPTERIDAE: *Thyroptera tricolor*, *T. t. albiventris*. URSIDAE: *Ursus americanus*, *U. arctos*, *U. a. horribilis*. VESPERTILIONIDAE: *Antrozous pallidus*; *Baerens dubiaquecus*; *Corynorhinus mexicanus*, *C. townsendii*; *Eptesicus brasiliensis*, *E. b. andlaueri*, *E. fernaldi*, *E. f. guimeri*, *E. fuscus*; *Euderma maculatum*; *Lasionycteris noctivagans*; *Lasiurus blascoellii*, *L. borealis*, *L. cinereus*, *L. c. cinereus*, *L. ega*, *L. e. panamensis*, *L. intermedius*, *L. i. intermedius*, *L. xanthinus*; *Myotis albescens*, *M. auriculacea*, *M. californica*, *M. carteri*, *M. ciliolabrum*, *M. e. melanorhinus*, *M. elegans*, *M. exotis*, *M. e. milleri*, *M. fitchleyi*, *M. fortidens*, *M. grayi*, *M. h. pilosulabialis*, *M. lucifuga*, *M. l. occulta*, *M. nigricans*, *M. peninsularis*, *M. planiceps*, *M. thysanodes*, *M. veliferus*, *M. vivax*, *M. volans*, *M. yucatanensis*; *Nycticeius humeralis*; *Pipistrellus hesperus*, *P. subflavus*; *Rhogeessa armatus*, *R. alleni*, *R. genowaysi*, *R. gracilis*, *R. mita*, *R. parvula*, *R. tumida*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

APPENDIX 2—Acronyms and names of Mexican ecoregions, with English equivalents (Conabio, 1999). Numbers in first column corresponds to numbers on Fig. 1. Species notes in adjacent areas of Central America and the United States are from Hall (1981).

	English acronym—name	Spanish acronym—name	Characteristic species
1	Achpof—Altos de Chiapas pine-oak forests	bceACh—Bosques de coníferas y encinos de los Altos de Chiapas	<i>Cryptotis goodwini</i> (also Guatemala and El Salvador)
2	ACHtmef—Altos de Chiapas tropical montane cloud forests	bmmACh—Bosques mesófilos de montaña de los Altos de Chiapas	<i>Microtus guatemalensis</i> (also Guatemala); <i>Oryzomys rhabdops angusticeps</i> (also Guatemala); <i>Sorex selateri</i>
3	Btelf—Balsas basin tropical forests	ssCB—Selvas secas de la Cuenca del Balsas	
4	BMel—Bahía Magdalena desert	mxBM—Matorrales xerófilos de Bahía Magdalena	
5	Btdf—Bajío tropical dry forests	ssB—Selvas secas del Bajío	<i>Neotoma albigula latifrons</i>
6	CGm—California Gulf mangroves	mGC—Manglares del Golfo de California	
7	Chd—Chihuahuan desert	msDChih—Matorrales xerófilos del Desierto Chihuahuense	
8	Chm—Chiapas mangroves	mCh—Manglares de Chiapas	
9	GVm—Central Veracruz mangroves	meVer—Manglares del centro de Veracruz	
10	EBCd—Eastern Baja California desert	mxeBC—Matorrales xerófilos del este de Baja California	<i>Neotoma lepida intermedia</i>
11	GMeptdf—Gulf of México coastal plain tropical dry forests	speGM—Selvas secas de la Planicie Costera del Golfo de México	<i>Neotoma mexicana griseoventer</i>
12	JNtdf—Jalisco and Nayarit tropical dry forests	ssJN—Selvas secas de Jalisco y Nayarit	<i>Notiosorex crawfordi eotis</i> ; <i>Xenomys nelsoni</i>
13	LCtdf—Los Cabos tropical dry forests	ssC—Selvas secas de los Cabos	<i>Oryzomys couesi peninsulae</i>
14	LTm—Laguna de Términos mangroves	mLTer—Manglares de la Laguna de Términos	
15	MNm—Marismas Nacionales mangroves	mMN—Manglares de Marismas Nacionales	
16	NBCescl—Northwest Baja California coastal sage-chaparral	chnoBC—Chaparral del noroeste de Baja California	<i>Ammospermophilus insularis</i> (insular); <i>Dipodomys merriami insularis</i> (insular); <i>Peromyscus stephani</i> (insular)
17	NMCd—Northern Meseta Central desert	mxnMC—Matorrales xerófilos del norte de la Meseta Central	
18	NPYm—Northern Península de Yucatán mangroves	mnPY—Manglares del norte de la Península de Yucatán	
19	Otmef—Oaxacan tropical montane cloud forests	bmmOax—Bosques mesófilos de montaña de Oaxaca	<i>Megadontomys neboni</i>
20	PC—Pantanos de Centla	pC—Pantanos de Centla	

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

APPENDIX 2—Continued.

	English acronym—name	Spanish acronym—name	Characteristic species
21	PTmf—Petén-Theuantepec tropical moist forests	shPT—Selvas húmedas Petén-Theuantepec	<i>Heteromys desmarestianus temporalis</i> ; <i>Lichonycteris obscura</i> ; <i>Macrophyllum macrophyllum</i> (also Central American); <i>Peropteryx kappleri kappleri</i>
22	PYdf—Península de Yucatán tropical dry forests	ssPY—Selvas secas de la Península de Yucatán	<i>Cryptotis mayensis</i> ; <i>Didelphis virginiana yucatanensis</i> ; <i>Oryzomys yucatanensis</i> ; <i>Onychotomys hatti</i>
23	Rtdf—Revillagigedo Island tropical dry forests	ssAR—Selvas secas del Archipiélago de Revillagigedo	
24	Sd—Sonoran desert	mxDS—Matorrales xerófilos del Desierto Sonorense	<i>Lastonycteris noctivagans</i> ; <i>Perognathus amplus amplus</i> ; <i>Sorex arizonae</i>
25	SLtdf—Sierra de la Laguna tropical dry forests	ssSLag—Selvas secas de la Sierra de la Laguna	
26	SMCd—Southern Meseta Central desert	mssMC—Matorrales xerófilos del sur de la Meseta Central	<i>Orthogeomys grandis sealops</i>
27	SMChpof—Sierra Madre de Chiapas pine-oak forests	bceSMCh—Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre de Chiapas	
28	SMChmf—Sierra Madre de Chiapas tropical moist forests	shSMCh—Selvas húmedas de la Sierra Madre de Chiapas	
29	SMOccpof—Sierra Madre Occidental pine-oak forests	bceSMOcc—Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre Occidental	<i>Lionys irroratus butleri</i>
30	SMOpof—Sierra Madre de Oaxaca pine-oak forests	bceSMOax—Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre de Oaxaca	<i>Megadontomys eryphilus</i> ; <i>Oryzomys chapmani caudatus</i>
31	SMOrpof—Sierra Madre Oriental pine-oak forests	bceSMOr—Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre Oriental	<i>Cratogeomys neglectus</i> ; <i>Peromyscus nasutus penicillatus</i>
32	SMSpof—Sierra Madre del Sur pine-oak forests	bceSMSur—Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre del Sur	<i>Lionys irroratus guerrensis</i> ; <i>L. pictus annexens</i> ; <i>Peromyscus aztecus ruides</i> ; <i>Sytilagus insomus</i>
33	SPen—Southern Pacific coastal mangroves	mPS—Manglares del Pacífico sur	
34	SPdf—Southern Pacific tropical dry forests	ssPS—Selvas secas del Pacífico sur	<i>Orthogeomys cuniculus</i> ; <i>Rhogeessa genowaysi</i>
35	SPYm—Southeast Península de Yucatán mangroves	msePY—Manglares del sureste de la Península de Yucatán	
36	SSPMJpof—Sierras de San Pedro Mártir y Juárez pine-oak forests	bceSSPMJ—Bosques de coníferas y encinos de las Sierras de San Pedro Mártir y Juárez	
37	Sulf—Sinaloa tropical dry forests	ssS—Selvas secas de Sinaloa	<i>Myotis finkleyi</i> (insular); <i>Sytilagus graysoni</i> (insular)
38	STmf—Sierra de los Tuxtlas tropical moist forests	shST—Selvas húmedas de la Sierra de los Tuxtlas	<i>Ptenonotus gymnotus</i> (also Central America)

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

APPENDIX 2—Continued.

	English acronym—name	Spanish acronym—name	Characteristic species
39	SVTprof—Sistema Volcánico Transversal pine-oak forests	bceSVT—Bosques de coníferas y encinos del Sistema Volcánico Transversal	<i>Nelsonia goldmani</i> ; <i>Neotoma nelsoni</i> ; <i>Zygodromys trichopus</i>
40	Tcg—Tamaulipas coastal grassland	ppeT—Pastizales de la Planicie Costera de Tamaulipas	
41	TNLss—Tamaulipas and Nuevo León submontane scrub	msbTNL—Matorral submontano de Tamaulipas y Nuevo León	<i>Neotoma mexicana navus</i>
42	Tts—Tamaulipan thorn scrub	meT—Matorral espinoso Tamaulipeco	<i>Sciurus niger limitis</i> (also Texas)
43	TVd—Theuacán Valley desert	mxVT—Matorrales xerófilos del Valle de Theuacán	
44	Vcmf—Veracruz coastal tropical moist forests	shPCV—Selvas húmedas de la Planicie Costera de Veracruz	<i>Orthogeomys lanius</i>
45	Vtmf—Veracruz tropical montane cloud forests	bmniVer—Bosques mesófilos de montaña de Veracruz	
46	WBCd—Western Baja California desert	mxoBC—Matorrales xerófilos del oeste de Baja California	<i>Chrotodipus fallax anthonyi</i> (insular); <i>Chrotodipus penicillatus</i> spp.; <i>Neotoma bryanti</i> (insular); <i>Neotoma martiniensis</i> (insular); <i>Sorex ornatus junceus</i> ; <i>Sylvilagus mansuetus</i> (insular)
47	Ymf—Yucatán tropical moist forests	shPY—Selvas húmedas de la Península de Yucatán	<i>Procyon pygmaeus</i> (insular)

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Ciudad Universitaria, carretera Pachuca - Tulancingo km 4.5
Apartado Postal 69, Plaza Juárez, Pachuca, Hidalgo México C.P. 42001
Tel. (7) 71 72000 ext. 6642 Fax (7) 71 72 112
Correo electrónico: gsanchez@uaeh.reduuah.mx



50

Cand. Dra. Tania Escalante Espinosa

Dr. Juan J. Morrone

Biol. Gerardo Rodríguez

Por este conducto nos permitimos comunicarles que hemos recibido su contribución "La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica" para su inclusión en el libro "TÓPICOS EN SISTEMÁTICA, BIOGEOGRAFÍA, ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE MAMÍFEROS" el cual pasará a revisión editorial.

Agradecemos que se hayan ajustado a los tiempos de la invitación y esperamos poder enviarles a la brevedad los comentarios editoriales si es que los hubiera a su contribución.

Sin mas por el momento nos despedimos y les enviamos un cordial saludo,

ATENTAMENTE

Dr. Gerardo Sánchez Rojas

Dr. Alberto Rojas-Martinez

Editores

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

PAGINACIÓN DISCONTINUA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

**La distribución de los mamíferos terrestres
y la regionalización biogeográfica natural de México**

Tania Escalante¹, Juan J. Morrone² y Gerardo Rodríguez³

^{1,2}Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

¹E-mail: tania_escalante@correo.unam.mx

²E-mail: jjm@hp.fcencias.unam.mx

³Laboratorio de Macroecología, Departamento de Ecología Funcional y Aplicada, Instituto de Ecología, UNAM, Apdo. Postal 70-275, 04510 México, D. F., México.

³E-mail: grodriguez@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen

En este capítulo se presenta un nuevo esquema de regionalización para México, resultado de un análisis de parsimonia usando las distribuciones de los mamíferos terrestres de México. La regionalización propuesta se considera natural y consta de 15 provincias agrupadas dentro de una jerarquía. La región Neártica de México comprende la subregión Pacífica-Norteamericana, los dominios Californiano (provincias Baja California y California) y Continental Norte (provincias Altiplano Mexicano Norte, Sonora y Tamaulipas). La región Neotropical incluye a la subregión Caribeña, y al dominio Continental Sur (provincias Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur).

Palabras clave: regionalización, biogeografía, provincias, región Neotropical, región Neártica.

Abstract

In this chapter, we present a new scheme of regionalization for Mexico, results of a parsimony analysis using distributional data of Mexican land mammals. The regionalization proposed is considered natural and have 15 provinces in a hierarchy. The Mexican Nearctic region comprises North American-Pacific subregion, and Californian (Baja California and California provinces) and North Continental (Altiplano Mexicano Norte, Sonora and Tamaulipas) domains. The Neotropical region includes to Caribbean subregion, and Continental Sur domain (Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental and Sierra Madre del Sur provinces).

Keywords: regionalization, biogeography, provinces, Neotropical region, Nearctic region.

Introducción

Desde hace más de dos siglos, la Tierra ha sido dividida en regiones faunísticas o biogeográficas, las cuales son grandes extensiones de terreno donde habita una biota característica, limitando dichas regiones barreras físicas, climáticas o ambas (Álvarez & Lachica, 1974).

Una de las regionalizaciones más conocida es la de P. L. Sclater (1858), quien con base en la distribución de las aves del mundo delimitó seis regiones zoogeográficas: Neártica, Neotropical, Paleártica, Etiópica, Oriental y Australiana. En 1876, A. R. Wallace confirmó esta división estudiando todos los grupos de vertebrados terrestres, así como algunos grupos de invertebrados. Ya en el siglo XX, Darlington (1957) agrupó las seis regiones en Megagea (comprende las regiones Etiópica, Oriental, Paleártica y Neártica), Neogea (region Neotropical) y Notogea (región Australiana), y describió y analizó los principales patrones de migración de la fauna mundial. Darlington también intentó definir los límites naturales entre las regiones Neártica y Neotropical en su capítulo dedicado a mamíferos (Álvarez & Lachica, 1974). Más recientemente, Cabrera & Willink (1980) consideraron tres territorios o áreas zoogeográficas: la Arctogea (regiones Etiópica, Oriental y Holártica), la Neogea (región Neotropical) y la Notogea (regiones Australiana y Antártica), donde colocaron a México enclavado en la región Neotropical y una pequeña porción norte incluida en la región Holártica. Morrone (2002) propuso un sistema general de reinos y regiones biogeográficas, aplicable a cualquier grupo de organismos. Incluye tres reinos y 12 regiones: reino Holártico (regiones Neártica y Paleártica), reino Holotropical (regiones Neotropical, Afrotropical, Oriental y Australotropical), y reino Austral (regiones Andina, Antártica, Afrotemplada, Neoguineense, Australotemplada y Neozelandesa). Bajo este último esquema, el norte de México se halla en la región Neártica, y el centro-sur en la Neotropical, es decir, tiene territorio dentro de dos reinos.

Región biogeográfica y especie o grupo endémico son conceptos inseparables y se entienden simplemente como patrones reconocibles entre el universo de especies animales y plantas que cubren la tierra (Espinosa *et al.*, 2001). Dado que las regiones biogeográficas comprenden áreas muy extensas dentro de las cuales se encuentran hábitats muy variados, algunos autores han dividido estas regiones en unidades más reducidas, usando un sistema jerárquico que incluye las siguientes categorías: reino, región, dominio, provincia y distrito (Cabrera & Willink, 1973; Brown & Lomolino, 1998). La categoría más utilizada es la provincia biótica, que ha funcionado como unidad principal (similar a la especie dentro de un sistema de clasificación taxonómico). Álvarez & Lachica (1974) definieron a la provincia como "un área considerable y continua, caracterizada por la presencia de una o más asociaciones ecológicas importantes que difieren, cuando menos, en una superficie proporcionalmente cubierta, de las asociaciones que se encuentran en las provincias adyacentes. En general, éstas se caracterizan también por peculiaridades en el tipo de vegetación, clímax ecológico, flora, fauna, clima, fisiografía y suelo, es decir, incluyen las asociaciones faunísticas así como su marco natural representado por los vegetales, teniendo en consideración las dimensiones espaciales que la integran". Sin embargo, una provincia debería estar definida por el conjunto particular de especies que tienen una distribución homopátrida (especies endémicas) (Espinosa *et al.*, 2001), además de características geológicas y ambientales especiales.

En México, el reconocimiento de provincias biogeográficas basadas en la distribución de los mamíferos, inició con Dice (1943), quien enunció el concepto de provincia mastofaunística, y propuso una primera clasificación biogeográfica. Posteriormente, Goldman & Moore (1945) dividieron a la República Mexicana en 18 provincias bióticas (16 continentales y dos insulares), analizando la distribución de aves y mamíferos en relación con la vegetación. Estos autores consideraron que las provincias bióticas son unidades mayores o centros de distribución de

agrupaciones generales de especies, dando atención a las relaciones bióticas y a la historia ecológica. Álvarez & Lachica (1974) consideran 17 provincias bióticas continentales, sin embargo, no mencionan la composición faunística de cada una de ellas. Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990, 1993) propusieron una versión actualizada de los provincias mastofaunísticas de México, considerando la riqueza de especies y el endemismo. Un año más tarde, Ramírez-Pulido *et al.* (1994) llevaron a cabo una nueva regionalización, empleando métodos numéricos.

Todas las regionalizaciones anteriores fueron elaboradas con base en la similitud global de sus faunas, lo cual no necesariamente refleja la naturalidad de las provincias, y estos esquemas bien podrían no ser naturales. Aquí empleamos el término natural análogamente a su uso en sistemática filogenética, es decir, la regionalización debería reflejar la historia evolutiva común de las áreas.

En 1997, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), la Comisión de Cooperación Ambiental (CCA), y un grupo de especialistas mexicanos elaboraron una regionalización ecológica y biogeográfica del país, donde presentaron un sistema de 19 provincias biogeográficas y 51 ecorregiones, y al que denominaron natural (Arriaga *et al.*, 1997). Morrone *et al.* (1999) y Espinosa Organista *et al.* (2000) utilizaron el Análisis de Parsimonia de Endemismos o PAE (Rosen, 1988), para analizar los patrones de distribución de plantas, insectos y aves distribuidas en las 19 provincias, y las clasificaron preliminarmente en dos subregiones: las provincias del norte en la subregión Pacífico-Norteamericana (perteneciente a la región Neártica) y las del sur en la subregión Caribeña (perteneciente a la región Neotropical). Espinosa *et al.* (2001) usaron PAE para el género de plantas *Bursera* (Burseraceae) y para mamíferos para obtener provincias mediante cuadrículas de 1° de latitud por 1° de longitud. Morrone (2001) y Morrone *et al.* (2002) posteriormente

presentaron una nueva regionalización, sintetizando otros sistemas ecológicos y biogeográficos propuestos, reduciendo el número de provincias a 14. Finalmente, Morrone y Márquez (2003) consideran que las 14 provincias anteriores pueden clasificarse en cinco componentes bióticos: Neártico Californiano, Neártico Continental, Mexicano de Montaña, Antillano y Mesoamericano.

Estudio de caso: una nueva regionalización para México

En nuestro análisis, utilizamos las distribuciones de 425 especies de mamíferos terrestres de México a partir de bases de datos de colecciones y literatura (ver Escalante *et al.*, 2002), con la finalidad contrastar las regionalizaciones biogeográficas previas, y si es necesario, hacer una nueva propuesta para México. En principio, los datos distribucionales fueron asignados a las 14 provincias biogeográficas de Morrone *et al.* (2002). Para analizar los datos empleamos el PAE, para lo cual construimos una matriz de datos donde los renglones corresponden a las provincias y las columnas a los taxones. La presencia de cada taxón en una provincia fue codificada con "1" y su ausencia con "0" (Rosen, 1988; Morrone, 1994). La matriz incluyó un renglón codificado con ceros para enraizar el cladograma, y fue analizada con NONA (Goloboff, 1993) y Winclada versión 0.9.99 beta (Nixon, 1999), usando una búsqueda heurística múltiple TBR+TBR. Se obtuvo un cladograma de 1,603 pasos, CI= 0.43 y RI= 0.55 (Morrone & Escalante, 2002), el cual se muestra en la figura 1. Luego, teniendo en cuenta algunos datos como las áreas de endemismo definidas en Escalante *et al.* (2003), los nodos biogeográficos de Escalante (2003), y regionalizaciones previas usando distribución de mamíferos (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1990, 1993), los cuales sugieren cierta variación en relación con las provincias de Morrone *et al.* (2002), decidimos llevar a cabo en un nuevo análisis de PAE, en el que consideramos tres provincias en la Península de Baja California (California, Baja California y El Cabo), y dos en el

Altiplano (Altiplano Mexicano Norte y Altiplano Mexicano Sur). Este segundo análisis fue realizado usando la misma búsqueda que el anterior, el cual dio como resultado un cladograma de 1,688 pasos, CI= 41 y RI= 57 (Fig. 2). Se analizaron las congruencias entre ambos cladogramas, y los datos publicados para proponer una nueva regionalización, la cual se muestra en el cuadro I. La nomenclatura y clasificación de los taxones corresponde a la de Ramírez-Pulido *et al.* (1996), y las distribuciones fueron verificadas con Hall (1981). En la figura 3 se presenta el sistema final de provincias, el cual se elaboró empleando como base el mapa de Regiones Biogeográficas de Conabio (1997).

Regiones

Tradicionalmente se han reconocido dos regiones biogeográficas en el territorio de México: la región Neártica y la Neotropical. A pesar de que la delimitación de ambas regiones puede llegar a ser una práctica arbitraria, existe un consenso general (Ortega & Arita, 1998; Marshall & Liebherr, 2000; Morrone & Márquez, 2001; Escalante, obs. pers.) que sugiere que el límite coincide con las principales cordilleras del país, extendiéndose hacia ambos lados de la costa y hacia el centro, aunque la fauna neártica puede llegar incluso hasta las tierras altas de Chiapas.

Dominios

Morrone *et al.* (1999) & Morrone (2001) denominaron subregión a la categoría inferior a la región, y delimitaron las subregiones Pacífica-Norteamericana y Caribeña. Sin embargo, esta distinción fue realizada con base datos de distribución de aves, plantas e insectos conjuntamente, pero la evidencia parcial de cada uno de estos taxones no permite justificar tal separación, al igual que con los datos de mamíferos, donde no se puede hacer tal distinción.

En nuestro sistema el dominio es la categoría siguiente a la región, y podría ser subordinada a la subregión. Según el primer cladograma (Fig. 1) podríamos identificar tres dominios principales: dos neárticos y uno neotropical. Estos dos dominios coinciden con las conclusiones de Morrone (2001) y Morrone & Márquez (2003), de acuerdo con quienes es posible agrupar las provincias de la región Neártica en dos grupos.

Dominio Californiano: corresponde a las ecorregiones y provincias de la Península de Baja California, las cuales se encuentran en el primer clado del árbol de 14 provincias (Fig. 1a), a pesar de que forman un grupo parafilético en el árbol de la figura 2a, pero donde guardan estrecha relación. Este dominio también está sustentado por un cladograma de ecorregiones de Escalante *et al.* (2003), donde las ecorregiones correspondientes a la Península se encuentran en un clado separado del resto. En este dominio se incluye a la provincia fisiográfica Península de Baja California según INEGI-DGG (2000), o las provincias Sierras de Baja California Norte, Desierto de San Sebastián Vizcaíno, Sierra la Giganta, Llanos de la Magdalena y Del Cabo (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990). Incluye las provincias Californiana, Baja Californiana y Del Cabo de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), y a las áreas de endemismo anidadas de Baja California de Escalante *et al.* (2003). Junto con el dominio Continental Norte constituye la subregión Pacífica-Norteamericana. Las especies características del dominio son: *Dipodomys gravipes* (Rodentia: Heteromyidae), *Microtus californicus* (Rodentia: Muridae), *Myotis evotis milleri* (Chiroptera: Vespertilionidae), *Spermophilus atricapillus* (Rodentia: Sciuridae) y *Tamiasciurus mearnsi* (Rodentia: Sciuridae).

Dominio Continental Norte: a este dominio pertenecen las provincias restantes de la región Neártica que no están en la Península de Baja California. Las provincias son Sonora, Tamaulipas, y la porción norte del Altiplano Mexicano. A pesar de que esta agrupación no figura como un clado monofilético en ninguno de los dos cladogramas, las consideramos dentro de este

dominio ya que la mayoría de sus especies poseen afinidades neárticas y otros autores las han asignado a la región Neártica (Morrone, 2001; Morrone & Márquez, 2003; Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1990). Este dominio comprende las provincias fisiográficas de las llanuras, sierras y desiertos de Sonora, Chihuahua, Coahuila y Tamaulipas (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990; INEGI-DGG, 2000).

Dominio Continental Sur: las provincias que conforman este dominio son: Altiplano Mexicano Sur, Chiapas, Costa Pacífica Mexicana, Depresión del Balsas, Eje Volcánico Transmexicano, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur. Es importante mencionar que a pesar de que las Sierras Madre Oriental y Occidental han sido asignadas a este dominio, en realidad pertenecen a una zona de transición muy marcada entre ambas regiones, de ahí que en ocasiones se hallen más relacionadas con las provincias del norte (Figs. 1b y 2c). Lo anterior puede demostrarse ya que se han identificado una gran cantidad de nodos biogeográficos en ellas (Escalante, 2003; Escalante, obs. pers.). Entre las especies propias del dominio Continental Sur (sinapomorfias del clado d de la Fig. 2) están *Cratogeomys merriami* (Rodentia: Geomyidae), *Glossophaga morenoi* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Habromys lepturus* (Rodentia: Muridae), *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae), *Hylonycteris underwoodi* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Lonchorhina aurita* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Peromyscus melanurus* (Rodentia: Muridae), *Platyrrhinus helleri* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae), *Sorex veraepacis* (Insectivora: Soricidae), *Spilogale pygmaea* (Carnívora: Mustelidae), *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae), *Tayassu pecari* (Artiodactyla, Tayassuidae), *Trachops cirrhosus* (Chiroptera: Phyllostomidae) y *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae).

Provincias

Provincia de Baja California: ocupa las porciones sur y central de la Península de Baja California. Corresponde aproximadamente a las áreas de endemismo anidadas BCP1 y BCP2 (“Baja California Peninsula”) de Escalante *et al.* (2003), y a las provincias unidas Baja Californiana y Del Cabo de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Fisiográficamente, esta provincia incluye la parte sur de la provincia Sierras de Baja California Norte, y las provincias completas Desierto de San Sebastián Vizcaíno, Sierra La Giganta, Llanos de la Magdalena y El Cabo (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990). Los taxones sinapomórficos son: *Chaetodipus fallax anthonyi*, *Chaetodipus penicillatus eremicus* (Rodentia: Heteromyidae), *Dipodomys simulans peninsularis* (Rodentia: Heteromyidae), *Myotis peninsularis* (Chiroptera: Vespertilionidae), *Neotoma bryanti*, *Neotoma lepida intermedia*, *Neotoma martinensis* (Rodentia: Muridae), *Oryzomys couesi peninsulae* (Rodentia: Muridae), *Peromyscus interparietalis* (Rodentia: Muridae), *Sorex ornatus juncensis* (Insectivora: Soricidae) y *Sylvilagus mansuetus* (Lagomorpha: Leporidae). Morrone (2001) incluye además a *Chaetodipus arenarius arenarius*, *C. baileyi extimus*, y *C. b. insularis* (Rodentia: Heteromyidae). Mantenemos a la provincia Del Cabo de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990) unida a la de Baja California, como proponen Morrone (2001) y Morrone *et al.* (2002), ya que a pesar de que en el cladograma de la figura 2 no aparecen como un grupo monofilético con las provincias de California y Baja California, no hay evidencia suficiente para considerarlas como provincias separadas, ya que sólo identificamos a *Oryzomys couesi peninsulae* (Rodentia: Muridae) como única autapomorfía.

Provincia de California: corresponde a la porción norte de la Península de Baja California, al área de endemismo BCP3 (Escalante *et al.*, 2003), y a la provincia Californiana de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Incluye a las Sierras de San Pedro Mártir y Juárez, que comprenden la porción norte de la provincia Sierras de Baja California Norte (Cervantes-Zamora

et al., 1990). Sus taxones endémicos son *Ammospermophilus insularis* (Rodentia: Sciuridae), *Dipodomys merriami insularis* (Rodentia: Heteromyidae), *Peromyscus guardia* y *P. Stephani* (Rodentia: Muridae). Arriaga *et al.* (1997) incluyen también a *Neotoma fuscipes martirensis* (Rodentia: Muridae) y *Peromyscus californicus insignis* (Rodentia: Muridae); y Morrone (2001) a *Chaetodipus arenarius sabulosus*, *C. penicillatus angustirostris* (Rodentia: Heteromyidae), *Perognathus amplus taylori* y *P. flavus sonoriensis* (Rodentia: Heteromyidae).

Provincia de Sonora: corresponde a las provincias mastofaunísticas Sonorense y Sinaloense en su parte norte (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1990). Se encuentra ocupando la provincias fisiográficas Desierto Sonorense (INEGI-DGG, 2000) y Llanura costera y deltas de Sonora y Sinaloa (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990). Los taxones que incluye son *Lasionycteris noctivagans* (Chiroptera: Vespertilionidae), *Oryzomys nelsoni* (Rodentia: Muridae), *Perognathus amplus amplus* (Rodentia: Heteromyidae) y *Sorex arizonae* (Insectivora: Soricidae). Morrone (2001) menciona también a *Chaetodipus baileyi baileyi*, *C. goldmani* y *C. pernix pernix* (Rodentia: Heteromyidae).

Provincia de Tamaulipas: corresponde a la provincia Tamaulipeca de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), y ocupa las llanuras de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990; INEGI-DGG, 2000). Al parecer, está más relacionada con la Sierra Madre Oriental que con el Altiplano. Sus taxones endémicos son: *Neotoma mexicana navis* (Rodentia: Muridae) y *Sciurus niger limitis* (Rodentia: Sciuridae).

Provincia del Altiplano Mexicano Norte: corresponde a las provincias Chihuahuense y Coahuilense de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), y coincide aproximadamente con el área de endemismo "Northern High Plateau" (NHP) de Escalante *et al.* (2003). Esta provincia coincide también parcialmente con la provincia fisiográfica Sierras y llanuras del norte (INEGI-DGG, 2000). Sus especies endémicas son *Microtus pennsylvanicus chihuahuensis* (Rodentia:

Muridae) y *Peromyscus madrensis* (Rodentia: Muridae). Morrone (2001) también incluye a *Dipodomys spectabilis perblandus* (Rodentia: Heteromyidae) y *Perognathus flavus flavus* y *P. f. pallescens* (Rodentia: Heteromyidae). Esta provincia fue separada de su porción sur, ya que en el cladograma de la Fig. 2 se encuentra más relacionada con la Sierra Madre Occidental y otras provincias norteañas. Arriaga *et al.* (1997) proponen que el límite entre las porciones norte y sur del Altiplano se encuentra entre las cuencas de los ríos Nazas y Aguanaval, sin embargo, NHP se ubica más al sur, por lo que el límite podría estar hacia la cota altitudinal de los 2000 msnm, entre las cuencas del río Aguanaval y de la Laguna Ahorcados (CNA, 1998).

Provincia del Altiplano Mexicano Sur: corresponde a la provincia Zacatecana de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), y parcialmente a la provincia fisiográfica Mesa del centro (INEGI-DGG, 2000). Incluye a *Dipodomys phillipsii ornatus* (Rodentia: Heteromyidae) y *Orthogeomys grandis scalops* (Rodentia: Geomyidae), y *Perognathus flavus medius* (Rodentia: Heteromyidae). Se pretende que estudios futuros permitan definir con mayor exactitud el límite norte de esta provincia, ya que además de los ríos mencionados en la provincia anterior, puede incluir a las sierras Guadalupe y Santa Lucía, y a los ríos Zaragoza y Calabacitas.

Provincia de la Sierra Madre Oriental: corresponde a la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental, y a la llamada de la misma forma por Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Sus taxones endémicos son *Cratogeomys neglectus* (Rodentia: Geomyidae) y *Cryptotis mexicana obscura* (Insectivora: Soricidae). Morrone (2001) sólo incluye a *Peromyscus aztecus aztecus* (Rodentia: Muridae).

Provincia de la Sierra Madre Occidental: se encuentra ubicada en la provincia fisiográfica del mismo nombre, y corresponde a la provincia mastofaunística de la Sierra Madre Occidental (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1990). Sólo identificamos a *Liomys irroratus bulleri* (Rodentia: Heteromyidae) cuya distribución coincide en esta provincia. Según Arriaga *et al.*

(1997) y Morrone (2001) también están *Glaucomys volans madrensis* (Rodentia: Sciuridae), *Microtus mexicanus madrensis* (Rodentia: Muridae), *Peromyscus aztecus spicilegus* (Rodentia: Muridae) y *Sciurus nayaritensis apache* (Rodentia: Sciuridae).

Provincia de la depresión Del Balsas: esta provincia corresponde a la provincia Del Balsas de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Aunque fisiográficamente parece que no conforma una unidad separada del Eje Neovolcánico (INEGI-DGG, 2000), está incluida parcialmente en las provincias fisiográficas Cordillera costera del sur, Depresión del Tepalcatepec, Escarpa limitrofe del sur, Sierras y valles guerrerenses y Sur de Puebla (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990). En este análisis no encontramos taxones endémicos, pero Arriaga *et al.* (1997) y Morrone (2001) sugieren a *Orthogeomys grandis alleni*, *O. g. carbo*, *O. g. guerrerensis* y *O. g. soconuscensis* (Rodentia: Geomyidae).

Provincia del Eje Volcánico Transmexicano: está incluida en la provincia fisiográfica Eje Neovolcánico (INEGI-DGG, 2000), y en otro esquema de clasificación fisiográfica coincide principalmente con las provincias Guadalajara, Lagos y volcanes del centro, Mil cumbres, Neovolcánica tarasca, Sierra de Jalisco y Sierras y bajíos michoacanos (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990). Esta provincia es llamada Volcánico transversa por Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Los taxones endémicos que encontramos son: *Nelsonia goldmani* (Rodentia: Muridae), *Neotoma albigula latifrons*, *N. nelsoni* (Rodentia: Muridae), *Pappogeomys alcorni* (Rodentia: Geomyidae), *Peromyscus eremicus collatus* (Rodentia: Muridae) y *Zygoeomys trichopus* (Rodentia: Geomyidae). Morrone (2001) incluye también a *Cryptotis goldmani alticola* (Insectívora: Soricidae), *Marmosa canescens oaxacae* (Didelphimorphia: Marmosidae), *Peromyscus aztecus hylocetes*, *P. leucotus* (Rodentia: Muridae), *Reithrodontomys chrysopsis* (Rodentia: Muridae), *Sorex vagrans orizabae* (Insectívora: Soricidae), *Spermophilus mexicanus mexicanus* (Rodentia: Sciuridae) y *Sylvilagus floridanus aztecus* (Lagomorpha: Leporidae).

Provincia de la Sierra Madre del Sur: esta provincia también es reconocida por Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). La provincia fisiográfica de este mismo nombre es mucho más amplia según INEGI-DGG (2000). Está diagnosticada por las distribuciones de *Liomys irroratus guerrerensis*, *L. pictus annectens* (Rodentia: Heteromyidae), *Megadontomys nelsoni* (Rodentia: Muridae), *Orthogeomys cuniculus* (Rodentia: Geomyidae), *Peromyscus aztecus evides* (Rodentia: Muridae), *Rhogeessa genowaysi* (Chiroptera: Vespertilionidae) y *Sylvilagus insonus* (Lagomorpha: Leporidae).

Provincia de la Costa Pacífica Mexicana: Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990) consideran varias provincias en esta zona: Guerrerense, Nayarita, y los extremos sur de las Sinaloense y Chiapaneca. Fisiográficamente no hay una provincia que abarque este territorio tan amplio. Los taxones que resultaron endémicos de esta provincia son *Cratogeomys fumosus* (Rodentia: Geomyidae), *Megadontomys cryophilus* (Rodentia: Muridae), *Myotis findleyi* (Chiroptera: Vespertilionidae), *Notiosorex crawfordi evotis* (Insectivora: Soricidae), *Oryzomys chapmani caudatus* (Rodentia: Muridae), *Sylvilagus graysoni* (Lagomorpha: Leporidae) y *Xenomys nelsoni* (Rodentia: Muridae). También incluiría a *Lepus flavigularis* (Lagomorpha: Leporidae), *Orthogeomys grandis* spp. (Rodentia: Geomyidae) y *Sciurus colliaei* (Rodentia: Sciuridae) (Arriaga *et al.*, 1997; Morrone, 2001). Sin embargo, *L. flavigularis* fue diagnóstica del área de endemismo "Isthmus" de Escalante *et al.* (2003). Esta área de endemismo incluye parte del Istmo de Tehuantepec, y por lo tanto abarca porciones de otras provincias del esquema de Morrone *et al.* (2002), lo cual podría sugerir que se trata de una provincia diferente localizada en este sitio (justo en donde convergen las provincias Costa Pacífica Mexicana y Golfo de México), pero donde no hay suficiente evidencia para considerarla como una provincia independiente, la cual correspondería a la Oaxaco-Tehuacanense de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Provincia del Golfo de México: corresponde a la provincia Del Golfo de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), y a las provincias fisiográficas Llanura costera del Golfo Norte y Llanura costera del Golfo Sur (INEGI-DGG, 2000), las cuales se hayan separadas por el Eje Neovolcánico. Los taxones endémicos de esta provincia son *Eumops hansae* (Chiroptera: Molossidae), *Geomys tropicalis* (Rodentia: Geomyidae), *Heteromys desmarestianus temporalis* (Rodentia: Heteromyidae), *Lichonycteris obscura* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Macrophyllum macrophyllum* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Microtus mexicanus fulviventis* (Rodentia: Muridae), *Neotoma mexicana griseoventer* (Rodentia: Muridae), *Noctilio albiventris minor* (Chiroptera: Noctilionidae), *Orthogeomys lanius* (Rodentia: Geomyidae), *Peropteryx kappleri kappleri* (Chiroptera: Emballonuridae), *Pteronotus gymnonotus* (Chiroptera: Mormoopidae), *Reithrodontomys tenuirostris* (Rodentia: Muridae) y *Vampyrum spectrum* (Chiroptera: Phyllostomidae). Arriaga *et al.* (1997) y Morrone (2001) incluyen además a *Caluromys derbianus aztecus* (Didelphimorphia: Caluromyidae), *Dasyprocta mexicana* (Rodentia: Dasyproctidae) y *Peromyscus leucopus incensus* (Rodentia: Muridae).

Provincia de Chiapas: está formada por dos áreas diyuntas, los Altos de Chiapas y Soconusco. Para Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990), la provincia Chiapaneca abarca casi todo el estado de Chiapas, mientras que la provincia fisiográfica Sierras de Chiapas y Guatemala es de menor extensión, ocupando sólo las tierras altas del estado. Escalante *et al.* (2003) definieron en este sitio el área de endemismo "Chiapas", la cual está ubicada en las tierras altas, y fue diagnosticada por *Oryzomys saturator* (Rodentia: Muridae), *Peromyscus zarhynchus* (Rodentia: Muridae), *Sorex stizodon* (Insectivora: Soricidae) y *Tylomys tumbalensis* (Rodentia: Muridae). En este análisis, los taxones endémicos identificados son *Cryptotis goodwini* (Insectivora: Soricidae), *Microtus guatemalensis* (Rodentia: Muridae), *Oryzomys rhabdops angusticeps* (Rodentia: Muridae), *Sorex sclateri*, *S. stizodon* (Insectivora: Soricidae) y *Tylomys*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

tumbalensis (Rodentia: Muridae). Para Morrone (2001) también se encuentra en esta provincia *Peromyscus aztecus oaxacensis* (Rodentia: Muridae).

Provincia de la Península de Yucatán: coincide con la provincia Yucateca de Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990). Forma una única unidad fisiográfica llamada Península de Yucatán (INEGI-DGG, 2000). Escalante *et al.* (2003) propusieron en esta zona al área de endemismo "Yucatán Peninsula", caracterizada por *Micronycteris schmidtorum* (Chiroptera: Phyllostomidae) y *Mimon crenolatum keenani* (Chiroptera: Phyllostomidae). Sus taxones endémicos son *Cryptotis mayensis* (Insectivora: Soricidae), *Didelphis virginiana yucatanensis* (Didelphimorphia: Didelphidae), *Mimon crenolatum keenani* (Chiroptera: Phyllostomidae), *Oryzomys rostratus* (Rodentia: Muridae), *Otonyctomys hatti* (Rodentia: Muridae) y *Procyon pygmaeus* (Carnivora: Procyonidae). Morrone (2001) adiciona a *Alouatta pigra* (Primates: Cebidae), *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae), *Nasua nasua yucatanica* (Carnivora: Procyonidae), *Peromyscus yucatanicus* (Rodentia: Muridae) y *Sciurus yucatanensis* (Rodentia: Sciuridae).

Agradecimientos

La primera autora agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por la beca otorgada.

Literatura citada

- Álvarez, T. & de Lachica, F. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México. *Eds.* Flores, A., González, L., Álvarez, T. y Lachica, F. *In* El escenario geográfico. Volumen II. Recursos Naturales. SEP-INAH, México. Pp. 219-257.

- Arriaga, L., Aguilar, C., Espinosa, D., & Jiménez R. (coords.) 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Conabio. México.
- Brown, J. H. & Lomolino, M. V. 1998. Biogeography. Second Edition, Sinauer Associates, Inc. Pub. Sunderland.
- Cabrera, A. L. & Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Serie de Biología. Monografía No. 13. Washington, D.C.
- Cervantes-Zamora, Y., Comejo-Olguín, S. L., Lucero-Márquez, R., Espinoza-Rodríguez, J. M., Miranda-Viquez, E. y Pineda-Velázquez, A. 1990. Clasificación de Regiones Naturales de México II. IV.10.2. Atlas Nacional de México. Vol. I. Escala 1:4 000 000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- CNA. 1998. Cuencas Hidrológicas. Escala 1:250 000. Comisión Nacional del Agua. México.
- Conabio. 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. México.
- Darlington, P. J., Jr. 1957. Zoogeography: the geographic distribution of animals. Wiley, New York.
- Dice, L. R. 1943. The biotic provinces of North America. Univ. Michigan Press. Ann. Arbor.
- Escalante, T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. *Eds. J. J. Morrone y J. Llorente En Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 297-302.*

- Escalante, T., Espinosa, D. & Morrone, J. J. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 87: 47-65.
- Escalante, T., Espinosa, D. & Morrone, J. J. 2003. Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of mexican land mammals. *Southwestern Naturalist*. 48.
- Espinosa, D., Aguilar, C. & Escalante, T. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. *Eds. Llorente, J. & Morrone, J. J. In Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, México. Pp. 31-37.*
- Espinosa-Organista, D., Morrone, J. J., Aguilar, C. & Llorente, J. 2000. Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. *Eds. Llorente, J., González, E. & Papavero, N. In Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II. Conabio, México D. F. Pp. 61-94.*
- Goldman, E. A. & Moore, R. T. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26: 347-360.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA v. 1.1. Inst. Miguel Lillo, Tucumán.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. Vols. I and II. John Wiley and Sons, New York.
- INEGI-DGG. 2000. Carta Fisiográfica. 1:1 000 000. <http://www.inegi.gob.mx>
- Marshall, C. J. & Liebherr, J. K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.

- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T – Manuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza.*
- Morrone, J. J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- Morrone J. J. & Escalante, T. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: When size matters. *Journal of Biogeography* 29(8): 1095-1104.
- Morrone, J. J., Espinosa-Organista, D., Aguilar Zúñiga, C. & Llorente-Bousquets, J. 1999. Preliminary classification of the mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44(4): 508-515.
- Morrone, J. J., Espinosa-Organista, D. & Llorente-Bousquets, J. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* 85: 83-108.
- Morrone, J. J. & Márquez, J. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. *Eds. J. J. Morrone y J. Llorente En Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 1-4.*
- Nixon, K. C. 1999. WinClada v. 0.9.999 (beta). University of Cornell, Ithaca, Nueva York.

- Ortega, J. & Arita, H. T. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79(3): 772-783.
- Ramírez-Pulido, J. & Castro-Campillo, A. 1990. Provincias mastofaunísticas Escala 1: 4 000 000 Mapa IV.8.8A. Atlas Nacional de México. Vol. 2. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. & Castro-Campillo, A. A. 1993. Diversidad mastozoológica en México, *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Vol. Esp. (XLIV):413-427.
- Ramírez-Pulido, J., Castro-Campillo A., Arroyo-Cabrales J. & Cervantes, F.A. 1996. Lista Taxonómica de los Mamíferos Terrestres de México. *Museum Texas Tech University* 158: 62.
- Ramírez-Pulido, J., Ran, D. F., & Castro-Campillo, A. 1994. Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 45: 61-74.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. *Eds. Myers, A. A. & Giller, P. In Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres. Pp. 437-481.
- Sclater, P. L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Journal of the Linnaean Society (Zool.)* 2: 130-145.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. 2 vol. Harper. Nueva York.

Figuras

Figura 1. Cladograma de 14 provincias (modificado de Morrone y Escalante, 2002). (a) Dominio Neártico Californiano; (b) Dominio Continental Norte, adicionando el Altiplano Mexicano Norte; (c) Dominio Continental Sur. **baj**, Baja California; **bal**, Depresión del Balsas; **cal**, California; **chi**, Chiapas; **mgu**, Golfo de México; **mpa**, Costa Pacífica Mexicana; **mpl**, Altiplano Mexicano; **sme**, Sierra Madre Oriental; **sno**, Sierra Madre Occidental; **sms**, Sierra Madre del Sur; **son**, Sonora; **tam**, Tamaulipas; **vol**, Eje Volcánico Transmexicano; y **yuc**, Península de Yucatán.

Figura 2. Cladograma de 16 provincias. (a) Dominio Californiano, (b) Dominio Continental Norte, (c) Dominio Continental Sur. **apn**, Altiplano Mexicano Norte; **aps**, Altiplano Mexicano Sur; **baj**, Baja California; **bal**, Depresión del Balsas; **cab**, Del Cabo; **cal**, California; **chi**, Chiapas; **mgu**, Golfo de México; **mpa**, Costa Pacífica Mexicana; **sme**, Sierra Madre Oriental; **sno**, Sierra Madre Occidental; **sms**, Sierra Madre del Sur; **son**, Sonora; **tam**, Tamaulipas; **vol**, Eje Volcánico Transmexicano; y **yuc**, Península de Yucatán.

Figura 3. Provincias mastofaunísticas de México.

Cuadro I. Regionalización mastofaunística de México.

Regiones	Subregiones	Dominios	Provincias*
Neártica	Pacífica- Norteamericana	Californiano	Baja California (14) California (10)
		Continental Norte	Altiplano Mexicano Norte (5) Sonora (7) Tamaulipas (2)
Neotropical	Caribe	Continental Sur	Altiplano Mexicano Sur (3) Chiapas (9) Costa Pacífica Mexicana (10) Depresión del Balsas (4) Eje Volcánico Transmexicano (14) Golfo de México (16) Península de Yucatán (12) Sierra Madre Oriental (3) Sierra Madre Occidental (5) Sierra Madre del Sur (7)

*Entre paréntesis se muestra el número de taxones endémicos.

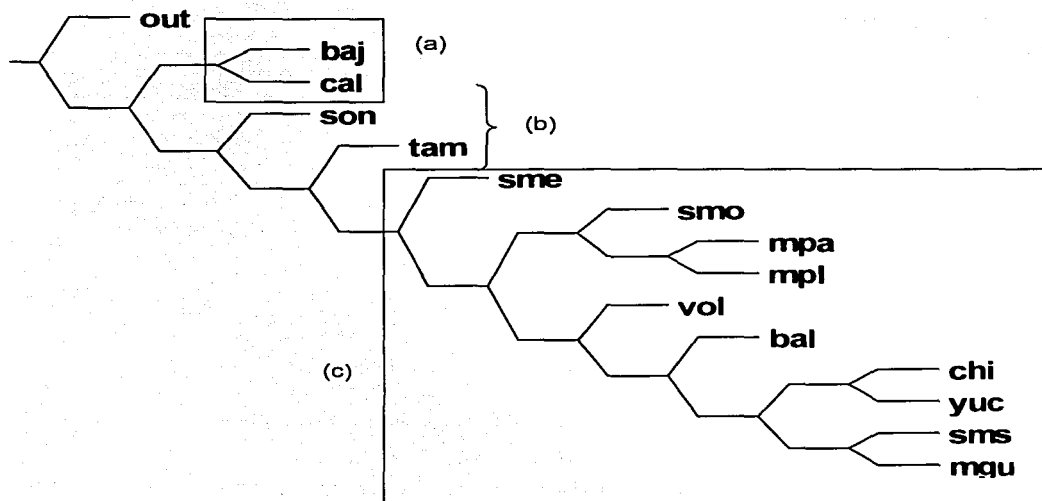
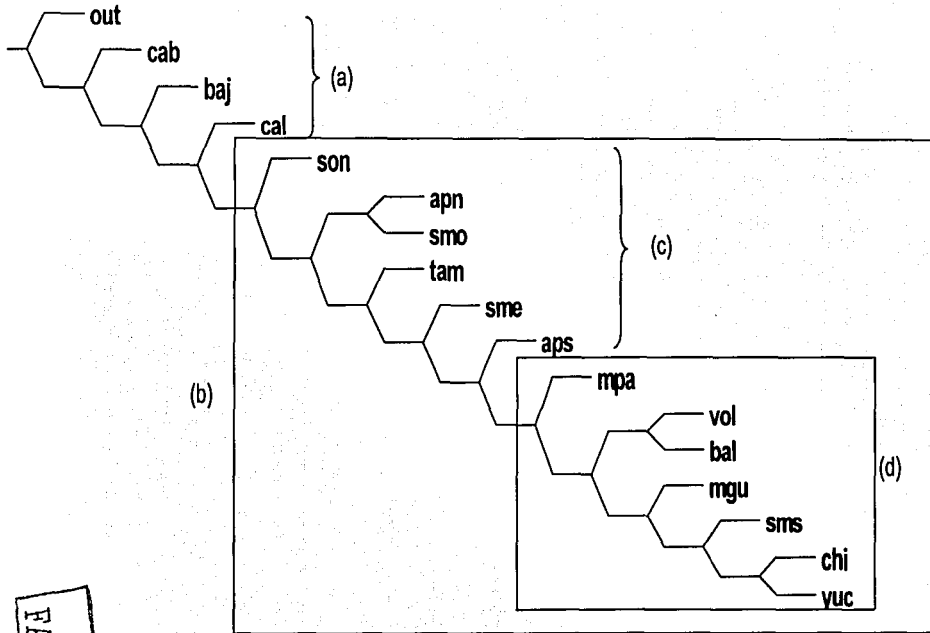


Fig. 1

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fig. 2

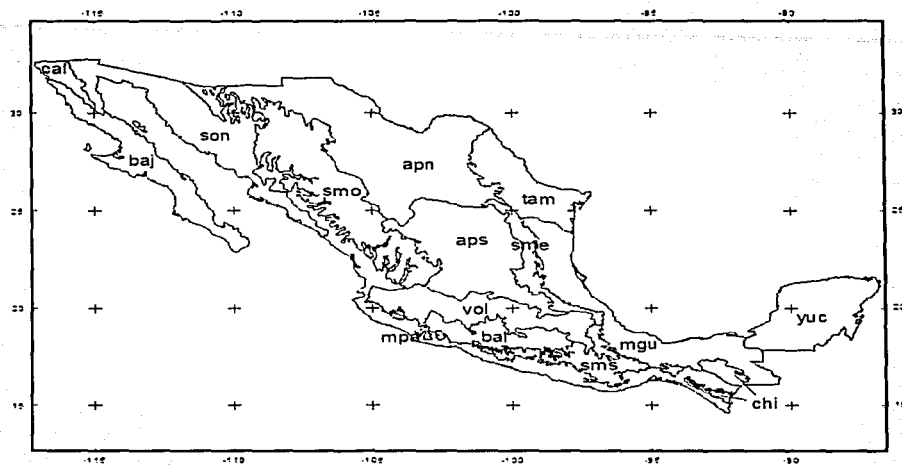


Fig. 3

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F., April 3, 2002.


J. A. Allen

Editor of *Biological Journal of the Linnean Society*

Dear Dr. Allen:

We are sending the article "The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone: A track analysis", for its possible publication in the Biological Journal of the Linnean Society. We hope the document meets the requirements for its publication.

Thanking you in advance, we remain sincerely yours,



Tania Escalante, G. Rodríguez and J. J. Morrone.

e-mail: tania_escalante@correo.unam.mx

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

**The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone:
A track analysis**

T. Escalante^{1*}, G. Rodríguez² and J. J. Morrone¹

¹Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico, D. F., Mexico.

²Laboratorio de Macroecología, Departamento de Ecología Funcional y Aplicada, Instituto de Ecología, UNAM, Apdo. Postal 70-275, 04510 Mexico, D. F., Mexico.

Short running title: Nearctic Mexican mammals

*Corresponding author. E-mail: tania_escalante@correo.unam.mx

Abstract

The boundary between the Nearctic and Neotropical regions has been delineated under different approaches and using different methods and taxa. Identification of nodes, under a panbiogeographic approach, can help identify this boundary. We analyzed the distributional patterns of 46 Mexican land mammal species, representatives of the Nearctic biota, to draw generalized tracks and nodes, in order to determine the southernmost boundary of the Nearctic region in the country. We found six generalized tracks and nine nodes. The nodes are located basically in the Sierra Madre Oriental, Transmexican Volcanic Belt, Sierra Madre del Sur, and Chiapas provinces. It is concluded that the highlands of Chiapas represent the southernmost area inhabited by Nearctic taxa in Mexico, whereas the other four biogeographic provinces, together with the Sierra Madre Occidental, represent the Mexican Transition Zone in the strict sense.

Keywords: land mammals, Mexican Transition Zone, Nearctic region, Neotropical region, panbiogeography.

Introduction

"The most pervasive feature of geographic distributions is the fact that they have limits" (Brown & Lomolino, 1998: 295). Particular limits are repeated for many organisms, which has originated the recognition of biogeographic regions. Modern biotic regionalizations of the world date from the XIX century; since then, there have been several attempts to establish the boundary of the Nearctic and Neotropical regions in the New World (e.g. Sclater, 1958). Exploration of biotic transition zones is an essential part of the study of the processes that shape the distribution of the biota, but parts of these transition zones may represent arbitrary constructs (Williams, 1996). Halffter (1962, 1965, 1972, 1974, 1976, 1978, 1987) postulated the existence of a Mexican Transition Zone, which includes southwestern United States, Mexico, and a large part of Mesoamerica, extending to the Nicaraguan lowlands. In the last years, there have been some biogeographic studies of this zone (Ortega & Arita, 1998; Marshall & Liebherr, 2000; Morrone & Márquez, 2001; Carleton, Sánchez & Urbano-Vidales, 2002). None of these studies has analyzed land mammals under the panbiogeographic approach.

The Italian botanist Léon Croizat (1894-1982) is a controversial figure in the most recent history of biogeography. Based on his metaphor that "life and earth evolve together" (meaning that geographic barriers and biotas coevolve), Croizat developed a new biogeographic methodology, named panbiogeography, which is one of the most important programs of modern historical biogeography (see Morrone, 2000a; Grehan, 2001). It basically consists in plotting distributions of organisms on maps and connecting the disjunct distribution areas or collection localities together with lines called individual tracks. Croizat found that individual tracks for unrelated taxa were highly repetitive, and considered the resulting summary lines as generalized or standard tracks, which indicated the preexistence of ancestral biotas, subsequently fragmented

by tectonic and/or climatic changes (Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 2000a). Nodes are the sites of intersection between two or more generalized tracks, and represent compound geobiotic areas (Craw, Grehan, & Heads, 1999). Heads (1989) mentioned that a node could be characterized, among other features, as a locality where plants and animals manifest boundary zones, where taxa “begin and end”, phylogenetically and geographically. So, nodes can allow to identify boundary zones, as the Mexican Transition Zone.

The development of panbiogeography—as well as cladistic biogeography, a more recent methodology that resulted from the “hybridization” between panbiogeography and phylogenetic systematics (see Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999)—has questioned traditional biogeographic classifications. Both approaches have shown that traditionally recognized biogeographic units may not represent natural units, and panbiogeography can help delimitate natural biogeographic regions (Morrone, 2002). Furthermore, those methods have corroborated that Mexico represents the area of contact between the Nearctic and Neotropical regions (Morrone, 2001a).

The total number of mammal families in the Nearctic region is 37, although there are only two endemic: Aplodontidae and Antilocapridae (Cole, Reeder & Wilson, 1994; Vaughan, Ryan & Czaplewski, 2000). Many taxa are shared with Palearctic region, such as genera and species of Soricidae, Muridae, Canidae, and Mustelidae, among others (Vaughan, Ryan & Czaplewski, 2000). In addition, Nearctic shares more of 80% of families with the Neotropical region, (Cole, Reeder & Wilson, 1994). The particular mammal fauna of Mexico is a combination of Neotropical and Nearctic elements almost in equal proportions, as well as many species endemic to the country (Arita & Ceballos, 1997). Geographic distribution of Mexican land mammals is fairly well known (Hall, 1981; Arita, 1993; Álvarez-Castañeda & Patton, 1999). Nearctic taxa are mainly represented in the country by the orders Insectivora (families Soricidae and Talpidae),

Rodentia (families Castoridae, Geomyidae, Heteromyidae, Muridae, and Sciuridae) and Lagomorpha (Fa & Morales, 1998). All these taxa have small dispersal capacities and body mass.

In this paper, we apply the panbiogeographic method to distributional data of some Mexican land mammals, which are representatives of the Nearctic biota, in order to find biogeographic nodes that allow us to analyze the diversification of Neartic mammals in the Mexican Transition Zone.

Material and methods

We chose some species, which belong to the Nearctic biota, because they have organisms with small dispersal capacities, and they are relatively well collected in comparison with other taxa. The geographical distribution of the species was reviewed according to Wilson & Reeder (1993), Ramírez-Pulido *et al.* (1996), and Nowak & Paradiso (1999). The following taxa were excluded, because they are not well collected or have few localities (one or two): *Cratogeomys fumosus*, *C. neglectus* (Rodentia: Geomyidae), *Cryptotis goodwini* (Insectivora: Soricidae), *Geomys tropicalis* (Rodentia: Geomyidae), *Lepus insularis* (Lagomorpha, Leporidae), *Microtus pennsylvanicus* (Rodentia: Muridae), *Orthogeomys cuniculus*, *O. lanius* (Rodentia: Geomyidae), *Pappogeomys alcorni* (Rodentia: Geomyidae), *Scapanus latimanus* (Insectivora: Talpidae), *Sylvilagus mansuetus*, and *S. graysoni* (Lagomorpha, Leporidae). The localities analyzed were obtained from a database with 56,859 specimen records from collections and literature (Ceballos & Arita, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis & López-Jardinez, 1998; see Acknowledgments section); and were represented in a Geographic Information System (ArcView 3.2 GIS) onto a map of Mexico. Each locality was joined with the nearest locality through lines of minimum distance, generating 46 individual tracks. Where two or more individual tracks coincided,

generalized tracks were delimited. The nodes were drawn where two or more generalized tracks converged. Nodes were represented on the maps following conventions by Fortino & Morrone (1997), and were superimposed onto a map of Mexican biogeographic provinces (Morrone, Espinosa-Organista, & Llorente-Bousquets, 2002), and elevation, climate, and geology features (INEGI, 1988a-c).

Results and discussion

Individual tracks were drawn for the following species: *Cratogeomys castanops*, *C. goldmani*, *C. gymnurus*, *C. merriami*, *C. tylosrhinus*, *C. zinseri* (Rodentia: Geomyidae), *Cryptotis goldmani*, *C. magna*, *C. mexicana*, *C. parva* (Insectivora: Soricidae), *Geomys personatus*, *G. arenarius* (Rodentia: Geomyidae), *Lepus alleni*, *L. californicus*, *L. callotis*, *L. flavigularis* (Lagomorpha: Leporidae), *Megasorex gigas* (Insectivora: Soricidae), *Microtus californicus*, *M. guatemalensis*, *M. mexicanus*, *M. oaxacensis*, *M. quasiater*, and *M. umbrosus* (Rodentia: Muridae), *Orthogeomys grandis* and *O. hispidus* (Rodentia: Geomyidae), *Pappogeomys bulleri* (Rodentia: Geomyidae), *Romerolagus diazi* (Lagomorpha: Leporidae), *Scalopus aquaticus* (Insectivora: Talpidae), *Sorex emarginatus*, *S. macrodon*, *S. milleri*, *S. monticolus*, *S. oreopolus*, *S. ornatus*, *S. saussurei*, *S. stizodon*, *S. ventralis*, *S. veraepacis* (Insectivora: Soricidae), *Sylvilagus audubonii*, *S. bachmani*, *S. brasiliensis*, *S. cunicularius*, *S. floridanus* (Lagomorpha: Leporidae), *Thomomys bottae* and *T. umbrinus* (Rodentia: Geomyidae), and *Zygoeomys trichopus* (Rodentia: Geomyidae).

We obtained six generalized tracks from only 28 individual tracks (Figs. 1-9), which are described in terms of the species assigned to them and the biogeographic provinces where they belong (Table 1). The generalized track of California is in the northern part of the California Peninsula, in the Baja California state, occupying the northern Sierras of Baja California, in

Sierra de San Pedro Mártir, Sierra de Juárez, and northwest coastal chapparal (Arriaga *et al.*, 1997). This pattern has been also detected for other taxa (Rojas-Soto, Alcántara-Ayala & Navarro, in press), and was recognized as the Nearctic Californian Component (Morrone & Márquez, 2003), representing an important area of endemism for land mammals (Escalante, Espinosa & Morrone, in press). The track of Center-Gulf crosses from northern Hidalgo and Veracruz, to southern Veracruz, is bifurcated on Puebla, Tlaxcala, and ends on the México state. The Center-North Pacific track is represented by species distributed on the Sierra Madre Occidental and the Mexican Volcanic Belt, crossing Durango, Jalisco, Michoacán, and the México state; this track is part of the Mountain Mexican Component (Morrone & Márquez, 2003). The track of Center-South Pacific begins in southern Sinaloa, crosses Nayarit, Jalisco, and Michoacán, in this latter place is bifurcated: one line cross México state, D. F., Puebla, Oaxaca and ends in Chiapas; the other line cross southwestern México state, Guerrero and ends in western Oaxaca. The track of the Isthmus begins in Guerrero and Veracruz, in both the Pacific and Gulf coasts, these lines are joined in Oaxaca, continuing to Chiapas. Tracks of Center-South Pacific and Isthmus may be part of the Mesoamerican Component (Morrone & Márquez, 2003). The track of Chiapas is in the Altos de Chiapas pine-oak and tropical montane cloud forests (Arriaga *et al.*, 1997).

The intersection of these generalized tracks led to identification of nine nodes (Fig. 10), which are characterized (Table 2) in terms of the biogeographic provinces where they are found, as well as elevation, climate, and geology features. Most of the nodes are in A and C climatic types of Köppen, namely tropical humid and subtropical climates. Also, they are usually in highlands on rocks of Tertiary and Quaternary age. Three nodes are on the Transmexican Volcanic Belt, one in southern Sierra Madre Oriental, one in eastern Sierra Madre del Sur, one in the highlands of Chiapas, and three between boundaries of two provinces. Two generalized tracks

cross Jalisco state, both beginning near the Sierra Madre Occidental. Iñiguez & Santana (1993) proposed that Jalisco state harbors the highest number of species that reach their limit of distribution, which indicates the existence of abrupt biogeographic transitional zone in central Mexico.

We postulate that those places where we found nodes are biotically composite areas, and as mentioned Heads (1989), evidence boundary regions where Nearctic taxa are present. According to Halffter (1976), mammals exhibit a divisionary line between the Nearctic and Neotropical regions geographically defined by the Sierra Madre Occidental, the Transmexican Volcanic Belt, and the Sierra Madre Oriental. The Sierra Madre Occidental dates from the Miocene, the Transmexican Volcanic Belt from the Tertiary (although its formation was more intense during the Quaternary), and the Sierra Madre Oriental developed during the Cretacic and Paleocene (Viniegra, 1992; Graham, 1998). At the end of the Tertiary and early Quaternary (Eocene-Pleistocene), when the climate was cooler, southern Mexico received the Nearctic temperate biota (Graham, 1998). The occurrence of isolated or semi-isolated populations of northern mammals on mountain ranges at low latitudes is the result of Pleistocene southward migration of boreal faunas (Vaughan, Ryan & Czaplewski, 2000). Taxa isolated in the highlands of Chiapas (as well as Guatemala) at the end of the Pleistocene may represent the southernmost Nearctic relicts in Mesoamerica (Conroy *et al.*, 2001).

Ortega & Arita (1998) used a biogeographic index to analyze bat distributional data in order to delineate the boundary between the Neotropical and Nearctic regions. They distinguished three zones: Nearctic, Transitional and Neotropical. Based on our analysis, the Nearctic region occupies northern Mexico; the Transitional zone (in the strict sense) is comprised by the Sierra Madre Oriental, Transmexican Volcanic Belt, Sierra Madre del Sur, and probably Sierra Madre Occidental provinces; and the Neotropical region is restricted to the southern part of the country

(Fig. 11). Our results are very similar to those of Ortega & Arita (1998), but we included highlands of Chiapas as a relict in the Neotropical region.

Also, the Isthmus of Tehuantepec has been proposed as boundary conspicuous between both Nearctic and Neotropical biota. Cole, Reeder & Wilson (1994) considered that the Nearctic region ends in the Mexican border with Guatemala. Carleton, Sánchez & Urbano-Vidales (2002) used PAE to analyze distributional data of 76 small mammals, they postulating that the Isthmus of Tehuantepec may be a barrier for distributional limits of *Habromys* species. Leopold (1983) mentioned that the Isthmus of Tehuantepec acts as a bridge naturally linking the biotas of the eastern and west coastal regions. Marshall & Liebherr (2000) undertook a cladistic biogeographic analysis based on insect, fish, reptile, and vascular plant taxa. They found two clades: the northern clade includes the Sierra Madre Occidental, the Mexican Plateau, the Sonoran Desert, and the Sierra Madre Oriental, whereas the southern clade comprises the southern Sierra Madre Occidental, the Chiapas Highlands, the Transmexican Volcanic Belt, and the Sierra Madre del Sur. According to Marshall & Liebherr (2000), the boundary between the Nearctic and Neotropical regions lies in the Transmexican Volcanic Belt, not in the Isthmus of Tehuantepec.

Although the boundaries between regions for animals and plants seem different (Cox, 2001), it is possible there is a single pattern for all organisms (Morrone, 2002). Then, nodes of Neotropical mammal probably been founded in this places, too. Other panbiogeographic analyses for different taxa coincide partially with our nodes (Luna-Vega *et al.*, 2000, vascular plants; Álvarez-Mondragón, 2001, land birds; Contreras-Medina & Eliosa, 2001, gymnosperms, vertebrates, and insects). Morrone & Márquez (2001) used a Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) method to analyze several beetle taxa (Coleoptera), finding two generalized tracks: the northern generalized track contained the Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental,

Transmexican Volcanic Belt, Balsas Basin, and Sierra Madre del Sur provinces; and the southern generalized track included the Chiapas, Mexican Gulf, Mexican Pacific Coast, and Western Panamanian Isthmus provinces. The former generalized track occupies the areas where the majority of our nodes are located, which agrees with the hypotheses of the compound areas and the biogeographic boundary between the Nearctic and Neotropical regions. Luna-Vega *et al.* (2001) also found two generalized tracks based on vascular plant taxa, which correspond almost exactly to Morrone & Márquez's (2001) proposal.

The majority of our nodes are located on the Sierra Madre Oriental, Transmexican Volcanic Belt, and Sierra Madre del Sur provinces (fig. 8), which together with the Sierra Madre Occidental basically represent the main mountain systems of Mexico; however, there are some Nearctic taxa that occasionally continue their distribution to the montane areas of the Chiapas biogeographic province. Fa & Morales (1998) considered that these places were likely ways of expansion of mammals in the Quaternary, e. g., *Sorex* and *Microtus*. The Cenozoic was the period when the most important climatic changes occurred (Graham, 1998), and is possible that the southern mountains of Mexico have acted as relict areas of multiple cool periods during the Pleistocene, as has been discussed for *Microtus* species by Conroy *et al.* (2001). Ceballos, Arroyo-Cabrales & Medellín (2002) also mentioned that the presence of these relictual species supported the hypothesis of big biogeographic filters, which allowed differential cross of species, represented by the Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, northern Mexico, Transmexican Volcanic Belt and the Sierra Madre del Sur (Ceballos, Arroyo-Cabrales & Medellín, 2002).

The Nearctic region has been delimited by distributional data of different taxa, but the main barriers indicated by previous authors, namely the major mountain systems of Mexico, seem to represent in fact biologically "active" zones, because the presence of many nodes (Sierra

Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur, and Transversal Volcanic System). According to our analysis, the southernmost influence of the Nearctic land mammals lies in Mexico, on the highlands of Chiapas.

Acknowledgments

We thank the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad for providing the databases to carry out the analyses. Héctor Arita, Gerardo Ceballos, and Ricardo López-Wilchis allowed us to use some data from their databases of Mexican mammals. Critical comments on the manuscript by Héctor Arita, Raúl Contreras, and Gabriela García were very useful. Tania Escalante thanks DGEP-UNAM for a scholarship.

References

- Álvarez-Castañeda ST, Patton JL (eds.). 1999. *Mamíferos del noroeste de México*. México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- Álvarez Mondragón E. 2001. *Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas*. Master degree thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Arita HT. 1993. *Project P075 "Escalas y la diversidad de mamíferos de México"*, Conabio, México. Available online by <http://www.conabio.gob.mx/informacion/cgi-bin/mamiferos.cgi>.
- Arita HT, Ceballos G. 1997. Los mamíferos de México: Distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 33-71.

- Arriaga L, Aguilar C, Espinosa D, Jiménez R. 1997.** *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. México, D. F.: Conabio.
- Brown JH, Lomolino MV. 1998.** *Biogeography*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Pub.
- Carleton MD, Sánchez O, Urbano-Vidales G. 2002.** A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forest. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **115(3)**: 488-533.
- Ceballos G, Arita HT. 1996.** *Project A003 "Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México"*, Conabio, México, D. F.
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Medellín RA. 2002.** Mamíferos de México. In: Ceballos G, Simonett, JA, eds. *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*. México, D. F.: Conabio-UNAM, 377-413.
- Cole FR, Reeder DM, Wilson DE. 1994.** A synopsis of distribution patterns and the conservation of mammal species. *Journal of Mammalogy* **75(2)**: 266-276.
- Conroy VCJ, Hortelano Y, Cervantes FA, Cook JA. 2001.** The phylogenetic position of southern relictual species of *Microtus* (Muridae: Rodentia) in North America. *Mammalian Biology* **66**: 332-344.
- Contreras-Medina R, Eliosa H. 2001.** Una visión panbiogeográfica preliminar de México In: Llorente J, Morrone JJ, eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Mexico, D. F.: Las Prensas de Ciencias, 197-211.
- Cox CB. 2001.** The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* **28**: 511-523.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999.** *Panbiogeography: Tracking the history of life*. New York: Oxford University Press.

- Escalante T, Espinosa D, Morrone JJ. In press.** Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of mexican land mammals. *Southwestern Naturalist*.
- Fa JE, Morales LM. 1998.** Patrones de diversidad de mamíferos de México. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. México D. F.: Instituto de Biología, UNAM, 315-352.
- Fortino AD, Morrone JJ. 1997.** Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica* 73(2): 49-56.
- Graham A. 1998.** Factores históricos de la diversidad biológica de México. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. México D. F.: Instituto de Biología, UNAM, 109-127.
- Grehan JR. 2001.** Panbiogeografía y la geografía de la vida. In: Llorente J, Morrone JJ, eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México D. F.: Las Prensas de Ciencias, 181-195.
- Halffter G. 1962.** Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5: 1-17.
- Halffter G. 1965.** Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 26: 1-16.
- Halffter G. 1972.** Eléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques. In: *Biogeographie et liasons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. 17me Congr. Int. Zool., Monte Carlo, 1-40.
- Halffter G. 1974.** Eléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae* 10: 223-262.
- Halffter G. 1976.** Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.

- Halffter G. 1978.** Un nuevo patrón de dispersión en la zona de transición mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* **39-40**: 219-222.
- Halffter G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114.
- Hall ER. 1981.** *The mammals of North America. Vols. I and II.* New York: John Wiley and Sons.
- Heads M. 1989.** Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: The parallel arcs model. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 549-585.
- Humphries CJ, Parenti LR. 1999.** *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions.* 2nd. ed. Oxford Biogeography series 12. Oxford: Oxford University Press.
- INEGI. 1988a.** Carta climática. Clasificación de Köppen modificada por E. García. Escala 1:1000000. *Atlas Nacional del medio físico.* México, D. F.: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI. 1988b.** Carta geológica. Escala 1:1000000. *Atlas Nacional del medio físico.* Mexico, D. F.: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI. 1988c.** Carta topográfica. Escala 1:1000000. *Atlas Nacional del medio físico.* Mexico, D. F.: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Iñiguez LI, Santana E. 1993.** Patrones de distribución y riqueza de especies de los mamíferos del occidente de México. In: Medellín, RA, Ceballos, G, eds. *Avances en el estudio de los mamíferos de México.* Publicaciones Especiales, vol. I. México, D. F.: Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., 65-86.
- Leopold AS. 1983.** *Fauna silvestre de México.* México: Editorial Prax-Mexico.
- López-Wilchis R. 1996.** *Project P130 "Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá",* Conabio, Mexico, D. F.

- López-Wilchis R, López-Jardinez J. 1998.** *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Vol. 1. Mexico, D. F.: UAM-I,
- Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Morrone JJ, Espinosa-Organista D. 2000.** Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6: 137-143.
- Luna-Vega I, Morrone JJ, Alcántara-Ayala O, Espinosa-Organista D. 2001.** Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228: 229-239.
- Marshall CJ, Liebherr JK. 2000.** Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Morrone JJ. 2000a.** Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 25: 41-47.
- Morrone JJ. 2000b.** La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad In: Martin-Piera F, Morrone JJ, Melic A, eds. *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000*. M3m: Monografías Tercer Milenio. Zaragoza: SEA-CYTED-Instituto Humboldt, 69-78.
- Morrone JJ. 2001a.** *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Vol. 3. Zaragoza: M&T – Manuales & Tesis SEA.
- Morrone JJ. 2001b.** Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- Morrone JJ. 2002.** Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.

- Morrone JJ, Crisci JV. 1995.** Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**: 373-401.
- Morrone JJ, Espinosa-Organista D. 1998.** La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (Mexico)* **49(3)**: 12-16.
- Morrone JJ, Espinosa-Organista D, Llorente-Bousquets J. 2002.** Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* **85**: 83-108.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001.** Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**: 635-650.
- Morrone JJ, Márquez J. 2003.** Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. In: Morrone JJ, Llorente J, eds. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. México, D.F.: Las Prensas de Ciencias, UNAM, 1-4.
- Nelson G, Platnick N. 1981.** *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nowak RM, Paradiso JL. 1999.** *Walker's mammals of the world*. 6th ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Ortega J, Arita HT. 1998.** Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* **79(3)**: 772-783.
- Ramírez-Pulido J, Castro-Campillo A, Arroyo-Cabrales J, Cervantes FA. 1996.** *Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México*. Museum Texas Tech University **158**: 1-62.

- Rojas-Soto OR, Alcántara-Ayala O & Navarro A. In press.** Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: A parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*.
- Sclater PL. 1858.** On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Journal of the Linnaean Society (Zoology)* 2: 130-145.
- Vaughan TA, Ryan JM & Czaplewski NJ. 2000.** *Mammalogy*. 4th ed. Orlando: Saunders College Publishing.
- Viniegra F. 1992.** *Geología histórica de México*. Mexico, D. F.: UNAM.
- Williams, PH. 1996.** Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 263: 579-588.
- Wilson DE, Reeder DM, eds. 1993.** *Mammal species of the World*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Figures

Figure 1. Individual tracks of *Cratogeomys gymnurus*, *C. tylorhinus*, and *Sorex saussurei*.

Figure 2. Individual tracks of *Cratogeomys merriami*, *Cryptotis magna*, *Orthogeomys hispidus*, and *Sorex emarginatus*.

Figure 3. Individual tracks of *Cryptotis mexicana*, *Microtus californicus*, *Sorex monticolus*, and *Zygoeomys trichopus*.

Figure 4. Individual tracks of *Cryptotis goldmani* and *Sylvilagus cunicularius*.

Figure 5. Individual tracks of *Lepus callotis*, *Microtus oaxacensis*, and *Sorex macrodon*.

Figure 6. Individual tracks of *Lepus flavigularis*, *Megasorex gigas*, *Microtus guatemalensis*, and *Sylvilagus bachmani*.

Figure 7. Individual tracks of *Microtus quasiater*, *Pappogeomys bulleri*, *Sorex ornatus* and *Sorex veraepacis*.

Figure 8. Individual tracks of *Orthogeomys grandis*, *Sorex oreopolus*, *Sorex stizodon*, and *Sylvilagus brasiliensis*.

Figure 9. Six generalized tracks obtained with distributional data of 28 taxa.

Figure 10. Nine panbiogeographic nodes for taxa of Nearctic mammals of Mexico.

Figure 11. Transitional, Nearctic, and Neotropical regions. The highlands of Chiapas are in the Neotropical region, although they harbor some relictual Nearctic species.

Tables

Table 1. Description of generalized tracks in terms of species and biogeographic provinces.

Generalized track	Taxa	Biogeographic provinces
California	<i>Microtus californicus</i> <i>Sorex ornatus</i> <i>Sylvilagus bachmani</i>	Baja California California
Center-Gulf	<i>Cratogeomys merriami</i> <i>Microtus oaxacensis</i> <i>Microtus quasiater</i> <i>Orthogeomys hispidus</i> <i>Sorex macrodon</i> <i>Sylvilagus brasiliensis</i>	Mexican Gulf Transmexican Volcanic Belt Sierra Madre Oriental
Center-North Pacific	<i>Cratogeomys gymmurus</i> <i>Cratogeomys tylorhinus</i> <i>Pappogeomys bulleri</i> <i>Sorex emarginatus</i> <i>Sorex oreopolus</i> <i>Sorex monticolus</i> <i>Zygoeomys trichopus</i>	Sierra Madre Occidental Transmexican Volcanic Belt
Center-South Pacific	<i>Cryptotis goldmani</i> <i>Lepus callotis</i> <i>Megasorex gigas</i> <i>Sorex saussurei</i> <i>Sylvilagus cunicularis</i>	Mexican Pacific Coast Transmexican Volcanic Belt Balsas Basin Sierra Madre del Sur Mexican Gulf Chiapas
Chiapas	<i>Microtus guatemalensis</i> <i>Sorex stizodon</i>	Chiapas
Isthmus	<i>Cryptotis magna</i> <i>Cryptotis mexicana</i> <i>Lepus flavigularis</i> <i>Orthogeomys grandis</i> <i>Sorex veraepacis</i>	Transmexican Volcanic Belt Sierra Madre del Sur Mexican Gulf Chiapas

Table 2. Characterization of the biogeographic nodes.

Nodes	Province	Climate	Elevation (m)	Geology	Localization
1	Transmexican Volcanic Belt	C(w ₂)(w) and C(E)(w ₂)(w)	3000	Gritty-tufa and extrusive igneous rocks form Tertiary	N of Angangueo, San Jose and San Ramon river.
2	Transmexican Volcanic Belt	C(w ₂)(w), Aw ₀ (w), and (A)C(w ₁)(w)	3020	Extrusive igneous from Tertiary	NW of Toluca, to Oro de Hidalgo. W of Atlacomulco. El Salto river.
3	Transmexican Volcanic Belt	(A)C(w ₁)(w), C(w ₂)(w), and Aw ₀ (w)	2500	Extrusive igneous from Tertiary and Quaternary	S of Mexico City, near to Tlaloc volcano, between Mexico City Parque Nacional Zoquiapan
4	Sierra Madre Oriental	C(fm), (A)C(fm), C(m), and (A)C(m)	1000	Limestone and shale from Cretaceous, and gritty and sandy from Jurassic	S of Poza Rica, between Cuetzalan del Progreso and Mazatepec, near Chichical river
5	Mexican Pacific Coast-Sierra Madre del Sur	BS ₁ (h)w(w), Aw ₀ (w), A(C)w ₀ (w) and C(w ₁)(w)	800	Cretaceous (shale-gritty and limestone), Upper Tertiary (extrusive igneous), and Quaternary (soil) rocks	S of Iguala, near Barranca Tejopilco, Barranca Tijeras and Cañada San Marcos. Cross Mezcala river
6	Mexican Gulf-Transmexican Volcanic Belt	Aw ₂ (w)	0-1500	Gneiss from Tertiary, and extrusive igneous form Quaternary	SW of Veracruz, near Paso Grande river
7	Sierra Madre del Sur	(A)C(m)(w), C(m)(w), A(C)(w ₁)(w), C(w ₂)(w), and Am(w)	1500	Schist from Paleozoic, Tertiary-Jurassic and Cretaceous rocks	Cempoaltepetl, Sierra de Juárez. SW of Santa Maria Jacatepec.
8	Chiapas	Aw ₁ (w), (A)C(w ₂)(w), C(w ₂)(w), and Aw ₀ (w)	500-2000	Oligocene (shale-gritty), Miocene (gritty) and Quaternary (soil) rocks	Near Usumacinta river and Jonuta river. N of Pom and Atasta lagoon
9	Chiapas-Mexican	Aw ₁ (w) and Aw ₂ (w)	1000	Extrusive igneous rocks form Tertiary	NE of Nezahualcoyotl

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

	Pacific Coast			and Mesozoic	dike, between Tapilula and Nuevo Jolistahuacan. Jobo and Sidna river.
--	---------------	--	--	--------------	---

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

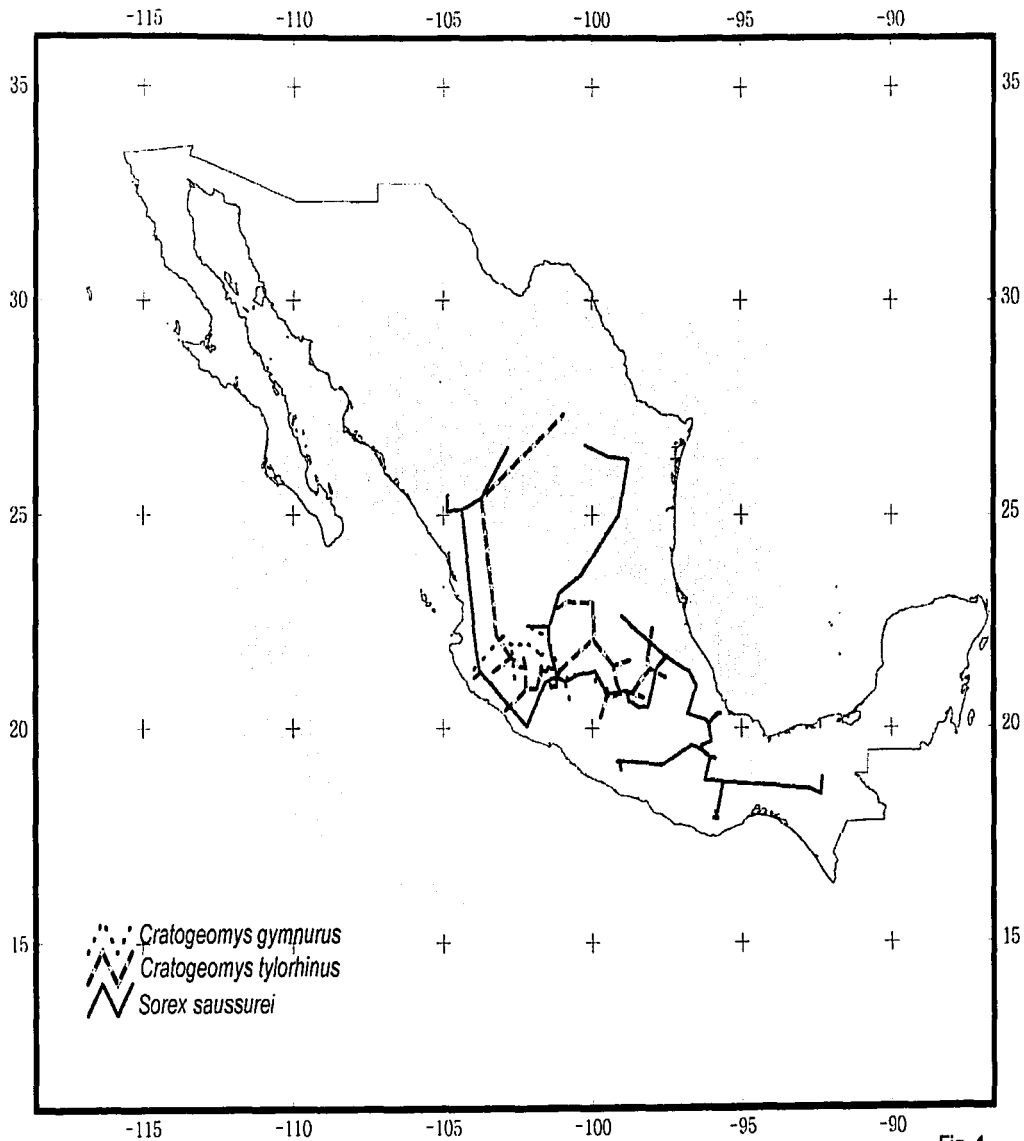


Fig. 1

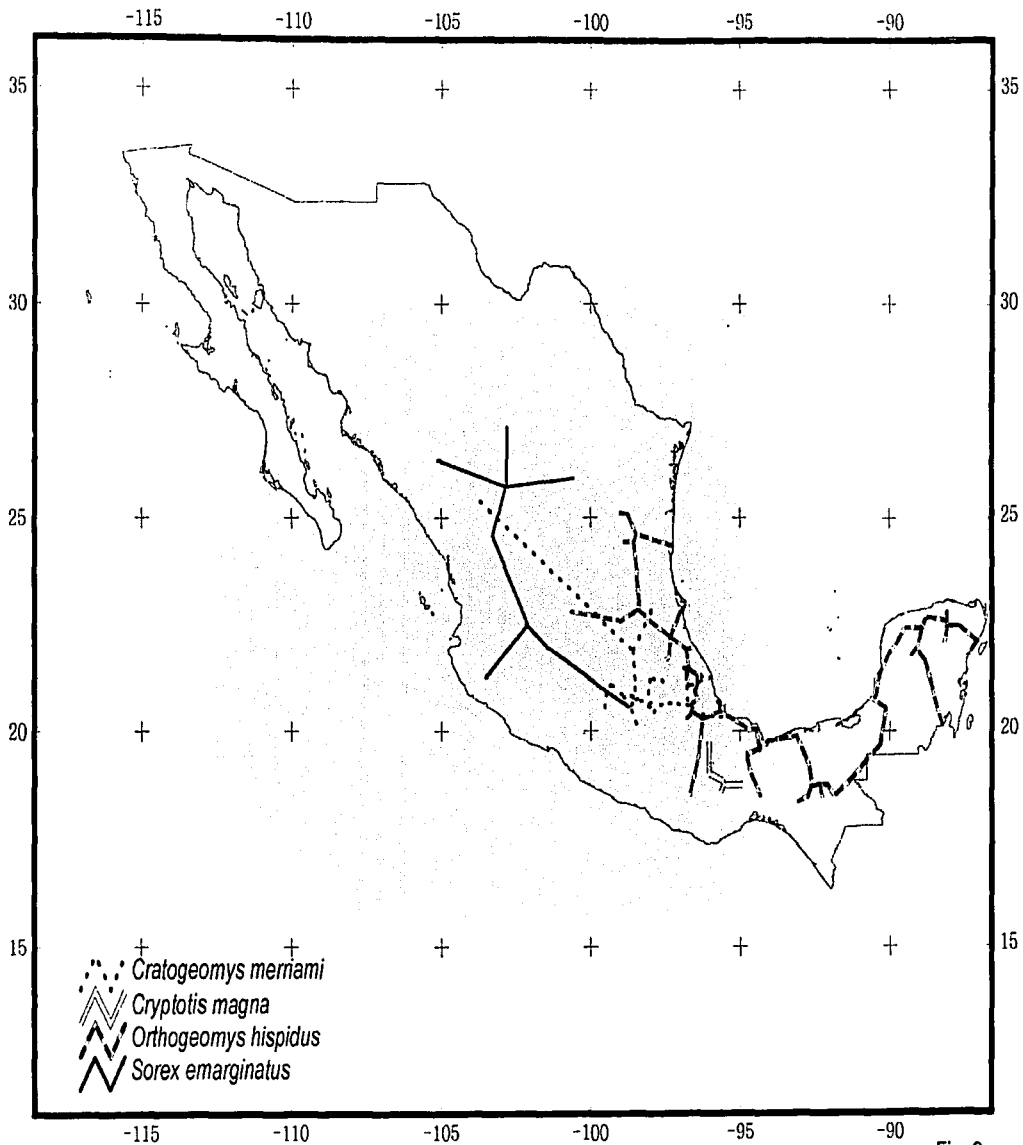


Fig. 2

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALTA DE ORIGEN

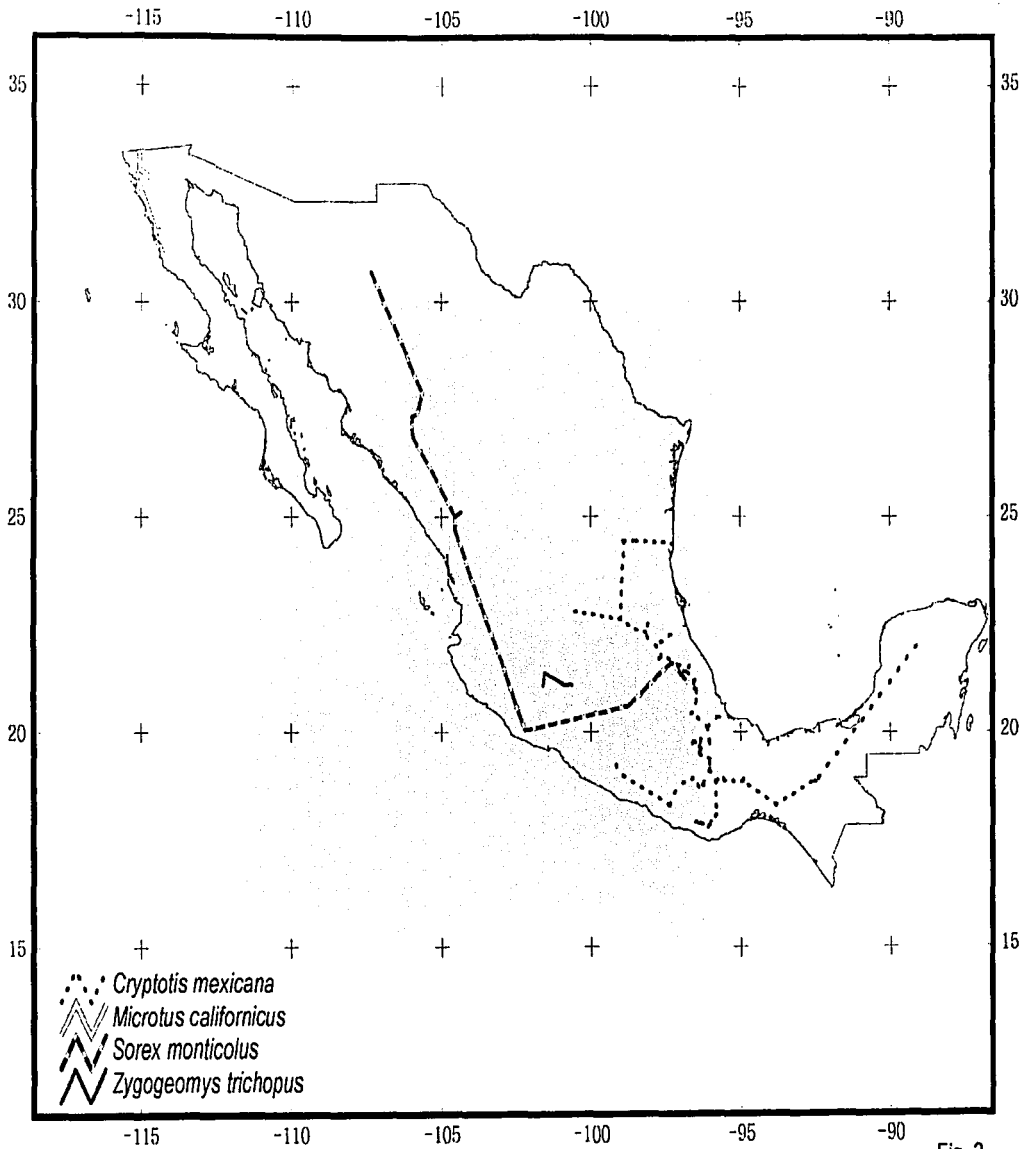
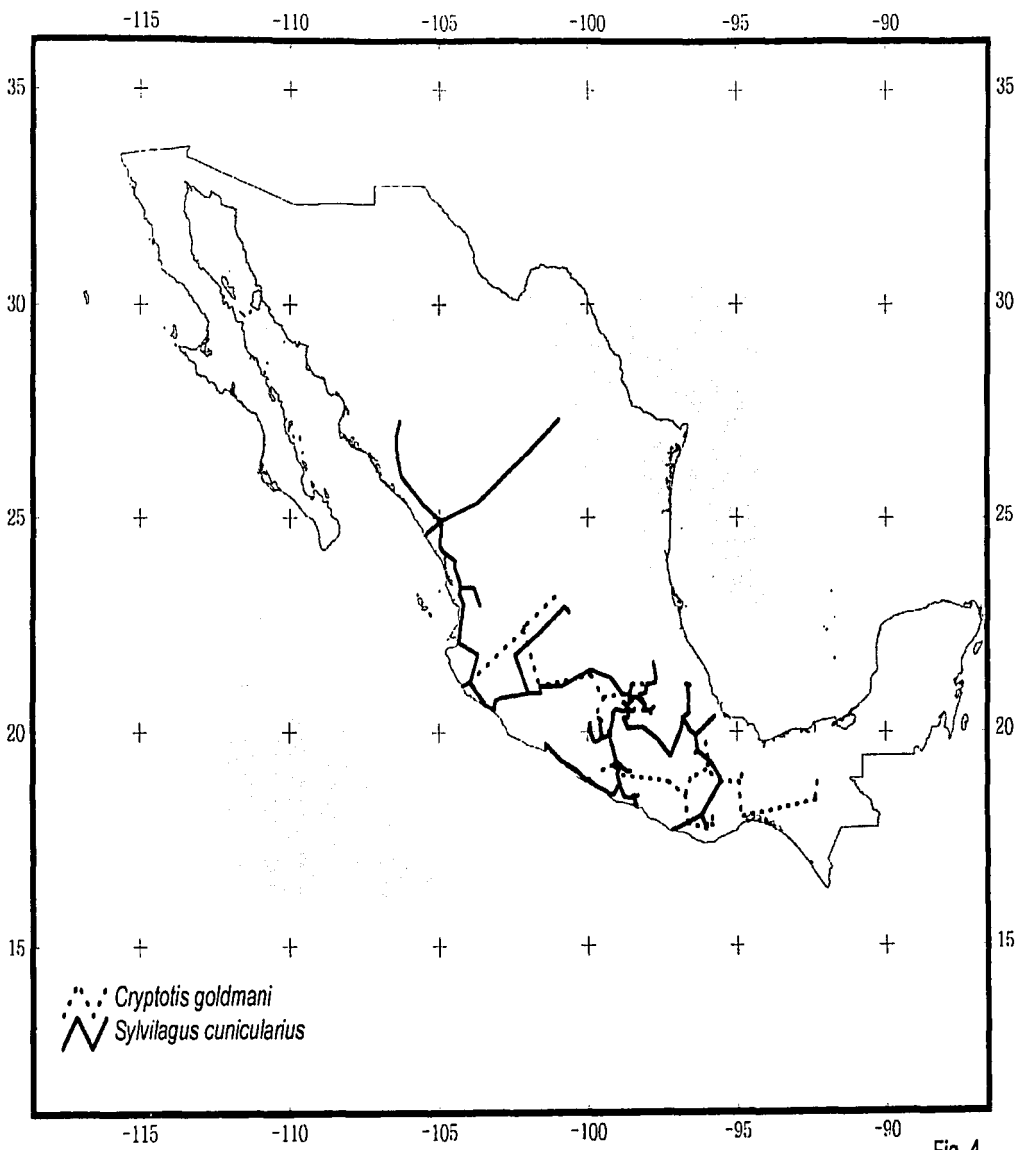


Fig. 3

12



TESIS CON
 FALTA DE ORIGEN

Fig. 4

25

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

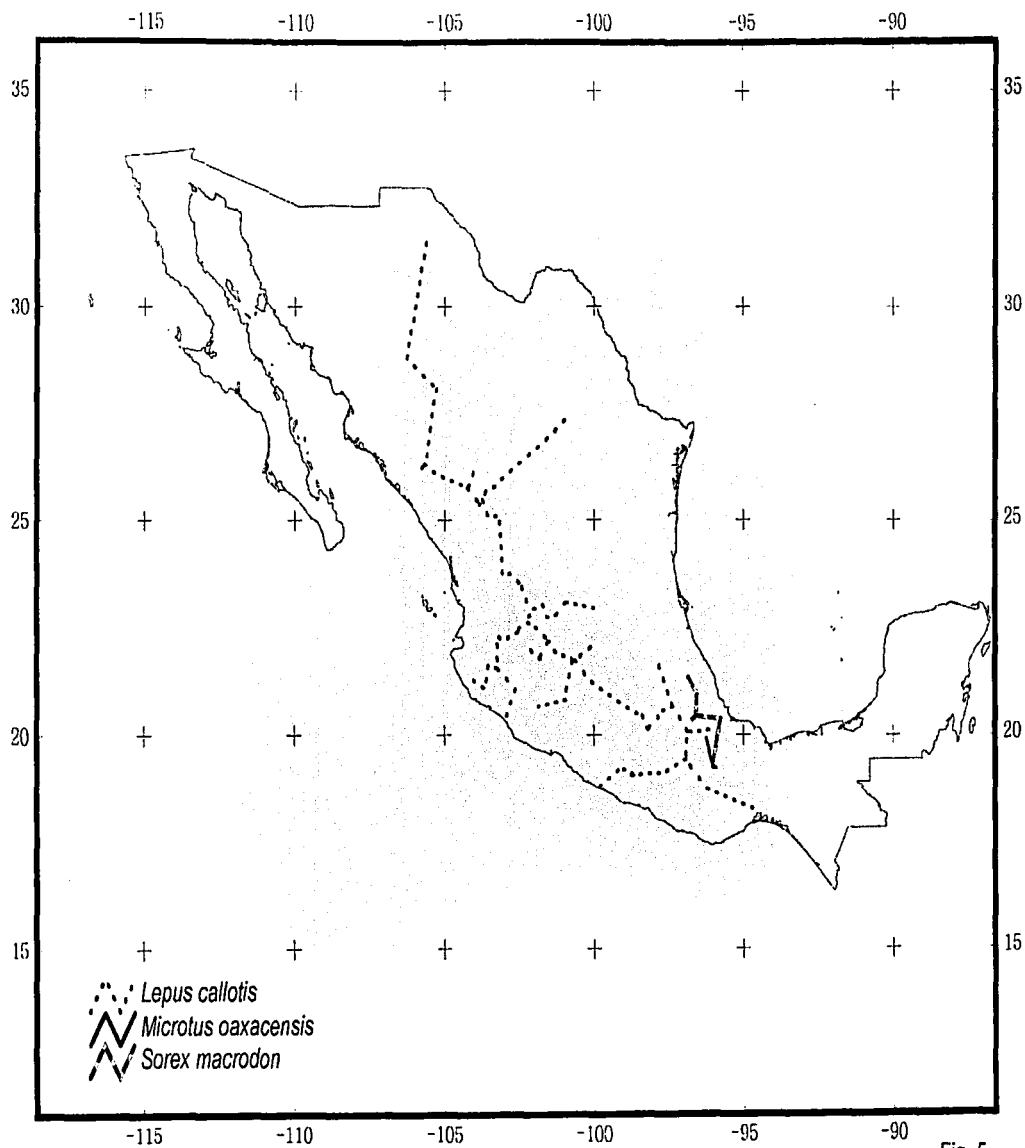


Fig. 5

96

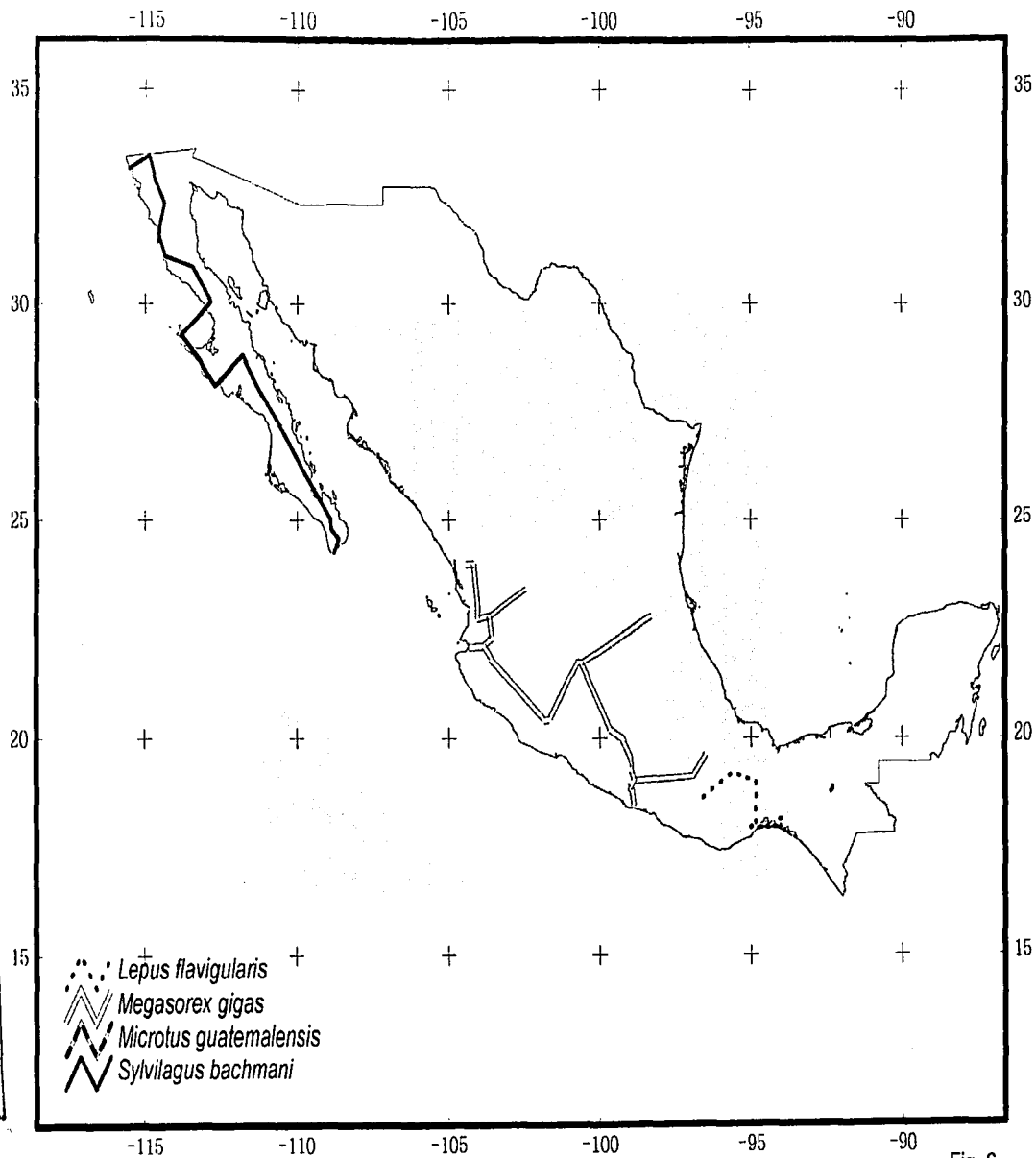


Fig. 6

16

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

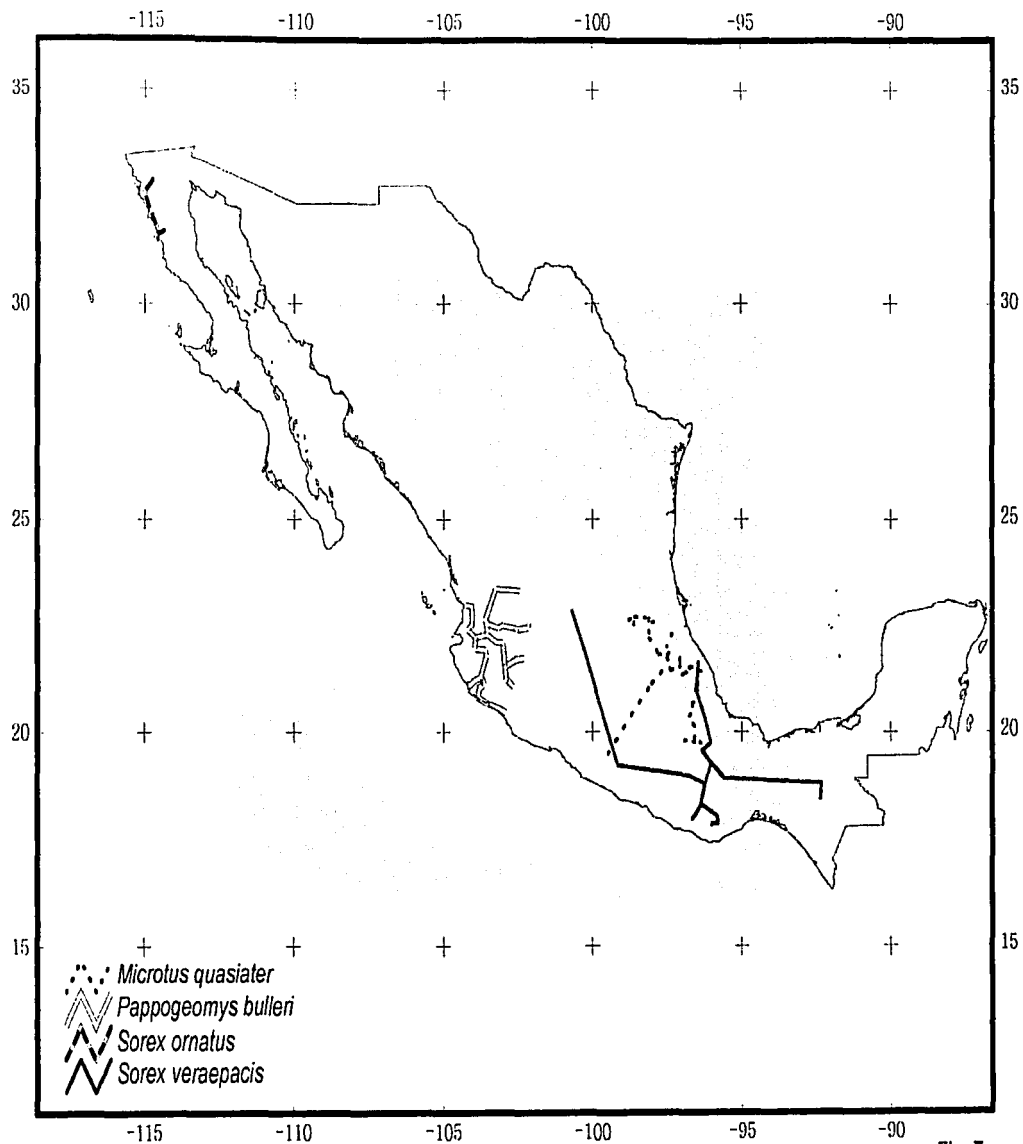


Fig. 7

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

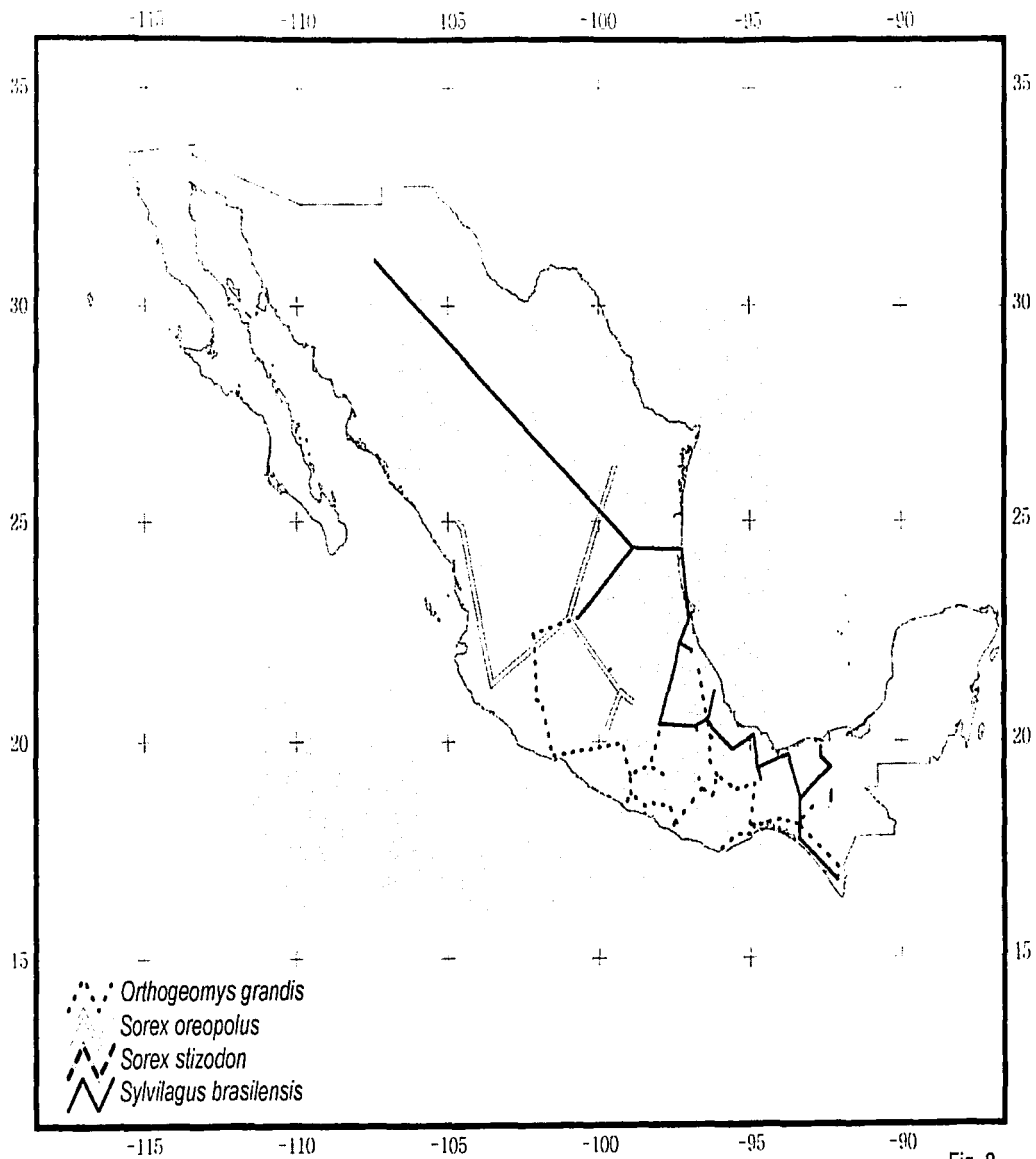


Fig. 8

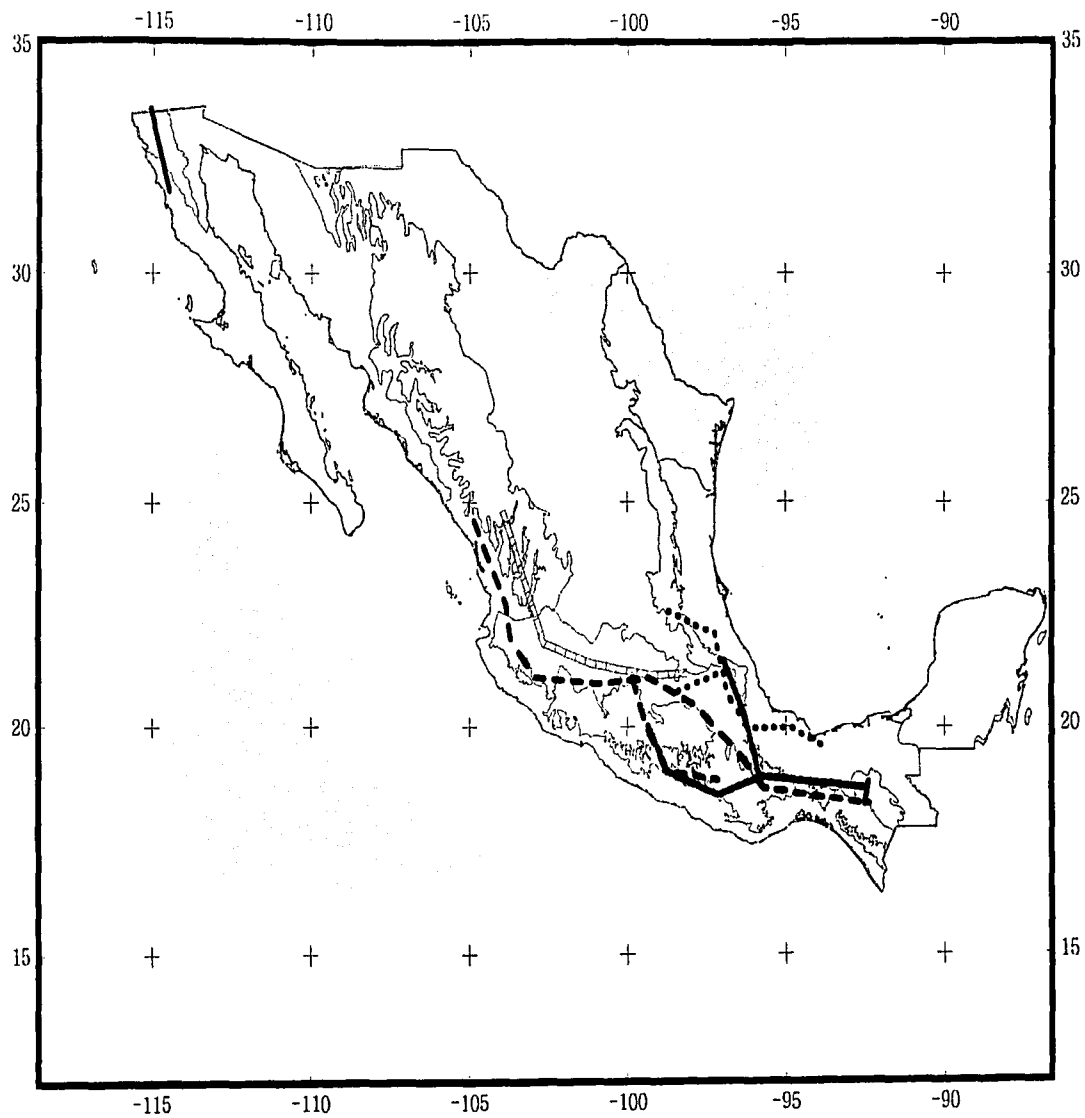
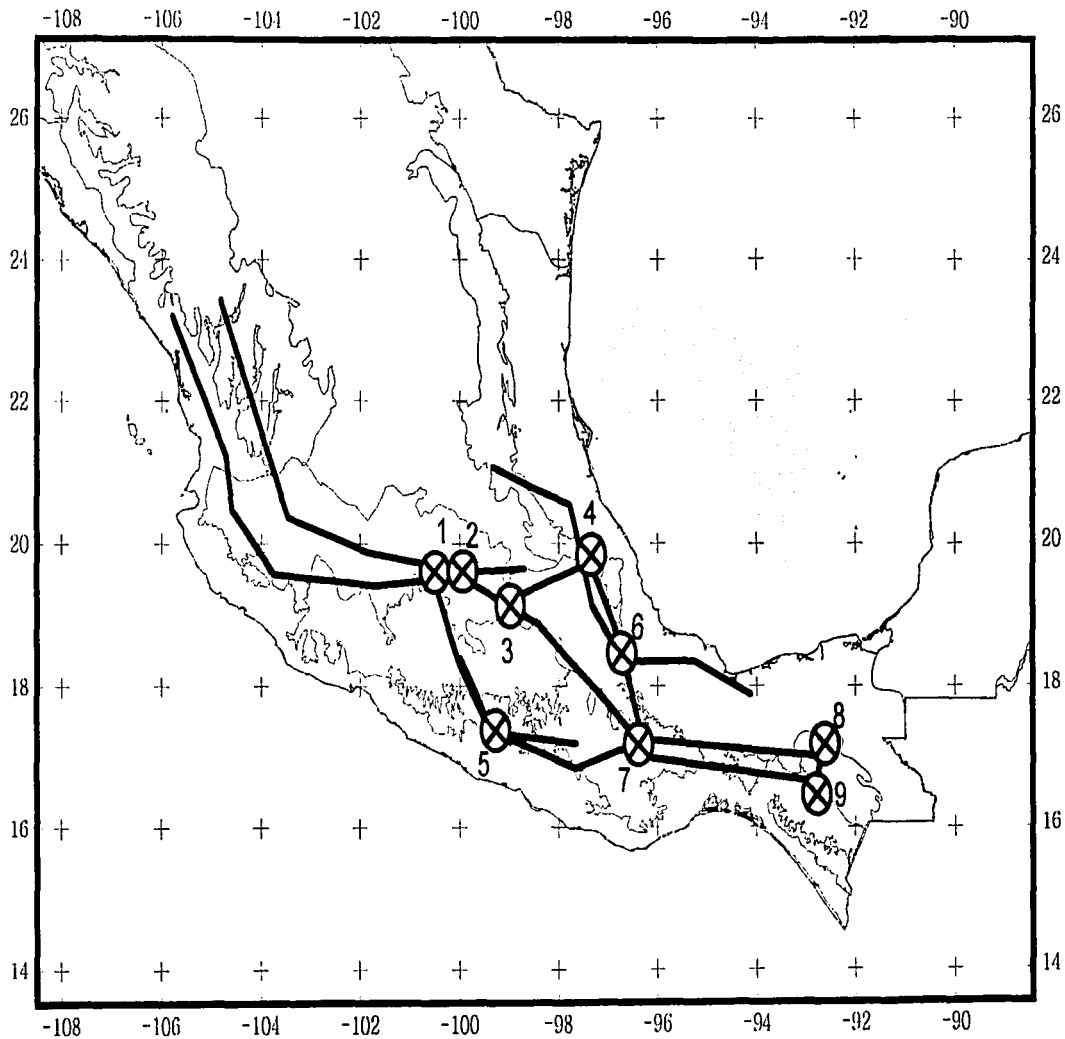
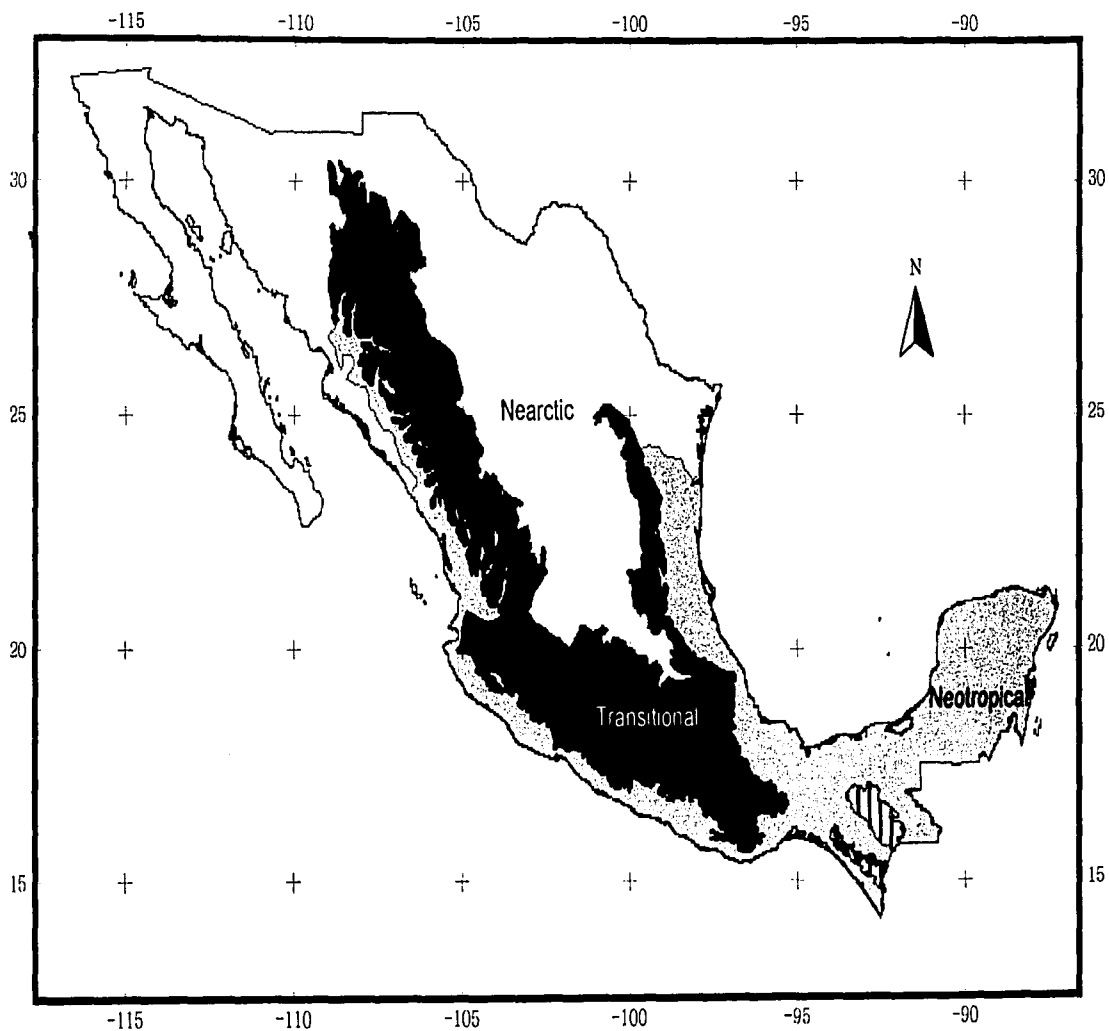


Fig. 9



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fig. 10



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fig. 11

PAGINACIÓN DISCONTINUA

*Un guerrero es silencioso en su Lucha,
imparable porque no tiene nada que perder,
práctico y eficaz porque tiene todo que ganar.*
Carlos Castaneda

Capítulo IV.

Conservación

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Resumen

El presente capítulo consta de dos artículos donde se emplean los resultados obtenidos en los capítulos anteriores en la propuesta de priorización de áreas de conservación (Escalante, en prensa a) y en la conformación del Atlas Biogeográfico de los mamíferos de México (Escalante, 2003). El *Objetivo específico 4* fue cumplido en este capítulo.

Los patrones de riqueza y endemismo de los mamíferos terrestres de México fueron contrastados con las áreas bajo protección en el país, y para con ello proponer nuevas áreas que sean de importancia para su conservación, entre las que destacan las cinco áreas de endemismo (Altiplano Norte, Baja California, Chiapas, Istmo y Península de Yucatán) y las zonas con alta riqueza. Se priorizaron 57 áreas (21 Áreas Naturales Protegidas y 36 Regiones Terrestres Prioritarias), donde quedan incluidas áreas con alta riqueza y cinco áreas de endemismo con especies características y endémicas en riesgo. Un área muy importante por su alta riqueza y ser un área de endemismo fue los Altos de Chiapas, la cual en una gran extensión ya se encuentra decretada como Área Natural Protegida, pero deberían realizarse mayores esfuerzos para conservarla apropiadamente.

Se contrastaron las ANP y las RTP con áreas sin conocimiento, áreas con alta riqueza de especies, áreas de endemismo y especies en riesgo de mamíferos terrestres nativos obtenidas a partir de datos de ejemplares de colecciones. Se priorizaron 57 áreas (21 ANP y 36 RTP), donde quedan incluidas áreas con alta riqueza y cinco áreas de endemismo con especies características y endémicas en riesgo. Se propone la creación de un área de conservación que no se encuentra en las ANP y RTP, la cual incluye a la ecorregión "Selvas secas de la Península de Yucatán". Una de las áreas más importantes para conservar, desde el punto de vista biogeográfico, serían los Altos de Chiapas, que constituyen una zona con alta riqueza de especies, conforman un área de endemismo, un

nodo biogeográfico y contienen gran cantidad de especies características y endémicas en riesgo.

Puesto que la identificación de los patrones biogeográficos de riqueza y endemismo es crucial para establecer prioridades de conservación, el empleo de métodos biogeográficos históricos en la elaboración de Atlas Biogeográficos permitirá documentar de manera eficiente esos patrones, para proponer estrategias de conservación y uso sustentable. En el Atlas se pretenderá incluir mapas de áreas de distribución, áreas de endemismo, áreas de alta riqueza de especies, análisis de trazos, nodos biogeográficos y regionalizaciones naturales. En el manuscrito sobre el Atlas Biogeográfico de los mamíferos de México se hace hincapié en su indispensable elaboración para el desarrollo de mejores estrategias de protección de la mastofauna del país.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



ANALES DEL INSTITUTO DE BIOLOGÍA, SERIE ZOOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
(Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx. Ser. Zool.)
Apartado Postal 70-153. 04510 México, D.F.
Tel. (525) 56 22 90 67 ó 68 Fax: 55 50 36 39

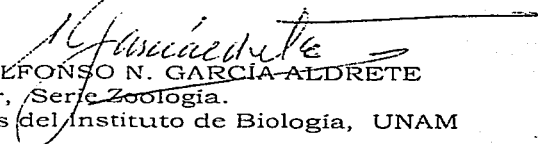
Cd. Universitaria, D. F., 7 de Abril de 2003

Tania Escalante Espinosa
Museo de Zoología
Facultad de Ciencias, UNAM
P r e s e n t e .

Su manuscrito "Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos" sometido a publicación a la Serie Zoología de los Anales del Instituto de Biología de la UNAM, ha sido evaluado y aceptado para publicarse a condición de que atienda las indicaciones del revisor, mismas que le hago llegar para su conocimiento.

Regrese la nueva versión de su manuscrito en un diskette en WORD, en el formato de la Serie Zoología de Anales del Instituto de Biología, para lo cual puede consultar un número reciente en www.ibiologia.unam.mx, así como la copia marcada por el revisor.

A t e n t a m e n t e


DR. ALFONSO N. GARCÍA-ALDRETE
Editor, Serie Zoología.
Anales del Instituto de Biología, UNAM

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

**Determinación de prioridades en las áreas de conservación
para los mamíferos terrestres de México,
empleando criterios biogeográficos**

Tania Escalante Espinosa

Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva,
Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D. F.

e-mail: tania_escalante@correo.unam.mx

Resumen

Se analizaron los patrones espaciales de riqueza y endemismo de la distribución de los mamíferos terrestres de México para proponer prioridades en sus áreas de conservación. Las Áreas Naturales Protegidas (ANP) y las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) fueron contrastadas con áreas con poco conocimiento, áreas con alta riqueza de especies, áreas de endemismo y áreas de ocurrencia de especies de mamíferos terrestres nativos en riesgo, obtenidas a partir de datos de ejemplares de colecciones científicas y literatura. La priorización de 57 áreas (21 ANP y 36 RTP), permite incluir áreas con alta riqueza y cinco áreas de endemismo que contienen especies características y endémicas en riesgo. Además, se propone la creación de un área de conservación que incluya a una ecorregión con especies características, que no se encuentra contemplada en las ANP y RTP.

Palabras clave: conservación, biogeografía, mamíferos, riqueza, endemismo, México.

Abstract

Patterns of spatial richness and endemism of distribution of Mexican terrestrial mammals were analyzed to propose priorities in their conservation areas. 'Áreas Naturales Protegidas' (ANP) and 'Regiones Terrestres Prioritarias' (RTP) were contrasted with areas with low knowledge, areas with high richness of species, areas of endemism, and occurrence areas of species endangerment of native terrestrial mammals, obtained from data of scientific collection specimens and literature. The prioritization of 57 areas (21 ANP and 36 RTP), allow conserve areas with high richness and five areas of endemism that contain endangered characteristic and endemic species. Also, I propose to create an area of conservation for one ecoregion with characteristic species, which are not included in any ANP and RTP.

Keywords: conservation, biogeography, mammals, richness, endemism, Mexico.

Introducción

El siglo pasado terminó con una profunda crisis de la biodiversidad, quedando en evidencia que la bioconservación y el uso sustentable requieren evaluaciones precisas a nivel taxonómico y ecosistémico (Morrone y Espinosa-Organista, 1998). Sin embargo, algunos de los esfuerzos de bioconservación han estado enfocados a proteger únicamente aquellas especies que son más conspicuas o carismáticas, las especies características que dan identidad a cierto país o tienen cierta importancia cultural, o las especies que han sido clasificadas en alguna categoría de riesgo (extinta en estado silvestre, en peligro crítico, en peligro, vulnerable, etc). Se han realizado esfuerzos importantes de conservación de los mamíferos terrestres a nivel mundial, algunos de ellos relacionados con el área de distribución de las especies, empleando información 'histórica' de colecciones biológicas (Cuzin, 1996). Los estudios previos de los mamíferos terrestres de México revelan que gran número de especies son vulnerables a la extinción, y pocas han sido clasificadas por las organizaciones internacionales como en peligro o amenazadas (Ceballos y Navarro, 1991; López-Wilchis *et al.*, 1992 a, b; Ceballos, 1999).

Teóricamente, un Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) sería un mecanismo ideal y eficaz para proteger la diversidad de México, pero este potencial es limitado, en principio, por razones intrínsecas a la propia biodiversidad del territorio (SEMARNAP-INE-Conabio, 1995). En el año 2000 se publicó el Programa de Áreas Naturales Protegidas de México (SEMARNAP, 2000), y en la actualidad, el SINAP comprende 119 áreas naturales protegidas (ANP) (INE-SEMARNAT, 2001), que cubren poco más del 8% del territorio nacional. El SINAP, sin embargo, aún dista de ser

balanceado y operativamente óptimo, por lo que requiere incorporar nuevas áreas protegidas (SEMARNAP-INE-Conabio, 1995), por ejemplo las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) (Arriaga *et al.*, 2000; Conabio, 2000). Así, el SINAP podría funcionar como punto de partida para elegir nuevas áreas o para elegir cuáles de las ANP con decreto deben ser prioritarias para el mantenimiento de ciertos taxones.

Se han propuesto diversos criterios para la selección de áreas para propósitos de conservación, como la riqueza de especies, el uso de criterios filogenéticos, la heterogeneidad del hábitat, la presencia de especies raras, endémicas o en peligro, sitios de integridad biológica o naturalidad, entre otros (v. gr. Vane-Wright *et al.*, 1991; Arita *et al.*, 1997; Eeley *et al.*, 2001). Para la conservación de los mamíferos de México se han desarrollado estrategias enfocadas a la selección de áreas prioritarias (Ceballos *et al.*, 1998; Ceballos, 1999), pero la presencia de áreas de endemismo no se ha empleado de manera consistente. La elaboración de atlas biogeográficos mediante métodos panbiogeográficos y cladísticos puede permitir documentar de manera eficiente los patrones de la diversidad biológica y ayudar a la selección de las áreas que puedan conservarse (Morrone y Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000).

En este artículo propongo una estrategia de selección de áreas de prioridad para la conservación de los mamíferos terrestres de México, con base en las modificaciones recientes y a partir del estado actual del conocimiento de su distribución, sus patrones de riqueza de especies y de endemismo, y las clasificaciones de riesgo actuales.

Material y métodos

Se consultó una base de datos con 56,859 registros de ejemplares de mamíferos terrestres de México albergados en colecciones biológicas y de literatura (Ceballos y Arita, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis y López-Jardine, 1998), los cuales fueron depurados y verificados en su nomenclatura y georreferencia (Escalante *et al.*, 2002).

El análisis de áreas con desconocimiento fue obtenido de Escalante *et al.* (2002) para una gradícula de 0.5° de latitud por 0.5° de latitud. En cada celda de la gradícula se contó el número de registros (ejemplares) reportados, como una medida del estado del conocimiento de su mastofauna. El número de registros por celda fue clasificado en una escala geométrica base dos, y de acuerdo con esto, las celdas fueron agrupadas en cuatro clases: (1) celdas sin registros, (2) celdas con menos de 31 registros, (3) celdas con 32 a 127 registros, y (4) celdas con más de 128 registros. Las celdas de las dos primeras clases, es decir, con menos de 32 registros por cada 3,000 km² aproximadamente, fueron consideradas como de bajo conocimiento de su mastofauna. Además se revisó si había especies citadas para el país, pero no representadas en la base de datos según la lista taxonómica de Ramírez-Pulido *et al.* (1996), y se contó el número de registros por especie como una aproximación a una medida de rareza (Gaston, 1994). Las especies sin registros en la base de datos, pero citadas para México, y aquellas que presentaron menos de tres ejemplares fueron contrastadas con especies catalogadas en riesgo por la 2000 IUCN Red List (Hilton-Taylor, 2000) y la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002).

Para el análisis de riqueza, se obtuvo el número de especies totales en una gradícula de 0.5° de latitud por 0.5° de latitud, a partir de los datos de Arita (1999). El

número de especies se encuentra clasificado en clases de intervalos de 25 especies, por lo que se agruparon los cuadros pertenecientes a cada clase.

Se identificaron las áreas de endemismo empleando el método del Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, por sus siglas en inglés). Este método permite identificar áreas de endemismo con base en una analogía en la sistemática filogenética, al obtener cladogramas de áreas donde los agrupamientos de áreas están diagnosticados por taxones compartidos. El método consiste en la elaboración de una matriz de presencia-ausencia de taxones en áreas, la cual se somete a un algoritmo de parsimonia, con lo que se obtiene un cladograma de áreas, a partir del cual identifican grupos de áreas donde se superponen las distribuciones de dos o más taxones que resultaron "sinapomorfias" en el cladograma (Morrone, 1994; Morrone y Escalante, 2002). Las áreas de endemismo son identificadas entonces sólo en aquellos sitios donde se superponen las distribuciones de dos o más especies. Las áreas de endemismo para los mamíferos terrestres de México se obtuvieron en un sistema de 47 ecorregiones (Arriaga *et al.*, 1997), además se emplearon los taxones característicos para cada ecorregión y los taxones que justificaban los agrupamientos de ecorregiones (Escalante *et al.*, en prensa). Todos esos taxones fueron revisados para las categorías de riesgo.

Las celdas con menor conocimiento de su mastofauna, con mayor riqueza de especies y las áreas de endemismo fueron sobrepuestas individualmente a los mapas de 119 áreas naturales protegidas (ANP) del actual SINAP (INE-SEMARNAT, 2001) y de 151 regiones terrestres prioritarias (RTP) de Conabio (2000), para determinar su representatividad en ellos. Adicionalmente fue examinada la presencia de poblaciones y carreteras (Digital chart of the world; SEDESOL, 1997). Finalmente fueron priorizadas

las áreas (ANP y RTP) donde coincidieran al menos dos criterios: alta riqueza de especies, presencia de áreas de endemismo y especies en riesgo, y las áreas resultantes fueron contrastadas con un mapa de uso de suelo, con la finalidad de estimar si existe manejo agrícola, pecuario y forestal (Conabio, 1999). Todas las sobreposiciones se realizaron empleando el programa Arc View GIS v. 3.2 (ESRI, 1999).

Resultados

Estado del conocimiento y conservación. De una sobreposición inicial entre ANP y RTP, de las 119 ANP, al menos 73 estuvieron representadas en el mapa de las RTP, y la mayoría de las restantes correspondieron a islas y áreas marinas. Sin embargo, gran cantidad (91) de RTP no se encuentran aún en el SINAP. Si consideramos el número de ejemplares en colecciones biológicas como una medida de la cantidad de conocimiento de la distribución de la mastofauna en unidades de gradícula de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$, 164 cuadros (aproximadamente $500,000 \text{ km}^2$, o 23% del territorio) tuvieron menos de 32 ejemplares recolectados que no se encuentran dentro de áreas naturales con protección o propuestas para protegerse (Fig. 1).

Por otra parte, la base de datos consultada únicamente contenía información sobre 425 especies terrestres de las casi 450 citadas para México. Entre las especies faltantes en la base de datos, que se encuentran en alguna categoría de riesgo (categoría de la 2000 IUCN Red List, categoría de la NOM-059-ECOL-2001), están: *Enhydra lutris* (en peligro, en peligro de extinción), *Heteromys nelsoni* (en peligro crítico, sujeta a protección especial), *Lepus insularis* (riesgo bajo, sujeta a protección especial), *Neotoma*

bunker (en peligro, extinta), *N. varia* (en peligro, amenazada), *Oryzomys nelsoni* (extinta, extinta), *Peromyscus caniceps* (vulnerable, sujeta a protección especial), *P. dickeyi* (en peligro, sujeta a protección especial), *P. pembertoni* (extinta, extinta), *P. pseudocrinitus* (en peligro crítico, amenazada), *P. sejugis* (sin categoría, amenazada), *P. slevini* (en peligro crítico, amenazada), *Reithrodontomys spectabilis* (en peligro, amenazada) y *R. zacatecae* (riesgo bajo, no categorizada). Por otra parte, se encontró que 14 especies solo estaban representadas por un ejemplar: *Ammospermophilus insularis*, *Cryptotis goodwini*, *Lasionycteris noctivagans*, *Megadontomys nelsoni*, *Myotis findleyi*, *Neotoma martinensis*, *Orthogeomys lanius*, *Oryzomys rostratus*, *Perognathus amplus*, *Peromyscus stephani*, *Scapanus latimanus*, *Sorex arizonae*, *S. sclateri* y *Sylvilagus graysoni*; 15 especies por dos ejemplares: *Centronycteris maximiliani*, *Cratogeomys neglectus*, *Cryptotis mayensis*, *Lichonycteris obscura*, *Megadontomys cryophilus*, *Nelsonia goldmani*, *Orthogeomys cuniculus*, *Oryzomys rhabdops*, *Pappogeomys alcorni*, *Peromyscus nasutus*, *Phyllostomus stenops*, *Rheomys thomasi*, *Rhogeessa genowaysi*, *Sorex stizodon* y *Tonatia brasiliense*; y 11 especies por tres ejemplares: *Bos bison*, *Enchisthenes hartii*, *Euderma maculatum*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Micronycteris schmidtorum*, *Mimon crenulatum*, *Myotis planiceps*, *Pteronotus gymnotus*, *Scalopus aquaticus*, *Tylomys tumbalensis* y *Vampyrum spectrum*.

Riqueza de especies y conservación. La riqueza de especies en el país es mayor hacia el sureste, particularmente en el estado de Chiapas, lo cual coincide con lo reportado por otros autores (Ceballos y Navarro, 1991; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Fa y Morales, 1998; Escalante *et al.*, 2002). Se encontraron dos ANP (Lagunas de Montebello

y Selva El Ocote) y siete RTP (Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas, El Momón-Montebello, Huitepec-Tzontehuitz, La Chacona-Cañón del Sumidero, Lacandona, Selva Zoque-La Sepultura y Sierras del norte de Oaxaca-Mixe), que coinciden con las zonas de más alta riqueza de especies (cuadrículas con más de 150 especies). También se encontraron 23 ANP (Benito Juárez, Bonampak, Cañón del Río Blanco, Cañón del Sumidero, Cascadas de Agua Azul, Chan-Kin, Cofre de Perote, El Triunfo, La Encrucijada, La Sepultura, Lacan-Tun, Lagunas de Chacahua, Metzabok, Montes Azules, Nahá, Palenque, Pantanos de Centla, Pico de Orizaba, Sierra de Manantlán, Tehuacán-Cuicatlán, Volcán Nevado de Colima, Yagul y Yaxchilán) y 23 RTP (Bajo río Verde-Chacahua, Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas, Cuetzalan, El Manzanillal, El Momón-Montebello, El Mozotal, El Tlacuache, El Triunfo-La Encrucijada-Palo Blanco, Encinares tropicales de la planicie costera Veracruzana, Humedales del Papaloapan, La Chacona-Cañón del Sumidero, Lacandona, Lagunas de Catazajá-Emiliano Zapata, Manantlán-Volcán de Colima, Pantanos de Centla, Pico de Orizaba-Cofre de Perote, Selva espinosa Alto Grijalva-Motozintla, Selva Zoque-La Sepultura, Sierra de Coalcomán, Sierra sur y costa de Oaxaca, Sierras del norte de Oaxaca-Mixe, Tacaná-Boquerón y Valle de Tehuacán-Cuicatlán) que coinciden en otras zonas particularmente ricas en especies (entre 125 y 150 especies). Sin embargo, es evidente que son pocas las ANP y RTP que coinciden con lugares con pocas especies, sólo 14 ANP y 17 RTP se encuentran en sitios con menos de 50 especies, la mayoría de los cuales están ubicados en islas, o corresponden al norte del país y la Península de Baja California (Fig. 2).

Áreas de endemismo y conservación. El mapa donde fueron sobrepuestas las áreas de endemismo con las ANP y RTP se muestra en la figura 3. El área de endemismo Altiplano Norte se encuentra representada marginalmente en la ANP Cumbres de Monterrey y en parte por las RTP Sierra La Paila, La Popa, El Potosí-Cumbres de Monterrey y Tokio. El área de endemismo anidada de Baja California está representada de la siguiente manera (Fig. 3): el área BC3 por las RTP Santa María-El Descanso, Punta Banda-Eréndira, San Telmo-San Quintín, Sierra de San Pedro Mártir y Sierra de Juárez; el área BC2 por las anteriores y la ANP Valle de los Cirios y las RTP Valle de los Cirios y Sierras La Libertad-La Asamblea; y el área BC1 por las anteriores más la ANP El Vizcaíno y las RTP El Vizcaíno-El Barril, Planicies de Magdalena, y marginalmente por Sierra de La Laguna. El área de endemismo correspondiente a Chiapas está cubierta en su totalidad por la RTP Huitepec-Tzontehiutz, y en parte por la RTP Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas. El área del Istmo cubre completamente a la ANP La Sepultura y de modo marginal a la ANP Selva El Ocote; además está bien representada por las RTP Sierras del norte de Oaxaca-Mixe, Sierra sur y costa de Oaxaca y la Selva Zoque-La Sepultura. El área de endemismo Península de Yucatán se halla representada en sus márgenes norte y sur por las ANP Los Petenes, Ría Celestún, Calakmul, y Dzibilchaltún; y las RTP Petenes-Ría Celestún, Dzilam-Ría Lagartos-Yum Balam, Silvituc-Calakmul, Sur del Punto Put y Zonas forestales de Quintana Roo.

Especies importantes. En un estudio previo de patrones de endemismo en ecorregiones (Escalante *et al.*, en prensa), las especies endémicas (en el sentido de áreas de distribución compartidas) por área de endemismo fueron: *Cynomys mexicanus*,

Dipodomys merriami margaritae, *Myotis planiceps*, *Sorex milleri*, y *Peromyscus hooperi* para el Altiplano Norte; *Ammospermophilus leucurus*, *Chaetodipus californicus*, *C. fallax*, *Dipodomys gravipes*, *Microtus californicus*, *Myotis evotis milleri*, *Neotoma fuscipes*, *N. lepida lepida*, *Perognathus longimembris*, *Peromyscus californicus insignis*, *P. eva*, *P. guardia*, *Spermophilus atripicallus*, *S. beecheyi*, *Sylvilagus bachmanni* y *Tamiasciurus mearnsi* para Baja California; *Oryzomys saturator*, *Peromyscus zarhynchus*, *Sorex stizodon* y *Tylomys tumbalensis* para el área de Chiapas; *Heteromys desmarestianus goldmani*, *Lepus flavigularis*, *Micronycteris brachyotis*, *Saccopteryx leptura*, *Sciurus variegatoides*, y *Rheomys mexicanus* para el Istmo; y *Micronycteris schmidtorum* y *Mimon crenolatum keenani* para la Península de Yucatán. De estos 33 taxones, 20 se encuentran en la lista de la NOM-059-ECOL-2001 en alguna categoría de riesgo: seis como amenazados (*Dipodomys merriami*, *Micronycteris brachyotis*, *Mimon crenolatum*, *Neotoma lepida*, *Peromyscus eva*, y *Tamiasciurus mearnsi*), seis como en peligro de extinción (*Cynomys mexicanus*, *Dipodomys gravipes*, *Lepus flavigularis*, *Microtus californicus*, *Myotis planiceps* y *Peromyscus guardia*), y ocho como sujetos a protección especial (*Peromyscus zarhynchus*, *Rheomys mexicanus*, *Saccopteryx leptura*, *Sciurus variegatoides*, *Sorex milleri*, *S. stizodon*, *Sylvilagus bachmani* y *Tylomys tumbalensis*).

De 55 taxones característicos en 27 ecorregiones (Escalante *et al.*, en prensa), 29 fueron catalogados en alguna categoría de riesgo en la NOM-059-ECOL-2001, 14 de ellos como amenazados (*Ammospermophilus insularis*, *Chaetodipus fallax anthonyi*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Microtus guatemalensis*, *Neotoma albigula*, *N. bryanti*, *Notiosorex crawfordi evotis*, *Orthogeomys cuniculus*, *O. lanius*, *Otonyctomys hatii*,

Peromyscus stephani, *Sciurus arizonensis*, *Sylvilagus graysoni*, y *Xenomys nelsoni*), seis en peligro de extinción (*Microtus pennsylvanicus*, *Neotoma martinensis*, *Procyon pigmaeus*, *Sorex arizonae*, *Sylvilagus insonus*, y *Zygogeomys trichopus*), y nueve como sujetos a protección especial (*Lasionycteris noctivagans*, *Nelsonia goldmani*, *Oryzomys chapmani caudatus*, *Pteronotus gymnonotus*, *Pteropteryx kappleri kappleri*, *Rhogeessa genowaysi*, *Sorex ornatus*, *S. sclateri*, y *Sylvilagus mansuetus*).

De los resultados anteriores se deriva una lista con los taxones que han sido considerados por otros autores como prioritarios para su conservación y que coincidieron con los encontrados en este trabajo (cuadro 1).

Factor antropogénico. La presencia de caminos y asentamientos humanos, así como el uso de la tierra en actividades agropecuarias deben considerarse en la elección de las áreas. En una sobreposición de un mapa de carreteras y ciudades principales se observó que, en general, pocas ciudades importantes se encuentran situadas dentro de áreas de endemismo (Fig. 4): Saltillo en Altiplano Norte; Ensenada, Tecate y Tijuana en BC3, BC2 y BC1; Cabo San Lucas y La Paz en BC1; San Cristóbal de las Casas en Chiapas; Salina Cruz y Tuxtepec en el Istmo; y Campeche, Izamal, Mérida y Puerto Progreso en el área de la Península de Yucatán. En cuanto a la riqueza de especies, los sitios más ricos coinciden con ciudades grandes como San Cristóbal de las Casas y Tuxtla Gutiérrez.

Discusión

El uso de los datos de ejemplares de colecciones en prácticas de conservación ha sido muy discutido (Kress *et al.*, 1998; Shaffer *et al.*, 1998; Lobo, 2000; Soberón *et al.*, 2000; Steege *et al.*, 2000; Lobo *et al.*, 2001; Ponder *et al.*, 2001; entre otros). Incluso para los taxones más conocidos, el uso de estos datos aún ha sido restringido, y las críticas más importantes abarcan la subestimación de las áreas de distribución de los taxones a partir de los puntos de recolecta, y la misma recolecta como un muestreo sesgado por el propio investigador (muestreo no aleatorio). Los mamíferos de México se encuentran bien representados en colecciones biológicas y, dado que la recopilación de datos históricos ha ocupado ya más de un siglo, parece ser un buen momento de utilizar los datos disponibles en ellas para proponer hipótesis y analizar su utilidad en la detección de patrones, así como su uso en bioconservación.

Los mamíferos terrestres de México muestran sesgos importantes en su conservación, derivados en ocasiones de los sesgos en el estado del conocimiento de sus distribuciones, puesto que los resultados indican que al parecer, sólo se están protegiendo áreas suficientemente conocidas, mientras que las áreas con poco conocimiento por lo general carecen de estrategias de conservación en cuanto a ANP. Sería importante dirigir más estudios a las áreas con desconocimiento para poder establecer si existe alguna prioridad de conservación, o para verificar si esa falta de desconocimiento en realidad está indicando poca diversidad. Actualmente es posible iniciar tales estudios ya que se cuenta con información reciente sobre los cambios en el uso de suelo del Inventario

Forestal Nacional 2000 (Palacio-Prieto, *et al.* 2000) y con metodologías como el *gap analysis* (Burley, 1990; Scott y Jennings, 1998; Escalante *et al.*, 2000).

En cuanto al sesgo de la recolecta, también se pudo observar que es posible que éste no sea necesariamente la causa de que individuos de algunas especies no se hayan registrado, sino al mal estado de sus poblaciones o a una condición de rareza, ya que el 52% de las especies faltantes en la base de datos se encuentran categorizadas como en riesgo. No obstante, se encontraron taxones con muchos registros en la base de datos, pero cuyas poblaciones se han deteriorado o incluso han desaparecido. La 2000 IUCN Red List considera a *Ursus arctos nelsoni* como extinta para México; sin embargo, existen más de 40 registros en la base de datos. El lobo gris mexicano, *Canis lupus baileyi*, ha sido catalogado como extinto en estado silvestre por la IUCN y la NOM-059-ECOL-2001, pero existen más de 70 registros en la base de datos. Es probable que muchos de los registros sean históricos ('viejos'), pero para algunos, no se dispone de la información de la fecha de recolecta, por lo que los programas de conservación deben considerar la información de las colecciones, siempre y cuando los resultados que deriven de sus análisis sean apoyados con otro tipo de estudios. En condiciones similares también se encuentran (categoría IUCN, categoría NOM-059-ECOL-2001): *Leptonycteris nivalis* con 145 registros (en peligro, amenazada), *Romerolagus diazi* con 40 registros (en peligro, en peligro de extinción), *Rhogeessa alleni* con 37 registros (en peligro, sujeta a protección especial) y *Ovis canadensis* con 19 registros (en peligro, sujeta a protección especial), entre otras.

Entre las modificaciones que se hicieron a la NOM-059-ECOL-2001 con respecto a su versión anterior, es notorio el hecho que la categoría 'rara' (NOM-059-ECOL-1994

[SEDESOL, 1994]) en general fue sustituida por la categoría 'sujeta a protección especial', ya que la rareza no necesariamente es una condición indicadora de riesgo (SEMARNAT, 2002). Gaston (1994) menciona que se han usado hasta 25 criterios diferentes para delimitar las especies raras, entre ellos el número de organismos observados. En este sentido, consideré a los 40 taxones con pocos representantes en la base de datos (con uno, dos o tres ejemplares) para revisar su estatus de acuerdo a la NOM-059-ECOL-2001. De estas especies, casi el 68% se encontraron en la citada norma: ocho en la categoría amenazada (*Ammospermophilus insularis*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Mimom crenulatum*, *Orthogeomys cuniculus*, *O. lanius*, *Peromyscus stephani*, *Scapanus latimanus* y *Sylvilagus graysoni*), seis en peligro de extinción (*Bos bison*, *Myotis planiceps*, *Neotoma martinensis*, *Scalopus aquaticus*, *Sorex arizonae* y *Vampyrum spectrum*) y 13 como sujetas a protección especial (*Centronycteris maximiliani*, *Enchisthenes hartii*, *Euderma maculatum*, *Lasionycteris noctivagans*, *Nelsonia goldmani*, *Pappogeomys alcorni*, *Perognathus amplus*, *Pteronotus gymnonotus*, *Rheomys thomasi*, *Rhogeessa genowaysi*, *Sorex sclateri*, *S. stizodon* y *Tylomys tumbalensis*). De acuerdo con lo anterior, la cantidad de registros de ejemplares de colecciones puede utilizarse, con ciertas reservas, como un indicador del estatus de riesgo de la especie.

Recientemente se ha propuesto el uso de criterios científicos empleando métodos biogeográficos históricos para elegir áreas de conservación de la biodiversidad (Morrone y Crisci, 1992), pero el desarrollo de estos trabajos aún es incipiente. La elaboración de atlas biogeográficos que incluyen la identificación de áreas de endemismo y de especies características (Morrone y Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000) puede constituir un

criterio de reconocimiento de esas áreas de conservación. El 53% de los taxones característicos de las ecorregiones se encontró en alguna categoría de riesgo, lo cual supondría, que para conservar la biota representativa de las regiones naturales del país, al menos debería considerarse un área para cada una de las 27 ecorregiones con especies de distribución restringida a ellas, o al menos, un área para cada ecorregión donde al menos uno de sus taxones característicos se encuentre en riesgo. En el cuadro 2 se detallan las 17 ecorregiones prioritarias para conservar por contener taxones característicos en riesgo, así como las ANP y las RTP con las que coinciden.

El Análisis de Parsimonia de Endemismos es una herramienta de la biogeografía histórica que permite identificar áreas de endemismo, y a su vez áreas prioritarias para la conservación (Posadas y Miranda-Esquivel, 1999). De las especies endémicas identificadas, el 63% está catalogado en la lista de la NOM-059-ECOL-2001, de lo cual se deduce que son fundamentales las estrategias a seguir en las ANP o RTP que coinciden con las áreas de endemismo encontradas por Escalante *et al.* (en prensa). Además, es necesario establecer prioridades de conservación con los países con los que México comparte fronteras, en especial para el área de endemismo de Baja California, la cual se extiende naturalmente hacia los Estados Unidos. En particular, debe ponerse énfasis en las RTP del área de endemismo BC3 (Fig. 3), cuyo patrón de anidamiento permite conservar no sólo a las especies de tal área, sino también a las especies de las áreas mayores, BC1 y BC2 (Posadas y Miranda-Esquivel, 1999). Esta área además coincide con un área prioritaria encontrada por Ceballos (1999).

Un problema para determinar prioridades de conservación es elegir entre las áreas ricas en especies y los endemismos, pues se ha observado que existe una correspondencia

baja entre áreas de alta diversidad, alto endemismo y alto número de especies en riesgo (Ceballos *et al.*, 1998). Dado lo anterior, fueron priorizadas 57 áreas (21 ANP y 36 RTP), donde coinciden al menos dos criterios de los siguientes: alta riqueza de especies, coincidencia con áreas de endemismo, y especies características o endémicas en riesgo (Cuadro 3 y Fig. 5). De acuerdo con esto, se encontró una zona que para los mamíferos terrestres sería muy importante para conservar, ya que en ella coinciden un área de endemismo y alta riqueza de especies: los Altos de Chiapas, donde existen hasta más de 100 especies, de las cuales al menos cuatro son endémicas y tres características de las ecorregiones presentes (Escalante *et al.*, 2002; en prensa), y donde se han citado taxones en riesgo. Esta área también fue encontrada por Ceballos *et al.* (1998).

Un análisis de complementariedad realizado por Ceballos (1999) indicó que con 24 áreas se logra la representación de todas las especies de mamíferos protegidos, donde se incluyen todas las encontradas aquí, además a Islas del Golfo, Maderas del Carmen, El Cielo, Omiltemi y La Malinche. Arita *et al.* (1997) propusieron 13 regiones o áreas críticas para la conservación de mamíferos mexicanos no voladores con distribuciones restringidas, y un área de cuadrantes para murciélagos; las áreas críticas en general coinciden con lo presentado en este estudio, aunque harían falta áreas en Chihuahua, el Golfo de Tamaulipas y el centro del país. Álvarez-Mondragón (2001) empleó herramientas panbiogeográficas para proponer áreas de conservación de aves terrestres, cuyos nodos coinciden parcialmente con algunas áreas importantes detectadas en este trabajo por su endemismo (los extremos norte y sur de la Península de Baja California) o por su riqueza (el norte y este de Oaxaca y el suroeste de Chiapas). Además es importante considerar áreas adicionales que coincidieran con nodos panbiogeográficos de

mamíferos, es decir, áreas donde convergen especies que pertenecen a biotas distintas (Escalante *et al.*, inéd.). Una de las áreas importantes que no están consideradas en el actual SINAP fue la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán por las especies características que presenta y por incluir un área de endemismo.

Uso de suelo. Las 57 áreas priorizadas (Cuadro 3) corresponden a sitios donde aún se mantiene una amplia cobertura de vegetación natural, lo cual se observa al sobreponer la categoría de uso de suelo “manejo agrícola, pecuario y forestal” (Fig. 6). Este resultado es congruente con las políticas de conservación, ya que las ANP y las RTP existentes se han propuesto sobre la base de áreas con poca perturbación. Por otro lado, la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán presenta alrededor de un 16% de su área dedicada a actividades agropecuarias y forestales, por lo que la elección del sitio apropiado para la conservación de esta área debe realizarse considerando este aspecto, dentro de la restante área remanente sin perturbación. Sin embargo, este análisis sólo fue realizado para datos a escala 1: 1 000 000, lo cual implica poco detalle, por lo que sugiero deben desarrollarse estudios dentro de cada área a una escala local más apropiada.

Conclusiones

Las estrategias para determinar prioridades de conservación deberían incluir el mayor número de criterios posibles, entre los cuales se han comenzado a utilizar los obtenidos mediante métodos biogeográficos. En México, más del 30% de los mamíferos terrestres nativos se encuentra en riesgo, y es necesario establecer prioridades dentro de los

sistemas de áreas naturales protegidas y propuestas para protegerse. Una estrategia general incluiría 136 áreas, y como mínimo 57 áreas (21 ANP y 36 RTP) donde coinciden dos criterios de conservación (Cuadro 3 y Fig. 5), además de un área para la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán. Sin embargo, la información que aquí se presenta tendría que utilizarse de manera más apropiada en el caso de las áreas nuevas con propósitos de conservación (como la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán), lo cual implica estudios más detallados que involucren la cuantificación del área remanente con relativamente baja alteración, empleando por ejemplo el Inventario Forestal Nacional 2000 (Palacio-Prieto *et al.*, 2000).

Agradecimientos

El presente trabajo forma parte de la tesis de Doctorado de la autora. La Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM proporcionó una beca para su realización. Las opiniones de Juan J. Morrone, Jorge Llorente, José Ramírez-Pulido, David Espinosa, y un revisor anónimo fueron fundamentales; así como las colaboraciones de Claudia Aguilar, Gerardo Rodríguez y Norma Moreno.

Referencias

Álvarez Mondragón, E. 2001. *Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Arita, H., F. Figueroa, A. Frish, P. Rodríguez, y K. Santos Del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of mexican mammals. *Conservation Biology* 11: 92-100.
- Arita, H. 1999. *Proyecto P075: Escalas y la diversidad de mamíferos de México*. Mapa elaborado en convenio con la Conabio. <http://www.conabio.gob.mx>.
- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa y R. Jiménez (coords.). 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*, Conabio, México.
- Arriaga, L., J. M. Espinosa-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. González-Mendoza y E. Loa. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*, Conabio, México.
- Burley, F. W. 1990. Monitoring biological diversity for setting priorities in conservation. *In: Wilson, E. O. y F. M. Peter (eds.) BioDiversity*. National Academic Press, Washington, pp. 227-330.
- Ceballos, G. 1999. Áreas prioritarias para la conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas* 27 (5): 1-8.
- Ceballos, G. y H. T. Arita. 1996. Proyecto A003: *Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México*, Conabio, México.
- Ceballos, G. y D. Navarro, 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. *In: Mares, M. y D. Schmidly (eds.) Latin American Mammalogy*. University of Oklahoma Press, USA, pp. 166-197.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemicity, and endangerment. *Ecological Applications* 8: 8-17.

- Conabio. 1999. *Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO*. Escala 1: 1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Conabio. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1: 1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Cuzin, F. 1996. Répartition actuelle et statut des grands mammifères sauvages du Maroc (Primates, Carnivores, Artiodactyles). *Mammalia* 60(1):101-124.
- Digital chart of the world. *Red de carreteras*. Escala 1: 1 000 000. México.
- Eeley, H. A. C., M. J. Lawes y B. Reyers. 2001. Priority areas for the conservation of subtropical indigenous forest in southern Africa: a case study from Kwazulu-Natal. *Biodiversity and Conservation* 10: 1221-1246.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. En prensa. Using Parsimony Analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican land mammals. *The Southwestern Naturalist* 48(4).
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2002. Patrones geográficos de las especies de mamíferos terrestres de México: ¿Qué es lo que se conoce? *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87: 47-65.
- Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa y J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 24(92): 325-341.
- ESRI. 1999. *ArcView 3.2 GIS*. Environmental Systems Research Institute, Inc.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Diversidad biológica de*

- México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM., México, pp. 315-352.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall, Londres.
- INE-SEMARNAT. 2001. *Mapa de Áreas Naturales Protegidas*. SEMARNAT, México.
<http://www.semarnat.gob.mx>.
- Hilton-Taylor, C. (comp.). 2000. *2000 IUCN Red book. List of threatened species*. IUCN/SSC, Reino Unido.
- Kress, W. J., W. R. Heyer, P. Acevedo, J. Coddington, D. Cole, T. L. Erwin, B. J. Meggers, M. Pogue, R. W. Thorington, R. P. Vari, M. J. Weitzman y S. H. Weitzman. 1998. Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* 7(12): 1577-1587.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? *In*: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.) *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000*, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: monografías Tercer milenio, Zaragoza, pp. 55-88.
- Lobo, J. M., I. Castro y J. C. Moreno. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 233-253.
- López-Wilchis, R. 1996. Proyecto P130: *Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá*, Conabio, México.
- López-Wilchis, R. y J. López-Jardine. 1998. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*, Vol. 1, UAM-I, México.

- López-Wilchis, R., S. Gaona y G. López-Ortega, 1992a. Mamíferos terrestres de importancia cinegética. *In: Regionalización Mastofaunística. Sección Naturaleza, Subsección Biogeografía. Atlas Nacional de México.* Instituto de Geografía-UNAM-INEGI. Hoja IV.8.9.
- López-Wilchis, R., G. López Ortega y S. Gaona, 1992b. Mapa de zonas de importancia de mamíferos terrestres raros, amenazados y en peligro de extinción. *In: Regionalización Mastofaunística. Sección Naturaleza, Subsección Biogeografía. Atlas Nacional de México.* Instituto de Geografía-UNAM-INEGI. Hoja IV.8.9.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43(3): 438-441.
- Morrone, J. J., 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. *In: Martin-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.) Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000.* SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: monografías Tercer milenio, Zaragoza, pp. 69-78.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* (Bogotá) 6: 53-66.
- Morrone J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29(8): 1095-1104.

- Morrone, J. J. y D. Espinosa-Organista, 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49(3): 12-16.
- Palacio-Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velásquez, J. F. Mas, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González-Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 43: 183-203.
- Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons y R. R. Chapman. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15(3): 648-657.
- Posadas, P. y D. R. Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo, 1993. Diversidad mastozoológica en México, *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural Vol. Esp. (XLIV):*413-427.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F.A. Cervantes. 1996. Lista Taxonómica de los Mamíferos Terrestres de México. *Museum Texas Tech University* 158:62.
- Scott, J. M. y M. D. Jennings. 1998. Large-area mapping of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 34-47.

- SEDESOL. 1994. Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial* 438: 2-60.
- SEDESOL. 1997. *Principales ciudades medias y pequeñas*. Programa Nacional de desarrollo urbano. Programa de 100 ciudades. SEDESOL. Editado por Conabio. México.
- SEMARNAP-INE-Conabio. 1995. *Reservas de la biosfera y otras áreas protegidas de México*. México.
- SEMARNAP. 2000. *Programa de Áreas Naturales Protegidas de México 1995-2000*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial* 6 de marzo de 2002 (segunda sección): 1-85.
- Shaffer, H. B., R. N. Fisher y C. Davidson. 1998. The role of natural history collections in documenting species declines. *Trends in Ecology & Evolution* 13(1): 27-30.
- Soberón, J., J. Llorente y L. Oñate. 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: An example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* 9: 1441-1466.
- Steege ter, H. M., J. Jansen-Jacobs y V. K. Datadin. 2000. Can botanical collections assist in a National Protected Area Strategy in Guyana? *Biodiversity and Conservation* 9: 215-240.

Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams. 1991. What to protect? –
Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.

Figuras

Figura 1. Áreas de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ con desconocimiento de su mastofauna que no se han establecido como prioritarias para su conservación.

Figura 2. Sobreposición del mapa de riqueza de especies en gradícula de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ con las ANP y las RTP. La riqueza de especies en clases cada 25 especies fue obtenida de Arita (1999).

Figura 3. Sobreposición del mapa de áreas de endemismo con las ANP y las RTP. AN, Altiplano Norte; BC1, BC2 y BC3, Baja California; Ch, Chiapas; Is, Istmo; y PY, Península de Yucatán.

Figura 4. Sobreposición de los mapas de carreteras y ciudades principales con las áreas con las áreas de endemismo.

Fig 5. Propuesta general de 57 áreas prioritarias (21 ANP y 36 RTP) para la conservación de los mamíferos terrestres de México. Los números consecutivos indican el orden de prioridad para aquellas áreas con dos criterios como mínimo (ver Cuadro 3).

Fig. 6. Uso de suelo "manejo agrícola, pecuario y forestal" (Conabio, 1999), en las 57 áreas priorizadas y la ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán.

Cuadro 1. Comparación de algunas especies con importancia para su conservación, ordenadas de acuerdo con su prioridad. Categorías de distribución: endémica^a (E); restringida, característica^b o rara (R). Categorías de riesgo: en peligro de extinción (EE), amenazada (A) y sujeta a protección especial (PE).

Taxón	Distribución		Categoría de riesgo
	E	R	
<i>Lepus flavigularis</i>	1, 2, 3, 4	1, 2	EE: 2, 3
<i>Romerolagus diazi</i> *	1, 2, 3	1, 2	EE: 2, 3
<i>Dipodomys gravipes</i>	1, 3, 4	1	EE: 3
<i>Sylvilagus insonus</i>	1, 2	1, 2, 4	EE: 2, 3
<i>Zygogeomys trichopus</i>	1, 2	1, 2, 4	EE: 2, 3
<i>Myotis planiceps</i>	2, 4	2	EE: 2, 3
<i>Micronus pennsylvanicus</i>		1, 2, 4	EE: 2, 3
<i>Scapanus latimanus</i> *		1, 2	EE: 2; A: 3
<i>Sorex arizonae</i>		2, 4	EE: 2, 3
<i>Cynomys mexicanus</i>	4		EE: 3
<i>Micronus californicus</i>	4		EE: 3
<i>Peromyscus guardia</i>	4		EE: 3
<i>Neotoma martinensis</i>		4	EE: 3
<i>Procyon pigmaeus</i>		4	EE: 3
<i>Orthogeomys cuciculus</i>	1, 3	1, 4	A: 3
<i>Xenomys nelsoni</i>	1, 3	1, 4	A: 3
<i>Nelsonia goldmani</i>	1, 3	1, 4	PE: 3
<i>Sorex juncensis</i> *	1, 3	1	PE: 3
<i>Dipodomys merriami</i>	4		A: 3
<i>Micronycteris brachyotis</i>	4		A: 3
<i>Mifion crenolatum keenani</i>	4		A: 3
<i>Neotoma lepida</i>	4		A: 3
<i>Peromyscus eva</i>	4		A: 3
<i>Tamiasciurus mearnsi</i>	4		A: 3
<i>Myotis evotis milleri</i>	4		PE: 3
<i>Peromyscus zarhynchus</i>	4		PE: 3
<i>Rheomys mexicanus</i>	4		PE: 3
<i>Saccopteryx leptura</i>	4		PE: 3
<i>Sciurus variegatoides</i>	4		PE: 3
<i>Sorex milleri</i>	4		PE: 3
<i>Sorex stizodon</i>	4		PE: 3
<i>Sylvilagus bachmani</i>	4		PE: 3
<i>Tylomys tumbalensis</i>	4		PE: 3
<i>Chaetodipus fallax anthonyi</i>		4	A: 3

<i>Macrophyllum macrophyllum</i>		4	A: 3
<i>Microtus guatemalensis</i>		4	A: 3
<i>Neotoma albigula</i>		4	A: 3
<i>Neotoma bryanti</i>		4	A: 3
<i>Notiosorex crawfordi evotis</i>		4	A: 3
<i>Peromyscus stephani</i>		4	A: 3
<i>Orthogeomys laniius</i>		4	A: 3
<i>Otonyctomys hatti</i>		4	A: 3
<i>Sciurus arizonensis</i>		4	A: 3
<i>Sylvilagus graysoni</i>		4	A: 3
<i>Ammospermophilus insularis</i>		4	PE: 3
<i>Lasionycteris noctivagans</i>		4	PE: 3
<i>Oryzomys chapmani caudatus</i>		4	PE: 3
<i>Pteronotus gymnonotus</i>		4	PE: 3
<i>Pteropteryx kappleri kappleri</i>		4	PE: 3
<i>Rhogeessa genowaysi</i>		4	PE: 3
<i>Sorex ornatus</i>		4	PE: 3
<i>Sorex sclateri</i>		4	PE: 3
<i>Sylvilagus mansuetus</i>		4	PE: 3

Citas: 1, Arita *et al.* (1997); 2, Ceballos (1999); 3, NOM-059-ECOL-2001; 4, este trabajo.

^aCuando aparece el término endémico en 1, 2 y 3 se refiere “a aquel taxón exclusivo de México”. Para 4 se refiere a la condición de coincidir su distribución con uno o más taxones, incluso aunque no sea exclusivo de México.

^bEn ocasiones es equivalente al término ‘endémica’ en el sentido de 1, 2 y 3. En el sentido de 4 es un taxón propio de una ecorregión.

*Fueron incluidas ya que se encontraron en las citas 1, 2 y 3, aunque no en 4.

Cuadro 2. Ecorregiones prioritarias para conservar cuyos taxones característicos se han citado como en riesgo.

Ecorregión	ANP	RTP
Bosques mesófilos de montaña de los Altos de Chiapas	Cañón del Sumidero, Lagunas de Montebello, Montes Azules y Naha	Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas, La Chacona-Cañón del Sumidero, Lacandona, y El Momón-Montebello
Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre de Oaxaca	Cañón del Río Blanco, y Tehuacán-Cuicatlán	Sierras del norte de Oaxaca-Mixe, y Selva Zoque-La Sepultura
Bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre del Sur	Tehuacán-Cuicatlán	Cerros Negro-Yucaño, El Tlacuache, Sierra de Coalcomán, Sierra Madre del Sur de Guerrero, Sierra sur y costa de Oaxaca, Sierras Triqui-Mixteca, y Valle de Tehuacán-Cuicatlán
Bosques de coníferas y encinos del Sistema Volcánico Transversal	Corredor Biológico Chichinautzin, La Primavera, Iztaccihuatl-Popocatepetl, Mariposa Monarca, Sierra de Quila, y Sierra de Manantlán	Ajusco-Chichinautzin, Chamela-Cabo Corrientes, Manantlán-Volcán de Colima, Nevado de Toluca, Pico de Orizaba-Cofre de Perote, Sierra de Chincua, Sierra Nevada, y Tancitaro
Chaparral del noroeste de Baja California	Sierra de San Pedro Mártir	Punta Banda-Eréndira, Santa María-El Descanso, Sierra de Juárez, y Sierra de San Pedro Mártir
Matorrales xerófilos del Desierto Chihuahuense	Cañón de Santa Elena, Cuatrociénegas, y Mapimí	Cuchillas de la Zarca, El Berrendo, La Popa, Laguna Jaco, Mapimí, Sierra de La Madera, Sierra La Fragua, y Sierra La Paila
Matorrales xerófilos del Desierto Sonorense	Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, Cajón del Diablo y El Pinacate y Gran Desierto de Altar	Las Bocas, San Javier-Tepoca, Sierras El Álamo-El Viejo, Sierra El Bacatete, Sierras El Maviro-Santo Niño, Sierra Libre, Sierra Mazatán, y Sierra Seri
Matorrales xerófilos del oeste de Baja California	El Vizcaíno, Isla de Guadalupe y Valle de los Cirios	El Vizcaíno-El Barril, Planicies de Magdalena, Punta Banda-Eréndira, San

		Telmo-San Quintín, Sierra La Giganta, Sierras La Libertad-La Asamblea, y Valle de los Círios
Selvas húmedas de la Planicie Costera de Veracruz		Sierra Gorda-Río Moctezuma, y Cuetzalan
Selvas húmedas de la Península de Yucatán	Calakmul, Laguna de Términos, Sian Ka'an, Uaymil y Yum Balam	Dzilam-Ría Lagartos-Yum Balam, Río Hondo, Sian Ka'an-Uaymil-Xcalak, Silvituc-Calakmul, y Zonas forestales de Quintana Roo
Selvas húmedas de Petén-Tehuantepec	Cascadas de Agua Azul, Chan-Kin, Lacan-Tun, Metzabok, Montes Azules, Palenque, y Selva El Ocote	El Manzanillal, Lacandona, Lagunas de Catazajá-Emiliano Zapata, Selva Zoque-La Sepultura, y Sierras del norte de Oaxaca-Mixe
Selvas húmedas de la Sierra de los Tuxtlas	Los Tuxtlas	Sierra de Los Tuxtlas-Laguna del Ostión
Selvas secas del Bajío		Cerro Ancho-Lago de Cuitzeo, Cerro Viejo-Sierras de Chapala, y Hoya Rincón de Paranguo
Selvas secas de Jalisco y Nayarit	Chamela-Cuixmala, y Sierra de Manantlán	Chamela-Cabo Corrientes, Manantlán-Volcán de Colima, Marismas Nacionales, Sierra de Coalcomán, y Sierra Vallejo-Río Ameca
Selvas secas del Pacífico sur	Cañón del Sumidero, Huatulco, Lagunas de Chacahua, y La Sepultura	Bajo Río Verde-Chacahua, El Triunfo-La Encrucijada-Palo Blanco, Sierra Madre del Sur de Guerrero, Selva Zoque-La Sepultura, Sierras del norte de Oaxaca-Mixe, y Sierra sur y costa de Oaxaca
Selvas secas de la Península de Yucatán		
Selvas secas de Sinaloa	Sierra de Alamos-Río Cuchujaqui	Cuenca del Río Jesús María, Marismas Nacionales, Río Humaya, Río Presidio, San José, San Juan de Camarones, Sierra Los Huicholes, y Sierra de Morones

Cuadro 3. Prioridades de conservación al conjuntar todos los criterios.

No.	Área Natural Protegida* o Región Terrestre Prioritaria	Alta riqueza	Área de endemismo	Especies características en riesgo	Especies endémicas en riesgo
1	Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas	X	X	X	X
2	La Sepultura*	X	X	X	X
3	Selva El Ocote*	X	X	X	X
4	Selva Zoque-La Sepultura	X	X	X	X
5	Sierra sur y costa de Oaxaca	X	X	X	X
6	Sierras del norte de Oaxaca-Mixe	X	X	X	X
7	Calakmul*		X	X	X
8	Dzilam-Ría Lagartos-Yum Balam		X	X	X
9	El Vizcaíno*		X	X	X
10	El Vizcaíno-El Barril		X	X	X
11	La Popa		X	X	X
12	Planicies de Magdalena		X	X	X
13	Punta Banda-Eréndira		X	X	X
14	San Telmo-San Quintín		X	X	X
15	Santa María-El Descanso		X	X	X
16	Sierra de Juárez		X	X	X
17	Sierra de San Pedro Mártir		X	X	X
18	Sierra La Paila		X	X	X
19	Sierras La Libertad-La Asamblea		X	X	X
20	Silvitue-Calakmul		X	X	X
21	Valle de Los Cirios		X	X	X
22	Valle de Los Cirios*		X	X	X
23	Zonas forestales de Quintana Roo		X	X	X
24	Huitepec-Tzontehuitz	X	X		X
25	Bajo Río Verde-Chacahua	X		X	
26	Cañón del Sumidero*	X		X	
27	Cascadas de Agua Azul*	X		X	
28	Chan-Kin*	X		X	
29	El Berrendo	X		X	
30	El Manzanillal	X		X	
31	El Momón-Montebello	X		X	
32	El Tlacuache	X		X	
33	El Triunfo-La Encrucijada-Palo Blanco	X		X	
34	La Chacóna-Cañón del Sumidero	X		X	
35	Lacandona	X		X	

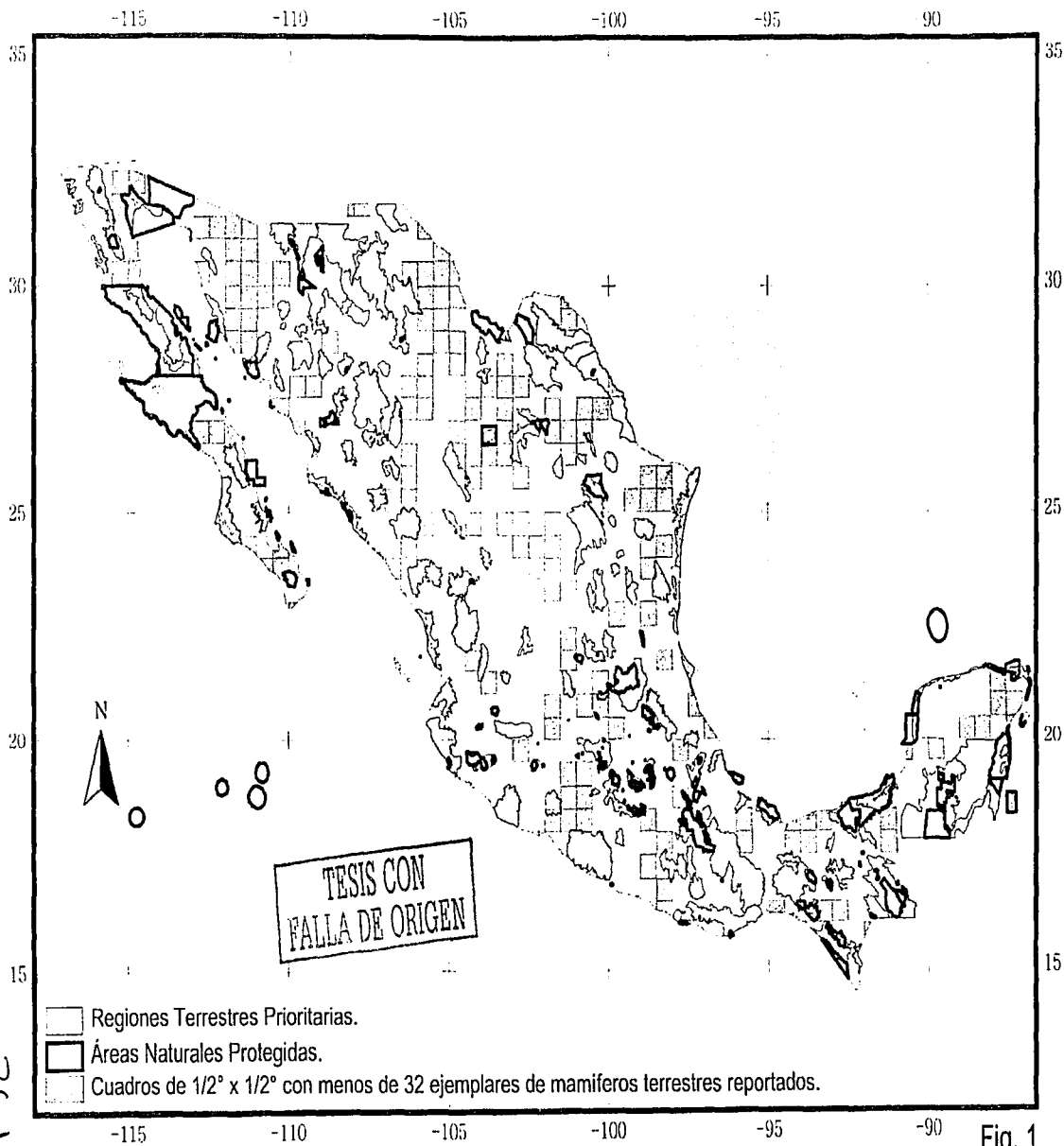
36	Lacan-Tun*	X		X	
37	Lagunas de Catazajá-Emiliano Zapata	X		X	
38	Lagunas de Chacahua*	X		X	
39	Lagunas de Montebello*	X		X	
40	Manantlán-Volcán de Colima	X		X	
41	Metzabok*	X		X	
42	Montes Azules*	X		X	
43	Naha*	X		X	
44	Palenque*	X		X	
45	Pico de Orizaba-Cofre de Perote	X		X	
46	Sierra de Coacomán	X		X	
47	Sierra de Manantlán*	X		X	
48	Tehuacán-Cuicatlán*	X		X	
49	Valle de Tehuacán-Cuicatlán	X		X	
50	Cumbres de Monterrey*		X		X
51	Dzibilchaltun*		X		X
52	El Potosí-Cumbres de Monterrey		X		X
53	Los Petenes*		X		X
54	Petenes-Ría Celestun		X		X
55	Ría Celestun*		X		X
56	Sierra de La Laguna		X		X
57	Sur del Punto Put		X		X
58	Benito Juárez*	X			
59	Bonampak	X			
60	Cañón del Río Blanco	X			
61	Cofre de Perote*	X			
62	El Mozotal	X			
63	El Triunfo*	X			
64	Encinares tropicales de la planicie costera veracruzana	X			
65	Humedales del Papaloapan	X			
66	La Encrucijada*	X			
67	Pantanos de Centla				
68	Pantanos de Centla*	X			
69	Pico de Orizaba*	X			
70	Selva espinosa Alto Grijalva-Motozintla	X			
71	Tacaná-Boquerón	X			
72	Volcán Nevado de Colima*	X			
73	Yagul*	X			
74	Yaxchilán	X			
75	Tokio		X		
76	Alto Golfo de California-delta del Río Colorado*			X	
77	Ajusco-Chichinautzin			X	
78	Cajón del Diablo*			X	

79	Cañón de Santa Elena*			X	
80	Cañón del Río Blanco*			X	
81	Cerro Ancho-Lago de Cuitzeo			X	
82	Cerro Viejo-Sierras de Chapala			X	
83	Cerros Negro-Yucaño			X	
84	Chamela-Cabo Corrientes			X	
85	Chamela-Cuixmala*			X	
86	Corredor Biológico Chichinautzin*			X	
87	Cuatrociénegas*			X	
88	Cuchillas de la Zarca			X	
89	Cuenca del Río Jesús María			X	
90	Cuetzalan			X	
91	El Pinacate y Gran Desierto de Altar*			X	
92	Hoya Rincón de Parangueo			X	
93	Huatulco*			X	
94	Iztaccihuatl-Popocatepetl*			X	
95	La Primavera*			X	
96	Laguna Jaço			X	
97	Laguna de Términos*			X	
98	Las Bocas			X	
99	Los Tuxtlas*			X	
100	Mapimi			X	
101	Mapimi*			X	
102	Mariposa Monarca*			X	
103	Marismas Nacionales			X	
104	Nevado de Toluca			X	
105	Río Hondo			X	
106	Río Humaya			X	
107	Río Presidio			X	
108	San Javier-Tepoca			X	
109	San José			X	
110	San Juan de Camarones			X	
111	Sian Ka'an*			X	
112	Sian Ka'an-Uaymil-Xcalak			X	
113	Sierra de Alamos-Río Cuchujaqui*			X	
114	Sierra de Chincua			X	
115	Sierra de La Madera			X	
116	Sierra de Los Tuxtlas-Laguna del Ostión			X	
117	Sierra de Morones			X	
118	Sierra de Quila*			X	
119	Sierra de San Pedro Mártir*			X	
120	Sierra El Bacatete			X	
121	Sierra Gorda-Río Moctezuma			X	
122	Sierra La Fragua			X	
123	Sierra La Giganta			X	

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

124	Sierra Libre			X	
125	Sierra Los Huicholes			X	
126	Sierra Madre del Sur de Guerrero			X	
127	Sierra Mazatán			X	
128	Sierra Nevada			X	
129	Sierra Seri			X	
130	Sierra Vallejo-Río Ameca			X	
131	Sierras El Álamo-El Viejo			X	
132	Sierras El Maviro-Santo Niño			X	
133	Sierras Triqui-Mixteca			X	
134	Tancitaro			X	
135	Uaymil*			X	
136	Yum Balam*			X	

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



36-1

Fig. 1

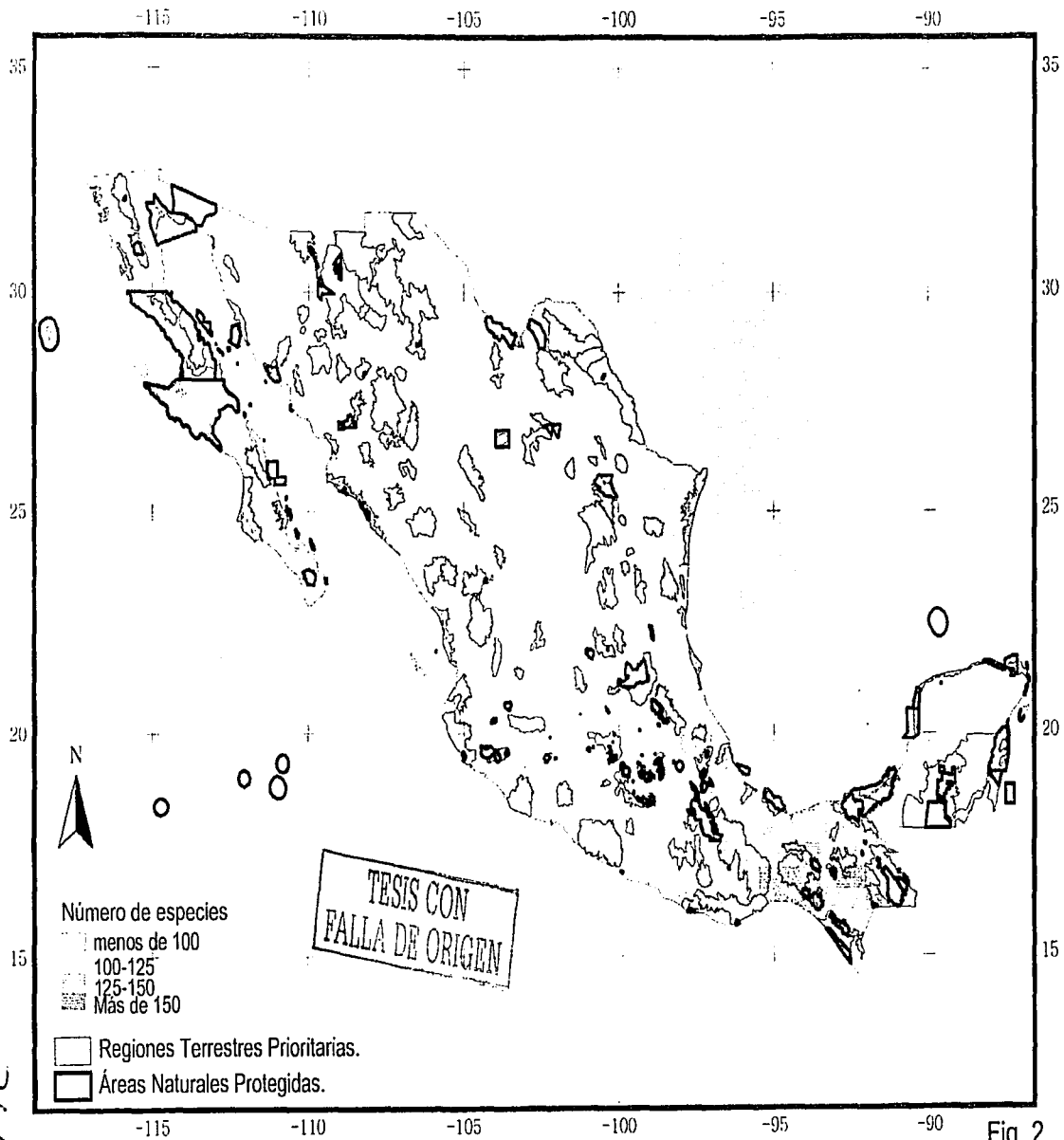


Fig. 2

-115

-110

-105

-100

-95

-90

35

35

BC3

BC2

BC1

AN

PY

Is

Ch

25

25

20




20

15

15



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

-  Regiones Terrestres Prioritarias.
-  Áreas Naturales Protegidas.
-  Áreas de endemismo.

-115

-110

-105

-100

-95

-90

Fig. 3

36-3

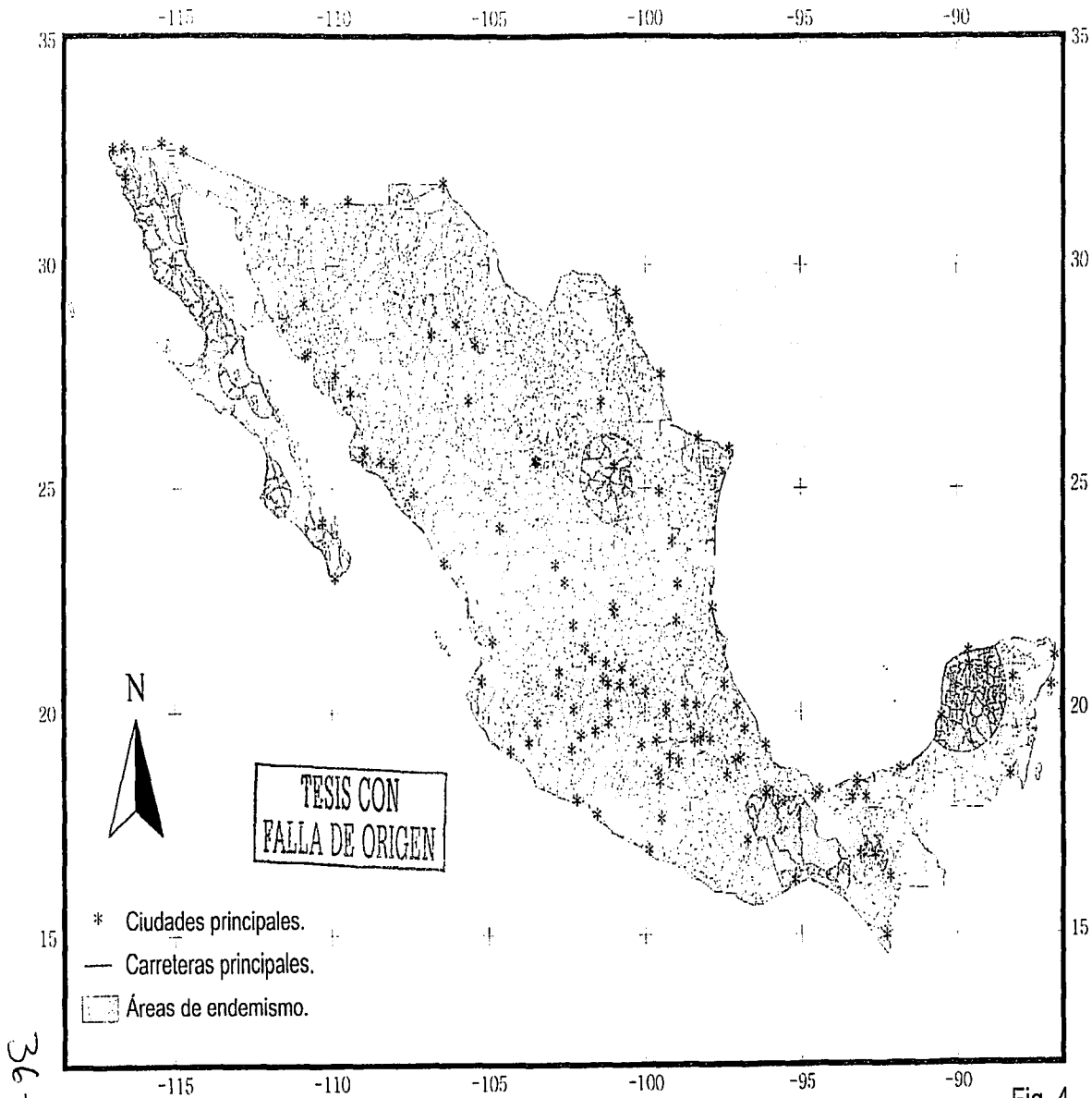


Fig. 4

-115

-110

-105

-100

-95

-90

35

35

30

30

25

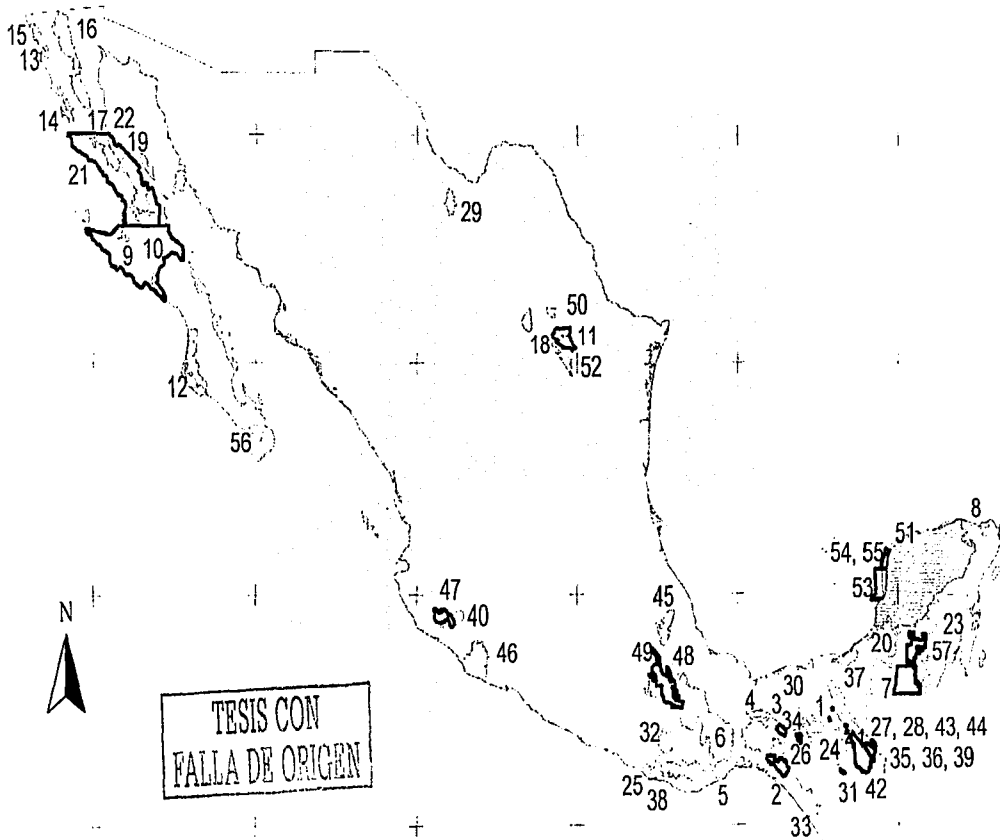
25

20




20

15

15



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

-  Regiones Terrestres Prioritarias.
-  Áreas Naturales Protegidas.
-  Ecorregión Selvas secas de la Península de Yucatán

-115

-110

-105

-100

-95

-90

Fig. 5

36-5

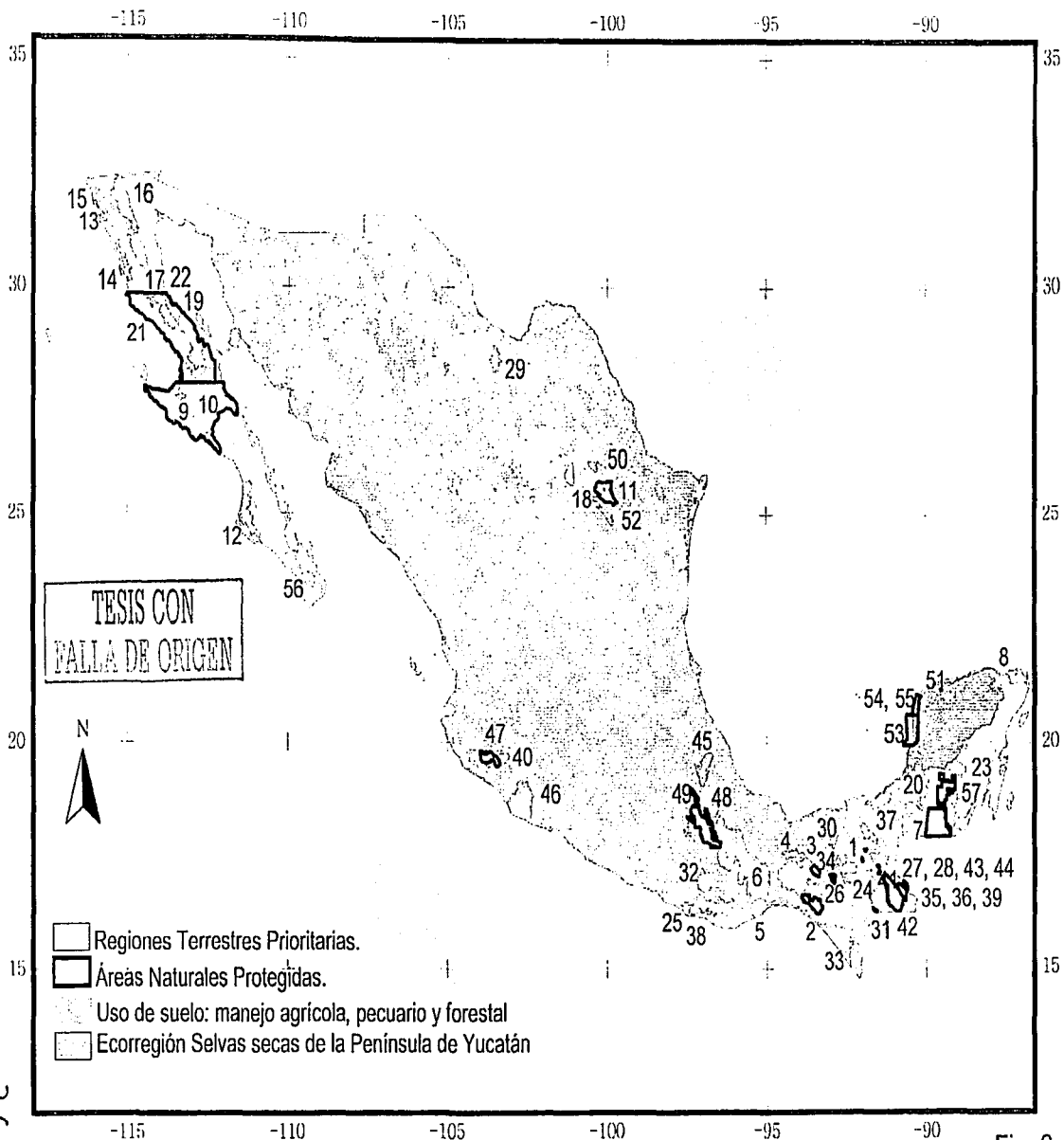


Fig. 6

AVANCES EN EL ATLAS BIOGEOGRÁFICO DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE MÉXICO

Tania Escalante Espinosa

La biogeografía es la disciplina que formula, analiza e interpreta los patrones de distribución de los seres vivos, por lo que puede cumplir un papel importante en la conservación de la biodiversidad. El empleo de métodos biogeográficos (panbiogeográficos y cladísticos) para la elaboración de atlas biogeográficos permite documentar de manera eficiente algunos patrones relevantes de la diversidad biológica, con propósitos de conservación y uso sustentable (Morrone y Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000). El Atlas Biogeográfico Mexicano constituiría la síntesis de los patrones de distribución de los taxones, representados por trazos, áreas de endemismo y cladogramas de áreas. Este atlas proveería información relacionada con la identificación de centros de diversidad y su importancia jerárquica o relativa, que sería clave para determinar prioridades en la selección de áreas. Además, permitiría identificar áreas y grupos taxonómicos que merezcan estudios más detallados, maximizando el potencial científico que pueda tener su investigación en el futuro, así como integrar otros tipos de datos (Morrone y Espinosa-Organista, 1998).

Durante los últimos años, la importancia de los mamíferos en México y en Iberoamérica ha sido reconocida ampliamente y el número de trabajos sobre sistemática, ecología, genética y fisiología ha crecido de manera impresionante (Ramírez-Pulido *et al.*, 1983, 1986, 2001; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990, 1994; Lira *et al.*, 1994). Para México se han descrito aproximadamente 450 especies y poco más de 1000 subespecies de mamíferos terrestres, de las cuales más del 30% se encuentran en riesgo (Hilton-Taylor, 2000; SEMARNAP, 2000).

El estudio de los patrones de distribución de los mamíferos de México es muy antiguo. Las primeras regionalizaciones mastofaunísticas en este país datan de la primera mitad del siglo XX (Dice, 1943; Goldman y Moore, 1946; Darlington, 1957). Posteriormente, en 1974, Álvarez y Lachia presentaron la división propuesta por Stuart (1964), con pequeñas modificaciones y sin mencionar la composición faunística de cada provincia biótica. Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1993) propusieron una versión actualizada de las provincias mastofaunísticas, con base en su riqueza de especies y porcentaje de endemismos. Finalmente, los análisis biogeográficos a partir de datos de mamíferos a nivel nacional únicamente han incluido estudios numéricos (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Ramírez-Pulido *et al.*, 1994), aunque también ya se han publicado algunos esquemas generales que incluyen distribuciones de mamíferos (Morrone, 2001; Morrone *et al.*, 2002).

Dado lo anterior, y junto con la necesidad urgente de proteger la biodiversidad del país con la conservación *in situ* a través de las áreas naturales protegidas y otras modalidades de manejo y ordenamiento (Conabio, 2000), es indispensable contar con herramientas metodológicas, como la elaboración de un Atlas Biogeográfico, para establecer prioridades en su conservación.

Bases de datos y atlas biogeográficos

Un análisis biogeográfico comprende los siguientes pasos básicos (Morrone y Ruggiero, 2000).

1. Definir el objetivo del estudio, en este caso, la descripción de patrones de distribución de los mamíferos terrestres de México.
2. Selección de áreas y taxones, uso de información previa y diseño conceptual del proyecto.
3. Acumulación de datos.

4. Análisis de datos, eligiendo un método apropiado, de acuerdo con los objetivos, decisiones básicas y datos.

5. Obtención de resultados, formulación de hipótesis y elaboración de mapas.

6. Publicación de los resultados del análisis.

Los datos de las etiquetas que poseen los ejemplares albergados en colecciones biológicas siguen siendo una de las fuentes primarias de datos para estudios de tipo biogeográfico. Estos datos pueden integrarse en bases de datos computarizadas, que no solo permiten un acceso más rápido y eficiente, sino múltiples posibilidades de análisis. Aunque aún estamos lejos de poseer una base de datos biogeográfica en todos los niveles espaciales, temporales y taxonómicos (Webb, 2000), es posible comenzar a explorar la utilidad de los datos disponibles en bases de datos de ejemplares de colecciones. En México ya se han comenzado a utilizar estas últimas con fines de inventario de la biodiversidad, análisis ecogeográficos y biogeográficos, así como la toma de decisiones en políticas de conservación (Soberón *et al.*, 1996, 2000; Escalante *et al.*, 2000; Álvarez-Modragón, 2001), sin embargo, se ha discutido mucho sobre la idea de cuán útiles pueden ser para establecer prioridades de conservación (Llorente *et al.*, 1997; Kress *et al.*, 1998; Shaffer *et al.*, 1998; Morrone *et al.*, 1999; Lobo, 2000; Oñate-Ocaña *et al.*, 2000; Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000; Soberón *et al.*, 2000; Steege *et al.*, 2000; Lobo *et al.*, 2001; Ponder *et al.*, 2001).

Aquí presento un ejemplo del uso de las bases de datos de ejemplares de colecciones y registros de literatura de mamíferos terrestres de México (Ceballos y Arta, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis y López-Jardínez, 1998) para elaborar un atlas biogeográfico (Escalante *et al.*, en prensa).

Espinosa-Organista y Morrone (1998) propusieron el siguiente esquema metodológico para integrar métodos cladísticos y de trazos:

1. Elección de los taxones para los cuales existan análisis filogenéticos disponibles, que estén altamente diversificados, con muchas especies endémicas y con gran fidelidad ecológica.
2. Análisis de trazos generalizados e identificación de nodos.
3. Detección de áreas de endemismo al identificar límites de congruencia distribucional de dos o más especies.
4. Estimación de riqueza de especies y comparación de áreas con diferente esfuerzo de muestreo.
5. Asignación de valores de conservación.
6. Priorización de las áreas de conservación.

Se consultaron dos bases de datos de mamíferos recolectados en México (Ceballos y Arta, 1996; López-Wilchis, 1996; López-Wilchis y López-Jardínez, 1998), con los siguientes datos: identificador del ejemplar, nombre del taxón, nombre de la localidad y coordenadas geográficas. Los nombres de los taxones fueron asignados de acuerdo con un catálogo de referencia para los mamíferos terrestres (Ramírez-Pulido *et al.*, 1996). Las coordenadas geográficas de los sitios de recolecta del ejemplar fueron validadas respecto a los límites nacionales (Sistema de Información Biótica v. 3.0 [Conabio, 1998]). Se obtuvieron 56,859 registros de ejemplares pertenecientes a 703 taxones: 161 géneros, 425 especies y 117 subespecies (para una lista completa de las especies ver Escalante *et al.*, en prensa).

¿Por qué los mamíferos terrestres?

El interés en establecer las relaciones filogenéticas de los mamíferos se ha incrementado en los últimos 15 años. Varios factores han contribuido

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

36-7

do a incrementar este interés: (1) la metodología cladística y los consecuentes cambios en la clasificación tradicional; (2) la combinación de la información acerca de taxones extintos y actuales; y (3) las aproximaciones moleculares a la reconstrucción filogenética, así como su comparación con estudios morfológicos (Allard *et al.*, 1999). Los estudios actuales sobre el origen de los mamíferos indican que los Mammalia son un taxón monofilético, diagnosticado por compartir varias novedades evolutivas con significado biológico (Rowe, 1988; Lucas, 1992; Rowe y Gauthier, 1992; Benton, 1997; McKenna y Bell, 1997; Vaughan *et al.*, 2000).

Ron (2000) mencionó que los organismos ideales para aplicar algunas técnicas biogeográficas (Análisis de Parsimonia de Endemismos y cladísticas) son aquellos que tienen capacidades de dispersión limitadas y especian de manera vicariante. Lynch (1989; en Ron, 2000) encontró evidencia que sugiere que la vicarianza es el modo de especiación más común entre los vertebrados. De esta manera, la mayoría de los mamíferos terrestres pueden ser un grupo bastante útil, considerando además que en el país existe gran tradición en su estudio (Loón, 1989).

Análisis de trazos

Un punto crucial en un atlas biogeográfico es la obtención de trazos generalizados y nodos, los cuales representan componentes bióticos ancestrales y áreas geobióticamente compuestas, respectivamente (Craw *et al.*, 1999). Los métodos panbiogeográficos pueden usarse para reconocer homología espacial, y ordenar a los taxones bajo estudio en diferentes conjuntos bióticos (Espinosa-Organista y Morrone, 1998). Se considera que la mastofauna mexicana es una de las más ricas del mundo, con 147 especies endémicas y el resto son una combinación de elementos neárticos y neotropicales en proporciones casi iguales (Arita y Ceballos, 1997). Se escogieron algunos taxones con afinidad neártica para iniciar el análisis de trazos, que fueran organismos con pequeñas capacidades de dispersión y

de los que se tuviera un mínimo de dos localidades de registro. Los taxones seleccionados fueron: *Cryptotis goldmani*, *C. magna*, *C. mexicana*, *C. parva*, *Megascorex gigas* (Insectívora), *Microtus californicus*, *M. guatemalensis*, *M. mexicanus*, *M. oaxacensis*, *M. quasater*, *M. umbrinus* (Rodentia), *Sorex eremicus*, *S. microdon*, *S. milleri*, *S. monticolus*, *S. oreopolus*, *S. ornatus*, *S. russurrei*, *S. stizodon*, *S. ventralis* y *S. veraepacis* (Insectívora).

Con los puntos de cada taxón, representados gráficamente en un Sistema de Información Geográfica (SIG), se dibujaron los trazos individuales y posteriormente se superpusieron con el fin de delimitar trazos generalizados. En la figura 1 se muestran los trazos para los roedores, y en la figura 2 para los insectívoros. Finalmente, en los sitios donde convergieron distintos trazos generalizados, se delimitaron los nodos. Si se superponen los nodos a las provincias biogeográficas (Morrone *et al.*, 2002) se encuentra gran coincidencia con las provincias montañosas principales: Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental (Fig. 3).

Áreas de endemismo

La identificación de áreas de endemismo puede realizarse empleando el Análisis de Parsimonia de Endemismos (ver Escalante y Morrone, este vol.; Morrone y Escalante, 2002). Los registros de los mamíferos de la base de datos pueden transformarse en una matriz de presencia-ausencia para un PAE. Se elaboró una matriz con todos los taxones en la base de datos (géneros, especies y subespecies) y un sistema de 47 ecorregiones (Conabio, 1999). Se ha comprobado que el PAE brinda resultados mejores si se utilizan unidades naturales (como ecorregiones) en lugar de unidades arbitrarias, como cuadrículas (Morrone y Escalante, 2002). Al emplear un algoritmo de parsimonia se obtuvo un cladograma de consenso con 3009 pasos, CI = 0.23, RI = 0.62 y RC = 0.14 (Escalante *et al.*, en prensa). Se detectaron cinco clados principales, a partir de la distribución compartida de los

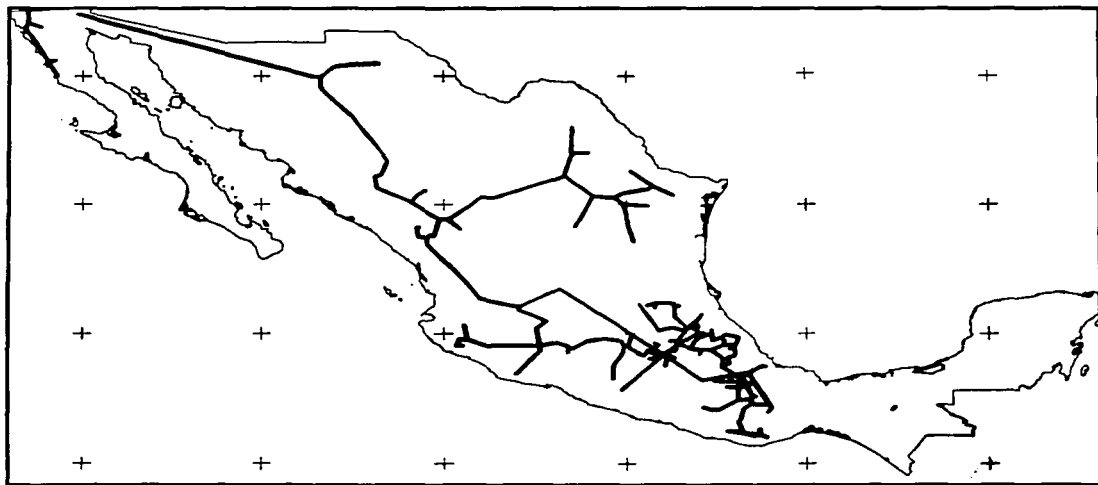


Fig. 1. Trazos individuales para seis especies de roedores neárticos.

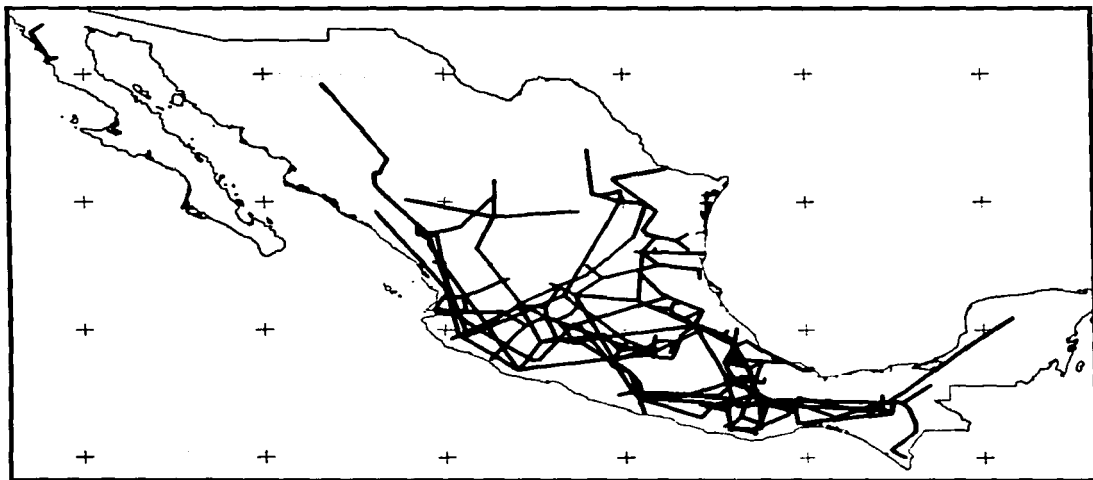


Fig. 2. Trazos individuales para seis especies de roedores neotropicales.

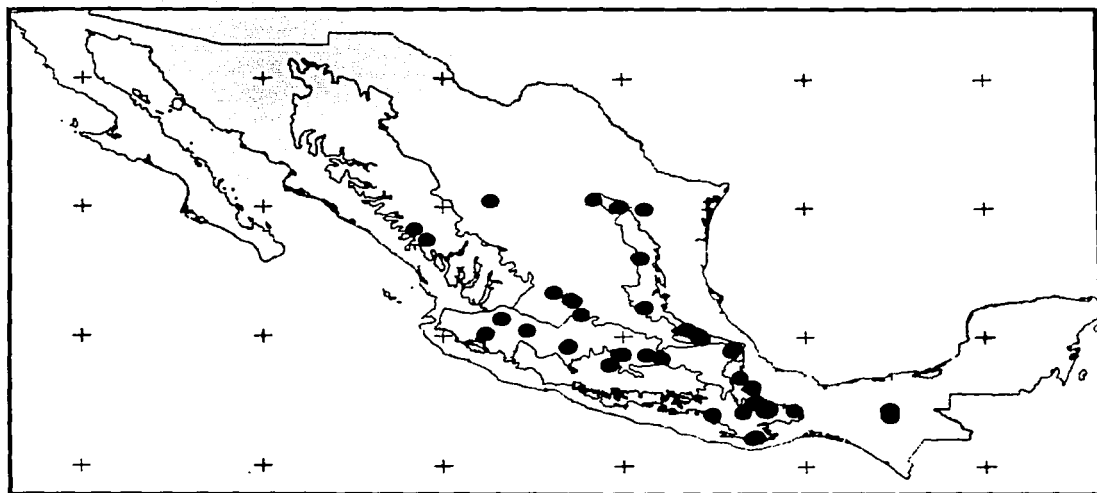


Fig. 3. Nodos que resultan de la intersección de distintos trazos de roedores e insectívoros neárticos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

36-9

taxones que delimitaron cinco áreas de endemismo: Atiplano Norte, Baja California, Chiapas, Istmo y Península de Yucatán (Fig. 4).

Baja California es un área con patrón anidado, donde la porción mayor está caracterizada por *Ammospermophilus leucurus*, *Myotis evotis milleri*, *Neotoma lepida lepida*, *Peromyscus eva*, *Spermophilus beecheyi*, *Perognathus longimembris*, la intermedia por *Chaetodipus fallax*, *Peromyscus guardia*, *P. eva*, *Spermophilus beecheyi* y *S. atripicalis*; y la menor por *Chaetodipus californicus*, *Dipodomys gravipes*, *Microtus californicus*, *Myotis evotis milleri*, *Neotoma fuscipes*, *Peromyscus californicus insignis*, *Sylvilagus bachmani*, y *Tamiasciurus mexarisi*. Los taxones que en el cladograma se presentaron como sinapomorfías para el Atiplano Norte fueron *Cynomys mexicanus*, *Myotis planiceps*, *Sorex milleri*, *Dipodomys merriami marginatus* y *Peromyscus hooperi*. El área del Istmo está sustentada por *Lepus flavigularis*, *Peromyscus melanurus*, *Heteromys desmarestianus goldmani*, *Microcyonotis brachyotis*, *Rheomys mexicanus*, *Saccopteryx leptura* y *Sciurus variegatoides goldmani*. Para la Península de Yucatán, *Microcyonotis schmidtorum* y *Mimom crenolatum keenani*. El área de endemismo de Chiapas está sustentada por *Oryzomys saturator*, *Peromyscus zarhynchus*, *Sorex stizodon* y *Tylomys tumbalensis*.

Riqueza de especies

El Atlas Biogeográfico también puede incluir un análisis de patrones de riqueza de especies o diversidad aifa, ya que es la medida más simple de la diversidad. En un SIG se presentaron los puntos de los ejemplares en un mapa del país superpuestos a una cuadrícula de 1° de latitud x 1° de longitud. En cada cuadro de la cuadrícula (en total, 230) se contó el número de especies y se dibujaron isoclinas con este número por cuadro, empleando una modificación al método de Kohlmann y Sánchez (1984), que consistió en identificar 'puntos de observación' (las gradículas con la más alta riqueza de especies) a partir de los cuales se dibujaron líneas que unen todos los puntos, donde por extrapolación se obtuvo el valor del número de especies correspondiente entre el total de especies registradas en el punto de observación y todos los cuadros contiguos. El mapa de isoclinas reveló un mayor número de especies hacia el centro y sureste del país, y un menor

número en las penínsulas y el extremo norte (Fig. 5). Se observó que existe gran coincidencia entre las zonas mejor estudiadas con las zonas más ricas en especies (Escalante *et al.*, en prensa). Asimismo, se han detectado los mismos patrones de riqueza con otros métodos (Ceballos y Navarro, 1991; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Fa y Morales, 1998; Anta, 1999).

Consideraciones finales

Se ha sugerido que los análisis de patrones de riqueza, la identificación de áreas de endemismo, los análisis panbiogeográficos, los índices filogenéticos y los análisis cladísticos pueden ser útiles para seleccionar áreas de conservación (ver Espinosa-Organista y Morrone, 1998, y citas en el mismo). Así, considero necesaria la conclusión del Atlas Biogeográfico de los Mamíferos de México, incluyendo análisis de biogeografía cladística, la identificación de nodos para grupos neotropicales, y la obtención de índices filogenéticos. El papel de la biogeografía en la conservación puede considerarse desde dos puntos de vista: (a) descriptivo, que involucra la identificación de áreas de distribución, el descubrimiento de patrones de distribución, y la comparación de biotas de diferentes áreas; y (b) analítico, donde se aporta información necesaria para la conservación y la determinación directa de áreas prioritarias a conservar (Cnsci *et al.*, 2000).

La fauna de mamíferos de México es única, la convergencia de dos regiones biogeográficas produce una composición taxonómica singular y un número de especies endémicas mayor al que se esperaría para un país del tamaño de México (Anta y Ceballos, 1997). Así, es urgente proteger nuestra mastofauna, pero también es necesario desarrollar metodologías que nos permitan establecer más objetivamente los criterios para la priorización de la biodiversidad, alejándonos de criterios subjetivos.

Agradecimientos

A la DGEF de la UNAM por la beca para realizar mis estudios de doctorado. La Conabio me proporcionó las bases de datos para realizar el análisis.

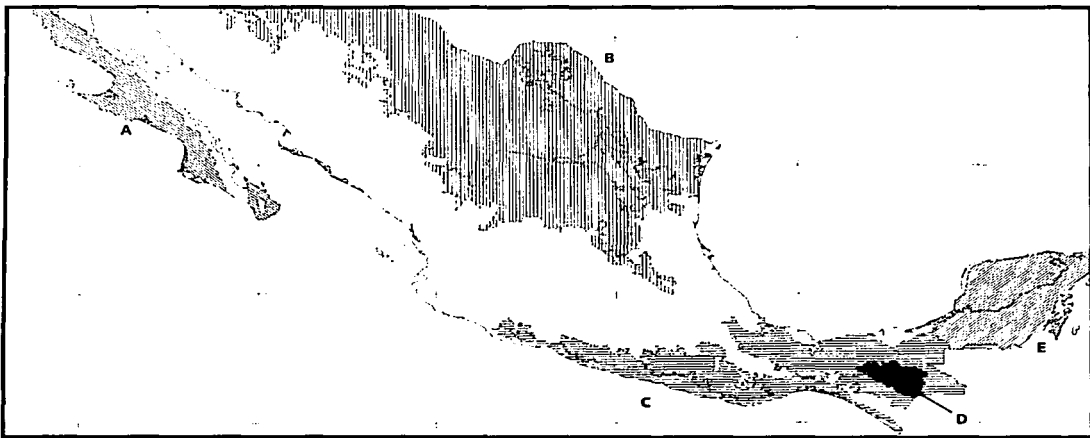


Fig. 4. Áreas de endemismo identificadas para los mamíferos de México. A = Baja California; B = Atiplano Norte; C = Istmo; D = Chiapas; E = Península de Yucatán.

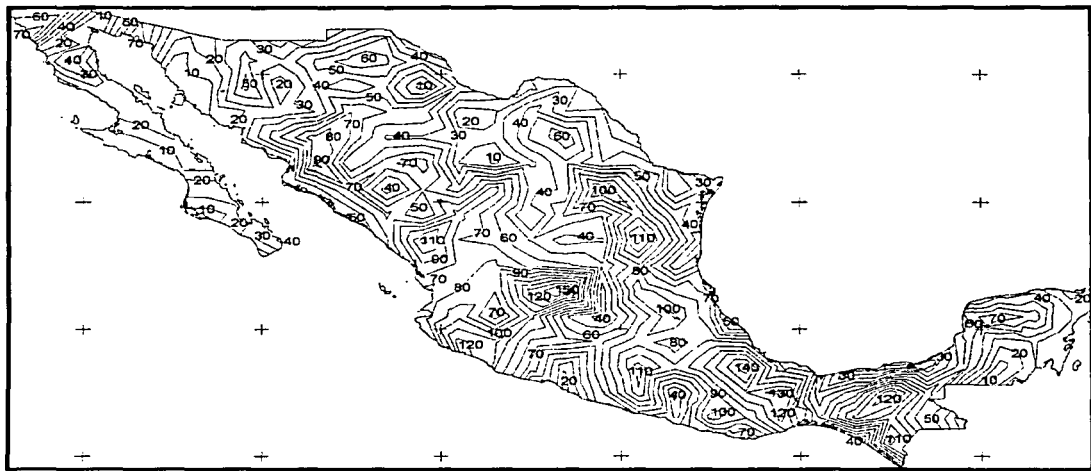


Fig. 5. Isoclinas de número de especies de mamíferos terrestres de México, dibujadas con base en una cuadrícula de 1° de latitud x 1° de longitud.

H. Arita, G. Ceballos y R. López-Wichis amablemente me permitieron el uso de sus bases de datos. Agradezco a J. J. Morrone, J. Llorente, J. Ramírez-Pulido, D. Espinosa, C. Aguilar y G. Rodríguez por sus comentarios.

Referencias

- Allard, M. W., R. L. Honeycutt y M. J. Novacek. 1999. Advances in higher level Mammalian relationships. *Cladistics*, 15: 213-219.
- Álvarez, T. y F. de Lachica. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 219-257. En: Flores, A., L. González, T. Álvarez y F. Lachica (eds.). *El escenario geográfico. Volumen II, Recursos Naturales*. SEP-INAH, México, D. F.
- Álvarez Mondragón, E. 2001. Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Arita, H. 1999. Escalas y la diversidad de mamíferos de México. Mapa elaborado en convenio con la CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx>. Publicado en: Arita, H., F. Figueroa, A. Frish, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1998. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conserv. Biol.*, 11: 92-100.
- Arita, H. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: Distribución y estado de conservación. *Rev. Mex. Mastozool.*, 2: 33-71.
- Benton, M. J. 1997. *Vertebrate Paleontology*. 2nd. ed. Chapman and Hall, Londres.
- Ceballos, G. y H. T. Arita. 1996. Proyecto A003: Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México, apoyado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, pp. 166-197. En: Mares, M. y D. Schmidly. *Latin American Mammalogy*. University of Oklahoma Press, Oklahoma.
- Conabio. 1998. *Sistema de Información Biótica v. 3.0: Manual de usuario*. México, D. F.
- Conabio. 1999. *Ecorregiones de México*. Escala 1: 1 000 000. CCA-Conabio, México, D. F. <http://www.conabio.gob.mx>.
- Conabio. 2000. *Estrategia nacional sobre biodiversidad de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. J. Wiley and Sons, Nueva York.
- Dice, L. R. 1943. *The biotic provinces of North America*. Univ. Michigan Press, Ann Arbor.
- Escalante, E. y J. J. Morrone. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? En este volumen.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. En prensa. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 87.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. En prensa. Patterns of endemism of terrestrial mammals within Mexican ecoregions. *Acta Zool. Mex.*
- Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa y J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: Aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(92): 325-341.
- Espinosa-Organista y J. J. Morrone. 1998. On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation. *J. Comp. Biol.*, 3(2): 171-175.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México, pp. 315-352. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1946. Biotic provinces of Mexico. *J. Mammal.*, 26: 347-360.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

36-11

- Hilton-Taylor, C. (comp.).** 2000. *2000 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN/GSSC. Gland y Cambridge.
- Kress, W. J., W. R. Heyer, P. Acevedo, J. Coddington, D. Cole, T. L. Erwin, B. J. Meggers, M. Pogue, R. W. Thorington, R. P. Vari, M. J. Weitzman y S. H. Weitzman.** 1998. Amazonian biodiversity: Assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiv. Conserv.* 7(12): 1577-1587.
- Kohlmann, B. y S. Sánchez.** 1984. Estudio areográfico del género *Burseria* Jacq. ex L. (Burseriaceae) en México: Una síntesis de métodos, pp. 45-115. En: Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlman y S. Sánchez. *Métodos cuantitativos en la biogeografía*. Instituto de Ecología A. C., México, D.F.
- León, L.** 1989. Algunos aspectos de la taxonomía mastozoológica en México: historia, problemática y alternativas. *Ciencias, nro. esp.*, 3: 8-17.
- Lira, I. E., C. Mudespacher y B. García-Güido.** 1994. *Theria: Diccionario de Mamíferos*. AGT Editor, S. A., México, D. F.
- Llorente, J., L. Oñate, A. Luis e I. Vargas.** 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución geográfica e ilustración*. UNAM, México, D.F.
- Lobo, J. M.** 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales?. pp. 55-88. En: Martín-Piñera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica. PriBES 2000*. SEA-CYTED-Instituto Humboldt. M3m: Monografías Tercer milenio. Zaragoza.
- Lobo, J. M., I. Castro y J. C. Moreno.** 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 233-253.
- López-Wilchis, R.** 1996. Proyecto P130: "Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá", apoyado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- López-Wilchis, R. y J. López-Jardínez.** 1998. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Vol. 1. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Lucas, S. G.** 1992. Extinction and the definition of the class Mammalia. *Syst. Biol.*, 41(3): 370-371.
- McKenna, M. C. y S. K. Bell.** 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, Nueva York.
- Morrone, J. J.** 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad, pp. 69-78. En: Martín-Piñera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica. PriBES 2000*. SEA-CYTED-Instituto Humboldt. M3m: Monografías Tercer milenio. Zaragoza.
- Morrone, J. J.** 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3., Zaragoza.
- Morrone, J. J. y T. Escalante.** 2002. Parsimony Analysis of Endemity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: When size matters. *J. Biogeogr.* 29: 1095-1104.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa.** 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)*, 49(3): 12-16.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar Zúñiga y J. Llorente-Bousquets.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Natur.*, 44(4): 508-515.
- Morrone, J. J., J. Llorente-Bousquets y D. Espinosa-Organista.** 2002. Mexican biogeographic provinces. Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 85: 83-108.
- Morrone, J. J. y A. Ruggiero.** 2000. Cómo planificar un análisis biogeográfico. *Dugesiana*, 7(2): 1-8.
- Oñate-Ocaña, L., J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets,** 2000. Una evaluación del conocimiento y de la distribución de las Papilionidae y Pieridae mexicanas (Insecta: Lepidoptera). *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 81: 117-132.
- Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons y R. R. Chapman.** 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conserv. Biol.*, 15(3): 648-657.
- Ramírez-Pulido, J., M. C. Britton, A. Perdomo y A. Castro-Campillo.** 1986. *Guía de los mamíferos de México: Referencias hasta 1983*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo.** 1990. *Bibliografía reciente de los mamíferos de México: 1984/1988*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. A. Castro-Campillo.** 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, Vol. Esp. (XLIV): 413-427.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo.** 1994. *Bibliografía reciente de los mamíferos de México: 1989/1993*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. A. Castro-Campillo, M. A. Armella y A. Salome-Méndez.** 2001. Bibliografía reciente de los mamíferos de México 1994-2000. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. A. Cervantes.** 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Mus. Texas Tech. Univ.*, 158: 1-62.
- Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Mudespacher e I. Lira.** 1983. *Lista y bibliografía reciente de los mamíferos de México*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J., D. F. Ran y A. Castro-Campillo.** 1994. Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 45: 61-74.
- Ron, S. R.** 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol. J. Linn. Soc.*, 71: 379-402.
- Rowe, T.** 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *J. Vertebr. Zool.* 8: 241-264.
- Rowe, T. y J. Gauthier.** 1992. Ancestry, paleontology, and definition of the name Mammalia. *Syst. Biol.*, 41(3): 372-378.
- Sánchez-Cordero, V. y E. Martínez-Meyer.** 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *PNAS* 97(13): 7074-7077.
- SEMARNAP.** 2000. Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Protección ambiental - Especies de flora y fauna silvestres de México - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial*. 16 de octubre de 2000: 2-56.
- Shaffer, H. B., R. N. Fisher y C. Davidson.** 1998. The role of natural history collections in documenting species declines. *TREE*, 13(1): 27-30.
- Soberón, J., J. Llorente y H. Benítez.** 1996. An international view of national biological surveys. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 83: 562-573.
- Soberón, J., J. Llorente y L. Oñate.** 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: An example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiv. Conserv.*, 9: 1441-1466.
- Stege, H., ter, M. J. Jansen-Jacobs y V. K. Datadin.** 2000. Can botanical collections assist in a National Protected Area Strategy in Guyana? *Biodiv. Conserv.*, 9: 215-240.
- Stuart, L. C.** 1964. Fauna of Middle America, pp. 316-322. En: Vauchope, R., *Handbook of Middle American Indias*. University of Texas Press, Austin.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski.** 2000. *Mammalogy*. 4a. ed. Saunders College Publishing, Orlando.
- Webb, T.** 2000. Exploration of biogeographic databases: Zoom lenses, space travel, and scientific imagination. *J. Biogeogr.* 27: 7-9.

TESIS CON
FALLA DE OPICEN

36-12

*La era esta pariendo un corazón,
no puede más, se muere de dolor,
y hay que acudir corriendo pues se cae el porvenir,
en cualquier selva del mundo, en cualquier calle...*

.....
*La cosa está en las cosas
que yo sé y que usted no sabe,
y en las cosas que usted sabe,
y yo no sé todavía,
y en los sueños que nos faltan para realizar
nuestros sueños, que son sueños de canción.*

Silvio Rodríguez Domínguez

Conclusiones

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CONCLUSIONES

En este trabajo se identificaron los principales patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México, a partir de datos de etiquetas de ejemplares de colecciones biológicas y bibliografía.

Estado del conocimiento

En numerosas ocasiones se ha mencionado que los mamíferos son un taxón muy bien estudiado respecto a otros taxones, pero no existen estudios donde se haya compilado y cuantificado la información de qué sitios en el país están mejor documentados en cuanto a registros de colecciones científicas y bibliografía. Los resultados aquí obtenidos apuntan a que los mamíferos terrestres de México están satisfactoriamente representados en colecciones biológicas nacionales y extranjeras, en cuanto a su número de especies, de ejemplares por especie y de ejemplares por sitios de recolecta. No obstante, existen discontinuidades importantes en el conocimiento de la mastofauna del país, principalmente en el norte y en las penínsulas. Esto resulta fundamental para diseñar nuevos proyectos de exploración hacia esos sitios, hacia dónde deben estar enfocados los nuevos financiamientos, y dónde debe ser prioritaria la conclusión de los inventarios. Para lograr lo anterior, sugiero llevar a cabo estudios más detallados, que permitan determinar el estado del conocimiento a una menor escala, lo cual puede involucrar distintas modelaciones, tales como curvas de acumulación de especies, y estimaciones paramétricas y no paramétricas de la diversidad.

El número de especies de mamíferos terrestres nativos estimadas en este trabajo para el país, varió dependiendo el número de muestras: 443.55 ± 8.61 para la

cuadrícula de 0.5° , 451.05 ± 8.31 para la cuadrícula de 1° , y 454.58 ± 11.17 en las ecorregiones. En general, puede observarse que el número se mantiene alrededor de las 450 especies (entre 434 y 465), lo cual sugiere que a escala nacional, el número de especies no aumentaría sustancialmente, puesto que el número estimado es muy parecido al total propuesto por Ramírez-Pulido *et al.* (1996). Esto no quiere decir que no es necesario mayor muestreo, al contrario, este estudio sugiere que el muestreo debe llevarse a cabo en una escala más fina de análisis, sobre todo para las zonas con menor conocimiento, con la finalidad de concluir listas de especies locales y mejorar los fundamentos predictivos de distribución. Hay que tomar en cuenta que en este análisis se consideraron sólo 425 especies, y hacen falta al menos 25 especies cuyos datos no se encontraban disponibles en las bases de datos. De las especies faltantes, 13 son insulares y en la mayoría de ellas sólo se ha registrado el ejemplar tipo. Además, el número estimado de especies dependerá también de los cambios que sufran los esquemas de clasificación, de la reasignación de estatus taxonómicos a algunas especies, y del descubrimiento de nuevas especies, para lo cual los análisis biogeográficos seguirán siendo fundamentales (p. ej.: Carleton *et al.*, 2002). En México hay una gran cantidad de subespecies descritas, que al ser analizadas taxonómicamente en el futuro, permitirán hacer una evaluación más eficiente del número de especies que habitan el país, ya que las estimaciones actuales aún difieren en cierta medida, desde 450 (Ramírez-Pulido *et al.*, 1996), 462 (Arita y Ceballos, 1997); 485 (Ceballos *et al.*, 2002a, b) y 489 especies (Villa y Cervantes, 2003).

Un método utilizado comúnmente para conocer los patrones de riqueza de un área se basa en los registros de las colecciones (Escalante, 2003; Luis-Martínez *et al.*, 2003). Sin embargo, la estimación de la riqueza únicamente a partir de datos de colecciones puede sesgar de forma importante los datos, y pueden obtenerse patrones no reales. Petersen y Meier (2003) sintetizan las principales desventajas de los datos de

colecciones: (1) los especímenes no están aleatoriamente recolectados; (2) el muestreo no es cuantitativo y se han empleado múltiples técnicas de recolecta; y (3) es posible obtener sobrestimaciones de la riqueza dado que en ocasiones no se considera el reemplazo de especies; como consecuencia, el número estimado puede no reflejar la riqueza verdadera en un punto dado en el tiempo. Para los mamíferos de México, se utilizaron los datos de colecciones para identificar patrones de riqueza. Se encontró que las zonas más ricas en especies se concentran hacia el centro del país y hasta el estado de Chiapas, a ambos lados de la costa. Este patrón coincide con lo reportado para mamíferos voladores y no voladores (Arita, 1993b), así como para otros organismos (aves, Escalante *et al.*, 1993; comelináceas, Hunt, 1993; papilionidos, Llorente y Luis, 1993, Luis-Martínez *et al.*, 2003; pteridofitas, Riba, 1993; *Pinus*, Styles, 1993). También se encontró una alta correspondencia entre las zonas más ricas en especies y donde existe mayor esfuerzo de recolecta (Escalante *et al.*, 2002). Por otro lado, las clinas de riqueza de especies a partir de los registros en las cuadrículas de 1° revelaron una zona con alta riqueza en el estado de Guanajuato (Escalante, 2003), la cual no ha sido reportada con anterioridad, lo que puede sugerir tres situaciones: (1) existen errores en las etiquetas que están sobreestimando la riqueza en esta zona, principalmente en la determinación de los ejemplares o en la referencia geográfica; (2) existe un esfuerzo de muestreo que influye de manera importante en la riqueza de la zona; y (3) existía una zona de alta riqueza en el pasado que con los datos históricos podría identificarse, pero con datos actuales ya no es posible descubrirla.

Dado lo anterior, resulta fundamental emplear métodos que permitan eliminar el sesgo de la recolecta, y estimar el número de especies real de un área, a partir de la riqueza conocida, empleando estimadores más eficientes. Una estrategia a seguir es la elaboración de curvas de acumulación de especies por sitio (por ejemplo, por cuadrícula), lo cual permitirá establecer si los inventarios de cada área individual se

acercan a estar completos. El empleo de métodos paramétricos de estimación de la riqueza de especies, como complemento a los no paramétricos, permitirá realizar mejores predicciones de la riqueza de especies de un área particularmente a partir de los datos de ejemplares de colecciones. La principal ventaja de los métodos paramétricos sobre los no paramétricos (p. ej.: *Chao2*) es que permiten extrapolar los resultados una vez que se ha obtenido la ecuación que explique la riqueza en los lugares bien muestreados hacia zonas con bajo muestreo; además los métodos paramétricos son más poderosos y trabajan con variables continuas, mientras que los no paramétricos a menudo trabajan sólo con variables discretas (Lehmkuhl, 1996). Aun así, es necesario seguir examinando la bondad de cada método con diferentes aproximaciones para obtener mejores estimaciones (Soberón y Llorente, 1993; Flather, 1996; León-Cortés *et al.*, 1998; Petersen y Meier, 2003; Petersen *et al.*, 2003).

Patrones históricos

En México, el reconocimiento de áreas de endemismo y provincias biogeográficas basadas en la distribución de los mamíferos inició con Dice (1943), quien propuso una primera clasificación biogeográfica para el norte del país. Desde entonces, se han desarrollado numerosas regionalizaciones que han intentado reflejar las relaciones *naturales* de las áreas, aunque se ha demostrado que no todas las regionalizaciones obtenidas hasta la fecha representan los patrones reales de los organismos.

En este trabajo se propuso la existencia de al menos cinco áreas de endemismo identificadas para los mamíferos terrestres de México: Altiplano Norte, Altos de Chiapas, Baja California, Istmo y Península de Yucatán. Fa y Morales (1993) encontraron que el mayor número de especies endémicas de mamíferos se concentra en el Eje Volcánico Transmexicano y la Sierra Madre del Sur, aunque el área más importante se extiende a

lo largo de la Sierra Madre Occidental y en el Istmo de Tehuantepec. Sin embargo, en este caso Fa y Morales (1993) se refieren al endemismo como únicamente a "un taxón confinado a un área particular por razones históricas, ecológicas o fisiológicas". Las áreas de endemismo que se identificaron aquí están diagnosticadas no sólo por la pertenencia exclusiva de un taxón a un área (Zunino y Zullini, 2003), sino por la simpatria (homopatria) de las distribuciones, probablemente por lo que no necesariamente coinciden. No obstante, esos sitios mencionados por otros autores pueden ser reconocidos como áreas con diferentes orígenes históricos, ya que algunos coinciden con los nodos biogeográficos.

Puesto que la historia geológica de México ha tenido una influencia importante en los patrones de distribución de los mamíferos terrestres, las áreas de endemismo encontradas mediante el PAE bajo el enfoque vicariante estarían indicando taxones y áreas que han tenido una historia compartida, que han estado aislados de otras áreas por barreras geográficas. Las zonas del Altiplano Norte, Altos de Chiapas, Baja California, Istmo y Península de Yucatán han tenido historias geológicas y ecológicas peculiares que las han conformado como áreas de endemismo, las cuales han permanecido aisladas durante largas épocas.

La península de Baja California fue el área donde se encontró el mayor número de especies endémicas y características. La apertura del Golfo de California tiene alrededor de cuatro o cinco millones de años, y es uno de los principales eventos geológicos del Cenozoico (Viniegra, 1992). En los cladogramas derivados de PAE, la Península de Baja California siempre se encontraba como un conjunto de áreas separado del resto del país, lo cual coincide con algunos estudios realizados mediante otros métodos y taxones (Ramírez-Pulido *et al.*, 1994; Morrone *et al.*, 1999). Lo anterior puede indicar que el evento de vicarianza que separó a la península del resto del país ha sido de gran relevancia para condicionar las distribuciones actuales de mamíferos.

Adicionalmente, dentro de la península se observó un patrón de endemismo sucesivamente anidado (Escalante *et al.*, 2003b). Rojas-Soto *et al.* (2003) encontraron un patrón similar para las aves terrestres residentes de la península de Baja California, donde además se puede dividir a la península en una parte norte y una sur. Rojas-Soto *et al.* (2003) diferenciaron a la provincia del Cabo y sugieren que esta zona tiene una relación muy estrecha con el resto de la península. En los análisis que aquí se presentaron no se logró hacer esa distinción, aunque se recomienda realizar estudios más detallados que permitirían proponer la existencia de la provincia del Cabo para los mamíferos, o dividir la provincia de Baja California en dos distritos.

A partir de los análisis de PAE con 14 provincias biogeográficas de Morrone *et al.* (2002), se obtuvo una regionalización biogeográfica natural de México de 15 provincias incluidas en tres dominios, dos subregiones y dos regiones. En el cuadro 1^{*} se presenta una comparación entre los diferentes esquemas de regionalización realizados para México, donde se puede observar que coinciden en la mayoría de sus delimitaciones. Rojas-Soto *et al.* (2003) mencionan que la ausencia de definición biogeográfica clara de algunas áreas puede deberse a varios factores, tales como la existencia de baja diferenciación (baja endemidad), o a la presencia de homoplasias geográficas causadas por extinciones de poblaciones locales o dispersión. Esto puede estar ocurriendo en los casos de las provincias donde existe conflicto: la delimitación del dominio Continental Norte, la separación en dos de la provincia de Baja California (Baja California y Del Cabo), la distinción entre las provincias del Altiplano Mexicano Norte y Sur, y la posible inclusión de una provincia en el Istmo de Tehuantepec. En estos casos se recomienda que esas áreas sean estudiadas con mayor detalle y con mayor evidencia.

* En los diferentes esquemas de clasificación, las provincias no son estrictamente equivalentes, y los esquemas pueden haber sido propuestos no sólo con base en la distribución de mamíferos, sino con una combinación de taxones.

Este trabajo	Dice (1943)	Goldman y Moore (1945), Villa y Cervantes (2003)	Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1990)	Morrone <i>et al.</i> (2002)
California	Californiana	California	Californiana	California
Baja California	San Lucas	Desierto del Vizcaíno, Baja California Sur	Baja Californiana, Del Cabo	Baja California
Sonora	Sonorense	Sonora, Sinaloa	Sonorense, Sinaloense	Sonora
Altiplano Mexicano Norte	Chihuahuense	Chihuahua-Zacatecas	Chihuahuense, Coahuilense	Altiplano Mexicano
Altiplano Mexicano Sur	Chihuahuense	Chihuahua-Zacatecas	Zacatecana	Altiplano Mexicano
Tamaulipas	Tamaulipeca	Tamaulipas	Tamaulipeca	Tamaulipas
Sierra Madre Occidental	Apachiana y Duranguense	Sierra Madre Occidental	Sierra Madre Occidental	Sierra Madre Occidental
Sierra Madre Oriental	Potosina	Sierra Madre Oriental	Sierra Madre Oriental	Sierra Madre Oriental
Costa Pacífica Mexicana		Nayarit-Guerrero, Tehuantepec	Guerrerense, Nayarita, Sinaloense, Chiapaneca, Oaxaco-Tehuacanense	Costa Pacífica Mexicana
Golfo de México		Veracruz, Tehuantepec	Del Golfo	Golfo de México
Eje Volcánico Transmexicano		Volcánica Transversal	Volcánico transversa	Eje Volcánico Transmexicano
Depresión del Balsas			Del Balsas	Depresión del Balsas
Chiapas		Altos de Chiapas	Chiapaneca	Chiapas
Sierra Madre del Sur		Sierra Madre del Sur	Sierra Madre del Sur	Sierra Madre del Sur
Península de Yucatán		Península de Yucatán	Yucateca	Península de Yucatán

Cuadro I. Esquemas de regionalización de México.

Por otro lado, las distribuciones de los mamíferos de afinidad neártica en México indicaron la presencia de nodos biogeográficos en las provincias Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y Chiapas (Escalante *et al.*, enviado). La presencia de los nodos permitió identificar una zona de transición entre las

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

regiones Neártica y Neotropical, localizada en las anteriores provincias más la provincia de la Sierra Madre Occidental. La zona de los Altos de Chiapas, aunque pertenece a la región Neotropical, se mantiene como un relicto de la biota neártica. Otros autores empleando diferentes taxones han encontrado nodos en estas zonas (Luna-Vega *et al.*, 2000; Álvarez-Mondragón, 2001; Contreras-Medina y Eliosa, 2001), y otros autores con otros métodos han propuesto que se trata de límites entre regiones (Ortega y Arita, 1998; Marshall y Lieberr, 2000). Los nodos biogeográficos y la zona de transición parecen representar zonas activas biológicamente, donde la historia compuesta de las áreas es importante. Considero que es necesario desarrollar otros métodos que permitan detallar la zona de transición propuesta, así como realizar más análisis de este tipo incluyendo otros taxones, principalmente a los mamíferos de afinidad neotropical.

Conservación

Los hábitats terrestres de México son de importancia biológica, ya que pueden contener gran variedad de especies, estar habitados por especies raras o de distribución restringida, o poseer taxones circunscritos al territorio mexicano (Toledo y Ordóñez, 1993). Una gran parte de las zonas de hábitat del país actualmente sufren una importante alteración, y las principales amenazas a la biodiversidad mexicana incluyen la deforestación, la producción ganadera, la agricultura, la producción forestal, la modificación de ciclos hidrológicos, los incendios forestales, la contaminación, el desarrollo de la industria petroquímica, la sobreexplotación de la fauna marina, la caza y comercio de especies en peligro, y la extinción de especies, entre otros (Toledo y Ordóñez, 1993; Challenger, 1998).

Como respuesta a la perturbación de esos ambientes, se han desarrollado diferentes formas de encarar el problema. En el pasado, las estrategias de conservación

han incluido la protección de especies con importancia social y cultural, de especies conspicuas y carismáticas, y de especies en riesgo. Actualmente, la gama de respuestas a los problemas de conservación incluye desde bancos de germoplasma y reproducción de especies en cautiverio, hasta la creación de santuarios, parques y reservas. Esta última estrategia continúa siendo una de las más viables para proteger ecosistemas y conjuntos de especies completos, pero en ocasiones se ha favorecido la creación de áreas protegidas sin sustento científico, únicamente por motivos políticos, culturales o recreativos.

Puesto que es imposible conservar todo el territorio, es necesario tomar decisiones acerca de la biodiversidad basadas en criterios científicos, y establecer prioridades de conservación. Algunos de los criterios que se han empleado han incluido a las áreas con la mayor riqueza de especies (Peet, 1974; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995; Scott *et al.*, 1997); áreas con especies raras (Arita *et al.*, 1990, 1997), endémicas (Fonseca y Olivieri, 1998), en riesgo (Hilton-Taylor, 2000), clave o distintividad de especies (Williams *et al.*, 1994); áreas complementarias en cuanto a su riqueza de especies (Ceballos, 1999); áreas con orígenes históricos diferentes (Grehan, 1989; Luna-Vega *et al.*, 2000); áreas de endemismo (Thirgood y Heath, 1994; Posadas y Miranda-Esquivel, 1999; Cavieres *et al.*, 2002); áreas con importancia filogenética (Vane-Wright *et al.*, 1991); entre otras. Sin embargo, un criterio único tampoco puede ser la clave de la conservación, sino que se debería preferir una combinación de criterios (Williams y Humphries, 1994; Caldecott *et al.*, 1996; Williams *et al.*, 1996a, b; Ceballos *et al.*, 1998; Espinosa-Organista y Morrone, 1998; Williams, 1998; Eeley *et al.*, 2001).

Un problema para determinar prioridades de conservación es elegir entre las áreas ricas en especies y los endemismos, pues se ha observado que existe una baja

correspondencia entre áreas de alta diversidad, alto endemismo y alto número de especies en riesgo (Ceballos *et al.*, 1998; Luis-Martínez *et al.*, 2003).

En este trabajo se identificaron áreas importantes para la conservación de los mamíferos terrestres de México determinadas combinando los criterios de área de endemismo, alta riqueza de especies, y presencia de especies en riesgo, las cuales incluyeron como mínimo 57 áreas (21 ANP y 36 RTP). La RTP "Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas" resultó el área más importante para conservar, ya que posee una alta riqueza específica, pertenece a un área de endemismo y posee especies características y endémicas en riesgo. En general, las tierras altas de Chiapas también resulta de gran importancia para otros taxones como algunos lepidópteros (alto endemismo, Luis-Martínez *et al.*, 2003).

Por otro lado, se reconoció la falta de áreas protegidas en la ecorregión "Selvas secas de la Península de Yucatán". Se recomienda que en un corto plazo sea considerada dicha zona para su evaluación de acuerdo con las prioridades de otros taxones y sean analizadas bajo el enfoque de complementariedad, para que si es el caso, se proponga su incorporación a las RTP o ANP.

Para el establecimiento de estrategias de conservación, es necesario considerar además otros taxones, hacer estudios a diferentes escalas espaciales, y emplear métodos variados, con la finalidad de integrar más criterios e información. La elección de nuevas áreas para conservación debe hacerse no sólo desde el punto de vista biológico, sus criterios deben considerarse en conjunto con los problemas sociales y económicos de las zonas, así como verificar la existencia de la infraestructura, legislación, y recursos humanos adecuados para su aplicación.

Perspectivas

Puesto que la biogeografía es una ciencia predictiva, el descubrimiento de los patrones de distribución geográfica de diferentes organismos permitirá el entendimiento de los procesos que los han originado, las interacciones entre esos procesos, y sus efectos a largo plazo; permitiendo hacer proyecciones acerca del futuro de las especies, los ecosistemas, las comunidades y los biomas (Brown y Lomolino, 1998; Cox y Moore, 2000). La base de datos que se empleó en este trabajo puede ser mejorada al incorporar más datos y completar los faltantes, lo cual permitirá aumentar el valor predictivo de los mismos.

Aunque los patrones identificados en este estudio fueron básicamente históricos, no debe descartarse el hecho de que los factores ecológicos están condicionando también la existencia de esos patrones. Por otro lado, cada vez es más evidente que la separación entre biogeografía histórica y ecológica ha sido innecesaria, dado que todos los patrones de distribución y diversidad han sido influidos por procesos históricos y ecológicos (Brown y Lomolino, 1998). El descubrimiento y descripción de los patrones de distribución de los mamíferos terrestres permitirá la inferencia de los procesos que han operado a través del tiempo y del espacio, los cuales han conformado los patrones, permitiendo ponderar la importancia de cada uno. El estudio posterior de los procesos deberá estar reforzado por evidencia geológica y paleontológica, lo que aumentará el poder predictivo de los datos.

El estudio de los patrones de distribución geográfica bajo diferentes hipótesis históricas puede implicar distintas premisas. Cuando se adopta un enfoque dispersalista es necesario tomar en cuenta las capacidades de dispersión de los taxones; en cambio, en la biogeografía cladista es indispensable que los taxones analizados sean monofiléticos, es decir, que es necesario que las relaciones filogenéticas estén bien

resueltas; mientras que en la panbiogeografía, un grupo no puede calificarse de monofilético si no muestra congruencia tanto en espacio como en forma. En la hipótesis de dispersión es una desventaja importante el hecho de no poder explicar los patrones hallados en la naturaleza, y que por lo mismo, para cada taxón debe proponerse una historia propia de su distribución actual, la cual generalmente es narrativa. El principal problema de la biogeografía cladística es la disponibilidad de grupos suficientes, cuyas filogenias se consideren satisfactoriamente resueltas. En el caso de la panbiogeografía la inferencia de origen común debe probarse simultáneamente en biogeografía y sistemática.

De cualquier forma, a pesar de estos puntos en conflicto, es posible que próximamente se lleve a cabo una síntesis metodológica en la biogeografía histórica, a medida en que existan más filogenias resueltas y se conozcan mejor las distribuciones de los taxones. En el caso de los mamíferos terrestres de México, estaremos a pocos pasos de lograr esa síntesis metodológica, puesto que las áreas de distribución de los taxones están suficientemente conocidas, aunque en algunos aspectos deban refinarse y realizarse mejores aproximaciones. Adicionalmente, en el país los estudios sistemáticos están adquiriendo mayor auge, y pronto podrá disponerse de filogenias confiables para la mayoría de las especies, además de datos importantes sobre su historia de vida y capacidades de dispersión.

En las últimas décadas se han desarrollado grandes avances en la biogeografía, debido principalmente a una mejor documentación de los patrones de distribución, mejor información acerca de la superficie de la Tierra a partir de las técnicas de percepción remota, gran capacidad de compilación y análisis de datos geográficos por el uso de nuevas herramientas de cómputo más poderosas, y el enorme progreso de la biogeografía con el uso de información de ecología, sistemática y de las ciencias de la Tierra (Brown, 2001). En el futuro cercano, los estudios biogeográficos tenderán a ser

interdisciplinarios y sintéticos, podrán contribuir enormemente en estudios de monitoreo ambiental, problemas de salud pública, manejo de especies con valor comercial, estudios ecológicos y de restauración, y por supuesto a la conservación de la biodiversidad y a su mejor aprovechamiento, especialmente en el establecimiento de prioridades para la conservación de la diversidad biológica (Brown y Lomolino, 1998; Spellerberg y Sawyer, 1999).

En México, la conformación de un sistema eficaz de ANP es uno de los principales retos. A pesar de que en el pasado se ha enfrentado principalmente a la falta de presupuesto, de planes de manejo y de la participación de las comunidades en los proyectos de conservación (Conabio, 1998; Simonian, 1999), el futuro es prometedor. La evaluación biogeográfica de diversos taxones en dichas áreas permitirá su priorización, y por lo tanto el mejor aprovechamiento de sus recursos, una mejor asignación de financiamiento, y la más eficiente conservación de la biodiversidad en sus múltiples niveles de organización (genética, específica y ecosistémica).

El empleo de métodos de análisis rigurosos como los de la biogeografía cladística y la panbiogeografía, así como el desarrollo de nuevas tecnologías, para el descubrimiento de los patrones de distribución de diferentes taxones, permitirán elaborar regionalizaciones naturales. Los mamíferos terrestres seguirán siendo para la biogeografía los taxones de estudio por excelencia, pero es necesario que sean conservados, ya que también son uno de los taxones que tiene más presiones ambientales.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton (eds.). 1999. *Mamíferos del noroeste de México*, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., México.
- Álvarez-Mondragón, E. 2001. *Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres en México aplicando herramientas panbiogeográficas*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Andersson, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 23: 269-277.
- Arita, H. T. 1993a. *Proyecto P075 "Escalas y la diversidad de mamíferos de México"*. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/cgi-bin/mamiferos.cgi>.
- Arita, H. T. 1993b. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128. En: Medellín, R. A. y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Arita, H. T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation* 6: 787-795.
- Arita, H. 1999. *Escalas y la diversidad de mamíferos de México*. Mapa elaborado en convenio con la CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx>.
- Arita, H. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: Distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 33-71.
- Arita, H., F. Figueroa, A. Frish, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11: 92-100.

- Arita, H., J. G. Robinson, y K. H. Redford. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4(2): 181-192.
- Bojórquez-Tapia, L. A., I. Azuara y E. Escurra. 1995. Identifying conservation priorities in Mexico through Geographic Information Systems and modeling. *Ecological Applications* 5(1): 215-231.
- Bojórquez-Tapia, L. A., P. Balvanera y A. D. Cuarón. 1994. Biological inventories and computer data bases: Their role in environmental assessments. *Environmental Management* 18(5): 775-785.
- Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography* 10: 101-109.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*, 2a. ed., Sinauer Associates, Inc. Pub. Sunderland.
- Bueno-Hernández, A. y J. Llorente-Bousquets. 2000. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia* 22 (2): 161-184.
- Buffon, G. L. L. Comte de. 1761. *Histoire naturelle, generale et particuliere*. Vol. 9. Imprimerie Royal, París.
- Caldecott, J. O., M. D. Jenkins, T. H. Johnson y B. Goombridge. 1996. Priorities for conserving global species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation* 5: 699-727.
- Carleton, M. D., O. Sánchez y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forest. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(3): 488-533.

- Cavieres L. A., M. T. K. Arroyo, P. Posadas, C. Marticorena, O. Matthei, R. Rodríguez, F. A. Squeo y G. Arancio. 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone: Application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation* 11: 1301-1311.
- Ceballos, G. 1999. Áreas prioritarias para la conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas* 27(5): 1-8.
- Ceballos, G. y H. T. Arita. 1996. *Proyecto A003 "Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México"*, Conabio, México.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002a. Mamíferos de México. Pp. 377-413. En: Ceballos, G. y J. A. Simonetti (eds.), *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*, Conabio-UNAM, México, D. F.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002b. The mammals of México: composition, distribution and conservation status. *Museum of Texas Tech University* 218: 1-27.
- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation biology* 9(3): 559-568.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. *Diversity and conservation of Mexican mammals*. Pp. 166-197. En: Mares, M. y D. Schmidly (eds.), *Latin American Mammalogy*, University of Oklahoma Press, Oklahoma.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemismidad. Pp. 87-108. En: Medellín, R. A. y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozología, A. C., México, D. F.

- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications* 8: 8-17.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D.F.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 256-270.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101-118.
- Conabio. 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de país 1998*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Conanp. 2003. *Programa de trabajo 2001-2006*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. <http://www.conanp.gob.mx/index.php>.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. Pp: 197-211. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, Las prensas de Ciencias, México.
- Cox, C. B. y P. D. Moore. 2000. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, 6a ed. Blackwell Science, Oxford.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*, Oxford University Press, Nueva York.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*, Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*, vols. 1, 2a, 2b. Caracas. Publicado por el autor.

- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological sintesis*, Publicado por el autor. Caracas.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*, J. Wiley and Sons, Nueva York.
- Darlington, P. J. 1966. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Harvard University, Estados Unidos.
- Dice, L. R. 1943. *The biotic provinces of North America*, University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Eeley, H. A. C., M. J. Lawes y B. Reyers. 2001. Priority areas for the conservation of subtropical indigenous forest in southern Africa: A case study from Kwazulu-Natal. *Biodiversity and Conservation* 10: 1221-1246.
- Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1993. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. Pp. 279-304. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Escalante, T. En prensa a. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*.
- Escalante, T. En prensa b. ¿Cuántas especies hay?: Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos*.
- Escalante, T. 2003. Avances en el atlas biogeográfico de los mamíferos terrestres de México. Pp. 297-302. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. Llorente-Bousquets. 2003a. Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: ejemplos en México.

- Pp. 303-307. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2003b. Using Parsimony Analysis of Endemicity to analyze the distribution of Mexican land mammals. *The Southwestern Naturalist* 48(4): 563-578.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87: 47-65.
- Escalante, T., D. Espinosa-Organista, J. J. Morrone y J. Llorente. 2003c. De las bases de datos a los atlas biogeográficos. *Ciencia (México)* 54(2): 71-76.
- Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa y J. Soberón. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 24(92): 325-341.
- Escalante, T. y J. J. Morrone. 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? Pp. 167-172. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Escalante, T., J. J. Morrone y G. Rodríguez. En prensa. La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica natural de México. En: Sánchez, G. y A. E. Rojas (eds.), *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*, CIB-UAEH, Pachuca.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. Enviado. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone: A track analysis.
- Espinosa, D., C. Aguilar y T. Escalante. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. Pp. 31-37. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.),

Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, Las prensas de Ciencias, México.

- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, UNAM-CONABIO, México, D. F.
- Espinosa-Organista, D. y J. J. Morrone. 1998. On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation. *Journal of Computational Biology* 3(2): 171-175.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1993. Patrones de diversidad de mamíferos de México. Pp. 315-352. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Flather, C. H. 1996. Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *Journal of Biogeography* 23: 155-168.
- Fonseca, G. A. B. Da, y S. Olivieri. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12(3): 516-520.
- Gaston, K. J. y J. I. Spicer. 1998. *Biodiversity: an introduction*. Blackwell Science, Londres.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1945. Biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26: 347-360.
- Grehan, J. R. 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 731-748.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, Vols. I y II, John Wiley and Sons, Nueva York.

- Heads, M. 1989. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: The parallel arcs model. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 549-585.
- Heck, K. L. Jr., G. van Belle y D. Simberloff. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56: 1459-1461.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutsche Zentralverlag, Berlin.
- Hilton-Taylor, C. (comp.). 2000. *2000 IUCN Red book: list of threatened species*, IUCN/SSC, Cambridge.
- Hunt, D. R. 1993. Commelinaceae de México. Pp. 409-436. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Ippl, S. y V. Flores. 2001. Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 84: 49-63.
- Kress, W. J., W. R. Heyer, P. Acevedo, J. Coddington, D. Cole, T. L. Erwin, B. J. Meggers, M. Pogue, R. W. Thorington, R. P. Vari, M. J. Weitzman y S. H. Weitzman. 1998. Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* 7(12): 1577-1587.
- Lehmkuhl, L. D. 1996. Nonparametric statistics: methods for analyzing data not meeting assumptions required for the application of parametric tests. *Journal of Prosthetics and Orthotics* 8(3): 105-113.
- León, L. 1989. Algunos aspectos de la taxonomía mastozoológica en México: historia, problemática y alternativas. *Ciencias* Número especial 3: 8-17.
- León-Cortés, J. L., J. Soberón-Mainero y J. Llorente-Bousquets. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distributions* 4: 37-44.

- Llorente, J. y A. Luis. 1993. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea). Pp. 149-178. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Llorente, J., P. Koleff, H. Benítez y L. Lara. 1999. *Síntesis del estado de las colecciones biológicas mexicanas*, Conabio, México, D. F.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? Pp. 55-88. En: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000*, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: monografías Tercer milenio, Zaragoza..
- Lobo, J. M., I. Castro y J. C. Moreno. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 233-253.
- López-Wilchis, R. 1996. *Proyecto P130 "Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de los Estados Unidos y Canadá"*, Conabio, México, D. F.
- López-Wilchis, R. y J. López-Jardine. 1998. *Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*, Vol. 1, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D. F.
- Luis-Martínez, A., J. Llorente-Bousquets, I. Vargas-Fernández y A. D. Warren. 2003. Biodiversity and biogeography of mexican butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(1): 209-224.

- Luna-Vega, I., O. Alcántara Ayala, J. J. Morrone y D. Espinosa Organista. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6: 137-143.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*, M & T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1, Zaragoza.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43(3): 438-441.
- Morrone, J. J. 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. Pp. 69-78. En: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000*, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: Monografías Tercer milenio, Zaragoza.
- Morrone, J. J. 2001a. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*, M&T-Manuales & Tesis SEA, Vol. 3., Zaragoza.
- Morrone, J. J. 2001b. *Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*, Las prensas de Ciencias. México, D. F.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución biológica* 4: 119-140.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 26: 373-401.
- Morrone J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: When size matters. *Journal of Biogeography* 29(8): 1095-1104.

- Morrone, J. J. y D. Espinosa-Organista. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* (México) 49(3): 12-16.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar Zúñiga y J. Llorente-Bousquets. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44(4): 508-515.
- Morrone, J. J., J. Llorente-Bousquets, y D. Espinosa-Organista. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 85: 83-108.
- Myers, A. A. y P. S. Giller. 1988. Biogeographic patterns. Pp. 15-21. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animals and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79(3): 772-783.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- Petersen, F. T. y R. Meier. 2003. Testing species-richness estimation methods on single-sample collection data using the Danish Diptera. *Biodiversity and Conservation* 12: 667-686.
- Petersen, F. T. R. Meier y M. N. Larsen. 2003. Testing species richness estimation methods using museum label data on the Danish Asilidae. *Biodiversity and Conservation* 12: 687-701.

- Pires, L., Y. L. R. Leite, G. A. B. da Fonseca y M. Tavares. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic forest. *Biotropica* 32(4b): 872-881.
- Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons y R. R. Chapman. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15(3): 648-657.
- Posadas, P. 1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). *Biogeographica* 72(4): 161-177.
- Posadas, P. y D. R. Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1990. *Provincias Mastofaunísticas* Escala 1: 4,000 000, Mapa IV.8.8A, Atlas Nacional de México. Vol. 2. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* Vol. Esp. (XLIV): 413-427.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F.A. Cervantes. 1996. Lista Taxonómica de los Mamíferos Terrestres de México. *Museum Texas Tech University* 158: 1-62.
- Ramírez-Pulido, J., D. F. Ran y A. Castro-Campillo. 1994. Análisis multivariado estatal de los mamíferos mexicanos con una modificación al algoritmo de Peters. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 45: 61-74.
- Rapoport, H. E. 1975. *Aerografía: estrategias geográficas de las especies*, Fondo de Cultura Económica, México.

- Riba, R. 1993. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo. Pp. 369-384. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 89: 241-259.
- Rojas-Soto, O., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, México: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. Pp. 437-481. En: Myers, A. A. y P. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Rosen, B. R. y A. B. Smith. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. Pp. 275-306. En: Audley-Charles M. G. y A. Hallam (eds.), *Gondwana and Tethys*, Special Publication of the Geological Society of London 37, Londres.
- Salinas, M. y P. Ladrón de Guevara. 1993. Riqueza y Diversidad de los Mamíferos Marinos, *Ciencias* 7:85-93.
- Sánchez-Cordero, V. y E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97(13): 7074-7077.
- Scott, J. M., B. Csuti, J. D. Jacobi, y J. E. Estes. 1997. Species richness: a geographic approach to protecting future biological diversity. *BioScience* 37: 782-788.
- Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y

- especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002 (2ª sección): 1-85.
- Sfenthourakis, S. y S. Giokas. 1998. A biogeographical analysis of Greek oniscidean endemism. *Israel Journal of Zoology* 44: 273-282.
- Shaffer, H. B., R. N. Fisher y C. Davidson. 1998. The role of natural history collections in documenting species declines. *Trends in Ecology and Evolution* 13(1): 27-30.
- Simonian, L. 1999. *La defensa de la tierra del jaguar*, Conabio-Semarnap-Imernar, México, D.F.
- Simpson, G. G., 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38(3): 361-389.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13: 57-73.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7(3): 480-488.
- Soberón, J., J. Llorente y L. Oñate. 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* 9: 1441-1466.
- Spellerberg I. F. y J. W. D. Sawyer. 1999. *An Introduction to applied biogeography*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Steege, H., ter, M. J. Jansen-Jacobs y V. K. Datadin. 2000. Can botanical collections assist in a National Protected Area Strategy in Guyana? *Biodiversity and Conservation* 9: 215-240.
- Stockwell, D. B. R. y D. Peters. 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13(2): 143-158.

- Styles, B. T. 1993. El género *Pinus*: su panorama en México. Pp. 385-408. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Thirgood, S. J. y M. F. Heath. 1994. Global patterns of endemism and the conservation of biodiversity. Pp. 207-227. En: Forey, P. L., C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright (eds.), *Systematics and conservation evaluation*, Clarendon Press, Oxford.
- Toledo, V. M. y M. J. Ordóñez. 1993. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. Pp. 739-757. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Udvardy, M. D. F. 1980. The riddle of dispersal: dispersal theories and how affect vicariance biogeography. Pp. 6-39. En: Nelson, G. y D. R. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: a critique*, Columbia University Press, Nueva York.
- Van Veller, M. G. P., D. J. Kornet y M. Zandee. 2000. Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions zero, 1 and 2. *Cladistics* 16: 319-345.
- Van Veller, M. G. P., M. Zandee y D. J. Kornet. 2001. Measures for obtaining inclusive sets of area cladograms under assumption zero, 1 and 2 with different methods for vicariance biogeography. *Cladistics* 17: 248-259.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams. 1991. What to protect? – Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Vargas, J. M. 1992. Un ensayo en torno al concepto de biogeografía. *Herpetological Monographs* 2: 7-20.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*, 4a. ed., Saunders College Publishing, Orlando.

- Villa, B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*, Instituto de Biología, UNAM-Grupo Editorial Iberoamérica, México, D. F.
- Viniegra, F. 1992. *Geología Histórica de México*, UNAM. México.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*, 2 vol, Harper, Nueva York.
- Wegener, A. 1929. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, Nueva York.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities: 1. Foundations and patterns*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Williams, P. H. 1998. Key sites for conservation: area-selection methods for diversity. Pp. 211-249. En: Mace, G. M., A. Balmford y J. R. Ginsberg (eds.), *Conservation in a changing world: integrating processes into priorities for action*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Williams, P. H. K. J. Gaston y C. J. Humphries. 1994. Do conservationists and molecular biologists value differences between organisms in the same way? *Biodiversity Letters* 2: 67-78.
- Williams, P., D. Gibbons, C. Margules, A. Rebelo, C. Humphries, y R. Pressey. 1996a. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of british birds. *Conservation Biology* 10(1): 155-174.
- Williams, P. H., G. T. Prance, C. J. Humphries y K. S. Edwards. 1996b. Promise and problems in applying quantitative complementary areas for representing the diversity of some Neotropical plants (families Dichapetalaceae, Lecythidaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae and Proteaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 125-157.

- Williams, P. H. y C. J. Humphries. 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness and endemism in conservation. Pp. 269-287. En: Forey, P. L., C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright (eds.), *Systematics and conservation evaluation*, Clarendon Press, Oxford.
- Wilson, E. O. 1994. *The diversity of life*. Penguin Books, Londres.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 1993. *Mammals species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press - American Society of Mammalogists, Washington.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*, Fondo de Cultura Económica, México, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN