

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

RELACIÓN ENTRE EL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN Y NICHOS ECOLÓGICOS: IMPLICACIONES ECOLÓGICAS EN LOS MAMÍFEROS ENDÉMICOS DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA: MARIANA MUNGUÍA CARRARA

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA

MÉXICO, D.F.



MARZO, 2006

M.608177



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

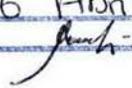
Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Mariana Munguía Carrara

FECHA: 6 Abril. 2006

FIRMA: 

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de enero del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Munguía Carrara Mariana** con número de cuenta **96532614** con la tesis titulada: "Relación entre el área de distribución y nicho ecológico: Implicaciones ecológicas en los mamíferos endémicos de México", bajo la dirección del Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila.

Presidente:	Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe
Vocal:	Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Secretario:	Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Suplente:	Dr. Townsend Peterson Andrew
Suplente:	Dr. Enrique Martínez Meyer

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 16 de marzo del 2006


Dr. Juan Muñoz Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante la realización de la Maestría en Ciencias Biológicas en la UNAM. A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM, por la beca complementaria otorgada.

Al Comité Tutorial formado por el Dr. Víctor Sánchez-Cordero, Dr. Enrique Martínez Meyer y el Dr. Héctor T. Arita Watanabe por su asesoría, comentarios y tiempo. Y a los miembros del jurado formado por el Dr. Oswaldo Téllez Valdés y al Dr. Townsend Peterson Andrew por su revisión y acertados comentarios a esta tesis.

Al Dr. Víctor Sánchez-Cordero por su constante apoyo durante el desarrollo de mis estudios de posgrado y abrirme las puertas de su laboratorio desde la licenciatura. Al Dr. Sahotra Sarkar, M. Mayfield y T. Fuller por los intereses compartidos y enriquecer mi área de interés.

Al Dr. Jorge Soberón por ser parte fundamental de las ideas generadas en esta tesis.

Al personal académico y administrativo del Instituto de Biología, Instituto de Ecología y Coordinación de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

A mis buenos amigos con los que trabajé en los cursos de la maestría, los cuales también fueron parte de mi formación (Maru, Adriana, Gabriel, Rodrigo y Francisco). A mis amigos entrañables de la facultad, que aunque lejos nos seguimos los pasos (Stella, Sergio, Alicia, Martita, Dalila, Alejandro, Araishú, Aleis, Nettel, Horacio, Javier, Ramadán, Mario y Cruz).

A Maru por su valiosa amistad y experiencias que vivimos durante el posgrado.

Al Dr. Alfonso Valiente por impartir uno de los mejores cursos durante el posgrado (Ecología de Comunidades en Zonas Áridas) y profesores de las demás asignaturas que compartieron su conocimiento en los cursos de posgrado.

A Pilar Rodríguez por su amistad, ejemplo y formar el grupo Betabiodiverso con Leticia Ochoa y Andrés Lira compartido con Jorge Soberón y Héctor Arita, donde surgió el tema de esta tesis y han sido parte importante de mi crecimiento académico. Así como al grupo de Escalamiento de la Biodiversidad en el Instituto de Ecología (Héctor, Ella, Gerardo, Paola, Fabricio, Andrés, Pilar, Leticia y Jorge) y las valiosas discusiones que desarrollamos.

A mis compañeros y amigos en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Biología -Patricia Illoldi, Fernanda Figueroa, Tania Escalante, Francisco Botello, Miguel Ángel Linaje, Verónica Cirelli, Carlos Ibarra- por compartir sus comentarios a este estudio y compartir un apreciado espacio en la UNAM; a Francisco por su ayuda para realizar trámites del posgrado.

A mis actuales compañeros en Pronatura A. C. Gabriela García y Juan Francisco Torres apoyados por Susana Rojas e Ignacio March por compartir un reto y responsabilidad en la conservación de la biodiversidad en México y apoyarme en concluir y obtener el grado de maestría.

A mi familia, Gabriel por su crítica revisión a la tesis, por compartir su vida y apoyarme en los últimos años; a Miriam y Natalia. A mis padres; hermanos Julieta y David, a José; y a mi admirable abuela.

INDICE

Resumen	2
Abstract	3
INTRODUCCION	4
ANTECEDENTES	11
Áreas de distribución	
Nicho ecológico	
Relación Área de distribución y Nicho Ecológico	
Variables ambientales incluidas	
Mamíferos incluidos en el estudio	
MÉTODO	16
RESULTADOS	19
Distribución de frecuencias en el Área de Distribución y Nicho Ecológico	
Relación entre el Área de Distribución y Nicho Ecológico	
Posición Geográfica	
Características autoecológicas	
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIONES	39
LITERATURA CITADA	40
ANEXO I	48
ANEXO II	50

Resumen

El conjunto de los factores que limitan el área de distribución geográfica (AD) de las especies es aún poco entendido. Se ha planteado de manera general que los límites están restringidos por factores *abióticos* y *bióticos*. Sin embargo, la integración de la teoría de los procesos ecológicos e históricos que influyen a la distribución de las especies es aún inconclusa. Un punto de particular interés se refiere a la existencia de sitios geográficos con condiciones ecológicas favorables para la presencia de una especie pero en la cual ésta no está presente. Estas áreas son conocidas como nicho ecológico potencial (NE). Actualmente se han desarrollado modelos de predicción del NE de las especies (considerados aquí como modelos del “ambiente realizado”), obtenidos con información ambiental de los sitios donde la especie ha sido reportada. Este estudio consideró únicamente información ambiental *abiótica* de los sitios de presencia de especie, permitiendo reconocer especies cuyas principales limitantes de distribución son posiblemente principalmente *abióticas* (cuando $AD \approx NE$), mediante la proyección del NE de las especies en el espacio geográfico relacionada con las áreas de ocupación “real” de las especies (AD). Se ha documentado que las especies rara vez llegan a “ocupar” todo el espacio geográfico representado por el NE (Stockwell & Peterson 2002; Segurado & Araújo 2004). Esta limitante de ocupación puede estar relacionada con características propias de las especies como la capacidad de dispersión y/o la historia. Una propuesta no explorada aún, es sobre la implicación que tienen las características ecológicas y geográficas de las especies y su capacidad para ocupar el NE (dada por AD/NE). Aquí se consideró a los mamíferos endémicos como estudio de caso para explorar por un lado el patrón general en la relación que existe entre el AD y NE, y por otro i) la influencia de las variables geográficas (*i.e.* latitud, heterogeneidad topográfica) y ii) los factores autoecológicos (*i.e.* hábito, grupo trófico, edad, masa corporal y ámbito hogareño) en el grado de ocupación del NE de las especies. Los resultados muestran que existe una correlación positiva entre el AD y el área del NE ($F_{(1,112)} = 843.092, p < 0.0001$). Asimismo muestra que la ocupación del NE para los mamíferos endémicos de México es baja en promedio (Media=0.56, DE=0.28). Sin embargo 50 de 113 especies presentan más de 60% del NE ocupado. Se encontró una correlación negativa entre el tamaño de NE y la proporción de ocupación de este ($r_s = -0.383, p < 0.0001$). La ocupación del NE se incrementa con la latitud ($r_s = 0.245, p = 0.009$) y con la baja heterogeneidad topográfica ($U = 876.5, Z = -2.089, p = 0.03$). Los herbívoros presentan una tendencia a ocupar más el NE que los frugívoro-garnívoros ($U = 524.5, Z = -1.55, p = 0.121$). Los mamíferos voladores presentan mayor ocupación del NE que los arborícolas ($U = 79, Z = -1.59, p = 0.111$) y en general con los no voladores ($U = 528, Z = -1.441, p = 0.15$). Sin embargo, entre insectívoros voladores e insectívoros no voladores no se observaron diferencias significativas. Por lo tanto, latitudes mayores, sitios con heterogeneidad topográfica baja, capacidad de volar, una dieta herbívora, o tener un NE restringido son características de especies cuya AD están determinadas por factores *abióticos*. Se sugiere que características relacionadas con la posición geográfica y la complejidad ambiental del sitio, la morfología, el tipo de alimentación y la amplitud del NE de las especies, son factores importantes para permitir la dispersión y ocupación de sitios *abióticamente* favorables. Asimismo, se evaluó si la edad del género influye en la ocupación del NE. Finalmente evaluando las áreas de coincidencia en la superposición de las AD y de los NE de todas las especies, se propone que junto con la historia, la baja ocupación del NE amplios, puede ser una de las causas de los patrones de alta diversidad beta observados en un grupo con alta especiación en una zona fisiográficas complejas conocida como lo son los mamíferos endémicos de una región de transición biogeográfica.

Abstract

The complex interplay of abiotic and biotic factors delimiting species' distributions is still poorly understood. A particular interesting approach is to evaluate the relationship between the species' area of distribution (AD) and its ecological niche (EN); there are geographic sites with potential suitable ecological conditions favouring the presence of a species, but for some reason, it is not present. I modelled species' ecological niche for the endemic mammals, using point occurrence data from museum specimen, abiotic factors- e.g., environmental variables-, and a GIS platform, and compared the AD with the actual EN occupancy (i.e., AD/EN) (Stockwell & Peterson, 2002; Segurado & Araújo, 2004), for all endemic mammals. Further, I explored the effect of i) geographical variables (i.e. latitude, topographic heterogeneity) and ii) autoecological factors (i.e. habit, diet, body size and home range) influencing species' AD/EN ratio.

I found a positive significant correlation between AD and EN in endemic mammals ($F_{(1,112)} = 843.092, P < 0.0001$), with an overall low species' average EN occupation (Mean = 0.56, SD = 0.28). However, 50 of 113 species showed more than 60% of their EN occupied. I found a negative significant correlation between EN size and capacity of EN occupancy ($r_s = - 0.383, P < 0.0001$). Further, EN occupancy increased with latitude ($r_s = 0.245, P = 0.009$) and with a low topographic heterogeneity ($U = 876.5, Z = - 2.089, P = 0.03$). Herbivores tended to occupy more their EN than frugivore/granivore species ($U = 524.5, Z = - 1.55, P = 0.121$). Volant mammals showed higher values of EN occupancy than arboreal mammals ($U = 79, Z = - 1.59, P = 0.111$), and than non Volant endemic mammals ($U = 528, Z = - 1.441, P = 0.15$); insectivorous volant and insectivorous non volant endemic mammals showed no significant difference. Thus, the most important abiotic factors resulting in a high EN occupancy were higher latitudes, low topographic heterogeneity, species' volant capacity, an herbivore diet and EN small size. I presume that these species' distributions are influenced predominantly by abiotic factors. Conversely, a low EN occupancy was related to historical factors, age of taxa, as well as other biotic factors- vicariance speciation, competition, etc.,- Low EN occupancy occurred in regions related with a high mammal beta diversity.

INTRODUCCIÓN

Unas de las principales preguntas en biogeografía son ¿por qué una especie está restringida a su área geográfica actual?, y ¿qué factores restringen a las especies para colonizar otras áreas?, preguntas planteadas desde los primeros estudios y teorías propuestas por autores tales como Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, Joseph Dalton Hooker, George Gaylord Simpson, Ernst Mayr, Robert MacArthur y Edward O. Wilson. Desde entonces, una de las primicias centrales en el estudio de los factores que restringen las áreas de distribución (AD), ha sido que el clima representa un factor importante que influye sobre la distribución de las especies (Woodward 1987; Huntley 1999; Davis & Shaw 2001). Estos autores argumentan que el cambio climático tiene una profunda influencia en la expansión y contracción del AD de las especies (Pearson & Dawson 2003). Un ejemplo reciente es el de Thuiller *et al.* (2004), donde valoraron la influencia de variables climáticas y de la cobertura de uso de suelo, con un modelo de distribución de las especies en Europa (plantas, mamíferos, anfibios, reptiles y aves), encontrando que el clima covaría significativamente con la distribución de las especies, mas que el uso de suelo. Sin embargo, existen críticas que han cuestionado la validez de modelar las AD exclusivamente con factores climáticos, ya que en estos no se incluyen a las interacciones bióticas, el cambio evolutivo y la capacidad de dispersión de las especies (Pearson & Dawson 2003). Un punto de vista más reciente propone que los factores físicos (abióticos), actúan en niveles jerárquicos más altos que los factores bióticos; en este contexto, la aplicación de esta teoría apoya la tendencia de que los factores bióticos son los limitantes, cuando los factores físicos son menos severos (Pearson 2003).

Los patrones relacionados con los factores involucrados en la delimitación del AD de las especies no han sido explícitamente demostrados. Por ejemplo, Brown *et al.* (1996) discuten que aún no se ha determinado qué tipo de especies presentan qué tipo de factores limitantes -abióticos ó bióticos. Al no conocerse patrones que determinen el límite geográfico de las especies, aparentemente, las causas serían específicas para cada especie. Un punto de particular interés se refiere a la existencia de sitios geográficos con condiciones ecológicas favorables para la presencia de una especie pero en la cual ésta no esta presente. Estos sitios son potenciales a ser invadidos por la especie representan la combinación de variables ambientales donde fue colectada o registrada, estudios de invasión de especies a áreas diferentes a las nativas han sido propuestos, y existen además diversos ejemplos de ocupación de estas áreas potenciales (Peterson & Vieglais 2001; Peterson 2003). Por ejemplo algunas especies consideradas como invasoras son tales como: *Carpodacus mexicanus* nativo de las grandes planicies en el oeste de Estados Unidos hacia el Océano Pacífico el cual desde los 60's se ha dispersado hacia Inglaterra y al este de Estados Unidos; *Bubulcus ibis* originaria del Trópico en el Viejo Mundo la cual se a dispersado hacia Sudamérica desde los años 50's y hacia Centro América y México, ya sea de manera intencional o accidental el hombre ha facilitado la dispersión de especies las cuales han podido establecerse y colonizar, sitios que potencialmente son favorables y los cuáles pueden ser estimados a partir de los sitios nativos (Peterson & Vieglais 2001; Global Invasive Species Data Base, IUCN/SSC).

Una observación común acerca de la predicción de AD, es que éstas son usualmente amplias, y se extienden ya sea en regiones bióticas adyacentes o distantes (Peterson *et al.* 1999). La precisión con el que se pueden modelar las AD en base a variables *abióticas* de la especie, puede ser una forma de entender en que casos las especies están limitadas por éstas, bajo el supuesto de que las variables abióticas restringen parcial o totalmente el AD de las especies.

Esto se sustenta en el postulado conocido sobre variación cíclica o azarosa de los factores ambientales el cuál representa un reto para los organismos; el monto y la variedad de actividad de regulación requerida para el mantenimiento del estado de homeostasis o estabilidad es dictada por el ambiente (Conell & Orias 1964).

Así, desde el punto de vista de este estudio, el contraste en entre el tamaño del AD de una especie (área ocupada) y el tamaño de NE (predicho), obtenido mediante un modelo que incorpora exclusivamente variables abióticas de los sitios de presencia, representa la posibilidad de conocer patrones generales entre la relación que existe entre el AD y el NE y, representa una oportunidad para explorar la forma de revelar el tipo de factores relevantes en delimitar el AD de las especies. Se ha observado, por ejemplo, que existen especies cuyas AD resultan ser más fáciles de modelar, como el caso de las especies muy localizadas y menos abundantes, de AD restringida (Stockwell & Peterson 2002, Segurado & Araújo 2004), lo que nos indica que las especies con menor tamaño de AD parecen tener mayor sensibilidad a los factores con los que fue evaluado (en el caso de Segurado y Araújo lo evaluaron con variables de temperatura, precipitación, pH, drenaje, socioeconómicas y de uso de suelo).

Son pocos los estudios que han abordado la pregunta sobre la relación entre el AD y NE. Hoffman (2005) evaluó esta relación, donde encuentra que el ambiente climático realizado, esta positivamente correlacionado con el del AD de las plantas del género *Arabidopsis*, utilizando intersecciones climáticas con este taxa; sin embargo, no se conoce lo que ocurre en el caso de los animales. Aquí, esta relación es evaluada para el caso de los mamíferos y además, se pretende conocer la proporción de AD que las especies de mamíferos ocupan de su NE proyectado como la distribución potencial. Una proporción de ocupación alta, permitiría reconocer a las especies que presentan limitantes abióticos; aquellas especies que ocupen una proporción baja de su NE, pueden asociarse a que existen otros factores, además de los abióticos, en delimitar su AD.

Al respecto, sólo pocos estudios han cuantificado la extensión que las especies ocupan en sus distribuciones potenciales (Gaston 2003; Sevenning & Skov 2004). Sevenning y Skov (2004) utilizaron un modelo bioclimático basado en tres variables climáticas (grados-día, temperatura mínima y balance de agua), donde encontraron que la baja capacidad de ocupación del NE (nicho potencial, *P* en ese estudio) en árboles de Europa, esta asociada principalmente a la capacidad de dispersión del grupo en una expansión post-glacial y, además, encontraron que existe una fuerte correlación con la ocupación de *P* y la posición geográfica latitudinal de las especies. Sin embargo, Guisan y Thiuller (2005) sugieren realizar una evaluación formal de estas hipótesis.

Unos de los primeros estudios que se han propuesto sobre la relación del NE y el AD fue el de Pulliam (2000), quien propuso cuatro puntos de vista teóricos de esta relación: 1) el *nicho grinelliano*, 2) el *nicho realizado* de Hutchinson, 3) la *dinámica fuente-sumidero*, y 4) los *límites de dispersión*. (ver *Antecedentes* de esta propuesta teórica *Relación AD y NE*). Para explicar y predecir los patrones biogeográficos observados, estas reconsideraciones del concepto de nicho en relación con las AD ha provocado el interés en incluir otros parámetros importantes como la dispersión (Carey 1996; Inverson et al. 1999; Dullinger et al. 2004). La alta **capacidad de dispersión** de las especies ha sido considerablemente reconocida como una de las primeras causas, por lo que las especies presentan amplias AD (en animales terrestres y de agua dulce; Juliano 1983; Kavanaugh 1985, Gutierrez & Méndez 1997; Dennis et al. 2000; Malmqvitz 2000). En términos poblacionales, esta capacidad ha sido explicada por la alta producción de propágulos (en el caso de las plantas y sus semillas, Roukolainen et al. 2002), o el número de

individuos inmigrantes de una población en los animales hacia sitios disponibles. Otra forma que permite tener una alta capacidad de invasión de áreas, es presentar estructuras morfológicas como la capacidad de vuelo (Gaston 2003). Sin embargo, si no existen sitios favorables que invadir, esta capacidad, aunque alta, tiene pocas esperanzas de ser percibida mediante el tamaño de su AD. Entonces, se puede considerar que la capacidad ecológica de dispersión puede ser reflejo en la ocupación del NE, donde una proporción alta de ocupación del NE implicaría una alta capacidad de dispersión, ocupando una alta proporción de sitios favorables. Ciertos modelos bioclimáticos de distribución como el Genetic algorithm for ruleset production (GARP; Stockwell & Noble 1992; Stockwell & Peters 1999), utilizado en este estudio, son considerados como métodos de modelos de nicho basado en los algoritmos ecológicos que proveen una evaluación acertada de organismos que tienen capacidades de dispersión (Stockman & Bond 2006).

En términos evolutivos, algunos estudios han involucrado a las barreras geográficas en eventos específicos de especiación (e.g. Patton & Da Silva 1998), aunque pocos han identificado los factores extrínsecos e intrínsecos, por lo que las especies subyacen estas barreras (Wiens 2004). Los mamíferos endémicos de este estudio habitan una reconocida zona de transición entre las regiones Neoártica y Neotropical (en el centro de México) y muestran una alta tasa de especiación (Eisenberg 1981). Sin embargo, la evolución moderada del NE de las especies en periodos de tiempo evolutivo (Martínez-Meyer 2002), podrían propiciar una baja proporción general de ocupación del NE en este grupo de mamíferos. El espacio del NE no ocupado por una especie puede ser entendido por la presencia de una especie hermana ecológicamente similar en dicho sitio (Peterson *et al.* 1999). Esto representa que las especies aisladas por eventos geológicos que han divergido donde su especie hermana ecológicamente similar desencadenara patrones de ocupación de NE parciales, permanecerán únicamente ocupando parcialmente su NE. Si las especies tienen alto potencial de ocupación pero, no ocupan totalmente su NE, y si las similitudes de NE entre éstas dentro de los clados, son mejor explicados por la distancia geográfica, que por las relaciones filogenéticas (Martínez-Meyer 2002), es posible que la especie hermana y/o similar ecológicamente, sea un competidor potencial que impida su (re)colonización. Aquí, se pone a prueba si el aislamiento topográfico, medido con la complejidad topográfica que habita una especie (ver más adelante heterogeneidad topográfica), es el limitante de la ocupación del NE, donde se asume que ha estado aisladas por la historia geológica del lugar.

Posición geográfica

Existe un paradigma, relacionado con los limitantes del AD, que se ha mantenido desde que fue planteado (MacArthur 1955, 1972); éste propone que las especies que se distribuyen en latitudes mayores están especialmente definidas por factores abióticos, como la temperatura, precipitación, etc. Este autor propone que las especies de regiones tropicales están restringidas principalmente por factores bióticos, como la competencia, comensalismo, parasitismo e interacciones planta-animal. Sorprendentemente, este patrón ha sido pocas veces evaluado (Sánchez-Cordero, *et al.*, en rev.) y la idea fundamental entre la presión biótica vs. abiótica a lo largo de gradientes ambientales ha sido escasamente discutido en la literatura (Guisan *et al.* 1998).

En este sentido, mediante el modelado de la distribución de las especies con variables abióticas que ocurren en los sitios donde están presentes, se esperaría que los puntos medios

del AD de las especies localizados hacia latitudes mayores, muestren una mayor ocupación del NE; debido a que sus limitantes de distribución serían principalmente factores abióticos.

Por otro lado, la complejidad topográfica ha representado para varias especies una variación geológica crucial donde limitan su AD, por lo que constituye una barrera biogeográfica importante. Se han observado patrones que reflejan una alta tasa de recambio de especies a lo largo de gradientes altitudinales (Gaston 2003; Sánchez-Cordero 2001). Así, la generación de grandes cadenas montañosas han representado barreras importantes que inclusive han sido causa de eventos de especiación vicariante conocidas (Patton & Da Silva 1998). Asimismo, el conservadurismo del NE ha sido una evidencia de que este tipo de contrastes geomorfológicos donde ha propiciado la ocupación de especies hermanas en zonas separadas (i.e. Istmo de Tehuantepec, Peterson *et al.* 1999), pero ecológicamente equivalentes, en donde destaca el papel que el tiempo desempeña en la biogeografía.

Para el caso de los mamíferos, se ha especulado que las especies que presentan áreas de distribución restringida están delimitadas por la disponibilidad de hábitat, el cual ha sido asociado con características topográficas (Brown y Maurer 1989). La heterogeneidad ambiental implica entonces un factor que debe de ser considerado para entender la ocupación diferencial del NE. Aquí, se estima la heterogeneidad topográfica en relación a la variación altitudinal que cada especie presenta en los sitios donde ha sido colectado. Es decir, se propone que las especies cuyo intervalo de variación altitudinal es bajo, y ocupan sitios mas homogéneos (baja heterogeneidad ambiental; BH en este estudio) con respecto a aquellas cuyo intervalo altitudinal de ocupación es mas amplio (alta heterogeneidad ambiental; AH, en este estudio). Se esperaría encontrar que las especies que ocupan sitios de AH, es decir con amplios gradientes ambientales (menor estabilidad ambiental) pueden estar reflejando una amplia plasticidad fisiológica y de movilidad (Connell & Orias 1964), capaces de desplazarse a través de regiones con complejidad variable, por lo que presenten menos limitantes de ocupación de NE.

Características a autoecológicas

Southwood (1962) ha predicho que un taxón con hábitat temporal, es mas propicio a migrar que las especies que ocupan un hábitat permanente, donde la estabilidad del hábitat, homogeneidad y aislamiento (Roff 1990) pueden ser la clave de la existencia de especies no voladoras (Lobo *et al.* 2006, en prensa). En el caso de los mamíferos, los murciélagos presentan movimientos a larga distancia y, en ocasiones, un comportamiento migratorio altamente asociado con la abundancia del recurso que usan (Hodgkison *et al.* 2004). Su mayor movilidad les permite ser menos sensibles a barreras fisiográficas, por lo que tienen una mayor probabilidad de colonizar áreas de distribución potencial dentro de la región (Arita & Rodríguez 2004). Se ha encontrado que, en promedio, los mamíferos voladores se distribuyen en áreas de mayor extensión que los no-voladores y que están asociados a sitios de productividad potencial- esto es, con la media de la temperatura y la media de la precipitación-; y los mamíferos no voladores están altamente correlacionados con la heterogeneidad ambiental (Arita 1997). Aquí, se evalúa la ocupación del NE de acuerdo a la movilidad de los mamíferos, como ***voladores o no voladores***, donde se espera que la mayor ocupación del NE se encuentre entre las especies de mamíferos voladores (Chiroptera).

El uso de sustrato varía también dentro de los mamíferos no voladores. El ***hábito*** (terrestre, arbóreo, cavador o fosorial), se refiere a las diferentes estrategias de movilidad de las especies y la utilización de un tipo de sustrato determinado, que reflejan en ocasiones, adaptaciones en la anatomía y fisiología animal. La especificidad de sustrato puede ser una

limitante de distribución importante, como se ha observado en el caso de los escarabajos (especies del genero *Jekelius*; Lobo *et al.* 2006), donde la naturaleza del sustrato influye en la ocurrencia de las especies de este taxón. En zonas con alta complejidad topográfica, ecosistémica y fisiográfica, como el área de estudio de este trabajo, los mamíferos fosoriales (representantes en Geomidae y algunas especies de Heteromyidae), o especies arbóreas (algunas representantes en Muridae, Sciuridae), dependiente del sustrato, podrían tener mayores limitantes de dispersión (reflejadas en la baja ocupación del AD en el NE), que las terrestres (la mayoría de Muridae, Dasyproctidae, Sciuridae, Leporidae).

En cuanto a otras las características autoecológicas, el *grupo trófico* o funcional refleja el intervalo y disponibilidad estacional de los recursos usados por los mamíferos (Eisenberg 1981). Este factor puede influir en la capacidad de desplazamiento de las especies y, por lo tanto, tiene implicaciones importantes en la ocupación del NE. Se ha propuesto que las especies que se encuentran entre los niveles más altos en la cadena trófica tienen AD mayores (Gaston 2003). Es probable que por sus requerimientos energéticos altos asociados a una demanda por obtener recursos alimentarios suficientes, las estas especies se vean obligadas a desplazarse hacia sitios favorables y, consecuentemente, sean buenos colonizadores. Asimismo, especies herbívoras (representantes mayoritariamente en Leporidae, Geomidae, Muridae), por el bajo contenido calórico de su alimento, requieren de consumir altas cantidades de alimento, por lo que necesitan moverse a través de extensiones suficientemente grandes, para satisfacer su demanda energética. Las omnívoras (Muridae) al tener una amplia flexibilidad en cuanto a los recursos que consumen, pueden presentar menos limitantes de desplazamiento e invasión de sitios potenciales que las especies especialistas; en este caso, se esperaría que tiendan a ocupar ampliamente su NE. Frugívoros-Granívoros (Heteromidae, Muridae, Sciuridae, Dasyproctidae) asociándolas con las arborícolas y siendo altamente dependientes de la vegetación (factor biótico) se encuentren restringidas a ocupar zonas con disponibilidad de frutos y granos. Los insectívoros (Geomyidae, Heteromyidae) presentan gran restricción de la presencia de alimento con alto grado energético y la alta dependencia a la presencia de los insectos significa una asociación crucial en la presencia de ellos por lo que se puede esperar que su AD se vea limitada por estos.

Se ha propuesto que la *masa corporal*, relacionada con el AD, refleja la variación de ocupación de ambientes locales con características de historia de vida, ecológicas y fisiológicas (Peters 1983, Calder 1984, Badgley & Fox 2000). La proporción entre AD y NE puede incrementar con el tamaño corporal pues, en promedio, las especies con tamaño corporal mayor se dispersan más rápida y exitosamente que las de tamaños corporales menores, por lo que presentan AD mayores (Gaston & Blackburn a y c 1996). Por lo tanto, especies de mayor tamaño corporal pueden ocupar una mayor proporción de su NE (Gaston 1994). Sin embargo, todavía no existe un análisis cuantitativo que apoye esta idea (Gaston 2003). De acuerdo a esto, la masa corporal puede ser un factor que determine el desplazamiento de las especies dentro de su área potencial de NE. Cabe mencionar, que la representación de tamaño corporal dentro de los mamíferos endémicos es estrecha respecto al resto de los mamíferos (el representante mas pequeño con 3.7 g *Sorex milleri*, Geomyidae; y el más grande de 3500g, *Lepus flavigularis*, Leporidae). Sin embargo, si la hipótesis planteada es acertada, espero encontrar una tendencia que refleje este patrón en mamíferos endémicos.

Finalmente, el *ámbito hogareño* es una característica de las especies que delimita el área de movimiento de un individuo, y se ha demostrado que su amplitud tiene implicaciones en el tamaño del área geográfica de la especie. Así, se ha encontrado que la alta sobre posición

W y E de México son una delimitación natural de la posición geográfica del país. Para reducir y evitar una incorrecta interpretación sobre el gradiente ambiental de la extensión usada, se enfocó el estudio en los mamíferos endémicos de México, para abarcar el total del AD de un grupo comparativamente mejor conocido que otros grupos de taxa, a nivel ecológico, taxonómico y geográfico en México (diversos trabajos de Villa, B., Sánchez Cordero, V., Arita, H., Cervantes, F., Medellín, R., Ceballos, G., Ramírez-Pulido L. entre otros lo demuestran).

Finalmente se conoce para ciertos géneros la **Edad** de las especies y en específico para lo mamíferos de la región de estudio se han identificado a especies Paleoendémicas y Neoendémicas. Aunque el tiempo no ha representado ser un factor importante en el tamaño del AD (Hoffman 2005), especies más antiguas podrían presentar una ventaja temporal en la ocupación de su NE. Sin embargo los eventos de especiación que ocurren a lo largo del tiempo también podrían representar un límite de dispersión por enfrentarse con la presencia de especies ecológica o filogenéticamente similares que impidan la ocupación alta de su NE. Si estas interacciones bióticas no son importantes como limitantes, entonces se esperaría que especies Paleoendémicas presenten una alta proporción de ocupación con respecto a las Neoendémicas.

Biodiversidad

La capacidad de ocupación diferencial del NE entre grupos de especies con diferentes características morfológicas, ecológicas y funcionales, puede permitir integrar y entender patrones de biodiversidad, que dominan en diferentes regiones. Sin embargo, estos han sido ignorados pese a la importancia para la viabilidad de la biota en una determinada área (Roy *et al.* 2004). Al respecto, sitios como la Faja Neovolcánica (región con alto endemismo en el centro de México) es considerada centro de origen y refugio para especies que quedaron aisladas durante glaciaciones del Pleistoceno (Ceballos & Navarro 1991; Fa & Morales 1991), y donde se ha producido una alta tasa de recambio de especies, que explican la elevada riqueza de la región (diversidad gamma) y la gran diferencia encontrada entre la identidad de las especies que habitan a lo largo de esta zona fisiográfica (diversidad beta; Ceballos & Rodríguez 1993). La región con mayor número de géneros endémicos de mamíferos en México son la selva baja caducifolia, que ha mantenido una unidad vegetal desde el Terciario y se postula que ha servido de refugio para especies de distribución restringida de origen antiguo (Bullock *et al.* en prensa). Este tipo de que especies cercanas de origen reciente como en el caso de los mamíferos endémicos han sufrido contracciones, expansiones, fragmentaciones y aislamiento de comunidades vegetales en el Pleistoceno (Henei 1973; Toledo 1982), por lo que pueden aún mantener características ecológicas similares entre especies cercanas (conservadurismo de nicho, Peterson *et al.* 1999; Ackerly 2003; Tiffney & Manchester 2003) permitiendo que la baja ocupación del NE domine en esta región y sea la observada en las AD actuales.

En el presente estudio se (1) describe la relación entre el AD y NE, (2) se cuantifica el área de ocupación de AD de las especies de mamíferos endémicos, en relación al NE estimado modelado (GARP) es decir, la proporción del AD/NE; y (3) se analiza si la proporción de ocupación del NE esta asociado a la ubicación geográfica o características autoecológicas de las especies.

ANTECEDENTES

Áreas de distribución geográfica

El área de distribución geográfica es considerada como la manifestación espacial de interacciones complejas entre las características intrínsecas de los organismos -especialmente sus tolerancias ambientales, requerimientos de recursos, y de historia de vida, demografía y atributos de dispersión- y las características extrínsecas ambientales- en particular aquellas características cuya variación en el espacio y en el tiempo limitan la distribución y el ambiente (Brown *et al.* 1996). En concreto, son la expresión geográfica de la ecología e historia de las especies (Brown 1994). La mayoría de las medidas utilizadas para estimar el AD de las especies, desde la década de los 70's hasta la actualidad presentan diversas desventajas y poca consistencia (Gaston 1994). Las principales desventajas de los métodos propuestos han sido tales como la alta sensibilidad del tamaño de muestra de colectas en la que está basada la mayoría de las medidas, la falta de distinción entre áreas con extensiones similares entre diferentes especies, importancia a localidades extremas (outliers), la falta de capacidad para considerar dimensiones tales como la altitud, no distinguen patrones de disyunción o fragmentación (Gaston 1994) y, finalmente, no presentan consideraciones ecológicas, como asociación con variables ambientales. Sin embargo, uno de los principales problemas a los que se han enfrentado las medidas de AD geográfica han sido la definición del borde y la determinación del área interna ocupada por la especie.

Parte de la causa de estas limitantes es la falta de conocimiento de factores que influyen en la delimitación de las áreas de distribución de las especies. Existe una gran diversidad de grupos taxonómico delimitados mediante polígonos que rodean los puntos marginales de sitios de ocurrencia de las especies colectadas (Hall 1981, para el caso de los mamíferos). Una solución aplicada a muchos estudios, ha sido la medida del AD relativa aplicada a áreas definidas (como en regiones biogeográficas). Esta propuesta se basa en el área dentro de los límites para datos de ocurrencia, usando una gradilla regular donde el tamaño del AD es el número de unidades de celdas (generalmente en unidades cuadradas) dentro de las cuales las especies han sido registradas (e.g. Lawton & Scroder 1977, Clardige & Wilson 1981, 1982, Neuvoen & Niemela 1981, Juliano 1983, Niemela & Neuvoen 1983, Godfray 1984, Leather 1985, Mc Allister *et al.* 1986, Schoener 1987, Ford 1990, Gaston & Lawton 1990a y b, Pomeroy & Ssekabiira 1990, Maurer *et al.* 1991). La medida de tamaño de AD mediante el uso de gradillas puede, además, ser escalada y presenta claramente mayor importancia que otros métodos de dependencia con el tamaño medido del AD de las especies en la escala, en la cual, es proyectado en un mapa. Por tanto, mediante la reducción de tamaño de celdas es posible refinar el mapeo para obtener medidas de tamaño de AD más precisas, ya que es posible discriminar áreas que no están siendo ocupadas por las especies en escalas más pequeñas (Gaston 1994, Araújo 2005). Este método no deja de ser sensible y depender de la calidad y cantidad del muestreo realizado.

Actualmente, se prefieren los métodos donde los límites del AD son determinados usando un algoritmo explícito. Existen diversas alternativas de uso de técnicas de modelado explorando la correlación entre una variable de respuesta (e.g. registro de ocurrencia de las especies) y un conjunto de variables predictivas (e.g. clima y topografía) entre los que destacan los modelos generalizados aditivos (GAM), modelos lineales generalizados (GLIM) y los

algoritmos genéticos (Guisan y Zimmermann 2000, Araújo 2005) entre otros. Uno de los algoritmos que se han utilizado en la última década ha sido el Genetic Algorithm for Rules set Production (GARP) (Stockwell & Noble 1992; Stockwell & Peters 1999), que caracteriza el NE en las dimensiones determinadas por las variables ambientales incluidas en el modelo (ver más adelante).

Sin embargo, el área predicha por los modelos basados en variables ambientales generalmente es mayor a la ocupación real de las especies por eso el término de áreas potenciales o nicho ecológico. Se ha propuesto que esta estimación resuelve el problema de sesgos de muestreo (Peterson 2001). Que junto con la delimitación del perímetro del AD con los puntos marginales de colecta y manteniendo el área interna predicha dentro del polígono es posible determinar finalmente a las AD (obtenida así en este estudio). La medida de AD utilizada presenta así una combinación de criterios de los métodos propuestos anteriormente. Las ventajas son la obtención de área interna del AD basada en parámetros ecológicos ambientales encontrados en presencias reales de la especie.

Modelo de Nicho Ecológico

En este estudio, los modelos de NE fueron desarrollados usando el Genetic Algorithm for Rules set Production (GARP) (Stockwell & Noble 1992; Stockwell & Peters 1999), específicamente con el paquete DesktopGarp (<http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>). GARP está diseñado para identificar correlaciones entre la ocurrencia de las especies y los parámetros ambientales a través de un proceso iterativo de reglas de selección, evaluación e incorporación y rechazo. Este proceso es logrado por un proceso iterativo azaroso en el cual son exploradas soluciones mediante mutaciones en reglas que delinear dimensiones del nicho. En el proceso de GARP, primero, un método es escogido de un conjunto de posibilidades (regresión logística, BIOCLIM, reglas de negación, atómica). Después, basado en 1250 puntos muestreados desde los puntos de ocurrencia conocidos y 1250 puntos muestreados de la zona de estudio como un todo, la exactitud predictiva es calculada con la suma de los puntos predichos presente como presente y aquellos predichos ausentes como ausentes, dividido por el total de puntos en el mapa. El cambio en la exactitud predictiva de una iteración a otra es utilizado para evaluar si una regla en particular debería de ser incorporada dentro del modelo. El algoritmo genera 1000 iteraciones o hasta que la adición de reglas no tenga un efecto apreciable en la calidad del modelo (convergencia). Las predicciones de distribución de GARP pueden incluir áreas no habitadas por las especies, un efecto del modelo siendo enfocado en nichos ecológicos y distribuciones geográficas potenciales. Estos errores de comisión (sobrepredicción) pueden ser reducidos en algunos casos por la inclusión de dimensiones ecológicas adicionales o puede requerir la combinación de factores históricos que dirigen a la ausencia de la especie de áreas habitables (Peterson *et al.* 1999; Peterson & Vieglais 2001; Peterson 2004).

En virtud de que GARP genera predicciones de distribución basadas en una exploración azarosa de soluciones espaciales, las predicciones varían de modelo a otro. Para capturar esta variación, se generaron 100 modelos por especie, de estos se seleccionó el mejor modelo, que es aquel que presenta, por un lado, errores de omisión mínimos y, por otro, la mediana de errores de comisión (Anderson *et al.* 2002), cuya extensión (km²) fue utilizada como medida de NE.

Relación Área de distribución y Nicho ecológico

Uno de los primeros estudios que se han propuesto sobre la relación del AD y el NE fue el de Pulliam (2000), quien propuso cuatro puntos de vista teóricos de esta relación: 1) el *nicho grinelliano*, donde las especies ocurren si las condiciones ambientales son favorables (i.e. nicho fundamental, con una tasa de crecimiento poblacional ≥ 1); 2) el *nicho realizado* de Hutchinson, donde una especie es excluida de parte de su nicho fundamental por un competidor o depredador; 3) la *dinámica fuente-sumidero*, donde una especie comúnmente ocurre en un hábitat sumidero, donde su tasa de crecimiento poblacional es < 1 y donde ésta desaparecería sin una constante inmigración de los hábitat fuente; y 4) los *límites de dispersión*, donde las especies están frecuentemente ausentes en el hábitat disponible porque los constantes eventos de extinción y capacidad de dispersión limitada evita una recolonización total (e.g. Sevensing & Skov 2004). El nicho grinelliano asume que las especies están en todo su hábitat o nicho fundamental. Sin embargo, un ejemplo de la dificultad de medir el nicho fundamental es el caso de *Chtalamus* sp. propuesto por Connell (1970), el cual se distribuye de manera natural hasta una profundidad dada en la zona intersticial de oleaje, pero al eliminar a su competidor y depredador en zonas más profundas, es capaz de ocupar estas zonas, por lo que con los datos ambientales de la especie en su AD natural, hubiera sido imposible conocer su nicho fundamental. Es conocido, entonces, que únicamente mediante modelos mecanísticos, basados en medidas fisiológicas o parámetros de comportamiento (Kearney & Porter 2004), ó en modelos de distribución de especies con datos *ex situ* (e.g. crecimiento de plantas en jardines botánicos fuera del rango natural; Vetaas 2002), es posible conocer una aproximación del nicho fundamental (Guisan & Thiuller 2005).

Por otro lado, con respecto a la propuesta 1 y 3 de Pulliam en los modelos de distribución de especies, se asume que los datos de colecta en los que están basados los análisis de inferencia de presencia, son individuos que pertenecen a poblaciones con crecimiento poblacional > 1 , aunque se sugiere que se tenga certeza de este supuesto para obtener modelos mas confiables (Guisan & Thiuller 2005). En seguimiento con la propuesta 2 de Pulliam, para Hutchinson, el nicho realizado representa solo una parte del nicho fundamental debido a las interacciones bióticas que tiene, y representa únicamente los sitios donde las especies están presentes (Silvertown 2004). En particular, los modelos de distribución obtenidos a partir de puntos de colecta en el proceso de modelado, no incluye dichas interacciones bióticas pero si el ambiente del nicho realizado donde existen esas interacciones. Con base en esta primicia, se considera aquí que las predicciones obtenidas por el modelado de variables abióticas representan lo que Ackerley (2003) denomina ambiente realizado o nicho potencial (NE).

Variables ambientales incluidas

En el modelo se incluyeron variables abióticas (climáticas y topográficas): 19 coberturas climáticas interpoladas para México (Télez 2004; Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, CONABIO), a partir de estaciones climatológicas en México con una resolución de 1 x 1km. Las coberturas utilizadas fueron de temperatura (temperatura media anual, media del rango diurno, media mensual -temp. máx.-temp. mín.-, isothermas, temperatura estacional -desviación estándar *100-, temperatura máxima del mes más húmedo, temperatura mínima del mes más frío, rango de temperatura anual, temperatura media del mes más húmedo, temperatura media del mes más seco, temperatura media del mes más caliente, temperatura media del mes más frío) y precipitación (anual, mensual del mes más húmedo, mensual del mes más seco, estacionalidad de la precipitación -coeficiente de

variación-, precipitación del trimestre más húmedo, del trimestre más seco, del trimestre más cálido, del trimestre más frío. Las variables climáticas han sido consideradas determinantes de procesos fisiológicos limitantes de la distribución de las especies (e.g. Bartlein *et al.* 1986; Woodward & Williams 1987; Prentice *et al.* 1992; Sykes 1997; Crick 2004). La cobertura topográfica con cotas de nivel fue obtenida de la CONABIO.

Mamíferos incluidos en el estudio

México presenta un alto endemismo de mamíferos, cuya AD se limita dentro del país en un área total de 1 996 885 km². De los 462 especies de mamíferos terrestres, una proporción muy elevada (29.6%) son especies endémicas no insulares. Los mamíferos endémicos de México pertenecen a cerca del 31% de los géneros, 40% de las familias y 80% de los ordenes (Ceballos & Rodríguez 1993). Aunque el endemismo es alto a nivel de especie, es bajo a nivel de género y no existen grupos endémicos en jerarquías taxonómicas más altas (Ceballos & Rodríguez 1993). Las especies endémicas en México tienden a presentar AD reducidas, tamaños corporales pequeños y ser herbívoras, características asociadas a ciclos de vida cortos y velocidad de especiación alta (Ceballos & Rodríguez 1993).

Existen 146 especies de mamíferos endémicos de México que por falta de información suficiente (no se obtuvo registro georeferenciados de 33 de ellas) se analizaron 113 especies en este estudio (Fig.2, ver Anexo I).

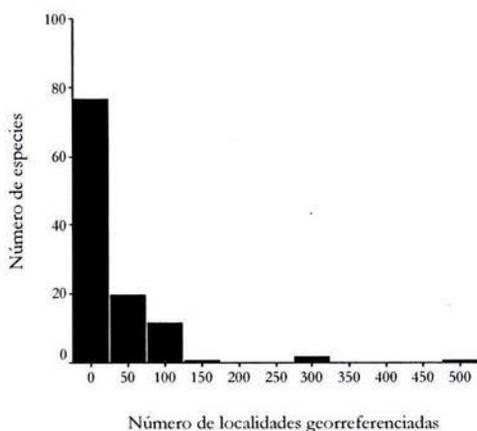


Figura 2. Número de localidades por especie utilizadas para modelar el NE de cada especie y estimar el AD.

Los mamíferos endémicos representan a 6 órdenes, de los cuales Rodentia es el dominante, con más del 73% de las especies, seguido de Chiroptera, con más de 12%. Los insectívoros y los lagomorfos representan al 8.8% y 3.5% respectivamente, y los Carnívoros y Marsupiales únicamente presentan una especie cada uno (Tabla 1).

Tabla 1.1.a. Representación taxonómica de los mamíferos endémicos de México (basada en clasificación Wilson & Reeder 1993. En: Villa & Cervantes 2003). 1.b. Niveles taxonómicos de los mamíferos endémicos de México.

1.a.

Orden	No. Especies endémicas	Porcentaje
Rodentia	83	73.5
Chiróptera	14	12.4
Lagomorpha	4	3.5
Insectívora	10	8.8
Carnívora	1	0.9
Didelphimorphia	1	0.9
Total	113	100

1.b.

Mamíferos endémicos de México				
Clase	Orden	Familia	Géneros	Especies
2	6	11	43	113

MÉTODO

Obtención de Áreas de distribución y de Nicho ecológico

Se revisaron las georeferencias de cada especie con base en el atlas de *Mamíferos de Norteamérica* (Hall 1981), antes de ser incluidos en el DesktopGarp. Se consideran las localidades únicas de cada especie para evitar una reiterada evaluación con puntos que contienen la misma información en el modelo. En el sistema de información geográfica Arc View 3.2 (ESRI 1999), se superpusieron los puntos de colecta georeferenciados de cada especie sobre la cobertura espacial resultante del modelo de predicción, y, mediante el *Manual Editor* (ESRI 1999), se delineó un polígono por cada especie delimitado por los puntos marginales de presencia, para calcular posteriormente el área dentro polígono delimitado y obtener finalmente el AD de cada especie. Además de cada especie se calculó el área total de la predicción resultante para obtener el área de NE del modelo resultante por el GARP (Fig.3, ver Anexo II).

Tanto el AD como el NE se les aplicaron pruebas de Q-Q plots (Brodgar 2005) para normalizar los datos. El cociente AD/NE permite obtener la proporción de área de ocupación del AD en el NE (ver Anexo II), la cual fue la variable de respuesta tanto en las correlaciones de Spearman con los factores explicatorios como en las pruebas no paramétricas de U de Mann-Witney realizadas para las características geográficas y autoecológicas (ver detalles más adelante).

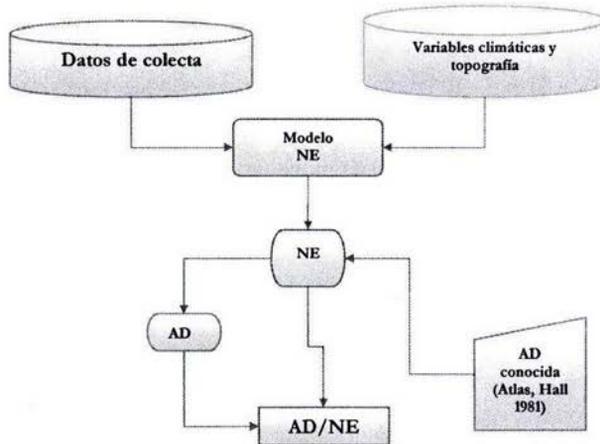


Fig.3 Proceso para la obtención de la proporción de ocupación del AD en el NE.

Análisis de variables predictivas

Fueron realizadas correlaciones de Spearman (SPSS 10.0) de las variables predictivas con la proporción de ocupación del NE, debido a que los valores de proporción son datos no paramétricos, limitados a valores entre 0 y 1. Las variables evaluadas en dicha correlación con

datos continuos fueron: latitud, AD, NE, masa corporal y ámbito hogareño. Las variables nominales fueron contrastadas con una prueba no paramétrica de dos muestras independientes (U-Mann Whitney, en SPSS 10.0), para la heterogeneidad topográfica, dos grupos: baja y alta; el hábito, tres grupos: terrestre, volador y arborícola; y para el grupo trófico, cinco grupos: herbívoro, omnívoro, frugívoro-granívoro, nectarívoro e insectívoro. El carácter volador se comparó adicionalmente con los mamíferos no voladores, y los insectívoros voladores con los mamíferos insectívoros no voladores.

Posición geográfica

La posición geográfica de la especie es referida tanto a la latitud media del AD de las especies y al tipo de sitios que habitan las especies en cuanto a su heterogeneidad topográfica.

Latitud

El área de estudio representa a un gradiente latitudinal de 18 grados que van desde los 14° a 32° Lat. N, esta es una restricción política. Sin embargo, tiene ventajas en cuanto a la calidad, resolución y homogeneidad en cuanto a las interpolaciones entre estaciones climáticas de las que se obtuvieron las variables abióticas incluidas y que se incorporaron en el modelado del NE de las especies de este estudio (ver Variables ambientales). Los límites W y E representan para los mamíferos en estudio barreras naturales, al Oeste limita el Océano Pacífico y al Este con el Golfo de México, una extensión del Océano Atlántico. Los valores de latitud media del AD fueron obtenidos en Arita y Rodríguez-Tapia (2004, Base de datos 2ª versión, SNIB-CONABIO), los cuales fueron calculados para cada especie, como el punto medio del intervalo entre el extremo norte y extremo sur del AD de los mamíferos en México (Fig.4, ver Anexo II).

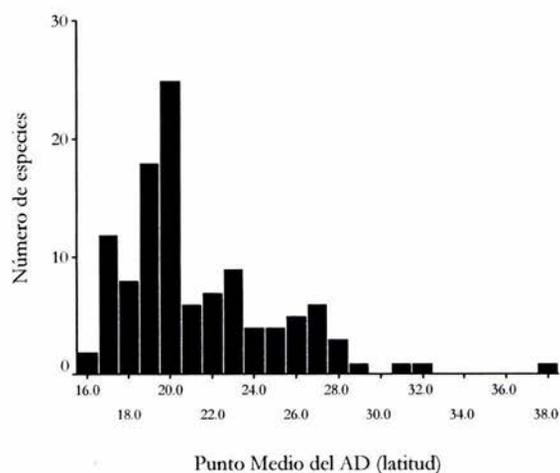


Figura 4. Frecuencia de Punto medio del AD dada en ° latitud (DE=3.76, Media=21.2, N=113).

Heterogeneidad topográfica

Las especies se clasificaron por ocupar sitios de alta o baja heterogeneidad ambiental, mediante intervalos de topografía donde están presentes las especies (puntos de colecta). El cambio de estructura de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal está asociado a variables climáticas (Guisan & Zimermann 2000), e implica cambios del hábitat asociado a la topografía. Se determinó así, que si las localidades de registros de cada especie están en intervalos de variabilidad mayor de 1 500 m de altitud son especies que habitan sitios de alta heterogeneidad topográfica (HA), por lo que se asume que estas especies habitan preferentemente montañas (sitios donde se encuentran amplios intervalos altitudinales). Por otro lado, aquellas que muestran un intervalo de variabilidad menor a 1500 m de altitud, son especies que habitan sitios de baja heterogeneidad topográfica (HB, ver Anexo II).

Características autoecológicas

La clasificación del *hábito* utilizada fue la de Eisenberg (1981), modificada para México por Frisch (1995). Los mamíferos endémicos representaron los hábitos: volador (14 especies), arborícola (17 especies), cavador (41 especies) y terrestre (41 especies). La clasificación de los *grupo trófico*, de acuerdo a la clasificación Eisenberg (1981) modificada para México por Frisch (1995), fue reagrupada en este estudio para tener una representación amplia de especies por categoría (Tabla 2). Dentro de los mamíferos endémicos no existen representantes de los sanguívoros, pero existen: frugívoros-granívoros, herbívoros, omnívoros, nectarívoros, insectívoros y carnívoros (Tabla 2, ver Anexo II).

Existe poco conocimiento en cuanto a la *Edad* de las especies, sin embargo, pero en cuanto a los géneros se han reconocido a dos grupos: Paleoendémicos y los Neoendémicos. Los Paleoendémicos son: *Romerolagus*, *Xenomys* y *Zygogeomys*; y los Neoendémicos son: *Cratogeomys*, *Cynomys*, *Geomys*, *Pappogeomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys*; estos últimos todos pertenecientes al orden Rodentia.

Tabla 2. Reasignación de categorías para grupo trófico a partir de la categoría de dieta.

Dieta (Clasif. Eisenberg, 1981, modif. Frisch 1995)	Grupo trófico (Reagrupado en este estudio)	Porcentaje (No. Especies entre paréntesis)
Carnívoro/Omnívoro	Omnívoro	9%(9)
Insectívoro aéreo	Insectívoro	10%(10)
Insectívoro de sustrato	Insectívoro	
Insectívoro Omnívoro	Omnívoro	
Nectarívoro	Nectarívoro	2% (2)
Frugívoro	Frugívoro/Granívoro	54%(54)
Granívoro	Frugívoro/Granívoro	
Herbívoro ramoneador	Herbívoro	24%(24)
Herbívoro pastoreador	Herbívoro	
Frugívoro/Herbívoro	Herbívoro	
Frugívoro/Omnívoro	Omnívoro	
Carnívoro	Carnívoro	1% (1)

El valor de *masa corporal* se obtuvo en la recopilación obtenida por Figueroa (1995) para los mamíferos de México y representa el promedio entre los sexos de cada especie (Fig.5).

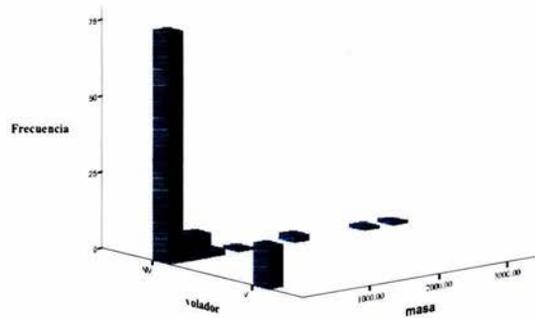


Figura 5. Distribución de frecuencias de la masa corporal de los mamíferos voladores (V) y no voladores (NV) en estudio (en intervalos de 200 g)

Con base en la masa corporal se estimó el área de *ámbito hogareño* (AH) de acuerdo a la propuesta de Douglas y Van Vuren (1999): $\text{Log AH} = -1.01(\text{log.masa corporal}) + 0.720$ para las especies menores de 100g y; $\text{Log AH} = 1.31(\text{log.masa corporal}) - 4.06$ para especies mayores de 100g (Fig.6, ver Anexo II).

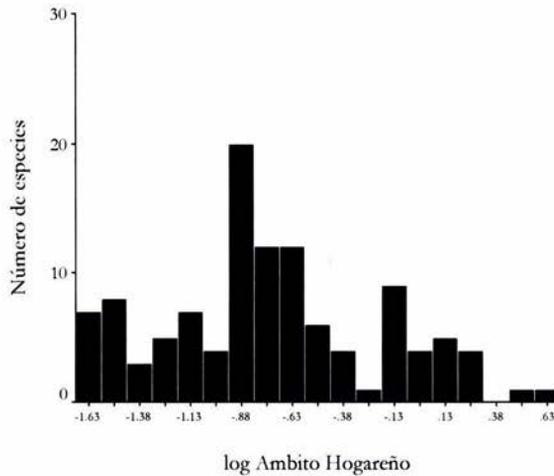


Figura 6. Distribución de frecuencias del (log) ámbito hogareño obtenido en base a la masa corporal Douglas y Van Vuren (1999) de los mamíferos no voladores (DE=0.53, Media=-0.7, N=113).

RESULTADOS

Distribución de frecuencias del AD y NE de los mamíferos endémicos.

Se observó una alta proporción de especies con AD restringida (54 especies con AD menor a $25\,000\text{km}^2$), en contraste con la baja proporción de especies con AD amplia (8 especies con más de $400\,000\text{km}^2$). El tamaño de AD varió de 1km^2 - $800\,000\text{km}^2$ ($DE = 173\,609\text{km}^2$, $M = 109\,725\text{km}^2$, $N = 113$; Fig.7 A.). Este patrón general fue observado también para las áreas de NE donde se muestra una alta proporción de áreas de NE menores a $25\,000\text{km}^2$ (39 especies), con un intervalo de variación de 1km^2 a $1\,100\,000\text{km}^2$ ($DE = 282\,288\text{km}^2$, $M = 221\,003\text{km}^2$, $N = 113$) (Fig.7 B). Sin embargo, existen algunas diferencias; ambos histogramas de frecuencia presentan el mismo intervalo de valores en los intervalos de clase (cada $25\,000\text{km}^2$), pero la distribución de frecuencias de AD presenta valores mayores que el área de NE, tanto de sesgo, como de curtosis (sesgo: $g_{AD} = 2.3$ y $g_{NE} = 1.56$; curtosis leptocúrtica: $g_{AD} = 5.4$ y $g_{NE} = 1.95$). Además, existe una mayor frecuencia en el primer intervalo de las AD con 54 especies, en tanto, en el NE no alcanza las 40 especies. Esta diferencia sugiere que no todas las especies con AD más restringida presentan un NE de tamaño equivalente, por lo que el área de NE debe de estar presente en las siguientes categorías de área de NE mayores. Como se observará posteriormente, estas especies no presentan áreas de NE muy lejanas de este primer intervalo.

En el siguiente intervalo, en ambos histogramas, el número de especies es mayor también en el de la categoría del AD, por lo que igual que en la primera categoría, las especies podrían presentar áreas de NE mayores, ya que la frecuencia no es la misma entre ambas medidas de este intervalo; esto sugiere que deben estar presentes en los siguientes intervalos. En los subsiguientes intervalos, a partir de la tercera categoría, existen menos número de especies o frecuencia en cada intervalo de las AD, que de NE, y existen más intervalos de clase en el histograma de las áreas de NE. Debido a que las AD siempre están incluidas dentro del NE, esta “extensión” (indicada por una flecha en la Fig.7 B) en el número de intervalos para las áreas de NE, indica que las especies presentan áreas de NE mayores hasta en 6 intervalos de clase.

En general, se observa que las especies con AD restringida presentan áreas de NE mayores que el de su propio intervalo. Sin embargo, por ser únicamente una representación de frecuencias, no es posible detectar qué especies presentan dichos intervalos de tamaño del NE, si las de AD pequeña, o bien, las cercanas a los intervalos más grandes. Esto se podrá observar en la proporción de ocupación dada por el AD/NE que se evalúa posteriormente.

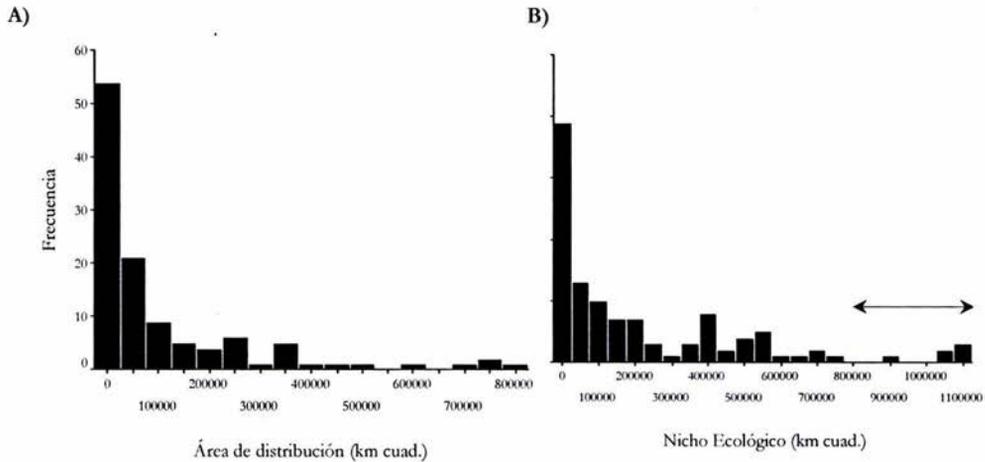


Figura 7. (A) Distribución de frecuencias de las AD (DE = 173 609, M = 109 725, N = 113), y (B) áreas de NE modelado. Las flechas indican la diferencia en el intervalo máximo del AD y el NE de las especies (a partir de 800 000 km² hasta 1 100 000 km²; DE = 282288, M = 221 003, N = 113).

Relación entre Área de Distribución y Nicho Ecológico

Se evaluó que el mejor ajuste a la normalidad de la distribución de los datos del AD y NE fue la transformación de la raíz cúbica (mediante pruebas de Q-Q plot). La relación entre el AD y el NE fue positiva (Fig. 8 A), lo que sugiere una covariación entre el tamaño del NE y el AD ($F_{(1,112)} = 843.092$, $p < 0.0001$). Es decir, las especies que presentan mayor AD, también presentan mayor NE. La relación entre NE y AD puede ser cuestionada debido a la aparente falta de independencia entre dichas variables; El AD calculada por el área interna del polígono de los puntos marginales de colecta, y el NE calculado con las variables ambientales (NE) no indican dicha dependencia, pues delimitarlo con los puntos de colecta no representa esta dependencia. Al calcular las AD por los atlas (Hall 1981; ver Fig. 8 B) se obtuvo una relación también positiva y significativa ($F_{(1,111)} = 50.112$, $p < 0.0001$), aunque dicha correlación fue más débil ($r^2_{Hall} = 0.31$ vs. $r^2_{AD \text{ este estudio}} = 0.88$).

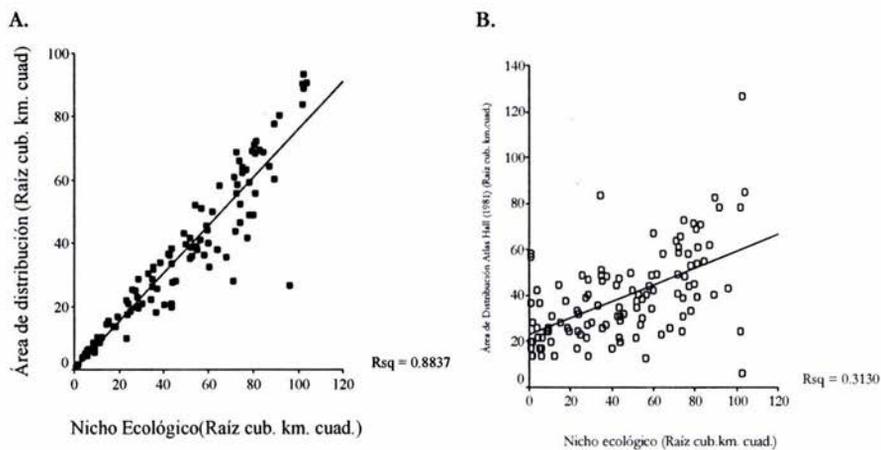


Figura 8. A) Regresión lineal del Área de Distribución (AD) y el área de Nicho Ecológico (NE), ($F_{(1,112)} = 843.092$, $p < 0.0001$) y r^2 de 0.884, $^3\sqrt{AD} = -0.19 + 0.76 \cdot ^3\sqrt{NE}$, B) ($F_{(1,111)} = 50.112$, $p < 0.0001$) r^2 de 0.31, $^3\sqrt{AD} \text{Hall} = -22.9 + 0.37 \cdot ^3\sqrt{NE}$.

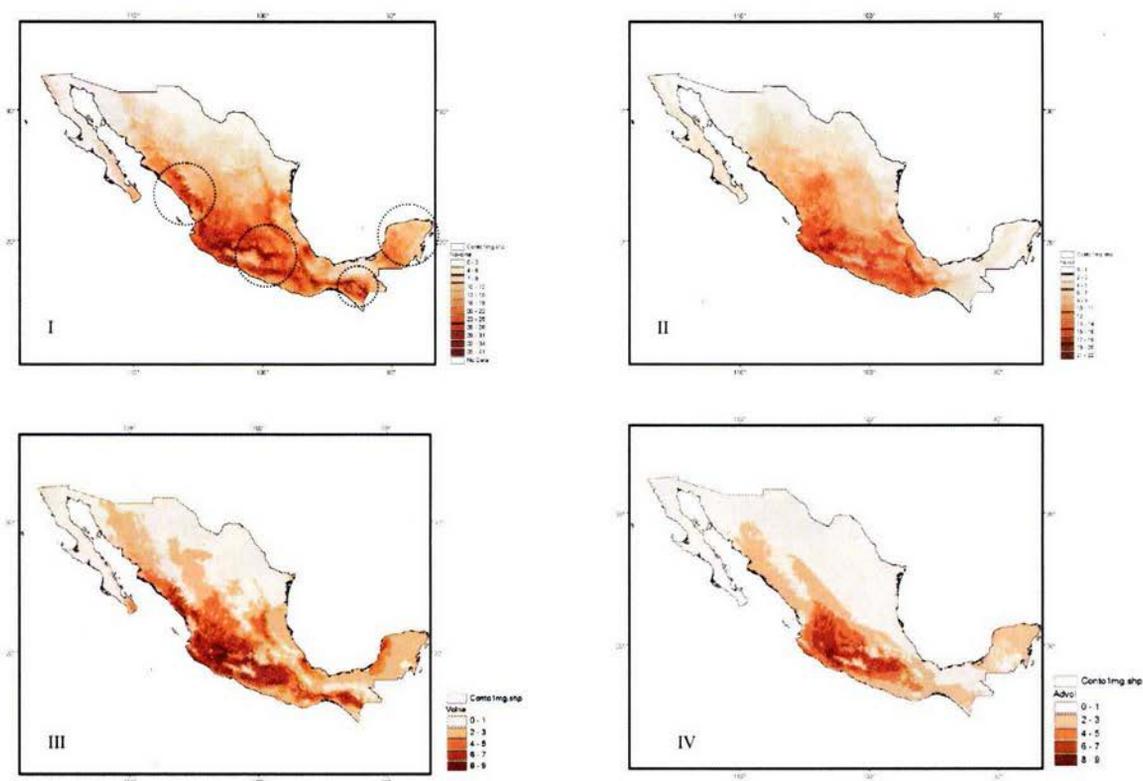


Figura 9. Patrones de superposición de AD y NE de mamíferos endémicos en el área de estudio (113 especies) I. Patrones de NE de mamíferos no voladores. Los círculos muestran las principales regiones que difieren en los patrones de AD y NE, son áreas potenciales no ocupados. II. Patrones de AD de mamíferos no voladores (99 especies); y III. Patrones de NE de mamíferos voladores, IV. Patrones de AD de mamíferos voladores (14 especies).

Los patrones de las AD de los mamíferos dentro de un gradiente latitudinal-longitudinal, muestra la alta coincidencia de especies, tanto voladoras como no voladoras, hacia el oeste (entre los 19° y 21°); con una baja ocurrencia (menos de 8 especies, 8%, para no voladores; y menos de 4 especies, 28.6%, para voladores), por debajo de los 95° de longitud (Istmo de Tehuantepec), para todos los mamíferos (no voladores y voladores). En contraste, en los mapas de NE de voladores y no voladores, se observa que en ambos, a longitudes menores de 95° N, existe una alta ocurrencia de predicciones de NE (o sobreestimación del AD en términos de modelado). Al oeste y sobre la Sierra Madre Occidental (22-25° N y 104-106° W) existen también NE no ocupados por un alto número de especies. Asimismo, también sobre la Sierra Madre Oriental y la Península de Yucatán (Fig.9).

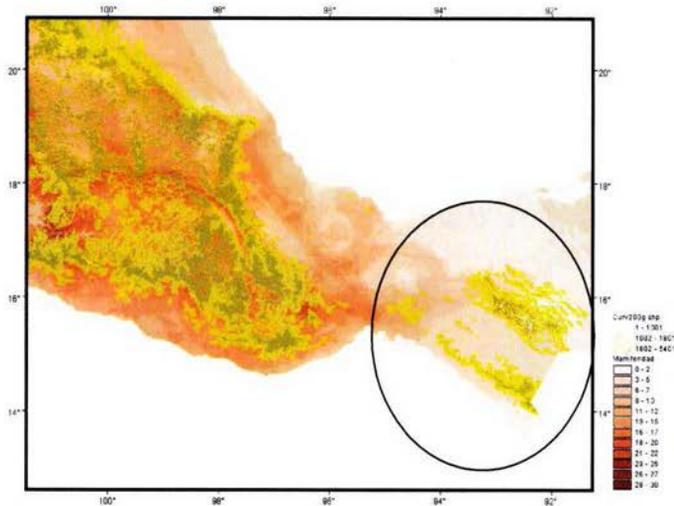
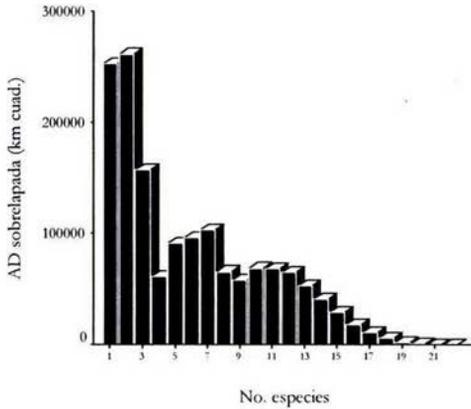


Figura 10. Región del Istmo de Tehuantepec y topografía cada 200 metros. El círculo muestra una región que difiere en el patrón de superposición de NE y AD en mamíferos no voladores; es un área potencial para 41 especies (ver Fig. 9.1), sin embargo sólo esta ocupado por 10 especies.

Los patrones de AD de las especies y del NE permiten detectar posibles barreras biogeográficas, comparando en ambos patrones las áreas que presentan baja y alta superposición de áreas, respectivamente, en una misma región (Fig. 9 y 10). De esta manera, conociendo las áreas de coincidencia de especies, tanto el de las AD, como el de los NE, es posible detectar el grado en el que las especies se encuentran “desocupando” su NE a nivel de ensamblaje de especies. Al calcular el área y número de especies, cuya AD coincide en las diferentes regiones, se encuentra que en amplias regiones hay coincidencia en un reducido número de especies. Dentro del área total de la región de estudio (2 000 000 km²) en un área de 252 399 km², sólo presenta 1 sola especie y la presencia de 2 especies, que coinciden en 261 295 km². Así, altos valores de especies que coinciden se encontraron sólo en regiones muy reducidas (el valor más alto mostró 22 especies cuya AD coinciden en 14 km² y, 41 especies, cuyo NE coincidió en 3 km²). El número de especies máximo de coincidencia de AD de las especies, fue de 22 para mamíferos no voladores, en tanto que de NE, fue 41 especies. Esta diferencia representa el área que no “ocupan” las especies, pero presentan condiciones ambientales favorables para su presencia. Cabe mencionar que lo que se muestra en este análisis, sobre áreas de coincidencia de especies, es únicamente el área total en el que coinciden especies, por lo que esta área no representa necesariamente a la misma(s) especie(s) a lo largo de toda esa región (Fig. 11).

i)



ii)

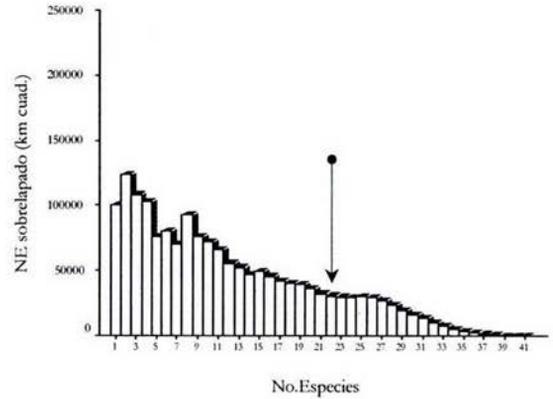


Figura 11. Áreas de coincidencia de i) las AD y ii) del NE de los mamíferos no voladores en el área de estudio. La flecha en la gráfica ii) indica las áreas en el que se presenta un mayor número de especies que coinciden en el NE en el área de estudio y dicha área no es encontrada en los patrones del AD demostrados en los mapas de la figura 9.

De las especies de mamíferos endémicos, se obtuvo la proporción del AD en su NE, con el cociente AD/NE, y se obtuvo un histograma de frecuencia, donde la media fue de 56% de ocupación, 4 especies el 5%, 46 especies entre el 15 y 45 %, 12 el 55%, 19 alrededor de 65 %, 8 obtuvieron el 75%, 20 especies presenten alrededor de 85% y, 4 especies presentaron 95 % de ocupación (Fig. 12).

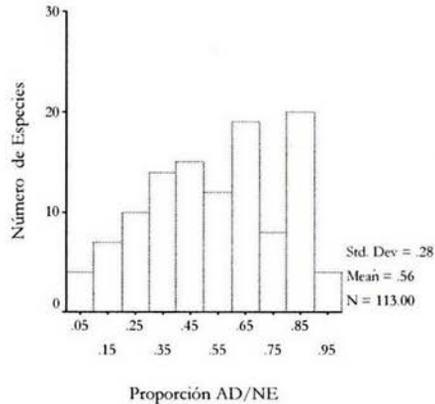


Figura 12. Distribución de frecuencias de especies y la proporción que ocupan en su NE.

Entre las variables asociadas con la proporción de ocupación del NE, se encontró que la latitud presenta una correlación positiva con la ocupación del NE, por lo que se obtiene un efecto latitudinal en la relación NE y AD (Tabla 3). Una alta proporción de los puntos medios del AD de los mamíferos endémicos voladores y no voladores, se localizan entre los 18° y 23° N (Fig. 13). No existió una correlación con la masa corporal ni con el ámbito hogareño.

Tabla 3. Correlación de Spearman de la proporción de ocupación del NE (AD/NE) con las variables: Masa corporal, Ámbito hogareño, Latitud, AD y NE y la proporción de ocupación del NE.

	N	r ² Spearman (r _s)	P
Masa corporal	113	0.005	0.958
Ámbito hogareño	113	0.067	0.483
Latitud (punto medio del intervalo latitudinal del AD)	113	0.245	0.009*
AD	113	-0.177	0.061**
NE	113	-0.383	<0.0001***

p<0.0001***, p<0.001**, p<0.01*, p<0.1*

Además, se observó una correlación negativa con el área de NE y, marginal, con el tamaño de las AD (e.g. *Xenomys nelsoni* con NE reducido y alta ocupación, Fig.14 y *Romerolagus diazi* con NE amplio y baja ocupación, Fig. 15). Sin embargo, se encontró que especies no voladoras mantienen una correlación negativa de ocupación del NE, donde las especies de NE restringido, presentan una alta ocupación del NE ($r_s = -0.207$, $p = 0.40$); esta correlación no se observó para las especies voladoras ($r_s = -0.325$, $p = 0.257$; Tabla 3).

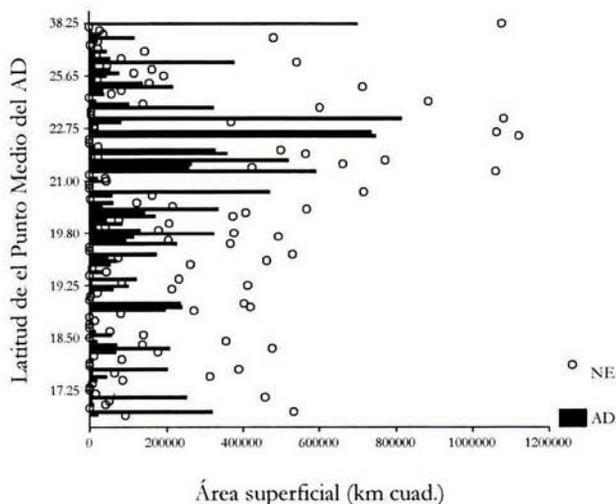


Figura 13. Punto medio latitudinal de los mamíferos y ocupación del AD en el NE de cada especie.

Los mamíferos que habitan sitios con heterogeneidad baja presentan baja ocupación de NE (Tabla 4). No hubo diferencia entre las especies pertenecientes a géneros conocidos como Paleoendémicos y Neoendémicos (ver Método) en cuanto a la ocupación de su NE (Tabla 4). Aunque para las paleoendémicas, se tienen representantes únicamente a tres especies *Xenomys nelsoni* y *Zygoeomys trichopus* (Fig. 14), éstas presentan valores altos de proporción, 0.96 y 1 respectivamente; *Romerolagus diazi* (Fig. 15) tiene una baja ocupación, que alcanzó apenas el 0.09.

Tabla 4. Correlación de Spearman de la proporción de ocupación del NE (AD/NE) con las variables: heterogeneidad topográfica (HB, baja heterogeneidad y HA, alta heterogeneidad) y antigüedad del género de las especies.

	N	U-Mann Whitney	Wilcoxon W	Z	p
HA vs. HB	113	876.5	1282.5	-2.089	0.037
Neoendémico vs. Paleoendémico	36	37	598	-0.716	0.474

p<0.0001***, p<0.001**, p<0.01*, p<0.1

Los herbívoros presentan mayor ocupación del NE que los frugívoro-garnívoros y que los omnívoros (Tabla 5); no hubo diferencia de ocupación de NE entre los demás grupos tróficos (Tabla 5).

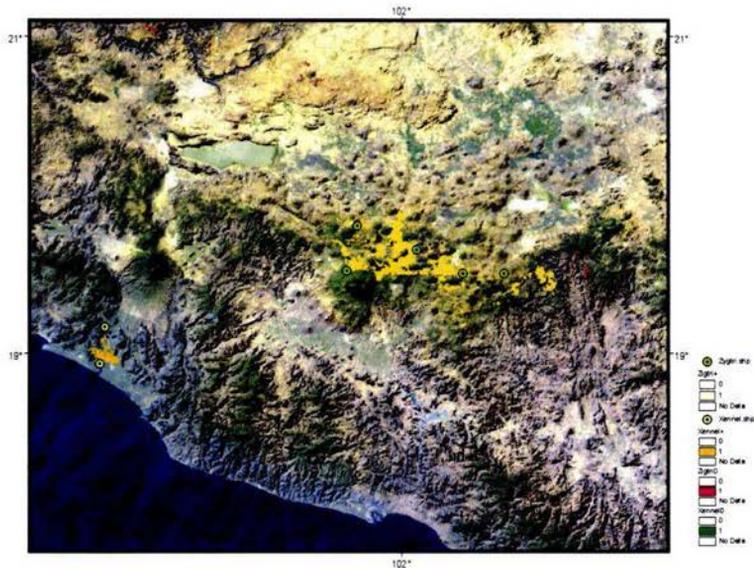


Figura 14. Ejemplo de especies de NE reducido; *Zigogomys trichopus* con 96% ocupación del NE, cavador, 500g, punto medio del AD=18.5°W, herbívoro, paleoendémico, en sitios de alta heterogeneidad; (donde, $AD(Zigtri+) \approx NE(Zigtri0)$) y *Xenomys nelsoni* con 100% ocupación del NE, arborícola, 120.2 g, punto medio del AD= 21°W, herbívoro, paleoendémico, en sitios de baja heterogeneidad; (donde, $AD(Xennel+) = NE(Zigtri0)$).

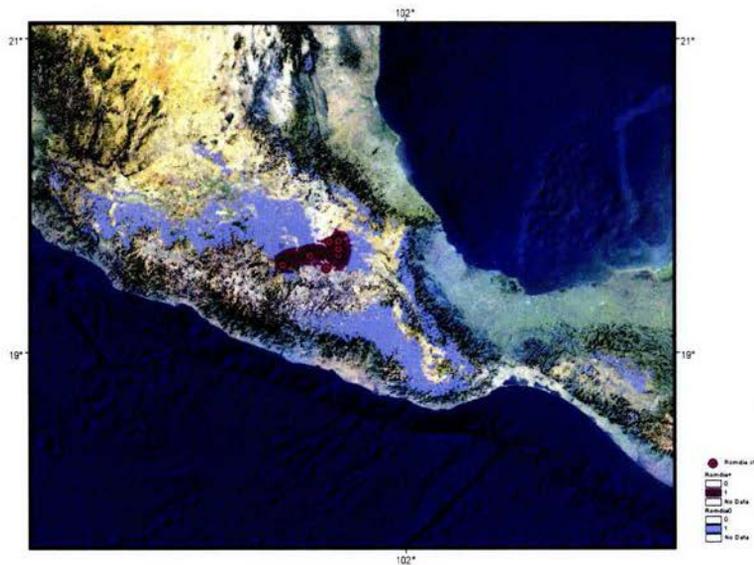


Figura 15. *Romerolagus diazi*, ocupación del 9% de su NE, cavador, 477g, punto medio del AD=19°W, herbívoro, paleoendémico, en sitios de alta heterogeneidad (donde, $AD = Romdia+$, $NE = Romdia0$).

Tabla 5. Prueba pareada (U de Mann Whitney) de la proporción de ocupación del NE (AD/NE) y los grupos tróficos: Herbívoro, Insectívoro, Nectarívoro, Carnívoro y Nectarívoro y Frigívoro-Granívoro(Fr-G).

	N	U-Mann Whitney	Wilcoxon W	Z	p
GRUPO TROFICO					
Fr-G vs. Herbívoro	80	524.5	2120.5	-1.55	0.121 [~]
Fr-G vs. Carnívoro	58	52.5	1648.5	-0.149	0.881
Fr-G vs. Insectívoro	76	483	2079	-0.909	0.363
Fr-G vs. Omnívoro	65	220	265	-0.608	0.543
Fr-G vs. Nectarívoro	58	54	57	-0.085	0.932
Herbívoro vs. Insectívoro	44	230.5	440.5	-0.228	0.82
Herbívoro vs. Omnívoro	33	75	120	-1.34	0.179 [~]
Herbívoro vs. Nectarívoro	26	18	21	0.558	0.558
Insectívoro vs. Omnívoro	29	65.5	111.5	-1.113	0.266
Nectarívoro vs. Omnívoro	11	8	53	-0.237	0.813

p<0.0001^{***}, p<0.001^{**}, p<0.01^{*}, p<0.1[~]

Finalmente, los mamíferos voladores presentan mayor ocupación que los arborícolas y terrestres y que los no voladores; al separar a los insectívoros voladores (*Vespermillionidae*) y no voladores (*Soricidae*) no se observaron diferencias (Tabla 6).

Tabla 6. Prueba pareada (U de Mann Whitney) de la proporción de ocupación del NE (AD/NE) y el hábito: Arborícola, Terrestre, Cavador y Volador. Además entre el grupo volador y no volador, y entre insectívoros voladores y no voladores.

	N	U-Mann Whitney	Wilcoxon W	Z	p
HABITO					
Arborícola vs. Cavador	58	330.5	483.5	-0.39	0.758
Arborícola vs. Terrestre	58	340	393	-0.145	0.885
Arborícola vs. Volador	31	79	232	-1.59	0.111 ^{**}
Cavador vs. Terrestre	82	774.5	1635.5	-0.613	0.54
Cavador vs. Volador	55	229.5	1090.5	-1.119	0.263
Terrestre vs. Volador	55	219.5	1080.5	-1.305	0.192 ^{**}
VOLADORES vs. NO VOLADORES					
Ins. Vol vs. Ins. No vol.	20	39.5	94.5	-804	0.421

p<0.0001***, p<0.001**, p<0.01*, p<0.1[†]

En resumen, se observó una correlación negativa entre el tamaño del NE y la proporción de ocupación del NE; mamíferos hacia latitudes mayores, heterogeneidad topográfica baja, voladores y herbívoros, presentan una alta proporción de ocupación del NE (Fig.16).

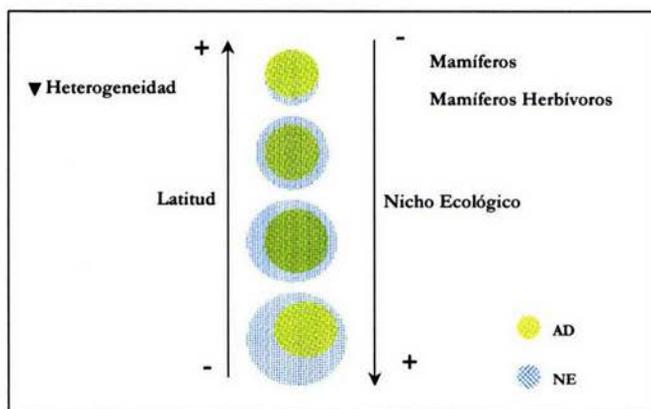


Figura 16. Representación gráfica sobre los resultados principales sobre las características autoecológicas y posición geográfica de los mamíferos en la ocupación de su NE.

DISCUSIÓN

Relación AD y NE de los mamíferos endémicos

Se encontró que el AD presentó una relación significativa positiva con el NE. Previamente, se ha encontrado una relación significativa positiva entre el espacio ambiental climático de las especies de plantas, con el tamaño de AD; esta relación se mantiene aún después de que las especies aumentan su AD con el tiempo (Hoffman 2005). Aquí, por definición, el AD es una variable incluida siempre en el NE. Sin embargo, las áreas obtenidas de los atlas de mamíferos (Hall 1981), donde el AD es independiente del NE, se encontró que la relación se mantiene. Una posible explicación sobre este patrón puede ser entendida por la combinación de variables ambientales que una especie tolera. Por ejemplo, Hoffman (2005) encontró una correlación significativa entre el número actual de combinaciones de temperatura y los valores de precipitación, con el tamaño de AD. Por tanto, es posible considerar aquí que el AD, que no es estrictamente independiente del número de localidades reportadas de presencia de cada especie ($r_s = 0.483$, $p < 0.0001$, Fig.17), representa mayor número de combinaciones ambientales y, por lo tanto, una mayor probabilidad de encontrar sitios con dichas combinaciones. Así, una especie con mayor número de combinaciones de condiciones ambientales en su área ocupada, representa también una mayor área de NE con condiciones favorables adecuadas.

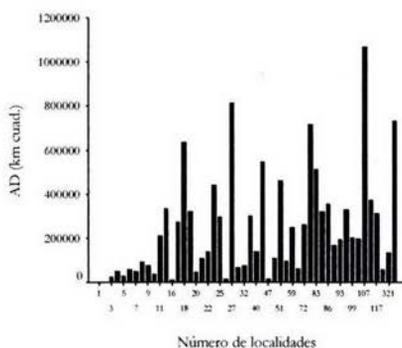


Figura 17. Frecuencia de número de localidades por especie y AD de las especies.

Cuando el NE es definido por el uso de recursos, se han observado correlaciones significativas positivas entre su amplitud y el intervalo geográfico (Gaston 2003). Sería relevante comprobar la dependencia de la amplitud ambiental de variables abióticas, con la amplitud de recursos utilizados por las especies, y probar la dirección de la presunta causalidad (es decir, si el ambiente abiótico es el que determina la amplitud de recursos que puede usar la especie o viceversa). Debido a que el AD está siempre incluido en el NE, una relación con una pendiente de 1 implicaría que el AD y de NE son iguales, es decir, que las especies ocupan todo su NE. Sin embargo, la relación difiere de este valor, por lo que la ocupación del NE se estima por la pendiente de la regresión. Por tanto, el grado de “ocupación” es posible de ser evaluado mediante el valor de la pendiente y además por la proporción dada por el cociente AD/NE. La

importancia de la relación AD vs. NE radicó, en detectar aquellas especies que ocuparon mayor o menor AD en relación a su NE.

Ocupación del Nicho Ecológico

Existe una correlación negativa entre el tamaño del NE y la proporción de ocupación.

Las especies que presentan NE reducidos, tienden a ser ocuparlos en su totalidad. Este resultado puede 1) reflejar la rareza de la combinación de condiciones ambientales de estas especies en otros sitios, 2) ser efecto de la tolerancia fisiológica de la especie o 3) producto de la dinámica de las AD.

La rareza o ausencia de sitios con las combinaciones ambientales que necesita la especie para estar presente, sólo en los sitios que sí presentan estas condiciones y por lo tanto limita al AD de las especies a un área restringida. Sin embargo es necesario considerar que si ha habido un bajo esfuerzo de colecta para algunas especies, entonces falta información sobre la representatividad de condiciones ambientales que habita la especie.

Una parte del nicho realizado es el nicho climático realizado (aquí NE), que resulta del efecto acumulado de la tolerancia fisiológica de las especies y sus interacciones bióticas (i.e. la constitución ecológica de las especies) en respuesta al clima (Ackerly 2003). La “envoltura” climática de cada especie puede tener un estado endógeno que es transmitido a lo largo de diferentes linajes; esto es, la amplitud climática del nicho (Hoffman 2005). Los altos valores de ocupación de NE encontrados, podría estar relacionada con la alta especificidad en condiciones de temperatura, humedad, y altitud de los que depende, probablemente por causas fisiológicas, de ahí la importante influencia de las condiciones abióticas sobre estas especies.

Otro factor que podría estar desempeñando un papel en la ocupación del NE de las especies puede ser la dinámica de las AD (Gaston 2003). Una especie bajo un proceso de contracción, como consecuencia de una disminución de condiciones climáticas favorables, se limitaría a ocupar la mayor área disponible, aunque debería de existir un tamaño mínimo para ser viables las poblaciones de dicha especies; en caso contrario, estarían destinadas a la extinción o a adaptarse a nuevos nichos (Holt & McPeck 1996). Esta última opción de acuerdo al conservadurismo de NE es poco probable. El nicho realizado es la fracción del espacio ambiental que ocupa actualmente una especie (Hoffman 2005). La ocupación de NE diferentes al de la especie ancestral, puede requerir también cambios evolutivos, aunque esto representa una nueva cualidad del nicho realizado de las especies la cual difiere de la especie ancestral (Hoffman 2005). En este sentido, el análisis de caracteres ecológicos o ecogeográficos de los taxa es confrontado con el conservadurismo de nicho (Peterson *et al.* 1999; Hoffman 2005). Pero en caso de presentarse una presión selectiva por la disminución de ese NE ancestral, podría representar una ventaja la alta ocupación de ese NE “relictivo” favorable. Además se ha evaluado anteriormente, que una extensión reducida puede presentar dominancia localmente expresada en el alto poder competitivo, como el de las especies especialistas sobre las demás especies en los sitios que habitan (Glazier & Eckert 2002).

Este efecto de ocupación alta de NE reducidos, parece ser independiente del tiempo, en las tres especies paleoendémicas, cuyos géneros son endémicos de la región, existe un alta ocupación (arriba de 0.96) para *Z. trichopus* y *X. nelsoni* con NE reducido, pero *R. diazi* presenta un AD muy reducida en un NE amplio, es decir presenta una ocupación baja (de 0.09), aunque las tres especies presentan un AD reducida y diferentes proporciones de ocupación *R. diazi* presenta NE más amplio que no es ocupado.

La especialización ecológica es una característica común que se le ha atribuido a especies endémicas (Glazier 1980). Se han propuesto modelos como el de nicho ecológico de Miller (1967) y Morse (1974), que relacionan el carácter especialista o generalista, con el tamaño del espacio del nicho, siendo menor en el caso de los especialistas. Las especies endémicas presentan generalmente una AD restringida (Ceballos & Rodríguez 1993). En los mamíferos endémicos, el tamaño de NE y su proporción de ocupación están relacionados de manera negativa; esto sugiere que el tamaño de AD parece estar restringida por el tamaño de NE. Una especialización puede permitir un mayor y eficiente uso de recursos o puede favorecer la evolución de mayor agresividad para excluir a especies más generalistas (Miller 1967; Morse 1974; Holbrook 1978; Hallet 1982; Glazier 1980). En este sentido, si las especies de AD pequeña son el reflejo de una alta especialización por el uso de algún recurso y, por lo tanto, mayor eficiencia o agresividad en proteger su nicho, se entendería la alta ocupación en los NE de las especies con AD pequeña. Aunque la capacidad de ocupación de los mamíferos no voladores resultó ser alta cuando el NE es restringido, no resulta así para los mamíferos voladores. Los mamíferos voladores presentaron amplia ocupación con respecto a los no voladores, independientemente del tamaño del NE (ver abajo).

Es interesante que especies con una capacidad de dispersión tan diferente como son los cavadores y los voladores, presenten altos valores de ocupación del NE. Por ejemplo, *Cratogeomys neglectus*, es una tuza cuyo NE es pequeño y presenta una alta proporción, que alcanza toda el área del NE (AD=NE). Esta especie presenta una AD restringida a la Sierra del Doctor y habita principalmente pendientes y valles intermontanos, ubicados entre altitudes entre los 2 570 y 2 896 msnm, en zonas de transición entre pino y encino y entre la región biogeográfica del Altiplano sur Zacatecano Potosino y la Sierra Madre Oriental. Su hábito es fosorial, es localmente abundante, pero solitario y se alimenta de raíces y tallos de diversas plantas, principalmente de gramíneas nativas, como *Bouteloua* y *Muhlenbergia* (Monterrubio 1995). Los hábitos de esta especie podrían estar asociados estrechamente con variables abióticas o la especie tiene una alta dependencia a estas variables abióticas por lo que explican ser las principales determinantes de su límite de AD debido a que no existen otros sitios con esas condiciones. Se ha propuesto que la correlación entre el clima y el límite de AD no necesariamente es causal, aunque esto puede reflejar la correlación entre el clima y la ocurrencia y una u otras variables relacionadas entre sí (Gaston 2003). Además, en la relación AD y NE, también es importante explorar si existe una relación esperada por el azar; una forma de explorar sería mediante la aleatorización de la ubicación geográfica de los puntos de colecta de especies de AD restringida y amplia, y medir la proporción resultante entre su AD y NE.

Posición Geográfica

Latitud

Aunque el área de estudio presenta un gradiente que abarca 15° de latitud, la tendencia de ocupación de NE es significativa; esta tendencia apoya la teoría de MacArthur (1967) sobre el gradiente latitudinal y los factores limitantes de la distribución: al norte, los factores abióticos juegan un papel preponderante en limitar la distribución de especies. Aquí, las especies al norte ocuparon más su NE (Tabla 3).

El efecto de la variabilidad climática a lo largo de gradientes latitudinales puede estar relacionado con los patrones de ocupación de NE observado. La temperatura media incrementa desde los polos hacia latitudes cercanas a los 25° Norte y Sur (Terborgh 1973) y los

rangos mínimos y máximos son más distantes hacia los polos. Por lo que se infiere que, en el trópico las condiciones de temperatura muestran una variación menor (Gaston 2003). Aunque las especies en los trópicos pueden tener grandes áreas porque el área que ocupa el trópico es más grande, a latitudes mayores, las especies pueden tener amplias AD, debido a su habilidad de soportar amplios intervalos de condiciones de temperatura principalmente (Gaston & Chown 1999). Esta explicación adoptada para cuestionar la regla de Rapoport (Rapoport 1982), puede ser entendida en términos de ocupación de NE donde esta habilidad de las especies de soportar condiciones amplias de temperatura principalmente hacia latitudes mayores permite que las especies tengan la flexibilidad ambiental de encontrar y ocupar su NE probablemente, esto les ha permitido tener ventajas sobre especies tropicales, pudiendo explorar nuevos hábitat. El conservadurismo de nicho tropical, recientemente propuesto por Wiens y Donoghue (2004), propone que el origen de la mayoría de los clados, ha sido en los trópicos por lo que el nicho ecológico de la especie ancestral limita a las especies a permanecer en los trópicos.

Heterogeneidad Topográfica

Simpson y Wilson (1974) encontraron que los mamíferos cuadrúpedos no exhiben un cambio en la densidad latitudinal de especies en Norteamérica. Este pico está en los 20° N y aparece en los grupos Rodentia, Insectívora, Chiróptera, pero no en los otros ordenes (Fa & Morales 1993; McCoy & Connor 1980). La baja capacidad de ocupación observada en los mamíferos endémicos, por debajo de esta latitud podría estar limitada por la alta ocurrencia de especies no endémicas en esta zona o bien, por la asociación entre de las especies endémicas y la alta heterogeneidad topográfica en esta región (Martin & McKay 2004). Las especies que ocurren en baja heterogeneidad topográfica (HB), presentan una mayor ocupación que las que ocurren en alta heterogeneidad topográfica (HA). Las especies en sitios de BH tienen una varianza altitudinal baja y las de AH presentan colectas en intervalos mayores a 1 500m, las cuáles están representando a especies sobre sistemas montañosos. Un alto porcentaje del área de estudio, representan regiones de BH (rangos menores a 1 000m) entre sus puntos de colecta.

Aunque las especies con NE amplio no ocupado pueden significar que las variables abióticas climáticas que favorecen su presencia son ampliamente distribuidas, otros eventos como un posible aislamiento en el pasado por eventos geológicos, o bien, la historia biogeográfica de esta zona de transición Neártica y Neotropical, han dado lugar a una amplia variedad de ecosistemas, que resulta en un alto remplazamiento de especies (Rodríguez *et al.* 2003; Munguía-Carrara 2004). El aislamiento geográfico puede propiciar, a largo plazo, que las especies se adapten localmente, tengan baja capacidad de moverse a través de un NE fragmentado ya que no exista hábitat favorable que permita el desplazamiento de las especies mediante corredores con su hábitat.

La barreras geográficas reducen la capacidad de dispersión de las especies (Henningson & Alerstam 2005); la heterogeneidad topográfica significa barreras que los organismos tienen que cruzar, aunque podría plantearse que especies que están en sitios de alta heterogeneidad pudieran dispersarse por cualquier ambiente, las especies que tienen amplios rangos altitudinales, son los que habitan ambientes montanos por lo que en base a la baja ocupación que presentan puede ser que quedaron aisladas por un largo periodo de tiempo y no pueden cruzar los sitios que los rodean. En este sentido, surgen 2 hipótesis; una histórica (no adaptativa): quedar aislados por barreras representadas por tierras bajas, que parece suceder al obtener el contraste entre especies que habitan zonas de baja y alta heterogeneidad; y otra

adaptativa: entre más accidentado sea el paisaje las especies desarrollan adaptaciones para cruzar las barreras, esto puede estar sucediendo en el caso de los murciélagos por lo que tienden a ocupar más su NE (ver más adelante). Sin embargo la heterogeneidad y la latitud podrían ser un factor de confusión, porque al sur el paisaje está más accidentado, por lo que es necesario evaluar si hacia latitudes mayores hay menor heterogeneidad topográfica o el efecto que se observa es efectivamente la latitud.

Anteriormente, se ha propuesto que la diversidad de mamíferos no voladores se encuentra asociada a zonas de alta heterogeneidad ambiental (Arita 1993; Wilson 1974) y la riqueza de las especies de murciélagos se encuentra determinada por las condiciones de temperatura y precipitación asociadas con el gradiente latitudinal (Arita & León Paniagua 1993). En el caso de los murciélagos endémicos, la mayor riqueza se encontró igual que para los no voladores al oeste de la latitud 20° sin diferir en el gradiente latitudinal de ambos grupos de mamíferos.

La baja heterogeneidad fue el principal factor físico que explicó la alta ocupación del NE. Las implicaciones que tiene en las especies el sitio en donde están, está altamente relacionado con factores históricos. Sin embargo, la baja variación ambiental de NE, tiene que ver con la homogeneidad del ambiente. Existen evidencias empíricas de que las áreas de mayor endemidad presentan una elevada heterogeneidad ambiental, generalmente asociada a gradientes altitudinales y a las áreas a las que convergen en las regiones Neártica y Neotropical (Sánchez-Cordero 2001; Ceballos & Rodríguez 1993). Se ha propuesto que zonas con mayor heterogeneidad ambiental presenta mayor variación espacial y microclimática, la cuál facilita la coexistencia de un mayor número de especies ya que estas situaciones favorecen la explotación de los diferentes recursos, disminuyendo así la competencia; además ofrecen mayor número de refugios y favorecen la especialización, es decir, ofrecen más opciones para que diferentes especies puedan satisfacer sus requerimientos (Boecklen 1986; Graham 1983; Pagel et al. 1991).

Hábito

Mamíferos Voladores vs No voladores

Las especies voladoras muestran mayor potencial de ocupación de NE que los no voladores. En general, mamíferos no voladores de tamaño pequeño, presentan una capacidad de movilidad reducida, en comparación a la de los murciélagos (Frisch 1995). Quizá por la capacidad de vuelo, que otorga una alta facilidad de dispersión, los murciélagos muestran un patrón diferente al de los mamíferos no voladores; así, los murciélagos al presentar una mayor movilidad y ser menos sensibles a barreras fisiográficas, tienen mayor posibilidad de colonizar áreas potenciales (Arita & Rodríguez 2004). Una excepción, dentro de los murciélagos fue *Rhogeessa gracilis*, la cual es una especie de AD restringida que además presentó una proporción de ocupación de NE muy baja (0.16). Este género presenta las especies más pequeñas de los mamíferos endémicos (Ceballos & Rodríguez 1993), aunque se conoce que, en general, no existe una correlación entre el AD y el tamaño corporal de las especies de murciélagos en México (Arita et al. 1997). Si el efecto observado de los mamíferos voladores sobre la ocupación del NE es estrictamente por su habilidad de locomoción, sería posible plantear hipótesis sobre la asociación entre limitantes abióticos de las AD, en especies como aves y mariposas, grupos potenciales de presentar una alta ocupación de NE. Un trabajo relevante que ha integrado la amplitud del NE con características de historia de vida y el AD en mariposas, encontró que la movilidad está relacionada con la amplitud del nicho, disponibilidad de recursos y posición del AD (Komonen et al. 2004). Las especies del límite

norte con NE restringido tienen períodos de vuelo más cortos, presentan una presión de selección dirigida hacia tasas de migración más bajas y baja disponibilidad de recursos (Komonen *et al.* 2004).

Grupo trófico

Los herbívoros presentan mayor ocupación del NE que los frugívoro-granívoros y que los omnívoros. Las especies herbívoras (representantes mayoritariamente en Leporidae, Geomidae, Muridae), por el bajo contenido calórico de su alimento, requieren de consumir altas cantidades de alimento, por lo que necesitan moverse a través de extensiones suficientemente grandes, para satisfacer su demanda energética (Douglas & Van Vuren 1999). Aunque este estudio no permite determinar interpretaciones en términos de interacciones bióticas, sería interesante medir lo que la teoría predice acerca del compromiso que existe entre la competencia y la dispersión (Amarasekare & Nisbet 2001). Especies cuyo alimento está restringido a un solo tipo de gremio alimenticio, muestran cierto grado de especialización y presentan dominancia sobre sus competidores más cercanos, que presentan más opciones de alimento (Glazier & Eckert 2002); esto plantea que si la competencia es intensa, la dispersión puede pasar a segundo plano y, en este grupo, su ocupación de NE sería bajo. Por otro lado, los omnívoros, al ser desplazados por grupos más especializados en su alimentación, se restringen a sitios donde los especialistas no habiten, evitando así la competencia, pero no pueden ocupar áreas potenciales para ellos.

Masa corporal y ámbito hogareño

En general, se conoce que especies más grandes pueden alcanzar AD mayores porque su NE es amplio (Ricklefs & Latham 1992). En el caso de los mamíferos pequeños no voladores, se conoce que tienen menos movilidad y costos más altos en relación a la locomoción comparados con las especies mayores (Eisenberg 1981). Sin embargo, la masa corporal no parece presentar alguna relación directa con la ocupación del NE. Estudios previos como el realizado por Komonen *et al.* (2004), con mariposas tampoco encuentra alguna relación entre la amplitud del NE con la masa corporal. Aunque el ámbito hogareño tampoco parece ser un factor determinante en el potencial de ocupación de NE, probablemente sería necesario considerar el grado de superposición de ámbitos hogareños de los individuos de una población y evaluarlo sobre la capacidad de ocupación de su NE.

Las especies de este estudio presentan una alta frecuencia en los intervalos de tamaño de >0-200g, se ha reportado que es menos frecuente el solapamiento de AD de especies de tamaño corporales similar en una misma región y que la coexistencia de especies con tamaños diferentes es más común (Brown 1995).

Diversidad Beta

Los roedores son el grupo de mamíferos que presenta el mayor recambio de especies en la región de estudio (Rodríguez 2005). Si bien, la diversidad beta es alta para los roedores (Arita & León-Paniagua 1993), ya que existe una relación directa inversa entre el tamaño de AD y la diversidad beta (Arita 1999), la predicción no se cumple en los murciélagos, un grupo también con reducidas áreas de distribución (Arita *et al.* 1997). El contrastado patrón de diversidad beta entre roedores y quirópteros, no está asociado únicamente al tamaño de las áreas de distribución de las especies. Una explicación alternativa, es que el tamaño de las áreas *per se*, no es el único factor que explica las variaciones de la diversidad beta en la región; sino que además

el nivel de anidamiento influye en esta medida de biodiversidad. El nivel de anidamiento es inverso a la diversidad beta, es decir, mientras más superpuestas están las áreas de distribución, menor es el recambio de especies, y viceversa (Wright & Reeves 1992). La alta diversidad beta de los roedores indica que, las áreas de distribución de este grupo no están anidadas, resultado probablemente de los requerimientos de hábitat más particulares de los roedores (Brown 1995). Aquí se observan cuatro principales zonas con alta superposición de NE no ocupados: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Centro-Este de la Faja Neovolcánica, la Península de Yucatán y al Este del Istmo de Tehuantepec. Si las especies ocuparan todo su NE, la diversidad beta observada sería menor.

La historia en los patrones de NE y AD de las especies desempeña sin duda un papel dominante. Por ejemplo, en la región sur del área de estudio (Istmo de Tehuantepec, Fig.10), ha sido fuertemente aceptada la existencia de eventos de especiación, que ocurren en una dimensión geográfica donde los NE están siendo ocupados por especies relacionadas, evaluado para diferentes taxa (Lepidópteros, Aves y Mamíferos; Peterson *et al.* 1999). Por lo tanto, los NE no ocupados reflejan una restricción en las AD, con un componente histórico importante, que además refleja un recambio de especies *intra-nicho ecológico* y por lo tanto una diversidad beta alta en la región.

Otras explicaciones

Este estudio exploró las causas de la ocupación del NE de las especies por: i) características autoecológicas y ii) su posición geográfica. Sin embargo, aunque este estudio, puede revelar las causas relacionadas con la alta proporción de ocupación del ambiente de NE realizado, sin incluir interacciones bióticas directamente medidas, no muestra la causa de la baja ocupación, ya que aún hace falta incluir otro tipo de datos que podrían estar influyendo. Enseguida se muestran otras opciones que pueden explicar la causa de la baja ocupación del NE.

1) La ausencia de ciertos clados en un área dada puede ser debido a que está extinto o emigró (Wiens & Donoghue 2004), ya sea por causas históricas o recientes, y dicha área no ha sido recolonizada. Aquí es necesario considerar que la evolución (baja) del NE incapacita a ciertas especies y sus descendientes a dispersarse en nuevos hábitat y regímenes climáticos (Wiens & Donoghue 2004).

2) No se ha colectado y realmente si esta la especie. Sin embargo, en el caso de los mamíferos son un grupo intensamente muestreado a lo largo del tiempo (las primeras colectas de mamíferos endémicos han sido desde hace casi 2 siglos; e.g. en 1877 *Cryptotis mexicana*; Choate 1973).

3) Los datos tanto de las especies como de las variables ambientales están generalmente muestreadas durante un periodo de tiempo y/o espacio limitado, por lo que los modelos arreglados así pueden únicamente reflejar únicamente un punto de vista actual (Guisan & Thuiller 2005).

3) Exclusión competitiva. La competencia puede ser un factor que evite que algunas especies estén ausentes en sitios favorables para ellos (e.g. *Lynx rufus* en Sánchez-Cordero en rev.).

4) Presencia de especies ecológicamente similares o hermanas. Una de las implicaciones de este estudio a nivel evolutivo, fue entender las principales factores extrínsecos e intrínsecos limitantes de las especies en la ocupación de su propio nicho, que a nivel evolutivo y de especiación tienen importante trascendencia; el conservadurismo del nicho de las especies que presentan bajas proporciones de ocupación podrían estar altamente relacionadas con aquellos linajes de especies originadas por especiación alopática que mediante procesos de vicarianza y

de dispersión invadieron nichos potenciales ancestrales (Peterson *et al.* 1999). La vicarianza es la consecuencia de procesos que restringen la capacidad de dispersión de los individuos dentro del AD de la especie ancestral (Wiens 2004) y para entender la vicarianza se requiere de entender la dispersión (Wiens & Donoghue 2004), el NE no ocupado de las especies son un indicio de un posible evento de esta naturaleza.

5) Dinámica poblacional. Kirkpatrick y Barton (1997) proponen mecanismos poblacionales que limitan el AD de las especie debido al efecto de flujo génico donde, especies distribuidas en condiciones continuas de hábitat existe una alta denso-dependencia como limitante del AD, el centro del AD con altas densidades favorece la colonización y dispersión; las especies de rápida maduración pueden alcanzar mayores AD a través de tasas poblacionales en expansión (Skov & Sevensing 2004).

4) El AD está en expansión por lo que todavía no alcanza a ocupar su NE. Esta explicación es difícil de conocer, ya que sólo depende del tiempo, además la dinámica de variación de áreas de distribución es lenta a menos que el hombre este involucrado en ellas (Chanell & Lomolino 2000).

5) Las variables abióticas no representan límites de AD, por lo tanto, los modelos abióticos de NE no reflejan parcial ni totalmente el AD para las especies. Sin embargo, se ha reconocido que los modelos de NE, usando métodos y muestras cuantitativas con puntos conocidos de ocurrencia, pueden ser buenos estimadores de la distribución de las especies (*e.g.* Peterson *et al.* 1999; Peterson 2003; Rice *et al.* 2003).

6) La superposición de especies puede ser un factor importante. Letcher *et al.* (1994) evaluó que el monto de superposición de los intervalos geográficos de las especies del Paleártico y mamíferos en Inglaterra. Especies cercanas tienden a superponerse más de lo esperado por azar, sugiriendo que las especies están restringidas más por sus requerimientos de nicho, que por competencia. Especies que se superponen menos que por el azar, fueron más similares en masa corporal y viceversa, lo que sugiere que la competencia puede causar que especies con tamaño corporal similar reduzcan la superposición. Por tanto, especies que tengan NE similares, pueden dividir el NE y no ocuparlo totalmente.

CONCLUSIONES

- Existe una relación entre el Área de distribución y el área de Nicho ecológico.
- Las categorías de áreas de NE son 0.3 órdenes de magnitud más grandes que las AD.
- La proporción promedio de ocupación del NE es baja en la región de estudio, la cuál parece estar respondiendo a que las especies presentan un NE amplio, a estar en latitudes mayores, en sitios de alta heterogeneidad topográfica y ser no volador.
- Las características relacionadas con la amplitud del NE de las especies, la posición geográfica y la complejidad ambiental del sitio, la morfología y el tipo de alimentación, son factores importantes para permitir la dispersión.
- Los mamíferos con NE restringido, en latitudes mayores, baja heterogeneidad topográfica, ser volador y herbívoros, presentan mayor AD ocupando su NE y por lo tanto pueden estar restringidos principalmente por factores abióticos.
- La masa corporal, ámbito hogareño y la antigüedad del género al que pertenecen las especies no presentan una correlación directa con la proporción de ocupación del NE.
- La baja ocupación promedio de los mamíferos no voladores, específicamente la de aquellos que habitan sitios de alta heterogeneidad topográfica, tiene importantes implicaciones en los patrones de diversidad beta ya que la diferencia entre las áreas donde se superponen las AD y los NE, y el alto número de mamíferos no voladores (específicamente roedores) pueden explicar el alto remplazo de especies ya que las especies no están presentes en todo su NE.

LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. Journal Plant Science*. 164, S165-S184.
- Álvarez Solórzano, T. 1998. Biodiversidad de los mamíferos en el Estado de Michoacán. Laboratorio de Cordados Terrestres. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.PN. Bases de datos SNIB-CONABIO: P 20. México, DF.
- Anderson, S. 1977. Geographic ranges of North American terrestrial mammals. *American Museum novitates*. 2629:1-15.
- Araújo, M. B. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*. 11:1504-1513.
- Araújo, M. & R. Pearson. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*. En prensa.
- Arita, H. 1993. Rarity in neotropical bats: Correlations with Phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Applications*. 3(3): 506-517.
- Arita H. T. & L. León Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*. No. Especial. 7:13-22.
- Arita, H.T., F. Figueroa, A.Frisch, P.Rodríguez y K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of mexican mammals. *Conservation Biology*. 11 (1): 92-100.
- Arita H. T. & Rodríguez P. 1997. The non volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation*. 6:787-795.
- Arita, H.T. & Ceballos, G. 1997. Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico Laboratorio de Ecología de Mamíferos. Instituto de Ecología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: A 3. México, DF.
- Arita, H.T. & Rodríguez P. 2004. Local and regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecol. Biogeogr.*13:15-21.
- Arita, H. T. & Rodríguez-Tapia, G. 2004. Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos de América del Norte. Instituto de Ecología, UNAM. Base de datos 2ª versión. SNIB-CONABIO Proyecto: Q 068. México, D. F.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*. 157: 101-118
- Bartlein, P.J., Prentice, I.C. y Webb, T. 1986. Climatic response surfaces from pollen data for some eastern North American taxa. *Journal of Biogeography*, 13, 35-57.
- Badgley C. & Fox, D.L. 2000. Ecological biogeography of North American mammals: species diversity and ecology and structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*. 27:1437-1467.
- Boecklen, W. J. 1986. Effects of habitat heterogeneity on the species-area relationship of forest birds. *Journal of Biogeography*. 13: 59-68.
- Brotens LL, W. Thuiller, M. Araújo y A. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H, G. C. Stevens y D.M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape boundaries and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:597-623.

- Brown J. H. & A. C. Gibson. 1993. Biogeography. Mosby Company. USA. 46-81.
- Calder, W.A. 1984. Size function and life history. Harvard University press. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Ceballos, G. & D. Navarro. 1991. Diversity and Conservation of Mexican Mammals. 1167-168 pp. En: Mares M. & D.M. Schmithly (eds). Latinamerican Mammalogy: History, Diversity and Conservation. University of Oklahoma press, Norman, Oklahoma,
- Ceballos, G. & P. Rodríguez. 1993. Diversidad y Conservación de los mamíferos en México: II. Patrones de endemidad. pp 86-108.
- Chanell, R. & M. Lomolino. 2000. Trajectories to extinction: spatial of the contraction of geographical ranges. Journal of Biogeography. 27: 169-179.
- Choate, J.R. 1973. *Cryptotis mexicana*. Mammalian species. 28: 1-3
- Claridge, M.F. & M.R. Wilson. 1981. Host plant associations, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers of trees and shrubs in Britain. Ecol. Entomol. 6:217-238
- Conell, J.H. & E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. The American Naturalist. 98(903): 399-414.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of barnacle *Cthamalus stellatus*. Ecology. 42: 710-723.
- Damuth, J. 1981. Home range, home range overlap and species energy use among herbivorous mammals. Biological Journal of Linnean Society. 15: 185-193.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations. The University of Chicago Press. 610 pp.
- Eisenberg J.F. & E. Maliniak. 1985. Maintenance and reproduction of the two-toed sloths *Choloepus didactylus* in captivity. En: G. C. Montgomery (ed.). The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. Smithsonian Institution Press, Washington. 327-331.
- Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. University of Chicago Press, Chicago. 449 pp.
- Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington. 1993. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. Biotropica. 5(3): 150-161.
- Eisenberg, J.F. & K.H. Redford. 1999. Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Univ. Chicago Press. Chicago and London. Vol. 3. 609p.
- Fa, J.E. 1989. Conservation-motivated analysis of mammalian biogeography in Transvolcanic Neovolcani Belt. Nacional Geographic Research. 5: 296-316.
- Fa, J.E. & L.M. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Volcanic Belt. Pp. 199-226 En: M. Mares and D.J. Schmidly (eds). Latin American mammalogy: History, Diversity and conservation. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Fa, J.E. & L.M. Morales. 1993. Patterns of Mammalian diversity in Mexico. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot & J. Fa, editors. 1993. Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, N.Y.

- Figueroa, F. 1995. La variedad de masas corporales como medida alternativa de la diversidad de mamíferos de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ford, H. A. 1990. Relationships between distribution, abundance and foraging niche breadth in Australian land birds. *Ornis Scandinavica* 21: 133-138.
- Frisch, A. 1995. Hábitos y dietas de mamíferos mexicanos como medida alternativa de diversidad. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Flores-Villela, O. 1994. Historia natural del parque ecológico estatal de Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: A 4. México, DF.
- Gaston, K. J. & J. H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58: 329-335.
- Gaston K.J. 1994. Measuring geographic ranges. *Ecography*. 17(2): 198-205.
- Gaston K.J. & Blackburn, T.M. 1996a. Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos*. 75: 479-485.
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 1996b. Conservation implications of the geographic range size-body size relationships. *Conservation Biology*. 10: 638-648.
- Gaston, K.J. & Chown, S. L. 1999. Geographic range size and speciation. En: *Evolution of biological diversity* (ed. A. E. Magurran & R. M. May). pp 237-259. Oxford University Press.
- Gaston K.J. & T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford. 377 pp.
- Gaston K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University press. Oxford, U.K. 266pp.
- Gaston, K.J., R. G. Davies y C. E. Gascoigne. 2005. The structure of global species- range size distributions: raptors & owls. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 67-76.
- Glazier, D.S. 1980. Ecological shifts and the evolution of geographically restricted species of North America *Peromyscus*. *Journal of Biogeography*. 7: 63-83.
- Glazier D.S. & S.E. Eckert. 2002. Competitive ability, body size and geographical range size in small mammals. *Jour. Biog.* 29: 81-92.
- Global Invasive Species Database. IUCN/SSC. <http://www.issg.org/database/welcome/default.asp?st=sss&fr=1&sts=tss#>
- Graham, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up The Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*. 64: 559-571.
- Guisan, A., J.P. Theurillat, y F. Kienast. 1998. Predictive habitat distribution models of plant species in an Alpine environment. *Journal of Vegetation Science*. 9: 65-74.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*. 135: 147-186.
- Guisan A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Letters*. 8: 993-1009.
- Hall, R. 1981. *The mammals of North America*. Wiley interscience publications. USA. 1180 pp.

- Hallett, J.G. 1982. Habitat selection and the community matrix of a desert small mammal-fauna. *Ecology*. 63: 1400-1410.
- Henningsson, S.S. & T. Alerstam. 2005. Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. *Proc. R. Soc. B*. 272: 2251-2258
- Hoffman, M.H. 2005. Evolution of realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Evolution*. 59(7): 1425-1436
- Holbrook, S.J. 1978. Habitat relationship and coexistence of four sympatric species of *Peromyscus* of northwestern New Mexico. *Journal of Mammalogy*. 59: 18-26.
- Hodgkinson, R., S. T. Balding, A. Zubaid, y T. H. Kunz. 2004. Temporal Variation in the Relative Abundance of Fruit Bats (Megachiroptera: Pteropodidae) in Relation to the Availability of Food in a Lowland Malaysian Rain Forest. *Biotropica*. 36(4): 522-533.
- Holt, R.D. & M.A. McPeck. 1996. Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal. *Am. Nat.* 148: 709-18.
- Hutchinson, E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. En: *Foundations of Ecology*. 22: 415-427.
- Hutchinson, E. 1957. The multivariate niche. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-462.
- Jiménez, A. 1998. Mamíferos de Nuevo León: distribución y taxonomía. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León Bases de datos SNIB-CONABIO: P8. México, DF.
- Kearney M. & Porter, W. P. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*. 85: 3119-3131.
- Kelt, D.A. & Van Vauren, D. 1999. Energetic constraints and the relationship between body size and home range in mammals. *Ecology*. 80(1): 337-340.
- Kelt, D.A. & D.H. Van Vuren. 2003. The ecology and Macroecology of mammalian home range area. *The American Naturalist*. 157: 637-645.
- Kirkpatrick, M. & N.H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *The American Naturalist*. 150: 1-23.
- Komonen, A., A. Grapputo, V. Kaitala, J.S. Kotiaho y J. Paivien. 2004. The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies. *Oikos*. 105: 41-54.
- Lawton, J. H. y D. Schroder. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* 265:137-140.
- Leather, S. R. 1985. Does the bird cherry have its fair share of insect pests? An appraisal of the species-area relationships of the phytophagous insects associated with British *Prunus* species. *Ecological Entomology*. 10: 43-56.
- Letcher, A. J., A. Purvis, S. Nee, and P. H. Harvey. 1994. Patterns of overlap in the geographic ranges of Palearctic and British mammals. *Journal of Animal Ecology*. 63: 871-879.
- León, L. 1999. Computarización de las colecciones del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera para su incorporación a la REMIB: Fase I. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Fac. de Ciencias. Bases de datos SNIB-CONABIO: J123. México, DF.

- Lobo, J.M., J.R. Verdú, y C. Numa. 2006. Environmental and geographical factors affecting the Iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). Diversity and Distribution. En prensa.
- López Wilchis, R. 1998. Base de datos de mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAM-Iztapalapa. Bases de datos SNIB-CONABIO: P 130. México, DF.
- McAllister D.E., S.P. Platania, F.W. Schueler, M.E. Baldwin y D.S. Lee. 1986. Ichthyofaunal patterns on a geographic grid. En: Hocutt CH, Wiley EO (eds). The zoogeography of North American freshwater fishes. Wiley, New York, pp 17–51.
- Mac Arthur, R.H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*. 36: 533-536.
- Mac Arthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- Martin, P.R. & J.K. McKay. 2004. Latitudinal variation in genetic divergence of populations and the potential for future speciation. *Evolution*. 58(5): 938–945
- Martínez-Meyer, E. 2002. Evolutionary trends in ecological niches of species. Tesis doctoral University of Kansas. 81pp.
- Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson y W.W. Hargroves. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global.Ecol.Biogr.* 13: 305-314.
- Marquet, P.A. & Taper M.L. 1998. On size and area: Patterns of mammalian body size extreme across landmasses. *Evolutionary Ecology*. 12: 127-139.
- Maurer B.A. & M.L. Taper. 2002. Connecting geographical distributions with population process. *Ecology Letters*. 5: 223-231.
- McCoy E.D. & E.F. Connor. 1980. Latitudinal gradient in the species diversity of Northamerica mammals. *Evolution*. 34: 193-203.
- Miller, R.S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology*. 45: 256-272.
- Miller, R.S. 1967. Pattern and process of competition. *Advances in ecological Research*. 4: 1-74.
- Monterrubio, T.C. 1995. Biología y distribución de la Tuza Queretana *Cratogeomys neglectus* (Rodentia: Geomyidae) en Pinal de Amoles, Querétaro, México. B.S. thesis, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, División de Ciencias Biológicas y de la Salud. 71 pp.
- Morse, D.H. 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *American Naturalist*. 108: 818-830.
- Munguía-Carrara, M. 2004. Representatividad mastofaunística en Áreas Naturales Protegidas y Regiones Terrestres Prioritarias en el Eje Neovolcánico: Un Modelo de Conservación. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Nakazawa, Y., A.T. Peterson, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro. 2004. Seasonal niches of nearctic-neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *The Auk*. 121: 610-618.
- Neuvonen, S. & P. Niemelä. 1981. Species richness of Macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs. *Oecologia*. 51: 364-370.
- Neuvonen, S. & P. Niemelä. 1983. Species richness and faunal similarity of arboreal insect herbivores. *Oikos* 40: 452-459.

- Page, M. D., P.H. Harvey y H.C.J. Godfray. 1991. Species-abundance, biomass and resources use distributions. *American Naturalist*. 138: 836-850.
- Patton, J. L. & M. N.F. da Silva. 1998. Rivers, refuges, and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. Pp. 202-213 in D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. *Endless forms: species and speciation*. Oxford Univ. Press. Oxford, U.K.
- Prentice, I.C., W. Cramer, S.P. Harrison, R. Leemans, R.A. Monserud y A.M. Solomon. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*. 19: 117-34.
- Pearson, R.G. & Dawson T.E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope useful? *Global Ecology and Biogeography*. 12: 361-372.
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modelling. *The Condor*. 103: 599-605
- Peterson, A.T., D.R.B. Stockwell, y D.A. Kluza. 2002. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. 617-623. En: J. M. Scott, P. J. Heglund, y M. L. Morrison, editors. *Predicting species occurrences: issues of scale and accuracy*. Island Press, Washington, D.C.
- Peterson A.T. & D.A. Vieglais. 2001. Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *Bioscience*. 51: 363-372.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sanchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 285: 1265-1267.
- Peterson, A. T. & C. R. Robins. 2003. Using Ecological-Niche Modeling to Predict Barred Owl Invasions with Implications for Spotted Owl Conservation. 17(4).
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modelling. *The quarterly review of Biology*. 78(4): 419-433.
- Peterson, A.T. 2003. Predictability of the geography of species' invasions via ecological niche modelling. *Quarterly Review of Biology*. 78: 419-433.
- Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary Ecology*. 3ra Edición. Harper y Rice. New York.
- Pomeroy, D. & D. Ssekabiira. 1990. An analysis of the distributions of terrestrial birds in Africa. *Afr. J. Ecol.* 28: 1-13.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*. 3: 349-361.
- Ramírez-Pulido, J. 1999. Biodiversidad Mastozoológica del Eje Neovolcánico, México. Lab. de Zoología, UAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: J 121. México, DF.
- Rappoport, E.H. 1982. *Areography: Geographical Strategies of species*. New York. Pergamon Press.
- Rice, N. H., E. Martínez-Meyer, y A. T. Peterson. 2003. Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biol. J. Linn. Soc.* 80: 369-383.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. Arita. 2003. El componente Beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 89: 242-249.

- Roff, D.A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecology Monographs*. 60: 389-421.
- Roy, K., D. Jabonsky y J.W. Valentine. 2004. Beyond species Richness: Biogeographic patterns and biodiversity dynamics using other metrics of diversity. 151-170. En: M.E. Lomolino & L.R. Heaney. 2004. *Frontiers of Biogeography: New directions in the Geography of Nature*. Sinauer. 436 p.
- Rzendowsky, J. & G. C. Rzendowsky. 1989. Sinopsis numérica de la flora fanerogámica del Valle de México. *Acta Botánica*. 8: 15-30.
- Sánchez-Cordero, V. 1998. Mamíferos de Veracruz. Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: A 26. México, DF.
- Sánchez-Cordero, V. 2000. Diversidad y distribución mastofaunística en las regiones prioritarias para conservación del estado de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: L47. México, DF.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation Gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 63-76.
- Sánchez-Cordero, V. S. Sarkar, D. Stockwell y H. Liu. 2006. Competition limits the southern distribution of bobcats *Lynx rufus*. En rev.
- Schoener, T. W. 1987. The geographical distribution of rarity. *Oecologia*, 74: 161-173.
- Servín, J. 1998. Los mamíferos del estado de Durango, México. Instituto de Ecología AC. Centro Regional-Durango. Bases de datos SNIB-CONABIO: P 64. México, DF.
- Severing J. & F. Skov. 2004. Limiting filling of the potential range in European tree species. *Ecol. Letters*. 7: 565-573.
- Segurado, P. & Araújo M. B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*. 31: 1555-1568.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 19(11): 605-611.
- Simpson, G. 1964. Species density of North America recent mammals. *Systematic Zoology*. 213: 57-63.
- Skov, F. & J.C. Svenning. 2004. Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography*. 27: 366-380.
- Southwood, T. R. E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 33: 171-214.
- Sosa Fernández, V. 1998. Inventario de los mamíferos de las reservas de la biósfera Mapimí, La Michilía, El Cielo y Calakmul. Instituto de Ecología AC. Bases de datos SNIB-CONABIO: P 27. México, DF.
- Stockwell, D.R.B. & I.R. Noble. 1992. Induction of set of rules from animal distribution data: a robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*. 33: 385-390.
- Stockwell, D.R.B. & D.P. Peters. 1999. The GARP modeling system: Problems and solutions automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems*. 13: 143-158.
- Sykes, M.T. 1997. The biogeographic consequences of forecast changes in the global environment: individual species' potential range changes. Past and future rapid environment changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota (ed. by B. Huntley). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist*. 107: 481-501.

- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species range shifts under climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 2020-2027.
- Thuiller, W, M.B. Araújo y S. Lavorel. 2004. *Journal of Biogeography*. 31: 353-361.
- Vázquez & Stevens. 2004. The latitudinal gradient in Niche Breadth: Concepts and Evidence. *The American Naturalist*. 164(1):E1-E19.
- Velázquez, A. 1998. Análisis de la heterogeneidad ambiental y conectividad de las áreas naturales del sur del Valle de México. Lab. de Biogeografía y Sinecología. Fac. de Ciencias, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO: B 144. México, DF.
- Villa, B. & F.A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Editorial Iberoamérica. México. 140 p.
- Wiens, J.J. 1989. *The Ecology of Bird Communities. Foundations and Patterns*. Cambridge University press.
- Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and origin of species. *Evolution*. 58(1): 193-197.
- Wiens, J.J. & M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecol. & Evol.* 19(12): 639-644.
- Wilson, J.W. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28: 124-140.
- Willis, J.L. 1922. *Age and area*. Cambridge University press. Cambridge.
- Woodward, F.I. & B.G. Williams. 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio*. 69: 189-197.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright, D.H. & J.H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*. 92: 416-428.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. USA.
- Zuur, A.F. & G.M. Smith. In prep. Brodgar. *Analysis of Ecological Data*. U.K.

ANEXO I.

Especies de mamíferos endémicos de México (claves).

Clave Especie	Especie	Clave Especie	Especie
arthir	<i>Artibeus hirsutus</i>	micoax	<i>Microtus oaxacensis</i>
chaeac	<i>Chaetodipus arenarius</i>	micqua	<i>Microtus quasiater</i>
chaeart	<i>Chaetodipus artus</i>	musharr	<i>Musonycteris harrisoni</i>
chaegold	<i>Chaetodipus goldmani</i>	myocar	<i>Myotis carteri</i>
chaelin	<i>Chaetodipus lineatus</i>	myopen	<i>Myotis peninsularis</i>
chaeper	<i>Chaetodipus permix</i>	myopla	<i>Myotis planiceps</i>
crafum	<i>Cratogeomys fumosus</i>	myoviv	<i>Myotis vivesi</i>
cragol	<i>Cratogeomys goldmani</i>	nelgol	<i>Nelsonia goldmani</i>
cragym	<i>Cratogeomys gymnurus</i>	nelneo	<i>Nelsonia neotomodon</i>
cramerr	<i>Cratogeomys merriami</i>	neoaug	<i>Neotoma angustapalata</i>
craneg	<i>Cratogeomys neglectus</i>	neogol	<i>Neotoma goldmani</i>
cratyl	<i>Cratogeomys tylorhinus</i>	neonel	<i>Neotoma nelsoni</i>
crazin	<i>Cratogeomys zinseri</i>	neopal	<i>Neotoma palatina</i>
crymag	<i>Cryptotis magna</i>	neophe	<i>Neotoma phenax</i>
crymex	<i>Cryptotis mexicana</i>	neoals	<i>Neotomodon alstoni</i>
cynmex	<i>Cynomys mexicanus</i>	ortcun	<i>Orthogeomys cuniculus</i>
dasmex	<i>Dasyprocta mexicana</i>	ortlan	<i>Orthogeomys lanius</i>
dipgra	<i>Dipodomys gravipes</i>	orymel	<i>Oryzomys melanotis</i>
dipnel	<i>Dipodomys nelsoni</i>	osgban	<i>Osgoodomys banderanus</i>
dipphi	<i>Dipodomys phillipsii</i>	papalc	<i>Pappogeomys alcorni</i>
geotro	<i>Geomys tropicalis</i>	papbull	<i>Pappogeomys bulleri</i>
glomor	<i>Glossophaga morenoi</i>	papmek	<i>Peromyscus mekisturus</i>
habchin	<i>Habromys chinanteco</i>	perbea	<i>Peromyscus beatae</i>
hablep	<i>Habromys lepturus</i>	perbull	<i>Peromyscus bullatus</i>
habsim	<i>Habromys simulatus</i>	perdif	<i>Peromyscus difficilis</i>
hodall	<i>Hodomys alleni</i>	pereva	<i>Peromyscus eva</i>
lepfla	<i>Lepus flavigularis</i>	perfur	<i>Peromyscus furvus</i>
liospe	<i>Liomys spectabilis</i>	perhoo	<i>Peromyscus hooperi</i>
marcan	<i>Marmosa canescens</i>	permeg	<i>Peromyscus megalops</i>
megcry	<i>Megadontomys cryophilus</i>	permelca	<i>Peromyscus melanocarpus</i>
megnel	<i>Megadontomys nelsoni</i>	permelph	<i>Peromyscus melanophrys</i>
megtho	<i>Megadontomys thomasi</i>	permelan	<i>Peromyscus melanurus</i>
meggig	<i>Megasorex gigas</i>	peroch	<i>Peromyscus ochraventer</i>

ANEXO I. Continuación de Especies de mamíferos endémicos de México (claves).

Clave Especie	Especie
perper	<i>Peromyscus perfulvus</i>
perpol	<i>Peromyscus polius</i>
persim	<i>Peromyscus simulus</i>
perspi	<i>Peromyscus spicilegus</i>
pertru	<i>Peromyscus truei</i>
perwin	<i>Peromyscus winkelmani</i>
peryuc	<i>Peromyscus yucatanicus</i>
perzar	<i>Peromyscus zarhynchus</i>
plemex	<i>Plecotus mexicanus</i>
reibur	<i>Reithrodontomys burti</i>
reichry	<i>Reithrodontomys chryso</i>
reihir	<i>Reithrodontomys hirsut</i>
rhemex	<i>Rheomys mexicanus</i>
rhoaen	<i>Rhogeessa aeneus</i>
rhoall	<i>Rhogeessa alleni</i>
rhogen	<i>Rhogeessa genowaysi</i>
rhogra	<i>Rhogeessa gracilis</i>
rhomir	<i>Rhogeessa mira</i>
rhopar	<i>Rhogeessa parvula</i>
romdia	<i>Romerolagus diazi</i>
sciall	<i>Sciurus alleni</i>
scicoll	<i>Sciurus coliaei</i>
sciocu	<i>Sciurus oculus</i>
sigalle	<i>Sigmodon alleni</i>
sigleu	<i>Sigmodon leucotis</i>
sigmas	<i>Sigmodon mascotensis</i>
sorema	<i>Sorex emarginatus</i>
sormac	<i>Sorex macrodon</i>
sormill	<i>Sorex milleri</i>
sorore	<i>Sorex oreopolus</i>
sorscl	<i>Sorex sclateri</i>
sorsti	<i>Sorex stizodon</i>
sorven	<i>Sorex ventralis</i>
speado	<i>Spermophilus adocetus</i>
speann	<i>Spermophilus annulatus</i>
speatri	<i>Spermophilus atricapillus</i>
spemad	<i>Spermophilus madrensis</i>
speper	<i>Spermophilus perotensis</i>
spipyg	<i>Spilogale pygmaea</i>
sylcun	<i>Sylvilagus cuniculariu</i>
sylins	<i>Sylvilagus insonus</i>
tambull	<i>Tamias bulleri</i>
tamdur	<i>Tamias durangae</i>
tammea	<i>Tamiasciurus mearnsi</i>
tyltum	<i>Tylomys tumbalensis</i>
xennel	<i>Xenomys nelsoni</i>
zygtri	<i>Zygogeomys trichopus</i>

ANEXO II

Hábito: T= Terrestre, V= Volador, C= Cavador, A= Arborícola.

Grupo trófico: O=Omnívoro, I=Insectívoro, FG=Frugívoro-Granívoro, H=Herbívoro

Heterogeneidad topográfica: B= Heterogeneidad topográfica baja, A= Heterogeneidad topográfica Alta.

Orden: C=Carnívora, CH=Chiróptera, D=Didelphimorphia, I= Insectívora, R=Rodentia, L=Lagomorpha.

ANEXO II. Tabla de datos obtenidos para los mamíferos endémicos de México, Háb=Hábito, Pto.Med.AD=Latitud media del AD, AH= Ámbito hogareño, Gr. Tróf.= Grupo trófico, NE= Nicho ecológico, AD= Área de distribución, AD/NE= Proporción de ocupación del NE, HA= Heterogeneidad ambiental topográfica.

Orden	Familia	Especie	Háb.	Masa(g)	Pto.Med. AD.	ÁH(log)	Gr. tróf.	NE (km ²)	AD (km ²)	AD/NE	HA.
C	Sciuridae	spipyg	T	230	19.3	-1.67	O	232850	124093	0.53	B
CH	Vespertonidae	rhogen	V	3.9	22.5	0.12	I	4	4	1	B
CH	Vespertonidae	myopla	V	3	24.75	0.24	I	53	53	1	B
CH	Vespertonidae	myoviv	V	20.5	27.5	-0.6	C	2909	2909	1	B
CH	Vespertonidae	myopen	V	7	23.9	-0.13	I	3542	3540	1	B
CH	Vespertonidae	rhomir	V	3	18.75	0.24	I	13292	5480	0.41	B
CH	Vespertonidae	rhogra	V	3.5	20.15	0.17	I	217460	33923	0.16	B
CH	Vespertonidae	myocar	V	4.8	20.25	0.03	I	123403	63482	0.51	B
CH	Phyllostomidae	musharr	V	11.6	18.25	-0.36	N	138626	72264	0.52	B
CH	Vespertonidae	rhoaen	V	3.9	19.8	0.12	I	207710	86260	0.42	B
CH	Phyllostomidae	glomor	V	9.2	17.4	-0.25	N	389097	202305	0.52	B
CH	Vespertonidae	rhoall	V	6.9	19.05	-0.13	I	419584	242789	0.58	B
CH	Phyllostomidae	arhir	V	35.5	22.3	-0.85	FG	499674	331889	0.66	B
CH	Vespertonidae	rhopar	V	4.1	22.5	0.1	I	1120839	748834	0.67	B
CH	Vespertonidae	plemex	V	7	23.25	-0.13	I	1080274	815727	0.76	B
D	Didelphidae	marcan	A	42	21.55	-0.92	FG	772161	518764	0.67	B
I	Soricidae	sorsti	C	7	17.25	-0.13	I	2	2	1	A
I	Soricidae	sorscl	C	7	17.25	-0.13	I	217	217	1	B
I	Soricidae	sormac	C	7	19.25	-0.13	I	83892	8003	0.1	B
I	Soricidae	sormill	C	3.7	27.25	0.15	I	23284	8429	0.36	B
I	Soricidae	sorven	C	7	18.5	-0.13	I	52671	17098	0.32	B
I	Soricidae	crymag	C	7	17.25	-0.13	I	85897	21570	0.25	A
I	Soricidae	crymex	C	7	19.55	-0.13	I	529886	174004	0.33	B
I	Soricidae	sorema	C	5	19.75	0.01	I	368218	227214	0.62	A
I	Soricidae	meggig	C	10.6	19.08	-0.32	I	402885	238385	0.59	B
I	Soricidae	sorore	C	5	21.5	0.01	I	424796	261198	0.61	B
L	Leporidae	syhns	T	3000	17.5	0.5	H	4	4	1	B
L	Leporidae	romdia	C	477	19	-0.55	H	82318	7783	0.09	A
L	Leporidae	lepfla	T	3500	16.35	0.58	H	94157	22335	0.24	B
L	Leporidae	syhcn	T	2050	20.05	0.28	H	567345	337509	0.59	B
R	Muridae	megnel	T	75	18.75	-1.17	FG	1	1	1	B
R	Geomysidae	craneg	C	150	21	-1.48	H	1	1	1	B
R	Geomysidae	papalc	C	150	19.75	-1.48	H	1	1	1	A
R	Muridae	neonel	A	198	19.75	-1.6	O	1	1	1	A
R	Geomysidae	ortlan	C	500	19.25	-0.52	H	4	4	1	B
R	Muridae	nelgol	T	52.4	19.5	-1.02	H	53	49	0.92	A
R	Geomysidae	ortcun	C	500	16.5	-0.52	H	65	65	1	B
R	Geomysidae	crazin	C	150	21	-1.48	H	188	86	0.46	B

ANEXO II. Tabla de datos obtenidos para los mamíferos endémicos de México, Háb=Hábito, Pto.Med.AD=Latitud media del AD,ÁH= Ámbito hogareño, Gr. Tróf.= Grupo trófico, NE= Nicho ecológico, AD= Área de distribución, AD/NE= Proporción de ocupación del NE, HA= Heterogeneidad ambiental topográfica.

Orden	Familia	Especie	Háb.	Masa(g)	Pto.Med. AD.	ÁH(log)	Gr. tróf.	NE (km ²)	AD (km ²)	AD/NE	H
R	Muridae	perwin	T	40	18.75	-0.9	FG	122	121	0.99	HB
R	Muridae	xennel	A	120.2	21	-1.38	H	123	123	1	HB
R	Muridae	papmek	T	60	18.75	-1.08	FG	769	152	0.2	HB
R	Geomyidae	geotro	C	350	22.5	-0.73	H	270	270	1	HB
R	Muridae	ryltum	A	280	17.5	-0.85	O	757	310	0.41	HB
R	Sciuridae	tammae	A	225	31.75	-1.66	FG	641	641	1	HB
R	Muridae	habsim	A	40	20.25	-0.9	FG	1355	655	0.48	HB
R	Muridae	micoax	C	40.4	17.5	-0.9	H	12743	960	0.08	HA
R	Geomyida	crafum	C	150	19.25	-1.48	H	1789	1089	0.61	HB
R	Geomyida	zygtri	C	500	18.5	-0.52	H	1163	1120	0.96	HA
R	Muridae	hablep	A	85	17.25	-1.23	FG	6248	2494	0.4	HA
R	Muridae	neoaug	A	198	23.25	-1.6	O	5432	2599	0.48	HB
R	Muridae	perzar	T	40	19.5	-0.9	FG	7373	4674	0.63	HB
R	Muridae	liospe	T	40	17	-0.9	FG	15543	6168	0.4	HB
R	Muridae	neopal	A	198	22	-1.6	O	24071	7294	0.3	HB
R	Heteromyidae	habchin	C	40	19.25	-0.9	FG	21534	7771	0.36	HB
R	Muridae	themex	T	19	16.5	-0.57	C	50760	7984	0.16	HB
R	Muridae	mecgry	T	75	17.25	-1.17	FG	65141	8704	0.13	HA
R	Heteromyidae	chaelin	C	23	22.75	-0.66	FG	14275	9180	0.64	HB
R	Heteromyidae	dipgra	C	92	30.5	-1.26	FG	28159	9199	0.33	HB
R	Muridae	perbull	A	40	17.5	-0.9	FG	83869	9209	0.11	HB
R	Muridae	persim	T	26.3	23	-0.71	FG	12868	10690	0.83	HB
R	Muridae	permelan	T	33.5	16.5	-0.82	FG	42152	10914	0.26	HA
R	Muridae	peroch	T	40	22.36	-0.9	FG	22832	12173	0.53	HB
R	Sciuridae	cynmex	C	26	25.5	-0.71	H	20494	15525	0.76	HB
R	Muridae	reibur	T	20	27	-0.59	FG	17519	16588	0.95	B
R	Muridae	perhoo	T	36	26.5	-0.85	FG	46450	16730	0.36	HB
R	Muridae	peryuc	T	32.8	19.8	-0.81	FG	42966	18479	0.43	HB
R	Sciuridae	sciall	A	420	24.25	-0.62	FG	885413	18785	0.02	HB
R	Muridae	sigmas	T	82.9	18.35	-1.22	O	356603	21999	0.06	HB
R	Heteromy	chaegold	C	21.35	27.5	-0.62	FG	23600	23600	1	HB
R	Sciurida	sciocu	A	625	21	-0.4	FG	42598	23850	0.56	HA
R	Muridae	perpol	T	40	29.25	-0.9	FG	37505	28437	0.76	HA
R	Muridae	reibir	T	20	21	-0.59	FG	44864	32137	0.72	HB
R	Muridae	perper	T	52.4	19.5	-1.02	FG	44375	34324	0.77	HB
R	Heteromyidae	chaeart	C	31	25	-0.79	FG	82748	38310	0.46	HB
R	Geomyidae	cragol	C	263	24.95	-0.89	H	57990	39226	0.68	HB

ANEXO II. Tabla de datos obtenidos para los mamíferos endémicos de México, Háb=Hábito, Pto.Med.AD=Latitud media del AD, ÁH= Ámbito hogareño, Gr. Tróf.= Grupo trófico, NE= Nicho ecológico, AD= Área de distribución, AD/NE= Proporción de ocupación del NE, H= Heterogeneidad ambiental topográfica.

Orden	Familia	Especie	Háb.	Masa(g)	Pto.Med. AD.	ÁH(log)	Gr. tróf.	NE (km ²)	AD (km ²)	AD/NE	H
R	Geomiyidae	cragol	C	263	24.95	-0.89	H	57990	39226	0.68	HB
R	Muridae	permelca	T	58.8	17.25	-1.07	FG	313615	45489	0.15	HA
R	Sciuridae	spenad	C	153.5	27	-1.49	FG	145606	46426	0.32	HA
R	Geomiyidae	cragym	C	620.5	20	-0.4	H	77918	47331	0.61	HB
R	Muridae	pervea	T	17.8	25.65	-0.54	FG	193058	47347	0.25	HB
R	Dasyproctidae	dasmex	T	2000	19.51	0.26	FG	74376	49430	0.66	HB
R	Muridae	neophe	A	227.5	26.25	-1.66	O	163644	55027	0.34	HB
R	Sciuridae	speper	C	140	19.5	-1.45	FG	262290	55559	0.21	HA
R	Sciuridae	speatri	C	275	26.75	-0.86	FG	82802	56008	0.68	HB
R	Sciuridae	speado	C	125	18.5	-1.4	FG	140131	57861	0.41	HB
R	Geomiyidae	papbull	C	145	20.25	-1.46	H	162010	59699	0.37	HB
R	Muridae	neocals	A	40	19.25	-0.9	FG	214844	63618	0.3	HA
R	Muridae	megrho	T	80	17.75	-1.2	FG	177826	69000	0.39	HB
R	Muridae	reichy	T	19	19.5	-0.57	FG	462301	72833	0.16	HA
R	Heteromyidae	chaper	C	31	25.75	-0.79	FG	116660	79805	0.68	HB
R	Muridae	nehneo	T	52.4	23	-1.02	H	370087	84710	0.23	HB
R	Muridae	perfur	T	33	19.75	-0.81	FG	205864	94634	0.46	HB
R	Geomiyidae	cramerr	C	1198	19.25	-0.03	H	411578	101388	0.25	HA
R	Sciuridae	tambull	T	71.5	24.25	-1.15	FG	139045	104043	0.75	HB
R	Muridae	micqua	C	40	19.75	-0.9	H	492612	116926	0.24	HB
R	Heteromyidae	chacar	C	23	27.65	-0.66	FG	480733	117989	0.25	HB
R	Sciuridae	speann	C	500	19.8	-0.52	FG	179693	132699	0.74	HB
R	Muridae	neogol	T	198	25.5	-1.6	H	156330	139821	0.89	HB
R	Geomiyidae	cratyl	C	424.5	20	-0.62	H	408860	145176	0.36	HA
R	Muridae	hodall	A	369.3	20	-0.7	FG	375388	173504	0.46	HB
R	Muridae	osgban	A	44.8	19.05	-0.95	FG	271988	198750	0.73	HB
R	Muridae	perbea	T	26.3	18.08	-0.71	FG	475976	209715	0.44	HB
R	Sciuridae	tamdur	T	74.5	25.25	-1.17	FG	713623	219899	0.31	HA
R	Muridae	perspi	T	26.3	16.69	-0.71	FG	456229	253226	0.56	HB
R	Heteromyidae	dipphi	C	41	21.5	-0.91	FG	661522	268000	0.41	HA
R	Muridae	permeg	T	66.2	16.38	-1.12	FG	530614	321173	0.61	HA
R	Sciuridae	scicoll	A	465	24	-0.57	FG	601747	325408	0.54	HB
R	Muridae	sigalle	T	138	19.8	-1.44	O	376736	326856	0.87	HB
R	Muridae	sigleu	T	129	22.25	-1.41	O	563246	361081	0.64	HA
R	Heteromyidae	dipnel	C	89	26.75	-1.25	FG	539421	379861	0.7	HB
R	Muridae	orymel	T	25	20.3	-0.69	FG	715678	469911	0.66	HB
R	Muridae	permelph	T	40	21.25	-0.9	FG	1059532	591402	0.56	HA
R	Muridae	pertru	T	23.3	38.25	-0.66	FG	1077398	702267	0.65	HA
R	Muridae	perdif	T	28	22.75	-0.74	FG	1061889	736274	0.69	HA

9653267-4

Tel. 55491477

Kalahya@yahoo.com.mx.