



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

EL NICHU ECOLÓGICO Y LA
ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

DANIEL FERNANDO DÍAZ PORRAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a mi familia por creer en mí y por la comprensión y apoyo recibidos en todo momento.

A Enrique, por haberme dado la enorme oportunidad de desarrollar una idea que ahora es toda una realidad, por orientarme adecuadamente, por las exquisitas discusiones sobre el nicho ecológico y por mostrarme siempre que es también un buen amigo.

A mis asesores, la Dra. Ella Vázquez y el Dr. Víctor Sánchez-Cordero por indicarme certeramente cuando me desviaba de la manera sobre como interpretar aspectos de suma importancia en ecología y por haber aceptado ser parte de mi comité tutorial.

Al Dr. Luís Zambrano, por su invaluable ayuda en los aspectos cuantitativos de los resultados y por aceptar ser parte de mi jurado.

Al Dr. Oswaldo Téllez, por aceptar se miembro de mi jurado y por sus comentarios positivos sobre la tesis.

A mis compañeros del Laboratorio de Análisis Espaciales: Claudinha, Liz, Lety, Paty, Sergio (colado), Angélica, Nadia, Cesáreo, Baruch, Verónica y en especial a Constantino por su valiosa ayuda en varios aspectos prácticos de la tesis.

A mis amigos.

Al CONACYT por otorgarme una beca completa y a la DGEP por darme una beca complementaria que fueron de gran importancia para el desarrollo de esta tesis. Gracias por el apoyo.

Al Posgrado de Ciencias Biológicas y al Instituto de Biología de la UNAM por darme la oportunidad de avanzar un peldaño más dentro del ámbito académico.

CONTENIDO

Resumen	1
CAPÍTULO 1	
Introducción	5
Todo tiene un principio: Johnson y la primera utilización del concepto de nicho bajo un enfoque ecológico	7
De lo macro a lo micro: la unidad de distribución última y la concepción de nicho de Grinnell	8
La importancia de comer y no ser comido: las interrelaciones animales y la concepción de nicho de Elton	15
Una teoría unificada bajo la propiedad intrínseca de las poblaciones: la concepción de nicho de Hutchinson	17
Discusión	24
Conclusiones	29
CAPÍTULO 2	
Introducción	33
La extensión de la Teoría del Nicho de Maguire	34
La abundancia de las especies y el nicho ecológico	38
Métodos	43
Resultados	52
Discusión	73
Conclusiones e implicaciones	78
Conclusiones generales	81
Literatura citada	82

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación de barreras para las especies con énfasis en mamíferos y aves	9
Tabla 2. Posibles factores que afectan la distribución de las especies	10
Tabla 3. Valores de χ^2 de los modelos obtenidos para cada una de las especies analizadas	54
Tabla 4. Variables utilizadas para la elaboración de modelos de nichos ecológicos después de un análisis de multicolinealidad	55
Tabla 5. Comparación del tipo y la magnitud de la relación entre la abundancia y la distancia al centroide a nivel poblacional para las diferentes especies analizadas	57
Tabla 6. Comparación del tipo y la magnitud de la relación entre la abundancia y la distancia al centroide a nivel de rangos para las diferentes especies analizadas	65
Tabla 7. Comparación de las tendencias observadas tanto a nivel poblacional como de rangos para las diferentes especies analizadas y con base en la fuerza de la tendencia	72

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal	19
Figura 2. Dos nichos fundamentales bidimensionales ortogonales que se superponen	20
Figura 3. Espacio del nicho y espacio del biotopo en un sistema lacustre simple	21
Figura 4. Estructura interna del nicho definido por dos variables x e y que interactúan	35
Figura 5. Centroide del nicho tridimensional representado por tres variables ambientales x , y y z	36
Figura 6. Límites relativos de tolerancia de organismos estenotérmicos y eurotérmicos	37
Figura 7. Principales tendencias de los óptimos de las diferentes variables que componen el nicho ecológico de las especies	50
Figura 8. Relación entre la distancia al centroide y la abundancia poblacional para <i>Calamospiza melanocorys</i> , <i>Hylocichla mustelina</i> y <i>Spiza americana</i>	59
Figura 9. Relación entre la distancia al centroide y la abundancia poblacional para <i>Toxostoma redivivum</i> , <i>Tryngites subruficollis</i> y <i>Tympanuchus cupido</i>	60
Figura 10. Relación entre la distancia al centroide y la abundancia poblacional para <i>Panthera leo</i> , <i>P. onca</i> y <i>P. tigris</i>	61
Figura 11. Relación entre la distancia al centroide y la abundancia poblacional para <i>Alouatta palliata</i> , <i>Loxodonta africana</i> y <i>Canis lupus</i>	62
Figura 12. Relación entre la distancia al centroide y la abundancia poblacional para <i>Peromyscus leuopus</i> , <i>P. maniculatus</i> y <i>Clemmys guttata</i>	63
Figura 13. Relación entre la distancia al centroide a nivel de rangos y la abundancia promedio dentro de los rangos para <i>Calamospiza melanocorys</i> , <i>Hylocichla mustelina</i> y <i>Spiza americana</i>	67
Figura 14. Relación entre la distancia al centroide a nivel de rangos y la abundancia promedio dentro de los rangos para <i>Toxostoma redivivum</i> , <i>Tryngites subruficollis</i> y <i>Tympanuchus cupido</i>	68
Figura 15. Relación entre la distancia al centroide a nivel de rangos y la abundancia promedio dentro de los rangos para <i>Panthera leo</i> , <i>P. onca</i> y <i>P. tigris</i>	69
Figura 16. Relación entre la distancia al centroide a nivel de rangos y la abundancia promedio dentro de los rangos para <i>Alouatta palliata</i> , <i>Loxodonta africana</i> y <i>Canis lupus</i>	70

Figura 17. Relación entre la distancia al centroide a nivel de rangos y la abundancia promedio dentro de los rangos para *Peromyscus leuopus*, *P. maniculatus* y *Clemmys guttata*

71

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice I. Bibliografía consultada para la obtención de valores poblacionales de abundancia por especie	88
Apéndice II. Variables climáticas y de aspecto topográfico utilizadas para realizar los modelos de nichos ecológicos	96
Apéndice III. Mapas de modelos de nicho ecológico y mapas de distribución geográfica sugeridos por diversas fuentes para cada una de las especies analizadas	97

[...] un Aleph es uno de los puntos del espacio que contienen todos los puntos. [...] el lugar donde están, sin confundirse, todos los lugares del orbe, vistos desde todos los ángulos. [...] Claro está que si no lo ves, tu incapacidad no invalida mi testimonio...

El Aleph
Jorge Luís Borges

Yo he preferido hablar de cosas imposibles, porque de lo posible, se sabe demasiado.

Resumen de noticias
Silvio Rodríguez

Díaz-Porras, Daniel
El Nicho Ecológico y la Abundancia de las Especies
(RESUMEN)

Laboratorio de Análisis Espaciales, Departamento de Zoología,
Universidad Nacional Autónoma de México
dfdp@ibiologia.unam.mx

El nicho ecológico –entendido como el hipervolumen n-dimensional compuesto de variables bióticas y abióticas dentro del cual las poblaciones de especies pueden sobrevivir sin necesidad de inmigración debido a la capacidad genéticamente determinada (límite de tolerancia) y el patrón de respuesta biológica de un individuo, una población o una especie a las condiciones ambientales– es un marco conceptual de trabajo que permite la comprensión de cómo factores próximos determinan los rangos de distribución de las especies. Además las extensiones teóricas del concepto del nicho proponen que estas diferencias en la abundancia poblacional de una especie dentro de su rango depende de la posición de tales poblaciones con respecto al centroide del hipervolumen (en espacio ecológico en lugar del espacio geográfico), donde se suponen las condiciones óptimas para persistir. A pesar de su importancia, no existe ninguna prueba empírica para estas ideas en una escala mayor (macroecológica), en parte debido a la falta de herramientas metodológicas. En este estudio se prueba la hipótesis de que la abundancia de las especies está negativamente correlacionada con la distancia al centroide de los hipervolumenes de sus nichos. Se modelaron los nichos ecológicos de varias especies de vertebrados vía el *Genetic Algorithm for Rule-set Prediction* (GARP) y se estimaron sus centroides individualmente en el espacio ecológico; entonces, para cada especie se calculó la distancia de cada una de las poblaciones que la integran, al centroide de su nicho y se correlacionó con su abundancia local. La interpretación de resultados fue realizada a nivel de poblaciones individuales (microescala) y a nivel promedios de abundancias dentro de rangos distancia al centroide (macroescala), lo cual, originó resultados diferentes. En general, estos indican una fuerte correlación negativa entre la distancia al centroide del nicho ecológico y la abundancia de las especies, por lo que sustentan la hipótesis planteada en este estudio; aunque la fuerza de la correlación y la forma de la curva varía entre ellos. Los resultados logrados³ indican que es posible la aplicación en el modelado de nichos ecológicos para generar no sólo mapas binario/probabilísticas de distribución, sino además mapas de abundancias relativas que pueden llegar a tener un potencial enorme para la ciencia teórica y aplicada en áreas íntimamente ligadas como la ecología de comunidades, la ecología de poblaciones, la biología de la conservación y la ecología de la restauración.

Palabras claves: nicho ecológico, abundancia, rango geográfico, modelado bioclimático

CAPÍTULO 1

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DEL CONCEPTO DE NICHOS ECOLÓGICO DENTRO DEL PENSAMIENTO CIENTÍFICO

Introducción

Las teorías científicas parten de elecciones y supuestos que no son ni arbitrarios ni inevitables. La ciencia de la ecología estudia las interacciones de los sistemas biológicos con el medio ambiente (Odum, 1971; Begon et al, 1996) y que determinan la distribución y la abundancia de los organismos (Krebs, 1994). El concepto de nicho ecológico es la base central de este estudio ya que describe cómo los organismos en diferentes niveles de organización interactúan con su medio ambiente a distintas escalas espacio-temporales (Chase y Leibold, 2003; Leibold y Geddes, 2005). El término nicho ecológico forma parte del vocabulario del ecólogo desde hace más de medio siglo, pero durante los primeros 30 años su significado fue más bien vago (Begon et al. 1996), ya que han existido diferentes definiciones y diferentes perspectivas sobre la forma de entenderlo (Leibold y Geddes, 2005). El nicho es un concepto de suma importancia para la teorías ecológicas y las teoría evolutivas, de ahí que su historia como término o concepto ha sido revisada y analizada por diferentes autores, bajo diferentes enfoques y a diferentes niveles de profundidad en el análisis (e.g. Udvardy, 1959; Vandermeer, 1972; Whittaker et al. 1973; Whittaker & Levin, 1975; Colwell and Fuentes, 1975; Kulesza, 1975; Hutchinson, 1978; Hurlbert, 1981; Giller, 1984; Schoener, 1989; Griesemer, 1992; Colwell, 1992, Leibold, 1995; Looijen, 2000; Chase and Leibold, 2003; Milesi y López de Casenave, 2005). Literalmente, la palabra nicho ha sido usado en el lenguaje inglés (*niche or nitch*) por cientos de años (Chase and Leibold, 2003) y desde hace 250 años en el sentido figurativo de oquedad (Schoener, 1989). La definición que de “nicho” proporciona cualquier diccionario es casi unánime: “concavidad en el espesor de un muro para poner una imagen, estatua, jarrón, etc.” y, son pocos los diccionarios (de gramática española principalmente) los que incluyen una

definición ecológica o científica como tal (Diccionario de la Real Academia Española, 2001).

Normalmente se sostiene que el primer uso de la palabra “nicho” en un sentido ecológico fue hecho por Joseph Grinnell en 1917, pero se argumenta también que la idea había sido desarrollada todavía antes en 1904 (Vandermeer, 1972; Gaffney, 1975). Actualmente se reconoce que el primer uso del término “nicho” fue de Johnson en 1910 (Gaffney, 1975). Sin embargo, Joseph Grinnell puede ser reconocido como el primero en desarrollar el concepto de nicho y de incorporarlo bajo un marco teórico biogeográfico (Griesemer, 1992). Charles Elton, introdujo de manera independiente y más o menos al mismo tiempo un concepto de nicho pero sustancialmente distinto al de Grinnell (Udvardy, 1959; Vandermeer, 1972; Odum, 1971; Whittaker et al. 1973, 1975; Whittaker & Levin, 1975; Hutchinson, 1978; Schoener, 1989; Griesemer, 1992; Colwell, 1992; Leibold, 1995; Chase and Leibold, 2003). A más de 40 años de la utilización por parte de Johnson del término de nicho ecológico, Hutchinson (1957) formuló su ya trascendental concepto de “nicho multidimensional” o de “hipervolumen”. Fue el primer intento de integrar cada una de las interpretaciones que se habían venido desarrollando desde Grinnell y Elton aunque bajo una perspectiva diferente a la de ambos (Vandermeer, 1972; Schoener, 1989; Griesemer, 1992; Colwell, 1992; Leibold, 1995; Chase and Leibold, 2003).

En síntesis, fueron tres las etapas medulares en el desarrollo de la teoría del nicho durante la primera mitad del siglo XX, que dieron pie a las ideas, conceptos y definiciones del nicho ecológico aceptadas y utilizadas actualmente; aunque no se puede soslayar que existen una serie de contribuciones intermedias y posteriores a estas fechas por diferentes autores que han intentado aportar una definición literal y/o establecer un modelo complementario o ampliado para el estudio de los nichos ecológicos, esencialmente bajo el

enfoque multidimensional de Hutchinson (*véase* Gause, 1936; McCarthur, 1968; Maguire, 1967 y 1973; Colwell y Futuyma, 1971; Vandermeer, 1972; Whittaker et al. 1973 y 1975; Kulesza, 1975; Gaffney, 1975; Giller, 1984; Schoener, 1989; Griesemer, 1992; Colwell, 1992; Leibold, 1995; Chase and Leibold, 2003). Para abordar cada una de estas *etapas*, es necesario un análisis de cada una de las principales fases, del impacto que han tenido dentro las ciencias biológicas, así como de sus debilidades respecto a explicar cada uno de los procesos que la integran, principalmente de la abundancia y distribución de las poblaciones de las especies, que es la parte esencial de esta tesis.

Todo tiene un principio: Johnson y la primera utilización del concepto de nicho bajo un enfoque ecológico

La primera utilización del término “nicho” como concepto científico se registra en un artículo escrito por Roswell H. Johnson en 1910 y titulado: “*Determinate evolution in the color of the lady-beetles*”, el cual, a pesar de haber sido utilizado bajo un enfoque biológico, tuvo poco impacto dentro de la comunidad científica de aquella época (Gaffney, 1975; Hutchinson, 1978; Schoener, 1989). Ciertamente, Johnson vio al nicho como una unidad de distribución determinada primariamente por el suministro de alimento, pero también por factores medioambientales (Gaffney, 1975). A pesar de este comentario, la escasa importancia se debió tal vez a que no desarrolló un concepto como tal y se limitó a utilizar el término “nicho” en todo su escrito para indicar que uno debería esperar que las diferentes especies en una región dada tiendan a ocupar diferentes sitios en el medio ambiente (Schoener, 1989). No obstante, Johnson debe ser considerado un pionero del concepto del nicho ecológico (Gaffney, 1975).

De lo macro a lo micro: la unidad de distribución última y la concepción de nicho de Grinnell

Según Schoener, (1989), Grinnell desarrolló su concepto de nicho en una serie de publicaciones que comenzaron en 1914 y continuaron hasta los años 20's. Sin embargo y de acuerdo con Kingsland (1985), Joseph Grinnell empezó a desarrollar su idea de nicho diez años antes de lo que Schoener (1989) argumenta. Grinnell mencionó por primera vez la palabra "nicho" en un trabajo titulado: "*An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California, with remarks upon the behavior of geographic races on the margins of their habitats*" (Grinnell y Swarth, 1913, citado en Cox, 1980; Kingsland, 1985; Griesemer, 1992 y Schoener, 1989), no obstante, el concepto lo usó substancialmente en "*An Account of the Mammals and Birds of the Lower Colorado Valley, with Especial Reference to the Distributional Problems Presented*" (Grinnell, 1914a). Evidentemente, el uso de la palabra nicho en ambas publicaciones fue meramente semántico sin una definición conceptual que lo sustentara (Schoener, 1989), ya que aparece una sola vez y sin indicar concepto alguno. Grinnell se servía de la palabra nicho "*como concepto de la unidad de distribución última, en cuyo seno cada especie es mantenida por limitaciones estructurales e instintivas ... no pudiendo dos especies del mismo territorio general ocupar por mucho tiempo idénticamente el mismo nicho ecológico*" (Odum, 1971). Es tal vez basándose en definiciones similares, que algunos de los revisores del concepto de nicho arguyen que Grinnell concebía el nicho en términos de microhábitat. No obstante, es posible considerar que esta concepción que se tiene no es del todo correcta en el sentido y/o en la interpretación que se le ha dado (Udvardy, 1959; Whittaker et al., 1973; Griesemer, 1992; Schoener, 1989).

Al ser zoólogo y biogeógrafo de formación, el origen y el desarrollo del concepto de nicho ecológico por parte de Grinnell se generaron principalmente y de manera gradual, por interrogantes sobre la distribución y abundancia de las especies, mismas que lo llevaron a publicar una serie de artículos que involucraban de manera implícita o explícita el concepto de nicho. Una de estas primeras interrogantes fue sobre la relación entre la variación fenotípica a lo largo de la distribución geográfica de las especies asociada a la humedad y en la existencia de un hipotético centro de distribución de cualquier animal donde se debería dar la mayor tasa de incremento poblacional, fenómenos que bien podían ser explicados por las variaciones en las condiciones ambientales locales como la temperatura y humedad (Grinnell, 1904). De la competencia intraespecífica resultante en estos centros de abundancia, surge una tendencia por parte de las especies a ocupar largas extensiones de espacio geográfico, reproduciéndose y dispersándose de manera radial, parsimoniosamente en cualquier dirección, y extendiéndose hacia aquellas porciones de la frontera de su límites territoriales donde existe menor resistencia (de factores abióticos y bióticos) de acuerdo con el grado de pasibilidad de barreras opositoras, que consisten en cualquier clase de condiciones menos favorables para la existencia de las especies que aquellas presentes en los centros de abundancia (Grinnell, 1914b) (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificación de barreras para las especies con énfasis en mamíferos y aves (*Grinnell, 1914b*).

Tipo de barrera	
Intangible	Tangible (mecánica)
(a') Zonal (por temperatura)	(a') Tierra para las especies acuáticas
(b') Faunal (por humedad atmosférica)	(b') Cuerpos o arroyos de agua para las especies terrestres
(c') Asociacional	
(1) Por suministro de alimento *	
(2) Por sitios de reproducción *	
(3) Por refugios temporales *	

- Cada uno de estos con consideración de las inherentes características estructurales concierne a cada especie

El comportamiento de la distribución de estos individuos, poblaciones o especies, puede ser comparado con el movimiento de una ameba, la cual se contrae y se expande de acuerdo al cambio de las condiciones que le son favorables, esto gracias a que las barreras opositoras no son fijas (Grinnell, 1922a).

El efecto de factores comúnmente observables sobre la distribución de las especies producen un área definida (un hábitat o rango), amplio o restringido y en donde a pesar de la considerable variación en estos grados de restricción distribucional, muchas especies (o grupos superiores) son encontrados cercana o enteramente coincidiendo en el rango. Esto permite que grupos de especies puedan ser reconocidas distribucionalmente como constituyentes de reinos, zonas, faunas, subfaunas, asociaciones, etc. (Grinnell, 1916). Con base en estas observaciones, Grinnell realizó una lista de los posibles factores que afectan las distribuciones de las especies (Tabla 2).

Tabla 2. Posibles factores que afectan la distribución de las especies según Grinnell (1917).

Vegetación
Suministro o disponibilidad de alimento, tipo y calidad
Lluvia
Humedad del aire (relativa o absoluta)
Humedad y aridez del suelo
Presión barométrica o altitud
Densidad atmosférica
Lugares de refugio o reproducción
Agua (para especies terrestres)
Tierra (para las especies acuáticas)
Naturaleza o disponibilidad de coberturas o refugios contra enemigos
Naturaleza del suelo (suelo grueso o fino o roca)
Insolación o intensidad de la luz
Nubosidad
Temperatura: en general; media anual; de invierno; del período reproductivo; de la parte más caliente del año
Presión interespecífica o competencia, o antagonismo de razas
Parasitismo
Preferencias individuales o raciales

Nota: es evidente que a diferencia de la clasificación de barreras, no hace una distinción del tipo de estos factores ni la relevancia de cada uno de éstos.

Paralelamente, expresa que la distribución de los animales no es fija, ya que cambia de manera directamente proporcional a los cambios que sufren los diferentes tipos de barreras e indudablemente como resultado de una gradual adquisición de los mismos animales para poder traspasar tales barreras, habituándose por ejemplo, en mayor o menor grado, a la temperatura. La fuerza de tal acomodamiento, o la inherente plasticidad, evidentemente varía mucho entre los diferentes animales y en el mejor de los casos su operación es muy lenta. De la misma manera, menciona que las especies pueden ser afectadas por los múltiples factores de manera diferencial como resultado de la naturaleza crítica de la inexorabilidad de los factores que las limitan. Esto es, cada especie puede tener su factor limitante principal y en donde aquel que sea más importante para una especie demuestre quizá poco efecto sobre otras especies ya que éstas no reaccionan uniformemente al mismo ambiente, siendo indudable además que existe siempre una combinación de diferentes factores en los rangos geográficos de los animales y en todas las partes de la periferia de dichos rangos. Indica asimismo, que si bien la temperatura puede ser el factor más importante o el que más frecuentemente puede uno encontrar como limitante de la distribución de las especies, nadie podrá afirmar que es el único ni podrá esta demanda ser hecha para la humedad sola, o el suministro de alimento, o lugares de seguridad o reproducción solamente. Los ejemplos que cita ilustran el principio de que en cualquier dirección, la temperatura más allá de ciertos límites, hacia arriba o hacia abajo, acota la dispersión de los individuos. Esto es fundamental para entender la idea de zona de vida (Grinnell, 1916).

Hasta aquí, Grinnell no se había valido de la palabra “nicho” para englobar muchas de las ideas que venía desarrollando. Es en *“The niche relationships of the California thrasher”* (Grinnell, 1917), donde escribe:

“These various circumstances, which emphasize dependence upon cover, and adaptation in physical structure and temperament thereto, go to demonstrate the nature of the ultimate associational niche occupied by the California Thrasher. This is one of the minor niches which with their occupants all together make up the chaparral association. It is, of course, axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationship”.

La distribución restringida de *Toxostoma redivivum* hizo suponer a Grinnell que la explicación se encontraba en la tolerancia restringida de esta ave a varios aspectos fisiológicos y etológicos en un estrecho rango de condiciones medioambientales a lo largo de su distribución geográfica y que podía ser reconocido como su “nicho”. Otro problema abordado por Grinnell (1922b) que tuvo cierta relación con su concepción de nicho fue el decremento poblacional y la extinción local de algunas aves californianas. Expone que si se conoce lo que restringe las poblaciones, se podrá saber qué es mejor para cada especie. Explica de igual forma que existe un principio que establece la presencia de una especie en una región dada y que es absolutamente dependiente de un apropiado suministro de comida, del tipo correcto de lugares de reproducción y de una cobertura o protección para los individuos, en ese orden de importancia. Con esto, afirma que cualquier observador en el campo puede detectar unidades intangibles llamadas “nichos ecológicos” -cubiles de reproducción separados o guaridas o hábitats- (en el sentido más estricto), los cuales difieren en esencia unos de otros. Hace alusión por primera vez a la idea de lo que podrían llamarse “nichos vacíos” y es con base en esto que alega existen tantos nicho como especies hay y viceversa (Grinnell, 1922b). Así, Grinnell (1924) concluye que el factor más importante para explicar la distribución geográfica y la evolución de las especies es el nicho ecológico o nicho medioambiental, como él lo llama también, y que aún dentro de éste, las características físicas o inanimadas son las de mayor relevancia. Un punto

trascendental aquí es que bajo su perspectiva, la evolución no es en sólo variación, herencia, mutación genética, producción de hormonas o cualquier otra calidad o característica o proceso, aunque éstos puedan ser vitales para la existencia de los seres vivos. Evolución es principalmente cambio en el tiempo, la fluctuación del ambiente abiótico con los seres orgánicos y que la diversidad de especies que puede mantener un lugar está correlacionado con la diversidad de ambientes que pueda tener dicho sitio (Grinnell, 1924). No obstante, señala que no se puede soslayar la importancia de los factores bióticos (interacciones, alimentación, refugios, zonas de reproducción, etc.), en un ambiente general (biótico y abiótico), ya que tales elementos son controlados, en un análisis general y a menudo en similar grado, por las fuerzas físicas comprometidas con la “geografía” (Grinnell, 1924).

Con esto, aunque de manera implícita, parece hacer referencia a una jerarquización (Schoener, 1989; Griesemer, 1992) de los componentes ecológicos (abstractos) que pueden ser materializados para definir la unidad de distribución última (nicho) de un individuo, una población o una especie. Esto puede ser descrito de la siguiente manera: considerando tanto el ambiente físico como el biótico de las especies, Grinnell desarrolló una jerarquía ecológica de reinos mundiales, regiones, zonas de vida, áreas faunales, asociaciones (cobertura vegetal), y nichos parangonando la jerarquía en sistemática, de los reinos a la subespecie. Los factores abióticos fueron principalmente asociados con los niveles más altos, por ejemplo, la temperatura con las zonas de vida y la humedad con las áreas faunales. En los niveles más bajos los nichos fueron asociados con un complejo único de factores bióticos y abióticos, cada especie ocupaba un nicho, es decir, un espacio físico caracterizado por un conjunto de factores abióticos. Este concepto jerárquico de Grinnell

de determinantes de distribución ambientales lo llevó a caracterizar el nicho como la unidad de distribución última (Griesemer, 1992).

Por último, expresa que el uso de un concepto puramente geográfico para designar el rango de las especies ya que aunque útil, tiene serias fallas con respecto a los factores que delimitan a las especies (Grinnell, 1927). Concluye que existe una correlación importante entre la ocurrencia de las especies con ciertas peculiaridades climáticas, topográficas y florales del territorio ocupado exclusivamente por éstas y afirma que nadie puede negar que las especies sean controladas y directivamente modificadas a través del tiempo, por el ambiente; en otras palabras, la evolución y la persistencia (versus extinción) de las especies está limitada a la evolución, multiplicación y persistencia (versus eliminación) de áreas de relativa uniformidad en las condiciones ambientales. Su propuesta final es utilizar además de la geografía, los sistemas de zona de vida, el sistema de la subdivisión faunal de las zonas de vida, los sistemas de asociaciones y el concepto de “nicho ecológico”, ya que la combinación de éstos, podrían servirnos más exacta y significativamente en la definición de los modos de ocurrencia de las especies. En conclusión, es evidente que a pesar de tener siempre en mente la idea de nicho, Grinnell nunca dio una definición precisa de su concepto de nicho, lo cual es una de las razones por la que ha sido interpretado de diferentes maneras (Schoener, 1989).

La importancia de comer y no ser comido: las interrelaciones animales y la concepción de nicho de Elton

De acuerdo con Cox (1980) y Schoener (1989), fue en un trabajo titulado “*Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects*” publicado en 1924 en el *British Journal of Experimental Biology*, en donde Elton utilizó por primera vez la palabra nicho pero sólo para referirse a los ahora denominados equivalentes ecológicos. No obstante, ambos coinciden que Elton no parecía tener aún una definición explícita de nicho ni lo había enfocado aún hacia la funcionalidad de las comunidades animales. La mayoría de los revisores del concepto de nicho, reconocen que Elton desarrolló su concepto (al menos en cuanto a publicaciones de refiere) de una sola vez en su libro *Animal Ecology*, en donde dedica una sección completa titulada *Niches* dentro del capítulo V, denominado a su vez: *The Animal Community*. Sin embargo, también en 1933, en su obra titulada *The Ecology of Animals* escribió sobre la idea del nicho dentro del capítulo *Animal Inter-Relations* para apoyar sus hipótesis sobre éstas, como fuerza motora en la estructuración de las comunidades.

Elton (1927) desarrolló su concepto con base en la idea que tenía sobre la estructuración de las comunidades animales. Reconoce que cada animal está íntimamente relacionado con un cierto número de animales alrededor de él, y que estas relaciones en una comunidad animal son generalmente relaciones tróficas. Menciona que estas interrelaciones entre animales son tremendamente complejas a primera vista, pero son menos difíciles de estudiar si se hace bajo cuatro principios que propone. El primero de estos principios es el de las *Cadenas Tróficas* y los *Ciclos Tróficos*. Según esta idea, la alimentación es uno de los factores más importantes en la vida de los animales y por ello la mayoría de las comunidades bióticas están dispuestas en cadenas tróficas, las cuales se

combinan para dar forma a todo un ciclo trófico. Muy relacionado con el primer principio se encuentra el segundo principio y el cual se refiere al *Tamaño del Alimento*. En esta parte señala que aunque los animales varían mucho en tamaño, cualquier especie de animal sólo se alimenta de comida entre ciertos límites de tamaño, ya sea grande o pequeña. El tercer principio es el que más nos atañe para los propósitos de esta revisión y es el de los *Nichos*. Considerando los dos primeros principios, dice: “*It is therefore convenient to have some term to describe the status of an animal in its community, to indicate what it is ‘doing’ and not merely what it looks like, and the term used is ‘niche’*”.

Según estas ideas, por nicho debemos entender el lugar de los animales dentro de su comunidad, su relación con su alimento y sus enemigos y en cierta dimensión con otros factores. Nos expone que el nicho de cualquier animal puede ser definido en un sentido amplio por su tamaño (del animal) y sus hábitos alimenticios. Añade que la importancia de estudiar los nichos es en parte a que nos permite que veamos cómo comunidades animales muy diferentes pueden parecerse una a la otra en lo esencial de su organización. Para ejemplificar esto refirió:

“... there is the niche which is filled by birds of prey which eat small mammals such as shrews and mice. In a oak wood this niche is filled by tawny owls, while in the open grassland it is occupied by kestrels”

De acuerdo con esta declaración, Elton (1927) propone que existe a menudo un extraordinario y cercano paralelismo entre nichos entre comunidades separadas ampliamente:

“In the artic regions we find the artic fox which, among other things, subsists upon eggs of guillemots, while in winter it relies partly on the remains of seals killed by polar bears. Turning to tropical Africa, we find that the spotted hyaena destroys large numbers of ostrich eggs, and also

lives largely upon the remains of zebras killed by lions. The artic fox and the hyaena thus occupy the same two niches –the former seasonally, and the latter all the time”

A manera de síntesis, Elton indica que se puede dar un número incontable de ejemplos sobre los nichos, muchos de los cuales nos pueden mostrar que los mismos nichos pueden ser ocupados por animales enteramente diferentes en distintas partes del mundo. Finalmente, en lo referente al cuarto y último principio, el cual denomina la *Pirámide de los Números* en una comunidad, propone que existe una gran abundancia de los organismos en la base de la cadena trófica y una comparativa escasez de animales en el final de dichas cadenas. Queda claro que para Elton (1933), las interrelaciones animales son uno de los factores más importantes para entender la estructuración de las comunidades y dentro de éstas, la alimentación (a decir, la depredación o incluso el parasitismo) es un punto medular:

“Enough has been said to indicate the importance of ecological ‘niches’. The niche means the mode of life, and specially the mode of feeding of an animal. It is used in ecology in the sense that we speak of trades or professions or jobs in a human community. And it is these niches which give any animal community much of its special structure and appearance”

Resulta verdaderamente axiomático que Elton prosigue con su conceptualización de nicho centrándolo alrededor de propiedades tróficas y, en concordancia con Schoener (1989), en esta caracterización excluye los factores de macrohábitat. Algo relevante y que debe ser mencionado, es que a diferencia de Grinnell que nunca citó o manifestó de alguna manera conocer la idea de nicho de Elton, éste sí cita a Grinnell para referirse a la idea del nicho ecológico de la siguiente manera (Elton, 1933):

“Grinnell and Storer (1924) successfully developed the idea of ecological niches during their study of the life zones of the Rocky Mountains. They found that where several species of any of genus of

mammal (e.g., ground squirrels) occurred in the same area, they usually occupied different ecological niches and did not come into direct competition”

Claro está, que podría interpretarse que Elton (1933) se refiere a Grinnell y Storer (1924) debido al factor de competencia mencionado en las afirmaciones de este trabajo, y nada más. Es necesario señalar que Elton bajo su muy diferente percepción, concebía la idea de nichos vacíos, ya que en aquellas comunidades que no tuvieran un equivalente ecológico al de las demás, estaría incompleta. Es decir, ambos veían a los nichos como “posiciones” principalmente inmutables o “huecos” en el ambiente y respectivamente en la comunidad (Schoener, 1989).

Una teoría unificada bajo la propiedad intrínseca de las poblaciones: la concepción de nicho de Hutchinson

La tercera gran etapa en el desarrollo del concepto teórico de nicho inició cuando G. Evelyn Hutchinson (1957 y 1978), integró bajo el concepto de *Nicho Multidimensional* ó de *Hipervolumen* las ideas de Grinnell y Elton, así como las de los demás investigadores (principalmente la de Volterra y Gause) que habían intentado establecer un cuerpo teórico formal con base en esta idea de *nicho ecológico*. La importancia de la aportación de Hutchinson reside en que, desde la aparición del artículo denominado *Concluding Remarks* que publicó en 1957, la investigación basada en el tema del nicho se ha ido expandiendo exponencialmente, llegando a ser un concepto central para la teoría de las comunidades naturales, y para la interpretación de la evolución de las especies (Whittaker & Levin, 1975), así como para la ecología en general. Hutchinson (1957, 1978) hace una formalización de un concepto integral de nicho ecológico: si consideramos un espacio n -dimensional en el cual cada punto está definido por algún valor de las variables x' , x'' ,

$x''' \dots x^n$ medidas a lo largo de coordenadas rectangulares, podemos representar las condiciones para la existencia de una especie que requiera que los valores de x' se encuentren entre x'_1 y x'_2 , los de x'' entre x''_1 y x''_2 , etc., como un hipervolumen, que en el caso más simple tendrá una proyección rectangular sobre cualquier plano de coordenadas tal como $x' x''$. Este hipervolumen es el *nicho fundamental* o *preinteractivo* ('*fundamental niche*') de la especie (Fig. 1).

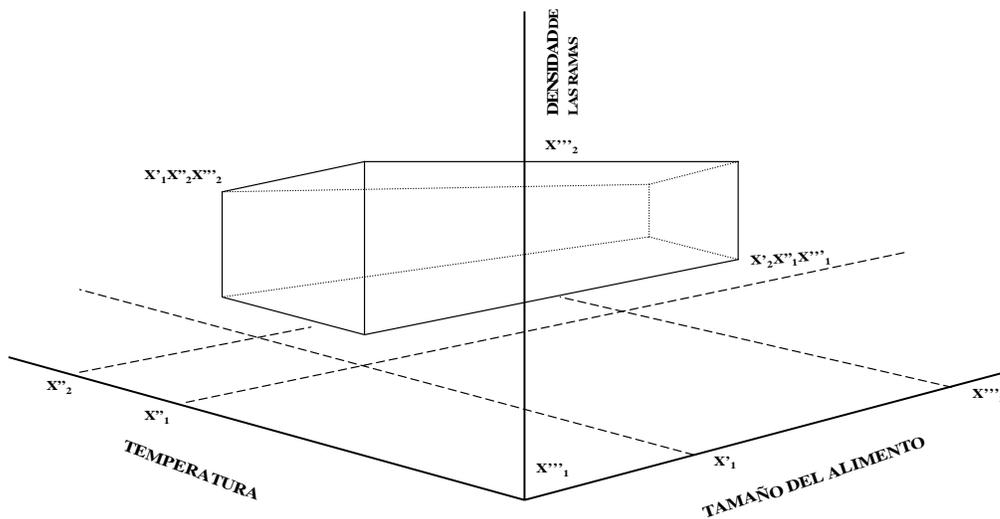


Figura 1. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal; x' puede definir el tamaño del alimento, en este caso el diámetro medio de varias semillas o frutos, en especial bellotas; x'' puede definir la tolerancia a la temperatura, y x''' alguna medida de la densidad de ramas, entre determinados diámetros, por unidad de volumen de espacio físico. Por lo tanto, el eje x' es un eje bionómico, el eje x'' es escenopoético, mientras que el *status* del x''' no es intuitivamente evidente, aunque resulta claramente significativo (Hutchinson, 1978).

Al conjuntar la teoría de la competencia con la teoría del nicho, argumenta que si introducimos una segunda especie y sus nichos fundamentales se solapan ($N_1 \cdot N_2$), debemos esperar que en la parte del hiperespacio donde haya ocurrido la superposición, tendrá lugar una exclusión competitiva y la región superpuesta se incorporará al nicho de una u otra

especie, o se dividirá entre las dos, produciendo los *nichos efectivos* o *postinteractivos* ('*realized niche*') de las dos especies (Fig. 2). Indica además que cada nicho puede considerarse como un conjunto de puntos, cada uno de los cuales define un conjunto de valores ambientales que permiten que las especies y sus poblaciones vivan sin necesidad de migración.

Estas dos contribuciones relevantes de Hutchinson (1957 y 1978), tienen en sí la misma base conceptual y metodológica en cuanto a la manera de generar y proponer un modelo matemático de nicho que pueda integrar las ideas que se habían venido desarrollando, sobre todo las de Grinnell y Elton. De hecho en su libro *An Introduction to Population Ecology* (Hutchinson, 1978), emplea todo un capítulo simplemente titulado: *What is a niche?*, cuyo contenido no es más que una extensión de lo que había venido planteando desde la publicación de 1957. Aquí, Hutchinson señala que como

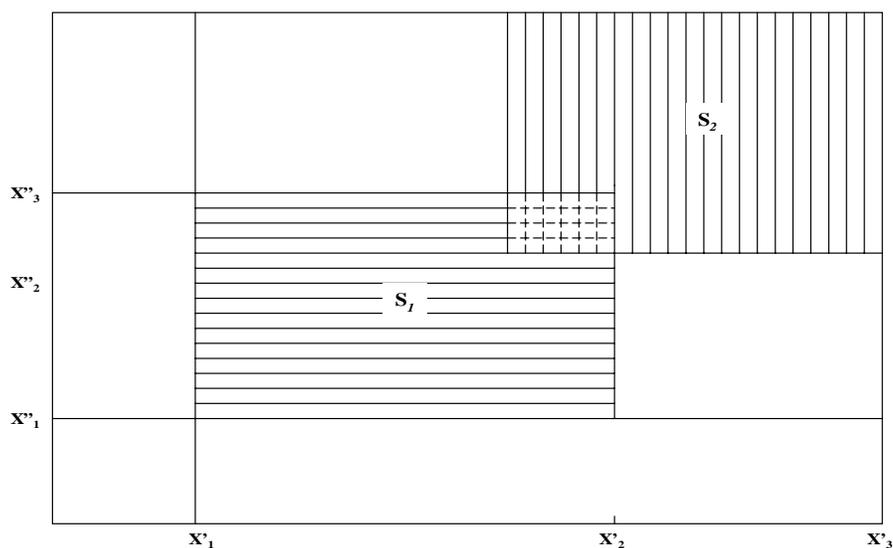


Figura 2. Dos nichos fundamentales bidimensionales ortogonales que se superponen. En la intersección tiene lugar exclusión competitiva: una especie o la otra resultan eliminadas, o bien ambas se reparten el espacio del nicho, lo que produce sendos nichos efectivos (Hutchinson, 1978).

resultado de la competencia dos especies similares muy rara vez ocupan nichos similares y más bien se desplazan mutuamente de tal manera que cada una toma posesión de algunos tipos peculiares de alimento y modos de vida en los que tiene ventaja sobre sus competidores. Esta afirmación, incluye lo que se conocía como Principio de Gause; sin embargo, menciona que Gause muestra ya era conocido a partir de la matemática de Volterra. Asevera también que esta aportación hizo posible ir desde la teoría matemática a la interpretación de la naturaleza, pasando por la experimentación en el laboratorio. De la misma manera, expresa que aunque todo este cuerpo teórico-matemático se desarrolló con base en el concepto de nicho de Elton, puede señalarse que la exclusión competitiva no era una preocupación básica de Elton al concebir este concepto.

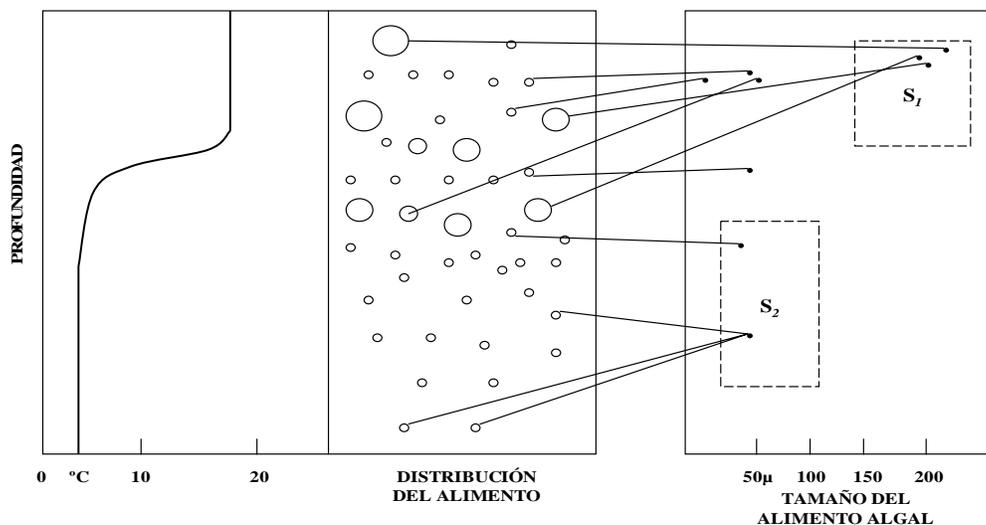


Figura 3. Espacio del nicho y espacio del biotopo en un sistema lacustre simple, que supone variación en la gama de temperaturas y de alimento algal. Cualquier punto en el espacio del nicho puede corresponder a muchos puntos en el biotopo, pero no todos los puntos están representados en cualquier biotopo dado. Los dos nichos que no se superponen de las especies S1 y S2 contienen zonas que podrían ser ocupadas por las especies si existieran en el biotopo, pero realmente esto no ocurre (Hutchinson, 1978).

Es indudable que el modelo al que denomina Volterra-Gause y el cual se basa principalmente en lo que hoy conocemos como la teoría de la competencia, tiene una fuerte implicación basada en la teoría de conjuntos, de cómo dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ya que caerían en competencia y una tendería a desplazar a la otra orillándola por lo menos a la extinción local. Esto es utilizado para explicar de manera un tanto más sencilla la dinámica de los nichos de las diferentes poblaciones de las especies. Otra cuestión relevante que Hutchinson (1978) apunta, es que Grinnell había sido malinterpretado hasta entonces ya que, éste concebía al nicho como un espacio abstracto y no el espacio físico real del hábitat. Añade que aunque Grinnell está pensando todo el tiempo geoméricamente, el espacio ocupado “únicamente por una especie” es un espacio abstracto que no puede ser una subdivisión del espacio de hábitat ordinario. Esto concuerda con otro aspecto que Hutchinson venía proponiendo en ambas publicaciones, con respecto a que cada punto del espacio multidimensional del nicho debería estar representado, en un espacio físico-biológico al que denomina biotopo, y el cual nos dice, es un segmento de la biosfera con fronteras superior e inferior convenientes y arbitrarias, que es homogéneamente diverso en el sentido horizontal en relación a los organismos móviles más grandes que se hallan presentes en su interior y en donde la diversidad será en parte biológica y no una propiedad física previa del espacio. Señala además que es importante saber que el nicho no forma parte del biotopo, puesto que cada punto del nicho puede corresponder a muchos puntos en el biotopo aunque si es legítimo decir que un biotopo proporciona nichos a las especies que viven en él (Fig. 3). Por último, Hutchinson (1978) escribió:

“Any volume not inside the boundaries of all niches afforded by a given habitat is available without competition to a further species”

Por lo tanto, para Hutchinson implícitamente no hay nichos “vacíos” sino espacio ecológico vacío, el cual, al ser sólo una característica del ambiente no puede ser considerado como un nicho ecológico *per se*. Esto es, en un biotopo (espacio geográfico) puede haber partes del hipervolumen correspondiente (en el espacio ecológico), que no esté ocupado por los nichos de las especies que habitan ese biotopo. Ese espacio está disponible para que el nicho de una o más especies lo llenen sin competencia con las demás. Aunque el ambiente ecológico pueda ser definido sin la presencia de los organismos, el nicho ecológico no puede existir independientemente de sus ocupantes.

Discusión

De acuerdo con Schoener (1989), el desarrollo del concepto de nicho en ecología en sus tres etapas más importantes fue gradual en un principio (Grinnell, 1904, 1914, 1916, 1917, 1922a,b; 1924, 1927), con un intermedio independiente, singular y repentino (Elton, 1927), y con un corolario “revolucionario” (Hutchinson, 1957 y 1978). A pesar de tener orígenes dispares, podemos decir que las diferencias entre los precursores del concepto de nicho en ecología (i.e., Grinnell, Elton y Hutchinson), fueron generalmente debido a las interrogantes y enfoques de formación que cada uno tuvo en su momento, más no así en las particularidades de los elementos que cada uno contempló como determinantes en la presencia y adecuación de las especies, ya sea en el aspecto geográfico y/o ecológico. Es decir, la concepción de Grinnell (1917; 1924), surgió de comparar estudios sobre la distribución, abundancia y evolución de las especies bajo la perspectiva no sólo de la complejidad medioambiental sino también de la importancia relativa de cada uno de sus factores, llevándolo a definir al nicho como la menor unidad de distribución en una escala jerárquica y con base en el principio de exclusión competitiva, mientras que la de Elton (1927) se originó al tratar de explicar la estructuración de las comunidades con base en las variables tróficas (Griesemer, 1992; Milesi y López de Casenave, 2005). Por su parte, la propuesta de Hutchinson (1957; 1958) fue esencialmente integradora pero apoyada en un cuerpo teórico-matemático robusto.

La propuesta de nicho de Hutchinson (1957) ha trascendido históricamente y es actualmente la más aceptada de modo general, debido quizá a que estableció tres preceptos de suma importancia. Primordialmente, su formalización matemático-geométrica con la cual se pudo estudiar la relación entre los organismos y su ambiente y de cómo éstos interactúan para estructurar las comunidades, establecer los factores limitantes de las

poblaciones de las especies (e.g. temperatura, competencia, etc.), tanto ecológica como geográficamente. Esta formulación implica precisión, es decir, el nicho sólo podría ser definido con respecto a un conjunto de ejes continuos (Schoener, 1989) y, en donde, la competencia ha llegado a ser de central importancia en el entendimiento del *nicho efectivo* (*realized niche*), porque los competidores interactúan para restringirse los unos a los otros de aquellas regiones con sobreposiciones en el espacio del nicho (Griesemer, 1992). En segundo lugar, el nicho dejó de ser considerado como una característica del ambiente (Grinnell, 1917; 1924; Elton, 1927), y pasó a ser una característica de los organismos (Schoener, 1989; Leibold, 1995; Chase and Leibold, 2003), es decir, el nicho es una propiedad intrínseca de los organismos y un atributo de las poblaciones. Esto permite “medir” el nicho en términos de calidad y lo hace sujeto de los procesos evolutivos (i.e., variación, selección natural y herencia, entre otros).

Finalmente, el hecho de distinguir entre el espacio ecológico abstracto (*nicho*) y su proyección física (*biotopo*) es de suma importancia, ya que con esto podemos tener una mejor percepción entre lo que determina que la población de una especie dada sea reproductivamente más exitosa en ciertas partes de su rango geográfico que en otras. Por otra parte, a pesar de las diferencias, las tres concepciones (Grinnell, Elton y Hutchinson) consideraron factores micro (e.g. interacciones bióticas, alimentación, zonas de anidamiento, etc., todo dentro de una sola comunidad y no a lo largo de la distribución geográfica de las especies), pero sólo Grinnell y Hutchinson consideran factores macro (e.g., rangos de temperatura, de precipitación, de humedad, etc.,) a lo largo de la distribución geográfica de la especie y en donde las poblaciones ocupan un punto o un rango menor dentro del gradiente macroecológico. Por su parte, Elton (1927) declaró literalmente que aunque hubiera otros componentes del ambiente que pudiesen afectar a los

organismos (e.g., abióticos), la relación funcional que llegara a tener cualquier animal con el alimento y sus enemigos (ambiente biótico) es lo que debemos considerar como su nicho ecológico.

Cuando Hutchinson (1957) desarrolló su conceptualización de nicho multidimensional pareció integrar los puntos de vista de Grinnell y de Elton; sin embargo, incluyó a la teoría de la competencia como fuerza motora en la estructuración del nicho y esto fue suficiente para hacer su concepción diferente de cualquiera de las dos anteriores. De hecho Hutchinson (1978) se refiere a la competencia como la parte medular de la estructuración del nicho efectivo (*realizad niche*). Grinnell (1916,1917, 1924) y Elton (1927), también consideraron a la competencia en su planteamiento aunque la connotación fue diferente. En este sentido, Grinnell (1916,1917, 1924) la consideró implícitamente al afirmar que la existencia de dos especies con hábitos alimenticios similares, puede ocasionar una disminución poblacional en cualquiera de éstas, por lo que es comprensible que especies así, no puedan ocupar el mismo nicho ecológico, aunque claro está, su idea se fundamenta manifiestamente en su interés por lo que origina e influye en la distribución y abundancia de las especies. Elton (1927) por su parte, no dio importancia alguna a este factor pero sí la consideró al contemplar la presencia de enemigos en el ambiente biótico (Schoener, 1989). La posibilidad de que un nicho pueda contener más de una especie no es viable de acuerdo al principio de exclusión competitiva, y esto fue considerado por Grinnell (1917) y Hutchinson (1957; 1978), no así por Elton (1927), que lo creía posible ya que cada comunidad animal debe contener los mismos ocupantes de los nichos aunque no sean las mismas especies las que los llenen. Una de las más importantes incompatibilidades, ya mencionada, entre Hutchinson y Grinnell-Elton estriba en que, mientras que para el primero

el nicho es un atributo de las poblaciones de las especies, para los dos últimos el nicho es un atributo del ambiente, ya sea abiótico o biótico (Schoener, 1989; Leibold, 1995).

Por último y de acuerdo con Schoener (1989) y Griesemer (1992), una diferencia paradójica entre las concepciones Eltoniana-Hutchinsoniana con la Grinnelliana, radica en que el nicho de éste último, es la unidad de distribución última de esquema anidado o jerárquico del medio ambiente. Algo notable es que Hutchinson de alguna manera trató de separar al nicho en dos partes, debido a la dificultad de medir un nicho multidimensional como él mismo mencionó (Hutchinson, 1957). Así, sugirió considerar a los factores del nicho abiótico -representado por variables químicas y físicas- como factores limitantes con base en los rangos de tolerancia específicos de las poblaciones, como ejes del *nicho escenopoético*; variables no susceptibles de competencia¹ (sic), los cuales, a su vez, establecen el escenario en donde suceden las interacciones bióticas, principalmente la competencia por los recursos, y son considerados como ejes del *nicho bionómico*. Según palabras del propio Hutchinson (1978), en teoría, un espacio de nicho podría dividirse en nichos sólo por las variables de los ejes escenopoéticos, sin que tuviera lugar competencia alguna, mientras exista un biotopo en el que estén presentes simultáneamente una variedad suficiente de valores de las variables fisicoquímicas (*para una mejor revisión sobre diferencias y similitudes de los componentes del nicho considerados véase Schoener, 1989 ó Milesi y López de Casenave, 2005, para interpretaciones*).

A pesar de que el modelo hutchinsoniano de nicho ha sido el más utilizado, presenta algunas dificultades inmediatas (reconocidas algunas por el propio Hutchinson en 1957; 1978), de las cuales sólo se hará mención de las más relevantes y según los intereses de esta

¹ No obstante esta declaración de Hutchinson (1978) pág. 172, sabemos que un recurso puede ser un factor del tipo escenopoético; en las selvas altas, por ejemplo: los árboles y otras especies vegetales compiten por la energía lumínica del sol.

tesis. En primer lugar, no todas las variables ambientales pueden ordenarse exactamente de modo lineal. Para evitar este problema y hacer el modelo entero más viable, Hutchinson (1957; 1978) tradujo esta formulación de hipervolumen n -dimensional en un tipo de representación basado en la teoría de conjuntos. Desafortunadamente, en la conversión, los atributos de la densidad de eficacia biológica o reproductora del modelo de dimensión n se pierden en un modelo basado en la teoría de conjuntos (Pianka, 1978). Generalmente, el nicho como un atributo de la población ha sido indisolublemente conectado con investigaciones empíricas y con el modelado del rol de la competencia entre las especies en la estructura de la comunidad, por esto, la “teoría del nicho” ha llegado a ser sinónimo de la teoría de la competencia aunque por razones de historia más que por lógica (Colwell, 1992). El esquema conceptual de Hutchinson (1957) supone que todos los puntos dentro del hipervolumen que define al nicho fundamental implican la misma probabilidad de supervivencia de la especie, y que todos los puntos fuera del nicho fundamental implican una supervivencia igual a cero. Sin embargo, Hutchinson creyó que ordinariamente debería existir una parte del nicho con marcadas condiciones subóptimas cerca de los bordes. Esta suposición fue probada y redefinida por Maguire (1973), quien propuso que en la región óptima (cercanas al centroide del hipervolumen en el espacio ecológico multidimensional) la probabilidad de supervivencia de las poblaciones será máxima, y se reducirá paulatinamente conforme las poblaciones se alejan del centroide hacia regiones subóptimas donde la probabilidad de supervivencia será menor, es decir, donde la tasa de mortalidad sea mayor o igual a la tasa de natalidad hasta que las poblaciones no puedan mantenerse a sí mismas sin necesidad de inmigración. Esta aportación de Maguire (1973), es una de las más importantes desde Hutchinson (1957), ya que en su conceptualización las condiciones ambientales contienen cada una de las características físico-químicas y biológicas del

medio ambiente en el que un individuo, población o especie vive e interactúa. Además, Maguire (1973) hace referencia al hábitat como una combinación particular de las características ambientales, tomando en cuenta sus fluctuaciones temporales y espaciales, y sostiene que desde el punto de vista de una especie, población u organismo, no importa si el factor que lo restringe es abiótico o biótico (Vázquez, 2005) (*Para una mejor revisión sobre la aportación de Maguire a la teoría del nicho ecológico, revisar Hutchinson, 1978*).

Conclusiones

La interpretación que se le ha dado al concepto de nicho ecológico por los diferentes autores ha sido muchas veces confusa. Esto debido, tal vez a que en el lenguaje coloquial la palabra “nicho” significa una posición en el espacio. Este no debe ser el significado en la ciencia de la ecología, y es importante comprender que un nicho ecológico no es algo que se pueda ver. Se trata de un concepto abstracto que agrupa en un solo término descriptivo todas las condiciones ambientales y los recursos necesarios para mantener una población viable de un organismo. Por lo tanto, no es necesario efectuar comprobaciones de cada una de los ejes del nicho para que éste sea un concepto válido. Del mismo modo, el nicho debe ser visto estrictamente bajo la perspectiva de entidades biológicas, es decir, el nicho es una propiedad intrínseca de los organismos, poblaciones o especies y no puede existir sin la presencia de éstos; y debe evitarse la utilización, ya sea implícita o explícita, de “nicho ecológico vacío”, pues sugiere que el nicho es una propiedad del ambiente y puede existir sin la necesidad de que “alguien lo defina”.

En suma, la teoría del nicho ecológico es, ha sido y será sin duda, parte medular de la ecología, biología evolutiva y disciplinas afines. No obstante la existencia de una gran controversia sobre su utilidad como concepto fundamental de la ecología, ya que a partir de

la formulación del nicho multidimensional de Hutchinson (1957), aunque constructiva, no ha faltado la crítica a este modelo, incluso ha habido quienes han aseverado que la enunciación de Hutchinson no vino más que a incrementar la confusión de la conceptualización del nicho al ser ambiguo en sus definiciones (Leibold, 1995), o que su aportación haya sido para mal o para bien (Vázquez, 2005), o que en subsiguientes revisiones y/o aportaciones del propio Hutchinson, éste se ha retractado de algunas de sus proposiciones anteriores (Schoener, 1989). Así, en una etapa hacia los años 80's, el concepto de nicho estuvo principalmente dirigido hacia sistemas en los que la competencia por los recursos predomina (Schoener, 1989), por lo que la noción dominante era el de funcionalidad dentro de una comunidad dada. No está por demás señalar que el nicho debe ser considerado y evaluado en cada una de los diferentes niveles de escala en los que actualmente se sustentan los programas de investigación ecológica, evolutiva, biogeográfica y de la conservación, sólo por mencionar algunas. Es bajo una perspectiva holística que incluya cada una de estas disciplinas biológicas, que los patrones y procesos naturales podrán ser estudiados y podrán comprenderse de una manera más integral. El concepto de nicho ecológico sigue siendo pues hasta el momento, una de las herramientas más poderosas, ya que tiene el potencial para convertirse en una teoría general y unificadora de la ecología (Looijen, 2000), la biología evolutiva y otras ramas derivadas de éstas, a pesar, muy a pesar, de intentos por sustituirla por otras nuevas hipótesis (*ver* Hubell, 1979; 1997; 2001).

CAPÍTULO 2

RELACIÓN ENTRE LA DISTANCIA AL CENTROIDE DEL NICHO ECOLÓGICO Y LA ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

Introducción

En el último párrafo de la introducción de *El Origen de las Especies*, Darwin (1859) escribió: “*Who can explain why one species range widely and is very numerous, and why another allied species has a narrow range and is rare?*” Es claro que desde aquellos tiempos, aunque seguramente desde antes, se ha venido explorando la razón de por qué existen especies con distribución restringida y por qué las hay de distribución amplia; y por qué algunas son raras y otras abundantes. Diferentes son los factores (abióticos y bióticos) que pueden influir en la distribución y abundancia de las poblaciones de las especies a lo largo de su rango geográfico, así como diferentes son también las hipótesis y teorías que tratan de explicar este fenómeno.

Una de estas teorías es la del nicho ecológico. El concepto de nicho ecológico impregna toda la ecología; si no fuera por el hecho de que el término “nicho ecológico” se ha usado de tantas maneras distintas, la ecología casi podría definirse como el estudio de los nichos (Pianka, 1978). Por otra parte, la ecología de ecosistemas, de comunidades, de poblaciones y evolutiva, se han convertido en disciplinas casi separadas con muy poca o casi nula integración (Chase y Leibold, 2003). De ahí la importancia de la teoría del nicho ecológico como concepto integrador de tales disciplinas y como herramienta teórica para tratar de explicar interrogantes como la relación entre la abundancia y la distribución de las especies, así como otros problemas de las teorías ecológicas contemporáneas.

La extensión de la Teoría del Nicho de Maguire

En 1973, Maguire definió al nicho ecológico como la capacidad genéticamente determinada y el patrón de respuesta biológica de un individuo, una población o una especie a las condiciones ambientales (rango de tolerancia). Con base en esta definición, sugirió una extensión del nicho multidimensional en donde éste es caracterizado como una propiedad intrínseca de las poblaciones y sus individuos; es decir, la estructura interna del nicho está determinada por la respuesta de las poblaciones a las condiciones ambientales locales (hábitat) a lo largo de la distribución geográfica de la especie. Así, primero se trazan los valores de dos factores en dos dimensiones, x e y , a lo largo de dos ejes. Se interpreta que su efecto es el de interactuar, produciendo un nicho con una frontera elíptica u ovoide (\mathbf{b}_{lim}) (Fig. 4). Esta frontera establece el límite fuera del cual la mayoría de las poblaciones de la especie no puede sobrevivir sin inmigración; en tal caso $\mathbf{b} = \mathbf{d}$ ó $\mathbf{r} = 0$ (parámetro Maltusiano de la tasa intrínseca de crecimiento de la población) (Fig. 4c). Segundo, si tomamos un punto en el interior del nicho en el que la tasa de natalidad sea máxima ($\mathbf{b}_{\text{máx}}$) y dibujamos a su alrededor contornos de tasa de natalidad decreciente - puesto que se van dejando atrás las condiciones óptimas en dicho punto- se alcanzan finalmente los contornos limitantes (Fig. 4a). Tercero, de modo similar, podemos tomar una tasa de mortalidad mínima en $\mathbf{d}_{\text{mín}}$, que bien puede caer sobre el punto que representa $\mathbf{b}_{\text{máx}}$ o muy cerca del mismo, hasta alcanzar el contorno limitante, en el que la mortalidad equilibra exactamente a la natalidad (Fig. 4b). La diferencia entre \mathbf{b} y \mathbf{d} proporciona todavía otra serie de isolíneas para \mathbf{r} , que generalmente tendrá un valor máximo en la región inmediata a $\mathbf{b}_{\text{máx}}$ y $\mathbf{d}_{\text{mín}}$, y un valor de cero en los contornos límite. Cualquier parte uniforme de un hábitat está representada por un punto; cada hábitat que permita que $\mathbf{b}_{\text{máx}}$ sea posible, podrá ser considerado como *punto representativo* (bidimensional), dentro del

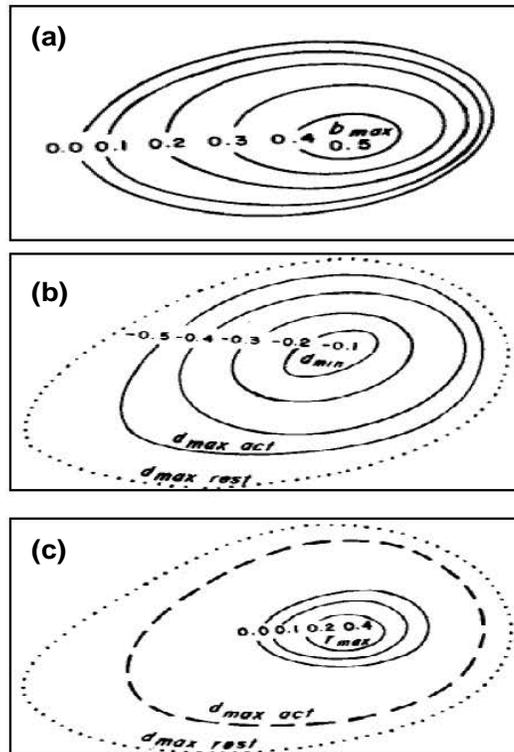


Figura 4. Un espacio de nicho definido por dos variables x e y que interactúan. a) $b_{\text{máx}}$ es el punto representativo para todas las partes del biotopo que permiten una tasa de reproducción máxima de 0.5; las isolíneas dan los puntos representativos para una serie de tasas de natalidad menores, desde 0.4 a 0.0, más allá de la cual no tienen lugar nacimientos. b) Figura comparable, en la que $d_{\text{mín}}$ es el punto representativo para todas las partes del hábitat que permiten una tasa de mortalidad mínima de -0.1. Las isolíneas definen tasas de mortalidad de hasta -0.5, a la cual todos los organismos activos mueren rápidamente, aunque los organismos en diapausa pueden sobrevivir hasta $d_{\text{máx rest}}$ c) Gráfico comparable para $r = b - d$, que muestra el límite externo al que la especie puede autopropagarse, aunque pueden sobrevivir individuos activos, sin reproducirse, en los puntos que van hasta la línea de trazos, y hasta la línea de puntos si se trata de individuos quiescentes (Hutchinson 1978, modificado de Maguire 1973).

nicho. Conforme el hábitat cambia, este punto se desplazará en el espacio del nicho ya sea como resultado de cambios externos o como resultado del efecto de los organismos sobre el hábitat (Maguire, 1973). Si incrementamos el número de dimensiones y realizamos abstractamente esta misma representación, el punto representativo deberá ser considerado ya no como tal, sino como un *centroide* dentro del hipervolumen del espacio ecológico (Fig. 5).

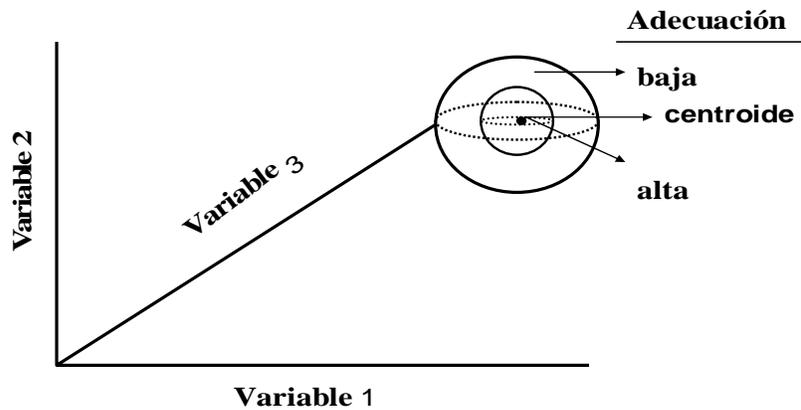


Figura 5. Representación gráfica de la eficacia biológica (adecuación) a lo largo de tres variables ambientales arbitrarias y en donde el punto óptimo tridimensional representa el *centroide del nicho ecológico*. Mientras más cerca, se encuentren las poblaciones del *centroide* de su nicho, mayor será su abundancia.

Esta concepción de Maguire (1973), está muy relacionada por una parte con la denominada Ley del mínimo de Liebig (1840; citado en Odum 1971), la cual nos dice que todas las especies tienen un conjunto de requerimientos mínimos, es decir, un mínimo de agua, de temperatura, de humedad, de profundidad del suelo, etc., y en donde un organismo o una población dados estarán ausentes de todos los lugares en que cualquiera de dichos factores esté por debajo del umbral mínimo necesario para ese organismo; y por la Ley de tolerancia de Shelford (1913; citado en Odum, 1971), que apunta que además de existir bordes inferiores también los hay superiores, lo cual define un *rango de tolerancia*. Esta ley refiere que un organismo o una población dada sobrevive y se reproduce sólo dentro de un rango limitado de valores para cada una de las dimensiones del nicho (Fig. 6),

independientemente de si los organismos en cuestión sean esteno (angosto) o euro (amplio) (ver Odum 1971, para una explicación más detallada).

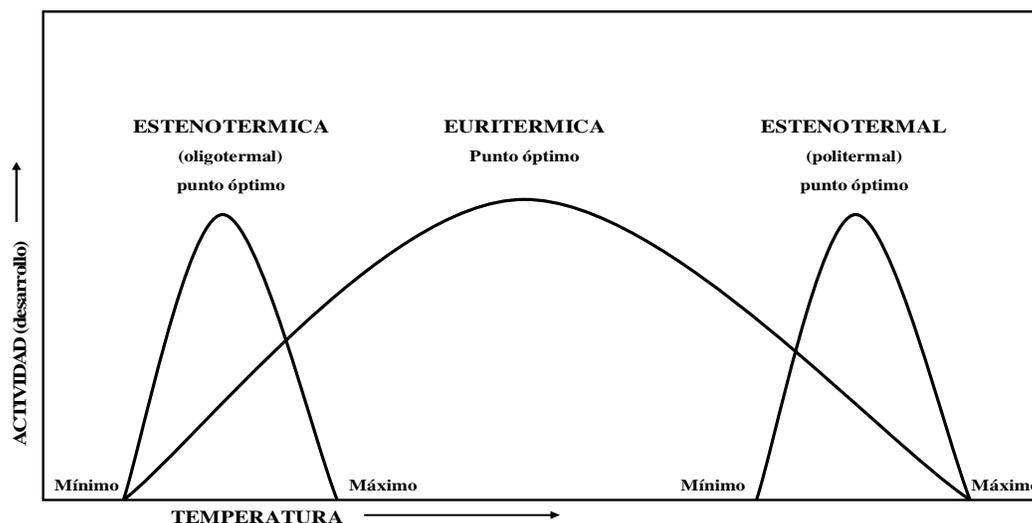


Figura 6. Comparación de los límites relativos de tolerancia de organismos estenotérmicos y euriotérmicos. Para una especie estenotérmica las mínima, óptima y máxima, quedan bastante cerca una de la otra, de modo que una pequeña diferencia de temperatura, que en una especie euritérmica tendría poco efecto, podría resultar acaso peligrosa. Obsérvese que los organismos estenotérmicos parecen tolerar temperaturas bajas (oligotérmicos), altas (politérmicos) e intermedias. (Según Ruttner 1953, tomado de Odum 1972).

Con base en lo anterior, consideremos a una población en un ambiente abiótico determinado sin interacciones bióticas. Los límites a su posible distribución en este espacio estarán determinados por su capacidad para tolerar las variables abióticas. Obviamente, las poblaciones de cualquier especie podrán tener un mejor desempeño biológico si éstas, se encuentran posicionadas hacia los puntos óptimos en el espacio ecológico abstracto, a saber, los puntos más alejados de los límites y que son, por lo general, los puntos cercanos a valores centrales. En otras palabras, si tales poblaciones se encuentran en, o cerca de las zonas cercanas al centroide del nicho, dentro la estructura n -dimensional del espacio

ecológico determinada por las características intrínsecas de la especie, su adecuación biológica podrá ser mayor a 0 y con tendencia a 1. La adecuación biológica (Darwin, 1859), puede ser medida por el éxito reproductivo, la sobrevivencia (Odum, 1971; Brown, 1995; Ridley, 1997; Futuyma, 1998), o el tamaño poblacional (Brown, 1995; Futuyma, 1998). No obstante, es importante considerar que puedan existir otros factores que puedan influir sobre estas características de las poblaciones, a diferentes escalas y pueden variar entre las diferentes especies (i. e. fenómenos estocásticos, perturbación por actividades antropogénicas, etc.).

La abundancia de las especies y el nicho ecológico

El estudio de la abundancia de los organismos es fundamental para la ecología (Krebs, 1994); el estudio de los patrones de abundancia de las especies es fundamental para la macroecología (Nee, 2003). En años recientes la noción de Maguire (1973) ha sido ampliada en la escala ecológica denominada por Brown y Maurer (1989), Brown (1995; 1999), Blackburn y Gaston (1998), Gaston y Blackburn (1999), Maurer (1999) y Marquet (2002), como macroecología; y básicamente dentro de una subdisciplina de ésta: la estructura y dinámica de los rangos geográficos de las especies (Brown, 1984, 1995; Gaston, 1990, 1991, 1994a,b, 1996, 2003; Brown et al. 1996; Gaston y Blackburn, 2000). A pesar de este fructífero programa de investigación macroecológica, Maguire (1973) no ha sido citado una sola vez por estos investigadores.

La relación de las especies con su medioambiente es reflejada en la distribución de su abundancia, tanto en el tiempo como en el espacio (Brown et al. 1995). Existen teorías muy dispares y contradictorias para la explicación de la distribución de la abundancia de las especies (Begon et al. 1986), por lo que a lo largo de la historia se han desarrollado

diferentes corrientes en cuanto a la manera de estudiar y verificar teórica y experimentalmente los nichos ecológicos de las especies y su relación con la abundancia y distribución de las mismas, ya sea de manera explícita o implícita. Sin embargo, los ecólogos han medido solamente una o unas pocas variables relacionadas con el nicho e ignorado otras (Brown et al. 1995), de acuerdo al área de su especialización (e.g. fisiología, ecología de poblaciones, ecología de comunidades), al tratar de explicar los patrones de distribución y abundancia de las especies (Brown, 1995). Esto ha originado dos vertientes principales: los que han dado mayor peso a las variables abióticas como la temperatura o la humedad (e.g. Grinnell, 1904, 1914, 1916, 1917, 1924, 1927; Andrewartha y Bich, 1954; Porter y Gates, 1969; Nobel, 1980; Cox y Moore, 1985; Repasky, 1991), y los que se lo han dado a las variables bióticas del nicho como son la competencia o la depredación (e. g. Connell, 1961, 1975; Brown, 1971; Paine, 1974; Lubchenco y Menge, 1978; Pianka, 1978). A pesar de que el modelo de nicho Hutchinsoniano le da una cuantía importante a un factor biótico como la competencia, permite ser ecléctico y/u holista con respecto a la importancia de cada uno de los factores del nicho. De acuerdo con esto, Brown (1984, 1995) nos dice que las abundancias locales son reflejos de qué tan bien un sitio en particular reúne las necesidades de las especies a través de muchos ejes del nicho. Estos ejes se relacionan con las características fisiológicas de las especies (e.g., tolerancia a la temperatura) así como características ecológicas (e.g., respuesta a competidores y depredadores). Como consecuencia de esto se generan patrones espaciales a diferentes escalas. Por ejemplo, las aves, los mamíferos, algunas plantas y otros organismos exhiben un patrón común: cada especie es representada por relativamente pocos individuos en la mayoría de sitios a lo largo de su distribución geográfica (“*cool spots*”) y por órdenes de magnitud de mayor abundancia en pocos sitios (“*hot spots*”) (e. g., Ascombe, 1948; Taylor et al. 1978; Perry y

Taylor, 1988; Melhman, 1994; Gaston, 1994, 2003; Brown et al. 1995; Winston y Angermeier, 1995; Murray et al. 1999; Condit et al. 2000). En el contexto de los rangos geográficos ha sido por mucho tiempo aceptado que, la abundancia local de las especies tiende a alcanzar su pico máximo cerca o hacia el centro de su rango geográfico y a declinar gradualmente hacia las periferias (Shelford, 1911, *cit. en* Gaston y Blackburn, 2000; Whittaker, 1956; Whittaker y Goodman, 1979; Rapoport, 1982, según Brown, 1995; Westman, 1980, Hengeveld y Haeck, 1982; Brown, 1984, 1995; Maurer y Brown, 1989; Hengeveld, 1990; Lawton, 1993; Brown et al. 1995; Brown et al, 1996; Maurer, 1999; Hochberg e Ives, 1999; Curnutt et al. 1996). Esto es, la estructura de la abundancia en un gradiente geográfico puede, al menos en la mayoría de los casos, ser visualizada esencialmente como una “forma de joroba” (Gaston, 2003). Sin embargo, algunos investigadores no han encontrado dicho patrón en sus estudios (Rapoport, 1982, según Gaston y Blackburn, 2000; Brussard, 1984; Carter y Prince, 1985; Wiens, 1989; Woods y Davis, 1989; Blackburn et al. 1999). La mayoría de los diferentes modelos que se han generado (con una fuerte influencia de la ecología de comunidades) para tratar de explicar este tipo de patrones, se han enfocado principalmente a los patrones en la abundancia relativa de las especies ya sea con base en procesos fractales, estadísticos, de dinámica de grupos (basada a su vez en procesos de nacimientos y muertes), y modelos basados en el nicho ecológico (*pero véase* Marquet et al. 2003). Dentro de estos últimos, destaca por mucho el propuesto por Brown (1984, 1995), denominado de *nicho ecológico-estático* (Marquet et al. 2003), ya que ha sido utilizado para tratar de explicar tanto patrones de abundancia relativa bajo un contexto interespecífico (la relación entre la abundancia y la distribución de las especies; multiespecie o de comunidad), así como la abundancia intraespecífica (la relación entre la abundancia y la distribución dentro de las especies;

posición dentro del rango geográfico). Este último contexto es el que será utilizado de aquí en adelante cuando de variación de la abundancia, ya sea en espacio ecológico o geográfico, sea referido.

El modelo Browniano se fundamenta en tres supuestos para tratar de explicar la variación en la abundancia dentro del rango geográfico de las especies: 1) La abundancia y la distribución reflejan la respuesta de poblaciones locales a condiciones locales; 2) La abundancia local y distribución reflejan qué tanto los ambientes locales cumplen los requisitos hutchinsonianos de nicho de cada especie; y 3) Las variables ambientales que afectan la abundancia y distribución tienden a estar autocorrelacionadas sobre el espacio, de tal forma que sitios muy cercanos tienden a presentar características abióticas y bióticas más similares (incluyendo interacciones interespecíficas), que sitios más distantes (Brown, 1984, 1995). Si se aceptan estos supuestos como válidos, los dos primeros sugieren que la abundancia debe variar a lo largo del área, de valores altos, donde las condiciones abióticas y bióticas locales son más conducentes para la sobrevivencia y la reproducción, a cero donde una o más variables impiden su ocurrencia. El tercer supuesto implica que la abundancia también estará autocorrelacionada espacialmente, es decir, sitios cercanos solerán tener abundancias más similares que aquellas que se encuentran distantes debido a que las variables ambientales de nicho que las determinan también lo están (Brown et al. 1995; Brown, 1995). Es con base en estos supuestos que generalmente se ha tratado de justificar la tendencia central de los picos de abundancia dentro de los rangos geográficos de las especies.

A pesar de su importancia, la hipótesis de Maguire (1973) ha sido ignorada por todo este programa de investigación macroecológica que se ha venido desarrollando en los últimos años, lo que ha provocado que su verificación haya quedado sólo a nivel

microecológico con microorganismos y/o con parámetros físico-químicos analizados dentro de un laboratorio o en parcelas pequeñas y no a nivel poblacional de los diferentes grupos taxonómicos y en espacios geográficos mayores. Por lo tanto, en lo general, este estudio pretende por primera vez probar con datos empíricos algunas hipótesis planteadas dentro de la teoría del nicho ecológico con base en el planteamiento de Maguire (1973), bajo una perspectiva de nicho ecológico Hutchinsoniano-Grinneliano y de rangos geográficos de acuerdo a lo propuesto por Brown (1984, 1995), Brown et al. (1995; 1996). Además desde su concepción, el estudio del nicho ecológico se había mantenido en un nivel teórico-matemático. Recientemente, el desarrollo de herramientas y métodos como los sistemas de información geográfica (SIG), modelado espacial y geoestadística, principalmente, ofrecen la oportunidad de explorar aspectos de la teoría del nicho ecológico desde un enfoque diferente. En particular, estos nuevos métodos permiten caracterizar al nicho en varias dimensiones y brindan la posibilidad de abordar cuestiones que son relevantes para entender por qué las especies se encuentran donde están y por qué sus poblaciones varían geográficamente en número. De acuerdo con las manifestaciones e hipótesis anteriores (Hutchinson, 1957; Maguire, 1973 y Brown, 1984), en el presente trabajo se pretende determinar de manera específica si existe una relación entre la abundancia de las especies que sean indicadores de su adecuación biológica y la distancia al centroide de sus nichos ecológicos, pero en el espacio ecológico o ambiental, no en el geográfico.

Métodos

Para poder conocer la relación entre la distancia al centroide del nicho ecológico y la abundancia de las especies, se realizó una investigación documental exhaustiva de diferentes grupos de vertebrados terrestres que tuvieran referencia de haber sido ampliamente estudiados tanto en espacio como en el tiempo y que tuvieran, principalmente, datos poblacionales de abundancia suficientes a lo largo de toda su distribución geográfica, así como una indicación precisa del sitio (georreferenciado o georreferenciable) en el que se realizaron dichos estudios.

Selección de las especies: aves

Seis especies de aves fueron seleccionadas y analizadas bajo dos criterios adicionales: 1) que fueran preferentemente residentes o con migraciones cortas y 2) que estuvieran representadas tanto las de distribución amplia como las de restringida. Las especies de aves seleccionadas fueron: *Calamospiza melanocorys*, *Hylocichla mustelina*, *Spiza americana*, *Toxostoma redivivum*, *Tringites subruficollis* y *Tympanuchus cupido*. Los datos de *C.melanocorys*, *H. mustelina*, *S. americana*, *T. redivivum* y *T. cupido*, provienen de la base de datos del North American Breeding Bird Survey (BBS) (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/bbs.html>). El BBS consiste de censos estandarizados llevados a cabo anualmente en más de 2000 sitios a través de los Estados Unidos y Canadá. En cada sitio, en una mañana de junio, un observador experimentado realiza una caminata sobre una ruta de 39.4 km, parando por 3 minutos cada 0.8 km y registra el número de aves de cada especie que ve o escucha. Algunas rutas de la parte central y este de Estados Unidos han sido censadas anualmente por más de 30 años. El U. S. National Biological Service y el Canadian Wildlife Service supervisan y mantienen la base de datos. La base

de datos del BBS puede presentar problemas de replicación, prejuicio y exactitud que debe ser considerada en los análisis y en la interpretación de los resultados (Bart y Schoultz, 1984; Sauer et al. 1994). No obstante, debido a sus métodos de censo estandarizados, su control de calidad por los científicos de los gobiernos de Estados Unidos y Canadá y de su inaudita escala espacial y temporal, el BBS es único en proveer datos cuantitativos sobre la abundancia relativa de cientos de especies en varias décadas y sobre una escala espacial subcontinental (Brown, 1995). Otro factor importante a destacar, es que las bases de datos están clasificadas en tres grados de confiabilidad a nivel estatal. Sólo se tomaron aquellos de clasificación **A**, que es la de mayor verosimilitud. Además, las rutas con sólo dos registros de los años 60's al 2004 y las de un solo registro de los años 80's al 2004, fueron excluidas del análisis. Esto último con el fin de aumentar la probabilidad de que se trata de poblaciones verdaderas y no sólo avistamientos ocasionales. La información sobre *T. subruficollis* fue obtenida de una publicación sobre la especie en el que se analiza el estado de conservación, la distribución histórica y contemporánea en Sudamérica ya que su distribución en Norteamérica va más allá del alcance del BBS (*ver* Apéndice I).

Selección de las especies: otros vertebrados terrestres

Nueve especies de mamíferos y un reptil, fueron elegidas y examinadas con base a los criterios establecidos. La información sobre abundancia fue obtenida de la literatura especializada ya sea por vía electrónica (publicaciones de reportes técnicos en la red) o por medio de artículos científicos impresos (*ver* Apéndice I). Para el caso de los mamíferos las especies analizadas fueron: *Alouatta palliata*, *Canis lupus*, *Loxodonta africana*, *Panthera leo*, *P. onca*, *P. tigris*, *Peromyscus maniculatus* y *P. leucopus* y *Clemmys guttata*, una tortuga de Norteamérica, fue el reptil para el que se obtuvieron datos suficientes para su

análisis. Los datos de cada una de las especies fueron estandarizados con el fin de homogenizarlos de acuerdo a la técnica utilizada para su muestreo. Por ejemplo, los datos de ambas especies de *Peromyscus* fueron estandarizados bajo el criterio de *Índice de Abundancia Relativa* (IAR), que es determinada por el número de individuos únicos capturados entre el esfuerzo de captura (número de noches-trampa). Este método resultó ser una buena medida para homogenizar los diferentes tipos de trampeo utilizados y de la variación temporal y espacial de los estudios. Las bases de datos de la densidad del jaguar (*Panthera onca*) y del tigre (*P. tigris*), fueron elaboradas de acuerdo a lo más utilizado en la literatura para medir este parámetro en estas especies, 1 ind/100 km². En lo referente a *Allouata palliata* y *Clemmys guttata*, se utilizó la densidad de individuos por hectárea ya que es también la más recurrida en la literatura para estas especies. Sin embargo, para *A. palliata* se eliminaron poblaciones que se encontraban en zonas altamente perturbadas debido a la deforestación ya que estos lugares tienden a tener altas densidades en pocos parches de selva. Para los casos de *Canis lupus*, *Panthera leo* y *Loxodonta africana*, las bases de datos fueron obtenidas ya homogenizadas de publicaciones especializadas sobre la situación y/o biología de cada especie en general. No obstante, para el caso de estas dos últimas especies se utilizaron sólo los datos de mejor calidad de acuerdo con lo sugerido por la propia publicación.

La información contenida en cada una de las bases de datos para cada una de las diferentes especies analizadas fue: número consecutivo, nombre del lugar o sitio (País, Estado, Localidad, etc.), coordenadas geográficas de la localidad (latitud, longitud), valores de abundancia o densidad relativa obtenida ya sea de manera directa o indirecta¹, como en

¹ Para homogenizar las bases de datos, densidad, abundancia relativa, IAR, etc, serán referidas sólo como abundancia de aquí en adelante.

el caso de las dos especies de *Peromyscus*, fuente o cita bibliográfica de donde fue conseguida la información y valores cuantitativos de cada una de las variables (WorldClim) del nicho ecológico propias de cada sitio con base en su ubicación geográfica.

Elaboración de modelos de nicho ecológico multidimensional de las especies.

Se ocuparon en una primera instancia 23 variables del nicho ecológico, 19 climáticas o medioambientales (WorldClim, <http://www.worldclim.org/>²) y cuatro topográficas(<http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/gtopo30.html>³), que caracterizan las condiciones ecológicas locales de los puntos poblacionales georreferenciados para cada una de las especies anteriormente mencionadas (ver Apéndice II), es decir, a cada punto poblacional le correspondió un conjunto de valores de nicho que lo describen.

Para la elaboración de los modelos de nicho multidimensional se utilizó el software Desktop GARP en su versión 1.1.6, desarrollado en *The University of Kansas Natural History Museum* (<http://beta.lifemaper.org/desktopgarp/>). Este paquete se basa, como su nombre lo indica, en el algoritmo de inteligencia artificial GARP (*Genetic Algorithm for Rule-set Prediction*), que usa puntos de presencia y datos ambientales en forma de coberturas SIG para poder elaborar los modelos de nicho ecológico. GARP funciona de una manera iterativa, con la selección de las reglas o condicionantes ambientales con base en reglas atómicas, de rangos y regresiones logísticas, con una evaluación y pruebas de éstas, incorporándolas o rechazándolas aleatoriamente al/del modelo y así sucesivamente hasta para producir un conjunto de reglas que describen el nicho ecológico, que posteriormente puede ser proyectado al espacio geográfico, produciendo así una predicción

² WorldClim es un conjunto de capas globales de clima (formato raster) con una resolución espacial de 1 kilómetro cuadrado.

³ GTOPO30 es un modelo de elevación digital global (variables topográficas) de formato raster y con una resolución espacial de aproximadamente 1 kilómetro.

de la presencia y ausencia de la especie (Stockwell y Noble, 1991; Stockwell y Peters, 1999). Las reglas o condicionantes ambientales en GARP se refieren a la relación que tienen las localidades georreferenciadas con las variables ambientales, tales como precipitación, temperatura, elevación o geomorfología. En un principio, GARP selecciona un método estadístico común (e.g. regresión logística, BIOCLIM) para aplicarlo a los datos y así generar la regla o conjunto de condicionantes ambientales. De esta manera se genera un modelo “semilla” de nicho ecológico cuya exactitud es evaluada usando 1250 puntos re-seleccionados al azar, re-muestreando los datos de presencia conocidos y 1250 puntos de pseudoausencia muestreados al azar en toda el área de estudio (en donde no se ha registrado la presencia de la especie). Este procedimiento emula de alguna manera el proceso evolutivo vía iteración de mutaciones o deleciones, principalmente (Stockwell y Peters, 1999). Para evitar errores de omisión (predicción de ausencia en donde la especie sí está presente) y/o comisión (predicción de presencia en donde la especie está ausente), la precisión de la predicción es calculada con la suma de los puntos que fueron correctamente predichos tanto con la especie presente o ausente, dividido por el número total de puntos en el espacio geográfico (Stockwell y Noble, 1991). Para evaluar si una regla es incorporada o no al modelo de nicho se utilizan los cambios (incremento) en la precisión de predicción de una iteración a otra, con base en 1000 iteraciones o hasta que la adición de nuevas reglas no pueda incrementar más la precisión predictiva del modelo, es decir, hasta que exista una convergencia considerable entre estas iteraciones (Stockwell y Peters, 1999). Finalmente, la interface de Desktop GARP da la opción de obtener los mejores modelos (*Best subset*), lo cual consiste en el consenso sucesivo de las condicionantes ambientales en el espacio ecológico por parte del total de modelos de nicho ecológico generados, con base en ciertos umbrales de omisión y comisión. La omisión aquí utilizada fue del 10 % y de estos se

seleccionó la mitad de los modelos que estuvieron más próximos a la mediana en el eje de la comisión (Anderson et al. 2003). En este caso, se generaron 100 modelos para cada especie y se seleccionaron los 10 mejores; éstos fueron sumados para obtener un mapa de consenso de distribución potencial de cada una de las especies analizadas (Apéndice III, Mapas 1 al 15).

Obtención de valores ecológico-cuantitativos con que fueron construidos los modelos de nicho ecológico

Con la utilización de ArcView 3.2 (www.esri.com), del mapa obtenido para cada especie, se extrajeron los valores derivados en cada uno de los píxeles del modelo para cada una de las variables ambientales que determinan su nicho (e.g. temperatura, precipitación, elevación, etc.). Se estandarizaron las variables en una escala de 0 a 1, y fueron vaciados en una nueva matriz de datos. Por último, se elaboraron matrices de correlación y diagramas de dispersión entre cada una de las variables del nicho con que fueron construidos los modelos (*ver* Apéndice II) para detectar casos de multicolinealidad entre éstas. Con base en esto, se eliminaron variables reduciendo su número de acuerdo a la especie analizada. Cada uno de los pasos para construir el modelo de nicho ecológico, fueron repetidos con la nueva dimensionalidad de las variables hasta la estandarización. Esta dimensionalidad varió entre especies (Tabla 3). Cada uno de estos procedimientos fue realizado con el paquete estadístico SPSS 8.0.

Estimación del centroide del nicho ecológico y medición de la distancia para cada una de las especies

El centroide del nicho ecológico multidimensional fue caracterizado con base en la media aritmética de cada una de las variables y de acuerdo a la concepción de Maguire

(1973) (Fig. 4), con excepción para el caso de *Canis lupus* que fue la única especie en la que se integraron valores cuantitativos de una variable biótica en la base de datos (i.e., biomasa de presas); para esta variable, la distancia no se midió a la media, si no a uno (valor máximo), ya que representa el punto óptimo, a diferencia de las demás variables cuyo punto óptimo se encuentra alrededor de la media (Fig. 7). El cálculo de la distancia al centroide de cada punto poblacional fue efectuado mediante la distancia euclidiana multidimensional:

$$Dc = \sqrt{\sum (\bar{x}_j - a_{ij})^2}$$

donde

Dc = distancia al centroide

\bar{x}_j = media de la variable j

a_{ji} = valor de la variable j en la población i

es decir, se realizó la sumatoria de los valores absolutos de la distancia de cada variable a su media para todas las variables en cada punto poblacional y así obtener la distancia al centroide del nicho ecológico para cada población de cada especie.

Correlación entre las distancias obtenidas y las densidades poblacionales para cada especie

Una vez que se obtuvo la distancia de cada punto poblacional al centroide del nicho de la especie, se realizó un análisis de regresión entre este valor de distancia y la abundancia poblacional, tanto a nivel local como a nivel de rangos de distancia al centroide, para obtener la ecuación que mejor se ajustara para cada especie en ambas escalas. Las regresiones se realizaron con base en las cuatro principales funciones elementales: lineal, logarítmica, exponencial y potencial, ya que se trata de funciones que se originan de

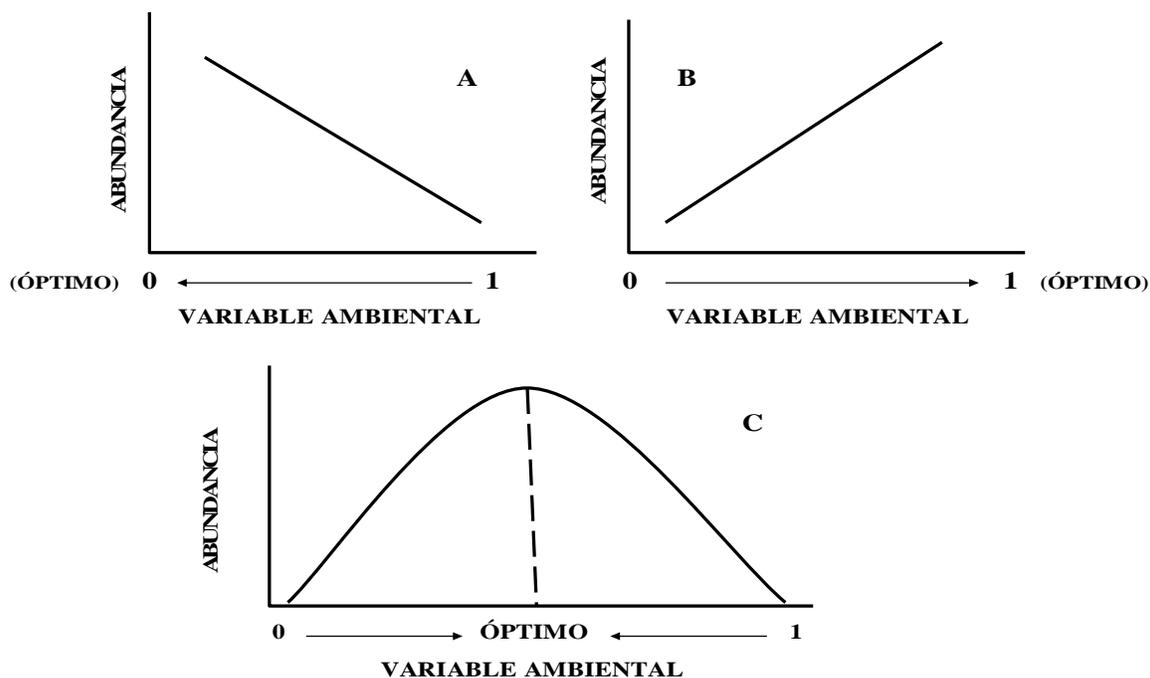


Figura 7. Las tres principales tendencias de los óptimos de las diferentes variables que componen el nicho ecológico de las especies. El punto óptimo (punto representativo bivariado de Maguire, 1973), puede encontrarse hacia un extremo ya sea negativo (A) o positivo (B), esta tendencia resulta característica de las variables bióticas como la competencia y la depredación. Por ejemplo, los sitios con mayor abundancia de presas incrementarán las posibilidades de supervivencia y por lo tanto un mayor éxito reproductivo si se trata de un depredador no obstante este patrón pueda ser cíclico y la disponibilidad de presas no sea la única variable que determine este resultado. Por otro lado, la tendencia más característica de las variables abióticas es la del tipo central (C), es decir, los óptimos suelen encontrarse en o cerca de las medidas de tendencia central (media, mediana o moda).

manera natural al correlacionar una variable dependiente (abundancia) y una independiente (distancia al centroide). Las relaciones entre ambas variables utilizadas fueron graficadas en escala aritmética. La abundancia dentro de estos rangos de distancias se midió como abundancias promedio, es decir, el promedio de abundancias de poblaciones que tuvieron una distancia entre 0 y 0.999, entre 1 y 1.999, entre 2 y 2.999, etc., obteniendo así un patrón de abundancias y distancias al centroide del nicho a escala macroecológica. Cuando algún rango presentó un solo valor poblacional, éste se incluyó en el promedio del rango más cercano. Por ejemplo, si el valor de distancia fue 5.81, este único valor se promedió con los de 6; por el contrario sí el valor era 9.29, se promedió con los de 8. La razón de obtener y evaluar los resultados en estas dos diferentes escalas fue debido a que la fuente de los datos fueron de dos tipos: ecológicos y geográficos, los cuales, tienen diferente resolución.

Resultados

La distribución geográfica de cada una de las especies analizadas fue predicha estadísticamente de manera significativa (Tabla 3). Asimismo, las predicciones representaron adecuadamente la distribución conocida según distintas las fuentes para las distintas especies examinadas (e.g., Natureserve, Mammalian Species, etc.) (Apéndice III, Mapas 1 al 15). Esto indica, a su vez, que las variables ecológicas ambientales utilizadas para cada una de las especies fueron apropiadas (Tabla 4).

La interpretación de los resultados fue realizada tanto a nivel poblacional (microescala) como a nivel de rangos de distancia al centroide (macroescala). En ambos casos se encontró una fuerte correlación negativa entre la distancia al centroide del nicho ecológico y la abundancia de las especies; sin embargo, la función de la relación no fue consistente en todas las especies.

La mayoría de las regresiones realizadas con base en las cuatro principales funciones elementales: lineal, logarítmica, exponencial y potencial, fueron significativas excepto la lineal y la logarítmica para *P. leucopus* a nivel poblacional (Tabla 5); la lineal para *C. guttata*, *P. leo*, *P. onca* y *P. maniculatus*, la logarítmica para *P. onca*, la potencial para *P. onca* y *P. leucopus* y exponencial para *P. leucopus* a nivel de rangos de distancia al centroide (Tabla 6). La tendencia de la relación varió entre y dentro de especies a través de los dos diferentes niveles evaluados.

A nivel de poblaciones únicas, los resultados muestran que las relaciones entre distancias al centroide y las abundancias, aunque significativas, no fueron tan fuertes en lo general, excepto para *A. palliata*, *C. guttata* y *C. lupus*, que presentaron las relaciones estadísticas muy altas: $R^2 = 0.8622$, $P < 0.0001$, lineal; ($R^2 = 0.7842$, $P < 0.0001$, potencial;

y $R^2 = 0.716$, $P < 0.0001$, potencial, respectivamente. Las más débiles a esta escala fueron para *L. africana* ($R^2 = 0.1524$; $P < 0.0001$; potencial), *T. cupido* ($R^2 = 0.1555$; $P = 0.001$; potencial) y *P. leo* ($R^2 = 0.1524$; $P = 0.001$; logarítmica) (Figs. 8 a 12). Los tipos de función de la relación más comunes a este nivel fueron principalmente potencial y exponencial negativas (Tabla 5).

Al comparar las relaciones exponenciales y potenciales a nivel poblacional encontramos que la inclinación de la pendiente hasta alcanzar la asíntota, fue mucho más pronunciada para *C. melanocorys*, *P. tigris* que para *S. americana*, *P. onca*, *P. leucopus* y *P. maniculatus* mientras que *T. redivivum*, *T. subruficollis*, *T. cupido* y *L. africana* presentaron una pendiente menos acentuada con respecto a *H. mustelina*, *C. lupus* y *C. guttata* (Figs. 8 a 12).

Las gráficas a nivel poblacional muestran que especies como *C. melanocorys*, *H. mustelina*, *S. americana* y *P. leo* que tienen tamaños de muestra grandes, presentaron una mayor dispersión de los puntos que representan sus poblaciones independientemente del modelo que describe la relación de la abundancia de sus poblaciones con respecto a la distancia al centroide (Figs. 8 a 11). No obstante, no fue este el caso para *L. africana* quien a pesar de tener un tamaño de muestra $n = 138$, presentó una menor dispersión de los puntos en la gráfica. Lo contrario sucede con *A. palliata* y *C. guttata*, sin embargo, estas especies presentan el menor tamaño de muestra (Figs. 11 y 12).

Tabla 3. Tamaño de muestra y significancia de los valores de χ^2 de los modelos obtenidos con GARP para cada una de las especies analizadas y en donde se puede observar que todas las predicciones de las distribuciones de las diferentes especies analizadas son estadísticamente significativas.

No.	Especie	<i>n</i>	χ^2	<i>P</i>
1	<i>Calamospiza melanocorys</i>	277	294.25	< 0.0001
2	<i>Hylocichla mustelina</i>	699	157.57	< 0.0001
3	<i>Spiza americana</i>	170	212.62	< 0.0001
4	<i>Toxostoma redivivum</i>	48	53.99	< 0.0001
5	<i>Tryngites subruficollis</i>	65	26.87	< 0.0001
6	<i>Tympanuchus cupido</i>	64	176.32	< 0.0001
7	<i>Alouatta palliata</i>	10	6.85	0.009
8	<i>Loxodonta africana</i>	138	80.64	< 0.0001
9	<i>Canis lupus</i>	28	14.6	0.0001
10	<i>Panthera leo</i>	79	17.44	< 0.0001
11	<i>Panthera onca</i>	32	16.91	< 0.0001
12	<i>Panthera tigris</i>	32	28.22	< 0.0001
13	<i>Peromyscus leucopus</i>	55	38.05	< 0.0001
14	<i>Peromyscus maniculatus</i>	54	12.58	0.0004
15	<i>Clemmys guttata</i>	14	18.48	< 0.0001

Tabla 4. Variables ambientales utilizadas para la elaboración de modelos de nichos ecológicos después de la eliminación de las que estaban altamente correlacionadas (multicolinealidad)

	BIO 1	BIO 2	BIO 3	BIO 4	BIO 5	BIO 6	BIO 7	BIO 8	BIO 9	BIO 10	BIO 11	BIO 12	BIO 13	BIO 14
<i>Calamospiza melanocorys</i>	*	*			*							*	*	
<i>Hylocichla mustelina</i>		*	*	*	*				*		*	*		*
<i>Spiza americana</i>				*	*						*	*		*
<i>Toxostoma redivivum</i>	*		*						*	*	*	*		*
<i>Tryngites subruficollis</i>				*		*		*				*		
<i>Tympanuchus cupido</i>	*		*	*	*			*	*		*	*		
<i>Alouatta palliata</i>	*	*	*	*			*	*				*	*	*
<i>Canis lupus</i>			*			*		*		*	*	*	*	
<i>Loxodonta africana</i>									*		*		*	
<i>Panthera leo</i>	*	*	*			*	*							*
<i>Panthera onca</i>		*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Panthera tigris</i>	*			*						*		*		
<i>Peromyscus leucopus</i>	*		*		*				*	*	*	*		
<i>Peromyscus maniculatus</i>		*	*					*	*	*	*	*		
<i>Clemmys guttata</i>	*	*	*	*	*	*		*	*		*	*		

Tabla 4. (Continuación)

	BIO 15	BIO 16	BIO 17	BIO 18	BIO 19	TOPOIND	SLOPE	DEM	ASPECT	BIOMASA	PRESAS	TOTAL
<i>Calamospiza melanocorys</i>	*	*		*	*				*	*		11
<i>Hylocichla mustelina</i>	*	*	*		*							12
<i>Spiza americana</i>	*		*	*	*				*			10
<i>Toxostoma redivivum</i>			*			*		*	*			11
<i>Tryngites subruficollis</i>	*		*						*			7
<i>Tympanuchus cupido</i>		*		*			*	*				12
<i>Alouatta palliata</i>		*	*	*	*	*	*	*				16
<i>Canis lupus</i>								*	*		*	10
<i>Loxodonta africana</i>	*	*										5
<i>Panthera leo</i>	*	*	*	*	*		*		*			13
<i>Panthera onca</i>	*	*		*	*	*	*		*			17
<i>Panthera tigris</i>		*		*		*			*			8
<i>Peromyscus leucopus</i>		*	*	*	*	*			*			13
<i>Peromyscus maniculatus</i>							*	*				9
<i>Clemmys guttata</i>	*	*	*	*	*		*	*	*			18

NOTA: Para el significado de cada una de las variables revisar el Apéndice II

Tabla 5. Comparación del tipo y la magnitud de la relación entre la abundancia y la distancia al centroide a nivel poblacional para las diferentes especies analizadas. En negritas las relaciones más fuertes y en gris claro las no significativas.

POBLACIONALES								
No.	Especie	n	R ² Lineal	Ecuación	P	R ² Logarítmica	Ecuación	P
1	<i>Alouatta palliata</i>	10	0.8622	$y = -28.563x + 129.29$	< 0.0001	0.8261	$y = -69.621\text{Ln}(x) + 111.72$	0.005
2	<i>Calamospiza melanocorys</i>	277	0.3568	$y = -47.804x + 242.27$	< 0.0001	0.377	$y = -165.6\text{Ln}(x) + 274.76$	< 0.0001
3	<i>Canis lupus</i>	28	0.5709	$y = -4.4053x + 41.22$	< 0.0001	0.6257	$y = -24.506\text{Ln}(x) + 56.852$	< 0.0001
4	<i>Clemmys guttata</i>	14	0.3542	$y = -8.0387x + 37.12$	0.025	0.5396	$y = -29.701\text{Ln}(x) + 42.34$	0.003
5	<i>Hylocichla mustelina</i>	699	0.2992	$y = -2.0788x + 19.64$	< 0.0001	0.3473	$y = -12.839\text{Ln}(x) + 29.316$	< 0.0001
6	<i>Loxodonta africana</i>	138	0.0433	$y = -489.16x + 3904.8$	0.014	0.0555	$y = -2264\text{Ln}(x) + 4875.2$	0.005
7	<i>Panthera leo</i>	79	0.2753	$y = -4.6142x + 20.969$	< 0.0001	0.3458	$y = -14.971\text{Ln}(x) + 22.816$	< 0.0001
8	<i>Panthera onca</i>	32	0.2344	$y = -74.576x + 213.48$	0.005	0.2609	$y = -151.03\text{Ln}(x) + 159.3$	0.003
9	<i>Panthera tigris</i>	32	0.4372	$y = -3.1x + 16.761$	< 0.0001	0.4354	$y = -9.7404\text{Ln}(x) + 17.511$	< 0.0001
10	<i>Peromyscus leucopus</i>	55	0.0614	$y = -3.7098x + 15.725$	0.068	0.0661	$y = -10.71\text{Ln}(x) + 16.01$	0.058
11	<i>Peromyscus maniculatus</i>	54	0.2459	$y = -5.426x + 21.57$	< 0.0001	0.305	$y = -18.755\text{Ln}(x) + 25.403$	< 0.0001
12	<i>Spiza americana</i>	170	0.3307	$y = -13.112x + 99.529$	< 0.0001	0.3614	$y = -90.116\text{Ln}(x) + 203.55$	< 0.0001
13	<i>Toxostoma redivivum</i>	48	0.2698	$y = -5.0351x + 23.107$	< 0.0001	0.3746	$y = -60.789\text{Ln}(x) + 123.63$	< 0.0001
14	<i>Tryngites subruficollis</i>	65	0.2072	$y = -29.365x + 97.038$	< 0.0001	0.2709	$y = -79.946\text{Ln}(x) + 92.162$	< 0.0001
15	<i>Tympanuchus cupido</i>	64	0.1213	$y = -2.7211x + 7.7694$	0.005	0.1353	$y = -5.8335\text{Ln}(x) + 6.1655$	0.003

Tabla 5. (Continuación)

POBLACIONALES								
No.	Especie	n	R ² Potencial	Ecuación	P	R ² Exponencial	Ecuación	P
1	<i>Alouatta palliata</i>	10	0.7581	$y = 172.42x^{-1.9856}$	0.013	0.7729	$y = 295.4e^{-0.8258x}$	0.001
2	<i>Calamospiza melanocorys</i>	277	0.3926	$y = 2576.8x^{-3.8177}$	< 0.0001	0.4196	$y = 1552e^{-1.1712x}$	< 0.0001
3	<i>Canis lupus</i>	28	0.716	$y = 149.32x^{-1.485}$	< 0.0001	0.6831	$y = 59.804e^{-0.273x}$	< 0.0001
4	<i>Clemmys guttata</i>	14	0.7842	$y = 103.45x^{-3.5903}$	< 0.0001	0.7775	$y = 111.48e^{-1.1941x}$	< 0.0001
5	<i>Hylocichla mustelina</i>	699	0.3706	$y = 122.28x^{-2.0201}$	< 0.0001	0.3468	$y = 29.008e^{-0.3409x}$	< 0.0001
6	<i>Loxodonta africana</i>	138	0.1524	$y = 3254x^{-1.4768}$	< 0.0001	0.1457	$y = 1999.5e^{-0.3534x}$	< 0.0001
7	<i>Panthera leo</i>	79	0.2305	$y = 23.14x^{-2.0664}$	< 0.0001	0.2197	$y = 21.783e^{-0.6969x}$	< 0.0001
8	<i>Panthera onca</i>	32	0.5215	$y = 143.49x^{-3.3024}$	< 0.0001	0.5316	$y = 580.37e^{-1.7369x}$	< 0.0001
9	<i>Panthera tigris</i>	32	0.4658	$y = 48.075x^{-2.1793}$	< 0.0001	0.5044	$y = 44.97e^{-0.7202x}$	< 0.0001
10	<i>Peromyscus leucopus</i>	55	0.3198	$y = 76.724x^{-3.6152}$	< 0.0001	0.3641	$y = 99.3e^{-1.3859x}$	< 0.0001
11	<i>Peromyscus maniculatus</i>	54	0.4194	$y = 261.33x^{-4.8261}$	< 0.0001	0.4233	$y = 163.96e^{-1.5622x}$	< 0.0001
12	<i>Spiza americana</i>	170	0.5493	$y = 596.97x^{-2.8726}$	< 0.0001	0.5621	$y = 233.67e^{-0.6672x}$	< 0.0001
13	<i>Toxostoma redivivum</i>	48	0.3673	$y = 48.702x^{-2.1745}$	< 0.0001	0.3306	$y = 30.886e^{-0.6299x}$	< 0.0001
14	<i>Tryngites subruficollis</i>	65	0.543	$y = 111.73x^{-3.1741}$	< 0.0001	0.5043	$y = 182.11e^{-1.2846x}$	< 0.0001
15	<i>Tympanuchus cupido</i>	64	0.1555	$y = 3.3761x^{-2.459}$	0.001	0.1509	$y = 7.2878e^{-1.1933x}$	0.002

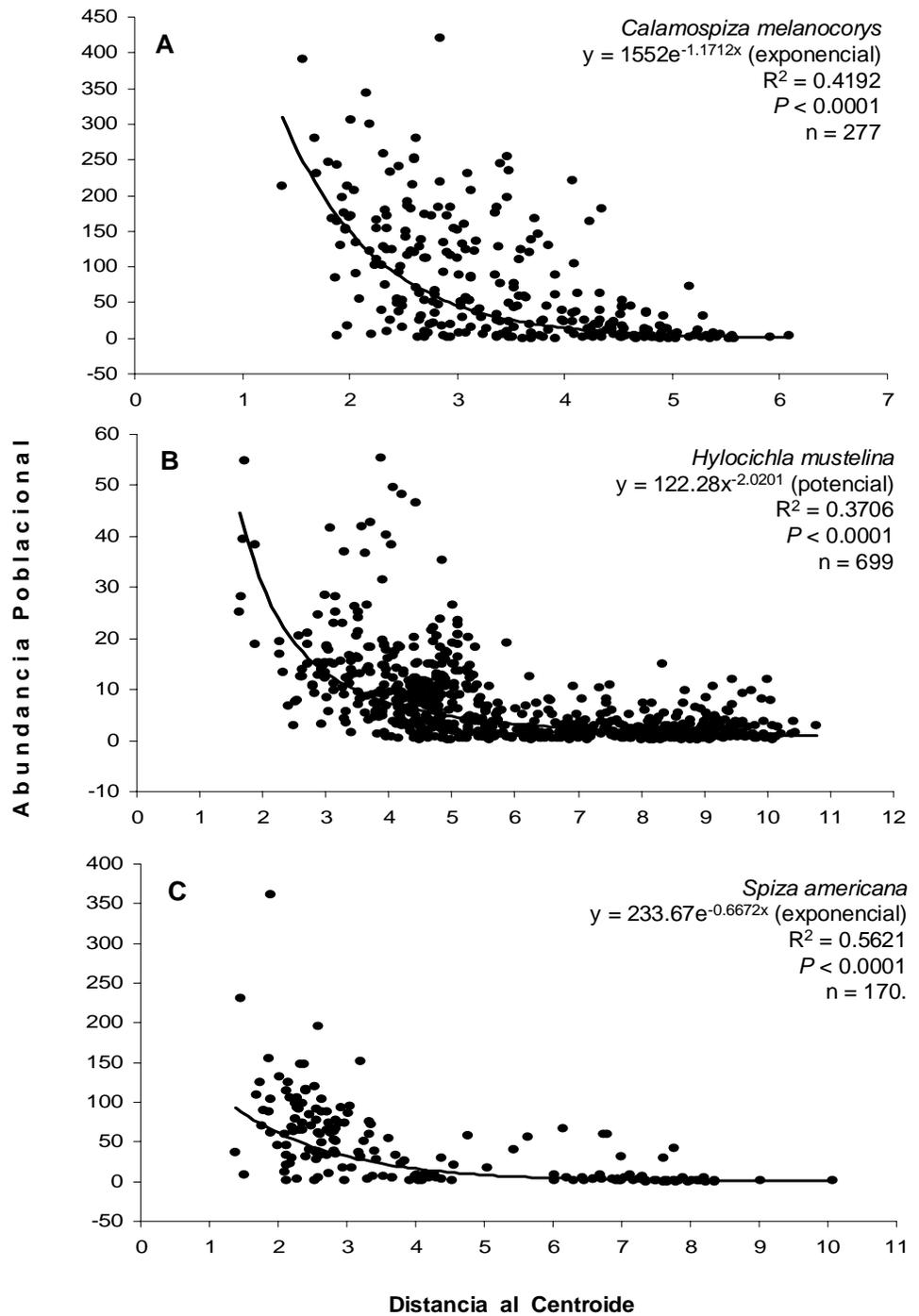


Figura 8. La abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de aves con una distribución amplia dentro de los Estados Unidos de Norteamérica (A, B y C). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que a pesar de haber una tendencia claramente negativa independientemente de la función, existe una gran variación en la abundancia.

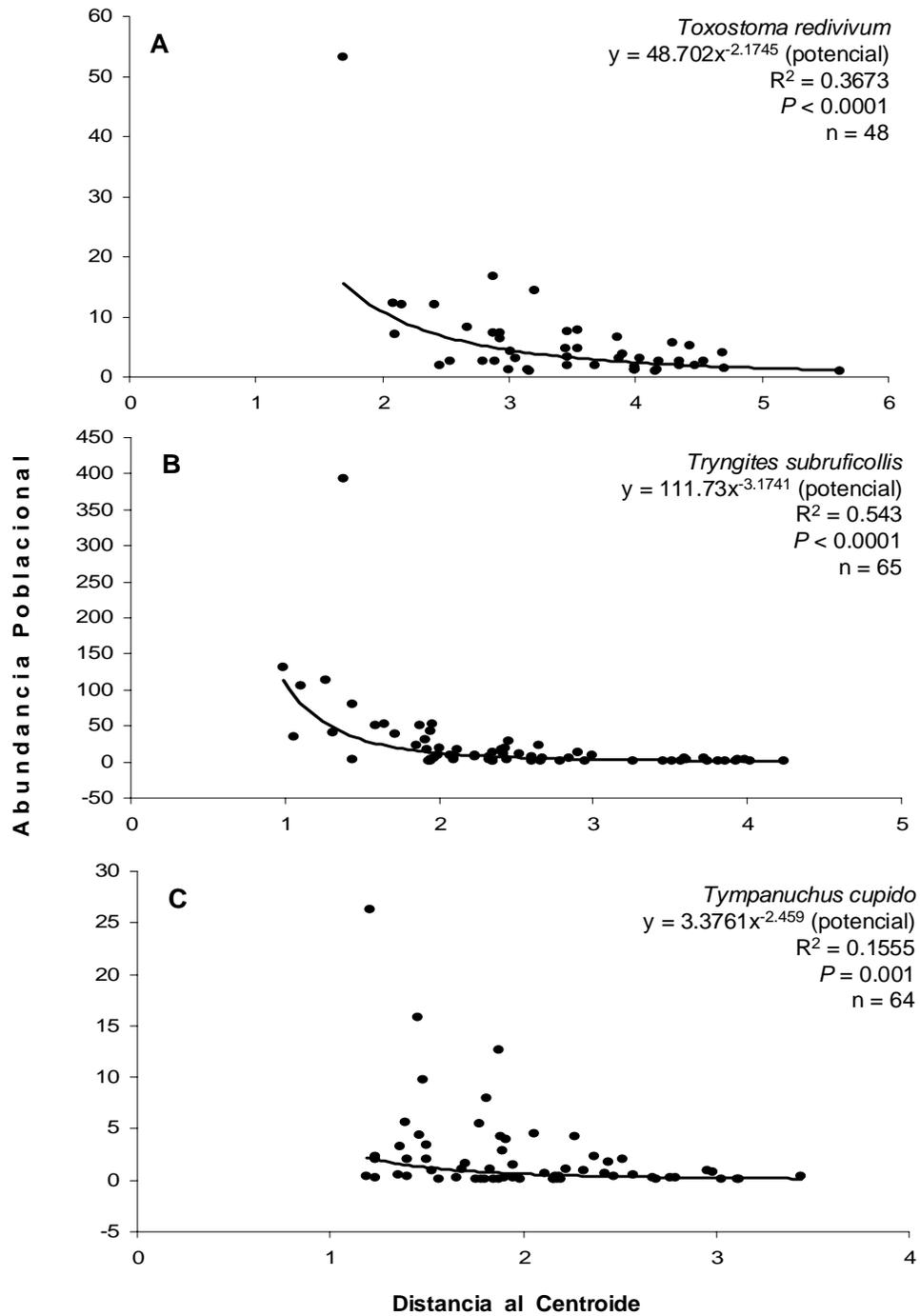


Figura 9. La abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para dos especies de aves con una distribución restringida dentro de los Estados Unidos de Norteamérica (A y C) y una especie con distribución en gran parte de América del Sur (B). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. La tercera gráfica de abajo hacia arriba, nos indica que la tendencia, aunque negativa, es ligeramente menor a la de las otras dos especies. Aquí, la variación en la abundancia no es tan marcada debido quizá al tamaño de muestra.

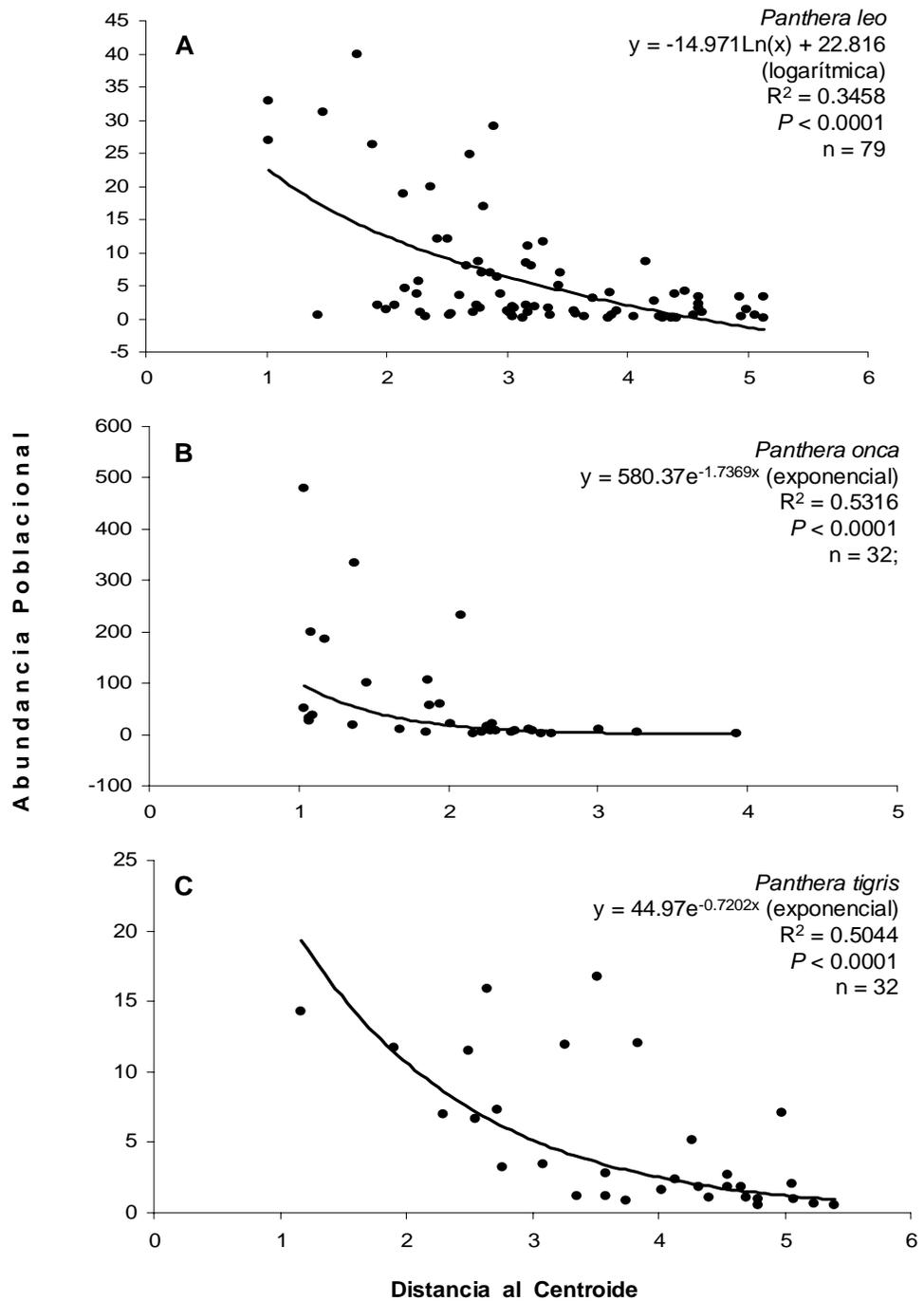


Figura 10. La abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies carnívoros esencialmente tropicales de la familia Felidae; dos con distribución subcontinental, en África (A) y en América (B); y uno con menor rango geográfico y altamente fragmentado en Asia (C). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. La tendencia negativa es evidente y la variación en la abundancia es regular.

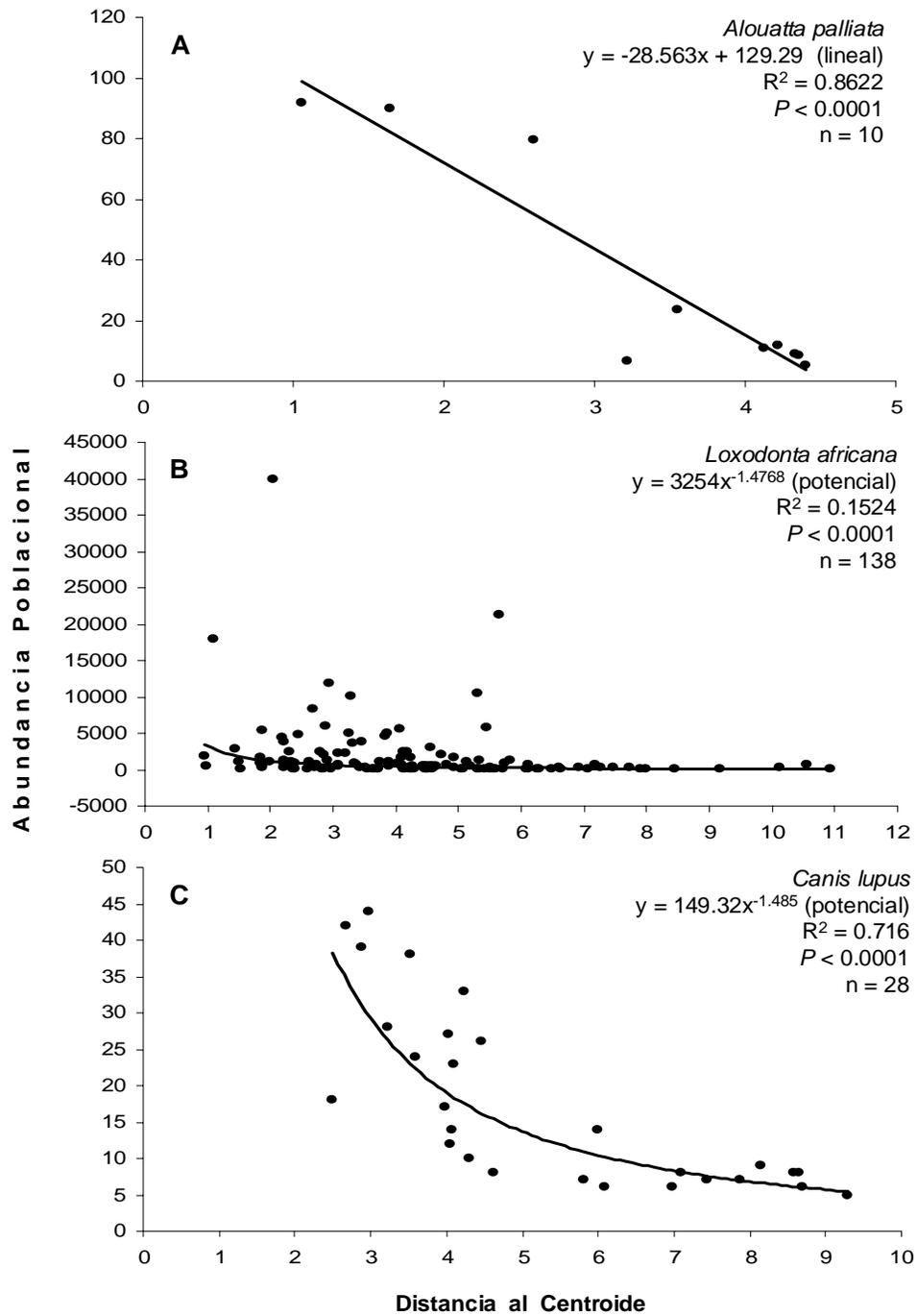


Figura 11. La abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de mamíferos con diferentes tipos de distribución geográfica: A) el mono aullador centroamericano (tropical de rango medio), B) el elefante africano (tropical/subtropical y casi continental) y C) el lobo gris (boreal y subcontinental). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que *A. palliata* fue la única especie que presentó un tendencia de tipo lineal y la más fuerte a nivel poblacional pero también fue el menor número de muestra.

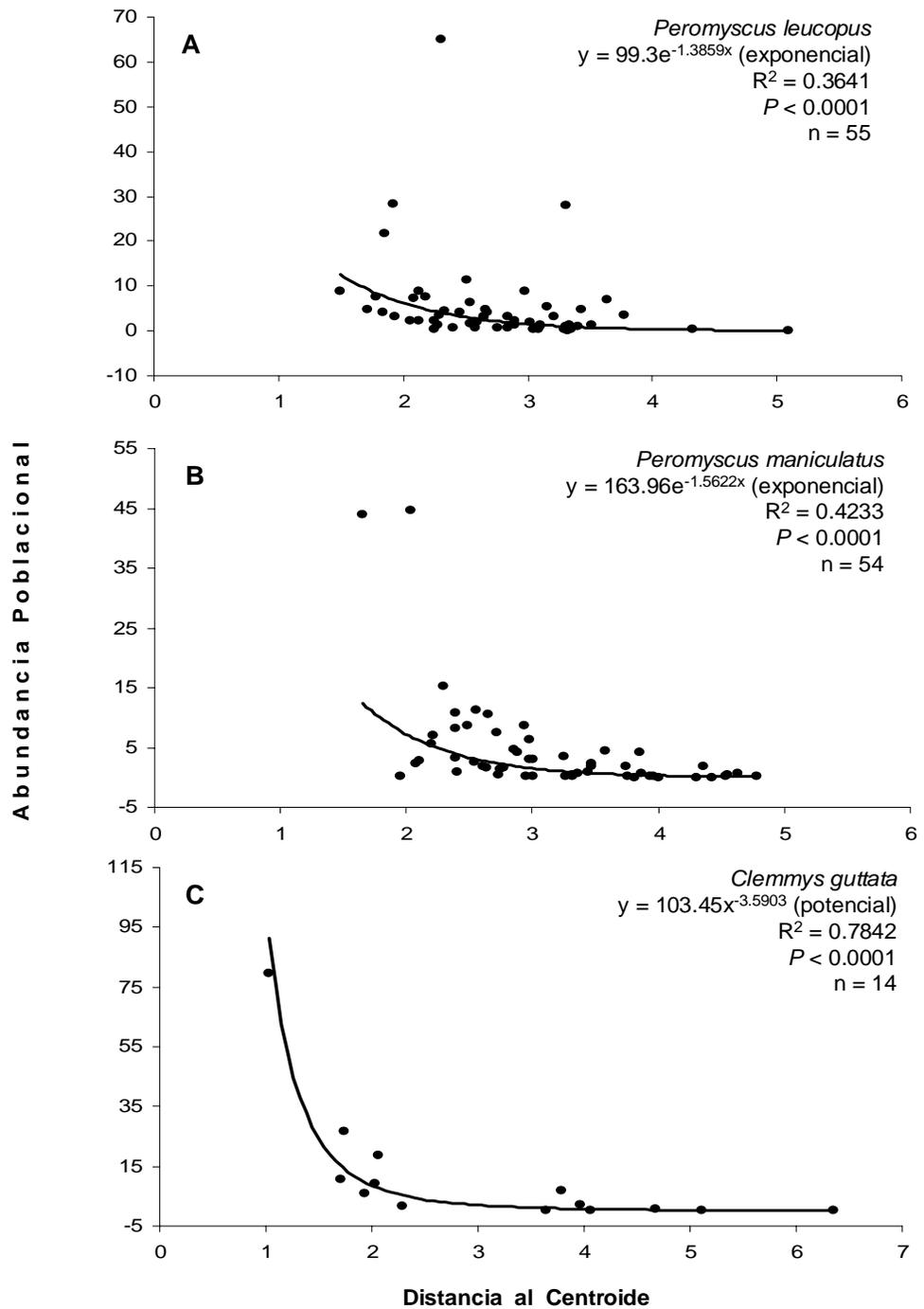


Figura 12. La abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de vertebrados boreales: dos mamíferos pequeños de la familia Rodentia (A y B) y una tortuga de humedal de la costa este de los Estados Unidos (C). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Estas tendencias son un claro ejemplo de lo que podría ser general para una amplia gama de especies a diferentes escalas espaciales.

Por su parte, los resultados obtenidos a nivel macroecológico (rangos de distancia), fueron altamente significativos y robustos. Las relaciones estadísticas más fuertes en este nivel, fueron para *P. onca* ($R^2 = 0.9997$; $P = 0.011$; exponencial), *P. maniculatus* ($R^2 = 0.9958$; $P = 0.002$; exponencial) y *P. leo* ($R^2 = 0.9932$; $P < 0.0001$; potencial). Las más “débiles” para este nivel fueron para *L. africana* ($R^2 = 0.9336$; $P = 0.002$; exponencial), *T. cupido* ($R^2 = 0.9688$; $P = 0.001$; exponencial) y ($R^2 = 0.9718$; $P < 0.0001$; exponencial) (Figs. 13 a 17). Aquí, los tipos de función más comunes fueron principalmente exponencial y logarítmica negativas (Tabla 6). A nivel macroecológico, la forma de la curva no varió significativamente entre las diferentes tendencias encontradas en cada una de las especies analizadas (Figs. 13 a 17).

En suma, las tendencias generalizadas en ambos niveles, independientemente de la especie o grupo taxonómico, fueron exponenciales y potenciales negativas (Tabla 7).

Tabla 6. Comparación del tipo y la magnitud de la relación entre la abundancia y la distancia al centroide a nivel de rangos para las diferentes especies analizadas. En negritas las relaciones más fuertes y en gris claro las no significativas.

RANGOS								
No.	Especie	n	R ² Lineal	Ecuación	P	R ² Logarítmica	Ecuación	P
1	<i>Alouatta palliata</i>	10	0.8197	y = -20.385x + 93.835	0.034	0.9547	y = -54.736Ln(x) + 85.09	0.004
2	<i>Calamospiza melanocorys</i>	277	0.9172	y = -36.199x + 193.78	0.003	0.9854	y = -105.93Ln(x) + 183.24	< 0.0001
3	<i>Canis lupus</i>	28	0.9136	y = -4.8342x + 41.573	0.004	0.9787	y = -22.027Ln(x) + 50.424	0.001
4	<i>Clemmys guttata</i>	14	0.7542	y = -7.024x + 29.909	0.056	0.9194	y = -19.295Ln(x) + 27.312	0.01
5	<i>Hylocichla mustelina</i>	699	0.952	y = -2.9106x + 20.977	< 0.0001	0.9691	y = -9.2635Ln(x) + 20.617	< 0.0001
6	<i>Loxodonta africana</i>	138	0.7309	y = -750.27x + 4772.1	0.019	0.9248	y = -2950.5Ln(x) + 5131.4	0.002
7	<i>Panthera leo</i>	79	0.7315	y = -4.8642x + 21.976	0.065	0.904	y = -13.454Ln(x) + 20.266	0.013
8	<i>Panthera onca</i>	32	0.8791	y = -54.267x + 155.85	0.226	0.9585	y = -102Ln(x) + 108.23	0.131
9	<i>Panthera tigris</i>	32	0.9736	y = -3.0166x + 15.291	0.002	0.978	y = -7.5221Ln(x) + 13.444	0.001
10	<i>Peromyscus leucopus</i>	55	0.9723	y = -3.5766x + 14.092	0.014	0.9905	y = -7.752Ln(x) + 11.31	0.005
11	<i>Peromyscus maniculatus</i>	54	0.8229	y = -7.0216x + 25.179	0.093	0.9458	y = -16.165Ln(x) + 20.469	0.028
12	<i>Spiza americana</i>	170	0.8249	y = -17.963x + 109.34	0.005	0.9735	y = -61.553Ln(x) + 112.45	< 0.0001
13	<i>Toxostoma redivivum</i>	48	0.7197	y = -2.4394x + 14.514	0.033	0.9045	y = -7.7209Ln(x) + 14.443	0.004
14	<i>Tryngites subruficollis</i>	65	0.7861	y = -31.19x + 133.25	0.045	0.9362	y = -84.684Ln(x) + 120.76	0.007
15	<i>Tympanuchus cupido</i>	64	0.813	y = -1.249x + 5.6795	0.036	0.9514	y = -3.3616Ln(x) + 5.1513	0.005

RANGOS								
No.	Especie	<i>n</i>	R ² Potencial	Ecuación	<i>P</i>	R ² Exponencial	Ecuación	<i>P</i>
1	<i>Alouatta palliata</i>	10	0.9634	$y = 108.04x^{-1.7812}$	0.003	0.9758	$y = 170.46e^{-0.7205x}$	0.002
2	<i>Calamospiza melanocorys</i>	277	0.8239	$y = 362.45x^{-2.2845}$	0.012	0.9671	$y = 636.56e^{-0.8766x}$	< 0.0001
3	<i>Canis lupus</i>	28	0.9647	$y = 99.382x^{-1.301}$	0.004	0.9558	$y = 61.513e^{-0.2942x}$	0.003
4	<i>Clemmys guttata</i>	14	0.9244	$y = 49.36x^{-3.143}$	0.009	0.9748	$y = 120.49e^{-1.3006x}$	0.001
5	<i>Hylocichla mustelina</i>	699	0.8575	$y = 27.089x^{-1.0752}$	0.003	0.9718	$y = 31.221e^{-0.3629x}$	< 0.0001
6	<i>Loxodonta africana</i>	138	0.8583	$y = 7489.6x^{-1.7655}$	0.008	0.9336	$y = 10594e^{-0.6522x}$	0.002
7	<i>Panthera leo</i>	79	0.9932	$y = 23.508x^{-1.7775}$	< 0.0001	0.939	$y = 34.445e^{-0.6946x}$	0.007
8	<i>Panthera onca</i>	32	0.9724	$y = 126.56x^{-2.8304}$	0.106	0.9997	$y = 566.18e^{-1.5944x}$	0.011
9	<i>Panthera tigris</i>	32	0.8267	$y = 18.098x^{-1.4721}$	0.032	0.9549	$y = 29.785e^{-0.6359x}$	0.004
10	<i>Peromyscus leucopus</i>	55	0.6623	$y = 20.638x^{-2.8067}$	0.186	0.8114	$y = 82.583e^{-1.4467x}$	0.099
11	<i>Peromyscus maniculatus</i>	54	0.953	$y = 28.827x^{-2.8443}$	0.024	0.9958	$y = 88.782e^{-1.3539x}$	0.002
12	<i>Spiza americana</i>	170	0.8281	$y = 217.53x^{-2.0737}$	0.004	0.9534	$y = 292.47e^{-0.7054x}$	< 0.0001
13	<i>Toxostoma redivivum</i>	48	0.9903	$y = 15.864x^{-1.132}$	< 0.0001	0.9133	$y = 17.644e^{-0.385x}$	0.003
14	<i>Tryngites subruficollis</i>	65	0.9386	$y = 208.1x^{-3.0357}$	0.007	0.9778	$y = 477.04e^{-1.2454x}$	0.001
15	<i>Tympanuchus cupido</i>	64	0.8893	$y = 7.4454x^{-2.0631}$	0.016	0.9688	$y = 13.855e^{-0.8655x}$	0.005

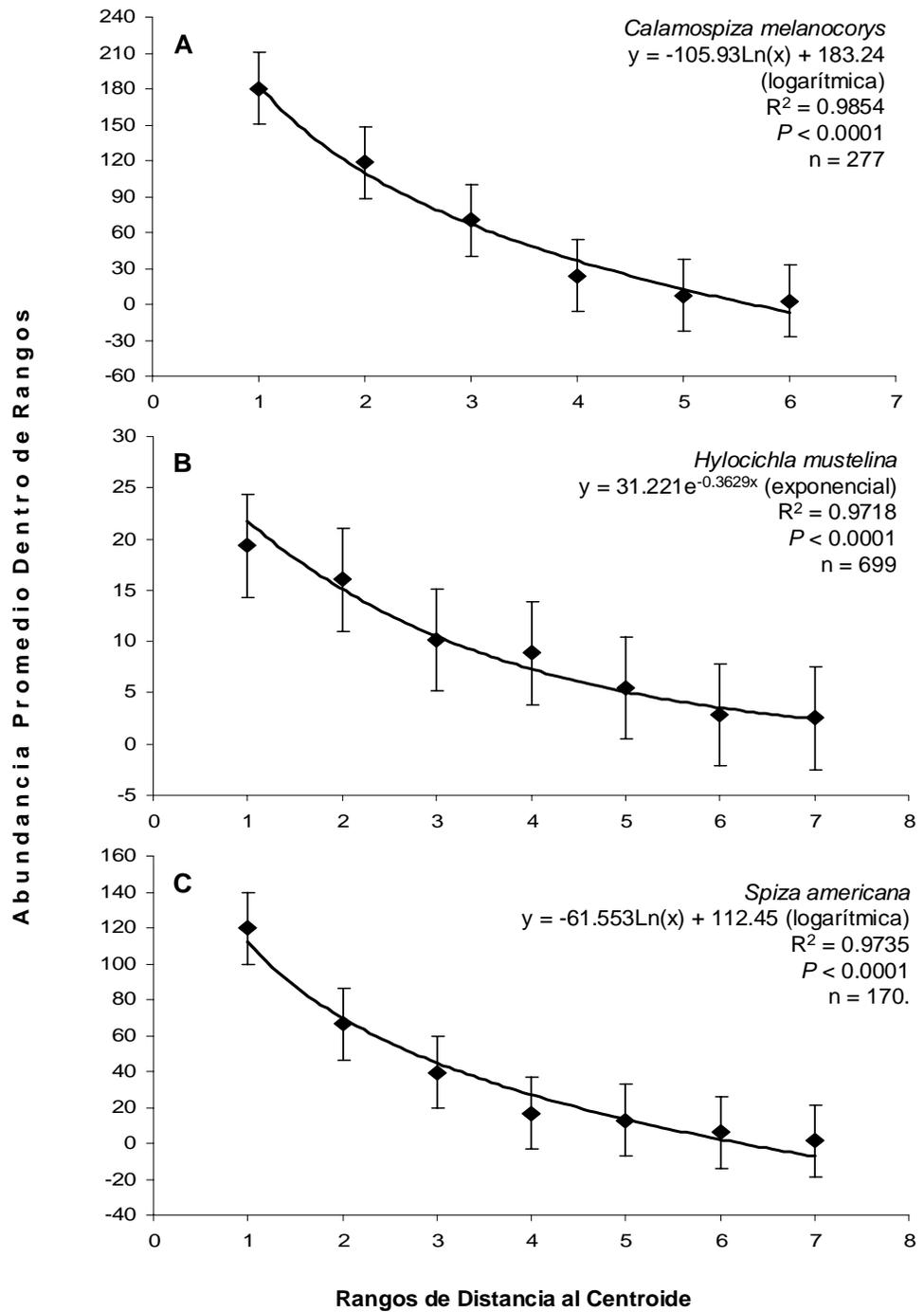


Figura 13. La abundancia promedio por rango como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de aves con una distribución amplia dentro de los Estados Unidos de Norteamérica (A, B y C). Las barras de error indican una desviación estándar de la media. Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que la abundancia aumenta significativamente hacia valores cercanos al centroide dentro de los rangos de distancia.

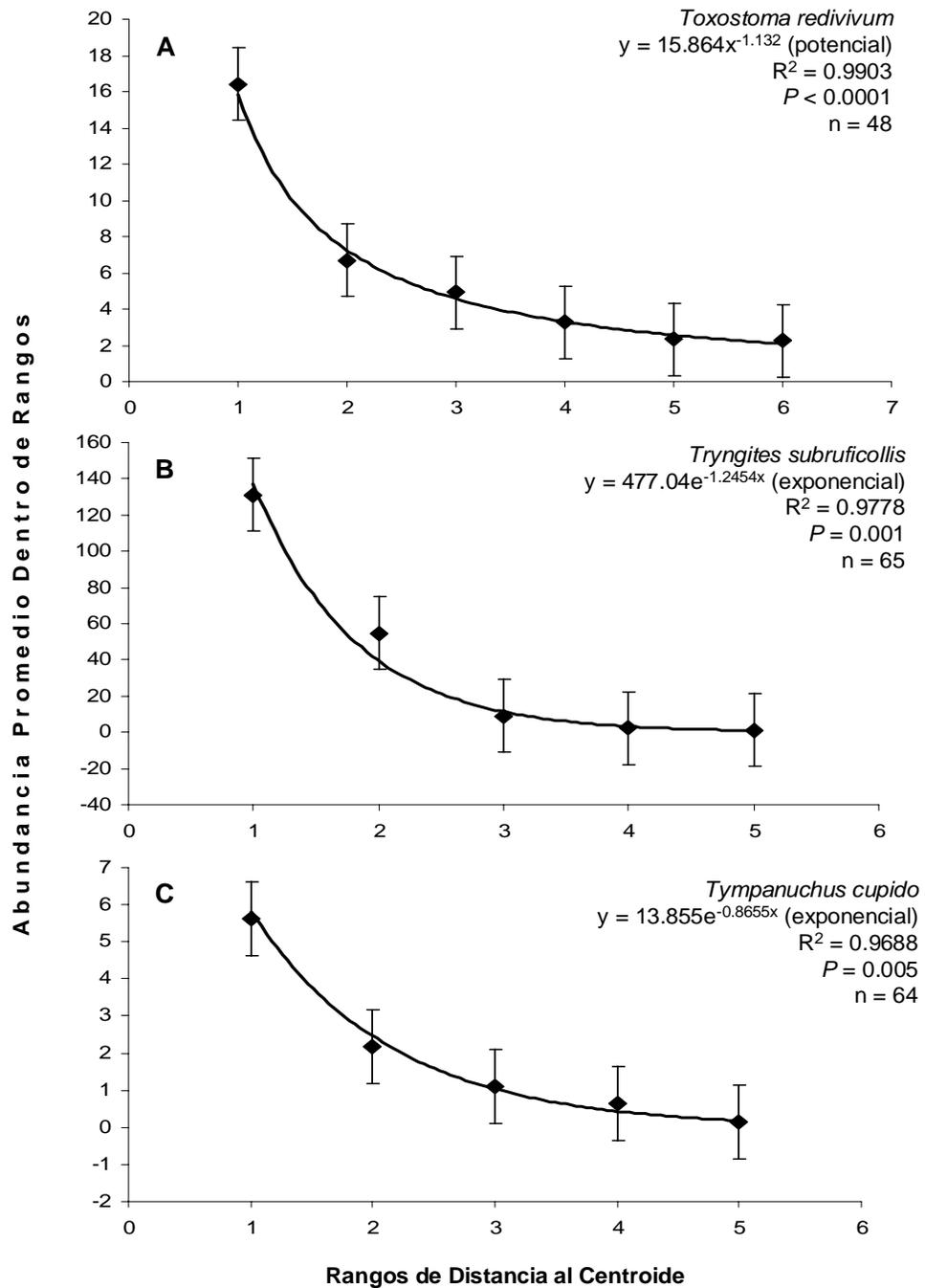


Figura 14. La abundancia promedio por rango como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para dos especies de aves con una distribución restringida dentro de los Estados Unidos de Norteamérica (A y C) y una especie con distribución en gran parte de América del Sur (B). Las barras de error indican una desviación estándar de la media. Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que la abundancia aumenta significativamente hacia valores cercanos al centroide dentro de los rangos de distancia.

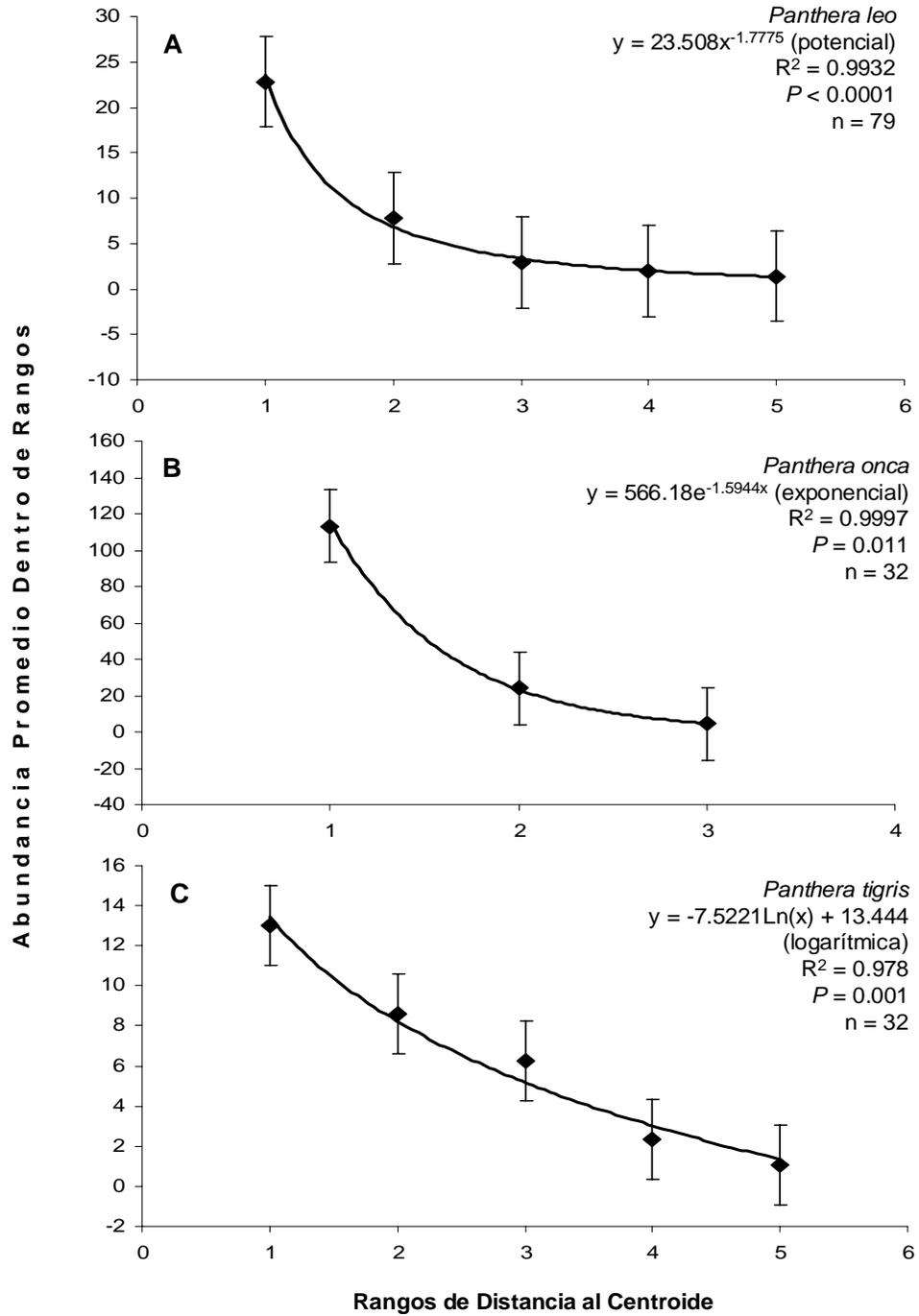


Figura 15. La abundancia promedio por rango como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies carnívoros esencialmente tropicales de la familia Felidae; dos con distribución subcontinental, en África (A) y en América (B); y uno con menor rango geográfico y altamente fragmentado en Asia (C). Las barras de error indican una desviación estándar de la media. Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que la abundancia aumenta significativamente hacia valores cercanos al centroide dentro de los rangos de distancia.

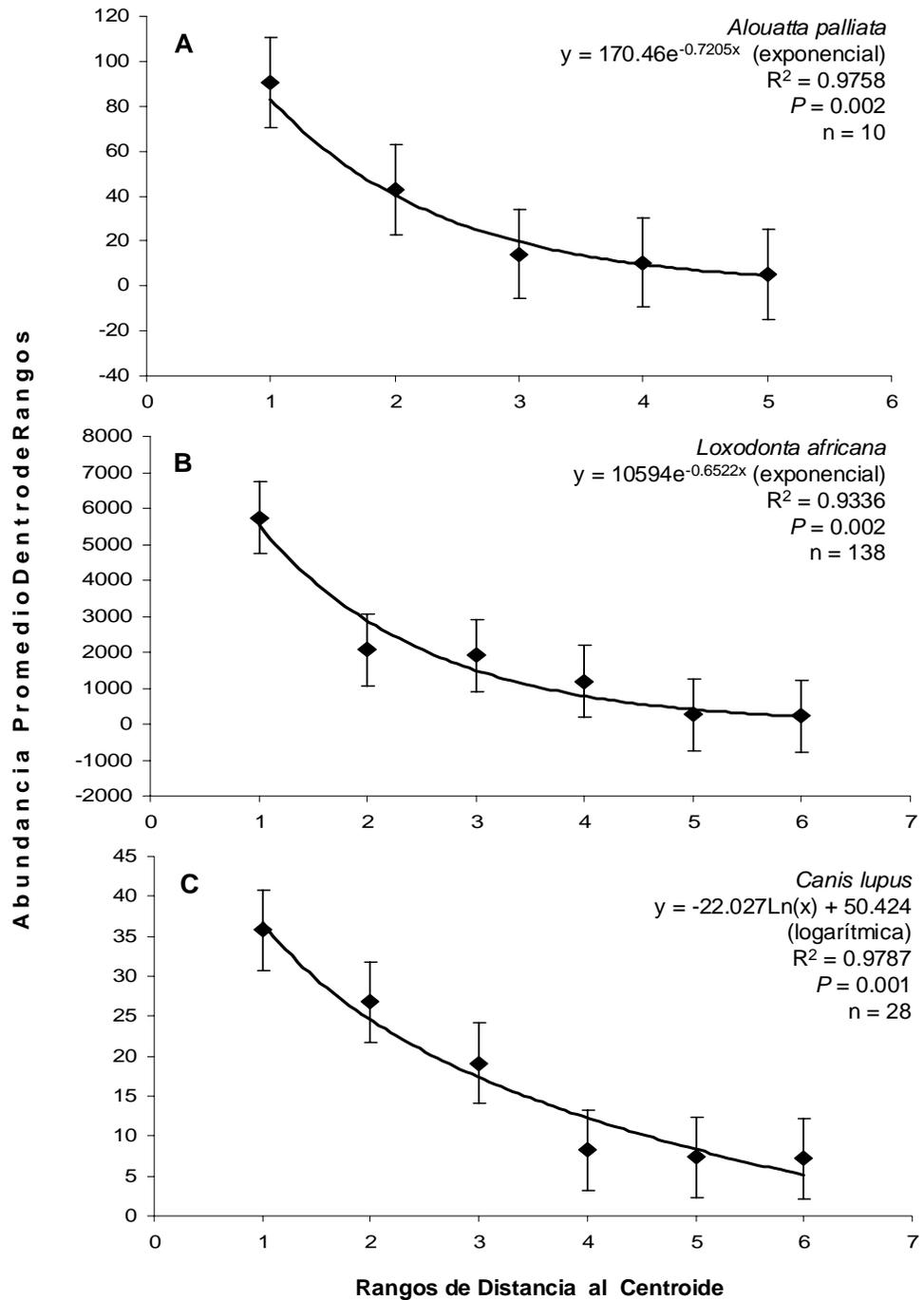


Figura 16. La abundancia promedio por rango como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de mamíferos con diferentes tipos de distribución geográfica: A) el mono aullador centroamericano (tropical de rango medio), B) el elefante africano (tropical/subtropical y casi continental) y C) el lobo gris (boreal y subcontinental). Las barras de error indican una desviación estándar de la media. Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que la abundancia aumenta significativamente hacia valores cercanos al centroide dentro de los rangos de distancia.

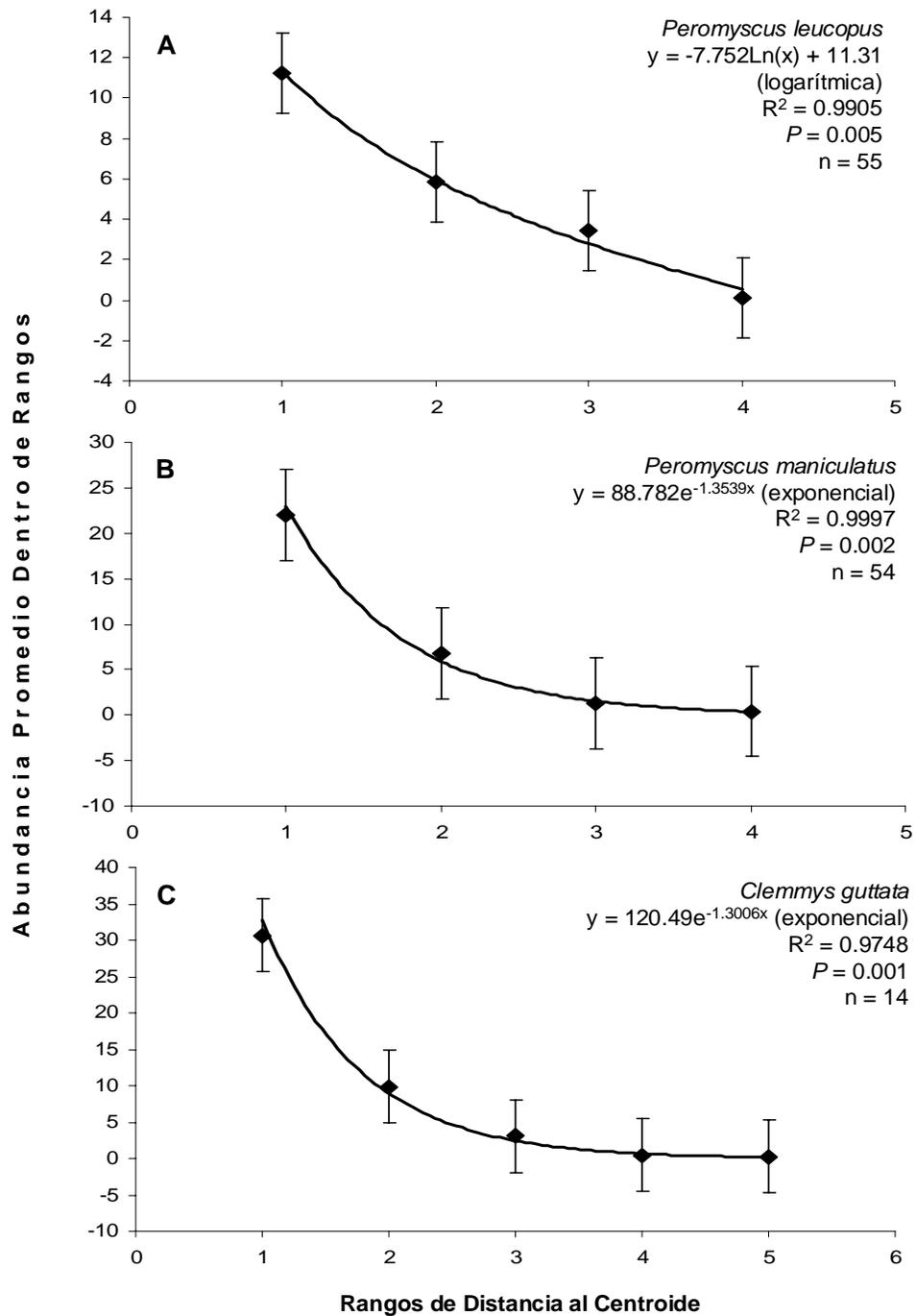


Figura 17. La abundancia promedio por rango como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para tres especies de vertebrados boreales: dos mamíferos pequeños de la familia Rodentia (A y B) y una tortuga de humedal de la costa este de los Estados Unidos (C). Las barras de error indican una desviación estándar de la media. Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie en particular. Nótese que la abundancia aumenta significativamente hacia valores cercanos al centroide dentro de los rangos de distancia.

Tabla 7. Comparación de las tendencias observadas tanto a nivel poblacional como de rangos para las diferentes especies analizadas y con base en la fuerza de la tendencia. El puntaje fue asignado de la siguiente manera: 1 = muy fuerte; 2 = fuerte; 3 = medio; 4 = débil. La tendencia con menor puntaje fue considerada como la más fuerte y viceversa.

No.	Especie	POBLACIONALES				RANGOS			
		Lineal	Logarítmica	Potencial	Exponencial	Lineal	Logarítmica	Potencial	Exponencial
1	<i>Alouatta palliata</i>	1	2	4	3	4	3	2	1
2	<i>Calamospiza melanocorys</i>	4	3	2	1	3	1	4	2
3	<i>Canis lupus</i>	4	3	1	2	4	1	2	3
4	<i>Clemmys guttata</i>	4	3	2	1	4	3	2	1
5	<i>Hylocichla mustelina</i>	4	2	1	3	3	2	4	1
6	<i>Loxodonta africana</i>	4	3	1	2	4	2	3	1
7	<i>Panthera leo</i>	2	3	1	4	4	3	1	2
8	<i>Panthera onca</i>	4	3	2	1	4	3	2	1
9	<i>Panthera tigris</i>	3	4	2	1	2	1	4	3
10	<i>Peromyscus leucopus</i>	4	3	2	1	2	1	4	3
11	<i>Peromyscus maniculatus</i>	4	3	2	1	4	3	2	1
12	<i>Spiza americana</i>	4	3	2	1	4	1	3	2
13	<i>Toxostoma redivivum</i>	4	2	1	3	4	3	1	2
14	<i>Tryngites subruficollis</i>	4	3	1	2	4	3	2	1
15	<i>Tympanuchus cupido</i>	4	3	1	2	4	2	3	1
	Total	54	43	25	28	54	32	39	25

Tendencia	Poblacional	Rangos	Total
Lineal	54	54	108
Logarítmica	43	32	75
Potencial	25	39	64
Exponencial	28	25	53

Discusión

Los resultados generados en este estudio concuerdan de manera general con el modelo propuesto por Maguire (1973) sobre la estructura interna del nicho como respuesta a las variaciones ambientales a lo largo de la distribución geográfica de las especies y con base en la teoría del nicho de Hutchinson (1957). Por lo tanto, se demuestra que existe una fuerte relación entre la distancia al centroide del nicho ecológico y la abundancia de las especies a través de sus rangos geográficos. Esto explica que la abundancia de las especies está determinada principalmente por la cercanía de sus poblaciones hacia los óptimos de las variables de nicho ecológico relevantes para su sobrevivencia. También, los resultados logrados concuerdan con los dos primeros supuestos en que se basa el modelo sugerido por Brown (1984) para tratar de explicar el patrón de variación en la abundancia dentro de los rangos geográficos de las especies. Es decir, la abundancia de las especies a través de sus rango geográficos ya sean estas parcelas, localidades o toda una región, está determinada por las condiciones locales de nicho y qué tanto estos ambientes locales cumplen los requisitos hutchinsonianos de nicho multidimensional de cada especie (Brown, 1984, 1995; Brown et al. 1995; Brown et al. 1996).

Por otra parte, la variación en la abundancia hacia estos óptimos en los resultados a nivel poblacional (microescala), podría estar determinada por factores como la competencia, la dispersión, la dinámica poblacional, la conducta de los individuos, la denso-dependencia, la dinámica micro-climática, el impacto antropológico, entre otras. De hecho, el modelo mecanístico de nicho de Brown (1984, 1995) supone implícitamente alguna dependencia de la densidad basado en interacciones de tipo biótico, y es al parecer, algo de lo que sucede cuando se evalúan los resultados generados a nivel poblacional,

aunque seguramente aunado a uno o más de los otros factores. Por tal razón, los fenómenos que actúan a nivel de meso y microescala son fundamentales en la teoría del nicho ecológico propuesta por Hutchinson (1957), así como en el modelo de Maguire (1973). Por su parte, los resultados a nivel macroecológico demuestran una cuestión fundamental: el enfoque macroecológico detecta patrones estadísticos emergentes más o menos estables en espacio y tiempo que no pueden ser detectados a escalas menores (Brown, 1995), y que son de suma importancia para tratar de entender fenómenos como la relación entre la abundancia y la distribución de las especies.

Con todo, la idea generalizada de que estas condiciones óptimas, para la supervivencia de las especies se encuentran hacia los centros de los rangos geográficos de las especies, reflejada *grosso modo* en una mayor abundancia de las poblaciones que se localizan hacia el interior de dicho rango, y propuesta en mayor o menor grado, directa o indirectamente por Shelford (1911, *cit. en* Gaston y Blackburn, 2000), Whittaker (1956), Whittaker y Goodman (1979), Rapoport (1982, según Brown, 1995), Westman (1980), Hengeveld y Haeck (1982), Brown (1984, 1995), Maurer y Brown (1989), Hengeveld (1990), Lawton (1993), Brown et al. (1995), Brown et al. (1996), Maurer (1999), Hochberg y Ives (1999), Curnutt et al. (1996) (*véase también* Kolasa y Drake, 1998; Sagarin y Gaines, 2002; Guo et al. 2005), ha resultado un tanto ambigua ya que en algunos casos se cumple y otros no. Esto último de acuerdo a lo reportado por Rapoport (1982, según Gaston y Blackburn, 2000), Brussard (1984), Carter y Prince (1985), Wiens (1989), Woods y Davis (1989), Blackburn et al. (1999). De acuerdo con Gaston (2003), las evidencias hasta ahora presentadas en favor de una tendencia de declinación de la abundancia hacia los límites de los rangos geográficos, sufren algunas limitaciones importantes o han sido insuficientes para poder ser generalizados y aplicados para la solución de problemas

ecológicos y de conservación (Sagarin y Gaines, 2002). En primer lugar, muchas de estas evidencias han sido con base en una interpretación visual de las abundancias generadas superficialmente sobre un mapa para todo o parte del rango geográfico de las especies sin ningún tipo de validación estadística (Sagarin y Gaines, 2002; Gaston, 2003), o con problemas de subjetividad y/o de resolución espacial en el análisis (Wiens, 1989). También, la mayoría de las observaciones sobre la variación en la abundancia han contemplado sólo parte del rango geográfico de las especies (Gaston, 2003). Los análisis aquí realizados a nivel de rangos de distancia ecológicos fueron completamente cuantitativos y cubrieron, para la mayoría de las especies, la mayor parte de su de sus rangos geográficos. Asimismo, aunque la autocorrelación espacio-ambiental propuesta y validada estadísticamente por Brown (1984, 1995), Brown et al. (1995) y Brown et al. (1996), es cierta de algún modo (*pero véase* Gaston, 2003), pero no sucede lo mismo con la abundancia. Las observaciones a nivel poblacional demuestran un gran variación en la abundancia hacia los óptimos de cada una de las variables ecológicas utilizadas además de una dispersión considerable tanto en la distancia hacia el centroide de los nichos ecológicos, como de la ubicación de los sitios en el espacio geográfico, es decir, los picos de abundancia hacia el centroide ecológico, no necesariamente podían estar físicamente hacia los centros de los rangos geográficos, aunque esto debe ser probado.

Sin dejar de lado esta disyuntiva geográfica-ecológica, la tendencia de la abundancia dentro del espacio ecológico, sobre todo si se consideran variables abióticas de nicho como las aquí utilizadas, parece estar más de acuerdo con el patrón geográfico unimodal discontinuo sugerido por Gaston (2003). Éste, parte del patrón unimodal continuo Browniano (curva en forma de “joroba”), pero tiene mejor perspectiva ya que considera que existe una mayor varianza en la abundancia hacia los centros de los rangos geográfico,

disminuyendo gradualmente hacia los límites en ambos sentidos de dicho rango, lo cual en verdad se observa en lo aquí generado, si bien bajo un contexto puramente ecológico. No obstante y una vez más, este patrón sólo es distinguible en la escala poblacional ya que al generar patrones macroecológicos de rangos de distancia al centroide esta variación es indistinguible. Esto sugiere que es muy importante diferenciar claramente entre las formas en que la abundancia de las especies es *determinada* y la magnitud en que la abundancia es *regulada*.

De acuerdo con Begon et al. (1986), la regulación se refiere a la tendencia de una población a disminuir el tamaño cuando se encuentra por encima de un determinado nivel y aumentar el tamaño cuando se halla por debajo del mismo. En otras palabras, la *regulación* de una población puede ocurrir, por definición, como resultado de que una o más características de la propia población estén actuando sobre las tasas de natalidad (y/o migración) y/o de mortalidad (y/o emigración) a causa de procesos potencialmente dependientes de la densidad ocasionados principalmente, por la competencia, la depredación y el parasitismo. Por su parte, la abundancia de las especies vendrá *determinada* por los efectos combinados de todos los factores y todos los procesos que actúan sobre sus poblaciones, ya sean dependientes o independientes de la densidad (Begon et al. 1986). Con esto podríamos señalar que, la *regulación* interviene y puede ser detectada primariamente a escala local y la *determinación* influye y puede ser manifestada esencialmente a una escala regional o mayor.

Con base en lo anteriormente expuesto, es seguro que el centroide del nicho ecológico de cualquier especie sea dinámico en el tiempo y en el espacio. De hecho, el propio Maguire (1973) lo consideró al tratar de incorporar a su modelo las variables de nicho, bióticas y abióticas, que seguramente afecta a las poblaciones de manera cíclica,

estacional, temporal o de limitantes, sin embargo, los patrones macro en espacio y tiempo pueden mostrarnos, como se ha venido sugiriendo, que independiente de esta dinámica ya sea mecánica o estocástica, los procesos tienden a seguir una pauta determinada por el conjunto de condiciones ecológicas en espacio y tiempo ecológicos.

Por otra parte, estudios recientes han cuestionado la validez de la utilización de solamente coberturas climáticas en el modelado de nichos ecológicos y señalan que existen muchos factores además del clima que son una parte importante en la determinación de la distribución y abundancia de las especies y su dinámica con el tiempo (Pearson y Dawson, 2003). Como ya se indicó, los resultados obtenidos en dos escalas espaciales diferentes, nos demuestran que no se debe descartar la importancia de los factores que pueden afectar a la abundancia y la distribución de las especies a diferentes niveles espaciales (e.g., micro, local, paisaje, regional, continental, global) y van de acuerdo con una perspectiva contemplada bajo la teoría de jerarquías. Las teorías relacionadas con una estructura jerárquica en los sistemas ecológicos han sido discutidas por varios autores (Kotliar y Wiens, 1990; Wu y Loucks, 1995; Collingham et al. 2000; Whittaker et al. 2001; Willis y Whittaker, 2002; pero véase Pearson y Dawson, 2003). Por lo tanto, los análisis sobre el nicho ecológico y su relación con la distribución y abundancia de las especies deben enfocarse en la escala en la cual el fenómeno de interés es preponderante. Bajo este marco teórico jerárquico, el modelado de nichos ecológicos con coberturas bioclimáticas se ajusta muy bien en la identificación de las principales limitantes en un nivel esencialmente macroscópico aunque es posible que pueda de alguna manera, explicar el desempeño diferencial de estos modelos de nicho a diferentes escalas. (Pearson y Dawson, 2003).

Conclusiones e implicaciones

A pesar de las diferentes tendencias obtenidas, debe existir una ecuación que determine un modelo general que represente la tendencia de cualquier especie que se analice, sobre todo a nivel macroecológico. Así, es preponderante establecer una función matemática general que aplique a una amplia gama de especies. A saber, una ecuación exponencial parece ser la más indicada, aunque la tendencia potencial no está muy lejos de ser la adecuada. Lo que sí queda claro es que la relación entre la abundancia y la distancia al centroide no es en lo absoluto de tipo lineal. Resulta notable que todos los modelos empleados ambos niveles tengan en general una alta significación estadística ($P < 0.01$) lo que en principio haría de todos ellos buenos candidatos para explicar estos datos. Sin embargo, en parte por el criterio del principio de la parsimonia y en parte por que el coeficiente de correlación de los modelos exponencial y potencial son algo mayores, parece razonable escoger entre estos modelos el mejor descriptor de la relación entre distancia al centroide y abundancia poblacional, a nivel macroecológico principalmente. Aunado a esto e independientemente del modelo, será importante evaluar si la forma de la curva tiene alguna relación con las características biológicas y ecológicas propias de cada taxón. Además, será necesario evaluar qué tipo de distribución estadística presenta dicha relación sin caer en la vasta y hasta a veces confusa y contradictoria gama de modelos teóricos que se han propuesto, para tratar de explicar más elegantemente la variación en la abundancia dentro de los rangos geográficos de las especies (Gaston y Blackburn, 1999; *pero véase* Sagarin y Gaines, 2002 y Marquet et al. 2003). No obstante, se podría esperar que la distribución estadística para los rangos ecológicos tienda a ser más o menos similar a la de los rangos geográficos. Los modelos nulos (Harvey et al. 1983; Colwell y Winkler 1984;

Strong et al. 1984; Gotelli y Graves, 1996), podrían resultar de gran relevancia para evaluar ésta y otras cuestiones planteadas anteriormente.

La distribución y la abundancia de las especies tanto en espacio ecológico como geográfico, es pues un tema medular dentro de la teoría ecológica moderna y es primordial establecer con mayor certeza y exactitud cuales son los mecanismos que subyacen a la estructura y dinámica de dichas características. El modelo de nicho ecológico independientemente de la escala, resulta ser en general un mecanismo viable para la comprensión de tales patrones; si bien es evidente que para obtener respuestas completas, aunque sólo fuera para una sola especie en una sola localidad, necesitaríamos idealmente conocer las condiciones fisicoquímicas, el nivel de recursos disponibles, el ciclo vital de los organismos que componen las poblaciones y las interacciones bióticas, así como comprender el modo en que estos factores influyen sobre la abundancia a través de las tasas de natalidad, mortalidad, dispersión y migración. No obstante, se demuestra además en el aspecto técnico que herramientas como los sistemas de información geográfica y el modelado de nichos ecológicos (e.g., GARP, Stockwell y Noble, 1991; Stockwell y Peters, 1999; BIOMAPPER, Hirzel et al. 2002) son de gran relevancia en la caracterización de patrones (al menos mecroecológicos) que de otra manera, sería muy difícil identificar.

Por otra parte lo aquí generado puede implicar grandes avances para la teoría ecológica, la teoría evolutiva y la biología de la conservación. Los resultados alcanzados indican que es posible generar mapas de predicción de abundancias relativas únicamente a partir de registros de presencia y que pueden llegar a tener un potencial enorme para la ciencia teórica y aplicada en áreas íntimamente ligadas como la ecología de comunidades (abundancia vs riqueza de especies, competencia, etc.), la ecología de poblaciones

(extinción, colonización y dinámica de diversificación), la biología de la conservación (identificación de áreas críticas para las especies individuales), el control biológico y, la ecología de la restauración (especies invasoras, cambio climático, etc.). Por ejemplo, si las variables del nicho que limitan la abundancia local pueden ser identificadas (al correlacionar la abundancia local con variables ambientales) entonces se pueden predecir efectos como la dispersión, o como en el caso de los resultados obtenidos en este estudio, se podría pronosticar con cierto grado de certidumbre, hacia dónde se encuentran (en el espacio geográfico) las poblaciones con mayor abundancia de cualquier especie (sitios con, o cercanos a, las mejores condiciones de nicho en el espacio ecológico), a lo largo de toda su distribución geográfica. Además, el entendimiento de los patrones geográficos y ecológicos de la abundancia de las especies, puede proporcionarnos una visión mucho más amplia para afrontar preguntas ecológicas y evolutivas fundamentales tales como: ¿Cómo es el flujo genético entre las poblaciones? ¿Cómo es que los rangos geográficos de las especies cambian a causa del cambio climático y qué determina los límites de estos rangos geográficos? Sin embargo, hoy en día carecemos de un conocimiento adecuado sobre los patrones geográficos y ecológicos de abundancia para la mayoría de las especies sobre la Tierra. Por lo mismo, se debe continuar probando si este modelo se sostiene para las diferentes especies y a diferentes escalas espaciales, lo cual nos permitirá dejar de especular y comprender mejor la magnitud de los procesos que han intervenido en esta extremadamente compleja relación ecológico-geográfica con la abundancia de las especies y de cómo ésta se ha dado.

CONCLUSIONES GENERALES

- Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que a pesar de una muy larga y controversial historia, el nicho ecológico prevalece como un excelente modelo unificador de investigación en ecología, biología evolutiva y sub-disciplinas derivadas de éstas.
- La relación de el nicho ecológico con la abundancia de las especies es un patrón ampliamente extendido en los procesos y dinámica de los rangos geográficos de las especies, los cuales parecen ser más o menos estables desde un punto de vista macroecológico.
- La adecuación biológica de las especies está determinada en gran medida por la posición sus poblaciones dentro de la estructura interna del nicho ecológico multidimensional percibida a través de sus rangos geográficos.
- Los resultados sugieren también que el nicho ecológico, como la mayoría de los modelos en la ecología, es dependiente de la escala por lo que es necesario analizarlo bajo un esquema jerarquizado de la naturaleza.
- La aplicación de lo aquí generado será de gran utilidad para resolver problemas globales en poco tiempo para desarrollar mejores estrategias de conservación y entender de una manera más amplia los procesos ecológicos y evolutivos a escalas regionales y continentales.

LITERATURA CITADA

- Andrewartha, H. G. & L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago University Press, Chicago.
- Anderson, R. P., D. Lewis & A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distribution: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* **163**: 211-232.
- Ascombe, F. J. 1948. The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics* **5**: 165-173.
- Bart, J. & J. D. Schoultz. 1984. Reliability of singing bird surveys: changes in observer efficiency with avian density. *Auk* **101**: 307-318.
- Begon, M., Harper, J.L., and Townsend, C.R. 1996. Ecology. Blackwell Science: Oxford.
- Blackburn, T. M. & K. J. Gaston. 1999. Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist* **151**: 68-83.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston, R. M. Quinn & R. D. Gregory. 1999. Do local abundances of British birds change with proximity to range edge? *Journal of Biogeography* **26**: 493-505.
- Brown, J. H. & B. A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**: 1145-1150.
- Brown, J. H. 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks, *Eutamias*. *Ecology* **52**: 306-311.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* **124**(2):255-279.
- Brown, J. H. 1995. Macroecology. Chicago University Press, Chicago.
- Brown, J. H. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* **76**(7): 2028-2043.
- Brown, J. H. 1999. Macroecology: progress and prospect. *Oikos* **87**: 3-14.
- Brown, J. H., G. C. Stevens & D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 597-623.
- Brussard, P. F. 1984. Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal models in *Drosophila* revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 25-64.
- Carter, R. N. & S. D. Prince. 1985. Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits. *Nature* **293**: 644-645.
- Chase, J. M. and M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University Chicago Press, Chicago.
- Colwell, R. K. & D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of the niche breadth and overlap. *Ecology* **52**: 567-576.
- Colwell, R. K. & D. W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. In: Ecological communities: conceptual issues richness and the evidence. Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (eds.) Princeton University Press, Princeton. Pp. 344-359.

- Colwell, R. K. 1992. Niche: a bifurcation in the conceptual lineage of the term. In: Keywords in evolutionary biology, ed. E. Fox-Keller and E. A. Lloyd. Cambridge: Harvard University Press. Pp. 241-248.
- Colwell, R. K., y E. R. Fuentes. 1975. Experimental studies of the niche. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**: 281-310.
- Condit, R., P. S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubell, R. B. Foster, A. Itoh, J. V. LaFrankie, H. Seng Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar & T. Yamakura. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* **288**: 1414-1418.
- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* **42**: 410-423.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Ecology and evolution of communities, M. L. Cody & J. M. Diamond (comp.), Pp. 460-490.
- Cox, D. 1980. A note on the queer history of "niche". *Bulletin of the Ecological Society of America* **61**: 210-202.
- Cox, C. B. & P. D. Moore. 1985. Biogeography: an ecological and evolutionary approach. 4th ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Curnutt, J. L., S. L. Pimm & B. A. Maurer. 1996. Population variability of sparrows in space and time. *Oikos* **76**: 131-144.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species. A facsimile of the first edition. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, England. Sixteenth printing, 2000.
- Diccionario de la Real Academia de la Lengua Española, 2001. Vigésima Primera Edición.
- Elton, C. 1927. Animal community. In Animal ecology, Sidgwick & Jackson, London. Pp. 50-70.
- Elton, C. 1933. Animal Inter-Relations. In: The ecology of animals. London, Methuen.
- Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary biology. 3er ed. Sinauer. Sunderland. Massachusetts.
- Gaffney, P. M. 1975. Roots of the niche concept. *American Naturalist* **109**(968): 490.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn. 1999. A critique for macroecology. *Oikos* **84**: 353-368.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K. J. (ed.) 1996. Biodiversity: a biology of numbers and difference. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K. J. 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Review* **65**: 109-129.
- Gaston, K. J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos* **61**: 434-438.
- Gaston, K. J. 1994a. Rarity. Chapman and Hall, London.
- Gaston, K. J. 1994b. Measuring geographic range size. *Ecography* **17**: 198-205.

- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Giller, P. J. 1984. Community structure and the niche. London: Chapman and Hall.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- Griesemer, J. R. 1992. Niche: Historical perspectives. In: Keywords in evolutionary biology. E. Fox-Keller and E. A. Loyd (eds.), Cambridge: Harvard University Press. Pp. 231-240.
- Grinnell, J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *Auk* **21**: 364-382.
- Grinnell, J. 1914a. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley, with especial reference to the distributional problems presented. *University of California Publications in Zoology* **10**: 197-406.
- Grinnell, J. 1914b. Barriers to distribution as regards birds and mammals. *American Naturalist* **48** (568): 248-254.
- Grinnell, J. 1916. Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist* **51** (602): 115-128.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427-433.
- Grinnell, J. 1922a. The role of 'accidental'. *Auk* **39**: 373-380.
- Grinnell, J. 1922b. The trends of avian populations in California. *Science* **56**(1459): 671-676.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* **5**: 225-229.
- Grinnell, J. 1927. The designation of birds' ranges. *Auk* **44**: 322-325.
- Guo, Q., M. Taper, M. Schoenberger & J. Brandle. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos* **108**: 47-57.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown & R. M. May. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **14**: 189-211.
- Hengeveld, R. 1990. Dynamic biogeography. Cambridge Univ. Press.
- Hengeveld, R. & J. Haeck, 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography* **9**: 303-316.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2004. Ecological-Niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* **83**(7): 2027-2036.
- Hochberg, M. E. & A. R. Ives. 1999. Can natural enemies enforce geographical range limits? *Ecography* **22**: 268-276.
- Hubell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* **203**: 1299-1309.
- Hubell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forest and coral reefs. *Coral Reefs* **16**: S9-S21.
- Hubell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.

- Hurlbert, S. H. 1981. A gentle depilation of the niche: dicean resource sets in hyperspace. *Evolutionary Theory* **5**: 177-184.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* **22**: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1978. What is a niche? En: An introduction to population ecology. Yale University Press. Pp. 152-212.
- Kingsland, S. E. 1995. Modeling nature: Episodes in the history of population ecology. Chicago: University of Chicago Press.
- Kolasa, J. & J A. Drake. 1998. Abundance and range relationship in a fragmented landscape: connections and contrast between competing models. *Coenoses* **13**(2): 79-88.
- Krebs, C. J. 1994. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 4th. Edit. Havrer Collina College Publishers.
- Kulesza, G. 1975. Comment on 'Niche, habitat and ecotope'. *American Naturalist* **109** (968): 476-479.
- Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 409-413.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* **76**(5): 1371-1382.
- Leibold, M. A. y P. Geddes. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* **15**:117-129.
- Looijen, R. C. 2000. Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lubchenco, J. & B. Menge. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs* **59**: 67-94.
- MacArthur, R. 1968. The theory of the niche. In: Population biology and evolution, R. C. Lewontin, ed. Syracuse University Press. Pp. 159-176.
- Maguire, B. Jr. 1967. A partial analysis of the niche. *American Naturalist* **101**: 515-523.
- Maguire, B. Jr. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* **107**: 213-246.
- Marquet, P. A. 2002. The search for general principles in ecology. *Nature* **418**: 723.
- Marquet, P. A., J. E. Keymer & H. Cofré. 2003. Breaking the stick in space: of niche models, metacommunities and patterns in the relative abundance of species. In: Macroecology. Concepts and consequences. Blackburn, T. M. & K. J. Gaston (eds.), Blackwell Publishing, Oxford.
- Maurer, B. A. & J. H. Brown. 1989. Distribution consequences of spatial variation in local demographic processes. *Annales Zoologici Fennici* **26**: 121-131.
- Maurer, B. A. 1999. Untangling ecological complexity. Chicago University Press, Chicago.
- Melhman, D. W. 1994. Rarity in North American passerine birds. *Conservation Biology* **8**: 1141-1145.

- Milesi, F. A. & J. López de Casenave. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* **15**: 131-148.
- Murray, B. R., B. L. Rice, D. A. Keith, P. J. Myerscough, J. Howell, A. G. Floyd, K. Mills & M. Westoby. 1999. Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology* **80**: 1806-1816.
- Nee, S. 2003. The unified phenenological theory of biodiversity. In: Macroecology: concepts and consequences. Blackburn, T. M. & K. J. Gaston (eds.), Blackwell Publishing, U. K.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* **61**: 1-7.
- Odum, E. 1971. Fundamentals of Ecology. 3th Edit. W. B. Saunders Company.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecología* **15**: 93-120.
- Perry, J. N. & L. R. Taylor. 1988. Families of distributions for repeated samples of animal counts. *Biometrics* **44**: 881-890.
- Pianka, E. R. 1978. Evolutionary Ecology. Second Edition. Harper & Row, Publishers, Inc. N. Y., USA.
- Porter, W. P. & D. M. Gates. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with the environment. *Ecological Monographs* **39**: 245-270.
- Rapoport, E. H. 1982. Aerography. : Geographical strategies of species. Pergamon, Oxford.
- Repasky, R. R. 1991. Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology* **72**: 2274-2285.
- Ridley, M. 1997. Evolution. Oxford. Oxford University Press.
- Saber, J. R., B. G. Peterjohn & W. A. Link. 1994. Observer differences in the North American Breeding Bird Survey. *Auk* **111**: 50-62.
- Sagarin, R. D. & S. D. Gaines. 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecological Letters* **5**: 137-147.
- Schoener, T. W. 1989. The ecological niche. In: J. M. Cherrett (ed.) Ecological Concepts: The contribution to an understanding of the natural world. Blackwell Scientific, Oxford, England. Pp. 79-113.
- Stockwell, D. R. B., and Noble, I. R. 1991. Inductions of set rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computer Simulation* **32**:249-254.
- Stockwell, D. R. B., and Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Geographic Information Science*. **13**:143-158.
- Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (eds.) 1984. Ecological communities: conceptual issues richness and the evidence. Princeton University Press, Princeton.
- Taylor, L. R., I. P. Woiwod & J. N. Perry. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *Journal of Animal Ecology* **47**: 383-406.

- Udvardy, M. F. D. 1959. Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche. *Ecology* **40**(4): 725–728.
- Vandemmer, J. H. 1972. Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**:107-132.
- Vázquez, D. P. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* **15**:149-158.
- Westman, W. E. 1980. Gaussian analysis: identifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions. *Ecology* **61**: 733-739.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* **26**: 1-80.
- Whittaker, R. H. & S. A. Levin (eds.) 1975. Niche: theory and applications. Stroudsburg: Wiley.
- Whittaker, R. H., S. A. Levin & R. B. Root. 1973. Niche, habitat and ecotope. *American Naturalist* **107**: 321-338.
- Whittaker, R. H., S. A. Levin & R. B. Root. 1975. On the reasons for distinguishing 'Niche, habitat and ecotope'. *American Naturalist* **109**: 479-482.
- Whittaker, R. H. & D. Goodman. 1979. Classifying species according to their demographic strategy. I. Populations fluctuations and environmental heterogeneity. *American Naturalist* **113**: 185-200.
- Wiens, J. A. 1989. The ecology of bird communities. Vols. I & II, Cambridge University Press, Cambridge.
- Winston, M. R. & P. L. Angermeier. 1995. Assessing conservation value using centers of population density. *Conservation Biology* **9**: 1518-1527.
- Woods, K. D. & M. B. Davis, 1989. Paleocology of range limits: beech in the upper peninsula of Michigan. *Ecology* **70**: 681-696.

APÉNDICE I. Relación de fuentes bibliográficas consultada para la obtención de los valores de abundancias.

Allouata palliata

- Clarke, M. R., E. Zucker & N. J. Scott. 1986. Population trends of the mantled howler groups of La Pacifica, Guanacaste, Costa Rica. *American Journal of Primatology* 11: 79-88.
- Colin, A. C. & S. R. Balcomb. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19(3): 385-403.
- Estrada, A. 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas" Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology* 2:363-372.
- Fhiskind, A. S. & R. W. Susman. 1987. Preliminary survey of the primates of the Zona Protectora La Selva Biological Station, northeast Costa Rica. *Primate Conservation* 8: 63-66.
- McCann, C., F. Koontz, K. Williams-Guillen & A. A. Espinoza. 2001. Population and habitat assessment of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) living on coffee plantations surrounding Mombacho Volcano Nature Reserve, Nicaragua. Twenty-fourth meeting of the American Society of Primatologists. <http://www.asp.org/asp2001/abstractDisplay.cfm?abstractID=177&confEventID=226>

Canis lupus

- Fuller, T. K., L. D. Mech & J. F. Cochrane. 2004. Wolf Population Dynamics. In Mech, L. D. & L. Boitani, eds. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*.

Clemmys guttata

- Milam, J. C. and S. M. Melvin. 2001. Density, habitat use, movements, and conservation of Spotted Turtles (*Clemmys guttata*) in Massachusetts. *Journal of Herpetology* 35(3):418-427.
- Litzgus, J. D., and T. A. Mousseau. 2004. Home range and seasonal activity of southern spotted turtles (*Clemmys guttata*): implications for management. *Copeia* 2004:804-817.

Loxodonta africana

- Blanc, J. J., C. R. Thouless, J. A. Hart, H. T. Dublin, I. Douglas-Hamilton, C. G. Craig & R. F. W. Barnes. 2003. African Elephant Status Report 2002: An update from the

Panthera leo

Chardonnet, Ph. (ed.), 2002. Conservation of the African Lion: Contribution to a Status Survey. International Foundation for the Conservation of Wildlife, France & Conservation Force, USA.

Panthera onca

- Aranda, M. (1998) Density and structure of a jaguar population (*Panthera onca*) in the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 75, 199–201.
- Núñez, R., R. Miller & F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: Medellín, R. A., C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson & A. Taber (comp.). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society/Ediciones Científicas Universitarias. México D. F.
- Burton, K. L. & M. D. Engstrom. 2005. Mammals of Iwokrama Forest. *Proceedings of the Academic of Natural Sciences and Philosophy* 154: 71-108.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* 223:357-370.
- Garla, R.C., E. Z. F. Setz & N. Gobbi. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) Food Habits in Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. *Biotropica*, 33(4): 691–696.
- Maffei, L., E. Cuellar & A. J. Noss. 2002. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista Boliviana de Ecología* 11: 55 – 65.
- Maffei, L., E. Cuellar & A. J. Noss. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology* 262, 295–304.
- Novack, A. J. 2003. Impacts of subsistence hunting on the foraging of jaguar and puma in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. M. Sc. Dissertation, University Of Florida.
- Rabinowitz, A.R. & B.G. Nottingham. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210: 149-159.
- Renata, M., P. Leite, L. Ricardo, P. Boulhosa, F. Galvão & L. Cullen Jr. Conservation of jaguars in the protected areas of Atlantic Coastal Forest, Brazil. 2002. En: Medellín, R. A., C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson & A. Taber (comp.). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society/Ediciones Científicas Universitarias. México D. F.

- Schaller, G.B. & P.G. Crawshaw. 1980. Movement pattern of jaguar. *Biotropica* 12: 161-168.
- Silver, S. C. 2004. Estimación de la abundancia de jaguares mediante trampas-cámara. Muestreo de Jaguares Programa para la Conservación del Jaguar. Wildlife Conservation Society. (http://savethejaguar.com/media/file/CameraTrapProtocolSpanishSSilver2005.11.01_FINAL.pdf)
- Silver, S.C., L.E. Ostro, L.K. Marsh, L. Maffei, A.J. Noss, M.J. Kelly, R.B. Wallace, H. Gomez & G. Ayala. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar (*Panthera onca*) abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38 (2): 148-154.
- Wallace, R.B., Gomez, H., Ayala, G. & Espinoza, F. 2003. Camera trapping capture frequencies for jaguar (*Panthera onca*) in the Tuichi Valley, Bolivia. *Journal of Neotropical Mammalogy* 10(1):133-139.

Panthera tigris

- Azlan, M. J. & D.S.K. Sharma. 2003. Camera trapping the Indochinese tiger, *Panthera Tigris Corbetti*, in a secondary forest in peninsular Malaysia. *The Raffles Bulletin Of Zoology* 51(2): 421-427.
- Carbone, C., S. Christie, K. Conforti, T. Coulson, N. Franklin, J.R. Ginsberg, M. Griffiths, J. Holden, K. Kawanishi, M. Kinnaird, R. Laidlaw, A. Lynam, D.W. Macdonald, D. Martyr, C. Mcdougal, L. Nath, T. O'brien, J. Seidensticker, D.J.L. Smith, M. Sunquist, R. Tilson & W.N. Wan Shahrudin. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic animals. *Animal Conservation* 4:75-79.
- Karanth, K.U. 1995. Estimating tiger (*Panthera tigris*) populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation* 71: 333-338.
- Karanth, K.U. & J.D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79(8): 2852-2862.
- Karanth K.U. & J.D. Nichols 2000. Ecological Status and Conservation of Tigers in India.
- Karanth K.U. & N. S. Kumar . 2003. Distribution and dynamics of tiger and prey populations in Maharashtra, India. Final Report (year 1 surveys) to Save The Tiger Fund, National Fish and Wildlife Foundation & Rhinoceros and Tiger Conservation Fund, US Fish and Wildlife Service. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, India.
- Karanth, K.U., R. S. Chundawat, J. D. Nichols & N. S. Kumar. 2004. Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of Panna, Central India, using photographic capture-recapture sampling. *Animal Conservation* 7: 285-290.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. S. Kumar, W. A. Link & J. E. Hines. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(14): 4854-4858.
- Kawanishi, K. 2002. Malaysian Tiger Conservation And Protection. Final Report Submitted To The Save The Tiger Fund 1997-2002. Department Of Wildlife And National Parks, Peninsular Malaysia. http://www.savethetigerfund.org/STF/Reports/Malaysia/1997_2002_Kawanishi.pdf

- Kawanishi, K. 2002. Population Status Of Tigers (*Panthera Tigris*) In A Primary Rainforest Of Peninsular Malaysia. PhD Dissertation, University Of Florida. <http://carnivorecology.free.fr/pdf/Kawanishi2002.PDF>
- Kawanishi, K & M. E. Sunquist. 2004. Conservation status of tigers in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Biological Conservation* 120 (2004) 329–344.
- Lee, R. J., H. T. Wibisono & I. Tanjung. 2003. Survey, Assessment and Conservation of the Sumatran Tiger (*Panthera tigris sumatrae*) in Bukit Barisan Selatan National Park – IV. Final Report. A report to the EXXONMOBIL SAVE THE TIGER FUND (A project of the National Fish and Wildlife Foundation).
- Lynam, A. J., K. Kreetiyutanont & R. Mather. 2001. Conservation Status and Distribution of the Indochinese Tiger and other large mammals in a forest complex in northeastern Thailand. *Natural History Bulletin of Siam Society* 49: 61-75. In: Mather, R. WWF Thailand and Tiger Conservation. www.wwfthai.org
- Lynam, A. 2003. A National Tiger Action Plan for the Union of Myanmar. www.wcs.org/media/file/NTAPcomplete.pdf
- Sharma, R. K. 2005. Evaluating tiger (*Panthera tigris*) population estimation approaches in a high density area in Kanha Tiger Reserve. M. Sc. Dissertation.
- Wegge, P. C. P. Pokheral & S. R. Inawali. 2004. Effects of trapping effort and trap shyness on estimates of tiger abundance from camera trap studies. *Animal Conservation* 7: 251–256.

Peromyscus leucopus

- Barko, Valerie A., Feldhamer, George A., Nicholson, Matthew C., Davie, D. Kevin. 2003. Urban Habitat: A Determinant of White-Footed Mouse (*Peromyscus Leucopus*) Abundance in Southern Illinois. *Southeastern Naturalist* 2:369-376
- Boone, J. L., and J. Laerm. 1993. Cotton Mice, *Peromyscus gossypinus* LeConte (Rodentia: Cricetidae), in the Great Dismal Swamp and Surrounding Areas. *Brimleyana*, 18: 125-129. (<http://birdandhike.com/jlboone/papers/Dismal/Dismal.htm>)
- Drickamer, L. C. 1984. Captures of two species of *Peromyscus* at live traps baited with male and female odors. *Journal of Mammalogy* 65: 699–702
- John Orrock. Report: Survey Of The Status Of The Red-Backed Vole (*Clethrionomys Gapperi*) In North-Central Iowa. Prepared for the Iowa Department of Natural Resources, May 7, 2000 (<http://www.nceas.ucsb.edu/~orrock/pdf/iowa%20vole%20final%20report.pdf>)
- Krohne, D. T., & M. S. Miner. 1985. Removal trapping studies of dispersal in *Peromyscus leucopus*. *Canadian Journal of Zoology* 63:71–75.
- Krohne, D. T. & G. A. Hoch. 1999. Demography of *Peromyscus leucopus* populations on habitat patches: the role of dispersal. *Canadian Journal of Zoology* 77(8): 1247-1253.
- LoGiudice, K. & R.S. Ostfeld. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia*, 130:420–425.
- Northern Prairie Wildlife Research Center. Nongame. Birds, Small Mammals, Herptiles, Fishes: Sand Lake National Wildlife Refuge. 1995-1996 (<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/wildlife/sandlake/small.htm>)

- Stickel L. F. 1960. *Peromyscus* ranges at high and low population densities. *Journal of Mammalogy* 41(4):433-441.
- The Mammals of Texas - Online Edition (<http://www.nsr.ttu.edu/tmot1/peroleuc.htm>)
- Van Duesen, M. and D. W. Kaufman. 1977. Habitat distribution of *Peromyscus leucopus* within prairie woods. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 80(3-4):151-154.
- Williams, J. M. 2000. Small Mammal Demography and Habitat Association in 4 Forest Cover Types on Quantico Marine Corps Base, VA. Master Science Thesis. Virginia Polytechnic Institute and State University.
(<http://scholar.lib.vt.edu/theses/available/etd-02282000-14230059/unrestricted/JMWthesis.pdf>)
- Wolf, M. and G. O. Batzli. 2002. Relationship of previous trap occupancy to capture of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) *Journal of Mammalogy* 83(3): 728-733.
- Yunger, J. A. 2002. Response of two low-density populations of *Peromyscus leucopus* to increased food availability. *Journal of Mammalogy*, 83(1):267-279.

Peromyscus maniculatus

- Álvarez, T. & S. T. Álvarez-Castañeda. 1991. Análisis de la fauna de roedores del área de El Cedral, San Luis Potosí, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 62(2): 169-180.
- Aubry, K. B., M. J. Crites & S. D. West. Regional Patterns of Small Mammal Abundance and Community Composition in Oregon and Washington. In: *Small mammals of Oregon and Washington*.
- Bayne, E. M. & K. A. Hobson. 1998. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 62-69.
- Bowman, J., G. J. Forbes & T. G. Dilworth. 2001. Spatial and temporal patterns of an irrupting population of deer mice. *Journal of Mammalogy*, 82(2): 567-572.
- Brown, J. H. & Z. Zeng. 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. *Ecology*, 70(5): 1507-1525.
- Carey, A. B. & S. M. Wilson. 2001. Induced spatial heterogeneity in forest canopies: responses of small mammals. *Journal of Wildlife Management* 65(4): 1014-1027.
- Etnier, D. A. 1989. Small mammals of the boundary waters Canoe area, with a second Minnesota record for the heather vole *Phenacomys intermedius*. *Canadian Field Naturalist* 103: 353-357.
- Gilbert, F. F. & R. Allwine. Small Mammal Communities in the Oregon Cascade Range. In: *Small mammals of Oregon and Washington*.
- Hadley, G. L. & K. R. Wilson. 2004. Patterns of small density and survival following ski-run development. *Journal of Mammalogy*, 85(1): 97-104.
- Martell, A. M. 1983. Demography of southern red-backed voles (*Clethrionomys gapperi*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*) after logging in north-central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 61:958-969.
- Martell, A. M. 1983. Changes in small mammal communities after logging in north-central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 970-980.

- Powell, B., E. Albrecht & K. Docherty. 2002. Biological Inventory Report for the Sonoran Desert Network: 2002.
- Rosenberg, D. K., K. A. Swindle & R. G. Anthony. 2003. Influence of prey abundance on northern spotted owl reproductive success in western Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1715-1725.
- Sánchez-Cordero, V. & M. Canela-Rojo. 1991. Estudio poblacional de roedores en un bosque de pino del eje neovolcánico transversal mexicano. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 62(2): 319-340.
- Silva, M. Abundance, diversity, and community structure of small mammals in forest fragments in Prince Edward Island National Park, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2063-2071.
- Van Horne, B. 1981. Demography of *Peromyscus maniculatus* in seral stages of coastal coniferous forest in southeast Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 59(6):1045-1061.

Peromyscus maniculatus y *P. leucopus*.

- Barthelme, E. L. 2004. Managing Golf Courses for Small Mammal Diversity. *USGA Turfgrass and Environmental Research Online* 3(22): 1-10.
(<http://usgatero.msu.edu/v03/n22.pdf>)
- Calisher, Ch. H., J. E. Childs, W. P. Sweeney, K. M. Canestorp, and B. J. Beaty. 2000. Dual Captures of Colorado Rodents: Implications for Transmission of Hantaviruses. *Emerging Infectious Diseases*, 6(4):363-369
- Cook, R. P. and K. Boland. 2001. Small Mammal Monitoring at Cape Cod National Seashore. (<http://www.nps.gov/caco/resources/Smmammal.pdf>)
- Drickamer, L. C. 1987. Influence of time of day on capture of two species of *Peromyscus* in a New England deciduous forest. *Journal of Mammalogy*, 68(3): 702-703.
- Drickamer, L. C. & M. R. Capone. 1977. Weather parameters, trappability and niche separation in two sympatric species of *Peromyscus*. *American Midland Naturalist* 98(2): 376-381.
- Glass, G. E. T. L. Yates, J. B. Fine, T. M. Shields, J. B. Kendall, A. G. Hope, Ch. A. Parmenter, C. J. Peters, T. G. Ksiazek, Chung-Sheng Li, J. A. Patz and J. N. Mills. 2002. Satellite imagery characterizes local animal reservoir populations of Sin Nombre virus in the southwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Science* 99(26): 16817-16822.
- Graves, S., Maldonado, J. and J. O. Wolff. 1988. Use of ground and arboreal microhabitats by *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 66:277-278.
- James A. Hart (The Nature Conservancy), and Jerry Hassinger. 2000. Pennsylvania Game Commission Bureau of Wildlife Management Research Division Project Annual Job Report (http://www.pgc.state.pa.us/pgc/lib/pgc/reports/2000_wildlife/70007-99.pdf)
- James A. Hart (The Nature Conservancy), and Jerry Hassinger. 2001. Pennsylvania Game Commission Bureau of Wildlife Management Research Division Project Annual Job Report (http://www.pgc.state.pa.us/pgc/lib/pgc/reports/2001_wildlife/70007-00z.pdf)

- Jeffrey, M. A. 1997. Small Mammal and Avian Communities at Prairie Forks Conservation Area. The School of Natural Resources, 112 Stephens Hall, University of Missouri-Columbia, Columbia, MO 65211.
<http://www.snr.missouri.edu/prairiefork/summary.html>
- Keinath, D. A. 2004. Bat and terrestrial mammal inventories in the greater Yellowstone network. Progress Report. Submitted to the Greater Yellowstone Network.
- Loxterman, J. L., N. C. Moncrief, R. D. Dueser, C. R. Carlson & J. F. Pagels. 1998. Dispersal abilities and genetic population structure of insular and mainland *Oryzomys palustris* and *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 79(1):66-77.
- Mahan, C. G. & T. J. O'Connell. 2005. Small Mammal Use of Suburban and Urban Parks in Central Pennsylvania. *Northeastern Naturalist* 12(3): 307-314.
- Mcshea, W. J., J. Pagels, J. Orrock, E. Harper & K. Koy. 2003. Mesic deciduous forest as patches of small-mammal richness within an Appalachian Mountain Forest. *Journal of Mammalogy*, 84(2):627-643.
- Monroe, L. M., S. C. Cunningham & L. B. Kirkendall. 2004. Small Mammal Community Responses to a Wildfire on a Central Arizona Sky Island. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 37: 56-61
- Negus, L. P. 2002. Small Mammal Population Diversity in a Wooded and Cleared Platte River Habitat.
- Nisbett, R.A., W. Caire, M. D. Stuart, G. M. Caddell, J. M. Crutcher and Charles H. Calisher. 2001. Serologic Survey of Oklahoma Rodents: Evidence for the Presence of a Hantavirus and an Arenavirus. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 81:53-66.
- Olson, D. J., J. A. ISSERT & R. E. Warner. 2001. Autumn post-harvest density and movements of small mammals on an Illinois cornfield. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 94(2): 101-109.
- Orrock, J.L., E. K. Harper, J. F. Pagels and W. J. McShea. 1999. Additional records of the rock vole, *Microtus chrotorrhinus* (Mammalia: Muridae), in Virginia. *Banisteria* 14:36-38
<http://www.nceas.ucsb.edu/~orrock/pdf/rock%20vole%20banisteria%20ms.pdf>
- Parmenter, R. R., T. L. Yates, D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Dunnum, A. B. Franklin, M. T. Friggens, B. C. Lubow, M. Miller, G. S. Olson, C. A. Parmenter, J. Pollard, E. Rexstad, T. M. Shenk, T. R. Stanley & G. C. White. 2003. Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs* 73(1): 1-26.
- Payne, T. and W. Caire. 1999. Species diversity of small mammals in the Tallgrass Prairie Preserve, Osage County, Oklahoma. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 79:51-59
- Schmidt, C. A., P. D. Sudman, Shauna R. Marquardt and Daniel S. Licht. 2004. Inventory of Mammals at Ten National Park Service Units in the Northern Great Plains from 2002-2004. Northern Great Plains Inventory & Monitoring Coordinator National Park Service.
<http://www.nature.nps.gov/im/units/ngpn/Pages/Inventory/Documents/Final%20NGPN%20Mammal%20Inventory%20Report%20by%20Schmidt.pdf>
- Springer, J. T. & A. W. Voigt. Small mammal populations in a prairie/riparian forest ecotone. *Proceedings of the North American Prairie Conference*, 16:127-132.
- Wolff, J. O. 1985. Comparative population ecology of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 1548-1555.

Tryngites subruficollis

Lancot, R. B., D. E. Blanco, R. A. Dias, J. P. Isacch, V. A. Gill, J. B. Almeida, K. Delhey, P. F. Petracci, G. A. Bencke & R. A. Balbuena. 2002. Conservation status of the buff-breasted sandpiper: historic and contemporary distribution and abundance in South America. *Wilson Bulletin* 114(1): 44-72.

APENDICE II

Variables climáticas y de aspecto topográfico utilizadas para realizar los modelos de nichos ecológicos.

BIO1 = Temperatura media anual

BIO2 = Rango diurno medio (media mensual (max temp - min temp))

BIO3 = Isotermalidad (P2/P7) (* 100)

BIO4 = Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100)

BIO5 = Temperatura máxima del mes más caluroso

BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío

BIO7 = Rango de la temperatura anual (P5-P6)

BIO8 = Temperatura media del cuarto más húmedo

BIO9 = Temperatura media del cuarto más seco

BIO10 = Temperatura media del cuarto más caluroso

BIO11 = Temperatura media del cuarto más frío

BIO12 = Precipitación anual

BIO13 = Precipitación del mes más húmedo

BIO14 = Precipitación del mes más seco

BIO15 = Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)

BIO16 = Precipitación del cuarto más húmedo

BIO17 = Precipitación del cuarto más seco

BIO18 = Precipitación del cuarto más caluroso

BIO19 = Precipitación del cuarto más frío

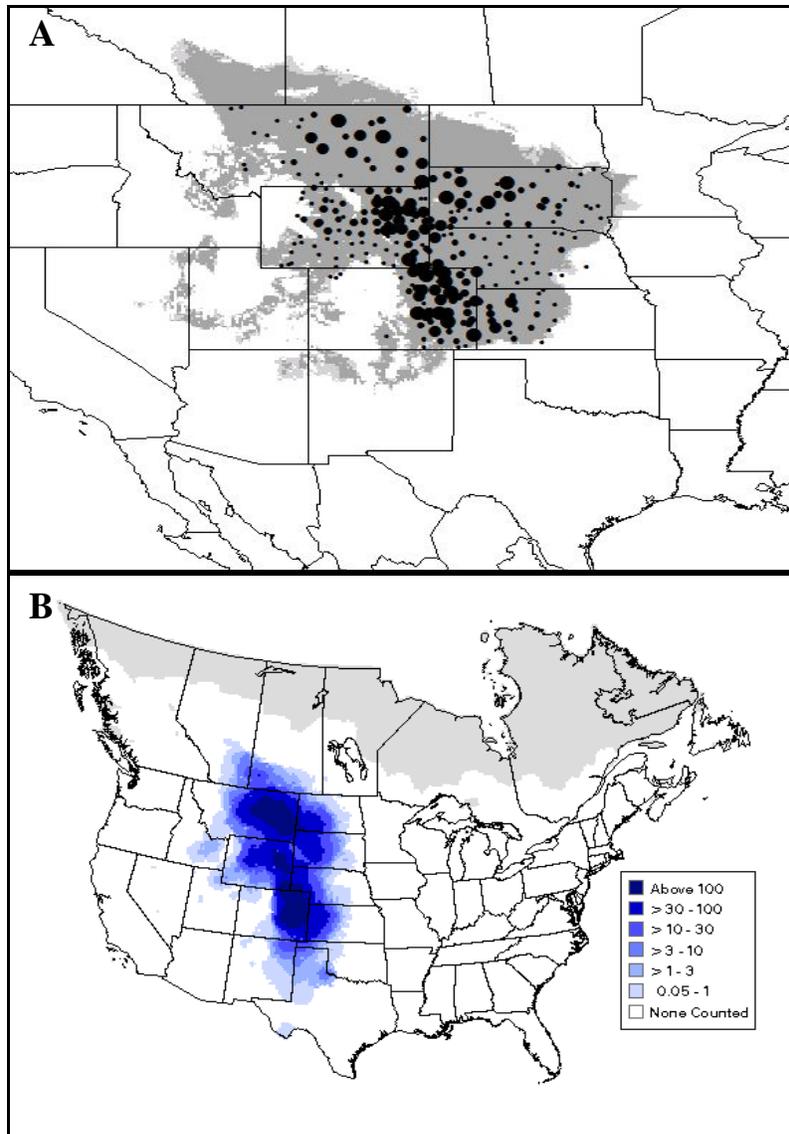
TOPOIND = Índice topográfico (capacidad de encharcamiento del terreno por efecto de la morfología)

SLOPE = Pendiente

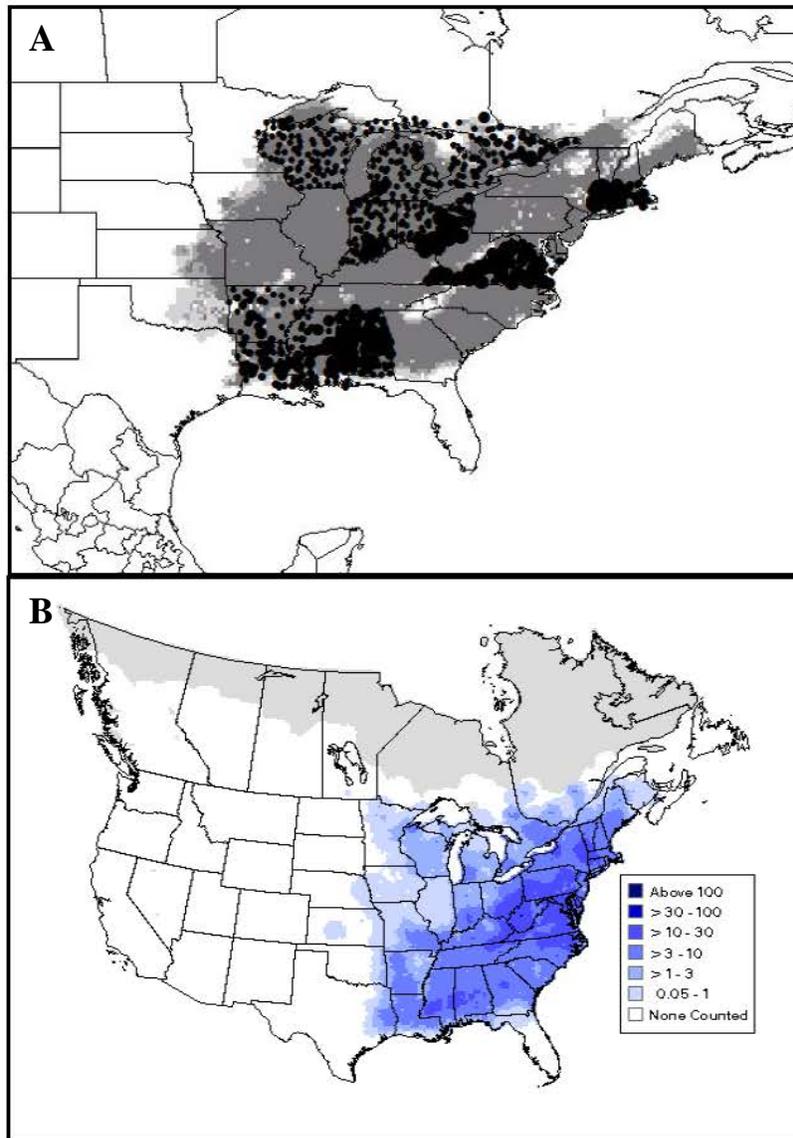
DEM = Elevación

ASPECT = Orientación de las pendientes

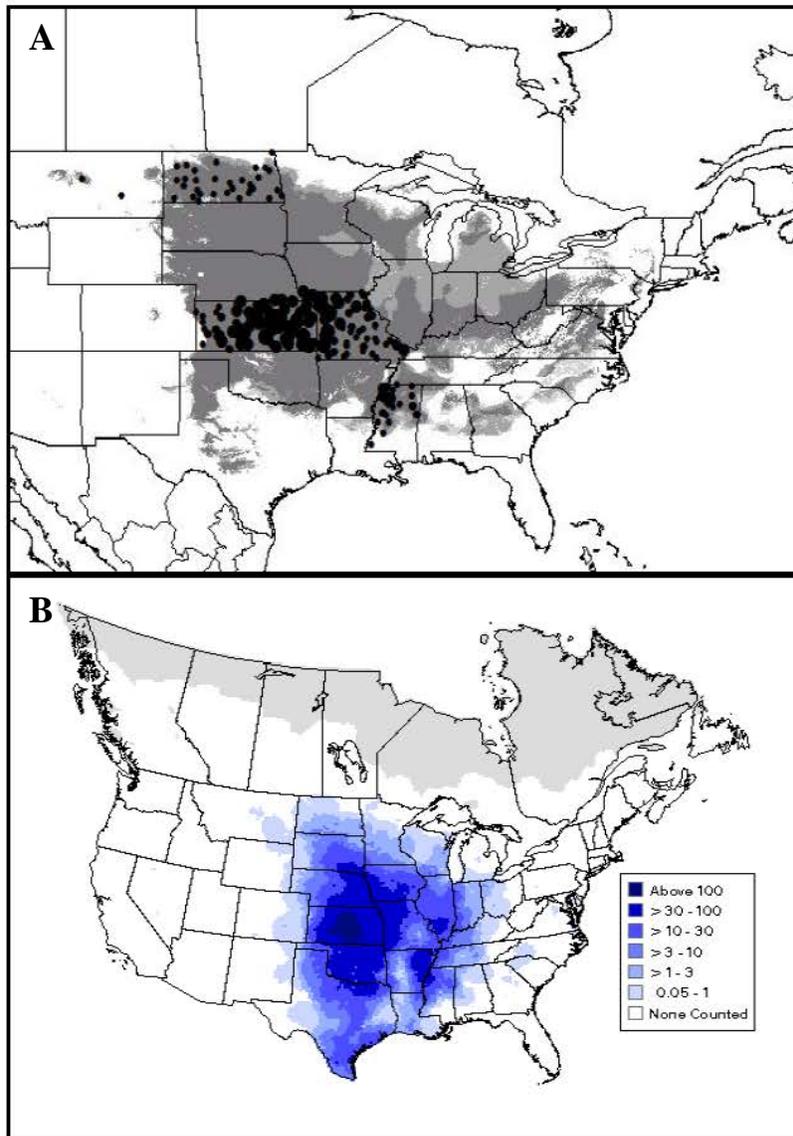
APÉNDICE III (MAPAS DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA)



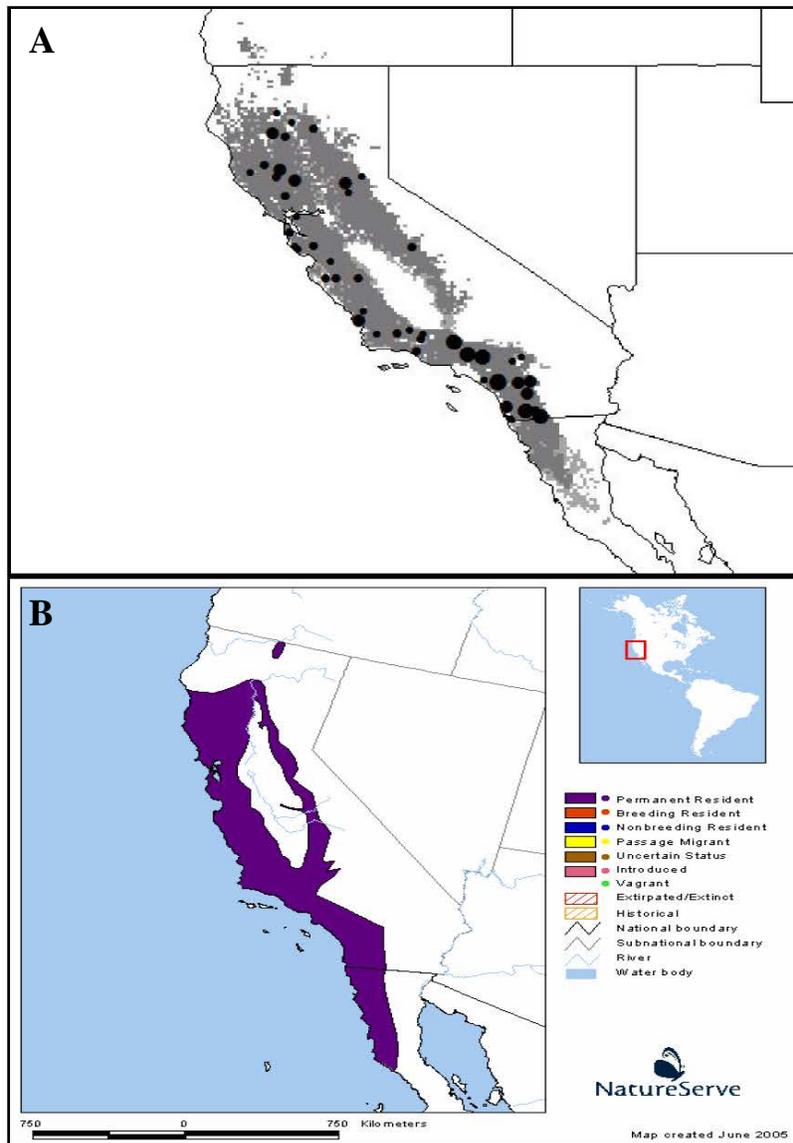
Mapa 1. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Calamospiza melanocorys*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *C. melanocorys* según el Breeding Bird Survey, 2005 (www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/).



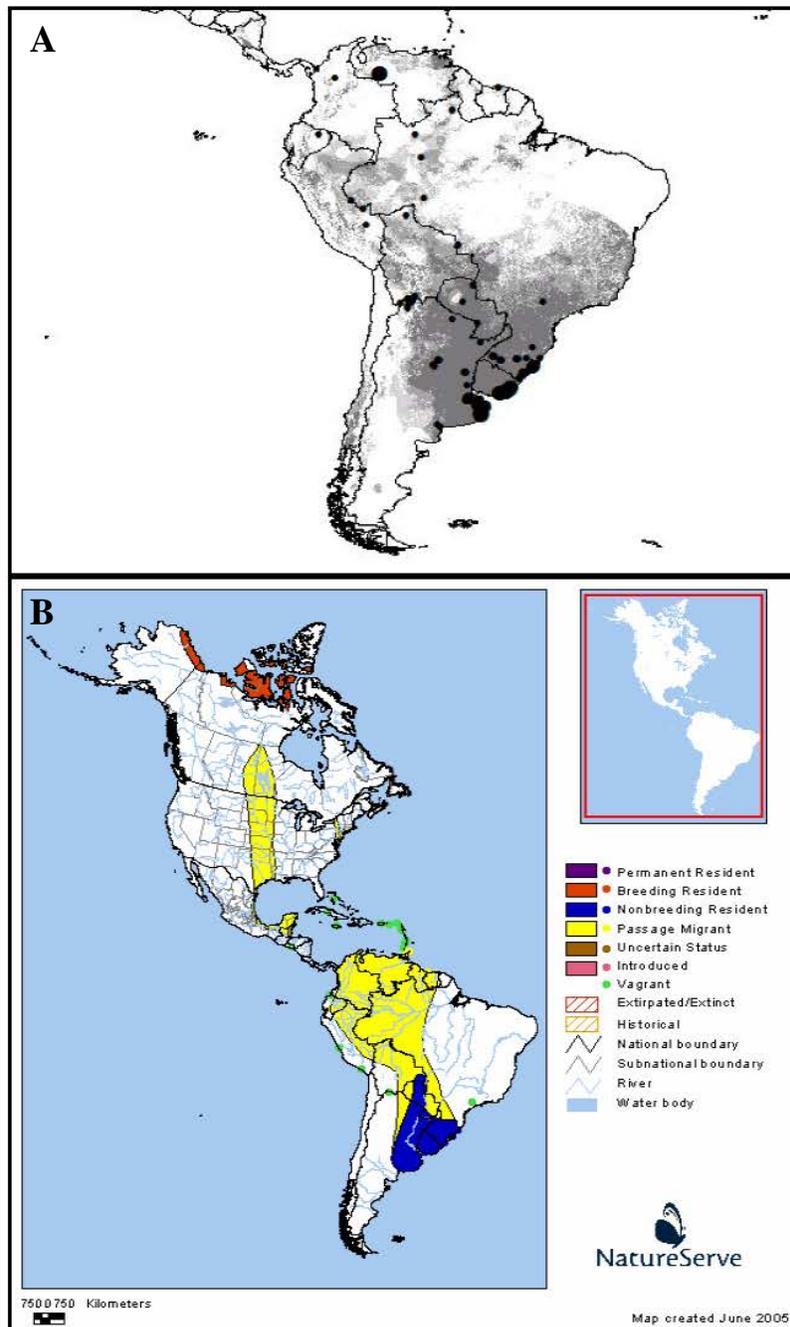
Mapa 2. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algorítmico de inteligencia artificial (GARP) de *Hylocichla mustelina*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *H. mustelina* según Breeding Bird Survey, 2005. (www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/).



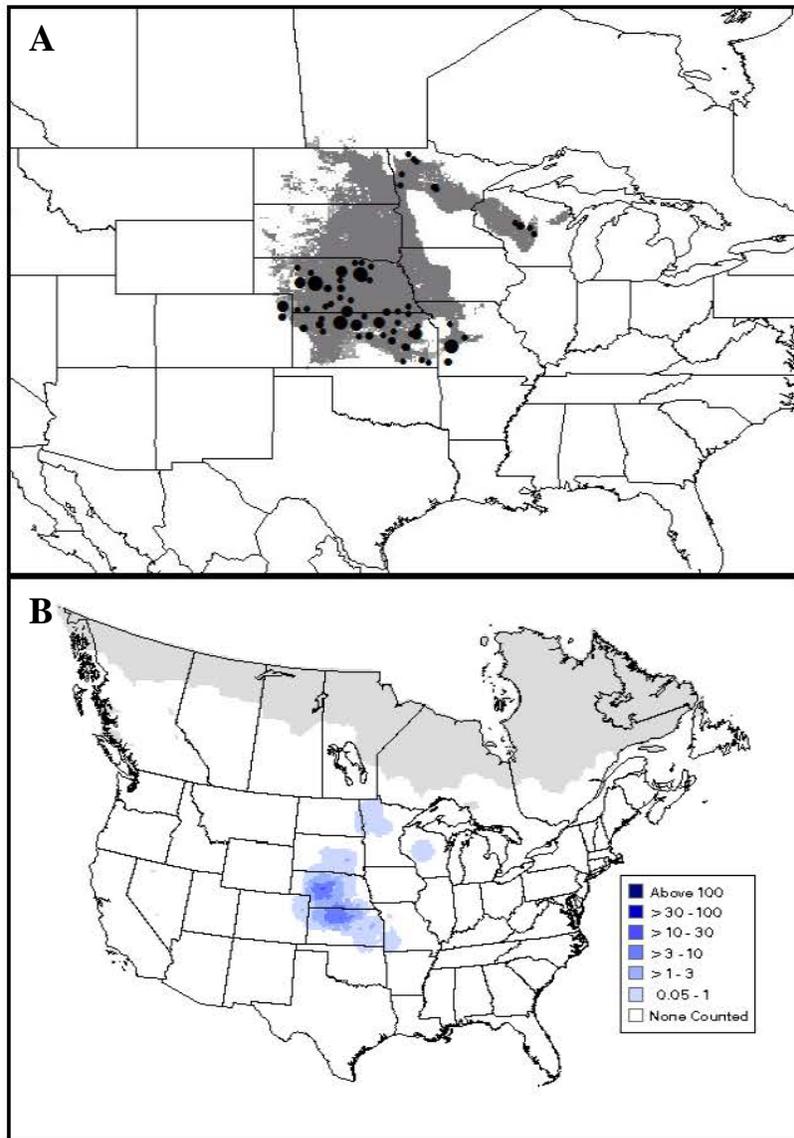
Mapa 3. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Spiza americana*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *S. americana* según Breeding Bird Survey, 2005. (www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/).



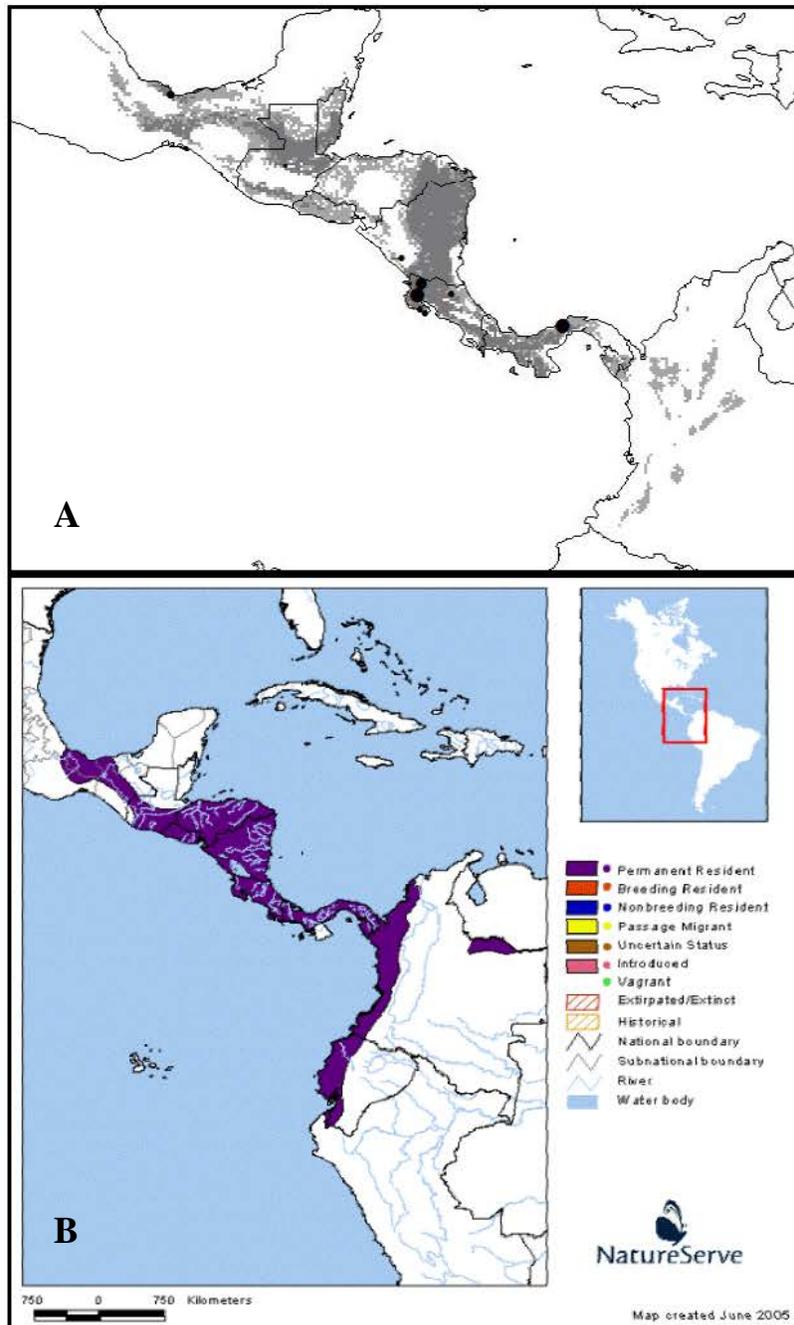
Mapa 4. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Toxostoma redivivum*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *T. redivivum* según Nature Serve, 2005. (www.natureserve.org).



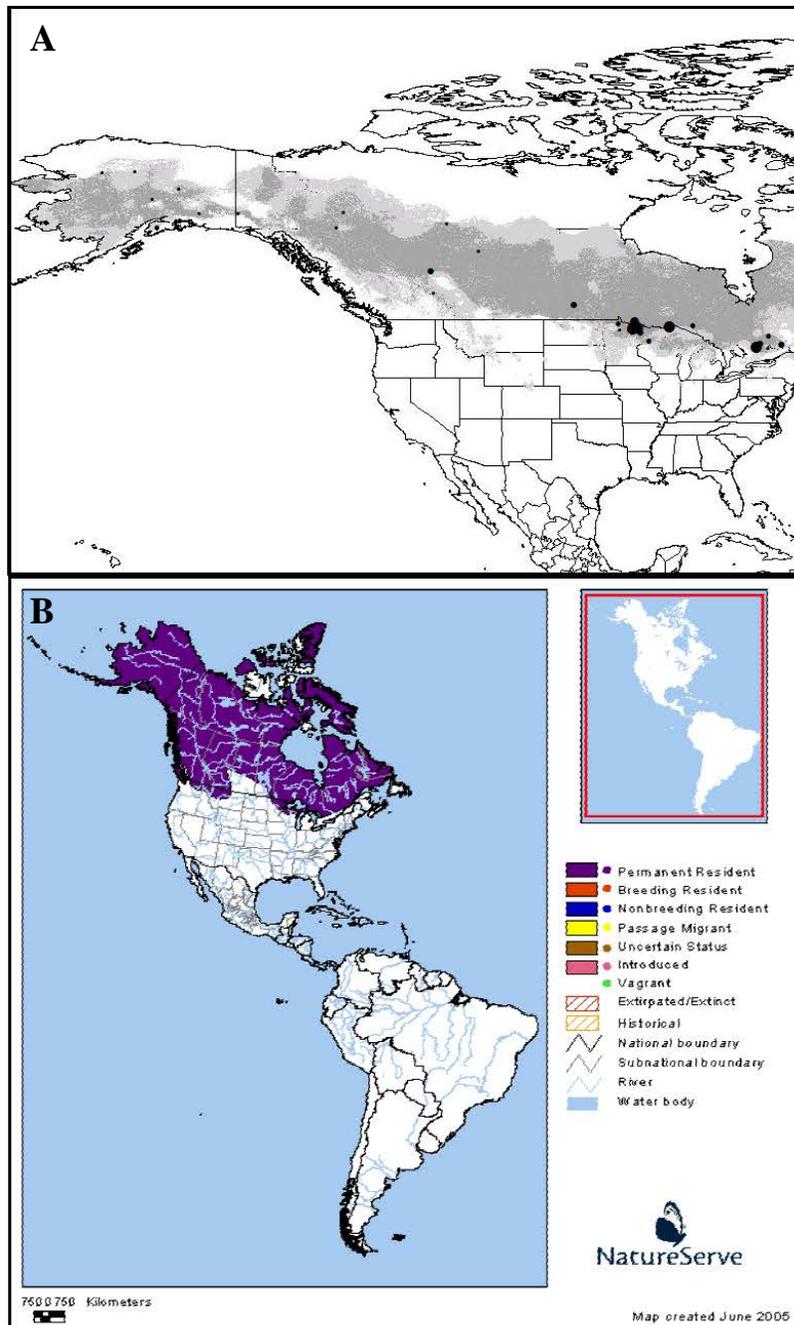
Mapa 5. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Tryngites subruficollis*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *T. subruficollis* según Nature Serve, 2005. (www.natureserve.org).



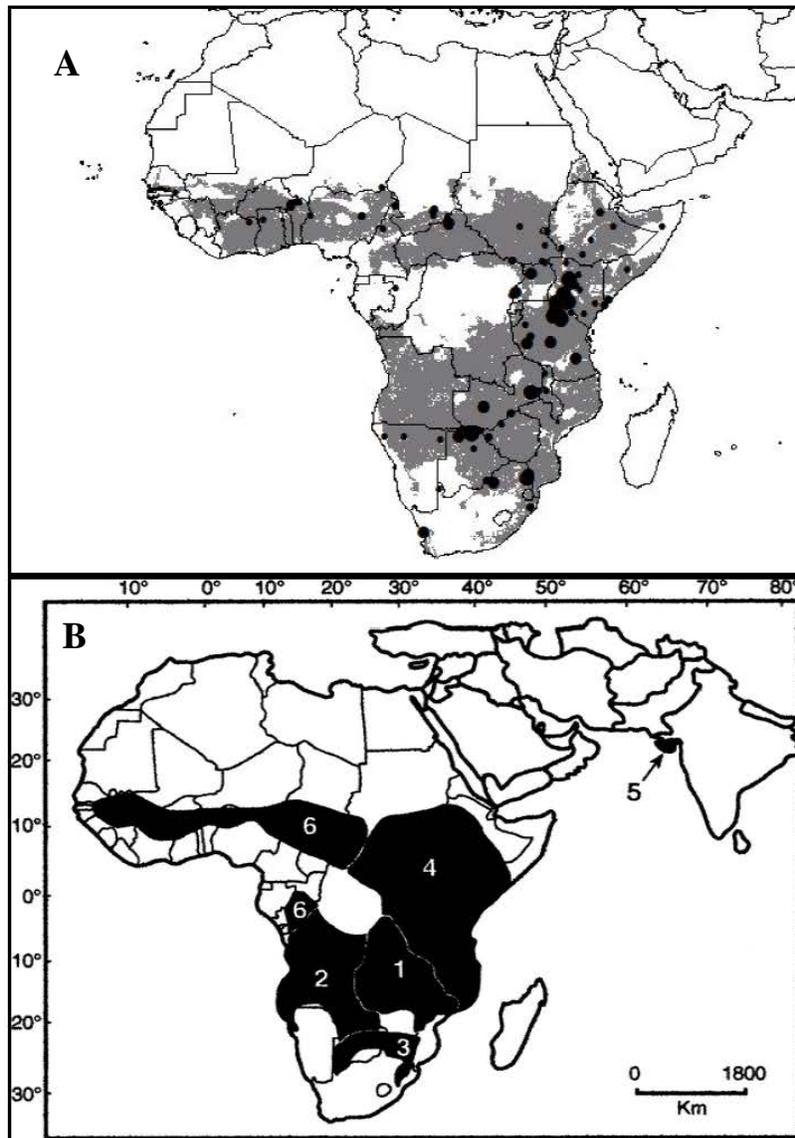
Mapa 6. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Tympanuchus cupido*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *T. cupido* según Nature Serve, 2005. (www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/).



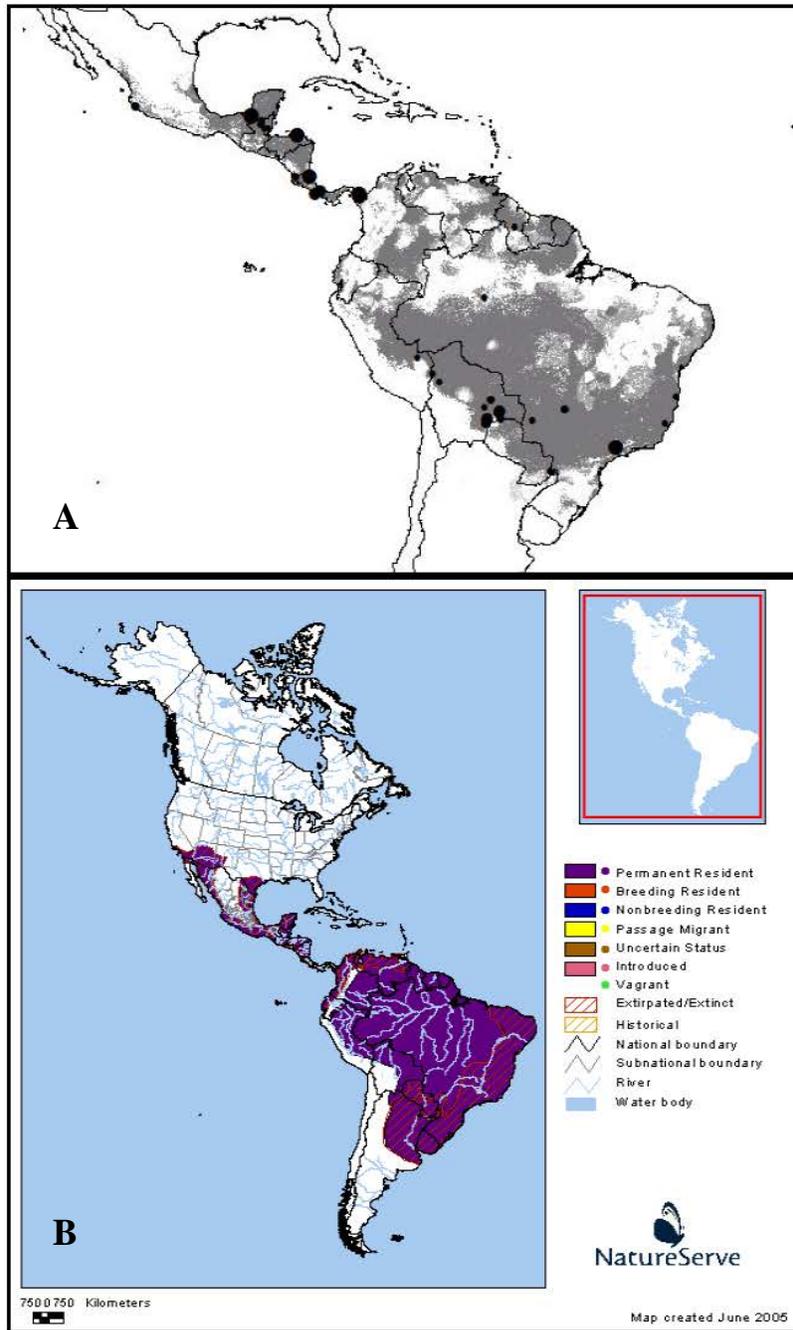
Mapa 7. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Alouatta palliata*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *A. palliata* según Nature Serve, 2005 (www.natureserve.org).



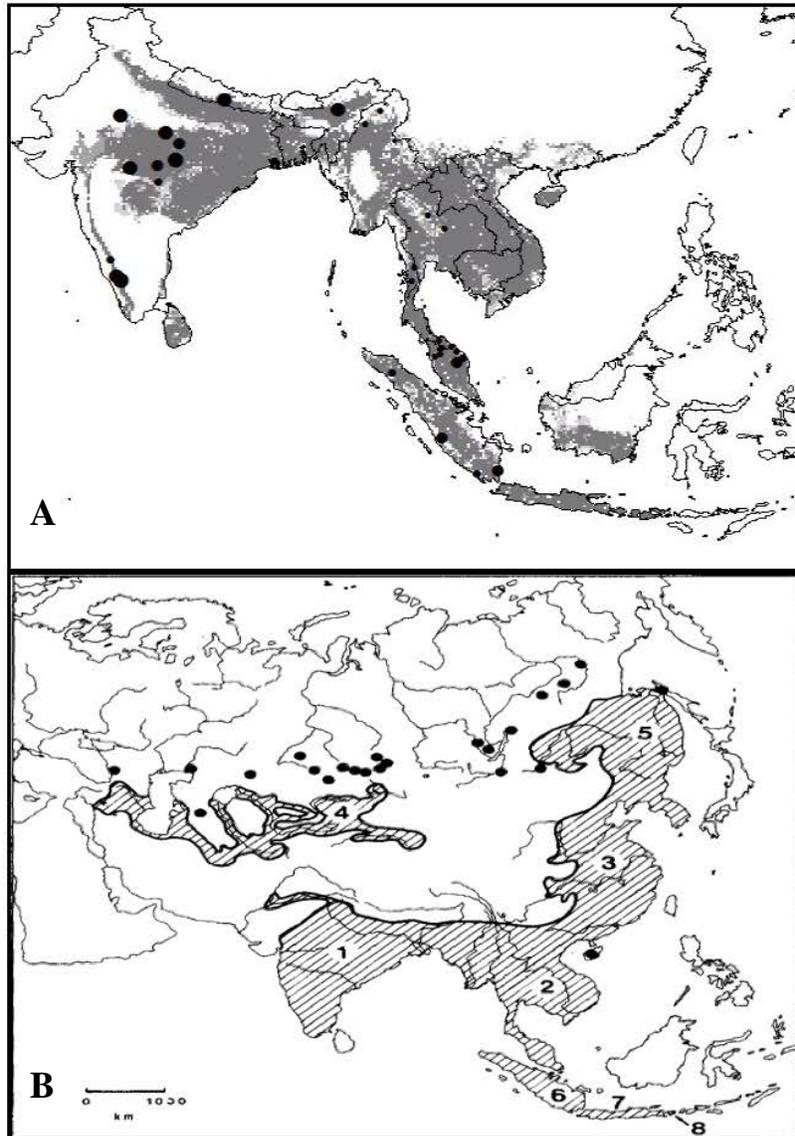
Mapa 8. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algorítmico de inteligencia artificial (GARP) de *Canis lupus*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *C. lupus* según Nature Serve, 2005 (www.natureserve.org).



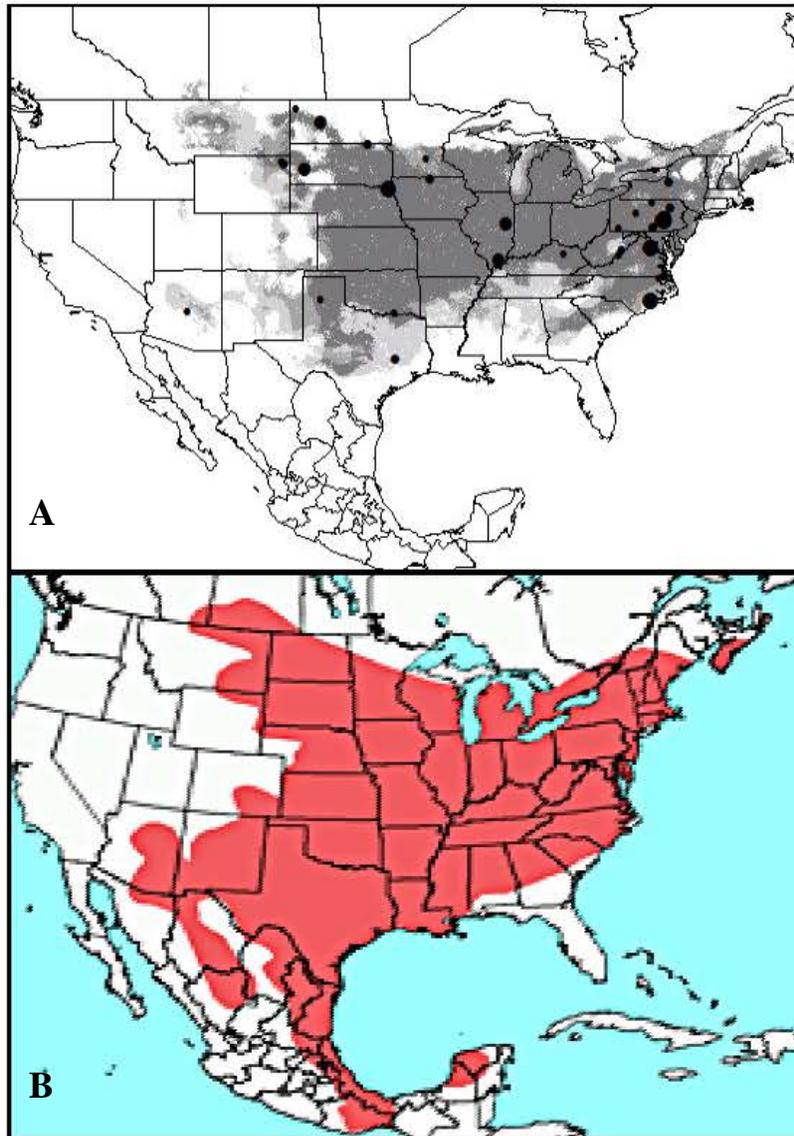
Mapa 10. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Panthera leo*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *P. leo* según Haas et al. 2005 (*Mammalian Species* 762: 1-11).



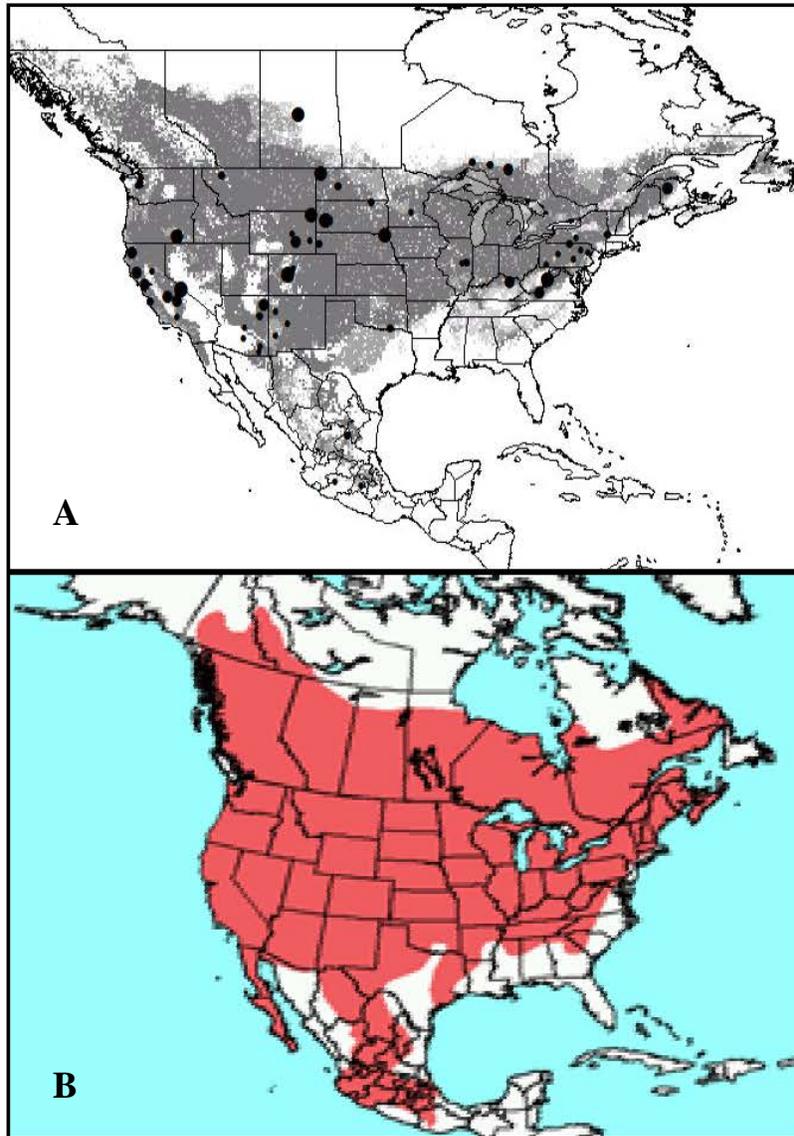
Mapa 11. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Panthera onca*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *P. onca* según Nature Serve, 2005 (www.natureserve.org).



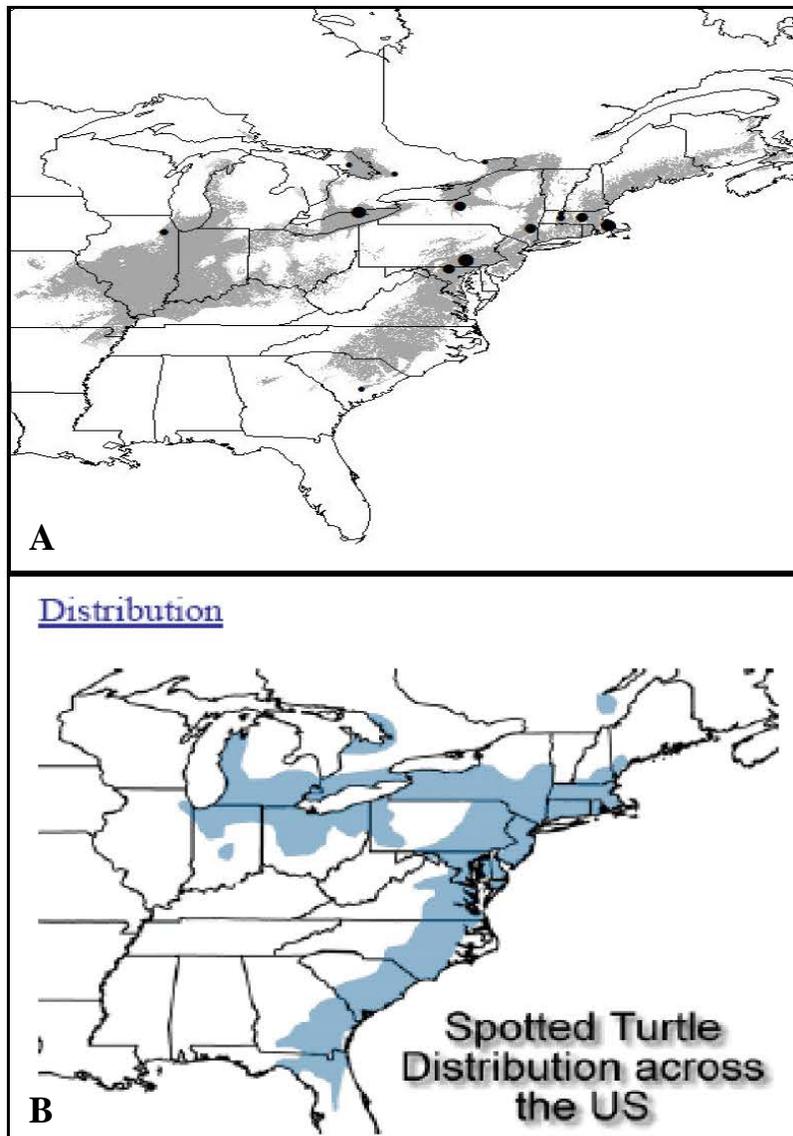
Mapa 12. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Panthera tigris*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *P. tigris* según Mazák, 1981 (*Mammalian Species* 152: 1-8).



Mapa 13. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Peromyscus leucopus*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *P. leucopus* según el Smithsonian National Museum of Natural History, 2005. (www.mnh2.si.edu)



Mapa 14. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Peromyscus maniculatus*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *P. maniculatus* según el Smithsonian National Museum of Natural History, 2005. (www.mnh2.si.edu)



Mapa 15. A) Mapa del modelo de nicho ecológico generado con el algoritmo de inteligencia artificial (GARP) de *Clemmys guttata*. El tamaño de los puntos corresponden de manera visual los valores de abundancias; a mayor tamaño, mayor abundancia; un tamaño mayor señala una zona de mayor abundancia y viceversa. B) Mapa de distribución de *C. guttata* según el Center for Reptile and Amphibian Conservation and Management. (<http://herpcenter.ipfw.edu>).