



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la relación planta-animal en la
distribución de *Ctenosaura oaxacana*
(Iguanidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ZELTZIN CORINA RODRÍGUEZ ORTÍZ



DIRECTOR DE TESIS:
M. EN C. JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA
2016

Ciudad Universitaria, CDMX



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.

1. Datos del alumno

Rodríguez
Ortíz
Zeltzin Corina
54 26 08 22
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308104613

2. Datos del tutor

M en C
José Alberto
Cruz
Silva

3. Datos del sinodal 1

Dr
Víctor Hugo
Reynoso
Rosales

4. Datos del sinodal 2

Dr
Alfonso Octavio
Delgado
Salinas

5. Datos del sinodal 3

Dra
Angela Patricia
Cuervo
Robayo

6. Datos del sinodal 4

Biol
Adriana Judith Xóchitl
González
Hernández

7. Datos del trabajo escrito.

Efecto de la relación planta-animal en la distribución de *Ctenosaura oaxacana*
(Iguanidae)
78 p.
2016

AGRADECIMIENTOS

A mis profesores de taller: M. en C. José Alberto Cruz Silva, al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales y a la Bióloga Adriana González Hernández por la preparación y apoyo durante estos dos años. A los botánicos que asesoraron en la selección de árboles: al Dr. Alfredo Saynes, María Félix Ramos Ordoñez, a la Dra. Helga Ochoterena Booth y sus estudiantes, a la Dr. Lidia Irene Cabrera Martínez, a la M. en C. Josefina Barajas, a M. en C. Claudia Gallardo Hernández y al M. en C. Rafael Torres Colín. A la Dra. Angela Cuervo por su ayuda en el entendimiento de los programas utilizados. Al equipo de campo: Ricardo Colín, Hugo Salinas, Jeffrey Corneil por los datos de registro y sus comentarios sobre observaciones en campo y a la M. en C. Gabriela Juárez Díaz por compartir su experiencia y conocimiento sobre la especie.

Agradecimientos personales

A la mujer de mi papá y al señor de mi mamá, por ser los mejores padres; por su amor de todos los días y el apoyo; por su otra hija que indiscutiblemente es mi mejor amiga. A “Fafanito”, por ser otro papá para nosotros, por sus ánimos y apoyo que desde pequeña me dio. Gracias a toda mi familia con la que sonrío (al menos) cada día.

A nuestro gran equipo de taller: Micho, Hugo, Isela, Gerardo, Dulce y Paulina, porque “somos amigos, no nos juzgamos”, todos los días y noches que pasamos juntos los voy a recordar con cariño.

A quienes han formado parte de mi vida para formar una amistad que el tiempo solo puede hacer crecer. Annette, Marisol, Pilar, Ana, Maribel y Ruth. Diana Xochiquetzal y Alhelí, aprender con ustedes fue de lo mejor. Ruy por su apoyo y cariño durante tanto tiempo. Les deseo éxito y felicidad, aunque nuestros caminos se separen los llevo siempre en mi corazón.

A mis profesores Mario Flores, David García, Homero Torres, Carlos Balderas, Juan Carlos Pérez, Fauno y cuantos más, por enseñarme más que fórmulas o nombres, por ser un ejemplo para mí, por su apoyo y confianza.

A las personas que simplemente me hacen feliz, ustedes que han estado conmigo cada día, que aún en los momentos difíciles son quienes me dan alegría.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivos	7
Justificación	8
Hipótesis y predicciones	9
Antecedentes	10
Materiales y métodos	
Especie de estudio	14
Área de estudio	14
Árboles refugio para <i>Ctenosaura oaxacana</i>	15
Puntos de presencia	16
Modelos de distribución de especies	16
Validación de modelos de distribución de especies	20
Validación de los MDE en campo	22
Condiciones climáticas y bióticas que ocupa	
<i>Ctenosaura oaxacana</i>	24
Resultados	
Puntos de presencia	25
Mapas de distribución de los árboles refugio	25
Mapas de distribución de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	26
Validación de los modelos de distribución	32

Validación de los MDE en campo	33
Datos obtenidos en campo	38
Condiciones para la presencia de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	45
Discusión	
Árboles refugio de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	47
Inclusión de las interacciones bióticas en MDEs y su validación	48
Importancia de los datos de campo	51
Condiciones climáticas y bióticas que ocupa <i>Ctenosaura oaxacana</i>	54
Conclusiones	56
Literatura citada	57
Anexo	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución reportada para <i>Ctenosaura oaxacana</i>	13
Figura 2. Tipos de vegetación en Oaxaca	15
Figura 3. Matriz de confusión	20
Figura 4. Localidades visitadas en campo	23
Figura 5. Mapas de distribución de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	28
Figura 6. Validación en campo de los tres mejores mapas resultantes de los MDE	35
Figura 7. Oquedades de los árboles refugio	40
Figura 8. Temperaturas ambiental y de microhábitat	41
Figura 9. Mapa de distribución de <i>Ctenosaura oaxacana</i> (MDE CSRcampo)	43

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Antecedentes de <i>Ctenosaura oaxacana</i>	12
Cuadro 2. Modelos de distribución de especies generado en MaxEnt	19
Cuadro 3. Métricas de evaluación para modelos binarios	21
Cuadro 4. Registros de presencia	26
Cuadro 5. Valores de métricas de evaluación de MDE	32
Cuadro 6. Especies de árboles refugio. Seleccionadas y observadas.	39
Cuadro 7. Valores de métricas de evaluación de los mejores MDEs	42
Cuadro 8. Porcentaje de contribución de variables en el modelo CSRcampo	44
Cuadro 9. Valores de las variables bióticas y abióticas del MDE CSRcampo	45

RESUMEN

La distribución de las especies responde a factores como el clima, la topografía y la altitud en la que se encuentran. Éstas son las variables que se usan con mayor frecuencia en los modelos de distribución de las especies (MDE) que intentan predecir sus sitios de presencia. La dispersión de los organismos y las interacciones ecológicas no son aspectos que sean considerados comúnmente en la realización de MDE. La iguana de cola espinosa (*Ctenosaura oaxacana*) es endémica de Oaxaca, México, utiliza las oquedades de los árboles de la selva baja caducifolia como refugio.

Se evaluó la relación entre los árboles refugio y la iguana *C. oaxacana* para saber si tiene un papel importante en la distribución de la especie. Se elaboraron modelos de distribución de especies (MDE) en MaxEnt utilizando variables bióticas (distribución de los árboles refugio de *C. oaxacana*), abióticas (clima y edafología) y combinaciones de ambas. Se registraron 12 árboles utilizados como refugio en el área de distribución de *C. oaxacana*; la iguana no tiene preferencia por una especie de árbol en particular sino que ocupa los árboles con mayor abundancia en el sitio. Se eligieron los mejores modelos con base en métricas de evaluación Kappa y TSS. Para evaluar el desempeño de los mejores modelos se visitaron todas las localidades posibles en el área de distribución de *C. oaxacana*.

El mejor modelo fue aquel en el que se integraban las variables bióticas, abióticas e incluía los datos tomados en campo (Kappa: 0.838; TSS: 0.837), por lo que la información ecológica es una variable predictiva conveniente para incluir en los MDE. La relación que existe entre los árboles con oquedades y *C. oaxacana* juega un papel importante en la distribución de la especie.

ABSTRACT

The species' distribution depend on factors as climate, topography and altitude, these variables are the most used in the species distribution models (SDM) to predict the species' presence sites. Dispersion and ecological interactions are not commonly used on SDM. The Oaxacan spiny tailed iguana, *Ctenosaura oaxacana* is endemic from Oaxaca, Mexico, and this specie uses hollows in dry forest trees as refuge.

The association between *Ctenosaura oaxacana* and trees that offer refuge was evaluated to know if that relation has an important role in determining the distribution of species. SDMs were developed in MaxEnt using biotic variables (distribution of *C. oaxacana* trees refuge), abiotic (climate and soil) and combinations of these variables. In the *C. oaxacana* distribution area 12 species of trees refuges were registred, the iguana has no preference for a particular species but it occupied the most abundant tree species on the locality.

The best models were chosen based on evaluation metrics as TSS and kappa. To evaluate the accuracy of the models were visited all possible locations on the range of *C. oaxacana*. The best model was which includes biotic and abiotic variables (Kappa: 0.838; TSS: 0.837). The association between hollows of the trees and *C. oaxacana* plays an important role in the species' distribution. Therefore, ecological information is a convenient variable to include in the SDM.

INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies está influenciada por diversos factores en los que se incluyen las condiciones abióticas del ambiente, su interacción con otras especies, las regiones a las que la especie es capaz de dispersarse y su historia evolutiva (Soberón y Peterson, 2005; Peterson et al., 2011).

Los modelos de distribución de especies (MDE) son métodos empíricos que relacionan las observaciones de campo con variables ambientales que predicen la distribución de las especies. Son una herramienta en campos como la biogeografía, evolución y la ecología (Guisan y Thuiller, 2005; Elith *et al.*, 2006), así como en las predicciones sobre el cambio climático y en la determinación de áreas para la conservación de la biodiversidad (Guisan y Thuiller, 2005; Araújo y Luoto, 2007; Elith *et al.*, 2011; Wisz *et al.*, 2013; Fong *et al.*, 2015; Moor *et al.*, 2015). Los MDE resultan útiles para reducir el esfuerzo de búsqueda de especies sobre todo de aquellas que son raras o de distribución poco conocida (Fois *et al.*, 2015).

Al realizar predicciones de distribución potencial son las variables abióticas las que se usan con mayor frecuencia en los modelos (Guisan y Hofer, 2003; McCain, 2010). Basándose en las variables ambientales de cada registro de presencia se asume que las especies no son afectadas por factores como la dispersión, la demografía y las interacciones bióticas. Cuando se prescinde de los factores bióticos en los MDE, las áreas de distribución generalmente se sobrepredicen (Anderson y Raza, 2010).

Las interacciones bióticas intervienen en la dinámica de las poblaciones, la composición de las comunidades e influyen en la distribución de las especies (Soberón y Peterson, 2005; Meier *et al.*, 2010). El estudio de las interacciones ecológicas pueden permitir un mejor entendimiento de cómo las especies responden a los cambios, ofreciendo predicciones de distribución más realistas, mas ha de considerarse que los modelos describen lo que sucede en un momento específico de tiempo pues las interacciones no son estáticas (Delean *et al.*, 2013; Wisz *et al.*, 2013). Las especies están en contacto con el ambiente y mantienen interacciones con otras especies por medio de la depredación, la competencia y el mutualismo. En ocasiones la presencia de una especie favorece el crecimiento, supervivencia o reproducción de una segunda especie (Mittelbach, 2012). Aun así, aspectos como la dispersión de los organismos y las interacciones ecológicas han sido poco utilizados en la construcción de MDE (Davis *et al.*, 1998; Guisan *et al.*, 2006).

La iguana de cola espinosa de Oaxaca (*Ctenosaura oaxacana*) es una especie que puede encontrarse dentro de las oquedades de los árboles en la selva baja caducifolia. Las oquedades que se forman en los troncos de los árboles representan un microhábitat en el que es posible encontrar diversas especies (Saunders *et al.*, 1982; Zapponi *et al.*, 2014). Las oquedades en árboles son estructuras claves para los organismos que dependen en alguna parte de su ciclo de vida de la madera muerta, de árboles senescentes o muertos (organismos saproxílicos) y hospedan numerosas especies amenazadas (Micó *et al.*, 2015).

Para la herpetofauna, las oquedades proveen refugio, sitios de alimentación y permiten la regulación de temperatura (Webb y Shine, 1997).

Las oquedades en los troncos de árboles se pueden generar de manera natural por fragmentación de alguna rama, la caída de un rayo o la acción de insectos como termitas (Marcos-García *et al.*, 2011). Algunas especies de árboles presentan troncos con surcos que pueden formar oquedades como en el caso de *Haematoxylum brasiletto* y *Caesalpinia sp.* comúnmente llamado “Iguanero”. La formación de oquedades permite a los hongos acceder a los árboles para la descomposición de la madera (McLean *et al.*, 2015). Generalmente son los árboles más viejos los que presentan las oquedades (Koch *et al.*, 2008).

Algunas especies del género *Ctenosaura* presentan hábitos arborícolas, *C. hemilopha* pasa gran parte del tiempo refugiado en algún árbol del que sólo se mueve para alimentarse (Blázquez y Rodríguez-Estrella, 2007). El complejo de especies *C. quinquecarinata* es considerado arbóreo o terrestre (Hasbún *et al.*, 2005), *C. bakeri* habita en manglares de Honduras utiliza las oquedades y ramas huecas para refugiarse (Gutsche, 2005). *Ctenosaura oaxacana* ha sido encontrada siempre asociada con árboles huecos (Blázquez y Rodríguez-Estrella, 2007; Rioja *et al.*, 2012 y Díaz, 2014). Esta relación además de proveerles protección a las iguanas, les brinda acceso al alimento que consiste en hojas e insectos (Hasbún y Köhler, 2009).

Las observaciones en campo de *C. oaxacana* relacionan la presencia de las iguanas con árboles con oquedades dentro de la selva baja caducifolia, lo anterior puede verse como un factor de tipo biótico para integrar en los MDE con el fin de

generar modelos más realistas que proporcionen información para el estudio y conservación de la especie.

OBJETIVOS

General

Determinar cuánto afectan los árboles refugio, como una variable en la distribución de *Ctenosaura oaxacana*

Particulares

- Identificar las especies de árboles que pueden servir de refugio a las iguanas y sus registros de presencia
- Realizar modelos de distribución de *C. oaxacana* en MaxEnt utilizando variables climáticas, de suelo, los árboles que brindan refugio a *C. oaxacana* y la combinación de las variables
- Validar en campo la distribución potencial de *C. oaxacana*, obtenida con los mejores valores de las métricas de evaluación
- Estimar las condiciones abióticas y bióticas existentes en la distribución de *C. oaxacana* a partir del modelo de distribución potencial

JUSTIFICACIÓN

La iguana de cola espinosa *Ctenosaura oaxacana* es considerada por la IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) como una especie en peligro crítico de extinción y en México la NOM-059-SEMARNAT-2010 la cataloga como especie amenazada. Díaz (2014) indica que la principal amenaza para las iguanas de cola espinosa de Oaxaca es la pérdida de hábitat, el cambio de uso de suelo y la utilización de la madera de los árboles que son refugio de la iguana. El tipo de vegetación donde habita *C. oaxacana* es la selva baja caducifolia, la cual ha sufrido una gran pérdida en todo el país, quedando remanentes de vegetación nativa que ocupan solo el 26% de la cobertura original (Challenger y Dirzo, 2009; Meave *et al.*, 2012).

La relación que tiene *C. oaxacana* con las especies de árboles de la zona puede jugar un papel importante como variable dentro de los modelos de distribución de especies (MDE), ya que ofrece mayor realismo en las predicciones (Araújo y Luoto, 2007; Wisz *et al.*, 2013; Fois *et al.*, 2014). A su vez, el conocimiento de la distribución de las poblaciones de iguanas permite generar estrategias de conservación (Austin, 2002).

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La relación que existe en el uso de oquedades de las plantas donde se refugia *Ctenosaura oaxacana* interviene como una variable en la distribución de la iguana de cola espinosa en el estado de Oaxaca, México.

- La distribución de *C. oaxacana* está determinada por la distribución de las plantas que usa como refugio
- La distribución de *C. oaxacana* está relacionada por variables climáticas
- La distribución de *C. oaxacana* está dada por ambos factores

ANTECEDENTES

El uso de MDE para conocer la distribución de las especies es amplio (Guisan y Thuiller, 2005; Franklin *et al.*, 2009; Van Andel *et al.*, 2015; Moor *et al.*, 2015). Con frecuencia los objetivos de ese tipo de estudios se centran en determinar el nicho ecológico de las especies a partir del conocimiento sobre los organismos y el ambiente en el que se encuentran (Delean *et al.*, 2013).

El uso de variables bióticas que intervienen en la distribución de las especies no es desconocido, pero no ha sido utilizado como un factor común durante el proceso de predicción de las áreas en las que las especies se distribuyen (Soberón y Nakamura, 2009; Boulangeat *et al.*, 2012). En algunos estudios se han incluido factores bióticos para predecir la distribución de especies (Meier *et al.*, 2010). Araújo y Luoto (2007) estudiaron la influencia de plantas hospederas para la distribución de una especie de mariposa (*Parnassius mnemosyne*) en Europa. En Finlandia se modeló la distribución de cuatro especies de búhos (*Surnia ulula*, *Glaucidium passerinum*, *Strix aluco* y *Aegolius funereus*) incluyendo la interacción positiva de seis especies de pájaros carpinteros (*Picus canus*, *Dendrocopos major*, *D. minor*, *D. leucotos*, *Picoides tridactylus* y *Dryocopus martius*) que facilitan la creación de cavidades en árboles que los búhos usan como nido (Heikkinen *et al.*, 2007). Para predecir la distribución de la lagartija *Tiliqua adelaidensis* en el sur de Australia, Delean *et al.* (2013) utilizaron la distribución de dos pastos nativos *Aristida behriana* (Mueller) y *Cryptandra campanulata* (Schltdl.). González-Salazar *et al.* (2013) usaron la cobertura vegetal como variable biótica para modelar la distribución de una especie de mamífero (*Lynx rufus*) y un género de insectos (*Lutzomyia*) en México. Thomasson y Blouin-

Demers (2015) identificaron áreas del hábitat óptimo de *Heterodon platirhinos* mediante modelos de distribución utilizando la disponibilidad de presas.

Los estudios que se han realizado en los reptiles y el uso de oquedades como microhábitat son escasos. *Ctenosaura bakeri* es una especie endémica de Honduras que hace uso de las oquedades del manglar *Avicennia germinans* (L.) L. como refugio (Gutsche, 2005). Bungard *et al.* (2014) encontraron que la presencia de árboles con oquedades interviene en la distribución de dos especies de geckos, cuando la cantidad de oquedades aumentaba también lo hacía el número de geckos encontrados.

La iguana de cola espinosa *Ctenosaura oaxacana* es una especie endémica del estado de Oaxaca. La información que se tiene acerca de esta especie es muy reciente y escasa, en comparación con otras especies del género *Ctenosaura* (Díaz, 2014). Rioja *et al.* (2012) describieron la ecología de *C. oaxacana* en el Istmo de Tehuantepec, obteniendo que es la especie más abundante en la zona, prefieren la selva baja caducifolia e identificaron que la quema de pastizales en épocas secas deriva en la pérdida de hábitat de la iguana, que es la principal amenaza para estos reptiles. Díaz (2014) proporciona datos acerca de la historia de vida y dinámica poblacional de *C. oaxacana* (Cuadro 1) e indica que la población de Nizanda tiene una tasa de crecimiento estable, no suele ser depredada por el ser humano y el deterioro de su hábitat podría considerarse la principal amenaza para las poblaciones. Valenzuela-Ceballos *et al.* (2015) analizaron la capacidad de termorregulación de *C. oaxacana* en distintos tipos de hábitat que utiliza, además realizaron modelos de nicho a futuro para la región de Montecillo Santa Cruz, San Francisco del Mar, Oaxaca.

Cuadro 1. Antecedentes de *C. oaxacana*. Parámetros de historia de vida y demografía de una población de *C. oaxacana* en Nizanda, Oaxaca (Díaz, 2014).

Parámetro	<i>Ctenosaura oaxacana</i>
Talla mínima a la madurez sexual	11.2 ± 0.85 cm
Fecha de apareamiento	Noviembre-Diciembre
Fecha de ovoposición	Febrero-Marzo
Tamaño de nidada	5.6 ± 1.75 huevos
Densidad poblacional	21.4 individuos/hectárea
Proporción de sexos	1:1
Abundancia	1966 individuos
Tasa de crecimiento poblacional	$\lambda = 1.15$

La distribución de *C. oaxacana* que se encuentra reportada se puede consultar en las páginas de CONABIO, ReptileDataBase y MexicoHerps (Figura 1). En éstas fuentes las áreas no representan la distribución que se conoce de la especie, siendo amplia (ReptileDataBase) o limitada (CONABIO, MexicoHerps). Köhler (2002) publica un mapa con los puntos en donde observó ejemplares de la especie.

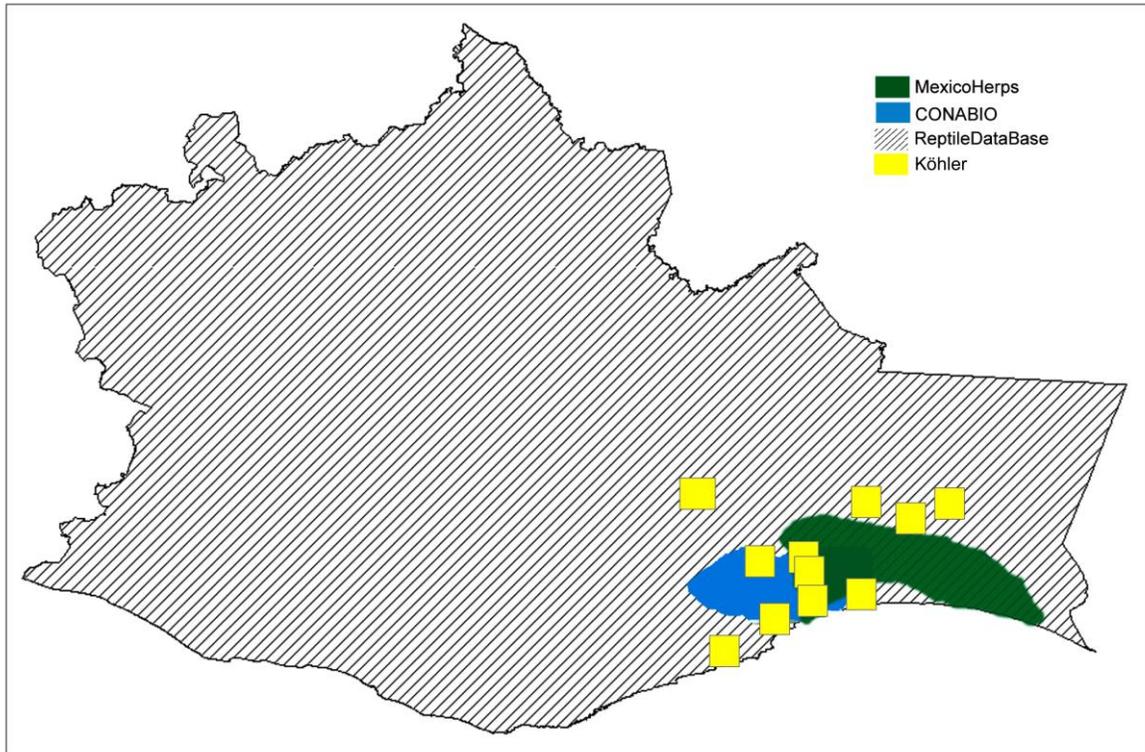


Figura 1. Distribución reportada para *Ctenosaura oaxacana* por MexicoHerps (área verde; <http://www.mexico-herps.com/page/2?s>), CONABIO (polígono azul; <http://naturalista.conabio.gob.mx/taxa/35322-Ctenosaura-oaxacana>), ReptileDataBase (área rayada que comprende todo el estado; <http://reptiledatabase.reptarium.cz/species?genus=Ctenosaura&species=oaxacana>) y Köhler (2002) (Cuadros amarillos).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio. La iguana de cola espinosa *Ctenosaura oaxacana* es de tamaño pequeño (170 mm en machos) con una cola corta y ancha con espinas, se alimentan principalmente de hojas, flores, frutos e insectos (Díaz, 2014). La especie es endémica del estado de Oaxaca. Se distribuye en bosque tropical, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 250 m, principalmente en la selva baja caducifolia (Rioja *et al.*, 2012). Se les encuentra a lo largo del año en oquedades que se forman en los árboles donde se refugian, Díaz (2014) reportó una relación entre *C. oaxacana* y las especies vegetales del género *Mimosa*. Se especula que usa suelos arenosos para incubar (Díaz *com. pers.*). Se considera que presentan una movilidad limitada y la principal fuente de amenaza para la especie es la destrucción del hábitat (Rioja *et al.*, 2012; Díaz, 2014), por lo que los árboles refugio parecen tener una relación importante con la iguana.

Área de estudio. *Ctenosaura oaxacana* sólo ha sido reportada para el estado de Oaxaca, el cual se encuentra en la región suroeste de la República Mexicana (Latitud 18° 39' - 15° 39' N; Longitud 93° 52' – 98° 32' O). Oaxaca sobresale por su diversidad de climas debido a la variedad de factores geográficos y marinos, meteorológicos y de relieve, que ocasiona la existencia de distintos ambientes (Trejo, 2004). Los climas presentes en el estado son el cálido-semiárido, semicálido-semiárido y cálido o semicálido-subhúmedo, que sostienen vegetaciones como el matorral, izotal, selva mediana caducifolia y selva baja caducifolia (Torres, 2004) (Figura 2).

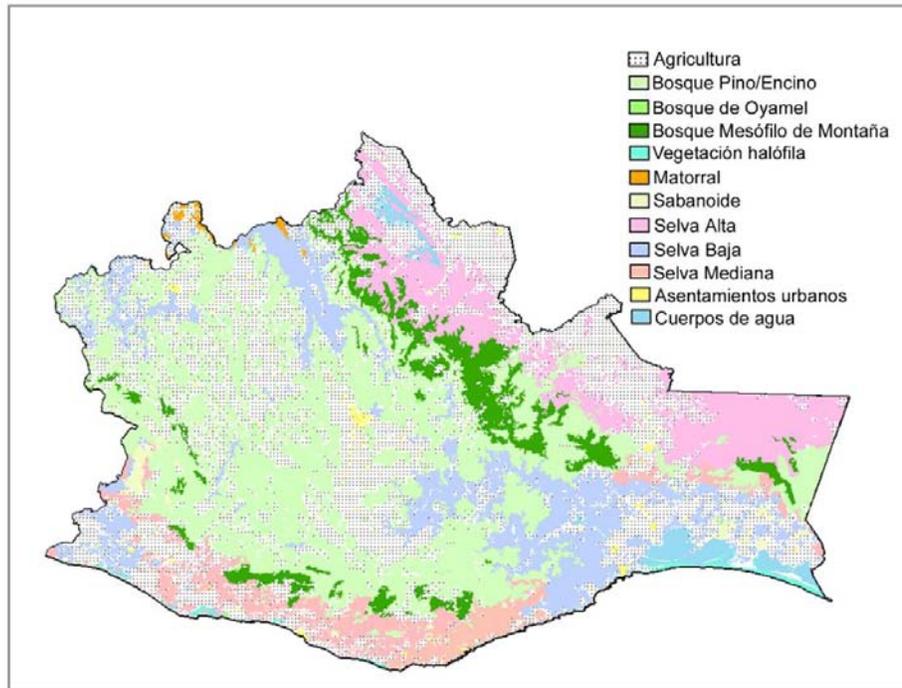


Figura 2. Tipos de vegetación presentes en el estado de Oaxaca. Mapa obtenido de (CONABIO, 1995).

En la selva baja caducifolia (SBC) la temperatura media anual oscila entre los 20 a 28°C y la precipitación promedio es de 500 a 1500 mm por año (Torres, 2004). La SBC presenta un notable cambio de fisionomía entre las épocas de lluvia (junio-octubre) y secas (noviembre-mayo) (Meave *et al.*, 2012). En relación a la diversidad florística se dice que el 60% de las especies que se distribuyen en SBC son endémicas de México (Lott y Atkinson, 2010).

Árboles refugio para *Ctenosaura oaxacana*. Se sabe que las iguanas de esta especie pueden hacer uso de los refugios que se forman en las oquedades de una amplia diversidad de árboles (Rioja *et al.*, 2012; Díaz, 2014, Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015). Se revisaron en la literatura y con expertos en florística las especies arbóreas con el

potencial de ser refugios para *C. oaxacana*. Se toman en cuenta para la realización de este estudio las especies *Mimosa eurycarpa* (B.L. Rob.), *M. tenuiflora* (Willd) Poir., *Lysiloma microphyllum* (Benth.), *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Genipa americana* (L.), *Acacia cornigera* (L.) Willd., *A. coulteri* (Benth.), *A. farnesiana* (L.) Willd, *A. picachensis* (Brandege) y *A. tenuifolia* (L.) Willd., por ser aquellas en las que se han encontrado individuos de *C. oaxacana* dentro de oquedades, siguiendo a la literatura (Rioja *et al.*, 2012; Díaz, 2014) o que tienen el potencial de fungir como refugio por ser parte de la SBC donde habita *C. oaxacana*.

Puntos de presencia. Los registros de *Ctenosaura oaxacana* se obtuvieron de la literatura (Rioja *et al.*, 2012; Díaz, 2014), de la base de datos de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), Instituto de Biología y del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y de GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.GBIF.org). Los registros de las especies de árboles que sirven como refugio de *C. oaxacana* se obtuvieron del Herbario Nacional (MEXU) y GBIF. Los puntos de presencia de las especies de árboles se limitaron a Oaxaca por ser el único estado donde se encuentra esta iguana. Los registros considerados reflejan las condiciones que son necesarias para las especies de árboles dentro de la extensión del estado (Anderson, 2014).

Modelos de distribución de especies (MDE). Las variables bióticas utilizadas corresponden a los árboles que sirven como refugio a *C. oaxacana*. Usando los puntos de presencia de los árboles se construyeron modelos de distribución para cada una de las especies utilizando el programa MaxEnt versión 3.33k (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>; Phillips *et al.*, 2006). Este recurso ha sido

ampliamente usado para predecir las distribuciones actuales de las especies en estudios ecológicos, evolutivos y de conservación (Elith *et al.*, 2011). MaxEnt hace uso de los datos de presencia de los organismos, el cual es el caso de *C. oaxacana* pues solo se conocen sus registros de presencia (Phillips *et al.*, 2004; 2006; Elith *et al.*, 2011). Se realizaron 10 réplicas, tipo *bootstrap*, utilizando el 25% de los registros de presencia para validar los modelos. El modelo promedio de las réplicas fue reclasificado en ArcMap 10.3 (<https://www.arcgis.com/home/index.html>), dando como resultado mapas de distribución binarios (0 = ausente, 1 = presente; Escalante *et al.*, 2013).

Para la reclasificación se utilizó el valor de *10 percentile training presence logistic threshold* infiriendo que los datos tengan probabilidad de error (Bridge *et al.*, 2012; Copalvario *et al.*, 2014, Naranjo *et al.*, 2014). El umbral *minimum training presence logistic threshold* se contempló solamente para los modelos de *C. oaxacana*. La característica del umbral *minimum training presence logistic threshold* es considerar adecuados todos los puntos de muestra, incluso aquellos que son los menos adecuados, se utiliza cuando los datos que se tienen son totalmente confiables (Barker y Barker, 2012; Coudrat y Nekaris, 2013). Una vez reclasificados los modelos, los mapas de distribución de los árboles fueron revisados por botánicos para poder identificar si las distribuciones coincidían con las conocidas. Posteriormente, los modelos fueron transformados en archivos tipo *ascii* para ser utilizados en MaxEnt como variables bióticas predictoras, para la construcción de los MDEs de *C. oaxacana*.

Las variables abióticas que se utilizaron en la construcción de los MDEs fueron las superficies climáticas desarrolladas por Cuervo-Robayo *et al.* (2014), por ser las de más alta resolución para el país. Además, se incluyó la capa de edafología (CONABIO, 1995)

como otra variable abiótica, ésta variable comprende los tipos de suelo que se encuentran a nivel nacional. El suelo puede determinar la estructura espacial de las comunidades y en la demografía de las especies de plantas, además de generar efectos locales en la distribución de las especies, por lo que su uso en la generación de MDE es recomendado (Iverson y Prasad, 1998; Montoya *et al.*, 2009; Syphard y Franklin, 2009; Thuiller, 2013).

Para modelar la distribución de *C. oaxacana*, al igual que con las distribuciones de los árboles, se utilizó el programa MaxEnt. Este recurso ha sido ampliamente usado para predecir las distribuciones actuales de las especies en estudios ecológicos, evolutivos y de conservación (Elith *et al.*, 2011). Para *C. oaxacana* sólo se cuenta con los datos de registro de presencia en el estado de Oaxaca, por lo que un programa como MaxEnt es una opción para modelar la distribución de la especie, porque sólo se pueden utilizar los datos de presencia de los organismos (Phillips *et al.*, 2004; 2006; Elith *et al.*, 2011).

Los MDEs realizados para *C. oaxacana* comprenden: 1) Clima (C), incluyendo sólo las capas de las 19 variables bioclimáticas de Cuervo-Robayo *et al.* (2014); 2) Clima-Suelo (CS), incluyendo las 19 variables bioclimáticas y la variable de edafología de CONABIO (1995); 3) Refugio10 (R10), incluyendo sólo las capas representadas por las distribuciones de los árboles refugio reclasificadas con el *10 percentile training presence logistic threshold*; 4) Clima-Suelo-Refugio (CSR) que incluye las 19 variables bioclimáticas, la variable de edafología y las distribuciones de los árboles refugio reclasificadas con el *10 percentile training presence logistic threshold*; Clima-Suelo-Refugio-Campo (CSRcampo) que incluye las 19 variables bioclimáticas, la variable de edafología, las distribuciones de los árboles refugio observados en campo reclasificadas

con el *10 percentile training presence logistic threshold* y, los nuevos registros de *C.*

oaxacana obtenidos en campo (Cuadro 2).

Cuadro 2. MDEs generados en MaxEnt para el presente estudio. Para cada modelo se expresan las variables introducidas en el algoritmo y el umbral utilizado en la reclasificación de los modelos. El umbral es el valor específico con el que se transforma un modelo de continuo a binario. Los modelos corresponden a los árboles refugio (A); MDE de *C. oxacana* utilizando sólo las variables climáticas (C); utilizando las variables climáticas y el suelo (CS); utilizando solo los registros de los árboles reclasificados con el *10 percentil training presence logistic threshold* (R10); utilizando solo los registros de los árboles reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold* (RMin); utilizando las variables climáticas, de suelo y de los árboles y reclasificado con el *10 percentil training presence logistic threshold* (CSR10); utilizando las variables climáticas, de suelo y de los árboles y reclasificado con el *minimum training presence logistic threshold* (CSRmin); utilizando las variables climáticas, de suelo y de los árboles observados en campo y reclasificado con el *10 percentil training presence logistic threshold* (CSRcampo). Los MDE de las especies de árboles que se observaron en campo sin haber sido seleccionados previamente fueron reclasificados con el umbral *10 percentil training presence logistic threshold*.

Modelo	Especie modelada	Variables		Umbral 10 percentil		
		Abióticas	Bióticas	Mínimo		
A	<i>A. cornigera</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0653	0.2967	
	<i>A. coulteri</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0656	0.2066	
	<i>A. farnesiana</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0578	0.2889	
	<i>A. picachensis</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0283	0.2751	
	<i>A. tenuifolia</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.17	0.3223	
	<i>B. crassifolia</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0535	0.3367	
	<i>Comocladia engleriana</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.3533	
	<i>Cordia elaeagnoides</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.2039	
	<i>Crescentia alata</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.282	
	<i>C. kujete</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.3216	
	<i>G. americana</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0654	0.2184	
	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.2114	
	<i>Havardia campylacantha</i>	Clima + suelo	Ninguna		0.3145	
	<i>L. microphyllum</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0288	0.266	
	<i>M. eurycarpa</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0165	0.1396	
	<i>M. tenuiflora</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0487	0.2416	
	C	<i>C. oxacana</i>	Clima	Ninguna	0.0745	0.2066
	CS	<i>C. oxacana</i>	Clima + suelo	Ninguna	0.0671	0.2451
	R10	<i>C. oxacana</i>	Ninguna	árboles umbral 10	0.0099	0.1479
	RMin	<i>C. oxacana</i>	Ninguna	min	0.0907	0.3014
CSR10	<i>C. oxacana</i>	Clima + suelo	árboles umbral 10	0.0577	0.2228	
CSRmin	<i>C. oxacana</i>	Clima + suelo	min	0.1002	0.2876	
CSRcampo	<i>C. oxacana</i>	Clima + suelo	árboles umbral 10		0.21	

Validación de MDEs. La precisión de un modelo se caracteriza por: 1) la capacidad de discriminación entre los sitios donde se distribuyen las especies de aquellos donde las especies están ausentes y, 2) la confiabilidad entre las probabilidades predichas de ocurrencia y las proporciones observadas de sitios ocupados por la especie en cuestión. En el caso de los modelos binarios se analiza la capacidad de discriminación y en los modelos de respuesta continua se analiza la confiabilidad de probabilidades (Liu *et al.*, 2009).

Para validar los modelos se generaron 100 puntos de pseudoausencias de manera aleatoria en ArcMap 10.3 para construir las matrices de confusión (Figura 3) necesarias para calcular las diferentes métricas de evaluación (Allouche *et al.*, 2006). Se utilizó la aplicación de Osorio (2015) para el cálculo de las métricas de evaluación (https://eduff.shinyapps.io/biodiv_metrics) (Cuadro 3). La prevalencia es la proporción de presencias con respecto al total de los puntos (presencias y ausencias o pseudoausencias), no se trata de una métrica pero es necesaria para poder determinar los índices Kappa y TSS.

		Observada	
		P	A
Predicha	P	a	c
	A	b	d

Figura 3. Matriz de confusión que contiene el número de presencias (P) correctamente predichas (a), ausencias (A) correctamente predichas (d), error de omisión (b) y error de comisión (c).

Cuadro 3. Métricas de evaluación para modelos binarios. True Statistic Skill (TSS), poder de predicción positivo (PPV), poder de predicción negativo (NPV).

Métrica	Definición/Ventajas/Desventajas	Referencia
Sensibilidad	Probabilidad de que un registro sea correctamente clasificado como presencia. Cuantifica el error de omisión que es el más grave. Es condicionada por los patrones observados.	Fielding y Bell (1997), Allouche <i>et al.</i> (2006), Liu <i>et al.</i> (2009) y Osorio (2015).
Especificidad	Probabilidad de que una ausencia sea correctamente clasificada. Cuantifica el error de comisión. Es condicionada por los patrones observados.	Fielding y Bell (1997), Allouche <i>et al.</i> (2006), Liu <i>et al.</i> (2009) y Osorio (2015).
TSS	Promedio de la tasa de éxito de predicciones netas de puntos presentes y ausentes. Se relaciona con la especificidad y sensibilidad.	Liu <i>et al.</i> (2009) y Osorio (2015).
Kappa	Mide el alcance que tienen el total de las predicciones correctas a comparación de la expectativa al azar. Hace uso de toda la información de la matriz de confusión. Es dependiente de prevalencia.	Fielding y Bell (1997), Liu <i>et al.</i> (2009).
PPV	Probabilidad de que un punto predicho como presente sea una presencia. Depende del algoritmo.	Fielding y Bell (1997), Liu <i>et al.</i> (2009) y Osorio (2015).
NPV	Probabilidad de que un punto de ausencia en el modelo sea una ausencia. Depende del algoritmo.	Fielding y Bell (1997), Liu <i>et al.</i> (2009) y Osorio (2015).

Las métricas de mayor relevancia para comparar el desempeño de los modelos fueron TSS (*true skill statistic*) y kappa. El estadístico kappa es ampliamente utilizado para la validación de predicciones ausencia-presencia. Sus ventajas son que toma en cuenta los errores de omisión y comisión y que es tolerante a valores de cero dentro de la matriz de confusión, su desventaja es que es dependiente de la prevalencia lo que puede introducir errores al comparar la precisión entre modelos (Fielding y Bell, 1997; Liu *et al.*, 2009). En cambio, TSS conserva las ventajas de kappa sin tener que depender de la prevalencia. Ambas métricas arrojan valores que van de -1 a +1, donde +1 corresponde a que todas los puntos fueron correctamente predichos y -1 que ninguno de los puntos predichos fueron precisos (Allouche *et al.*, 2006; Bucklin *et al.*, 2015).

Validación de los MDE en campo. Se seleccionaron los modelos que presentaron los valores de precisión más altos de kappa y TSS. Se compararon de manera práctica visitando la mayor cantidad de localidades posibles en el área de distribución conocida para la especie *C. oaxacana* en el estado de Oaxaca.

Se realizó un recorrido en la parte oeste de Oaxaca, desde el municipio de Santa María Colotepec hasta la frontera con Chiapas siguiendo la Carretera Federal 200 (Figura 4). Cada 25 km se realizó una búsqueda de las iguanas, en horarios durante los cuales las iguanas estuvieran dentro de los refugios. Se registró el nombre de cada árbol donde se encontraron ejemplares de *C. oaxacana*. Para especies de árboles que no se conocía el nombre científico se elaboraron herborizados para su posterior identificación en el MEXU. Para cada iguana registrada durante el trabajo de campo se obtuvieron los valores de temperatura y humedad del ambiente, temperatura del microhábitat (oquedad de refugio), diámetro a la altura del pecho (DAP) del tronco del árbol y diámetro interno

de la oquedad que ocupaba la iguana como refugio. Los valores climáticos se obtuvieron con un termohigrómetro marca Numak, el diámetro del tronco y la oquedad se realizaron con un flexómetro, todos los datos se tomaron en el momento que se capturó cada espécimen de la iguana de cola espinosa.

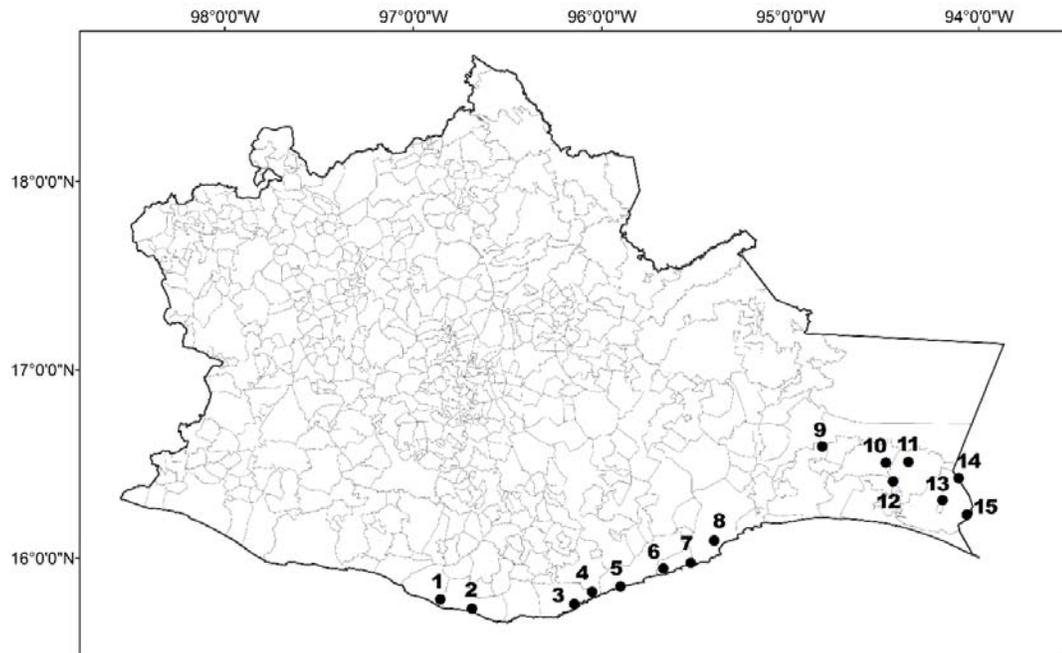


Figura 4. Localidades que se visitaron en campo para validar los modelos de distribución de *C. oaxacana*. Valdeflores (1), El Macahuite (2), Huatulco (3), Barra Copalita (4), Mascasco (5), Liuchu (6), Zaachila (7), La Gringa (8), La Venta (9), Guamol (10), Reforma de Pineda (11), Razo Cristo (12), Chahuities (13), Tapanatepec Norte (14), Tapanatepec Sur (15).

A partir de las observaciones en campo, se elaboró un MDE en el que se integraron los nuevos registros de *C. oaxacana* y las nuevas especies de árboles que le sirven de refugio a las iguanas. El MDE se realizó en MaxEnt con las

características descritas previamente para la realización de los modelos anteriores de plantas y de *C. oaxacana*, el modelo de distribución resultante se reclasificó utilizando el *10 percentile training presence logistic threshold*. Se calcularon las métricas de evaluación del nuevo modelo y se compararon con los mapas obtenidos antes de la corroboración en campo.

Condiciones climáticas y bióticas que ocupa *Ctenosaura oaxacana*. Del mejor MDE de *C. oaxacana* se extrajeron los valores de las variables climáticas, edafológicas y de los árboles refugio para inferir las condiciones necesarias para la presencia de *C. oaxacana* dentro de su área de distribución.

RESULTADOS

Puntos de presencia. Se realizó una base de datos con los registros de *Ctenosaura oaxacana*, *Mimosa eurycarpa*, *M. tenuiflora*, *Lysiloma microphyllum*, *Byrsonima crassifolia*, *Genipa americana*, *Acacia cornigera*, *A. coulteri*, *A. farnesiana*, *A. picachensis* y *A. tenuifolia*. El total de registros únicos de cada especie que se obtuvieron para el estado de Oaxaca se resumen en el cuadro 4. Se tiene el registro de datos de presencia más completo de *C. oaxacana*. Se cuenta con datos de ausencia para la iguana de cola espinosa y con el listado de especies de plantas que utiliza la iguana como refugio en toda su distribución.

Mapas de distribución de los árboles refugio. Se obtuvieron dos mapas de distribución por cada especie de árbol refugio, uno corresponde al reclasificado con el *minimum training presence logistic threshold* y otro con el reclasificado en el *10 percentile training presence logistic threshold* (Cuadro 2). Se observó que con el primero el área de distribución era mayor al que ha sido observado, el panel de expertos sugirió que los modelos que corresponden mejor con la distribución conocida son los reclasificados utilizando el *10 percentile training presence logistic threshold*. Por lo que se decidió que los mapas utilizados como variables bióticas, para los modelos de *C. oaxacana*, serían los modelos de los árboles reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold*.

Cuadro 4. Número de registros de presencia obtenidos para cada especie utilizada en la realización de los MDEs de árboles refugio y la iguana *C. oaxacana*. Se incluyen las especies observadas en campo.

	Registros	Familia
<i>Acacia cornigera</i>	62	Fabaceae
<i>A. coulteri</i>	62	Fabaceae
<i>A. farnesiana</i>	198	Fabaceae
<i>A. picachensis</i>	176	Fabaceae
<i>A. tenuifolia</i>	41	Fabaceae
<i>Byrsonima crassifolia</i>	184	Malpighiaceae
<i>Comocladia engleriana</i>	29	Anacardiaceae
<i>Cordia elaeagnoides</i>	70	Boraginaceae
<i>Crescentia alata</i>	34	Bignoniaceae
<i>C. cujete</i>	12	Bignoniaceae
<i>Genipa americana</i>	71	Rubiaceae
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	89	Fabaceae
<i>Havardia campylacantha</i>	129	Fabaceae
<i>Lysiloma microphyllum</i>	163	Fabaceae
<i>Mimosa eurycarpa</i>	112	Fabaceae
<i>M. tenuiflora</i>	67	Fabaceae
<i>Ctenosaura oaxacana</i>	66	Iguanidae

Mapas de distribución de *Ctenosaura oaxacana*. Los MDEs reclasificados bajo el umbral *mínimum training presence logistic threshold* mantienen la tendencia de generar una mayor área de distribución (Figura 5 B, D, F, H) con respecto a los MDEs reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold* (Figura 5 A, C, E, G).

El mapa resultante del MDE utilizando sólo los árboles refugio (R10) y reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* (Figura 5 A) muestra que la distribución de *C. oaxacana* se extiende siguiendo las zonas en donde se encuentran las especies de árboles refugio pero no la iguana. Dado que las variables con mayor contribución (*Mimosa eurycarpa*, *Acacia picachensis* y *Lysiloma microphyllum*) presentan una distribución parecida a la de *C. oaxacana*, el mapa se asemeja a lo observado en campo exceptuando las áreas cercanas a los estados de Guerrero y Chiapas. El mapa resultante del MDE utilizando sólo las variables climáticas (C) y reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* (Figura 5 C), tiene la distribución más reducida de las construidas en este proyecto, el área predicha se concentra en la región del Istmo de Tehuantepec y se extiende muy poco por la costa donde sí se encuentra *C. oaxacana*. Los mapas resultantes de los MDEs con las variables de clima-suelo (CS) (Figura 5 E) y todas las variables (CSR) (Figura 5 G) reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold* presentan una distribución potencial de la iguana de cola espinosa similar, siendo la principal diferencia entre ellos que CS predice un área ligeramente mayor.

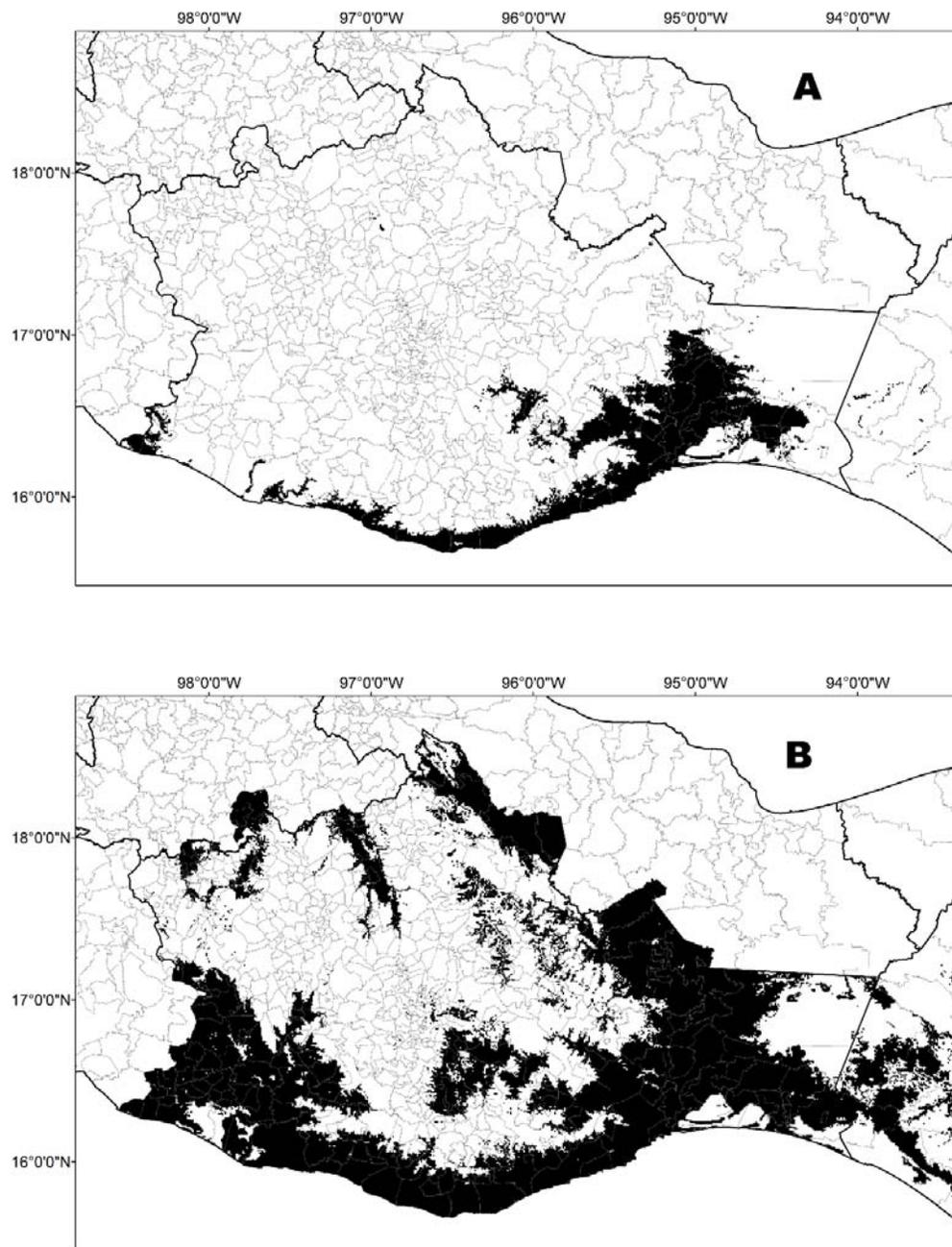


Figura 5. Mapas de la distribución de *C. oaxacana* generados a partir de los MDEs realizados en MaxEnt. Solo árboles refugio [R] (A, B); solo clima [C] (C, D); clima y suelo [CS] (E, F); clima, suelo y árboles refugio [CSR] (G, H). A, C, E y G fueron reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold*; B, D, F y H fueron reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold*.

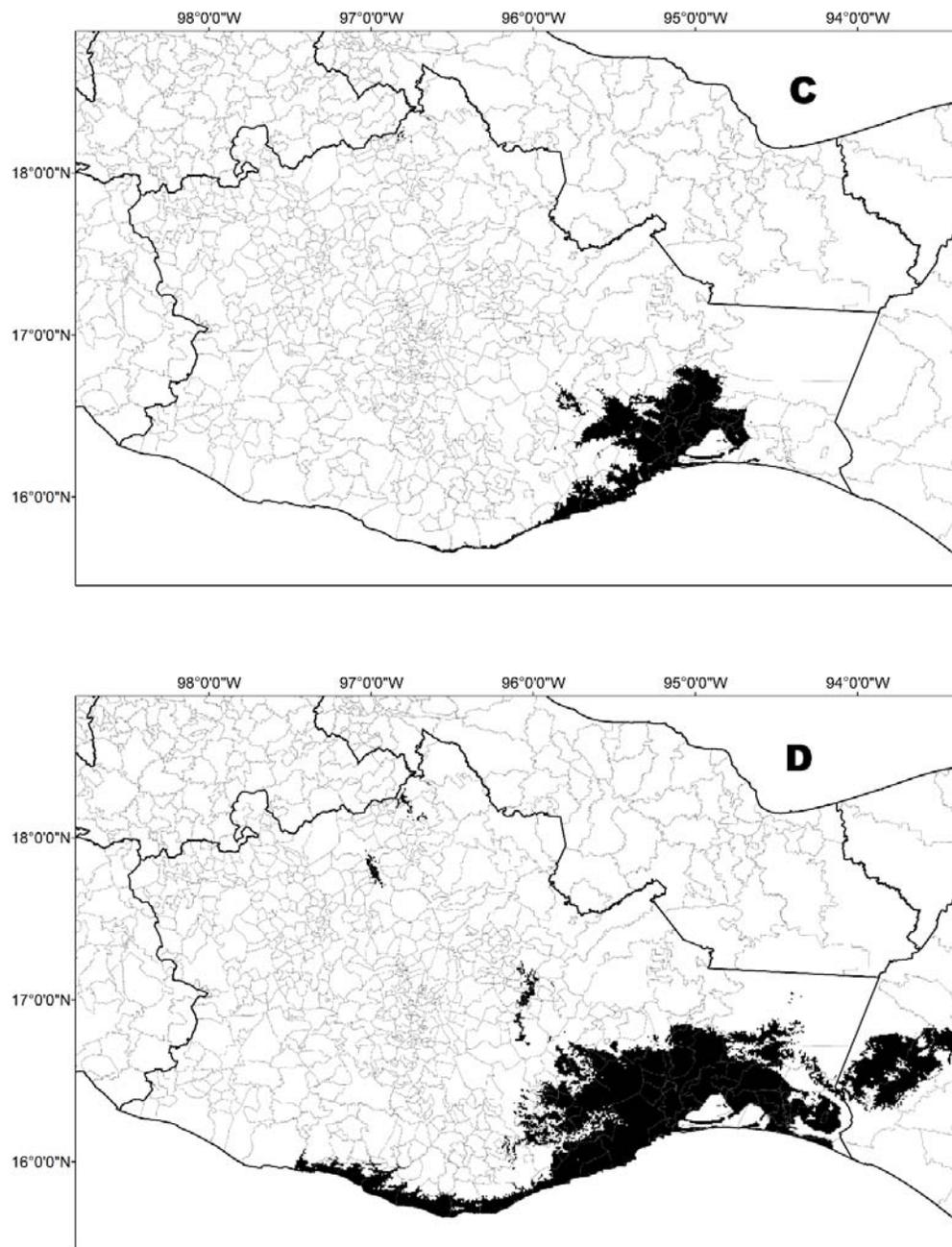


Figura 5 (continuación). Mapas de la distribución de *C. oaxacana* generados a partir de los MDEs realizados en MaxEnt. Solo árboles refugio [R10] (A, B); solo clima [C] (C, D); clima y suelo [CS] (E, F); clima, suelo y árboles refugio [CSR] (G, H). A, C, E y G fueron reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold*; B, D, F y H fueron reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold*.

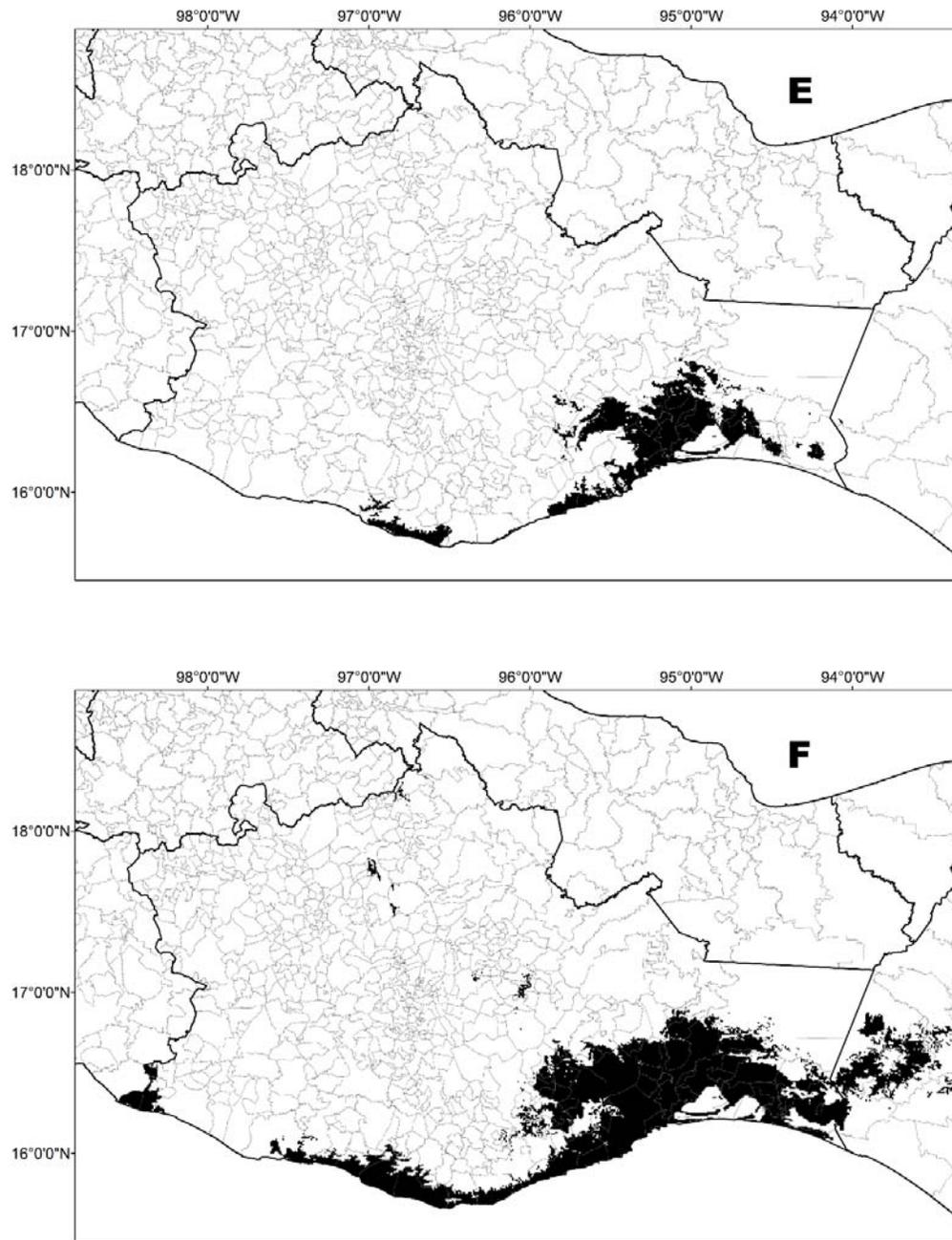


Figura 5 (continuación). Mapas de la distribución de *C. oaxacana* generados a partir de los MDEs realizados en MaxEnt. Solo árboles refugio [R10] (A, B); solo clima [C] (C, D); clima y suelo [CS] (E, F); clima, suelo y árboles refugio [CSR] (G, H). A, C, E y G fueron reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold*; B, D, F y H fueron reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold*.

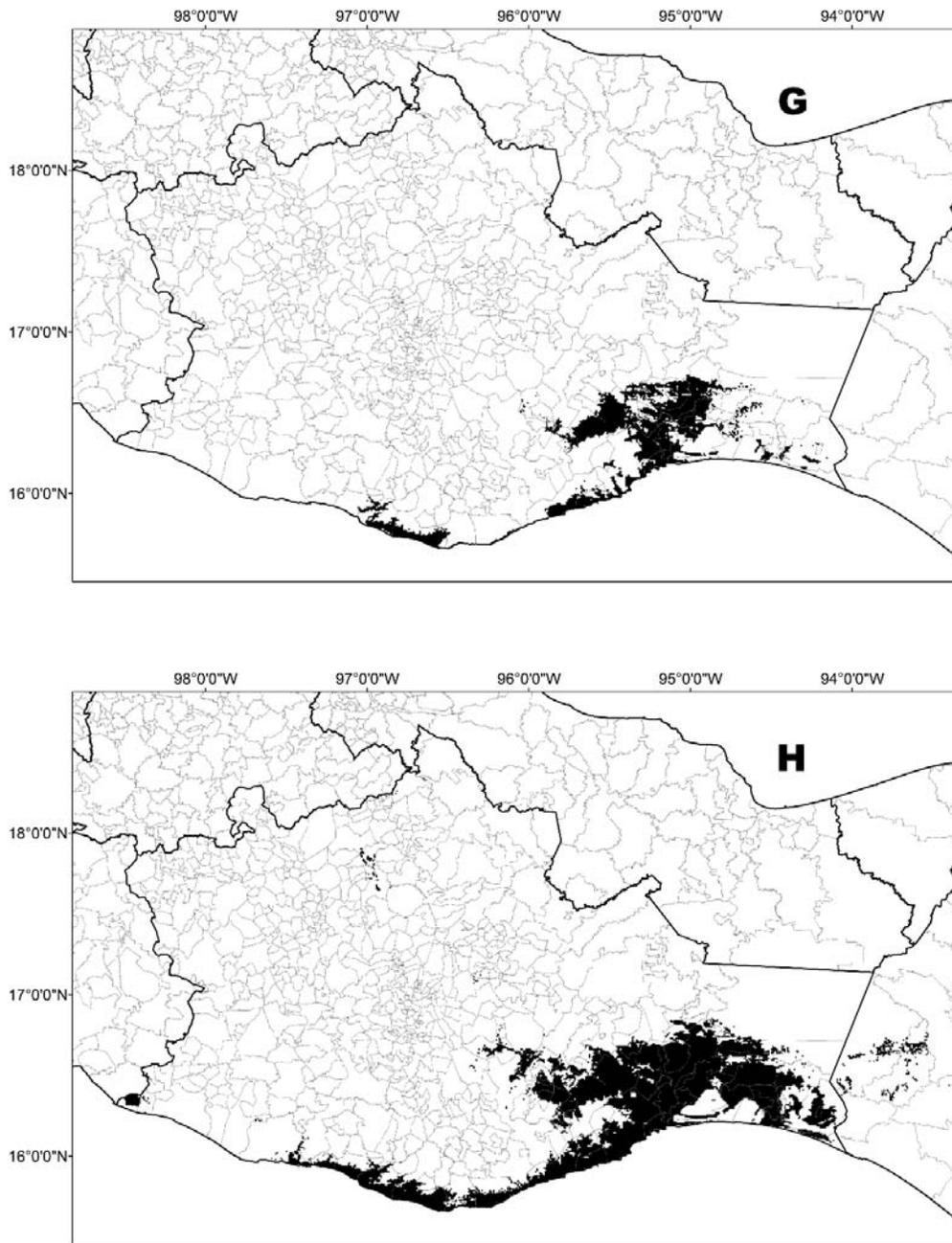


Figura 5 (continuación). Mapas de la distribución de *C. oaxacana* generados a partir de los MDEs realizados en MaxEnt. Solo árboles refugio [R10] (A, B); solo clima [C] (C, D); clima y suelo [CS] (E, F); clima, suelo y árboles refugio [CSR] (G, H). A, C, E y G fueron reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold*; B, D, F y H fueron reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold*.

Validación de los modelos de distribución. Los valores de las métricas de evaluación calculadas para cada modelo se muestran en el cuadro 5. Todos los modelos muestran un buen desempeño.

Cuadro 5. Métricas de evaluación de los MDE realizados para *C. oaxacana*. True Statistic Skill (TSS), poder de predicción positivo (PPV), poder de predicción negativo (NPV). Modelos utilizando solo los registros de los árboles (R); solo las variables climáticas (C); las variables climáticas y el suelo (CS); las variables climáticas, el suelo y de los árboles (CSR). La reclasificación para la obtención del mapa se realizó con el *10 percentil training presence logistic threshold* (10) o con el *minimum training presence logistic threshold* (Min).

Modelo	R10	C10	CS10	CSR10	Rmin	Cmin	CSmin	CSRmin
Kappa	0.751	0.664	0.810	0.796	0.623	0.699	0.688	0.780
TSS	0.759	0.647	0.804	0.783	0.665	0.729	0.719	0.805
Prevalencia	0.602	0.602	0.602	0.602	0.602	0.602	0.602	0.602
NPV	0.917	0.836	0.913	0.896	0.959	0.952	0.951	0.966
PPV	0.829	0.857	0.905	0.917	0.685	0.747	0.738	0.808
Especificidad	0.880	0.920	0.940	0.950	0.710	0.790	0.780	0.850
Sensibilidad	0.879	0.727	0.864	0.833	0.955	0.939	0.939	0.955

Dentro de las métricas calculadas en kappa, TSS, el poder de predicción positivo y la especificidad, se puede observar que los modelos reclasificados con el *10 percentile training presence logistic threshold* son los que presentan los valores más altos de precisión. Los mapas de distribución resultantes al reclasificar con este umbral son más restringidos, por lo que encontrar una ausencia correctamente predicha es más probable (especificidad) y si el modelo es correcto clasificará a las presencias dentro del área de distribución (poder de predicción positivo).

En el caso de la sensibilidad y el poder de predicción negativo se presenta un patrón distinto a las métricas anteriores, donde los mapas resultantes de los modelos

reclasificados con el *minimum training presence logistic threshold* tienen un mejor desempeño que los realizados bajo el umbral *10 percentile training presence logistic threshold*, esto sucede porque al estar sobrepredicha el área en los modelos la probabilidad de que los registros de presencia se encuentren dentro de la distribución predicha es mayor que en un área que se encuentra más acotada. Para los modelos de este trabajo los índices de kappa y TSS explicaron mejor la precisión.

Los valores más altos de kappa y TSS (Cuadro 5) se presentaron en los modelos utilizando el clima y el suelo (CS10) y utilizando todas las variables (CSR10, CSRmin), considerados como excelentes según Fielding y Bell (1997), quienes mencionan que valores de kappa <0.4 es una clasificación pobre en el modelo, entre 0.4 y 0.75 es bueno y kappa superior a 0.75 indica que la clasificación del modelo es excelente. De acuerdo con Landis y Koch (1977) cuando kappa es de 0.61-0.8 la clasificación es considerablemente buena y de 0.81 a 1 es muy buena, lo que ubicaría a los mapas resultantes de los MDEs CSR10 y CSRmin como considerablemente buenos (Kappa: 0.796 y 0.78, respectivamente) y a CS10 como muy bueno (Kappa: 0.81).

Validación de los MDEs en campo. La validación de los mejores mapas resultantes de los MDEs (CS10, CSR10 y CSRmin), utilizando las métricas de evaluación, se realizó mediante la observación en campo dentro del área de distribución potencial de *C. oaxacana* predicha por los modelos.

El mapa CSRmin (figura 6 a) presenta una distribución continua sobre la costa de Oaxaca y el Istmo de Tehuantepec, se predice la presencia de la especie en regiones

alejadas al norte del estado, en la frontera con Guerrero y en zonas dentro del estado de Chiapas, que corresponden al tipo de vegetación de selva baja caducifolia pero que se encuentran fuera de la distribución conocida de *C. oaxacana*.

Los mapas de distribución resultantes de los MDEs CS10 y CSR10 (figura 6 b, c) comparten muchas características en el área de distribución inferida para *C. oaxacana*. Ambos predicen que la distribución al oeste se limita por el río Colotepec, localizado en el municipio de Santa María Colotepec, lo cual concuerda con lo observado en campo. Ambos mapas predicen la ausencia de la especie en las cercanías de Huatulco, aunque en campo sí se encontraron ejemplares en esa región. En las localidades del oriente de Oaxaca compuestas por Razo Cristo, Reforma de Pineda y El Guamol (Figura 4) es donde se puede percibir la diferencia entre los mapas CS10 y CSR10.

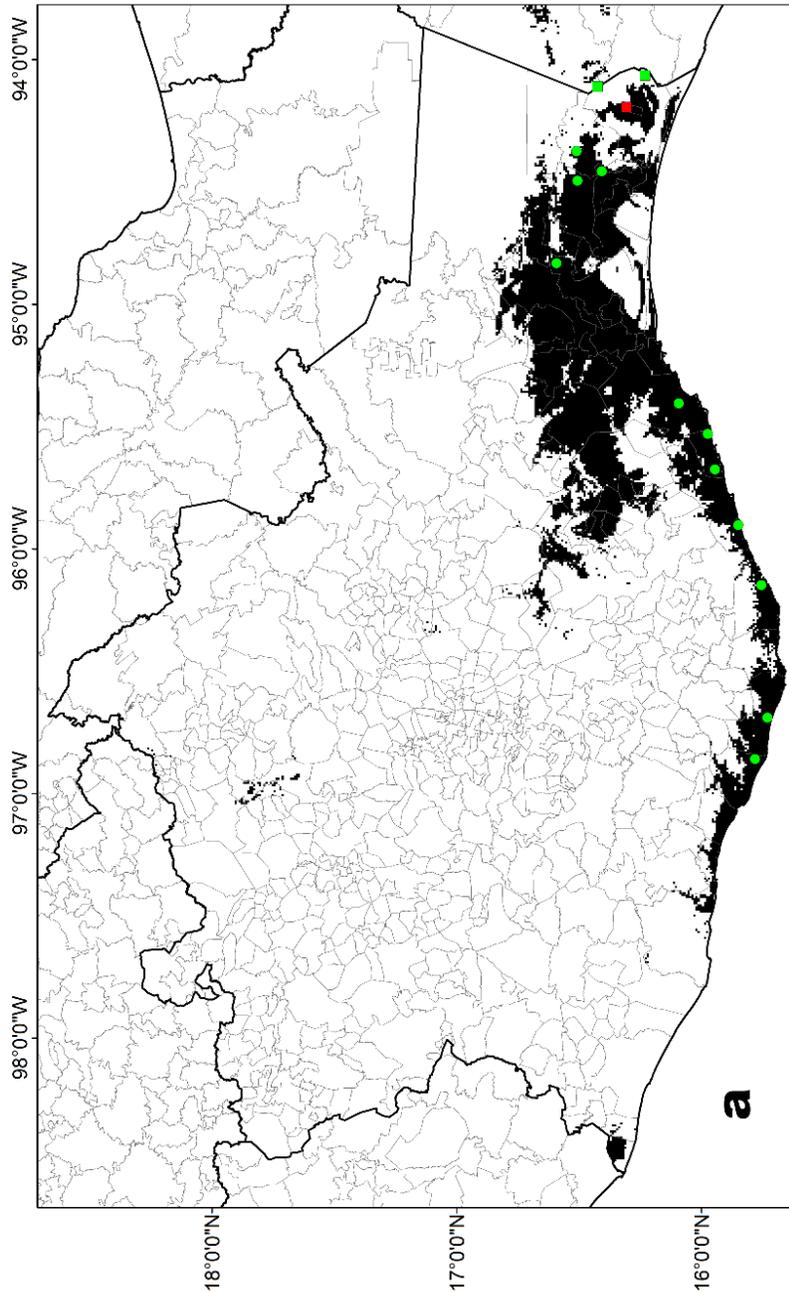


Figura 6. Validación en campo de los tres mejores mapas resultantes de los MDE. Clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *minimum training presence logistic threshold* [CSRmin] (a), clima y suelo reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CS10] (b) y; clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CSR10] (c). Datos de campo con presencia (círculos) y ausencia (cuadros) de *C. oaxacana* que fueron correctamente (verde) o incorrectamente (rojo) predichos para la distribución potencial de *C. oaxacana*.

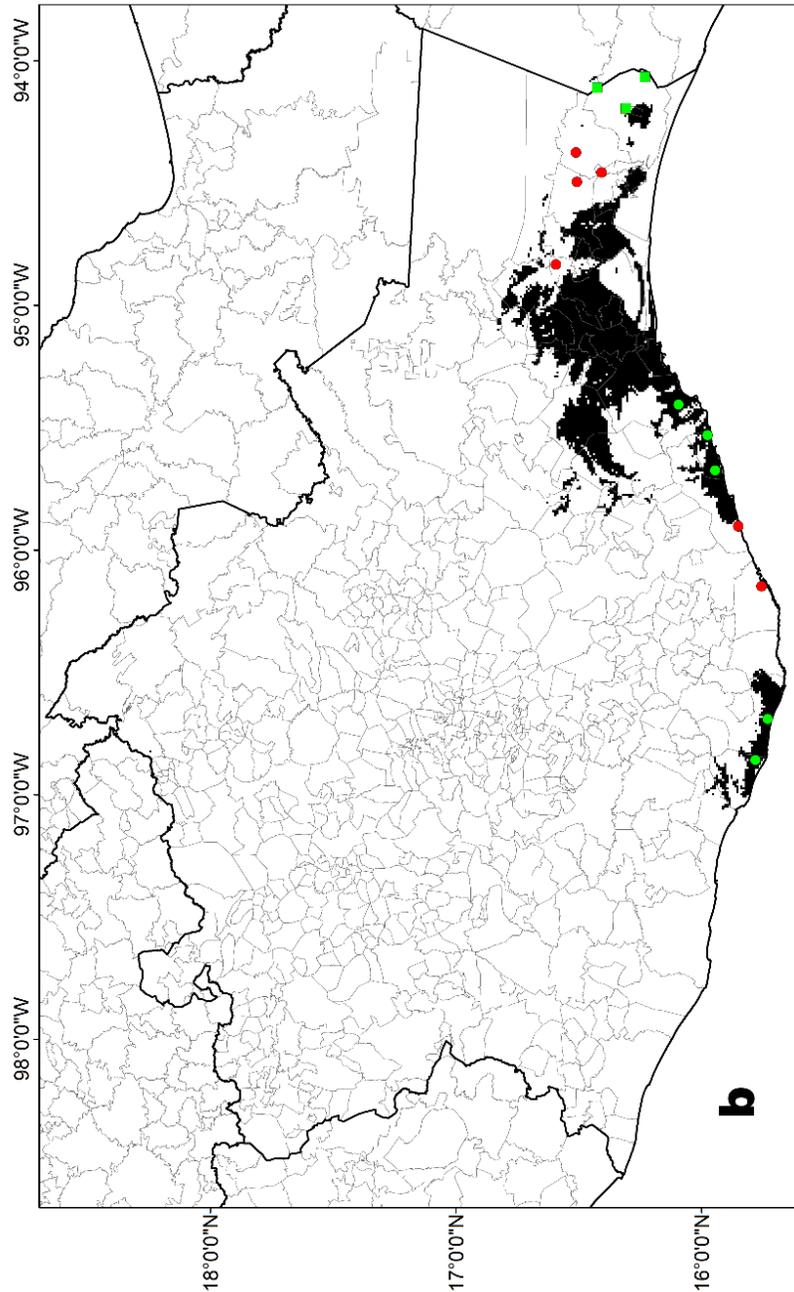


Figura 6 (continuación). Validación en campo de los tres mejores mapas resultantes de los MDE. Clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *minimum training presence logistic threshold* [CSRmin] (a), clima y suelo reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CS10] (b) y; clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CSR10] (c). Datos de campo con presencia (círculos) y ausencia (cuadros) de *C. oaxacana* que fueron correctamente (verde) o incorrectamente (rojo) predichos para la distribución potencial de *C. oaxacana*.

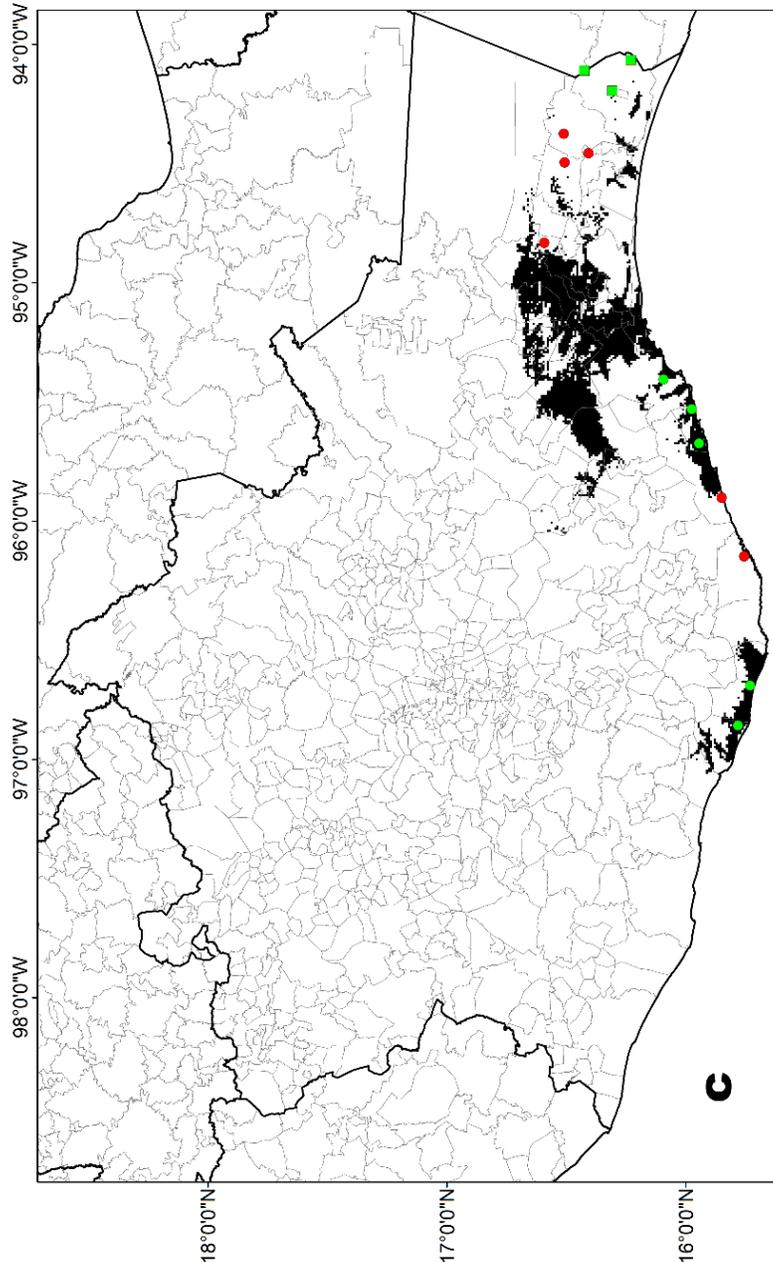


Figura 6 (continuación). Validación en campo de los tres mejores mapas resultantes de los MDE. Clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *minimum training presence logistic threshold* [CSRmin] (a), clima y suelo reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CS10] (b) y; clima, suelo y árboles refugio reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* [CSR10] (c). Datos de campo con presencia (círculos) y ausencia (cuadros) de *C. oaxacana* que fueron correctamente (verde) o incorrectamente (rojo) predichos para la distribución potencial de *C. oaxacana*.

El mapa resultante del MDE CS10 predice un área potencial para la iguana en el estado de Chiapas, donde se sabe que no se encuentra presente la especie. El mapa CS10 predice un área de distribución continua, mientras que CSR10 predice un área de distribución fragmentada para la parte oriente del estado. La vegetación en las localidades del este del estado no se trata únicamente de selva baja caducifolia, sino de selva alta y mediana subperennifolia, agricultura y pastizales cultivados (Torres, 2004). El mapa CSR10 representa mejor la heterogeneidad de la vegetación en la zona este del estado, corroborado con los datos observados en campo. Finalmente, el modelo que mejor representa la distribución de *C. oaxacana*, por medio de las observaciones en campo, es el mapa realizado con todas las variables (bióticas y abióticas) y reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* (CSR10). CSR10 es soportado por valores altos en las métricas de evaluación (Kappa = 0.796 y TSS = 0.783), por la validación en campo de los datos de presencia y ausencia especie *C. oaxacana* y, por detectar la heterogeneidad ambiental en el este del estado de Oaxaca observada en campo.

Datos obtenidos en campo. De las diez especies inferidas inicialmente como posibles árboles refugio de *C. oaxacana*, sólo se observó que seis de ellas fueron utilizadas por la iguana y se agregaron seis especies nuevas observadas en campo que son utilizadas como refugio (Cuadro 6).

Cuadro 6. Especies de árboles seleccionadas por la literatura, utilizadas como refugio de *C. oaxacana* y las especies de árboles observadas en campo utilizadas como refugio de *C. oaxacana*.

Especies seleccionadas por literatura previo al trabajo de campo	Especies encontradas en campo
<i>Acacia cornigera</i>	-
<i>A. coulteri</i>	<i>A. coulteri</i>
<i>A. farnesiana</i>	-
<i>A. picachensis</i>	-
<i>A. tenuifolia</i>	-
<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i>
<i>Genipa americana</i>	<i>Genipa americana</i>
<i>Lysiloma microphyllum</i>	<i>Lysiloma microphyllum</i>
<i>Mimosa eurycarpa</i>	<i>Mimosa eurycarpa</i>
<i>M. tenuiflora</i>	<i>M. tenuiflora</i>
-	<i>Cordia elaeagnoides</i> (DC)
-	<i>Crescentia alata</i> (Kunth)
-	<i>C. cujete</i> (L.)
-	<i>Haematoxylum brasiletto</i> (H. Karst.)
-	<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico & M. Sousa) Barneby & J.W. Grimes)
-	<i>Comocladia engleriana</i> (Loes.)

Los individuos de *C. oaxacana* en campo se encontraron dentro de las oquedades en los árboles y en postes de cercas. En algunas ocasiones los guías en campo podían relacionar el poste con el tipo de árbol del que estaba hecho. Los troncos muertos y ramas caídas son otro recurso que las iguanas utilizan para refugiarse. Un par de ejemplares de *C. oaxacana* fueron hallados utilizando las grietas de las rocas como refugio.

Se observó que las oquedades funcionan como refugio para otros organismos como insectos, aves, mamíferos y otros reptiles, además de *Ctenosaura oaxacana*. La dimensión de las oquedades que usan los organismos es distinta para cada especie. *Ctenosaura oaxacana* utiliza oquedades con un

diámetro interno de $34.32 \pm 14\text{mm}$ (Figura 7). Las iguanas siempre se encontraban en troncos de árboles y no de arbustos.

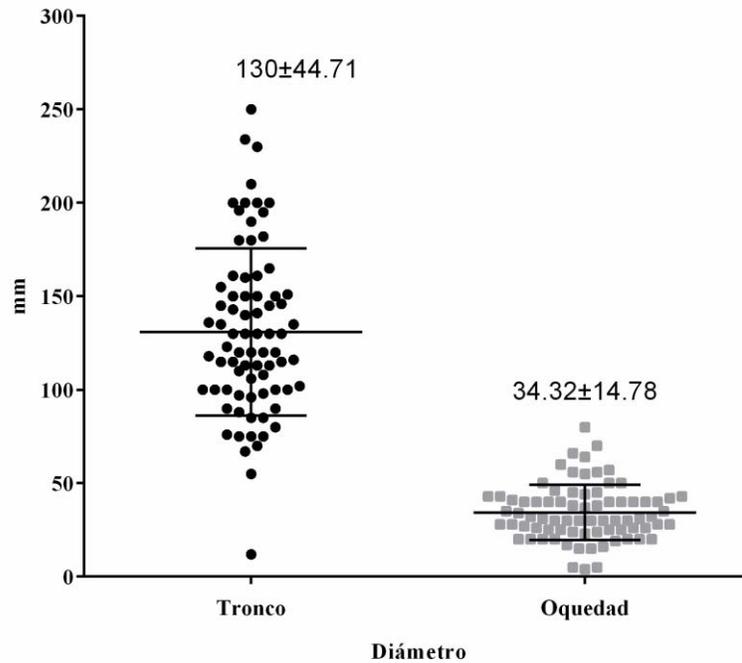


Figura 7. Media y desviación estándar de los diámetros de los troncos y sus oquedades en donde se encontraron ejemplares de *C. oaxacana*.

La temperatura de las oquedades de refugio, registrada en el mismo momento de la captura de las iguanas de cola espinosa, fue significativamente menor a la temperatura ambiental ($p < 0.0188$), estando 1.210 ± 0.5096 °C por debajo de la temperatura del ambiente (Figura 8).

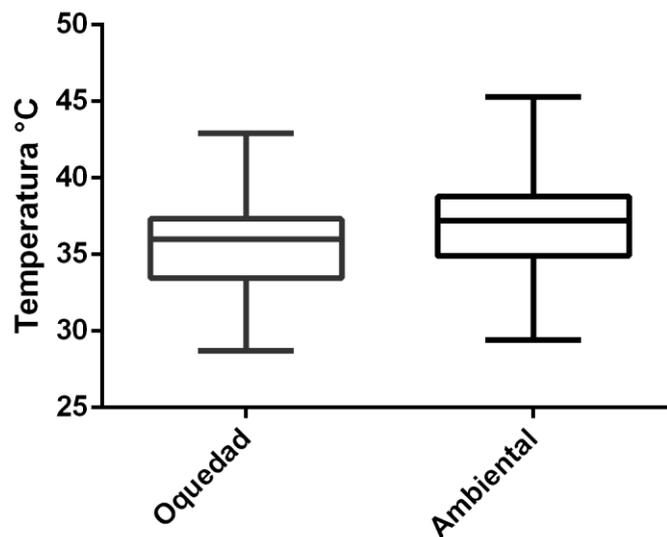


Figura 8. Diagrama de caja comparando las temperaturas entre el ambiente y el microhábitat (oquedad). La diferencia entre las medias de las temperaturas es significativa ($t= 2.375$, $p= 0.0188$).

La distribución de *C. oaxacana* está influida por la presencia de árboles que le brinden refugio. La localidad de La Venta, municipio de Juchitán de Zaragoza, al sureste del estado de Oaxaca (Figura 4), se trata de un parque eólico donde la vegetación de selva baja se encuentra fragmentada entre los rotores. Las iguanas que se encontraron fueron escasas en comparación con el resto de las localidades. En la localidad de Razo Cristo, municipio de Santo Domingo Zanatepec (Figura 4), al sureste del estado se distribuía una gran extensión de nanchal (*Byrsonima crassifolia*), donde se encontraban con regularidad ejemplares de *C. oaxacana*, de acuerdo a los comentarios de los pobladores, pero el cambio de uso de suelo provocó que los árboles se incendiaran durante la quema y roza para cultivos. En la localidad de Rancho Guamol, municipio de Santiago Niltepec (Figura 4), al sureste del estado, el árbol predominante fue *Mimosa eurycarpa*, con

ejemplares arbóreos de un tamaño adecuado (diámetro de tronco >100 mm), lo que propició el encuentro abundante de *C. oaxacana* en esta localidad.

De las especies seleccionadas como posibles refugio en la literatura, *Acacia cornigera*, *A. farnesiana*, *A. picachensis* y *A. tenuifolia* no fueron utilizadas por *C. oaxacana*, sin embargo se les encontró como parte de la vegetación en las localidades visitadas. Aunque estas especies de árboles no fueron ocupadas como refugio por las iguanas, su uso dentro de los MDEs sirvió como indicadores de la vegetación donde se encuentra *C. oaxacana*.

El MDE realizado con los datos obtenidos en campo (CSRcampo, Figura 9), incluyendo las nuevas especies de árboles utilizados como refugio y los nuevos registros de *C. oaxacana*, presentó los valores más altos de las métricas de evaluación (Kappa = 0.838 y TSS = 0.837), al compararlo con los MDEs realizados antes de la validación en campo (Cuadro 7).

Cuadro 7. Métricas de evaluación de los mejores modelos antes de la verificación en campo (CSRmin, CS10 y CSR10) y el MDE resultante de los datos obtenidos en campo (CSRcampo). En este cuadro se muestran las métricas que ofrecen mayor información: Kappa y True Statistic Skill (TSS).

Métrica	Mapas			
	CSRmin	CS10	CSR10	CSRcampo
Kappa	0.78	0.81	0.796	0.838
TSS	0.805	0.804	0.783	0.837

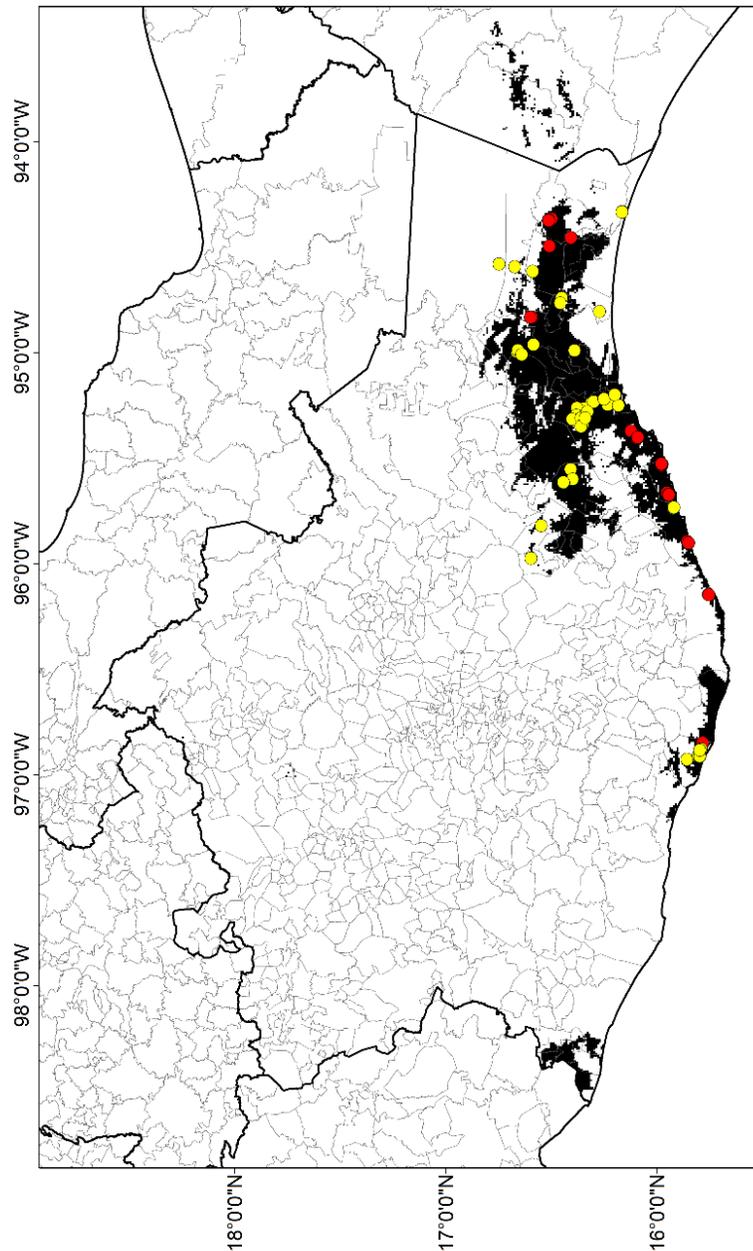


Figura 9. Mapa de distribución de *C. oaxacana*, resultante del modelo MDE que incluye las variables de clima, suelo y árboles refugio, además de los datos obtenidos en campo (CSRcampo), reclasificado con el *10 percentile training presence logistic threshold* (negro). Registros obtenidos de la literatura y bases de datos (puntos amarillos) y registros de presencia obtenidos en campo (puntos rojos).

Las variables con mayor contribución en la predicción del modelo fueron las de tipo biótico (cuadro 8), que reflejan la importancia de estas variables en la realización de los modelos de distribución. Siguiendo a los árboles refugio en valor de contribución se presentó la variable de edafología en tercer lugar. Este modelo agrupa la mayor cantidad de datos de presencia dentro del mapa de distribución. Incluye la región de Huatulco que en los mapas anteriores mostraba la ausencia de *C. oaxacana*, pero que durante la observación en campo se comprobó la existencia de la especie en la localidad. CSRcampo presenta regiones alejadas del rango conocido de distribución de *C. oaxacana*, similar a lo observado por el MDE CSRmin, éstas zonas presentan especies de árboles refugio y condiciones climáticas favorables para la presencia de *C. oaxacana*; sin embargo, esta área posiblemente no ha estado disponible para la especie a lo largo de su historia, además de que no se ha realizado una búsqueda de *C. oaxacana* en estas regiones.

Cuadro 8. Variables con mayor porcentaje de contribución para el modelo CSRcampo de *Ctenosaura oaxacana*.

Variable	Porcentaje de contribución
<i>Mimosa eurycarpa</i>	35.9
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	26.4
Suelo	7.1
<i>Mimosa tenuiflora</i>	5.7
<i>Genipa americana</i>	4.7

Condiciones para la presencia de *Ctenosaura oaxacana*. A partir del modelo CSRcampo se obtuvieron las condiciones abióticas y bióticas que se encuentran

dentro del área de distribución de *C. oaxacana* (Cuadro 9). La temperatura media anual que arrojó el modelo CSRcampo en la distribución de *C. oaxacana* fue de $25.86 \pm 1.29^{\circ}\text{C}$ y la precipitación anual de 907.52 ± 167 mm. Dentro del área predicha por el modelo CSRcampo dominan los suelos cambisol eutrico, litosol y regosol eutrico. Los árboles refugio que se encontraron en gran parte de la distribución fueron *Mimosa eurycarpa*, *Haematoxylum brasiletto* y *Genipa americana* con un porcentaje de presencia por encima del 90%.

Cuadro 9. Porcentajes, media y desviación estándar de los valores obtenidos de las variables bióticas y abióticas del MDE CSRcampo para *Ctenosaura oaxacana*.

Variables	Valores
Clima	
BIO1 Temperatura media anual	25.86 ± 1.29°C
BIO2 Rango diurno promedio	11.57 ± 1.21°C
BIO5 Temperatura máxima del mes más cálido	34.97 ± 1.29°C
BIO6 Temperatura mínima del mes más frío	15.59 ± 1.24°C
BIO7 Rango de la temperatura media anual	18.87 ± 0.907°C
BIO8 Temperatura promedio del cuarto más húmedo	26.82 ± 1.28°C
BIO9 Temperatura promedio del cuarto más seco	24.32 ± 1.35°C
BIO10 Temperatura media del cuarto más cálido	27.25 ± 1.19°C
BIO11 Temperatura media del cuarto más frío	23.79 ± 1.44°C
BIO12 Precipitación anual	907.52 ± 167 mm
BIO13 Precipitación del mes más húmedo	56.25 ± 11.48 mm
BIO14 Precipitación del mes más seco	0 mm
BIO15 Precipitación estacional (coeficiente de variación)	110.57 ± 5.66 mm
BIO17 Precipitación del cuarto más seco	2.66 ± 9.89 mm
BIO18 Precipitación del cuarto más cálido	356.71 ± 79.84 mm
BIO19 Precipitación del mes más frío	13.755 ± 12.13 mm
Edafología	
Cambisol eutrico	35%
Litosol	25.21%
Regosol eutrico	13.47%
Vertisol pelico	6.24%
Vertisol cromico	5.48%
Cambisol cromico	5.07%
Regosol districo	2.90%
Solonchak gleyico	2.10%
Luvisol crómico	1.76%
Feozem háplico	1.25%
Cambisol cálcico	0.40%
Acrisol húmico	0.15%
Acrisol órtico	0.02%
Árboles	
<i>Mimosa eurycarpa</i>	99.37%
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	90.90%
<i>Genipa americana</i>	90.67%
<i>Lysiloma microphyllum</i>	65.8%
<i>Mimosa tenuiflora</i>	63.58%
<i>Byrsonima crassifolia</i>	54.09%
<i>Havardia campylacantha</i>	44.92%
<i>Crescentia alata</i>	42.17%
<i>Comocladia engleriana</i>	38.04%
<i>Acacia coulteri</i>	35.9%
<i>Crescentia cujete</i>	26.12%
<i>Cordia elaeagnoides</i>	22.78%

DISCUSIÓN

Árboles refugio de *Ctenosaura oaxacana*. La selección inicial de árboles refugio, antes de la salida de campo, arrojó buenos resultados, fue posible encontrar la mayoría de las especies en campo y utilizadas como refugio de *C. oaxacana*. Los estudios que relacionan a los reptiles con las especies de árboles de este proyecto ubican a los árboles como parte de la vegetación donde se distribuyen los reptiles (Duellman, 1960; Hirt, 1963; Van Devender *et al.*, 1994), o como consumidores de los frutos y semillas de los árboles (Magnusson y Vieira da Silva, 1993; Galindo-Uribe y Hoyos-Hoyos, 2007; Cortes-Gomez *et al.*, 2015). Conociendo algunos aspectos sobre la ecología de la especie de interés es posible realizar estudios de distribución confiables aun sin un trabajo en campo previo (Gianinni *et al.*, 2013).

Las bases de datos en línea son un recurso importante para este tipo de proyectos (Meier *et al.*, 2010; Boulangeat *et al.*, 2012; Delean *et al.*, 2013). Aunque se debe considerar que la información puede contener errores, ante lo cual es necesario prescindir de algunos datos que sean confusos (Maldonado *et al.*, 2015). Otras fuentes de registros de presencia de organismos para los MDEs son los Atlas (Arntzen, 2006; Araújo y Luoto, 2007; Heikkinen *et al.*, 2007), aunque la mejor fuente de datos proviene de estudios previos en los que la metodología es conocida y se tiene seguridad de que los registros son correctos (Thomasson y Blouin-Demers, 2015).

Los modelos de distribución de las especies de árboles realizados en el presente trabajo son los primeros que ofrecen una visión local de las zonas que

pueden estar ocupando dichos árboles en el estado de Oaxaca (Anexo 1). La literatura de las distribuciones de los árboles refugio sólo está disponible a gran escala, a nivel continental o nacional (Rico-Arce, 2001; Borhidi y Pérez, 2002).

Inclusión de las variables bióticas en MDEs y su validación. La relación utilizada en este proyecto es un fenómeno previamente observado, no solo por los investigadores sino por la gente de la región que conoce a las iguanas de cola espinosa. El encuentro de *Ctenosaura oaxacana* se corresponde con oquedades en árboles o postes. Aunque la relación es conocida, establecer una relación exclusiva con alguna especie de árbol no es posible, Rioja *et al.* (2012) menciona al menos 10 especies de árboles que *C. oaxacana* utiliza como microhábitat y Díaz (2014) registró 4 especies que las iguanas toman como refugio. El conocimiento del hábitat permitió seleccionar varias especies con potencial de relacionarse con *C. oaxacana* como su refugio. Blázquez y Rodríguez-Estrella (2007) encontraron que *Ctenosaura hemilopha* se refugia en un árbol desde el cual se mueve alrededor para encontrar alimento. *Ctenosaura bakeri* habita manglares de Honduras utilizando las oquedades y ramas huecas para refugiarse (Gutsche, 2005). Otros saurios también hacen uso de árboles al escapar de depredadores (Martín y López, 2000; Cooper y Wilson, 2007).

El trabajo en campo fue crucial porque permitió identificar las especies que ciertamente funcionan como refugio para *C. oaxacana*. De acuerdo con Giannini *et al.* (2013) el conocimiento previo de las interacciones es necesario para la correcta interpretación de los resultados. La variable biótica utilizada en este trabajo mejoró significativamente la predicción de los MDEs, como se ha observado con otros

trabajos que incluyen las interacciones bióticas (Arntzen, 2006; Araújo y Luoto, 2007; Heikkinen *et al.*, 2007; Boulangeat *et al.*, 2012; Delean *et al.*, 2013). Las variables bióticas en los MDEs de *C. oaxacana* siempre tuvieron la mayor contribución para las predicciones, debido a que la relación entre las iguanas y sus árboles refugio es importante en la distribución de *C. oaxacana*. Sin embargo, hay que tener cuidado en la elección de la variable de interacción, porque la elección de una interacción débil no tendrá los mismos efectos sobre la exactitud de los MDEs (Giannini *et al.*, 2013; Thomasson y Blouin-Demers, 2015), contrario a lo observado en este trabajo, donde se observa una relación fuerte de *C. oaxacana* con los árboles refugio.

Los MDEs de *C. oaxacana* fueron construidos solo con los registros de presencia. Sin embargo, construir predicciones a partir de datos de presencia únicamente, puede provocar sobremuestreo de algunas regiones además de generar áreas más extensas que la distribución real (Phillips *et al.*, 2004; Jiménez-Valverde y Lobo, 2007; Elith *et al.*, 2011). Tomando en cuenta los alcances y desventajas del algoritmo usado y el origen de los datos, así como la observación de las localidades en campo, fue posible interpretar que el umbral *10 percentile training presence logistic threshold* era el correcto para reclasificar los modelos de distribución de *C. oaxacana*, lo que se puede observar en los mapas de distribución resultantes, en los valores de las métricas de evaluación y lo comprobado en campo.

Los valores de kappa y TSS fueron eficientes para evaluar los mapas de distribución de *C. oaxacana*. El uso de kappa y TSS para evaluar MDEs ha

mostrado ser mejor que AUC (Area Under Curve) (Arntzen, 2006; Araújo y Luoto, 2007; Meier *et al.*, 2010, Giannini *et al.*, 2013; Thomasson y Blouin-Demers, 2015). El valor del MDE que integró los datos de campo (CSRcampo) tuvo valores de kappa (0.838) y TSS (0.837) considerandos excelentes (Fielding y Bell, 1997) o muy buenos (Landis y Koch, 1977) para este mapa de distribución. Sin embargo, se han publicado trabajos de MDE con valores de métricas de evaluación pobres (Meier *et al.*, 2010; Giannini *et al.*, 2013; Thomasson y Blouin-Demers, 2015). Baselga y Araújo (2009) consideran que kappa es un estadístico apropiado para comparar modelos realizados para la misma especie. El uso de variables bióticas puede mejorar los valores de las métricas de evaluación, mejorando así la distribución potencial de las especies, ya que incorporar variables que reflejen relaciones ecológicas relevantes añade información que no es redundante con las variables climáticas que se usan en la generación de MDEs (Boulangeat *et al.*, 2012; Meier *et al.*, 2010).

Dos de los mejores modelos generados en este trabajo fueron aquellos donde se incluían variables bióticas además de las climáticas, siendo las variables bióticas las que tuvieron mayor contribución en los MDE de *C. oaxacana*. Para Delean (2013) la distribución de plantas como variable biótica en el MDE de *Tiliqua adelaidensis* resultaron ser las variables predictoras más importantes. En la distribución de *C. oaxacana* la variable correspondiente al tipo de suelo se presentó en los modelos de distribución de los árboles refugio dentro de los primeros cinco sitios de contribución, al respecto Cruz-Cárdenas *et al.* (2013) han recomendado incorporar variables auxiliares como el suelo y topografía en la

modelación de la distribución de las especies, debido a que las características del suelo son determinantes para la composición de la selva (Murphy y Lugo, 1986), lo cual se observó también en el presente trabajo. Para Thomasson y Blouin (2015) la variable de suelo fue importante para la distribución de *Heterodon platirhinos*, debido a que los sitios arenosos son necesarios para que la especie pueda hibernar.

Importancia de los datos de campo. *Ctenosaura oaxacana* usa las oquedades de los árboles como un microhábitat más fresco que la temperatura del ambiente. La diferencia entre la temperatura dentro de las oquedades y la ambiental fue de 1.2°C ($p < 0.05$) (Figura 8), por lo que permanecer dentro de las oquedades es un comportamiento de termorregulación para las iguanas. Valenzuela-Ceballos *et al.* (2015) encontraron que *C. oaxacana* prefiere sitios para refugiarse de los depredadores en vez de sitios con temperaturas adecuadas para la especie; sin embargo, las oquedades de los árboles amortiguan los cambios en las temperaturas ambientales, teniendo así una doble función (Scheffers *et al.*, 2014).

Las ventajas que ofrecen las oquedades como microhábitat no son cuestionables, *Cordylus macropholis* usa plantas suculentas como refugio para protegerse de las temperaturas extremas del ambiente semidesértico, disminuyendo la temperatura corporal un grado menos de cuando está expuesta al ambiente (29.4° C) (Bauwens *et al.*, 1999). Scheffers *et al.* (2014) evaluaron cuatro tipos de microhábitat incluyendo las oquedades de árboles, encontrando que los refugios sirven como amortiguadores de los climas extremos. Webb y Shine (1996) describen que el elárido *Hoplocephalus bungaroides* utiliza oquedades de

árboles como parte de la termorregulación y además le da acceso a presas arbóreas. El pitón *Morelia spilota imbricata* presenta patrones similares donde las oquedades le proveen ventajas térmicas y fisiológicas (Bryant *et al.*, 2011). El lagarto australiano *Tiliqua adelaidensis* tiene como hábitat pastizales, que le proveen de sitios para cazar a sus presas, protección contra sus depredadores y para aislarse de las temperaturas extremas (Delean *et al.*, 2013).

Las oquedades se encontraron con mayor regularidad en localidades en donde la vegetación es madura, con árboles grandes y anchos (130.9 ± 44.71 mm de diámetro del tronco) (Figura 7), no así donde el bosque está conformado por árboles jóvenes. Cooper (1993) encontró que *Eumeces laticeps* prefieren árboles grandes con oquedades para refugiarse. Koch *et al.* (2008) encontraron que sitios con recursos abundantes los árboles crecen más rápido y la generación de oquedades se acelera. Pero en zonas como SBC cuando al menos el recurso hídrico se concentra en una temporada (Meave *et al.*, 2012), las oquedades son limitadas en comparación con sitios más productivos, lo que lleva a que los árboles crezcan de manera lenta y que el bosque tarde en recuperarse entre 60 a 90 años para volver a alcanzar un estado previo al disturbio antropogénico (Buzzard *et al.*, 2015).

Las iguanas de cola espinosa cambian la preferencia del árbol refugio de acuerdo a la localidad, la especie que es más abundante es la que es utilizada. Las interacciones ecológicas como la que existe entre *C. oaxacana* y los árboles de que le brindan refugio no son estáticas (Wisz *et al.*, 2013). Rioja *et al.*, (2012) mencionan que en sus localidades de estudio existe una preferencia por las

especies de árboles más abundante en cada localidad. Díaz (2014) asocia a *C. oaxacana* con dos especies de *Mimosa* que son las de mayor densidad en Nizanda. Es común encontrar a las iguanas en los postes de las cercas, debido a que humanos e iguanas hacen uso de los mismos árboles, alejándolas de su medio natural y exponiéndolas a la depredación por parte de humanos o animales domésticos.

La principal problemática que debe enfrentar *C. oaxacana* es la destrucción de su hábitat como la tala de la vegetación para establecer sembradíos y para obtener leña (Rioja *et al.*, 2012; Díaz, 2014; Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015). La presencia de iguaneros en algunas localidades es evidente, su actividad se incrementa durante la temporada de puesta cuando buscan a las hembras preñadas para comercializarlas. La conservación de las iguanas puede verse beneficiada al proteger el hábitat, restaurándolo e instaurando prácticas forestales que aseguren la presencia de árboles aptos como refugios (Bungard *et al.*, 2014; Scheffers *et al.*, 2014). La selva baja caducifolia es uno de los entornos más amenazados, el cambio en este tipo de hábitat se relaciona con la pérdida de la biodiversidad (Dobson *et al.*, 1997), aunque la selva baja caducifolia se puede recuperar mientras se eviten los incendios y formaciones de otras vegetaciones por acción antropogénica (Vieira y Scariot, 2006). La conservación del hábitat además permite tener un amortiguamiento ante factores climáticos (Scheffers *et al.*, 2014). Las interacciones bióticas pueden alterar la respuesta de las especies ante el cambio climático (Buckley, 2013; HilleRisLambers *et al.*, 2013; Urban *et al.*, 2013; Scheffers *et al.*, 2014), evitando así la extinción de la especie por este factor.

Durante este proyecto la observación en campo fue decisiva para determinar que en efecto la relación entre *C. oaxacana* y los arboles refugio representa un factor que le brinda al modelo mayor veracidad (Guisan *et al.*, 2006; Araújo y Lutto, 2007).

Condiciones climáticas y bióticas que ocupa *Ctenosaura oaxacana*. Los valores del clima extraídos del MDE CSRcampo (Cuadro 9) corresponden al clima Aw (tropical con lluvias en verano), en donde se puede encontrar vegetaciones como selva alta o baja (García, 2004; Meave *et al.*, 2012). La descripción del clima Aw incluye una temperatura media anual superior a los 22°C siendo la temperatura del mes más frío mayor a 18°C, la precipitación fluctúa alrededor de los 800 mm anuales donde el mes más seco presenta menos de 60 mm de lluvia (García, 2004). Para otros estudios de *C. oaxacana* los sitios de estudio comparten el clima tropical con valores promedios de temperatura anual de 27.6°C y de precipitación de 800 mm (Rioja *et al.*, 2012; Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015), mientras que el área estudio de Díaz (2014) presenta una precipitación anual de 928.7 mm y temperatura media anual de 27.3°C, ambos sitios concordando con lo predicho por los valores extraídos con el MDE CSRcampo (Cuadro 9).

En el caso de los suelos, cerca del 73% de la extensión conocida que ocupa *C. oaxacana*, presenta 3 tipos diferentes de suelos: litosol, regosol eutrico y cambisol eutrico (Cuadro 8). El litosol es el suelo más abundante del país, se localiza en cualquier clima ocupando serranías, barrancas y en ocasiones planicies (INEGI, 2004). El suelo cambisol se presenta en todos los climas excepto en zonas áridas y al igual que el litosol es abundante (INEGI, 2004). El suelo regosol es el segundo

tipo de suelo en cubrir mayor extensión en México (INEGI, 2004). Guadarrama-Chávez *et al.* (2007) en su estudio de micorrizas en Nizanda, Oaxaca también encontraron litosoles y regosoles en su área de estudio, zona donde se encuentra *C. oaxacana* y los tipos de suelo fueron predichos por el MDE CSRcampo (Cuadro 9).

Dentro de la distribución conocida de *C. oaxacana* el MDE CSRcampo ubicó a *Mimosa eurycarpa*, *Haematoxylum brasiletto* y *Genipa americana* como presentes en al menos el 90% de la extensión del modelo, el resto de los árboles también tuvieron porcentajes altos de presencia en la extensión de la distribución de *C. oaxacana* (Cuadro 9). Al respecto, Rioja *et al.* (2012) reconocen a *G. americana*, *Haematoxylum sp.*, *Byrsonima crassifolia*, *Crescentia alata* y *Acacia sp.* como sitios de percha para *C. oaxacana*. Díaz (2012) menciona a los árboles de las especies *M. eurycarpa*, *M. tenuiflora*, *G. americana*, *Acacia sp.* y *Haematoxylum sp.* en el análisis de uso de hábitat de *C. oaxacana*. Finalmente, Valenzuela-Ceballos *et al.* (2015) reconocen a *C. alata*, *B. crassifolia* y *Acacia sp.* como parte de los tipos de vegetación que utiliza como hábitat *C. oaxacana*. En todos los casos estos árboles fueron predichos por el MDE CSRcampo (Cuadro 9) y resultaron ser las variables más importantes en la predicción del modelo.

CONCLUSIONES

La selección de las especies de árboles refugio de *Ctenosaura oaxacana*, como una variable biótica, fue correcta y corroborada en campo, aportando así información para entender la distribución de la iguana.

Los MDEs de *C. oaxacana* usando sólo clima o a los árboles refugio presentaron un mal desempeño porque sobreestimaba la distribución de las iguanas. El desempeño es mejor cuando incluimos las variables abióticas y bióticas.

Las variables más importantes en la distribución de *C. oaxacana* son las bióticas, en este caso los árboles refugio. La relación que existe entre los árboles con oquedades y *C. oaxacana* juega un papel importante en la distribución de la especie. La información ecológica es una variable predictora conveniente para incluir en los MDE.

El área de distribución inferida de *C. oaxacana* se encuentra en la parte sur del estado de Oaxaca con condiciones climáticas propias de la selva baja caducifolia, con tipos de suelo cambisol, litosol y regosol, principalmente con la presencia de las especies de árboles *Mimosa eurycarpa*, *Haematoxylum brasiletto* y *Genipa americana*. Sin embargo, el uso de los árboles por *C. oaxacana* depende de las diferentes especies presentes en cada localidad y la abundancia de cada una de ellas.

LITERATURA CITADA

- Allouche, O., Tsoar, A. y R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of applied ecology*, 43: 1223-1232.
- Anderson, R. P. y A. Raza. 2010. The effect of the extent of the study region of GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37: 1378-1393.
- Anderson, R. P. 2014. El modelado de nichos y distribuciones: no es solamente "clic, clic, clic". *Biogeografía*, 8: 4-27.
- Araújo, M. B. y M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modeling species distribution under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Arntzen, J. W. 2006. From descriptive to predictive distribution models: a working example with Iberian amphibians and reptiles. *Frontiers in Zoology*, 3: 8-18.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interphase between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- Barker, D. G. y T. M. Barker. 2012. A discussion of two methods of modeling suitable climate for the burmese Python, *Python bivittatus*, with comments on Rodda, Jarnevich and Reed. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 47: 69-76.
- Baselga, A. y M. B. Araújo. 2009. Individualistic vs community modelling of species distribution under climate change. *Ecography*, 32: 55-65.

- Bauwens, D., Castilla, A. M. y P. le F. N. Mouton. 1999. Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). *Journal of Zoology*, 249: 11-18.
- Blázquez M. y R. Rodríguez-Estrella. 2007. Microhabitat selection in diet and trophic ecology of a spiny-tailed iguana *Ctenosaura hemilopha*. *Biotropica*, 39: 496–501.
- Borhidi, A. y D. Pérez. 2002. Introducción a la taxonomía de la familia Rubiaceae en la flora de México. *Acta Botánica Hungarica*, 44: 237-280.
- Boulangeat, I., Gravel, D. y W. Thuiller. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distribution and their abundances. *Ecology Letters*, 15: 584-593.
- Bridge, T., Beaman, R., Done, T. y J. Webster. 2012. Predicting the location and spacial extent of submerged coral reef habitat in the Great Barrier Reef World Heritage Area, Australia. *PLoS ONE*, 7: 1-11.
- Bryant, G. L., Dundas, S. J., y P. A. Fleming. 2011. Tree hollows are of conservation importance for a near-threatened Python species. *Journal of Zoology*, 286: 81-92.
- Buckley, L. B. 2013. Get real: putting models of climate change and species interactions in practice. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 126-138.
- Bucklin, D. N., Basille, M., Benschoter, A. M., Brandt, L. A., Mazzotti, F. J. Romañach, S. S., Speroterra, C. y J. I. Watling. 2015. Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Diversity and Distributions*, 21: 23-35.

- Bungard, M. J., Jones, C., Tatayah, V. y D. J. Bell. 2014. The habitat use of two species of day geckos (*Phelsuma ornata* y *Phelsuma guimbeaui*) and implications for conservation management in island ecosystems. *Herpetological Conservation and Biology*, 9: 551–562.
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C. y B. J. Enquist. 2015. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during sucesion. *Functional Ecology*, doi 10.1111/1365-2435.12579
- Challenger, A. y R. Dirzo. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. Págs. 37-73 en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México.
- CONABIO. 1995. Edafología.
<http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/eda251mgw.xml?_httpcache=yes>
(consultado el 15 de enero de 2015).
- Cooper, W. E. 1993. Tree selection by the broad-headed skink, *Eumeces laticeps*: size, holes, and cover. *Amphibia-Reptilia*, 14: 285-294.
- Cooper Jr., W. E. y D. S. Wilson. 2007. Beyond optimal escape theory: microhabitats as well as predation risk affect escape and refuge use by the phrynosomatid lizard *Sceloporus virgatus*. *Behaviour*, 144: 1235-1254.
- Copa-Alvaro, M. E., Shirley, G. y A. L. Deane. 2014. Distribución potencial de la chinchilla de cola corta (*Chinchilla chinchilla*, Rodentia) en el sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 49: 65-76.

- Cortes-Gomez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A. y R. J. Ladle. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum*, 20: 229-245.
- Coudrat, C. N. Z. y K. A. Nekaris. 2013. Modelling niche differentiation of co-existing, elusive and morphologically similar species: A case study of four Macaque species in Nakai-Nam Theun national protected area, Laos. *Animals*, 3: 45-62.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J. L., López-Mata, L., Martínez-Meyer, E. y E. Ortiz. 2014. Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en MaxEnt. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20: 187-201.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Váldes, O., Gómez-Albores, M. A., Venegas-Barrera, C. S., Manjarrez, J. y E. Martínez-Meyer. 2014. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34: 2427-2437.
- Davis, A. J., Lawton, J. H., Shorrocks, B. y L. S. Jenkinson. 1998. Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology*, 67: 600-612.
- Delean, S., Bull, C., Brook, B. W., Heard, L. M. B. y D. A. Fordham. 2013. Using plant distributions to predict the current and future range of a rare lizard. *Diversity and Distributions*, 19: 1125–1137.
- Díaz, G. 2014. Demografía e historia de vida de la iguana Nguio (*Ctenosaura oaxacana*: IGUANIDAE), para su conservación y manejo en la región de Nizanda, Oaxaca. Tesis de

Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
107 pp.

Dobson, A. P., Bradshaw, A. D. y A. J. M. Baker. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277: 515-522.

Duellman, W. E. 1960. Variation, distribution, and ecology of the mexican teiid lizard *Cnemidophorus calidipes*. *Copeia*, 1960: 97-101.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.

Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudik, M., Chee, Y. E. y C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.

Escalante. T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P. y R. González-López. 2013. Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and nearctic mammals. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16: 5-17.

Esri. 2015. ArcGis. <https://www.arcgis.com/home/index.html> (consultado el 10 enero 2015).

Fielding, A. H. y J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.

- Fois, M., Fenu, G., Lombraña, A. C., Cogoni, D. y G. Bacchetta. 2015. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using species distribution models. *Journal for Nature Conservation*, 24: 42-48.
- Fong, A., Viña-Dávila, N. y G. M. López-Iborra. 2015. Amphibian hotspots and conservation priorities in eastern Cuba identified by species distribution modeling. *Biotropica*, 47: 119-127.
- Franklin, J., Wejnert, K. E., Hathaway, S. A., Rochester, C. J. y R. N. Fisher. 2009. Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. *Diversity and Distributions*, 15: 167-177.
- Galindo-Urbe, D. y J. M. Hoyos-Hoyos. 2007. Relaciones planta-herpetofauna: Nuevas perspectivas para la investigación en Colombia. *Universitas Scientiarum*, 12: 9-34.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Serie Libros No. 6, Instituto de Geografía-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 pp.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation*, 130: 25-46.
- Giannini, T. C., Chapman, D. S., Saralva, A. M., Alves-dos-Santos, I. y J. C. Blesmeijer. 2003. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography*, 36: 649-656.

- González-Salazar, C., Stephens, C. R. y P. A. Marquet. 2013. Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecological Modelling*, 248: 57-70.
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. y S. Castillo-Argüero. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda. Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 133-139.
- Guisan, A. y U. Hofer. 2003. Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography*, 30: 1233–1243.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Austin, M., Aspinall, R. y T. Hastie. 2006. Making better biogeographical predictions of species distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386–392.
- Gutsche, A. 2005. Distribution and habitat utilization of *Ctenosaura bakeri* on Utila. *Iguana*, 12: 142-151.
- Hasbún, C.R., Gómez, A., Köhler, G. y D. H. Lunt. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology*, 14: 3095-3107.
- Hasbún, C. R. y G. Köhler. 2009. New species of *Ctenosaura* (Squamata, Iguanidae) from Southeastern Honduras. *Journal of Herpetology*, 43: 192-204.

- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G. y J-H. Körber. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 754-763.
- HilleRisLambers, J., Harsch, M. A., Ettinger, A. K., Ford, K. R. y E. J. Theobald. 2013. How will biotic interactions influence climate change-induced range shifts? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 112-125.
- Hirt, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecological Monographs*, 33: 83-112.
- INEGI. 2004. Unidades y subunidades de suelo. Págs. 11-24 en (INEGI) *Guías para la Interpretación de Cartografía Edafología*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Iverson, L. R. y A. M. Prasad. Prediction abundance of 80 tree species following climate change in the Eastern United States. 1998. *Ecological Monographs*, 68: 465-485.
- Jiménez-Valverde, A. y J. M. Lobo. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either or presence-absence. *Acta Oecologica*, 31: 361-369.
- Koch, A. J., Munks, S. A., Driscoll, D. y J.B. Kirkpatrick. 2008. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *Forest Ecology and Management*, 255: 3938-3951.
- Köhler, G. 2002. Schwarzleguane. Herpeton Verlag Köhler im Mittelfeld. Offenbach, Germany. 142 pp.

- Köhler, G. 2004. *Ctenosaura oaxacana*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. www.iucnredlist.org (consultado el 17 Abril 2014).
- Landis, J. R. y G. G.Koch. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, 33: 159-174.
- Leathwick, J. R. y M. P. Austin. 2001. Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forest. *Ecology*, 82: 2560-2573.
- Liu, C., M., White y G. Newell. 2009. Measuring the accuracy of species distribution models: a review. *Memorias de 18° Congreso Mundial IMACS/MODSIM*, Cairns, Australia. Págs: 4241-4247.
- Lott, E., y T. H. Atkinson. 2010. Diversidad florística. En *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, Ceballos, G., L., Martínez, A., García, E., Espinoza, J., Bezaury Creel y R., Dirzo (eds.). FCE-CONABIO-TELMEX- CONANP-WWF México-EcoCiencia S.C. México. p. 63-76.
- Magnusson, W. E. y E. Vieira da Silva. 1993. Relative effects of size, season and species on the diets of some amazonian savanna lizards. *Journal of Herpetology*, 27: 380-385.
- Maldonado, C., Molina, C. I., Zizka, A., Persson, C., Taylor, C. M., Albán, J., Chilquillo, E., Ronsted, N. y A. Antonelli. 2015. Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: to what extent can we trust public databases? *Global Ecology and Biogeography*, 24: 973-984.
- McCain, C. 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 541–553.

- McLean, C., Bradstock, R., Price, O. y R. P. Kavanagh. 2015. Tree hollows and forest stand structure in Australian warm temperate *Eucalyptus* forests are adversely affected by logging more than wildfire. *Forest Ecology and Management*, 341: 37-44.
- Marcos-García, M. A., Micó, E., Quinto, J., Briones, R. y E. Galante. 2011. Lo que las oquedades esconden. *Cuadernos de Biodiversidad*, 4: 3-7.
- Martín, J. y P. López. 2000. Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 265-270.
- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Salas-Morales, S. H., Pérez-García, E. A. y J. A. Gallardo-Cruz. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21: 85-100.
- Meier, E. S., Kienast, F., Pearman, P. B., Svenning, J-C., Thuiller, W., Araújo, M. B., Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2010. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, 33: 1038-1048.
- Micó, E., García-López, A., Sánchez, A., Juárez, M. y E. Galante. 2015. What can physical, biotic and chemical features of a tree hollow tell us about their associated diversity? *Journal of Insect Conservation*, 19: 141-153.
- Mittelbach, G.G. 2012. Capítulo 1. Págs. 13-18 en (Mittelbach, G.G., eds.) *Community Ecology*. Sinauer Associates, Inc. EUA.

- Montoya, D., Purves, D. W., Urbieto, I. R. y M. A. Zavala. 2009. Do species distribution models explain spatial structure within tree species ranges? *Global Ecology and Biogeography*, 18: 662-673.
- Moor, H., Hylander, K., y J. Norberg. 2015. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *AMBIO*, 44: S113-S126.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.
- Naranjo, M., Moreno, A. C. y S. Martín. 2014. ¿Dónde buscar troglobiontes? Ensayo de una cartografía predictiva con MaxEnt en Gran Canaria (islas Canarias). *Arxius de Miscellània Zoològica*, 12: 83–92.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. Norma Oficial Mexicana 2010. Diario Oficial de la Federación. <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf>, consultado el 17 de abril 2014.
- Osorio, L. 2015. Métricas de evaluación SDM. https://eduff.shinyapps.io/biodiv_metrics (consultado el 4 de febrero de 2015).
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y M. B. Araújo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. USA 316 pp.

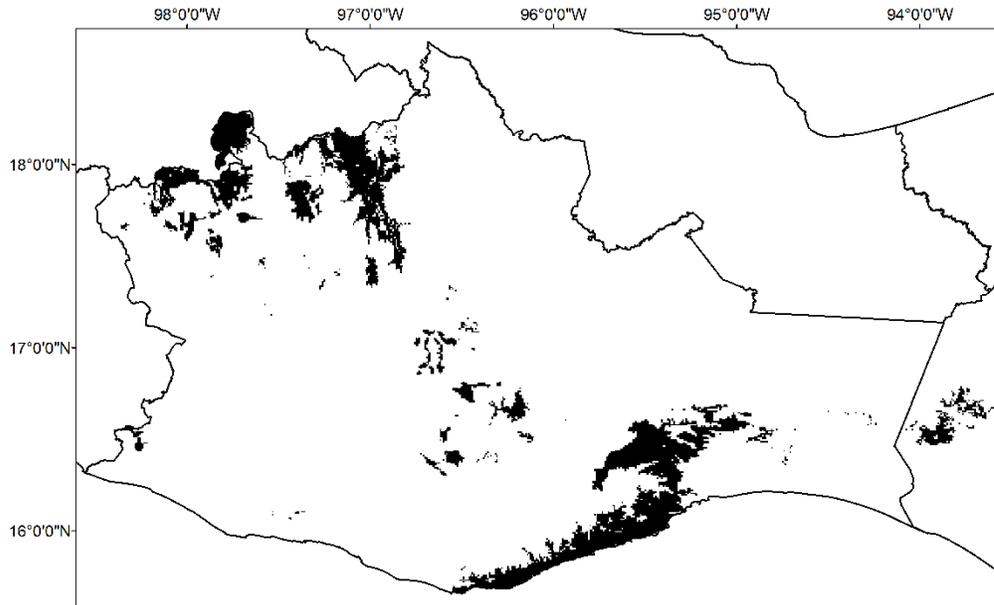
- Phillips, S., Dudik, M. y R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, Págs 655-662.
- Phillips, S., Anderson, R. P. y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190: 231-259.
- Rico-Arce, M. L. 2006. El género *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae) en el estado de Oaxaca, México. Anales Jardín Botánico de Madrid, 58: 251-302.
- Rioja, T., Carrillo-Reyes, A., Espinoza-Medinilla, E. y S. Lopez-Mendoza. 2012. Basic ecology of the Oaxacan Spiny-tailed Iguana *Ctenosaura oaxacana* (Squamata: Iguanidae), in Oaxaca, Mexico. Revista de Biología Tropical, 60: 1613-1619.
- Saunders, D. A., Smith, G. T. e I. Rowley. 1982. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for Cockatoos (Psittaciformes) in Western Australia. Australian Wildlife Research, 9: 541-556.
- Soberón, J. y A. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological Niches and species distributional areas. Biodiversity Informatics, 2: 1-10.
- Soberón, J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. PNAS, 106: 19644-19650.
- Scheffers, B. R., Edwards, D. P., Diesmos, A., Williams, S. E. y T. A. Evans. 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. Global Change Biology, 20: 495-503.

- Syphard, A. D. y J. Franklin. 2009. Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. *Ecography*, 32: 907-918.
- Thomasson, V. y G. Blouin-Demers. 2015. Using habitat suitability models considering biotic interactions with the eastern hog-nosed snake (*Heterodon platirhinos*) in Ontario, Canada. *Canadian Wildlife Biology & Management*, 4: 1-17.
- Thuiller, W. 2013. On the importance of edaphic variables to predict plant species distributions – limits and prospects. *Journal of Vegetation Science*, 24: 591-592.
- Torres, R. 2004. Tipos de vegetación. Págs. 105-117 en (A.J. García-Mendoza *et al.*, eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza. World Wildlife Fund, México.
- Trejo, I. 2004. Clima. Págs. 67-85. en (A.J. García-Mendoza *et al.*, eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza. World Wild life Fund, México.
- Urban, M. C., Zarnetske, P. L. y D. K. Skelly. 2013. Moving forward: dispersal and species interactions determine biotic responses to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 44-60.
- Valenzuela-Ceballos, S., Castañeda, G., Rioja-Paradela, T., Carrillo-Reyes, A. y E. Bastiaans. 2015. Variation in the thermal ecology of an endemic iguana from Mexico reduces its vulnerability to global warming. *Journal of Thermal Biology*, 48: 56-64.

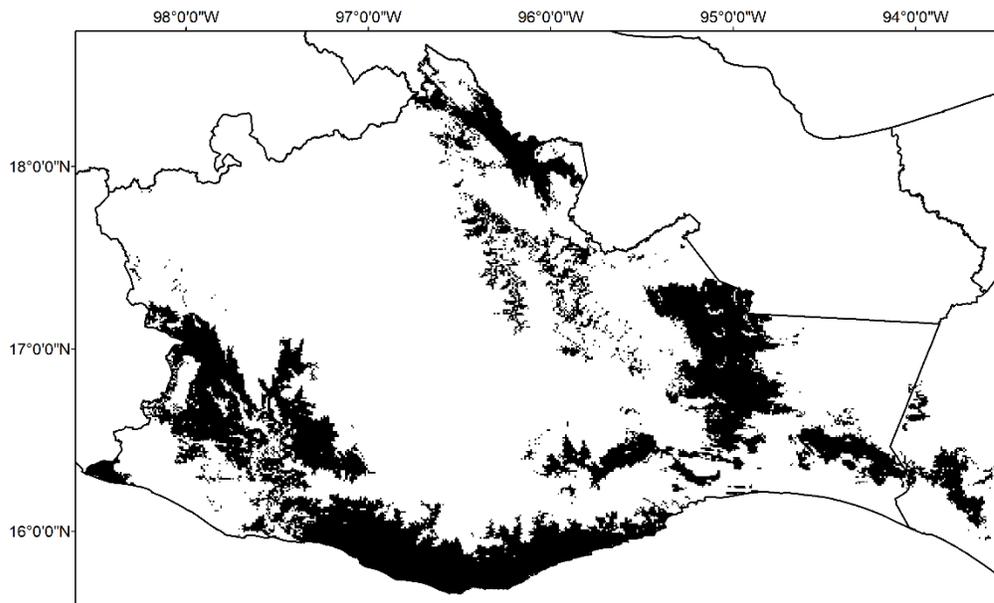
- Van Andel, T. R., Croft, S., Van Loon, E. E. Quiroz, D., Towns, A. M. y N. Raes. 2015. Prioritizing west african medicinal plants for conservation and sustainable extraction studies based on market surveys and species distribution models. *Biology Conservation*, 181: 173-181.
- Van Devender, T. R., Lowe, C. H., y H. E. Lawler. 1994. Factors influencing the distribution of the neotropical vine snake (*Oxybelis aeneus*) in Arizona and Sonora. México. *Herpetological Natural History*, 2: 25-42.
- Vieira, D. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology*, 14: 11-20.
- Webb, J. y R. Shine. 1997. Out on a limb: Conservation implications of tree-hollow use by a threatened snake species (*Hoplocephalus bungaroides*: Serpentes, Elapidae). *Biological Conservation*, 81: 21-33.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kuhn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. A., Aastrup, P. y J. Svenning. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88: 15–30.
- Zapponi, L., Minari, E., Longo, L., Toni, I., Mason, F. y A. Campanaro. 2014. The habitat-trees experiment: using exotic tree species as new microhabitats for the native fauna. *iForest Biogeosciences and Forestry*, 8: 464-470.

ANEXO

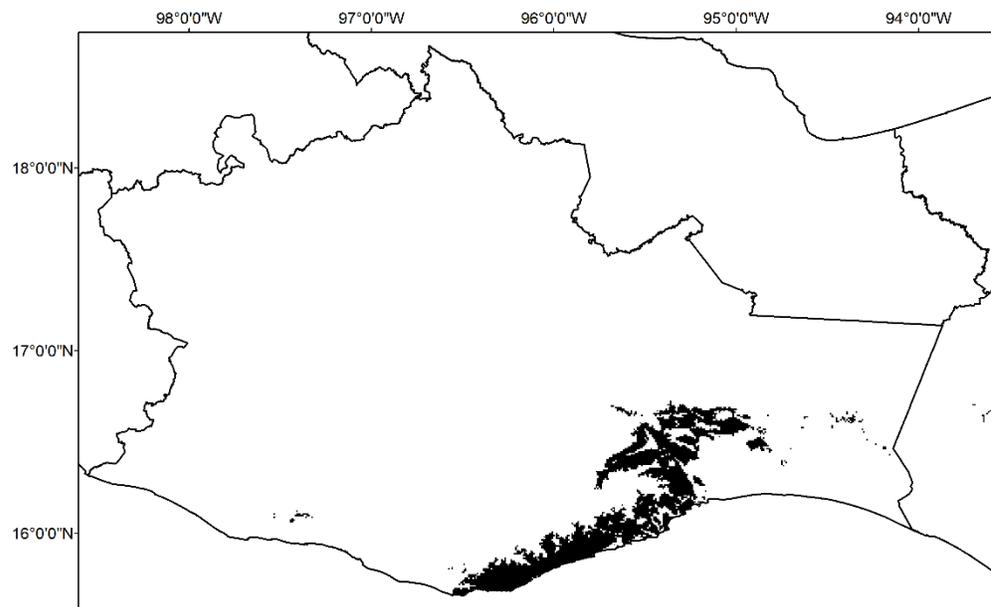
Mapas de distribución potencial en el estado de Oaxaca de los árboles refugio de *Ctenosaura oaxacana* observados en campo.



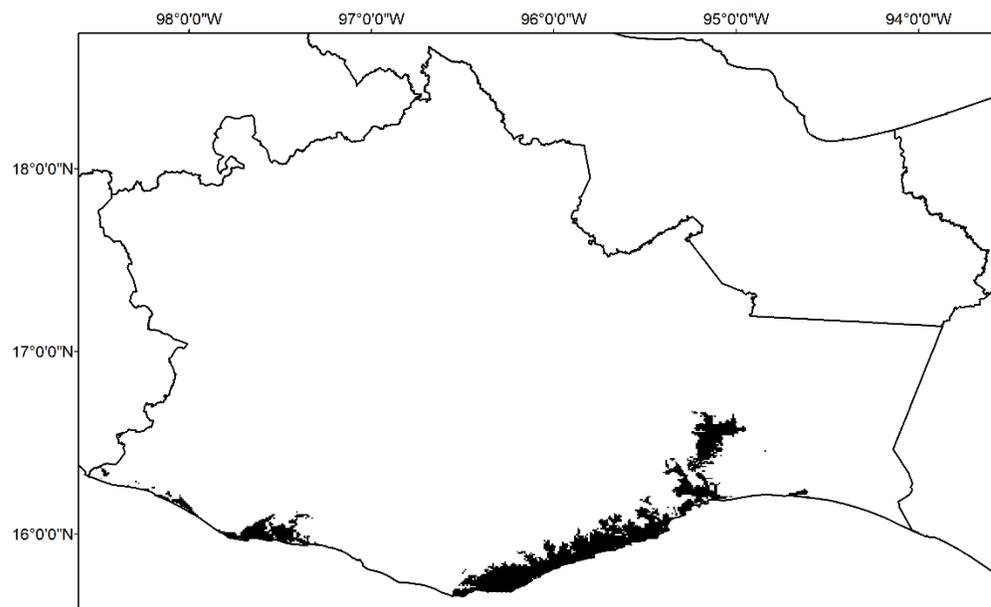
A1. Distribución potencial de *Acacia coulteri*.



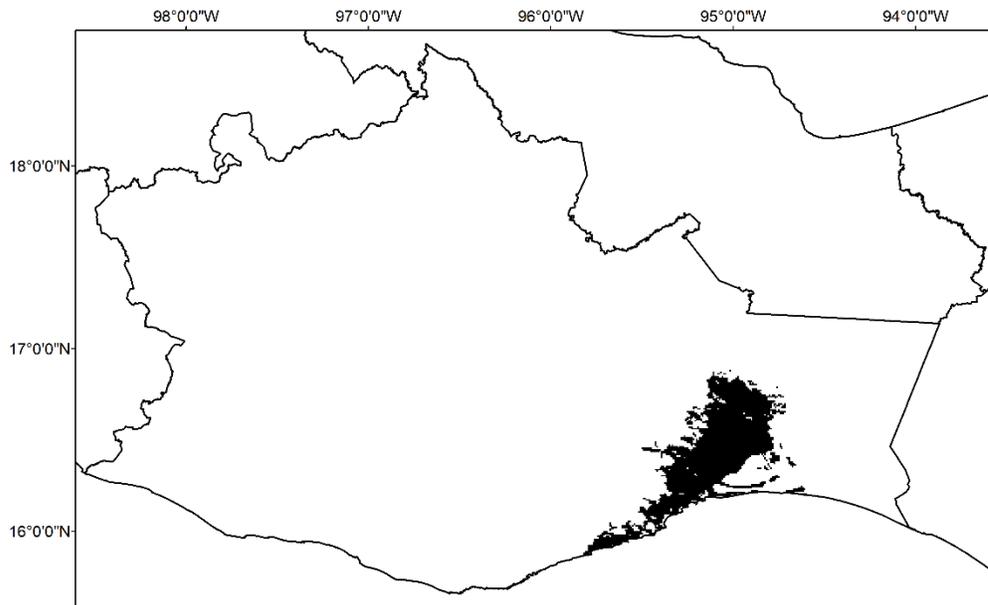
A2. Distribución potencial de *Byrsonima crassifolia*.



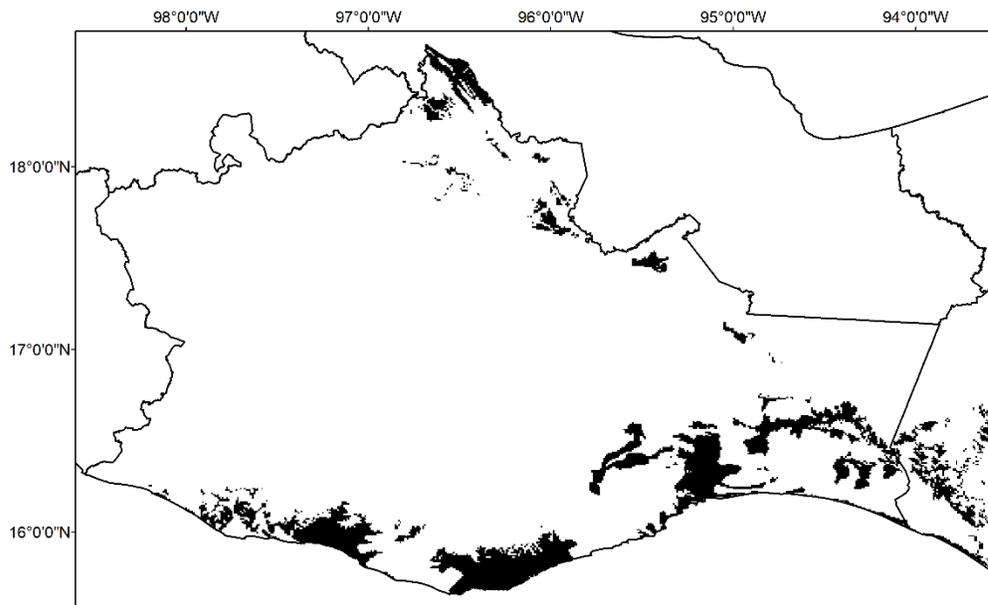
A3. Distribución potencia de *Comocladia engleriana*.



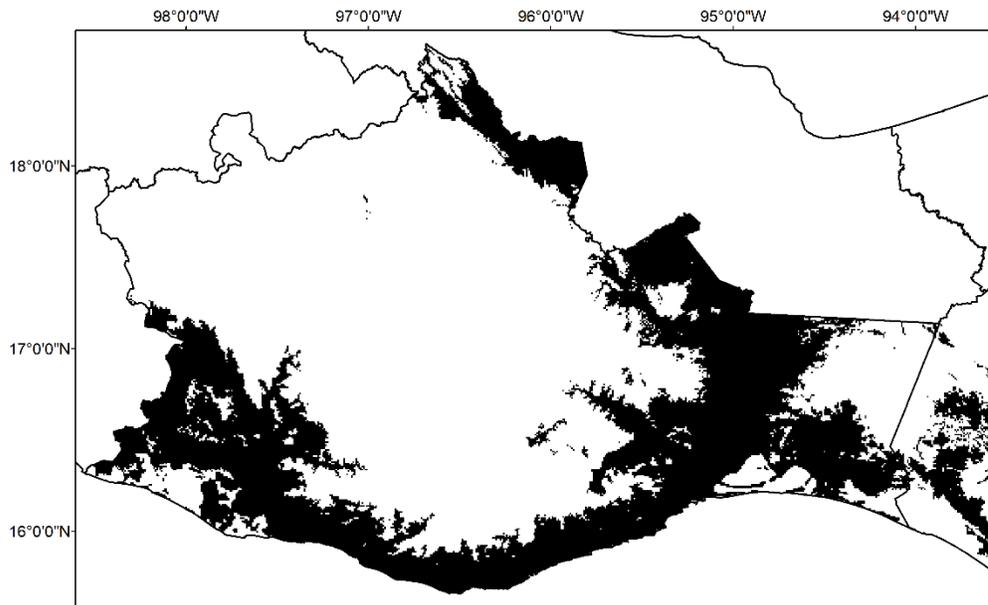
A4. Distribución potencial de *Cordia elaeagnoides*.



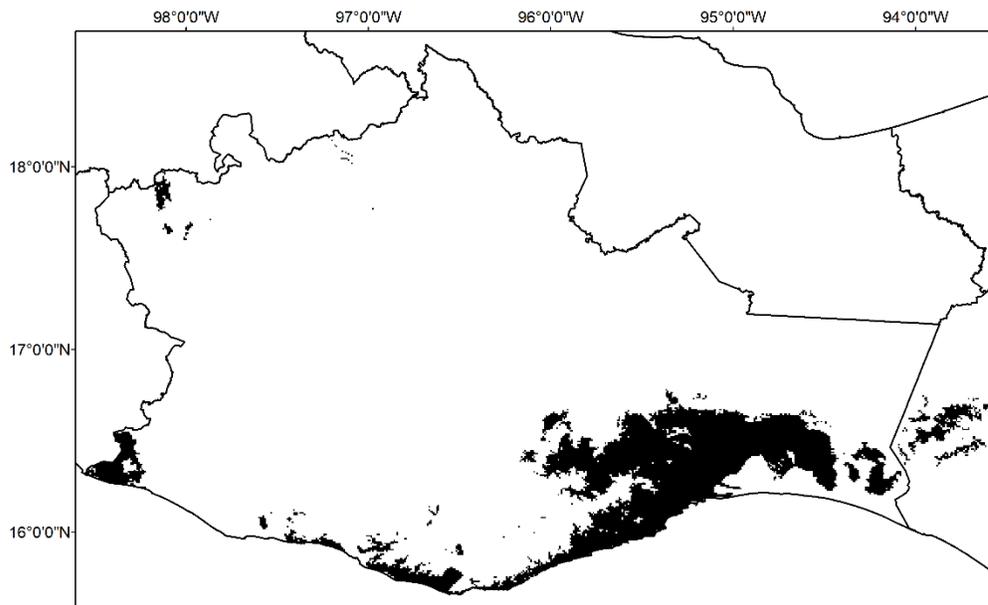
A5. Distribución potencial de *Crescentia alata*.



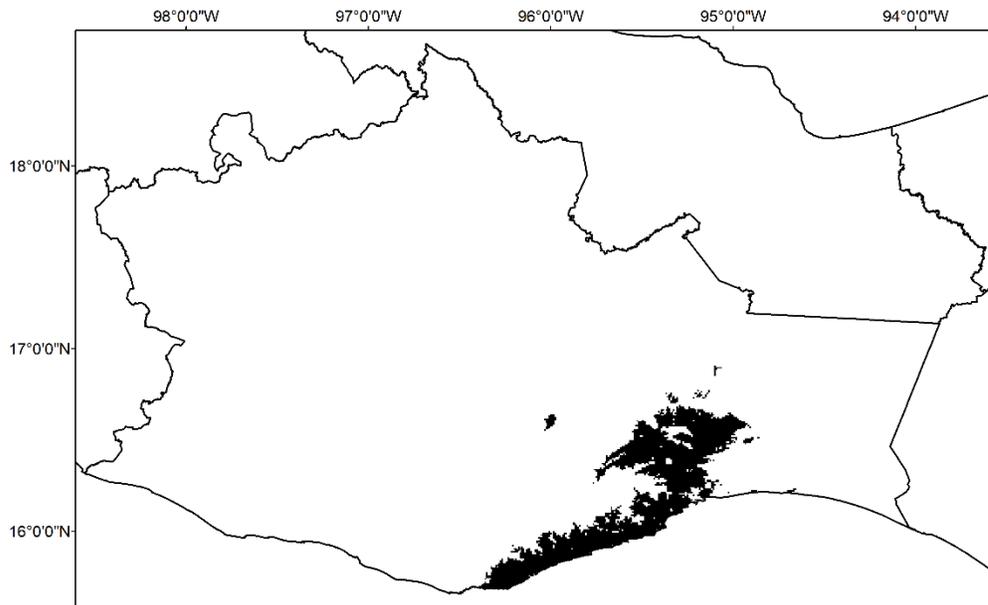
A6. Distribución potencial de *C. cujete*.



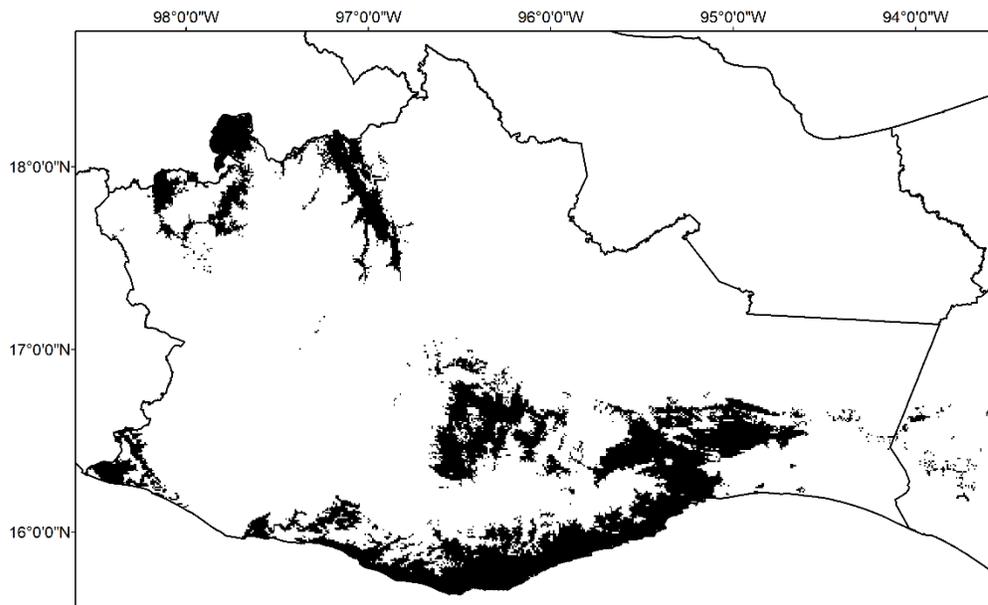
A7. Distribución potencial de *Genipa americana*.



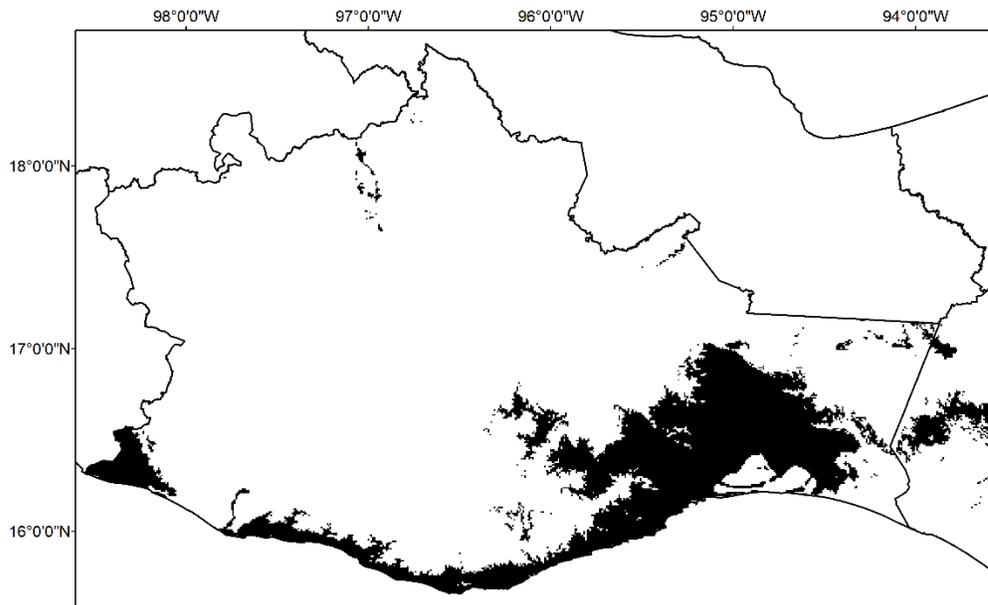
A8. Distribución potencial de *Haematoxylum brasiletto*.



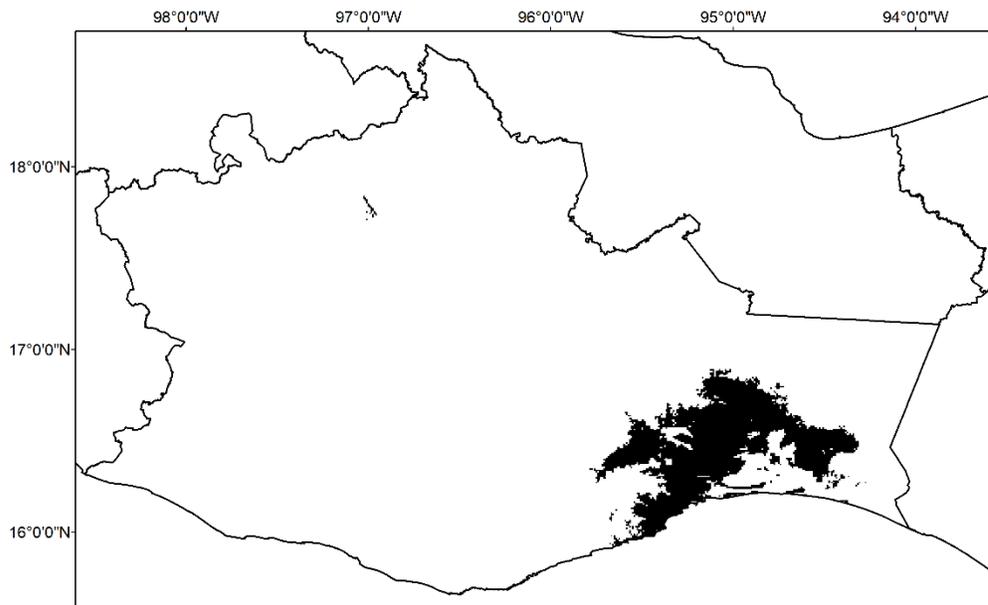
A9. Distribución potencial de *Havardia campylacantha*.



A10. Distribución potencial de *Lysiloma microphyllum*.

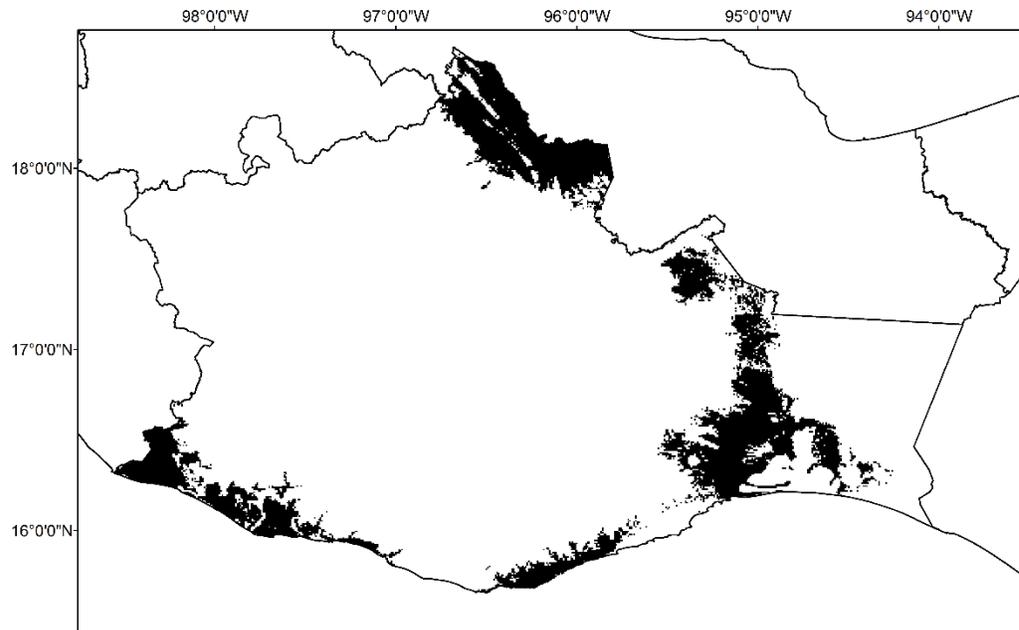


A11. Distribución potencial de *Mimosa eurycarpa*.

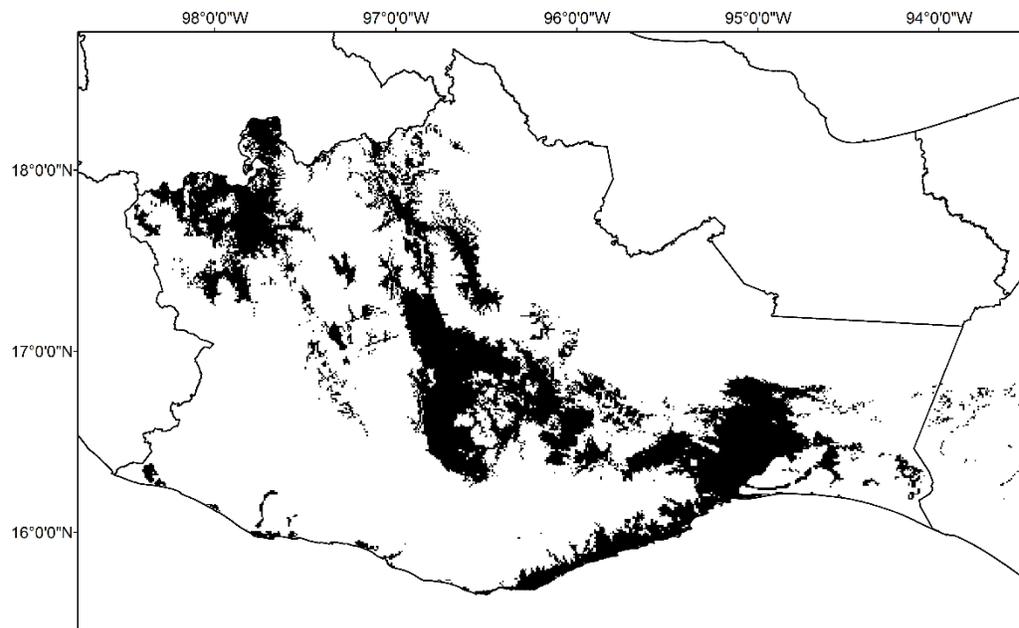


A12. Distribución potencial de *Mimosa tenuiflora*.

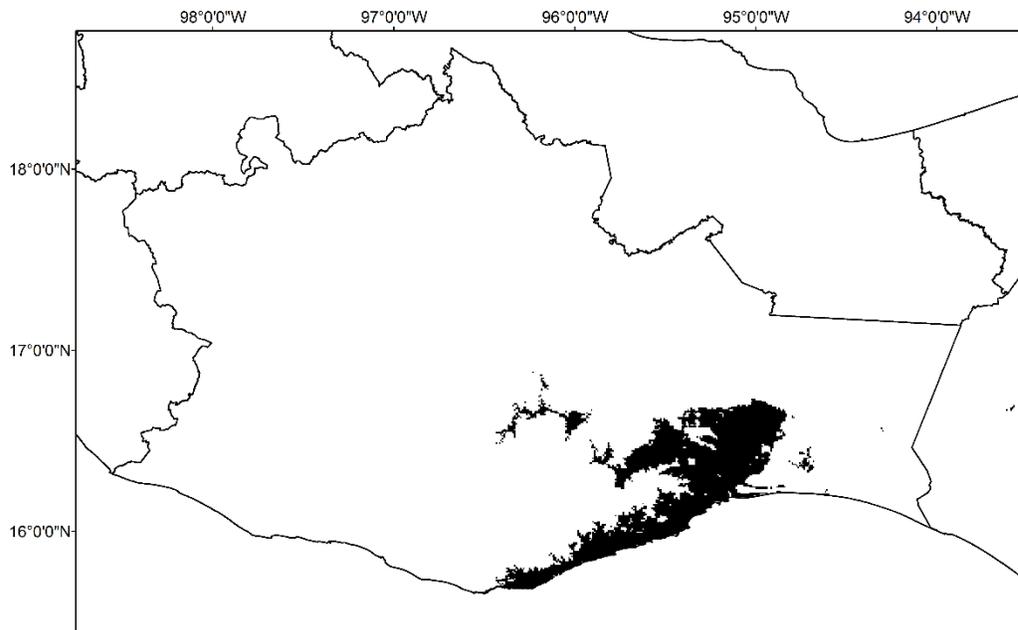
Mapas de distribución potencial en el estado de Oaxaca de las especies de árboles que fueron seleccionadas antes del trabajo en campo como refugios potenciales y que no fueron utilizadas por *C. oaxacana*, pero que forman parte de la vegetación en la que se encuentran las iguanas.



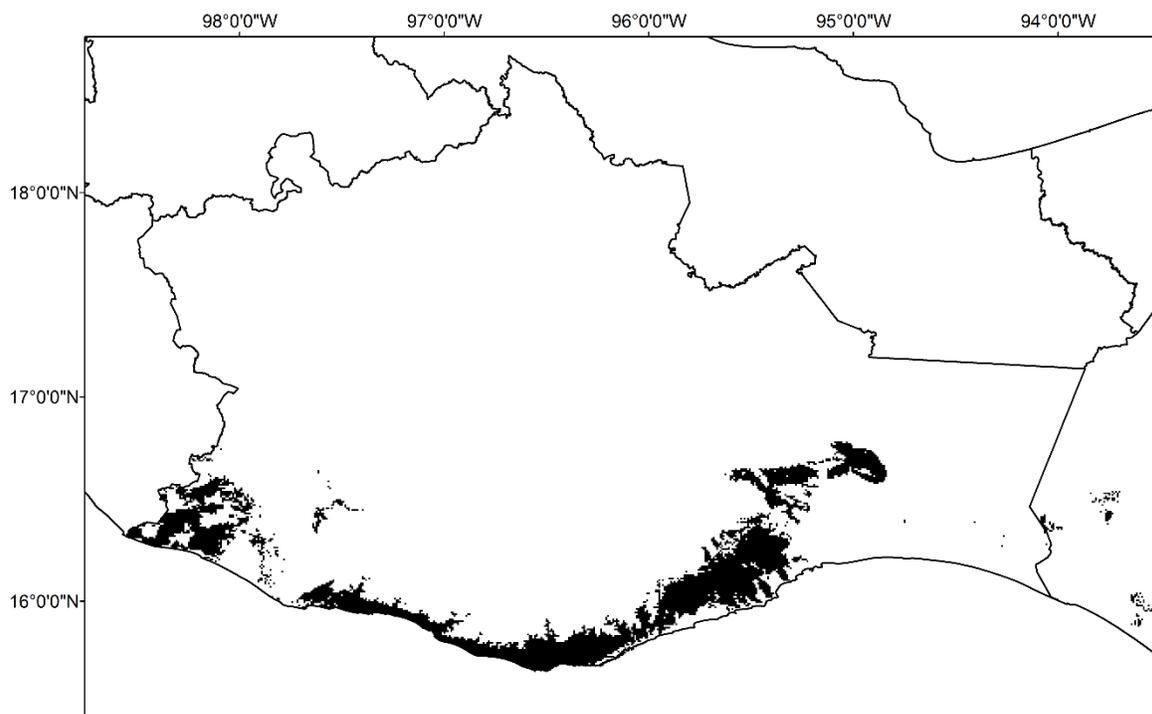
A13. Distribución potencial de *A. cornigera*.



A14. Distribución potencial de *A. farnesiana*.



A15. Distribución potencial de *A. picachensis*.



A16. Distribución potencial de *A. tenuifolia*.