

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Análisis de los patrones de distribución geográfica
de los mamíferos del estado de Oaxaca, México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA

M. C. PATRICIA ILLOLDI RANGEL

Director de Tesis : Dr. Víctor Sánchez-Cordero

México, D.F.

Octubre, 2005



m. 349207



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Patricia Ildoldi Rangel
FECHA: 03/10/05
FIRMA: Patricia Ildoldi Rangel

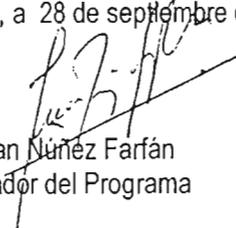
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de agosto del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna ILLOLDI RANGEL PATRICIA con número de cuenta 88527495 y número de expediente 3951060, con la tesis titulada: "Análisis de los patrones de distribución geográfica de los mamíferos del estado de Oaxaca, México", bajo la dirección del Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila.

Presidente:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal:	Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza
Vocal:	Dr. Enrique Martínez Meyer
Vocal:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin
Secretario:	Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Suplente:	Dr. Miguel Ángel Briones Salas
Suplente:	Dr. Ricardo López Wilchis

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de septiembre del 2005.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Víctor Sánchez-Cordero por su paciencia, dedicación y apoyo durante tantos años de trabajo. Gracias por estar ahí cuando necesitaba consejo.

Al Dr. Adolfo Navarro por siempre ser parte activa de mi comité, por sus comentarios y sugerencias.

Al Dr. Ricardo López Wilchis por todas las revisiones y comentarios constructivos que hizo al presente trabajo.

Al Dr. Town Peterson por sus comentarios y sugerencias, así como por el apoyo durante la realización de mi estancia doctoral en Kansas.

A los Doctores Juan José Morrone, Eduardo Morales, Enrique Martínez Meyer y Miguel Ángel Briones por revisar el presente trabajo y aportar sugerencias.

A CONACyT Y DGEP por la beca otorgada durante los primeros dos años y medio de trabajo.

Al programa CANON NATIONAL PARKS AND SCIENCE SCHOLARS PROGRAM, por el apoyo brindado durante los últimos tres años de programa, con los cuales se pudo concluir el presente trabajo.

Al Dr. Sahotra Sarkar, y todo su laboratorio de la Universidad de Texas. Gracias por aceptarme y compartir conmigo su conocimiento y apoyo.

Al Dr. Fernando Álvarez N. por todo su apoyo durante el inicio de la beca CANON.

Al Dr. Alfonso García Aldrete por todo el apoyo brindado para que la beca
CANON funcionara.

Al Instituto de Biología por el apoyo brindado para la realización de salidas de
campo.

A Miguel, sin el cual este trabajo no sería posible. Gracias por siempre estar ahí, por apoyarme, por no estar de acuerdo cuando se debía. Mil gracias amor.

A mis papás, por estar siempre presentes apoyando todo el tiempo. Mil gracias por todo.

A Magda y Paco, porque siempre han estado ahí para apoyar. Gracias por Diego, José Manuel y Rodrigo, que han dado una nueva luz a mi vida.

A los amigos del laboratorio de Sistemas de Información Geográfica: Vero, Paco, Fer, Miguel, Miriam, Gaby, Itzel, Mariana, Tania, Perú, Edith, Nallely, Klaus, Ricardo, Cecilia y Camila. Gracias por las discusiones, las fiestas y las pláticas que hicieron más amena mi estancia aquí.

A Vero por confiar en mí cuando llegué, y brindarme su amistad a pesar de las diferencias.

A Fer, por las pláticas y discusiones, comentarios y sugerencias. Gracias por tu amistad y por todo el apoyo brindado.

A Claudia B., Ángeles, Elisa, Marisa, Tita, Lucía, Claudia R., Celia, Delia, Carmen, Maricarmen, Lalo, Vero, Ale y todos los que de alguna manera comparten conmigo todos los días la dicha de enseñar. Mil gracias por todo el apoyo siempre.

Al Colegio Sagrado Corazón y todas mis "niñas" que durante todos estos años siempre me han brindado su cariño y apoyo.

**Cambiar puede significar perder...
pero también ganar o lograr algo;
ante lo nuevo, nos resulta
fácil defendernos,
repetir lo conocido, en lugar de
abrirnos a los inesperado**

González Cuberes

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
I. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE MAMÍFEROS UTILIZANDO ALGORITMOS GENÉTICOS	
Introducción	1
Hipótesis	4
Objetivo	5
Método	5
Resultados	11
Discusión y Conclusiones	13
II. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS MAMÍFEROS DEL ESTADO DE OAXACA, MÉXICO	
Introducción	15
Hipótesis	21
Objetivo General	21
Objetivos Particulares	22
Método	22
Resultados	26
Discusión y Conclusiones	39

III. FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES ENDÉMICAS DE OAXACA, MÉXICO

Introducción	45
Hipótesis	49
Objetivo General	49
Objetivos Particulares	50
Método	50
Resultados	53
Discusión y Conclusiones	75

IV. PRIORIZACIÓN DE SITIOS PARA CONSERVACIÓN A PARTIR DE MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

Introducción	79
Hipótesis	85
Objetivo General	85
Objetivos Particulares	85
Método	85
Resultados	88
Discusión y Conclusiones	95

V. CONCLUSIONES GENERALES

102

VI. LITERATURA CITADA

107

APÉNDICE I.

* Predicting Distributions of Mexican mammals using ecological niche modeling.

Patricia Illoldi-Rangel, V. Sánchez-Cordero, A. T. Peterson.

Journal of Mammalogy, 85(4):658–662, 2004

RESUMEN

El presente trabajo consta de cuatro capítulos principales y un apéndice. Se realizó, en primera instancia, una evaluación de un algoritmo de modelaje ecológico, para posteriormente utilizar dichos modelos de nicho ecológico en una evaluación de los patrones de distribución geográfica de las especies de mamíferos, un análisis de fragmentación de especies endémicas, para concluir con una propuesta de conservación para el estado de Oaxaca.

En el primer capítulo se utilizó el algoritmo GARP (Genethic Algorithm for Rule Set Prediction) para evaluar su efectividad en el modelaje de las especies. Dicha evaluación permitió avalar dicho algoritmo como adecuado para ser utilizado para los análisis posteriores. El análisis se realizó utilizando 17 especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca.

En el segundo capítulo se utilizaron los modelos de nicho ecológico realizados para todas las especies de mamíferos del estado de Oaxaca (186) para establecer 4 patrones de distribución geográfica para el estado (distribución restringida, distribución amplia, tierras bajas y zonas montanas).

En el tercer capítulo se utilizaron las especies endémicas como caso de estudio para hacer un análisis del grado de fragmentación presente en la zona. Oaxaca es un estado que, por la situación tanto geográfica como social y política, presenta un alto grado de fragmentación. Por tal motivo, se tomaron las especies endémicas para analizar el riesgo que existe en su área de distribución potencial en relación al grado de fragmentación que han sufrido, desde 1976 hasta el año 2000

La última parte del presente estudio consistió en aplicar un nuevo algoritmo para priorizar lugares de conservación potencial (ResNet). Dicho algoritmo tiene la ventaja de que se pueden utilizar como datos base los modelos de nicho ecológico realizados en un principio, es decir, los modelos de nicho ecológica de las especies de mamíferos de Oaxaca. A partir de este análisis se concluye con una propuesta de áreas de conservación alternativa a la existente para dicho estado.

ABSTRACT

The present work consists of four principal chapters and one appendix. An evaluation of an algorithm for ecological modeling was realized, so it could be used in an evaluation of the geographical distributional patterns of the mammals, a fragmentation analysis of endemic species to conclude with a conservation proposal for the state of Oaxaca.

For the first chapter the GARP algorithm was used to evaluate its effectiveness in species modeling. Such evaluation proved the algorithm as adequate to be used for posterior analyses. This analysis was realized using 17 species of mammals present in the state of Oaxaca.

In the second chapters such ecological niche models were used for all mammal species of the state of Oaxaca (186) to establish distributional patterns for the whole state. Four distinctive distributional patterns were obtained based on their geographical similitude (restricted distribution, wide distribution, lowlands and mountain region).

For the third chapter the endemic species were used as a study case to analyze the degree of fragmentation present in the area. Oaxaca is a state that, because of its geographic, social and political situation, presents a high degree of fragmentation. Endemic species were used to analyze the risk that exists in their potential distribution area in relationship with the degree of fragmentation suffered, since 1976 to 2000.

The last part of the present study consisted in the application of a new algorithm to prioritize conservation sites (ResNet). Such algorithm can be used with the potential distribution models, i.e. the models of the ecological niche for mammals of Oaxaca. From such analysis a proposal is concluded for alternative areas of conservation to the ones existing for such state.

CAPÍTULO I. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE MAMÍFEROS

UTILIZANDO ALGORITMOS GENÉTICOS

INTRODUCCIÓN

Una de las formas de estudiar patrones dentro de la ecología implica la elaboración de modelos que representen abstracciones de la naturaleza, que puedan ser evaluadas de manera cuantitativa o cualitativa. Estos modelos difieren tanto en sus fundamentos teóricos como estadísticos, dependiendo del tipo de estudio y de datos que se tengan disponibles.

Diversas aplicaciones geográficas han sido desarrolladas a lo largo de los últimos años, las cuales ofrecen nuevas posibilidades para el entendimiento de la diversidad biológica (Peterson et al. 2003). El uso de Sistemas de Información Geográficos (SIG) ha hecho posible la construcción de mapas utilizando información geográfica precisa, y relacionarlos con las áreas de riqueza de especies, prioridades de conservación, entre otras, aún y cuando estos programas dependen de la precisión de la información en la cual se basa la predicción. En la mayoría de las ocasiones, esta información sobre la distribución es de baja calidad. Esto puede deberse a: a) una colecta no sistemática de la información; b) interés en solo uno o dos taxones; c) sesgos de colecta (i.e. coleccionar cerca de las principales vías de comunicación); d) inventarios faunísticos pobres; e) la información obtenida de los registros de muestreo presentan únicamente datos de presencia, no ausencia.

El modelaje predictivo de la distribución de especies representa una herramienta útil en biogeografía, ecología y conservación (Peterson et al.

1999; Anderson et al. 2002). Estas aproximaciones combinan datos de ocurrencia de especies con variables ambientales (temperatura, precipitación, tipos de vegetación, elevación, entre otras) para crear modelos de distribución de las especies relacionados con las dimensiones ambientales. Estos modelos son proyectados geográficamente en mapas del área de estudio utilizando un SIG.

Dentro de los diferentes modelos utilizados para analizar la distribución de las especies, se incluye el programa GARP (Genetic Algorithm for Rule Set Prediction). GARP es un modelo inferencial que, como cualquier modelo, debe elegir: i) un algoritmo particular para predecir un tipo particular de variable de respuesta, y ii) una aproximación estadística óptima, de acuerdo con el contexto del modelado (Guisan & Zimmermann 2000).

El algoritmo del programa GARP funciona de una manera iterativa, con la selección de las reglas o condicionantes ambientales, una evaluación y prueba de éstas, su eventual incorporación o rechazo al modelo, y así sucesivamente. La información indispensable consiste en una base de datos de la especie que en este caso incluye a las localidades de colecta, con referencia geográfica (longitud y latitud). Las reglas o condicionantes ambientales en GARP, se refieren a las condiciones de las variables ambientales, tales como la precipitación, la temperatura, la elevación sobre el nivel del mar, la geología, entre otras. Al inicio, se selecciona uno de los métodos estadísticos tradicionales (e.g., regresión logística, BIOCLIM, etc.), utilizando los datos de las localidades de colecta con referencia geográfica. De este procedimiento, surge una regla o condicionante ambiental, que resulta en

un modelo preliminar del nicho ecológico y predicción inicial de la distribución de la especie en el país. Esta predicción inicial se corrobora con base en dos conjuntos de puntos seleccionados al azar: por ejemplo, 50 puntos geográficos muestreados de los puntos de presencia conocidos y 50 puntos geográficos muestreados del paisaje en general, donde la presencia es menos probable. La precisión de la predicción se calcula con la suma de los puntos que fueron correctamente predichos con la especie presente, y los puntos que fueron correctamente predichos con la especie ausente, dividido por el número total de puntos geográficos en los dos conjuntos (Stockwell & Noble 1991). Este método parece el indicado para reducir errores en la distribución de especies, por omisión, es decir, predecir ausencia en áreas en donde la especie realmente esta presente, y comisión, es decir, predecir presencia en áreas donde la especie realmente esta ausente (Stockwell & Peters 1999). Se utiliza el incremento en la precisión predictiva de una iteración a otra, para evaluar si una regla o condicionante ambiental se incorpora o no, al modelo de distribución geográfico. El algoritmo de GARP puede desarrollar tantas repeticiones como sea necesario, o bien hasta que la adición de nuevas reglas o condicionantes ambientales ya no incremente la precisión predictiva del modelo. Finalmente, el modelo resultante se obtiene en un formato accesible para ser desplegado como un mapa delineando la distribución geográfica de la especie en el país. Este formato de archivo puede ser manipulado con los programas de computación comerciales de los sistemas de información geográficos, tal como ArcView (Environmental Systems Research Institute 1997).

Dentro de los modelos desarrollados para explicar la distribución de las especies, la importancia del hábitat (área, número, aislamiento, composición) como un factor explicativo rara vez es incluida. El uso relativamente limitado de datos de hábitat en relación a su cobertura geográfica es parcialmente atribuible al concepto que se tiene de hábitat. En general, sólo un componente del total del hábitat, i.e. información sobre el área, forma y vegetación dominante está disponible. Tales variables rara vez son suficientes como predictores únicos de la presencia de una especie, aún para aquellas especies cuyas preferencias ecológicas sean conocidas y comprendidas. GARP permite conjuntar los factores que definen al hábitat a fin de realizar un análisis más completo sobre la distribución de las especies, y a partir de éste, establecer patrones de distribución predictivos.

Oaxaca, al ser uno de los estados más diversos, permite conjuntar información sobre las especies tanto histórica (Goodwin 1969) como reciente (nuevos muestreos), con nueva información digital disponible sobre variables ambientales, lo que permite aplicar algoritmos como GARP.

HIPÓTESIS

- El modelo de GARP predice correctamente la distribución de los mamíferos del estado de Oaxaca.

OBJETIVO

- Establecer el grado de certidumbre de predicción de un modelo tipo GARP en la predicción de la distribución de 17 especies de mamíferos del estado de Oaxaca.

MÉTODO

Bases de datos

Para el presente estudio se utilizaron datos de 17 especies de mamíferos del estado de Oaxaca, México. Los datos se obtuvieron de las siguientes colecciones: Instituto de Biología (CMIBUNAM); Centro Interdisciplinario de Desarrollo Regional de Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca); American Museum of Natural History (AMNH); National Museum of Natural History (NMNH); Field Museum of Natural History (FMNH); Museum of Zoology, University of Michigan (UMMZ); The Museum, Michigan State University (MSU); Museum of Vertebrate Zoology, University of California (MVZ); The Museum, Texas Tech University (TTU); Texas Cooperative Wildlife Collections, Texas A&M University (TCWC).

Estas especies fueron seleccionadas entre 191 especies registradas para el estado debido a que cuentan con registros desde 1860 hasta 1990, y presentaban por lo menos 10 localidades únicas de colecta anteriores a 1960 y por lo menos 5 localidades únicas posteriores a esta fecha. Este punto es importante debido a que se estableció un número mínimo de datos con los cuales calcular una prueba de χ^2 , a fin de evaluar si el modelo GARP predecía

adecuadamente la distribución. Para cada localidad, se obtuvo la latitud y longitud utilizando mapas topográficos (INEGI 1980) y un SIG (ArcView v. 3.2).

Distribuciones Geográficas Potenciales

Se modelaron los nichos ecológicos y distribuciones geográficas potenciales utilizando el algoritmo genético GARP (Stockwell & Noble 1992; Stockwell 1999; Stockwell & Peters 1999). Específicamente, GARP relaciona las características ecológicas de puntos de ocurrencia conocidos a aquellos puntos muestreados al azar para el resto del área de estudio, buscando desarrollar una serie de reglas de decisión que sintetizen de mejor manera aquellos factores que se encuentran asociados con la presencia de las especies (Peterson, et.al. 2003). GARP incluye diversos algoritmos para el modelaje del nicho basado en una aproximación de inteligencia artificial. Los puntos de ocurrencia se dividen equitativamente en dos conjuntos de datos: un conjunto sirve como prueba y otro como evaluación del modelo propuesto. Funciona de manera iterativa a partir de selección de reglas, evaluación, prueba e incorporación o rechazo, utilizando un método de cuatro posibles (e.g. regresión logística, reglas bioclimáticas, etc.), las cuales se aplican a los datos de prueba. A partir de aquí se desarrolla o modifica una regla. La precisión de la predicción es posteriormente evaluada a partir de 1250 puntos remuestreados por el propio sistema, utilizando los datos para evaluación, y 1250 puntos muestreados de manera azarosa a partir de la región de estudio completo. El cambio en la precisión de una predicción a la siguiente se utiliza

para evaluar si una regla particular debe ser incorporada dentro del modelo, mientras que el algoritmo genera ya sean 1000 iteraciones o hasta el punto de convergencia.

Todo el modelaje realizado para este estudio se llevó a cabo en una implementación de GARP para computadora personal. Esta implementación ofrece cierta flexibilidad en la elección de coberturas ambientales y ecológicas. Se utilizaron 19 coberturas ambientales, entre las que se incluyeron elevación, pendiente, aspecto, climas, vegetación, temperatura y precipitación, todas ellas para el periodo comprendido entre 1960 y 1990.

Como un método para evaluar GARP, los datos de las especies seleccionadas se dividieron en dos juegos diferentes: un conjunto de datos contenía todos aquellos registros anteriores a 1960, mientras que el segundo conjunto de datos contenía los registros posteriores a 1960, los cuales se utilizaron para evaluar el modelo de manera externa. Con el primer conjunto de datos se desarrollaron 20 modelos para cada especie. Estos modelos se sumaron posteriormente a fin de incorporar la variación existente entre cada uno (Peterson & Viegalis 2001), obteniendo un modelo final para cada una de las especies. Finalmente se proyectaron dichos modelos en mapas de la República Mexicana para obtener las distribuciones predictivas con una resolución de 1 x 1 km (Figuras 1 - 4).

La calidad del modelo se evaluó utilizando el segundo conjunto de datos. Estos puntos se sobrepusieron sobre los mapas de distribución predictiva de cada una de las especies correspondientes. Se utilizó una prueba de χ^2 para comparar el éxito observado en la predicción de las distribuciones contra una

distribución esperada si fuera al azar. Los números de puntos del segundo conjunto predichos de manera acertada y los incorrectos fueron utilizados como valores observados. Los valores esperados se obtuvieron como el tamaño de muestra multiplicado por el área proporcional presente en el estado de Oaxaca. Esto fue posible ya que GARP predice, a su vez, el área proporcional presente, lo cual provee una estimación de puntos de ocurrencia correctamente predichos si la predicción fuera al azar con respecto a la distribución de los puntos de prueba (primer conjunto de datos).

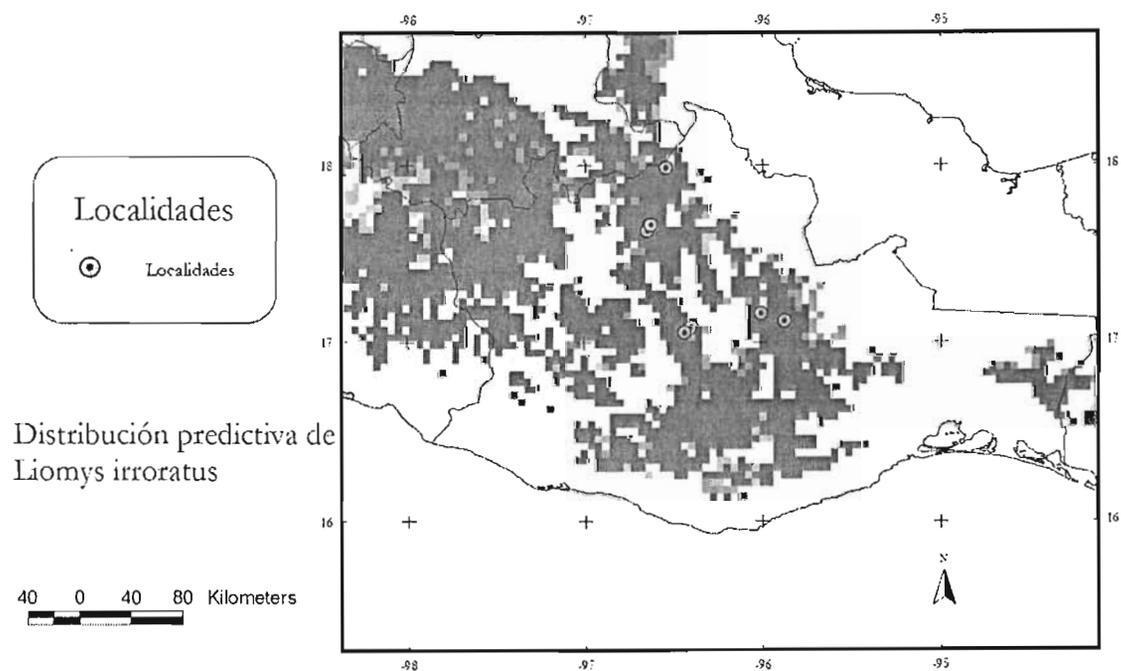


Figura 1. Distribución de *Liomys irroratus* modelada a partir de los datos registrados para el estado de Oaxaca.

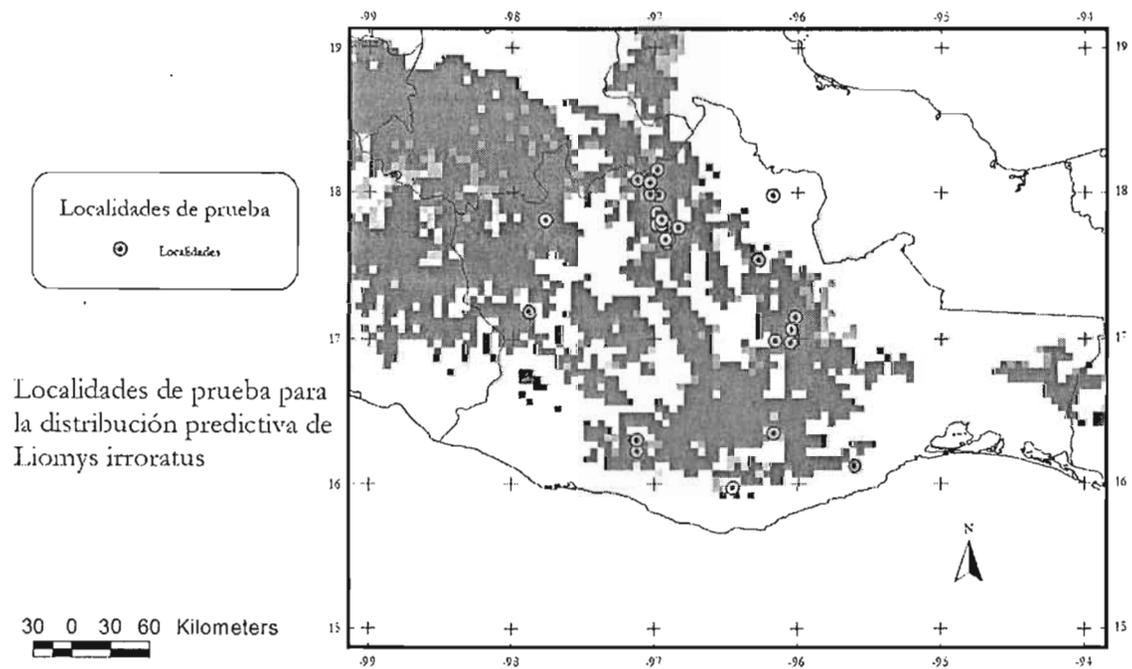


Figura 2. Localidades de prueba de *Liomys irroratus* modelada a partir de los datos registrados para el estado de Oaxaca.

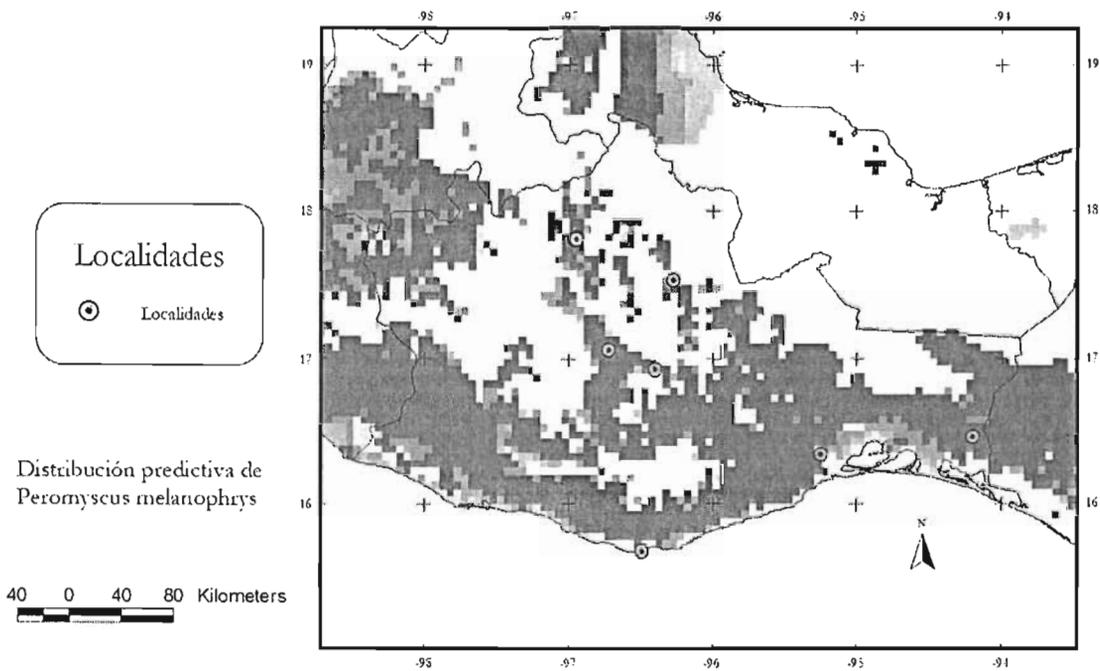


Figura 3. Distribución de *Peromyscus melanophrys* modelada a partir de los datos registrados para el estado de Oaxaca.

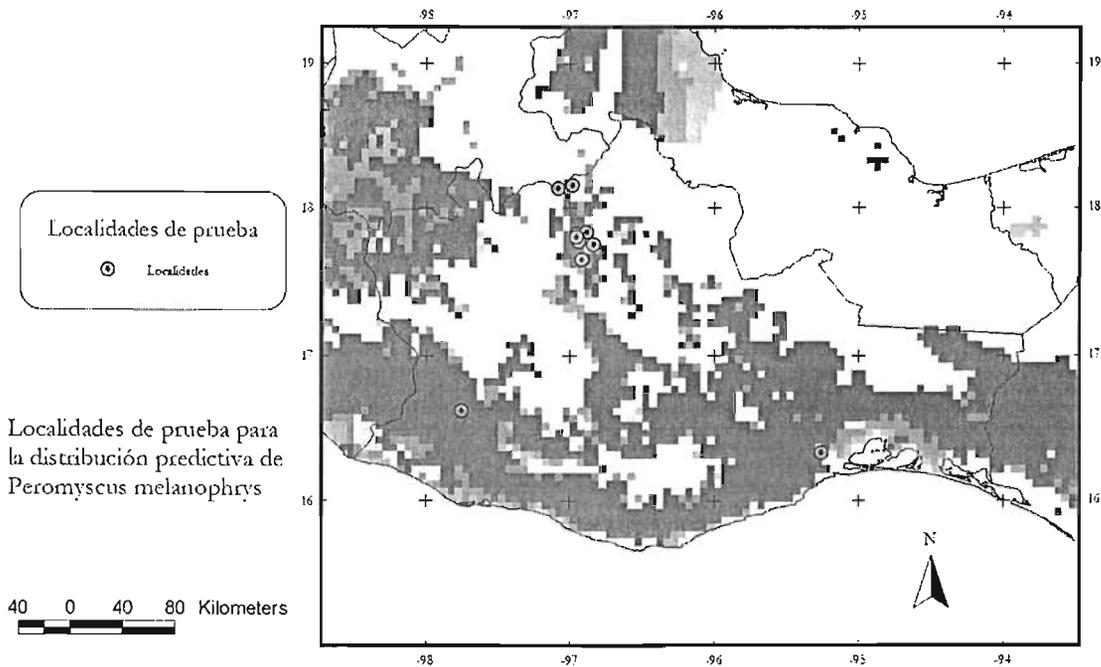


Figura 4. Localidades de prueba de *Peromyscus melanophrys* modelada a partir de los datos registrados para el estado de Oaxaca.

RESULTADOS

Se obtuvieron los modelos de predicción para las especies de mamíferos del estado de Oaxaca seleccionadas. Se superpusieron los datos de las mismas especies comprendidos entre 1961-1990 sobre la predicción para obtener una correspondencia visual de la predicción. Las distribuciones geográficas de 12 de las 17 especies de mamíferos seleccionadas fueron predichas de manera altamente significativa. Los niveles de significancia para estas especies

variaron entre 10^{-10} y 0.256 (tabla 1). Por ejemplo, de 33 datos para *Lyomis irroratus*, 27 fueron predichos correctamente, aún y cuando solamente el 30% del área total de estado fue predicha, en comparación a que solamente 10 puntos hubieran sido predichos si el modelo funcionara de manera azarosa.

Tabla 1. Resultados de la prueba de X^2 para las distribuciones geográficas de las 17 especies de mamíferos de Oaxaca.

Especie	Prop. Area	Observados		Esperados		X^2		X^2 total	p
		si	no	si	no	si	no		
<i>L. irroratus</i>	0.301628	27	6	9.953	20.046	29.192	12.608	41.801	1.01E-10
<i>G. soricina</i>	0.270897	25	14	10.565	28.435	19.7226	7.3279	27.05051	1.98E-07
<i>M. mexicanus</i>	0.083344	7	11	1.5001	16.4998	20.162	1.833	21.9959	2.73E-06
<i>C. perspicillata</i>	0.036909	4	15	0.701269	18.2987	15.517	0.59466	16.11172	5.97E-05
<i>A. jamaicensis</i>	0.041661	6	31	1.5414	35.4585	12.89581	0.5606	13.45643	2.44E-04
<i>P. levipes</i>	0.048077	4	14	0.8653	17.13462	11.35427	0.573448	11.92772	5.53E-04
<i>B. plicata</i>	0.461982	22	9	14.32145	16.678	4.16909	3.535	7.651995	5.67E-03
<i>B. musculus</i>	0.221154	10	14	5.30769	18.69231	4.1482	1.177904	5.32617	0.021
<i>O. couesi</i>	0.314062	15	15	9.4218	20.578	3.3024	1.512	4.814	0.028
<i>O. virginianus</i>	0.172821	4	5	1.5553	7.4446	3.842	0.8027	4.6449	0.0311
<i>L. pictus</i>	0.1	6	24	3	27	3	0.3333	3.3333	0.0678
<i>D. rotundus</i>	0.274103	8	33	11.238	29.761	0.933	0.3523	1.28539	0.256899
<i>R. megalotis</i>	0.378493	3	2	1.892	3.107	0.6481	0.394	1.042	0.307
<i>C. magna</i>	0.835107	16	2	15.03193	2.96807	0.0623	0.3157	0.378	0.53862
<i>P. mexicanus</i>	0.718241	41	19	43.09448	16.905	0.101796	0.259491	0.361286	0.54779
<i>S. aureogaster</i>	0.788255	22	3	19.70562	5.294382	0.267141	0.994297	1.261428	0.561379
<i>P. melanophrys</i>	0.353846	5	7	4.246	7.753	0.1338	0.0732	0.207	0.649

Para las 5 especies que no resultaron significativas, se encontraron dos escenarios contrastantes: a) tres de ellas muestran un área predicha arriba del 70% del área total del estado, aún y cuando tenían tamaños de muestras superiores a 18 localidades; y b) para las dos especies restantes, aún y cuando

el área predicha no sobrepasaba el 40% del área total de estado, tenían tamaños de muestra pequeños, en este caso entre 10 y 12 puntos de colecta. En ambos casos, puede ser que se requiera un tamaño de muestra mayor para construir los modelos predictivos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

GARP es uno de varias aproximaciones hacia la determinación de la distribución de especies utilizando datos ambientales (Lim et al. 2002). Los modelos de distribución geográfica obtenidos fueron capaces de predecir la ocurrencia de especies con altos grados de significancia en 12 de las 17 especies evaluadas. Estos resultados complementan los estudios realizados para aves tropicales en México (Peterson 2002), lo cual sugiere la generalidad de la herramienta, la cual puede ser utilizada para el mismo grupo taxonómico en diferentes partes del mundo, así como para diferentes grupos taxonómicos (i.e. aves y mamíferos).

Aún cuando existen diversos métodos para el modelaje de especies, tales como BIOCLIM, una de las ventajas de utilizar GARP sobre otros métodos es que el primero omite y/o sobrepredice las distribuciones en la mayoría de los casos analizados (Lim et al. 2002). El modelo GARP permite la posibilidad de calcular errores de omisión y comisión, lo cual permite al usuario seleccionar los mejores modelos reduciendo la sobrepredicción o la omisión (i.e. no predecir áreas donde la especie actualmente se encuentra).

El uso de algoritmos robustos para predecir la distribución geográfica de las especies, como el utilizado en GARP, abre la posibilidad de utilizar puntos

de ocurrencia para nuevos análisis. Los datos de museos pueden ser utilizados para cualquier grupo taxonómico disponible, así como utilizarlos para inventarios faunísticos, para la construcción de nuevas hipótesis con respecto a su distribución, o bien en cuestiones de conservación. Grupos bien conocidos también pueden ser analizados con fines de conservación, permitiendo resultados rápidos para la planeación de estrategias de conservación. Por supuesto, algunos requerimientos del tamaño de muestra (Peterson et al. 1998), sesgo espacial, sesgo de colecta, etc. deben ser considerados (Lim et al. 2002).

Aún y cuando las 17 especies seleccionadas contienen datos entre 1860 y 1990, el muestreo se encuentra sesgado hacia localidades accesibles, principalmente por el acceso de las carreteras o localidades que se encuentran cerca de algún asentamiento humano. Este sesgo de colecta no afecta las predicciones en GARP, como se muestra en los resultados de 12 de las 17 especies. Se requieren, de todas maneras, nuevos inventarios y colectas para mejorar la predicción de GARP para aquellas especies con pocas localidades o para especies de amplia distribución.

Modelar la distribución de las especies utilizando este tipo de algoritmos puede ser, en algunos casos, la única información que se tenga disponible para grupos poco conocidos. En este caso se evaluaron especies con un mínimo de 10 localidades, y los modelos resultaron significativos (i.e. *Odocoileus virginianus*, $p < 0.0311$), por lo que pocos datos pueden ser analizados para obtener modelos de distribución geográfica para trabajar en ellos.

II. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS MAMÍFEROS DEL ESTADO DE OAXACA, MÉXICO

INTRODUCCIÓN

La cuantificación de relaciones entre las especies y el ambiente representa el núcleo del modelaje geográfico predictivo en ecología. Estos modelos generalmente están basados en varias hipótesis acerca de cómo los factores ambientales influyen en la distribución de las especies.

En los últimos años, se han propuesto varias hipótesis para explicar los patrones en la distribución geográfica de las especies (Brown & Lomolino 1998; Heaney & Lomolino 2001). Algunas de las hipótesis más relevantes asociadas con cambios en la diversidad biológica son la reducción del área geográfica efectiva, factores abióticos como la temperatura y la precipitación, y factores bióticos como la diversidad del hábitat (MacArthur & Wilson 1967; Terborgh 1977; Heaney et al. 1989; Ricklefs & Schluter 1993; Gaston 2000). La importancia relativa de estos procesos para determinar la riqueza específica y la diversidad puede variar entre diferentes regiones y grupos taxonómicos; la comprensión de cómo los atributos ambientales y de los organismos influyen en este balance es la clave para entender los patrones de diversidad y de la distribución de las especies (Gaston 2000).

Dentro del ambiente físico se pueden encontrar varios factores que influyen en la riqueza de especies de un área determinada, entre los que se encuentran la latitud, la altitud, la temperatura, la diversidad de hábitat, entre otros (Fischer 1960; MacArthur 1972; Patterson et al. 1989; Heaney et al.

1989; Stevens 1992, Heaney & Lomolino 2001). Dado que las especies presentan una distribución espacial limitada, el número de especies se modifica con cambios en estas variables, lo que resulta en diferentes patrones geográficos (Illoldi 1994; Peterson & Holt 2003).

También es importante considerar la influencia de los factores históricos en la distribución actual de organismos -en el sentido biogeográfico (localidades) y evolutivos (linajes)- ya que puede ser una fuerte limitante para el modelaje predictivo o de distribución estática (Hengeveld 1992). Debe considerarse, cuando sea posible, la historia del lugar: una especie puede estar ausente de un lugar aunque exista un hábitat favorable de acuerdo con la predicción, debido a eventos geológicos o climáticos del pasado, o debido a barreras físicas, por lo tanto su distribución nunca se extendió a esa área (Guisan & Zimmermann 2000).

Para explicar los patrones de distribución de mamíferos terrestres, es importante considerar la escala geográfica en su análisis (Peterson & Holt 2003). Por ejemplo, el análisis de la distribución de especies a escalas local y regional, y los efectos diferenciales de los factores abióticos y bióticos, pueden ayudar a entender cuáles son los promotores de los cambios en la diversidad biológica y cómo se relacionan en la región considerada (Hart & Horwitz 1991). En una escala local se reconoce la importancia de los procesos ecológicos, mientras que en una escala regional resulta más importante el aporte de los procesos biogeográficos y evolutivos (Sebens 1991). El reconocimiento de la existencia de diferentes procesos en distintas escalas provee nuevos enfoques

que permiten explicar la diversidad biológica y aportar elementos para su conservación (Ricklefs & Schluter 1993; Roy & Tomar 2000).

Es importante mencionar que puede existir un lapso de varias décadas entre la degradación o pérdida del hábitat y la pérdida de especies, lo que Tilman et al. (1994) denomina "deuda de extinción". Estos autores demostraron que la destrucción del hábitat, aún moderada, causa una extinción desfasada de las especies dominantes, con pérdidas subsiguientes de especies en orden, desde los "mejores" competidores (con tasas de colonización bajas) hasta los "peores", conforme aumenta la destrucción del hábitat.

Este concepto de deuda de extinción puede explicar porqué se registran áreas que aparentemente contienen hábitats favorables, pero no especies características y viceversa, y porqué otras áreas contienen especies características pero no hábitats favorables. En el primer caso, existe cierto potencial para la recolonización, si la especie tiene una alta capacidad de dispersión y algún sitio colonizable se encuentra cerca. En el segundo caso, la extinción futura de especies en dicha área es probable, más no segura. Para resolver estos problemas, se necesita un buen conocimiento del paisaje, por ejemplo, el área y el grado de aislamiento relativo de un determinado fragmento de vegetación con los parches vecinos, además de un buen conocimiento taxonómico de las especies (Cramer & Willig 2002).

La hipótesis de heterogeneidad de hábitat, desarrollada inicialmente por MacArthur & MacArthur (1961) propone que un incremento en el número de diferentes hábitats puede llevar a un aumento en la diversidad de especies (Cramer & Willig 2002). Posteriormente, Brown (1984) propone una hipótesis

similar en la cual se plantea que las especies capaces de explotar un amplio rango de recursos se convertirán en especies de distribución amplia y localmente abundantes (Lawton et al. 1994). Actualmente, la explicación más aceptada sobre el aumento en la diversidad de especies hacia los trópicos es la teoría estructural o de nicho, la cual plantea, semejante a las anteriores, que un mayor número de especies puede ser acomodado dentro de un determinado espacio en los trópicos debido a que los nichos ecológicos son más estrechos y las especies más especializadas (Turner & Hawkins 2004).

Una forma de aproximarse a este problema es a través de la información mastofaunística y cartográfica disponible, la cual permite abordar el problema de la distribución geográfica de las especies y las consecuencias de la destrucción de su hábitat de una manera integral. La información recopilada a la resolución espacial requerida para el área de estudio se almacena mejor en un Sistema de Información Geográfica (SIG). Se pueden identificar cuatro fuentes principales para la recopilación de dicha información:

1. Estudios de campo u observacionales
2. Mapas impresos o digitalizados
3. Datos de percepción remota (fotografías aéreas o imágenes de satélite).
4. Datos de colecciones científicas

El reconocimiento de que los patrones espaciales de hábitat en el paisaje afectan la distribución y sobrevivencia de especies (Kupfer 1995) está siendo trasladado a técnicas prácticas, muchas de las cuales utilizan herramientas de

análisis espacial dentro de un SIG para identificar y describir patrones (Roy et al. 1999).

Este método resulta ser una alternativa ideal para el análisis de datos como los que se utilizan en este estudio, es decir, datos provenientes de colecciones científicas que, en esencia, se caracterizan por su cobertura geográfica incompleta (Soberón 1999). La predicción de las distribuciones geográficas de los taxones como superficies de probabilidad puede ser utilizada para realizar análisis del estado en que se encuentran áreas potenciales para la conservación, como guía para futuras recolectas, para establecer la distribución actual de especies raras o en peligro de extinción (Stockwell y Peters 1999) o para contestar preguntas biogeográficas básicas como la definición o identificación de hábitats (Peterson et al. 1999). Esto es posible siempre y cuando los modelos predictivos o modelos de distribución potencial estén basados en grupos de numerosos datos empíricos, lo que aumenta la efectividad en la predicción del hábitat (Guisan & Zimmermann 2000).

La importancia del hábitat (área, número, aislamiento, composición, historia de manejo) como un factor explicativo es incluida rara vez, aún cuando desde la década de los 50's existe la hipótesis sobre la heterogeneidad de hábitat, la cual asume que hábitats estructuralmente complejos pueden proveer más nichos y mecanismos de explotación de los recursos, incrementando de esta manera la diversidad (Tews et al. 2004). El uso relativamente limitado de datos del hábitat en relación con su cobertura geográfica es parcialmente atribuible al concepto que se tiene del hábitat, así como a la falta de metodologías, hasta hace relativamente poco tiempo, para

poder incluir varios factores de manera simultánea para realizar un análisis integrador (Hart & Horwitz 1991). En general, sólo un componente del total del hábitat (i.e. información sobre el área, forma y vegetación dominante) es tomado en consideración, y tales variables rara vez son suficientes para predecir por si mismas la presencia de una especie, aun para aquellas especies cuyas preferencias ecológicas sean conocidas y comprendidas.

Sumado a esto, se debe considerar que no existe una relación directa entre la heterogeneidad de los hábitats presentes y la riqueza de especies presente, ya que esta relación puede verse complicada por otros factores como pueden ser patrones de dispersión no azarosos de las especies, así como diferencias entre los hábitats en relación a su densidad, riqueza y especificidad de las especies presentes (Hart & Horwitz 1991; Peterson & Holt 2003). A medida que se incrementa la escala, surgen otras consideraciones geográficas y latitudinales que deben tomarse en cuenta cuando se analiza un hábitat determinado, ya que se añaden más parámetros que permiten la suficiente heterogeneidad para que muchas especies coexistan (Sebens 1991). Finalmente, se debe añadir a este complejo el efecto de "parches", creado tanto por la variación temporal como por diferentes eventos dentro de un hábitat, lo cual contribuye a la heterogeneidad espacial (Sebens 1991).

El algoritmo del programa GARP (ver capítulo I) permite conjuntar los factores que definen al hábitat con el fin de realizar un análisis más completo sobre la distribución de las especies, y a partir de éste, establecer patrones de distribución predictivos.

Oaxaca es considerado como el estado que contiene la mayor riqueza y endemismos de mastofauna en México (Flores-Villela y Geréz 1994; Villa y Cervantes 2003; Briones y Sánchez-Cordero 2004). En este estado se distribuyen todos los órdenes de mamíferos terrestres del país, el 77.2% de las familias, el 66.24% de los géneros y el 57.6% de las especies (Goodwin 1969). El conocimiento mastofaunístico con que se cuenta es resultado de una larga tradición de inventarios en esta región del país (Goodwin 1969; Sánchez-Cordero 1993). La posibilidad de conjuntar información de inventarios históricos con recolectas recientes, permite incrementar notablemente el conocimiento sobre la distribución geográfica de muchas especies de mamíferos terrestres (Sánchez-Cordero 1993; Sánchez-Cordero et al. 2001; Illoldi et al. 2004).

HIPÓTESIS

- La riqueza específica de mamíferos a nivel regional está determinada principalmente por la diversidad de hábitats. Por lo tanto, se espera encontrar regiones con una alta riqueza específica en sitios con mayor diversidad de hábitat.

OBJETIVO GENERAL

- Identificar posibles patrones de distribución geográfica para el estado de Oaxaca a partir de la relación existente en la distribución geográfica de las especies de mamíferos.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Elaborar modelos predictivos para obtener la distribución geográfica de las especies como resultado de análisis en los sistemas de información y de los modelos tipo GARP.
- Identificar los patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres del estado de Oaxaca.
- Correlacionar los patrones de distribución geográfica con la diversidad de hábitats.

MÉTODOS

Base de datos biológica

La base de datos de mamíferos terrestres del estado de Oaxaca cuenta con 7208 ejemplares ubicados en 580 localidades provenientes de las siguientes colecciones: Instituto de Biología (CMIBUNAM); Centro Interdisciplinario de Desarrollo Regional de Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca); American Museum of Natural History (AMNH); National Museum of Natural History (NMNH); Field Museum of Natural History (FMNH); Museum of Zoology, University of Michigan (UMMZ); The Museum, Michigan State University (MSU); Museum of Vertebrate Zoology, University of California (MVZ); The Museum, Texas Tech University (TTU); Texas Cooperative Wildlife Collections, Texas A&M University (TCWC). Asimismo, se ha incorporado la información proveniente de ejemplares de reciente recolecta, en proceso de ser incorporados a la Colección Mastozoológica Nacional del Instituto de Biología, UNAM.

Esta base de datos se encuentra totalmente georreferida. También se cuenta con una revisión taxonómica completa, siguiendo la nomenclatura de Wilson & Reeder (1993). Conforme se obtienen nuevos datos de campo, éstos son incorporados a la base de datos, anotando las coordenadas geográficas del sitio donde fue observado y/o recolectado.

Modelos de nicho ecológico

Para la elaboración de los modelos de distribución predictiva se utilizó la misma metodología utilizada para la elaboración de los mapas utilizados en la evaluación de GARP, es decir, se utilizaron las mismas coberturas geográficas (precipitación, temperatura, pendiente, aspecto, topografía, vegetación potencial) para generar las iteraciones necesarias para cada una de las especies (Illoldi et al. 2004).

Se elaboraron los modelos para cada una de las 186 especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca. Se seleccionaron los mejores modelos generados en función de los errores de omisión (lugares donde no se predice la especie pero ésta sí se encuentra presente) y errores de comisión (lugares donde se predice la especie pero ésta no se encuentra) (Stockwell y Peters 1999). Una vez seleccionados estos modelos, se sumaron utilizando ArcView 3.2, dentro del módulo de Spatial Analyst. El resultado es el modelo óptimo utilizado en los análisis para cada una de las especies.

Patrones de distribución

Para identificar los patrones de distribución de los mamíferos, se utilizaron dos metodologías:

1. Agrupación de la distribución potencial de los mamíferos a nivel de orden:
 - a) se obtuvieron los mapas de distribución potencial para las especies de mamíferos presentes, agrupadas de acuerdo a la clasificación taxonómica propuesta por Wilson & Reeder (1993)
 - b) se sumaron las especies pertenecientes a cada uno de los órdenes de mamíferos presentes en el estado, con el fin de elaborar un mapa compuesto por orden

Una vez obtenidos los mapas de distribución potencial, se analizaron, con el fin de establecer la existencia de algún patrón de distribución general, que fuera concordante entre diferentes órdenes. Estos patrones se evaluaron con ayuda de un sistema de información geográfica (ArcView), y se buscó que fueran congruentes con la distribución de las especies endémicas.

2. Análisis de agrupación jerárquico (análisis de clusters)

Para fortalecer el análisis de los patrones de distribución, los datos obtenidos de los mapas de distribución potencial se sometieron a un análisis jerárquico. Para ello, se siguieron los siguientes pasos:

- a) se obtuvo una matriz de datos donde se concentró la información de la presencia de cada una de las especies por píxel en un mapa de Oaxaca. Esto dio como resultado una matriz de 186 columnas * 3124

-
- filas, donde las columnas representan a las especies y las filas los píxeles que conforman el mapa del estado.
- b) Dicha matriz se sometió a un análisis cluster jerárquico, utilizando el programa SPSS. Se realizó un análisis de clasificación por medio de un cluster jerárquico utilizando distancias euclidianas. Dado que la matriz proviene de las distribuciones potenciales obtenidas a partir de GARP, y que al elaborar el modelo final se seleccionó diferente número de mapas para cada una de las especies, se estandarizaron los datos utilizando un rango entre 0 y 1. Como resultado de dicho análisis se obtuvo un dendograma que muestra las relaciones geográficas de las especies de acuerdo con su distribución geográfica potencial.
- c) Con el fin de complementar el análisis, se invirtió la matriz de datos, quedando una matriz de 3124 columnas * 186 filas. Dado que la matriz cuenta con una cantidad muy grande de datos, se sometió a un análisis de clasificación utilizando "k-medias". Para dicho análisis se tiene que determinar *a priori* el número de agrupaciones (clusters) que se quieren obtener, por lo cual se especificaron 5, 10 y 15 clusters, los cuales agrupan las condiciones geográficas en donde se encuentran las especies. Dichos resultados se regresaron al sistema de información geográfica, para obtener una representación cartográfica de ellos. El mapa obtenido representa las agrupaciones de las especies en función de la distribución potencial y las condiciones geográficas presentes, y regionalizando el estado.
-

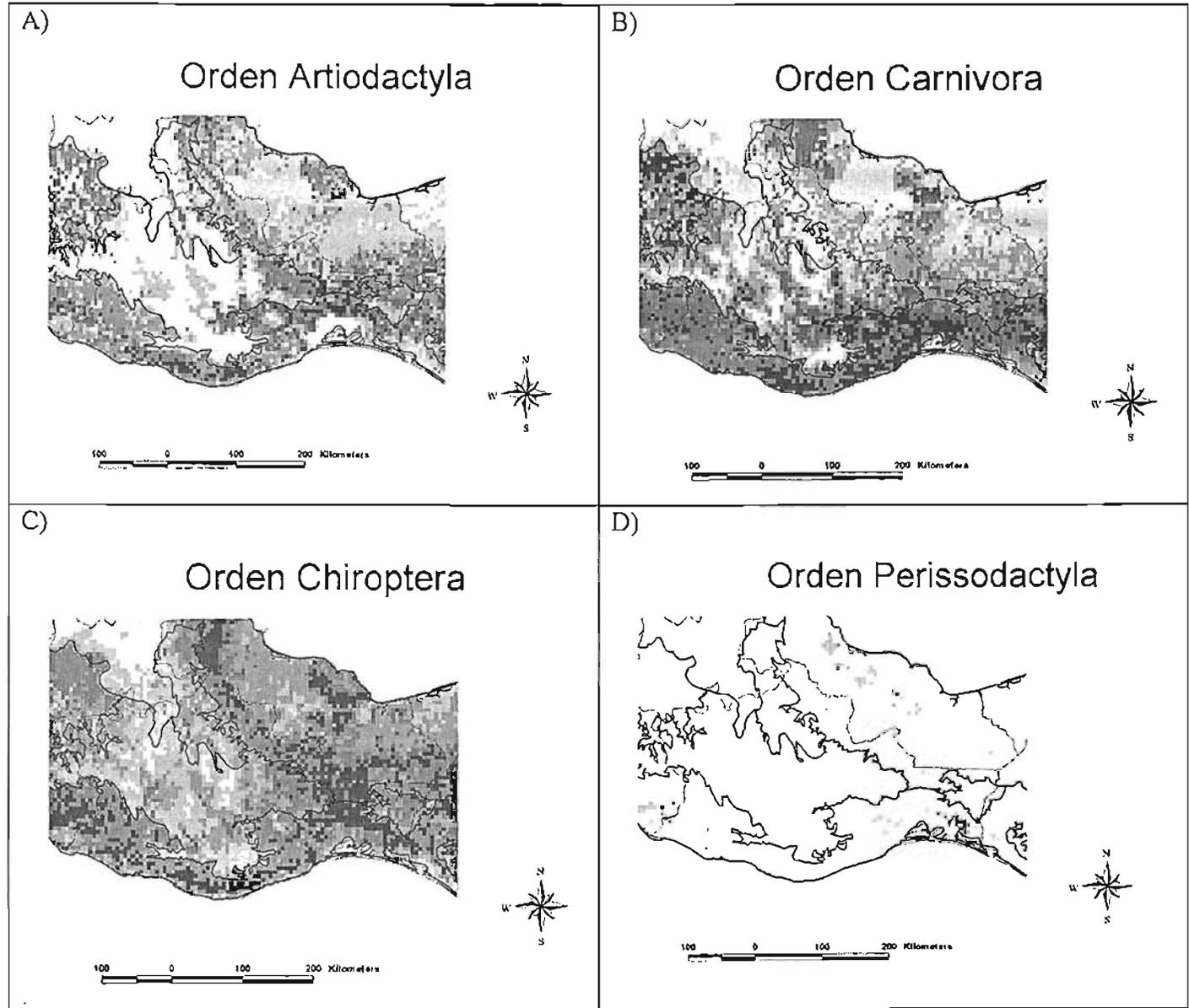
RESULTADOS

Los mapas obtenidos para los órdenes de mamíferos, a partir del análisis de la distribución potencial de cada una de las especies que se encuentran presentes en el estado de Oaxaca, muestran tres patrones generales de distribución, que pueden agruparse de la siguiente manera:

(a) El primer patrón está constituido por aquellos órdenes que se encuentran distribuidos principalmente en las regiones bajas del estado (0 – 800 m), hacia la cuenca del Pacífico, con climas calurosos. Aquí se encuentran los órdenes Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Perissodactyla, Primates y Xenarthra (figura 5).

(b) El segundo patrón de distribución se presenta con aquellos órdenes que se encuentran distribuidos principalmente hacia las zonas centrales del estado, donde las altitudes aumentan (1200 msnm en adelante) debido a la heterogeneidad topográfica existente. En este caso se encuentran los órdenes Insectivora y Rodentia. Éste último, aún cuando contiene gran cantidad de especies de amplia distribución, muestra una tendencia clara hacia este tipo de patrón de distribución (figura 6).

(c) El tercer patrón encontrado está representado por los dos órdenes restantes presentes en el estado, Didelphimorphia y Lagomorpha. Éstos se encuentran distribuidos abarcando parcialmente los dos patrones anteriores, es decir, desde los 400 m. hacia la zona de los Valles Centrales y las partes bajas de las Cordilleras, hasta los 1200 msnm (figura 7).



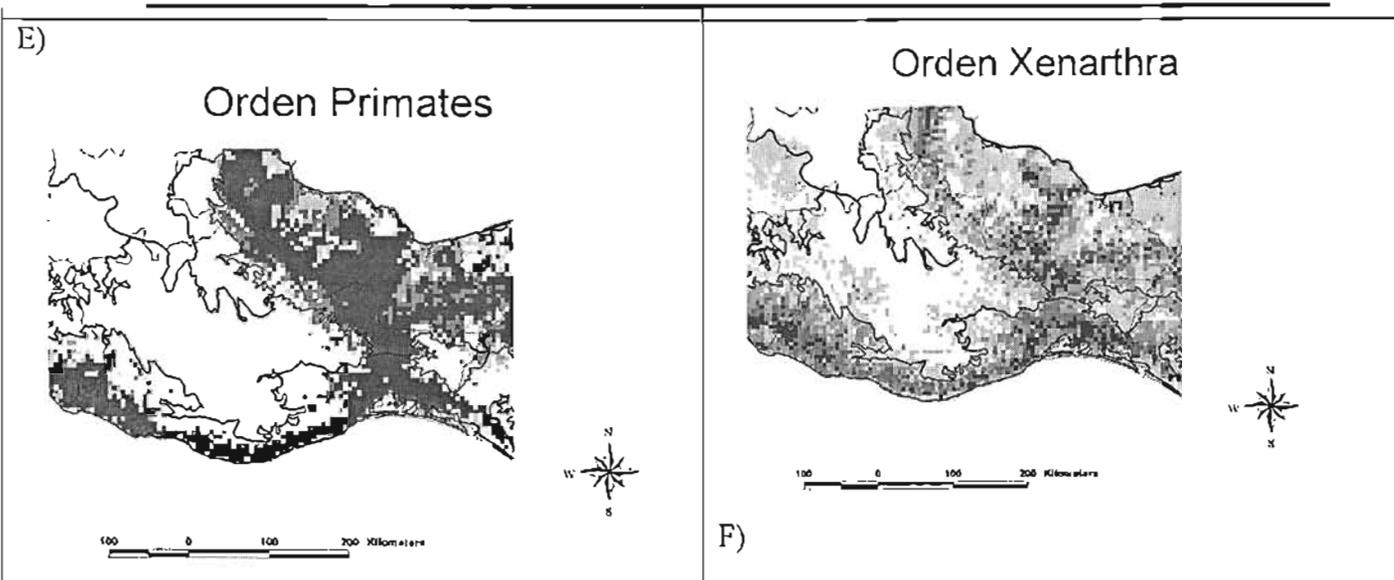
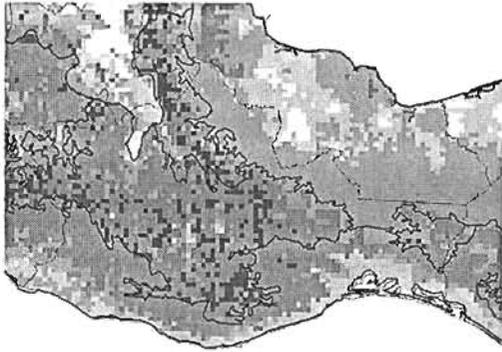


Figura 5 (A – F). Primer patrón de distribución encontrado para el estado de Oaxaca. Este patrón representa al patrón denominado de tierras bajas (0 – 800 m), donde las zonas más oscuras representan una mayor densidad de especies. Se muestran los límites de las diferentes ecorregiones que abarca (Selva Seca del Pacífico Sur y Selvas húmedas Petén-Tehuantepec, principalmente).

A)

Orden Insectivora

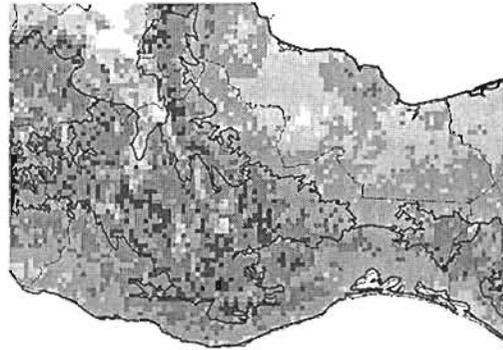


100 0 100 200 Kilometros



B)

Orden Rodentia



100 0 100 200 Kilometros



Figura 6 (A - B). Segundo patrón de distribución encontrado para el estado de Oaxaca. La distribución representa el patrón de zonas centrales. Las zonas más oscuras representan una mayor densidad de especies, y los límites muestran las diferentes ecorregiones que abarca (Bosque de coníferas y encinos de la Sierra Madre del Sur, Bosque de coníferas y encinos de la Sierra Madre de Oaxaca, principalmente) .

A)

B)

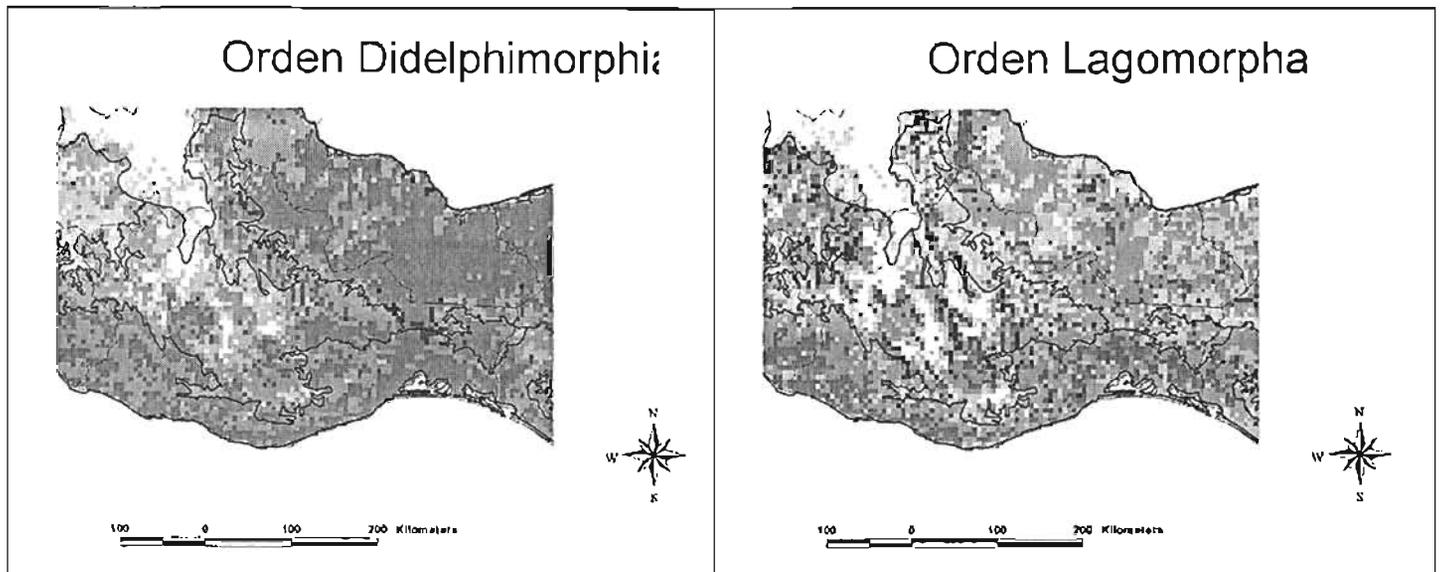


Figura 7 (A - B). Tercer patrón de distribución encontrado para el estado de Oaxaca, es decir, un patrón de distribución intermedio, que abarca desde los 400m hasta la zona de los Valles Centrales y partes bajas de las Cordilleras. Las zonas más oscuras representan una mayor densidad de especies, y los límites muestran las diferentes ecorregiones que abarca (las mencionadas anteriormente e incluyendo Bosque de coníferas y encinos de la Sierra Madre de Chiapas).

Análisis de clasificación

A partir de los resultados obtenidos, se realizó un análisis de clasificación con el fin de corroborar los patrones obtenidos. Para dicho efecto, se seleccionaron dos tipos de pruebas, las cuales se describen a continuación.

1. Análisis de clasificación a partir de un cluster jerárquico.

A diferencia del análisis anterior, donde se obtuvieron patrones de distribución de acuerdo a los órdenes de mamíferos presentes en el estado, en este análisis se obtuvo un dendograma resuelto, a partir de las afinidades geográficas de las especies. Dichas afinidades se obtuvieron a partir de los mapas de distribución potencial de cada especie, lo que permitió analizar píxel por píxel las afinidades que presentan entre sí, con el fin de poder obtener clusters de especies. A partir de dicho análisis, se obtuvieron los siguientes patrones de distribución:

1. Distribución restringida y dispersa (Figura 8; Tabla 1):

Patrón de distribución restringida

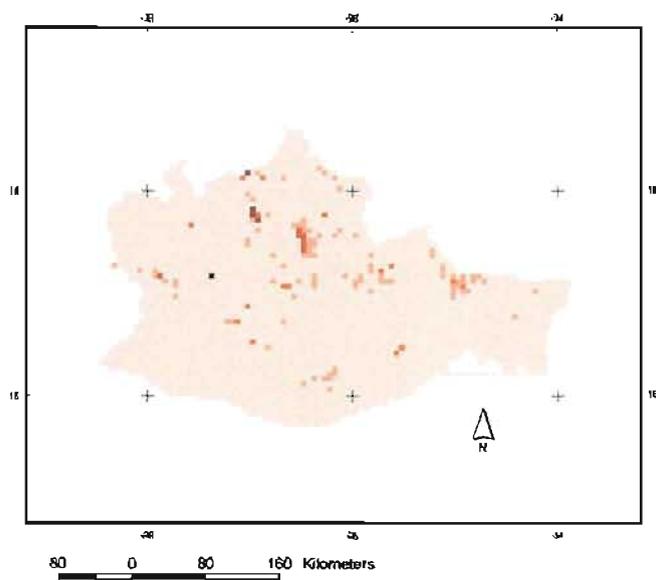


Figura 8. Patrón de distribución restringida y dispersa de acuerdo al análisis de clasificación para las especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca, México.

Tabla 1. Especies que representan el patrón de distribución restringida y dispersa. En la tabla se muestra la afinidad biogeográfica que tiene cada especie (Nea = Neártica, Neo = Neotropical).

Orden	Familia	Especie	Afinidad	
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	Nea, Neo	
	Carnivora	Canidae	<i>Vulpes velox</i>	Nea
Felidae		<i>Panthera onca</i>	Nea, Neo	
Chiroptera	Mustelidae	<i>Puma concolor</i>	Nea, Neo	
		<i>Galictis vittata</i>	Nea, Neo	
		<i>Mephitis macroura</i>	Nea, Neo	
		<i>Spilogale pygmaea</i>	Nea	
		<i>Centronycteris maximiliani</i>	Nea, Neo	
	Emballonuridae	<i>Diclidurus albus</i>	Nea, Neo	
		<i>Peropteryx kappleri</i>	Nea, Neo	
		<i>Rhynchonycteris naso</i>	Nea, Neo	
		Molossidae	<i>Eumops auripendulus</i>	Nea, Neo
			<i>Eumops underwoodi</i>	Nea, Neo
			<i>Molossops greenhalli</i>	Nea, Neo
			<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	Nea, Neo
			<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Nea, Neo
		Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>	Nea, Neo
		Phyllostomidae	<i>Artibeus hirsutus</i>	Nea
			<i>Carollia subrufa</i>	Nea, Neo
			<i>Chiroderma villosum</i>	Nea, Neo
			<i>Diphylla ecaudata</i>	Nea, Neo
			<i>Micronycteris brachyotis</i>	Nea, Neo
			<i>Mimon benettii</i>	Nea, Neo
<i>Phyllostomus discolor</i>	Nea, Neo			
<i>Uroderma bilobatum</i>	Nea, Neo			
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	Nea, Neo			
Vespertilionidae	<i>Antrozous dubiaquercus</i>		Nea, Neo	
	<i>Idionycteris phyllotis</i>	Nea		
	<i>Lasiurus ega</i>	Nea, Neo		
	<i>Pipistrellus subflavus</i>	Nea, Neo		
	<i>Rhogeessa alleni</i>	Nea		
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	Nea, Neo	
		<i>Didelphis marsupialis</i>	Nea, Neo	
Lagomorpha	Leporidae	<i>Lepus flaviugularis</i>	Nea	
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Nea, Neo	
	Rodentia	Agoutidae	<i>Agouti paca</i>	Nea, Neo
Geomyidae		<i>Orthogeomys cuniculus</i>	Nea	
	<i>Orthogeomys hispidus</i>	Nea, Neo		
Heteromyidae	<i>Dipodomys phillipsii</i>	Nea		
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	Nea, Neo		
Muridae	<i>Habromys lepturus</i>	Nea		
	<i>Megadontomys cryophilus</i>	Nea		
	<i>Megadontomys thomasi</i>	Nea		
	<i>Microtus oaxacensis</i>	Nea		

		<i>Microtus quasiater</i>	Nea
		<i>Microtus umbrosus</i>	Nea
		<i>Oryzomys melanotis</i>	Nea
		<i>Oryzomys rostratus</i>	Nea, Neo
		<i>Osgoodomys banderanus</i>	Nea
		<i>Peromyscus furvus</i>	Nea
		<i>Peromyscus gratus</i>	Nea
		<i>Peromyscus truei</i>	Nea
		<i>Rheomys mexicanus</i>	Nea
		<i>Scotinomys teguina</i>	Nea, Neo
	Soricidae	<i>Sigmodon alleni</i>	Nea
		<i>Cryptotis magna</i>	Nea
		<i>Cryptotis mexicana</i>	Nea
		<i>Sorex oreopolus</i>	Nea
Xenarthra	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta mexicana</i>	Nea

2. Distribución montana, superior a los 1600 msnm (Figura 9; Tabla 2):

Patrón de distribución montana

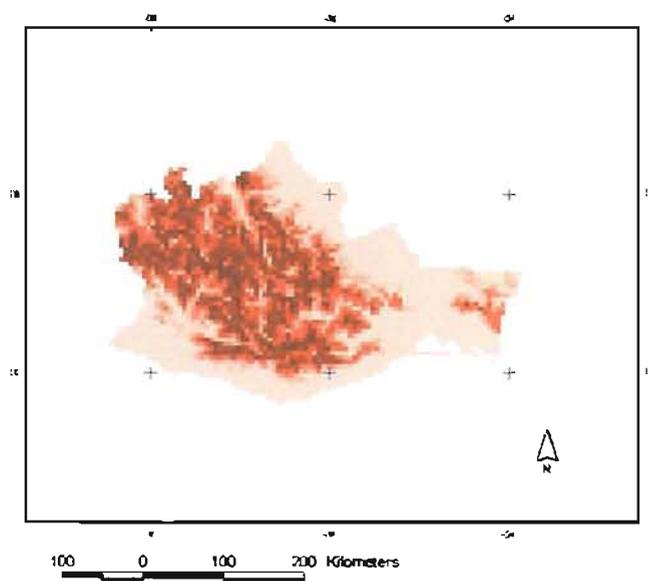


Figura 9. Patrón de distribución montana de acuerdo con el análisis de clasificación para las especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca, México.

Tabla 2. Especies que representan el patrón de distribución montana. En la tabla se muestra la afinidad biogeográfica que tiene cada especie (Nea = Neártica, Neo = Neotropical).

Orden	Familia	Especie	Afinidad
Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Choeronycteris mexicana</i>	Nea, Neo
	Vespertilionidae	<i>Eptesicus fuscus</i>	Nea, Neo
		<i>Myotis thysanodes</i>	Nea
		<i>Myotis californicus</i>	Nea, Neo
		<i>Myotis velifera</i>	Nea, Neo
Rodentia	Heteromyidae	<i>Liomys irroratus</i>	Nea
	Muridae	<i>Microtus mexicanus</i>	Nea
		<i>Peromyscus difficilis</i>	Nea
		<i>Peromyscus megalops</i>	Nea
		<i>Reithrodontomys megalotis</i>	Nea
		<i>Reithrodontomys microdon</i>	Nea, Neo
		<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Nea, Neo
	Soricidae	<i>Sorex saussurei</i>	Nea, Neo
		<i>Sorex veraepacis</i>	Nea, Neo

3. Distribución en tierras bajas, hasta los 1600 msnm (Figura 10; Tabla 3):

Patrón de distribución en tierras bajas

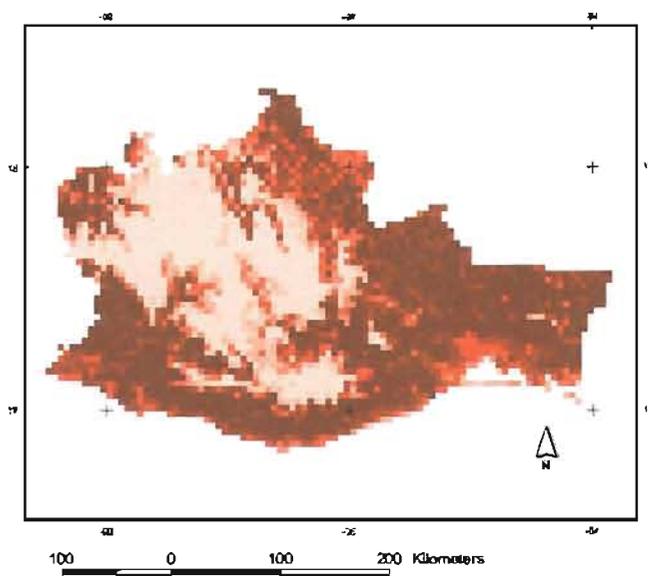


Figura 10. Patrón de distribución de tierras bajas de acuerdo al análisis de clasificación para las especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca, México.

Tabla 3. Especies que representan el patrón de distribución de tierras bajas. En la tabla se muestra la afinidad biogeográfica que tiene cada especie (Nea = Neártica, Neo = Neotropical).

Orden	Familia	Especie	Afinidad	
Artiodactyla	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	Nea, Neo	
	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Nea, Neo	
Carnivora	Felidae	<i>Herpailurus yaguarondi</i>	Nea, Neo	
		<i>Leopardus pardales</i>	Nea, Neo	
	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Nea, Neo	
		<i>Lontra longicaudis</i>	Nea, Neo	
Chiroptera	Procyonidae	<i>Bassariscus sumichrasti</i>	Nea, Neo	
	Emballonuridae	<i>Balantiopteryx io</i>	Nea, Neo	
		<i>Balantiopteryx alicata</i>	Nea, Neo	
		<i>Saccopteryx bilineata</i>	Nea, Neo	
	Molossidae	<i>Molossus ater</i>	Nea, Neo	
		<i>Molossus molossus</i>	Nea, Neo	
		<i>Promops centralis</i>	Nea, Neo	
	Mormoopidae	<i>Pteronotus Dhabí</i>	Nea, Neo	
		<i>Pteronotus parnellii</i>	Nea, Neo	
	Natalidae	<i>Natalus stramineus</i>	Nea, Neo	
	Phyllostomidae		<i>Artibeus intermedius</i>	---
			<i>Artibeus lituratus</i>	Nea, Neo
			<i>Centurio senex</i>	Nea, Neo
			<i>Choeroniscus godmani</i>	Nea, Neo
			<i>Dermanura azteca</i>	---
			<i>Dermanura phaeotis</i>	---
			<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nea, Neo
<i>Glossophaga leachii</i>			Nea, Neo	
<i>Glossophaga morenoi</i>			Nea	
<i>Glossophaga soricina</i>			Nea, Neo	
<i>Hylonycteris underwoodi</i>			Nea, Neo	
<i>Lonchorhina aurita</i>			Nea, Neo	
<i>Platyrrhinus helleri</i>			Nea, Neo	
Vespertilionidae		<i>Lasiurus blossevillii</i>	---	
		<i>Lasiurus intermedius</i>	Nea, Neo	
		<i>Myotis fortidens</i>	Nea, Neo	
Insectivora	Soricidae	<i>Cryptotis parva</i>	Nea, Neo	
Primates	Cebidae	<i>Ateles geoffroyi</i>	Nea, Neo	
Rodentia	Erethizontidae	<i>Sphiggurus mexicanus</i>	Nea, Neo	
	Geomyidae	<i>Orthogeomys grandis</i>	Nea, Neo	
	Heteromyidae	<i>Liomys pictus</i>	Nea, Neo	
	Muridae	<i>Sigmodon mascotensis</i>	Nea	
Xenarthra	Dasypodidae	<i>Dasyus novemcinctus</i>	Nea, Neo	
	Myrmecophagidae	<i>Cyclopes didactylus</i>	Nea, Neo	
		<i>Tamandua mexicana</i>	Nea, Neo	

4. Distribución amplia (más del 60% del estado de Oaxaca) (Figura 11; Tabla 4):

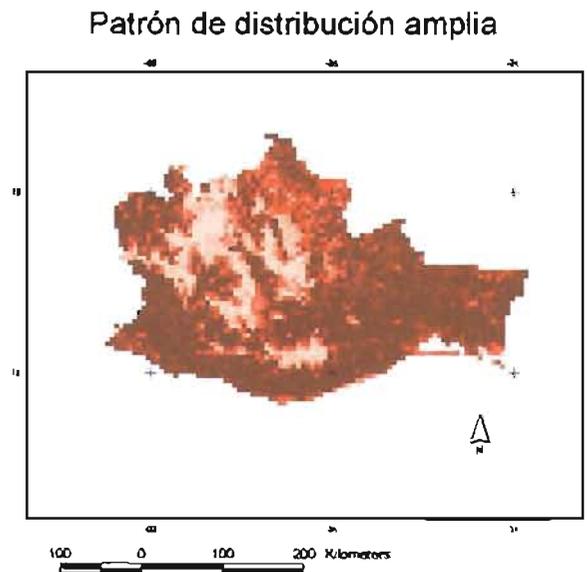


Figura 11. Patrón de distribución amplia de acuerdo al análisis de clasificación para las especies de mamíferos presentes en el estado de Oaxaca, México.

Orden	Familia	Especie	Afinidad
Carnivora	Canidae	<i>Canis latrans</i>	Nea, Neo
		<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Nea, Neo
	Felidae	<i>Leopardus wiedii</i>	Nea, Neo
	Mustelidae	<i>Conepatus mesoleucus</i>	Nea, Neo
		<i>Spilogale putorius</i>	Nea, Neo
	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i>	Nea
		<i>Nasua Larica</i>	Nea, Neo
Chiroptera		<i>Potos flavus</i>	Nea, Neo
	Molossidae	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Nea, Neo
	Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	Nea, Neo
	Phyllostomidae	<i>Anoura geoffroyi</i>	Nea, Neo
		<i>Artibeus jamaicensis</i>	Nea, Neo
		<i>Dermanura tolteca</i>	- - -
		<i>Desmodus rotundus</i>	Nea, Neo
		<i>Leptonycteris curasoae</i>	Nea, Neo
		<i>Macrotus waterhousii</i>	Nea, Neo
		<i>Stumira lilium</i>	Nea, Neo
		<i>Stumira Ludovico</i>	Nea, Neo
	Vespertilionidae	<i>Lasiurus cinereus</i>	Nea, Neo
		<i>Myotis nigricans</i>	Nea, Neo

		<i>Rhogeessa gracilis</i>	Nea
		<i>Rhogeessa parvula</i>	Nea
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	Nea, Neo
		<i>Marmosa canescens</i>	Nea
Lagomorpha	Leporidae	<i>Sylvilagus cunicularius</i>	Nea
		<i>Sylvilagus floridanus</i>	Nea, Neo
Rodentia	Muridae	<i>Baiomys musculus</i>	Nea, Neo
		<i>Neotoma mexicana</i>	Nea, Neo
		<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Nea, Neo
		<i>Oryzomys alfaroi</i>	Nea, Neo
		<i>Oryzomys chapmani</i>	Nea
		<i>Peromyscus boylii</i>	Nea
		<i>Peromyscus levipes</i>	Nea, Neo
		<i>Peromyscus melanophrys</i>	Nea
		<i>Peromyscus mexicanus</i>	Nea, Neo
		<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	Nea, Neo
		<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Nea, Neo
	Sciuridae	<i>Sigmodon hispidus</i>	Nea, Neo
		<i>Tylomys nudicaudus</i>	Nea, Neo
		<i>Sciurus aureogaster</i>	Nea, Neo

Tabla 4. Especies que representan el patrón de distribución amplia. En la tabla se muestra la afinidad biogeográfica que tiene cada especie (Nea = Neártica, Neo = Neotropical).

Las especies restantes de mamíferos presentes para el estado de Oaxaca presentan patrones de distribución intermedios, dando un total de 12 clusters adicionales a los cuatro presentados anteriormente. Estos clusters presentan diferentes grados de intergradación, los cuales varían desde especies restringidas a ciertas altitudes (aunque el área de distribución no es tan restringida como en el patrón 1), hasta especies de distribución amplia en casi todo el estado.

Estos patrones confirman los tres patrones obtenidos anteriormente a partir del análisis de la distribución de los órdenes (figuras 5 - 7), pero con un mayor grado de confiabilidad, ya que fueron obtenidos a partir de una análisis de clasificación. Además, este análisis permite obtener un cuarto patrón de distribución de los mamíferos del estado de Oaxaca (distribución amplia,

distribución restringida, especies con distribución montana, superior a los 1600 msnm y especies con distribución en tierras bajas, inferiores a los 1600 msnm) (ver Sánchez-Cordero 2001).

2. Análisis de clasificación utilizando K-medias

Para poder realizar el análisis de clasificación se seleccionó *a priori* el número de clusters sobre los cuales se agruparon los datos, lo cual es requisito indispensable para poder realizar la prueba. Dado esto, se analizaron los datos seleccionando, de manera independiente, 5, 10 y 15 clusters, de los cuales la agrupación obtenida a partir de 5 clusters es la que mejor representa los patrones de distribución de las especies para el estado de Oaxaca. A partir de dicho análisis, se obtuvo el siguiente mapa (Figura 12).

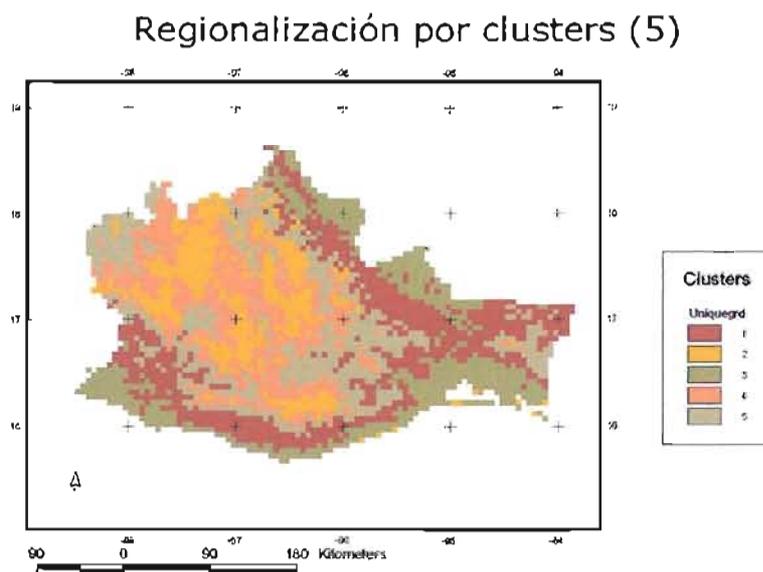


Figura 12. Regionalización por clusters de acuerdo al análisis de K-medias. Se identificaron 5 clusters diferentes, que son los que se muestran en diferentes tonalidades.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los patrones de distribución geográfica obtenidos para los mamíferos del estado de Oaxaca pueden agruparse en cuatro categorías: distribución amplia, distribución restringida y dispersa, especies con distribución montana (superior a los 1600 msnm) y especies con distribución en tierras bajas (inferiores a los 1600 msnm). Estos cuatro patrones básicos corresponden con la compleja geografía del estado, que presenta una gran variabilidad tanto topográfica como de tipos de vegetación (INEGI 1988). Las especies se distribuyen de acuerdo con su preferencia de nicho ecológico y el sistema de modelaje GARP permite conjuntar los factores que definen, si no completamente el nicho ecológico de una especie (*sensu* Hutchinson), sí el hábitat de cada especie con el fin de realizar un análisis sobre la distribución de las mismas.

El patrón de distribución que agrupa más especies es el que se muestra en la Figura 8, que comprende a las especies con distribución restringida y dispersa. En este patrón encontramos 3 de las 10 especies endémicas del estado (*Cryptotis magna*, *Lepus flavigularis* y *Rheomys mexicanus*). El patrón de tierras bajas comprende 41 especies, al igual que el patrón de distribución amplia (40 especies), mientras que el patrón montano contiene 14 especies. La distribución geográfica de las especies de mamíferos en el estado de Oaxaca corrobora la idea de que las especies tienen una distribución espacial limitada por su nicho ecológico, que incluye las condiciones ambientales necesarias para su sobrevivencia (Peterson & Holt 2003). La utilización de técnicas de algoritmos genéticos, como GARP, permite el involucrar dichas condiciones ambientales en un análisis conjunto, lo cual hace posible la evaluación del

nicho ecológico de cada una de las especies, permitiendo el establecimiento de áreas de distribución potenciales.

Una opción para obtener los patrones de distribución geográfica es la utilización de herramientas estadísticas aunadas a los Sistemas de Información Geográfica (Roy et al. 1999); en este caso, la utilización de un análisis jerárquico de clasificación. Este tipo de análisis permite obtener la relación existente entre la distribución de las especies (obtenida a partir del análisis con GARP) y sus afinidades geográficas, estableciendo grupos o clusters basados en dicha afinidad. Esta clasificación se corroboró gráficamente con los mapas de distribución de cada una de las especies, con lo cual se elaboró un mapa representativo para cada cluster (figuras 8 - 11).

Este método, a diferencia de otros utilizados (Feria 2001; primera parte de los análisis realizados en este trabajo) en donde los patrones de distribución se obtienen únicamente por la sobreposición de mapas, permite tener una base estadística a partir de la distancia euclidiana por medio de la cual se encuentren similitudes entre la distribución de las especies. De este modo, se pudieron diferenciar los cuatro patrones de distribución definidos anteriormente, así como especies que presentan diferentes Intergradaciones dentro de los mismos patrones.

Oaxaca tiene una gran riqueza y diversidad de especies, entre otras causas, por la gran diversidad de ambientes producidos por el carácter accidentado de la topografía del estado, así como por la mezcla de elementos Neártico y Neotropicales, que serán discutidos más adelante (Arita 1993; Sánchez-Cordero 2001). El estado presenta una topografía accidentada y

cambios en el clima y la altitud, lo que hace de Oaxaca un estado con una gran heterogeneidad de hábitats. Tal heterogeneidad ocurre, por ejemplo, en el suroeste de Oaxaca, donde la vida tropical, boreal y templada se entrelazan sobre el flanco inclinado de la vertiente del pacífico de la Sierra Madre del Sur (Webb & Baker 1969).

Al relacionar los patrones de distribución con la heterogeneidad de hábitats presentes en el estado de Oaxaca, se puede observar que cada uno de los patrones encontrados en el presente trabajo está definido por diferentes tipos de hábitat, de tal modo que en las especies que presentan una distribución montana, se encuentran principalmente en las regiones del estado que presentan bosque de pino y/o encino, así como bosque mesófilo de montaña y pastizales, mientras que las especies presentes en las tierras bajas presentan una mayor diversidad de hábitats, entre los que se encuentran selva baja caducifolia y subcaducifolia, selva mediana caducifolia y subcaducifolia, chaparral, sabana, bosque de encino, además de tierras de agricultura. Esto apoya la hipótesis de heterogeneidad ambiental planteada por Simpson (1949) y retomada por MacArthur y MacArthur (1961) y Brown (1984) entre otros, ya que podemos encontrar un aumento en la riqueza y diversidad de especies entre más complejo sea el hábitat, en este caso, en las tierras bajas a diferencia de las zonas montanas del estado de Oaxaca. Conforme aumenta la escala geográfica, en este caso una escala regional, se añaden componentes al hábitat utilizado por las especies, lo que provee suficiente heterogeneidad para varios taxones para coexistir a partir de la especialización del nicho (Sebens 1991), corroborando los patrones encontrados. Aún más, debe considerarse la

presencia de parches como un factor importante de la heterogeneidad encontrada en cada uno de los patrones, principalmente en el patrón de tierras bajas. La presencia de pequeños parches de hábitat puede incrementar la calidad general de la matriz al suplementar recursos complementarios (Cramer & Willig 2002).

La riqueza de especies encontrada, finalmente, es una variable agregada que agrupa, en un solo número, la variedad de vida a nivel de especie, encontrada en un lugar y tiempo particular. Estos patrones distintivos son de fundamental importancia para poder entender los patrones biogeográficos (Marquet et al. 2004). Dado que la riqueza puede variar tanto latitudinal como longitudinalmente (Cramer & Willig 2005), los gradientes encontrados para los mamíferos del estado pueden ser descritos de mejor manera como gradientes geográficos o patrones geográficos de distribución. En este caso, no debe olvidarse que los patrones fueron obtenidos a partir de la distribución potencial de cada una de las especies, a partir del nicho ecológico de cada una de ellas (Peterson & Holt 2003), por lo que los patrones presentados aquí van más allá de simples patrones de riqueza de especies.

Al analizar las especies de acuerdo a su afinidad biogeográfica, y aún y cuando las especies presentes en el estado de Oaxaca muestran una afinidad tanto Neártica como Neotropical, debido a que el estado se encuentra en la zona de confluencia de dichas zonas biogeográficas (Halftter 1965; Ortega y Arita 1998), las especies que forman los diferentes patrones muestran ciertas tendencias. Tal es el caso de las especies que se agrupan dentro del patrón de tierras bajas (Figura 10; Tabla 3), donde se puede ver que el 85.4 % de las

especies muestran afinidades tanto Neárticas como Neotropicales, mientras que solo 2 especies que conforman dicho patrón muestran una afinidad Neártica únicamente. Lo mismo sucede con las especies de distribución amplia (Figura 11; Tabla 4), donde el 77.5 % presentan una afinidad tanto Neártica como Neotropical, y únicamente el 20 % de las especies son de afinidad Neártica. En los otros dos patrones encontrados, el porcentaje de especies de afinidad Neártica está equilibrado, encontrando que cerca del 50% de las especies presentan uno o ambos tipos de afinidades (Tablas 1 y 2).

Se debe tomar en cuenta que este análisis está realizado con la semejanza geográfica que presenta la distribución potencial de cada una de las especies obtenida a partir del análisis GARP. Para establecer patrones de distribución, es necesario conocer, por un lado, la historia biogeográfica de las especies en cuestión, y por otro lado la influencia que factores bióticos y abióticos tienen sobre ella. Las explicaciones históricas deben considerarse, en general, cuando un patrón de distribución no puede ser completamente explicado en términos de su respuesta a condiciones ambientales contemporáneas (Hegenveld 1992). Los patrones aquí obtenidos son un complemento a los derivados de la historia biogeográfica de las especies (Guisan & Zimmermann 2000), sobre todo en un estado como el de Oaxaca donde confluyen tanto la zona neártica como la zona neotropical, como se mencionó anteriormente. Aun así, la delimitación de este tipo de patrones de distribución permite contestar preguntas biogeográficas básicas como la definición o identificación de hábitats (Peterson et al. 1999), plantear puntos de partida para entender la compleja relación entre la distribución de las

especies y el espacio geográfico que habitan, la identificación de centros de endemismo y el desarrollo de prioridades para conservación.

III. FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES ENDÉMICAS DE OAXACA, MÉXICO

INTRODUCCIÓN

El modelado de la distribución de especies basado en su nicho ecológico permite identificar los hábitats naturales incluidos dentro del área de la distribución de la especie. Más aún, este tipo de modelos pueden tomarse como marco de referencia para evaluar críticamente si la vegetación remanente dentro del nicho ecológico de la especie tiene un tamaño adecuado para cubrir los requerimientos biológicos de la misma. Por ejemplo, una especie que se distribuye en un área geográfica donde existen todavía extensiones significativas de hábitats naturales será menos susceptible a una extinción local, que en un escenario de alta reducción y fragmentación de estos hábitats (Pickett et al. 1997). Las altas tasas de destrucción de hábitat, especialmente deforestación, amenazan la biodiversidad a escala global. Estadísticas recientes estiman tasas de deforestación anual en varios países megadiversos en 5%, particularmente en regiones tropicales (Mittermeier et al. 1998). Se ha hipotetizado y documentado en ciertos casos que la fragmentación de los hábitats naturales determina la permanencia de una especie en una región (Ney-Nifte, y Mangler 2000; Pickett et al. 1998; Li 2000; Zheng y Chen 2000; Bailey S .A. et al., 2002). Asimismo, se ha manejado la idea de que un tipo de hábitat fragmentado pueda incluir fragmentos de vegetación altitudinalmente restringidos, los cuales pudieron estar previamente

extendidos y posteriormente fragmentados como consecuencia del cambio climático (Watson 2003).

La fragmentación también modifica las condiciones ambientales y el funcionamiento de los ecosistemas, alterando el régimen hidrológico, el ciclo de elementos minerales, el microclima y las propiedades de los suelos (Mas & Correa 2000). Al mismo tiempo, la fragmentación de los hábitats en fragmentos separados puede conducir a la separación de las poblaciones, generando grupos aislados de organismos y en procesos de migración o intercambio de organismos. Las consecuencias de estas modificaciones se pueden traducir a dos niveles:

- i) pueden llevar a una disminución de la variabilidad genética (Frankel & Soulé 1981), reduciendo la capacidad de los individuos para responder tanto a cambios ambientales como a ataques de enfermedades y parásitos. La fragmentación (o aislamiento de poblaciones) se ha demostrado que incrementa la endogamia y deriva génica en roedores (Leung et al. 1993).
- ii) pueden provocar una pérdida o desplazamiento de la biodiversidad (Wilson 1992; Andrén 1994; Estrada et al. 1994; McIntyre 1995; Mas & Correa 2000; Sánchez-Cordero et al. 2004). Una de las principales causas de esta pérdida de la biodiversidad es la destrucción del hábitat. Aún cuando la destrucción o fragmentación esté restringida a un área pequeña, su acumulación aumenta el riesgo de extinción de una especie determinada (Nakagiri et al. 2001).

Desafortunadamente, la pérdida de especies en hábitats deforestados puede ocurrir de manera rápida, donde especies endémicas con distribución restringida son susceptibles a un mayor riesgo de extinción (Sánchez-Cordero et al. 2004, 2005).

Como consecuencia de lo anterior, las especies con un alto número de fragmentos pequeños y aislados, son consideradas con mayor riesgo de una extinción local (Nakagiri et al. 2001; Li 2000). Los fragmentos de hábitat reducidos impactarán de manera diferencial a especies de talla mayor (que requieren de un área mayor y, por tanto, el impacto negativo será más acentuado), en comparación a especies más pequeñas (Watson 2003; Cantú et al. 2004). Se esperan los siguientes escenarios en los patrones de fragmentación de hábitat naturales dentro de las distribuciones de las especies: i) regiones de la distribución con fragmentos de hábitat pequeños en tamaño, en donde se esperaría un alto riesgo de extirpación; ii) regiones de la distribución con fragmentos de hábitat de tamaño lo suficientemente extenso, como para esperar la presencia de especies; iii) regiones de la distribución con fragmentos de hábitat de tamaño pequeño, pero altamente interconectados entre sí. En este caso, se esperaría la presencia de las especies, pero en un grado de amenazadas.

En gran parte del estado de Oaxaca, el bosque de pino-encino se encuentra embebido en una matriz de fragmentos de bosque dominada por matorral y arbustos, donde existe un alto grado de complementariedad tanto en flora como en la fauna residente entre estos hábitats (Watson 2003), causando gran heterogeneidad ambiental. A esto se puede sumar el hecho que

existen otros factores como cambios en el manejo de los bosques, aumento y disminución del nivel de pastoreo, etc. que pueden modificar la estructura vegetal de la región, ocasionando un mayor o menor grado de fragmentación del ya existente (Bailey et al. 2002). Esto hace que la información acerca de la extensión de la fragmentación y su impacto en las especies sea un prerrequisito para la mayoría de las acciones de conservación.

Otro aspecto importante a considerar es que se han encontrado ciertos patrones en relación con la forma en que se fragmenta un paisaje. En ciertos casos, el esparcimiento e intensidad de la fragmentación frecuentemente sigue perfiles altitudinales (Lomolino & Perault 2004). Este hecho es importante, ya que los patrones de deforestación antropogénica son diferentes de aquellos causados por eventos naturales, ya que son no azarosos con respecto a la geografía y topografía (Lomolino & Perault 2004). La conversión antropogénica de la tierra ha remplazado los gradientes geográficos naturales con gradientes alternativos, e incluso, en última instancia han modificado a su vez las comunidades bióticas (Lomolino & Perault 2004). En un estado como Oaxaca, donde las poblaciones rurales son de bajos recursos económicos, esta modificación y fragmentación sigue un patrón similar al descrito por Lomolino & Perault (2004), es decir, cada vez se encuentran zonas de agricultura en altitudes superiores y en las laderas de las montañas, fragmentando el hábitat remanente para muchas especies.

El entender los patrones de fragmentación existentes en el área de estudio del presente trabajo constituye un punto fundamental en el entendimiento de los patrones de distribución de los mamíferos, así como uno

de los ejes principales para poder establecer o recomendar criterios de conservación (Sánchez-Cordero et al. 2004; 2005). Se debe tomar en cuenta, sin embargo, que la escala a la cual una especie es sensible a la fragmentación dependerá de la escala a la cual utilicen el paisaje (Bailey et al. 2002).

HIPÓTESIS

- Las áreas de distribución potencial de las especies de mamíferos endémicos del estado de Oaxaca han disminuido significativamente como consecuencia de la fragmentación por efectos del hombre a partir de 1970, bajo los siguientes escenarios:
 - Disminución del área de distribución en el año 2000 comparada con 1976
 - Aumento en el número de fragmentos en el año 2000 comparada con 1976

OBJETIVO GENERAL

- Identificar el grado de fragmentación presente en el estado de Oaxaca y el efecto de estos fragmentos en la distribución de especies endémicas de mamíferos terrestres.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar el nivel de fragmentación presente en la distribución potencial de las especies endémicas de mamíferos del estado de Oaxaca.
- Comparar el grado de fragmentación en dos tiempos diferentes ($t_1 = 1970$; $t_3 = 2000$).

MÉTODO

Se modelaron los nichos ecológicos y distribuciones geográficas potenciales utilizando el algoritmo genético GARP (Stockwell & Noble 1992; Stockwell 1999; Stockwell & Peters 1999). Dicho algoritmo funciona de manera iterativa a partir de selección, evaluación, prueba e incorporación o rechazo de cuatro reglas posibles (e.g. regresión logística, reglas bioclimáticas, etc.), las cuales se aplican a los datos de prueba. Se realizaron 100 modelos para cada una de las especies de mamíferos presentes en Oaxaca, de los cuales se seleccionaron los mejores para obtener un mapa final de distribución potencial.

Los archivos de la distribución geográfica de las especies provenientes de GARP, en formato raster, se importaron al programa de Sistema de Información Geográfica ArcView™ 3.2 a fin de realizar el análisis de vegetación.

Para el análisis de vegetación se utilizaron dos coberturas digitales correspondientes a 1976 y al año 2000.

El mapa correspondiente a 1976 proviene de la Serie I de INEGI, y es una cartografía obtenida mediante fotografía aéreas tomadas ente 1968 y

1986, y se utiliza como fecha de referencia el año de 1976 ± 3 años (que corresponde a la media y a la desviación estándar).

La segunda cobertura utilizada corresponde al Inventario Forestal Nacional 2000 (IFN 2000), para el cual se utilizaron imágenes Landsat obtenidas por INEGI (IG-UNAM 2002).

Los diferentes mapas de distribución geográfica de cada especie se sobrepusieron a los mapas de vegetación para 1976 (t1) y el correspondiente al Inventario Forestal 2000 (t3). Por medio de las rutinas TRANSFORMATION y COMBINE de ArcView™ 3.2, se obtiene el valor de vegetación correspondiente a cada grid (que se ejemplifica en la figura 13). Posteriormente por medio del programa Fragstats™ para ArcView™ se calcula el número de fragmentos por tipo de vegetación y su área correspondiente. Se sigue el supuesto de que las áreas de agro sistemas, constituyen hábitats desfavorables para la permanencia a largo plazo, de los mamíferos terrestres.

Se analizaron los fragmentos de hábitat naturales remanentes en función del número y tamaño. Las especies que muestran, en una región de su distribución, un alto número de fragmentos pequeños y aislados, son consideradas con mayor riesgo de una extinción local. Los fragmentos de hábitat reducidos impactan de manera diferencial a especies de talla mayor, en comparación a especies más pequeñas.

Para corroborar si el cambio tanto en el área como en el número de fragmentos era significativo de 1976 al año 2000, se realizó una prueba de X^2 para cada uno de los tipos de vegetación. Dicha prueba muestra el grado de

significancia con la cual se presentó el cambio para cada una de las especies endémicas presentes en el estado de Oaxaca.

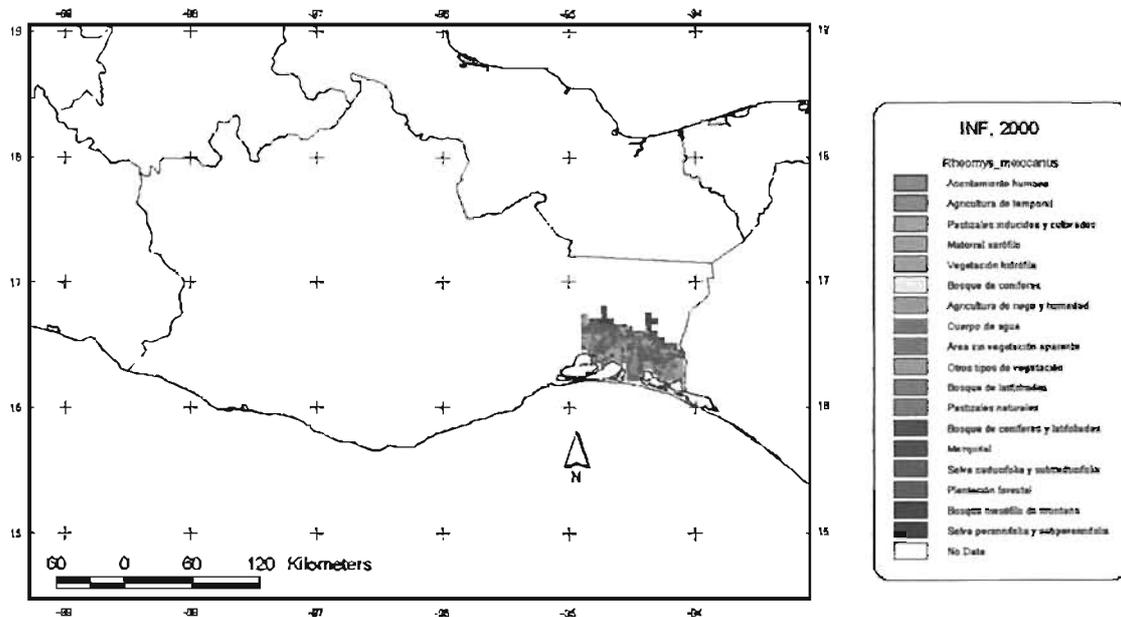


Figura 13. Representación del resultado de la unión de los tipos de vegetación presentes en la distribución de *Rheomys mexicanus*

RESULTADOS

Para analizar el estado de fragmentación del estado de Oaxaca, se utilizaron los mapas de uso de suelo y vegetación generados para los años '70s (1976) y el Inventario Nacional Forestal 2000. Se calcularon tanto el número de fragmentos como el área que ocupa cada tipo de vegetación para los dos tiempos encontrando las siguientes tendencias (figuras 14 - 16; tablas 2 - 3).

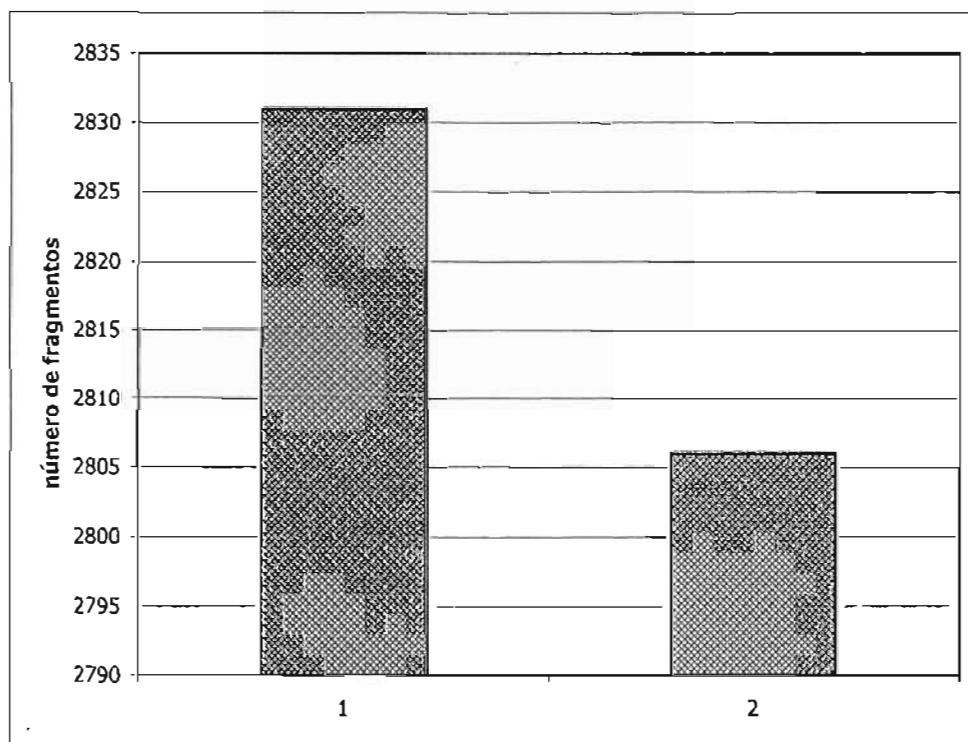


Figura 14. Número total de fragmentos con vegetación remanente presentes para el estado de Oaxaca, de acuerdo al tipo de vegetación para 1976 (1), y el Inventario Nacional Forestal 2000 (2).

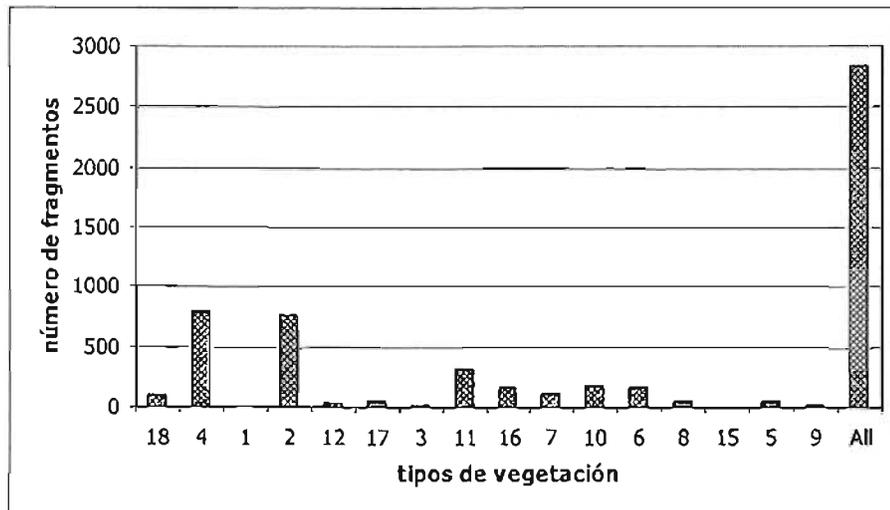


Figura 15. Número de fragmentos por tipo de vegetación para 1976 (los números de los tipos de vegetación corresponden a la tabla 2)

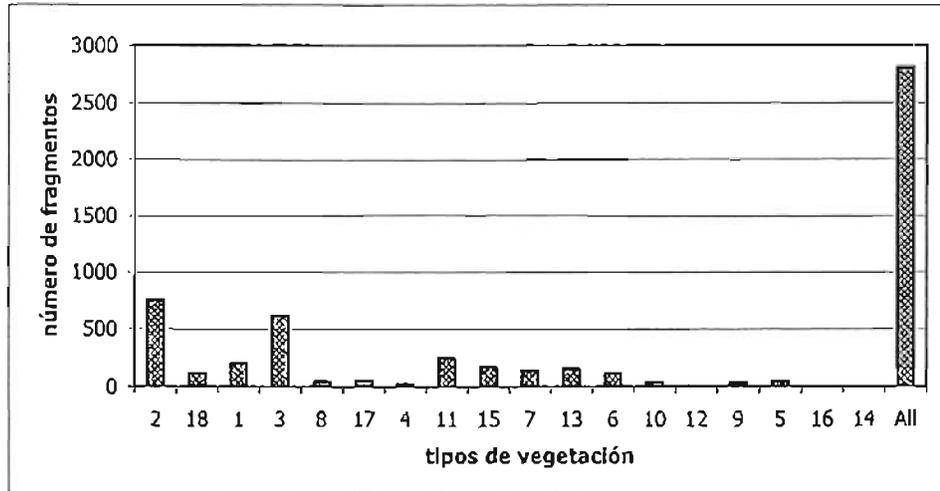


Figura 16. Número de fragmentos por tipo de vegetación para el Inventario Forestal Nacional 2000 (los números de los tipos de vegetación corresponden a la tabla 3).

El área ocupada por cada tipo de vegetación se presenta en las siguientes tablas:

Tabla 2. Área que ocupa cada tipo de vegetación para 1976 (km²), así como la clave de identificación de cada tipo de vegetación.

OAXACA 11 (1976)

CLASE	ÁREA DE LA CLASE	ÁREA TOTAL	TIPO DE VEGETACIÓN
1	30.00000142	75960.00050893	Asentamiento humano
2	8580.00022941	75960.00050893	Pastizales inducidos y cultivados
3	470.00000603	75960.00050893	Matorral xerófilo
4	8690.00018807	75960.00050893	Agricultura de temporal
5	180.00000506	75960.00050893	Vegetación hidrófila
6	5350.00007018	75960.00050893	Bosque de coníferas
7	1100.00001965	75960.00050893	Agricultura de riego y humedad
8	329.99999938	75960.00050893	Otros tipos de vegetación
9	59.99999936	75960.00050893	Área sin vegetación aparente
10	12600.00017355	75960.00050893	Bosque de coníferas y latifoliadas
11	6970.00007960	75960.00050893	Bosque de latifoliadas
12	620.00001431	75960.00050893	Cuerpo de agua
13	NO EXISTE	NO EXISTE	Pastizales naturales
14	NO EXISTE	NO EXISTE	Mezquital
15	99.99999776	75960.00050893	Plantación forestal
16	15040.00004497	75960.00050893	Selva caducifolia y subcaducifolia
17	4539.99999561	75960.00050893	Bosque mesófilo de montaña
18	11299.99968456	75960.00050893	Selva perennifolia y subperennifolia
Total	75960.00050893	75960.00050893	

Tabla 3. Área que ocupa cada tipo de vegetación para el INF 2000 (km²), así como la clave de identificación de cada tipo de vegetación.

OAXACA t3 (2000)			
CLASE	ÁREA DE LA CLASE	ÁREA TOTAL	TIPO DE VEGETACIÓN
1	120.00000454	75790.00038328	Asentamiento humano
2	10520.00019467	75790.00038328	Agricultura de temporal
3	9880.00004902	75790.00038328	Pastizales inducidos y cultivados
4	390.00001270	75790.00038328	Matorral xerófilo
5	170.00000807	75790.00038328	Vegetación hidrófila
6	4870.00007066	75790.00038328	Bosque de coníferas
7	1210.00002953	75790.00038328	Agricultura de riego y humedad
8	450.00000973	75790.00038328	Cuerpo de agua
9	120.00000221	75790.00038328	Área sin vegetación aparente
10	300.00000726	75790.00038328	Otros tipos de vegetación
11	6190.00008097	75790.00038328	Bosque de latifoliadas
12	130.00000385	75790.00038328	Pastizales naturales
13	13390.00000618	75790.00038328	Bosque de coníferas y latifoliadas
14	10.00000047	75790.00038328	Mezquital
15	13369.99975028	75790.00038328	Selva caducifolia y subcaducifolia
16	89.99999613	75790.00038328	Plantación forestal
17	4400.00001574	75790.00038328	Bosque mesófilo de montaña
18	10180.00014126	75790.00038328	Selva perennifolia y subperennifolia
Total	75790.00038328	75790.00038328	

Existen también algunos tipos de vegetación que no se presentan en 1976; sin embargo, aparecen en el INF 2000. Tal es el caso del mezquital y pastizal natural. Ambos tipos de vegetación presentan 10 y 117 fragmentos respectivamente, con un área total de 10 km² y 130 km² para el 2000.

Por otro lado, se tomó como estudio de caso a las especies endémicas para poder analizar el grado de fragmentación presente. La elección de las especies endémicas proviene de la hipótesis de conservacionismo de nicho general (Peterson et al. 1999; Peterson & Viegalls 2001; Peterson & Holt 2003), en el cual se plantea la idea de que la transformación de hábitats

naturales en agrosistemas o asentamientos humanos resultan en condiciones no viables para la especie. Teóricamente también, son improbables las adaptaciones rápidas a nuevos ambientes producidos por transformaciones humanas. Más aún, poblaciones de estas especies es improbable que persistan sin una inmigración significativa a partir de hábitats naturales adyacentes (Peterson & Holt 2003). Por estas razones, las especies endémicas presentan un buen caso de estudio y un medidor ecológico de la problemática que presenta la fragmentación. En el caso del estado de Oaxaca, se encuentran presentes 10 especies endémicas, de las cuales 6 se consideran microendémicas. De estas especies 7 se encuentran presentes en las zonas montañas del estado (*Cryptotis magna*, *Habromys chinanteco*, *Microtus oaxacensis*, *M. umbrosus*, *Peromyscus melanocarpus*, *Habromys lepturus* y *Peromyscus melanurus*), mientras que *Lepus flavigularis*, *Orthogeomys cuniculus* y *Rheomys mexicanus* se encuentran en las tierras bajas.

El análisis de fragmentación realizado a partir de combinación de la distribución potencial obtenida con los mapas de vegetación presentó los siguientes resultados, los cuales se muestran en las figuras 17 a 26. Para cada una de las especies, se muestra:

- a) el área que ocupa cada tipo de vegetación para 1976 y para el 2000
- b) el número de fragmentos presentes para cada tipo de vegetación en ambos tiempos
- c) el número total de fragmentos presentes en la distribución potencial para 1976 y para el 2000

A continuación se presentan los resultados para cada una de las especies endémicas.

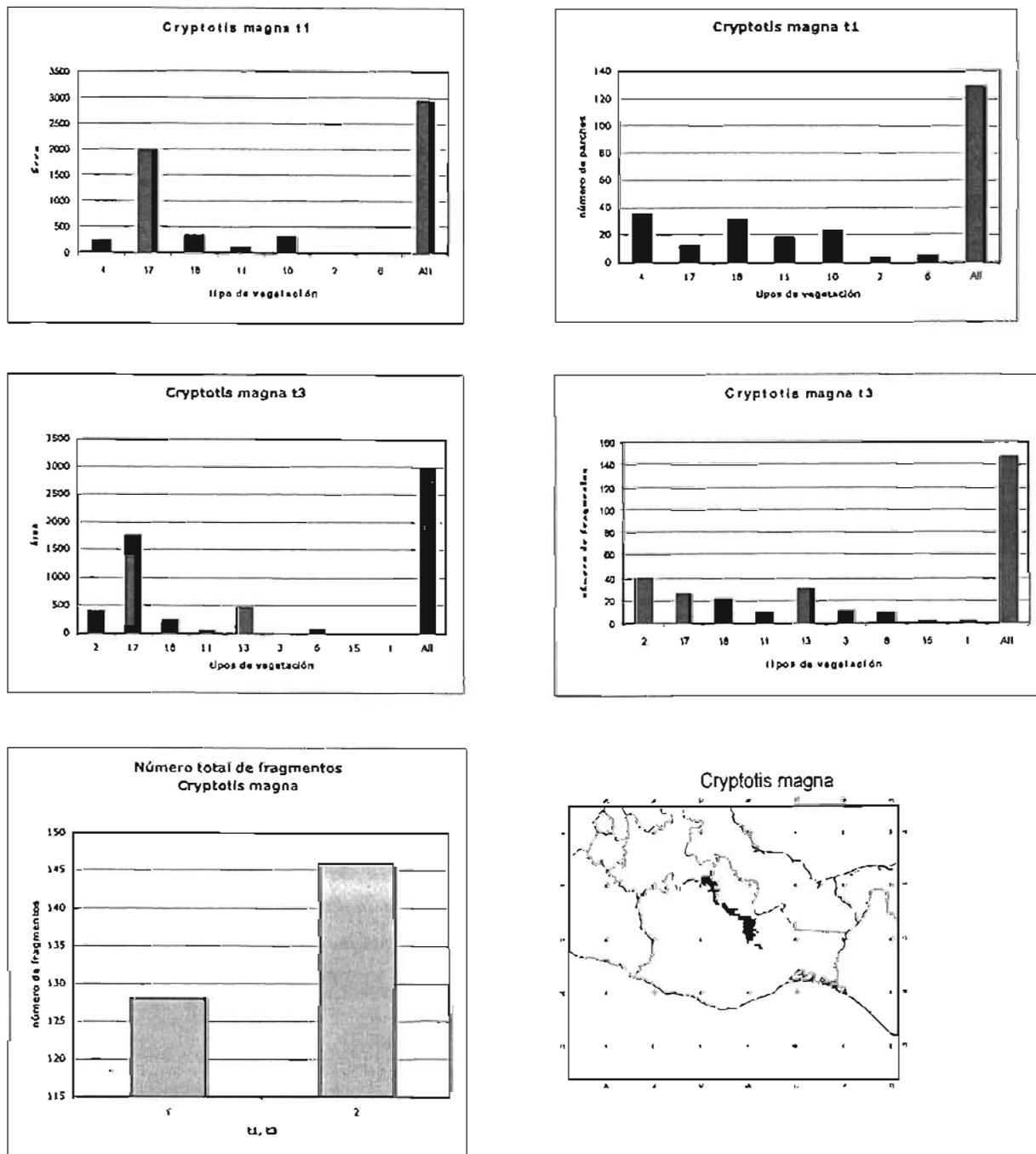


Figura 17

* t1 = 1976; t3 = 2000

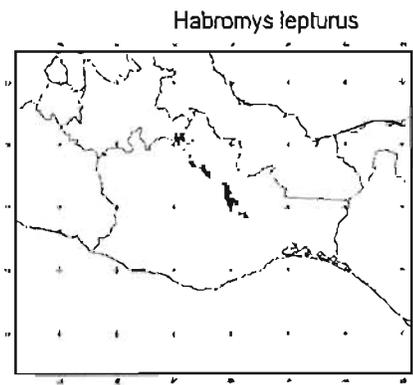
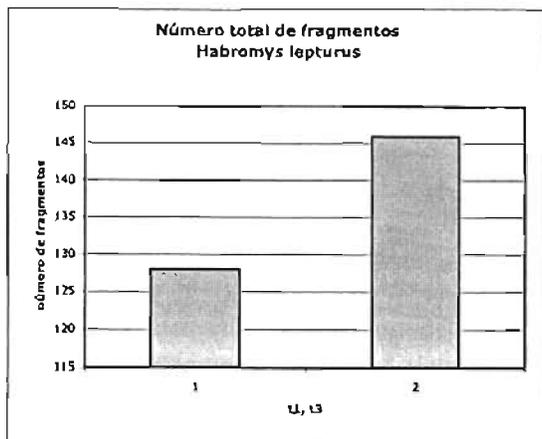
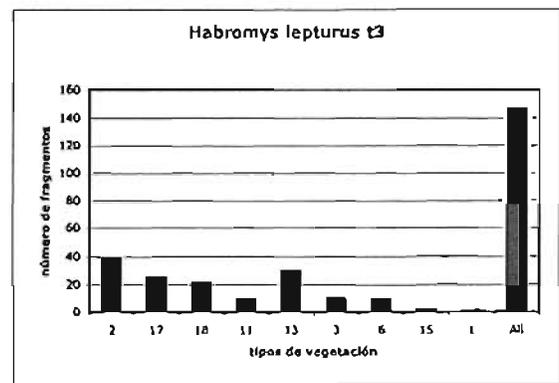
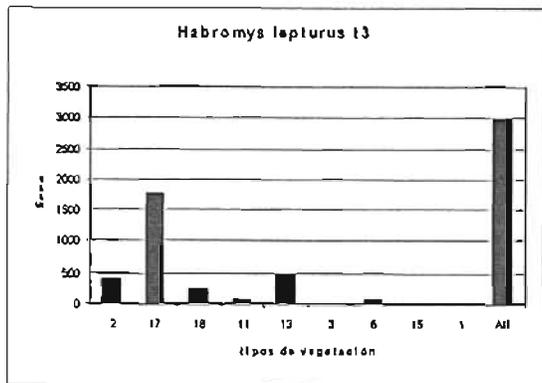
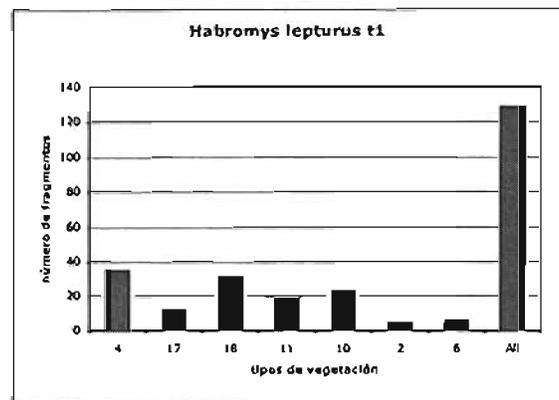
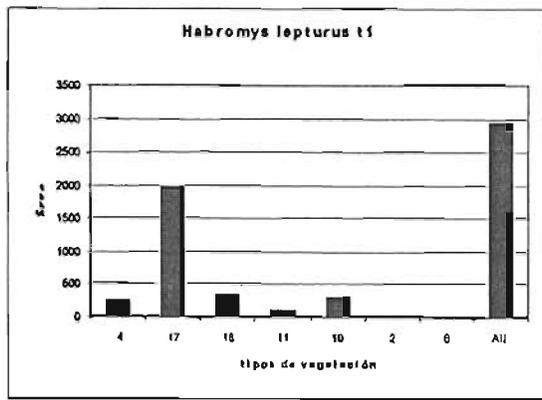


Figura 18

* t1 = 1976; t3 = 2000

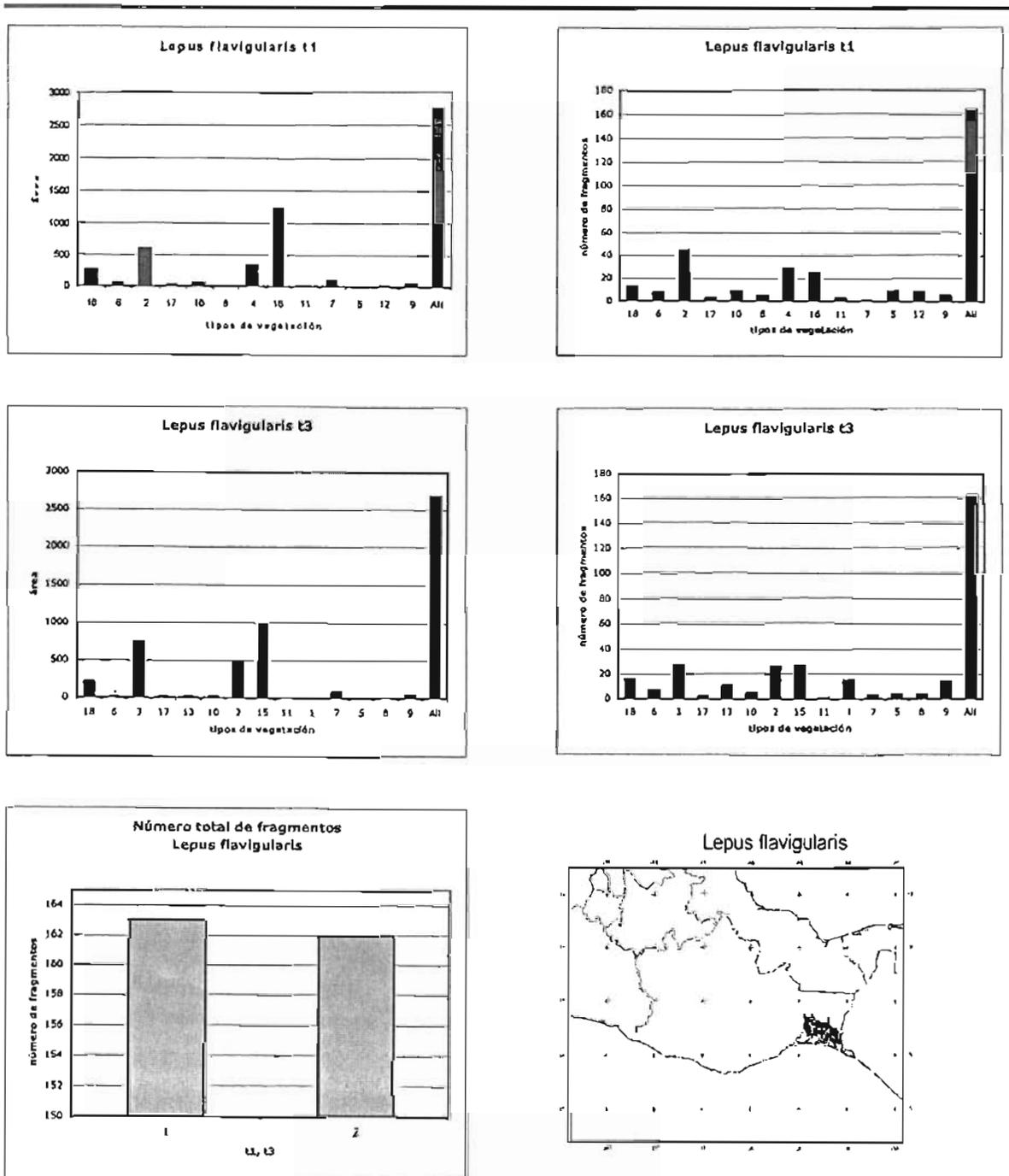


Figura 19

* t1 = 1976; t3 = 2000

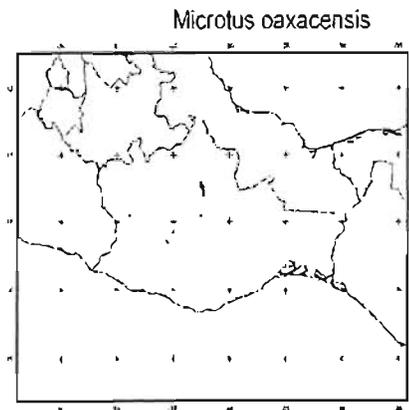
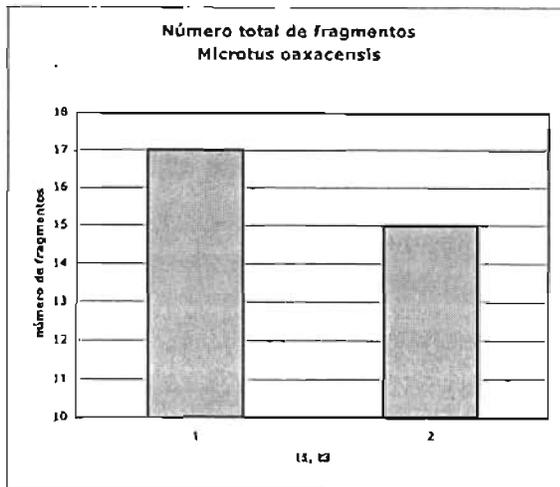
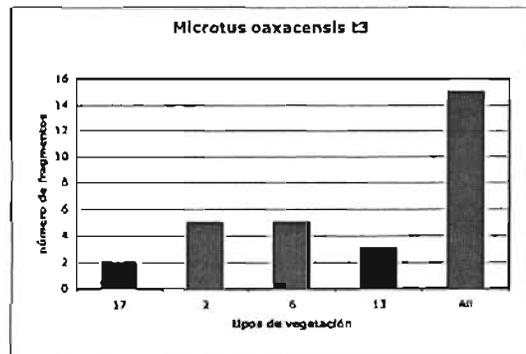
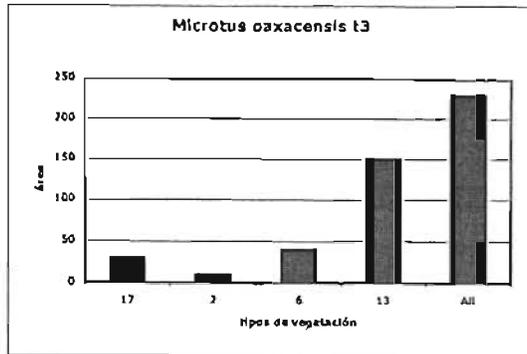
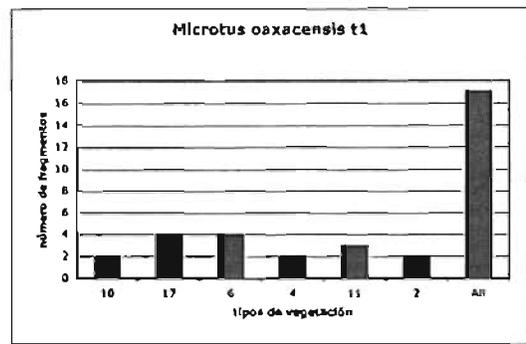
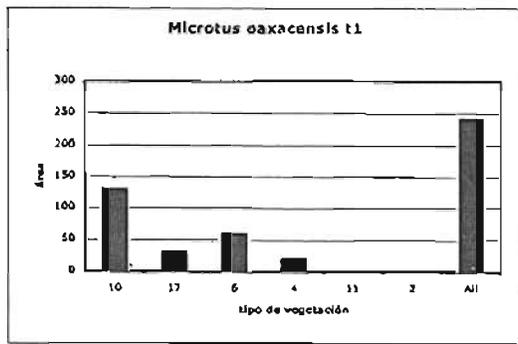


Figura 20

* t1 = 1976; t3 = 2000

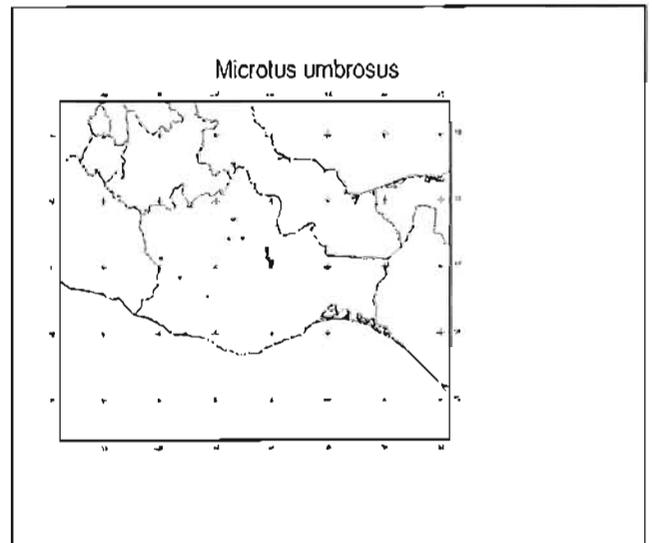
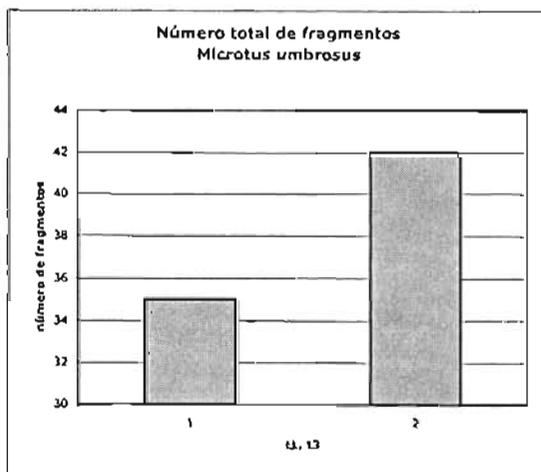
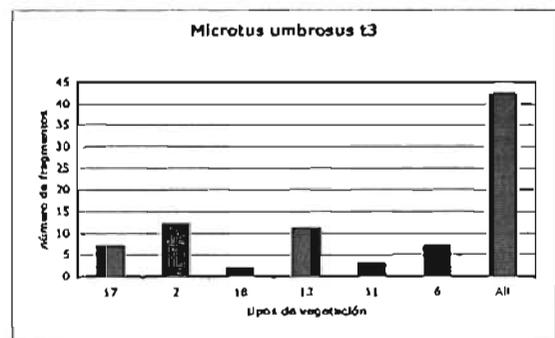
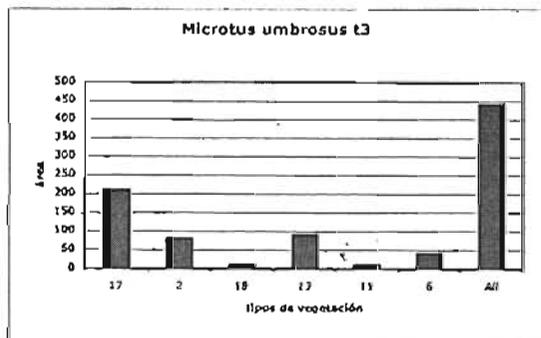
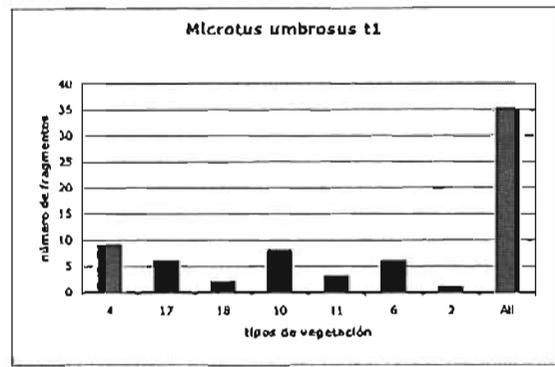
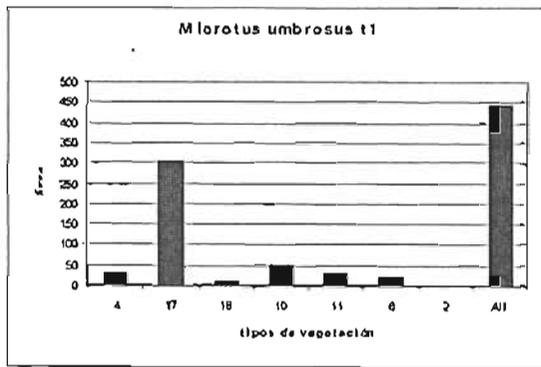


Figura 21

* t1 = 1976; t3 = 2000

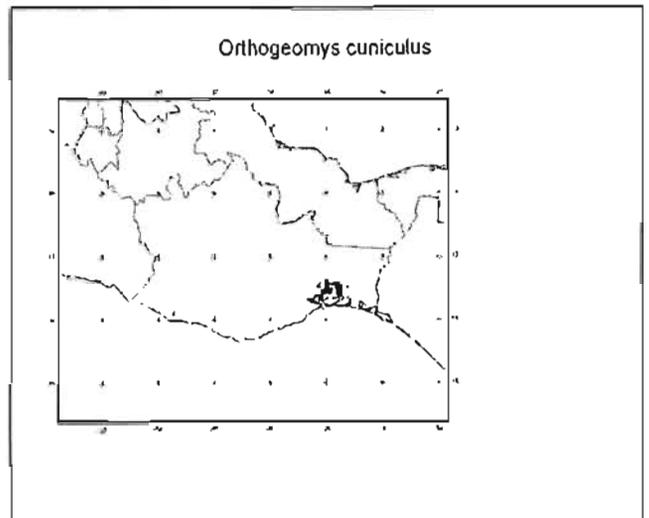
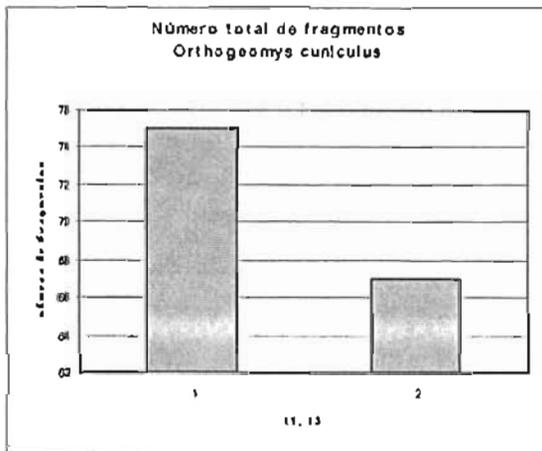
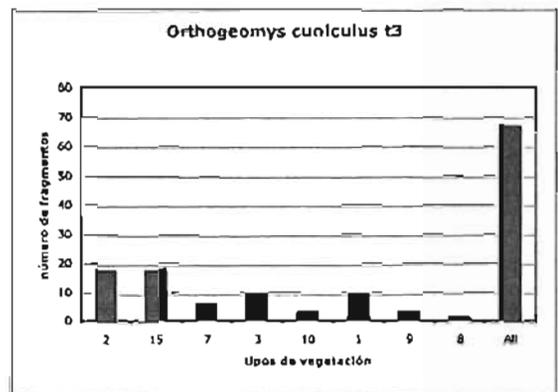
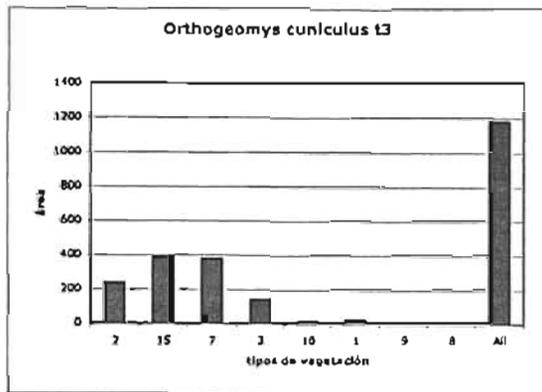
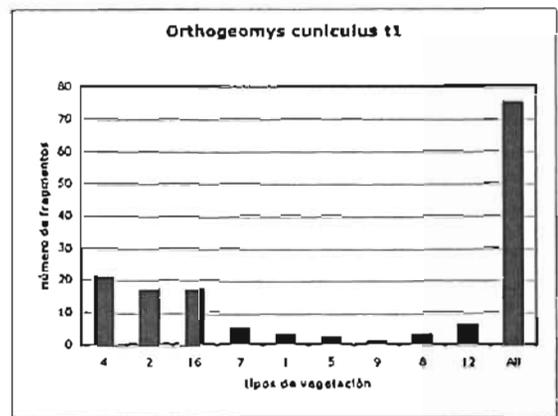
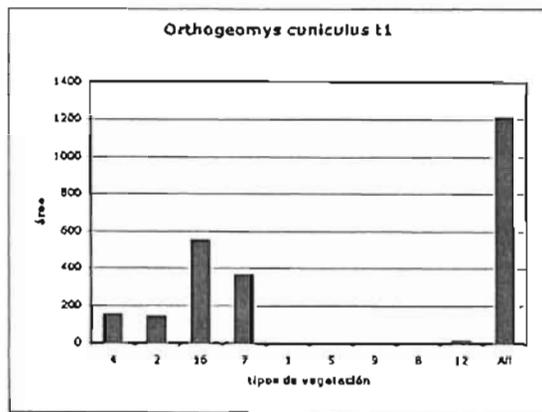


Figura 22

* t1 = 1976; t3 = 2000

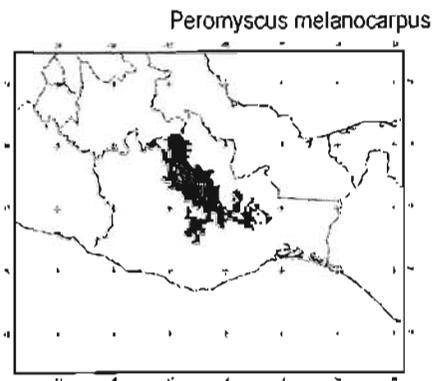
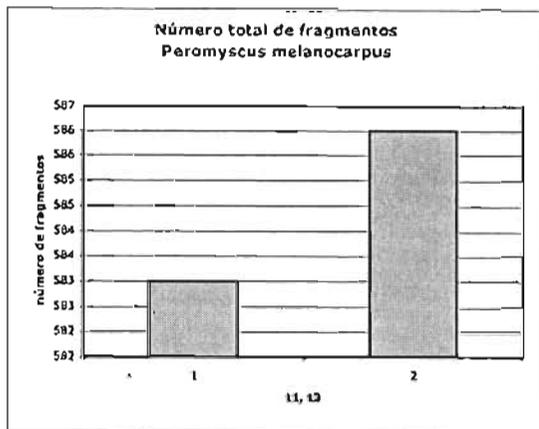
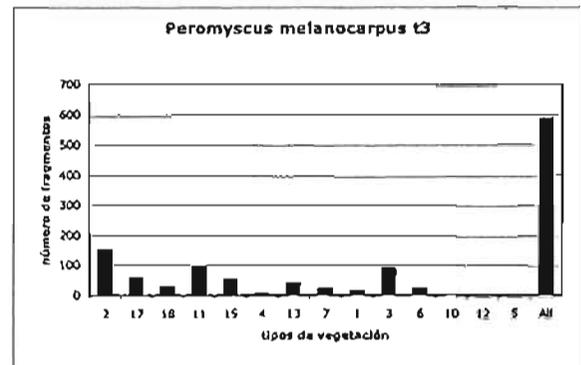
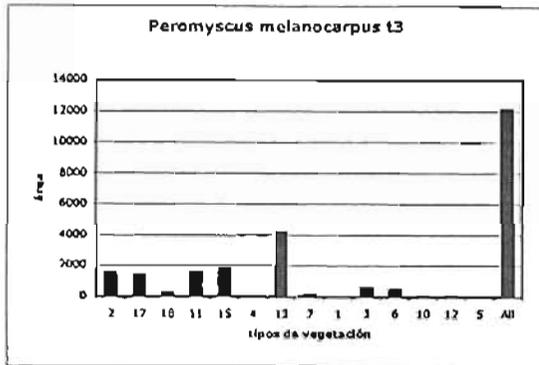
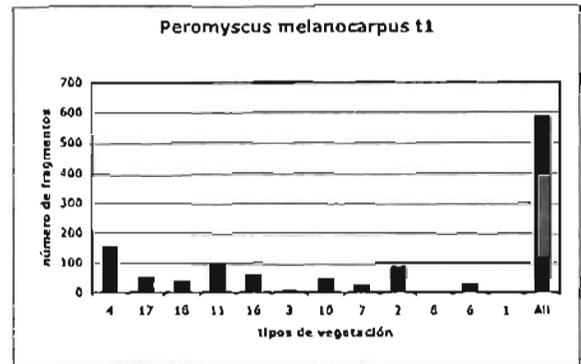
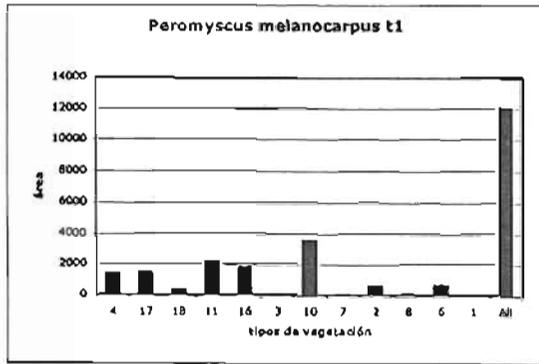


Figura 23

* t1 = 1976; t3 = 2000

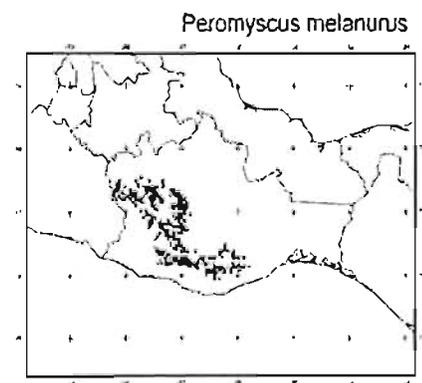
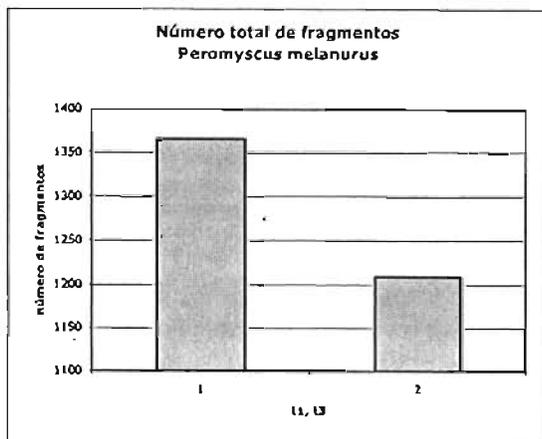
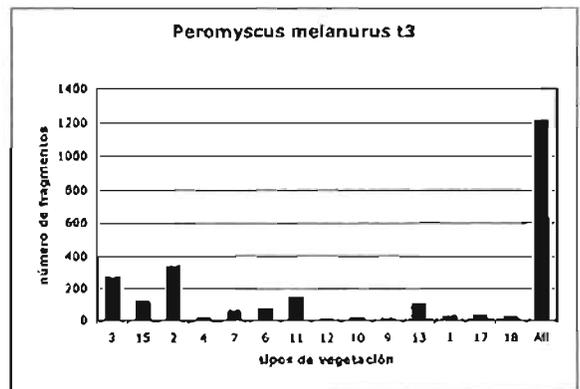
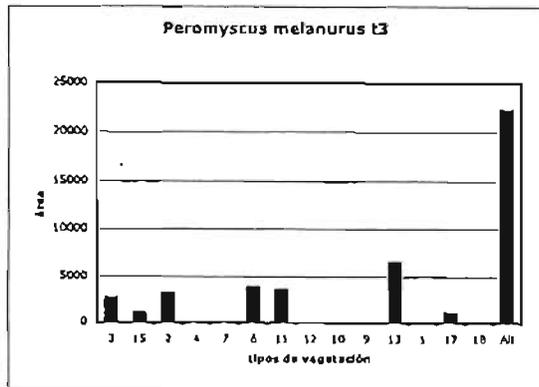
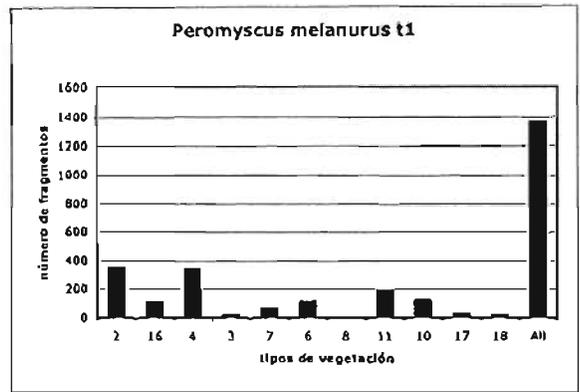
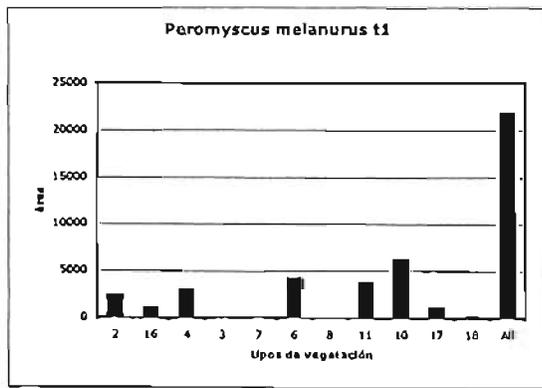


Figura 24

* t1 = 1976; t3 = 2000

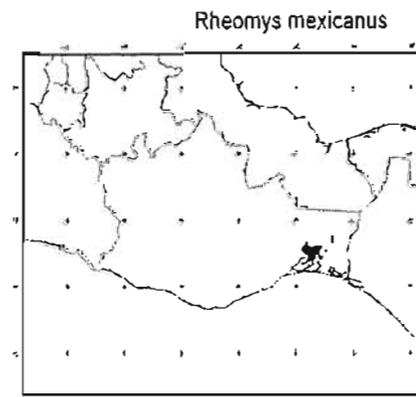
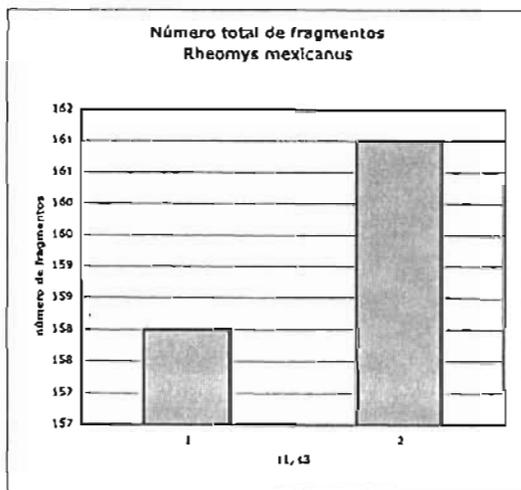
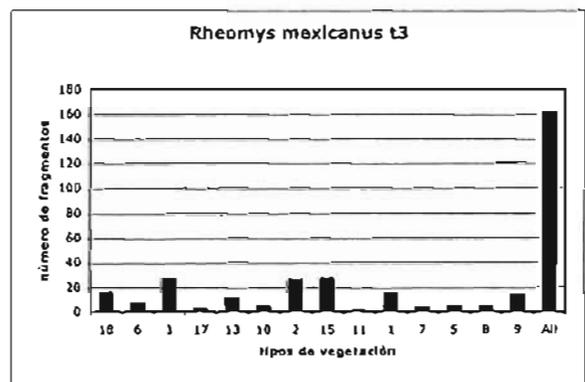
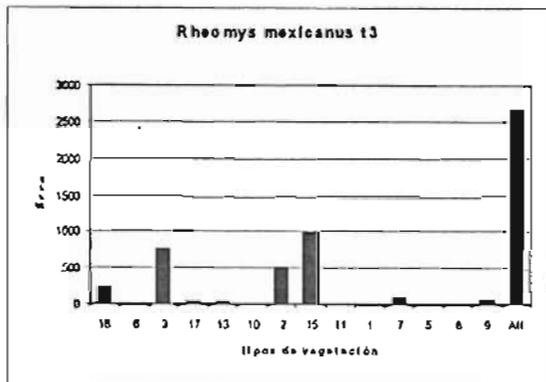
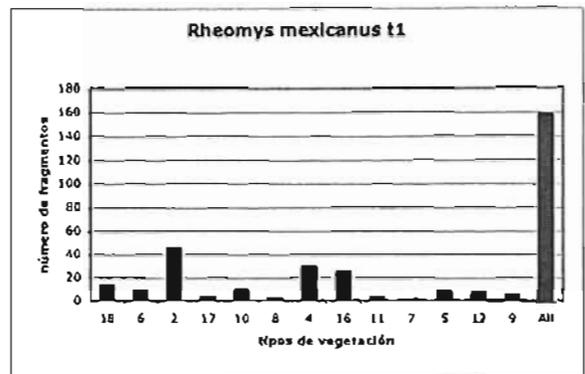
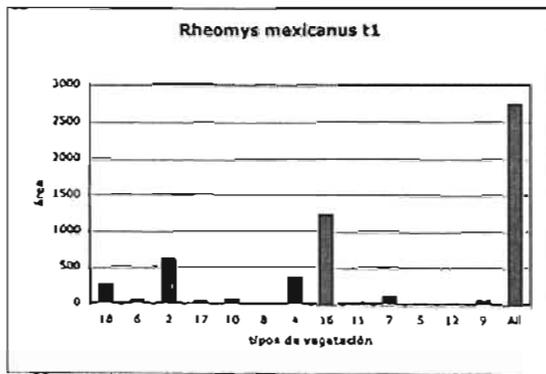


Figura 25

* t1 = 1976; t3 = 2000

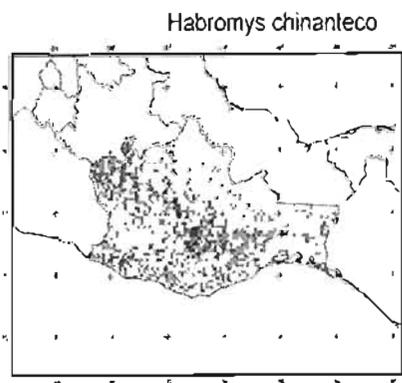
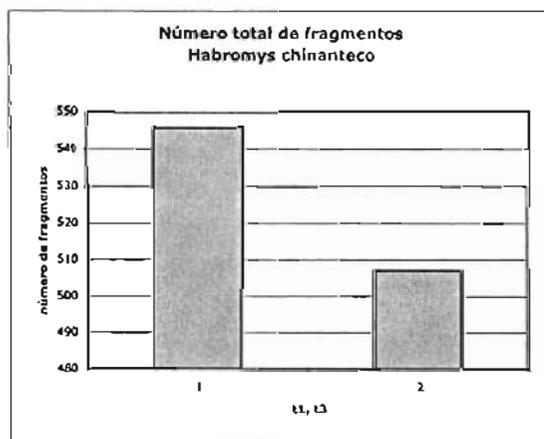
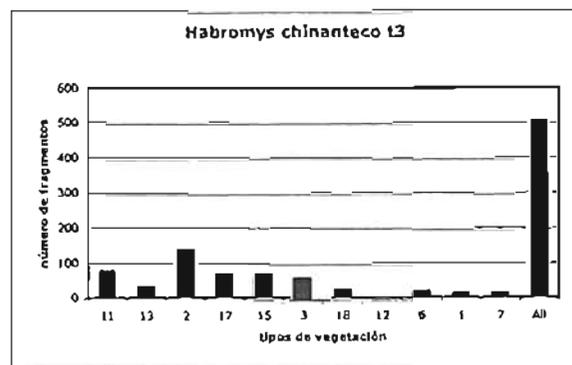
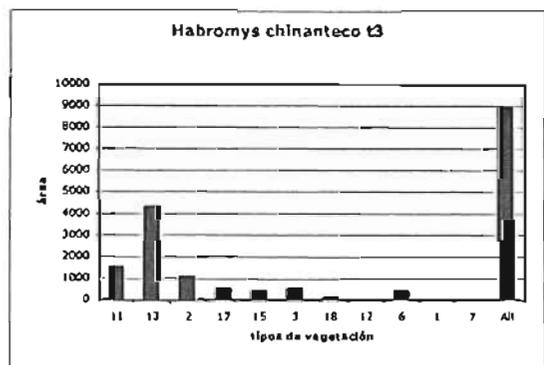
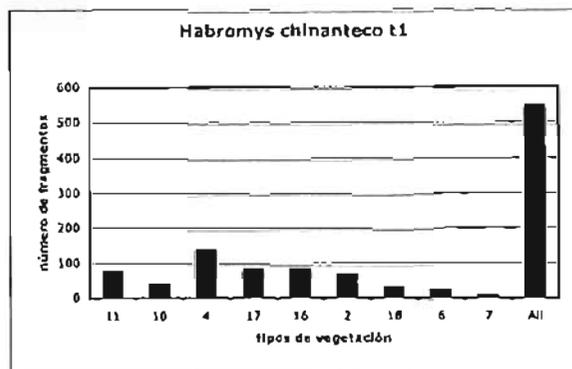
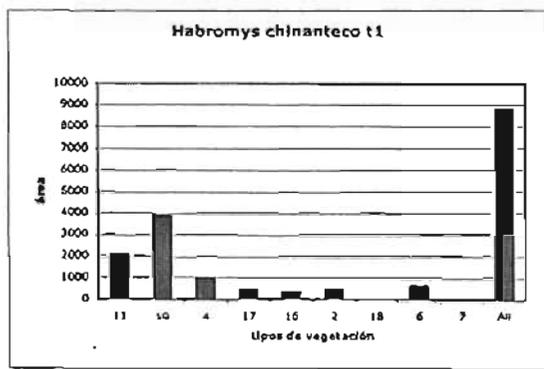


Figura 26

* t1 = 1976; t3 = 2000

Al analizar el cambio en el número total de fragmentos para cada especie, se encuentran las siguientes tendencias:

- a. *Peromyscus melanocarpus*, *Microtus oaxacensis*, *Rheomys mexicanus* y *Lepus flavigularis* mantienen su área de distribución igual, es decir, el número de fragmentos de t1 ('76) a t3 (2000) no se vio modificada. En este caso, las dos primeras especies son montañas, mientras que *Lepus flavigularis* y *Rheomys mexicanus* se encuentran en tierras bajas.
- b. *Orthogeomys cuniculus*, *Peromyscus melanurus* y *Habromys chinanteco* presentan una disminución en el número de fragmentos de t1 a t3, con un 9.74% en promedio. En este caso solo *Orthogeomys cuniculus* se encuentra en tierras bajas.
- c. *Habromys lepturus*, *Cryptotis magna* y *Microtus umbrosus* presentaron un aumento en la fragmentación de su hábitat, mostrando en promedio un aumento del 13.76% en el número de fragmentos. Las tres especies presentan una distribución montana.

El análisis realizado por cada tipo de vegetación para cada una de las especies endémicas mostró los siguientes resultados (Tablas 4 - 5):

- *Cryptotis magna*: predomina, por área, el bosque mesófilo de montaña para ambos tiempos, mientras que los tipos de vegetación que presentaron el mayor número de fragmentos fueron agricultura de temporal y selva perennifolia y subperennifolia para t1 y agricultura de temporal y bosque de coníferas y latifoliadas para t3.

-
- *Habromys lepturus*: el tipo de vegetación con mayor área, para ambos tiempos, fue bosque mesófilo de montaña, mientras que la mayor fragmentación la presentaron agricultura de temporal, selva perennifolia y subperennifolia y bosque de coníferas y latifoliadas para t1, mientras que para t3 solamente agricultura de temporal y bosque de coníferas y latifoliadas.
 - *Lepus flavigularis*: para ambos tiempos, la mayor área la presentan la selva caducifolia y subcaducifolia y los pastizales inducidos y cultivados, y para t3 también se presenta agricultura de temporal con un área importante dentro del área de distribución potencial. La mayor fragmentación se presentó en agricultura de temporal, selva caducifolia y subcaducifolia y pastizales inducidos y cultivados, para ambos tiempos.
 - *Microtus oaxacensis*: la mayor área la presenta el bosque de coníferas y latifoliadas, en ambos tiempos, mientras que el mayor número de fragmentos se presentó en el bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y bosque de latifoliadas para t1 y en agricultura de temporal y bosque de coníferas para t3.
 - *Microtus umbrosus*: para t1, la mayor área se presenta en el bosque mesófilo de montaña, mientras que para t3 cambia y la mayor área la ocupa el bosque de latifoliadas. La mayor fragmentación se presentó, en ambos casos, en agricultura de temporal y bosque de coníferas y latifoliadas.

-
- *Orthogeomys cuniculus*: para t1 se presenta la mayor área en selva caducifolia y subcaducifolia y agricultura de riego y humedad, mientras que para t3 se repiten estos dos tipos y se añade agricultura de temporal. El mayor número de fragmentos lo presentaron agricultura de temporal, selva caducifolia y subcaducifolia y pastizales inducidos y cultivados en t1, y solo agricultura de temporal y selva caducifolia y subcaducifolia en t3.
 - *Peromyscus melanocarpus*: en ambos tiempos la mayor área la presentó el bosque de coníferas y latifoliadas, mientras que el mayor número de fragmentos lo presentaron agricultura de temporal y bosque de latifoliadas, también en ambos tiempos.
 - *Peromyscus melanurus*: en t1 la mayor área se presentó en bosque de coníferas y latifoliadas, bosque de coníferas y bosque de latifoliadas, mientras que para t3 se repiten estos tres tipos y se añade agricultura de temporal. La mayor fragmentación se presenta, en ambos casos, en pastizales inducidos y cultivados y agricultura de temporal.
 - *Rheomys mexicanus*: los tipos que presentan mayor área tanto en t1 como en t3 son selva caducifolia y subcaducifolia y pastizales inducidos y cultivados. El mayor número de fragmentos se presenta, para t1, únicamente en pastizales inducidos y cultivados, mientras que para t3 se presenta también en selva caducifolia y subcaducifolia y en agricultura de temporal.

-
- *Habromys chinanteco*: ambos tiempos presentaron la mayor área en bosque de coníferas y latifoliadas y bosque de latifoliadas, mientras que la mayor fragmentación se presenta en agricultura de temporal.

Como puede observarse, la mayoría de las especies endémicas mantienen, en su área de distribución potencial, los mismos tipos de vegetación con el mayor área tanto para 1976 (t1), como para el año 2000 (t3), excepto el caso de *Microtus umbrosus*. La misma tendencia se mantiene para los tipos de vegetación que presentan la mayor fragmentación, es decir, el mayor número de fragmentos presentes.

El fenómeno de transformación del hábitat original de las especies endémicas del estado de Oaxaca tiene como consecuencia que la presencia de vegetación alterada en la distribución de las especies endémicas tenga las siguientes tendencias:

El 70% de las especies presentaban desde t1 gran cantidad de fragmentos de agricultura de temporal. Aún cuando en el 30% de las especies restantes este tipo de vegetación no estaba presente para ese momento, éste adquiere importancia para el año 2000. Al analizar la distribución potencial de estas especies, el número de fragmentos aumentó considerablemente, ocupando además hasta el 12% de su distribución, teniendo un cambio significativo en la mayoría de ellas (tabla 4).

De las 10 especies de mamíferos endémicos, 6 de ellas (*Cryptotis magna*, *Habromys lepturus*, *Microtus oaxacensis*, *M. umbrosus*, *Peromyscus melanocarpus* y *Habromys chinanteco*) mantienen vegetación remanente como

predominante en cuanto al área que ocupa, de acuerdo con su distribución potencial. Las otras 4 especies presentan algún tipo de vegetación alterada, en general agricultura de temporal, con un área importante dentro de la distribución de la especie (tabla 5). Cabe hacer notar que las seis especies mencionadas presentan una distribución montana, por lo que es probable que su hábitat no se encuentre todavía alterado por la inaccesibilidad de los lugares.

Tabla 4. Resultados de la prueba de X^2 para cada tipo de vegetación, tanto en relación con el área como en relación a los fragmentos. Los * muestran aquellos rubros donde hubo un cambio significativo ($p < 0.005$).

A = área; F = fragmentos; clave de vegetación de acuerdo a t1.

	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F
<i>Cryptotis magna</i>			*				*				*							
<i>Habromys lepturus</i>			*				*				*							
<i>Lepus flavigularis</i>		*	*				*				*			*				*
<i>Microtus oaxacensis</i>																		
<i>Microtus umbrosus</i>					*		*				*							
<i>Orthogeomys cuniculus</i>	*						*								*			
<i>Peromyscus melanocarpus</i>		*					*				*		*		*			
<i>Peromyscus melanurus</i>	*		*	*	*		*			*	*	*		*			*	
<i>Rheomys mexicanus</i>		*	*				*				*				*			*
<i>Habromys chinanteco</i>		*	*				*				*		*					

	10		11		12		13		14		15		16		17		18	
	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F
<i>Cryptotis magna</i>	*		*												*	*	*	
<i>Habromys lepturus</i>	*		*												*	*	*	
<i>Lepus flavigularis</i>	*				*								*					
<i>Microtus oaxacensis</i>																		
<i>Microtus umbrosus</i>	*		*												*			
<i>Orthogeomys cuniculus</i>											*	*	*					
<i>Peromyscus melanocarpus</i>	*		*				*										*	
<i>Peromyscus melanurus</i>	*		*	*			*	*										
<i>Rheomys mexicanus</i>	*												*					
<i>Habromys chinanteco</i>	*		*				*						*		*		*	

Tabla 5. Tamaño de área y fragmentos para cada tipo de vegetación presente en la distribución potencial de los mamíferos endémicos del estado de Oaxaca, México. La primera columna corresponde a 1976 y la segunda al 2000. La clave de vegetación corresponde a t1.

Tipo de vegetación	<i>Cryptotis magna</i>		<i>Habromys lepturus</i>		<i>Lepus flavigularis</i>	
	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)
1	--	--	--	--	0 (0)	1 (15)
2	0 (0)	10 (10)	1 (9)	10 (10)	610 (45)	750 (28)
3	0 (0)	10 (10)	0 (0)	10 (10)	0 (0)	0 (0)
4	240 (35)	400 (39)	240 (35)	400 (39)	350 (29)	510 (26)
5	--	--	--	--	10 (9)	1 (4)
6	10 (5)	70 (9)	10 (5)	70 (9)	40 (8)	10 (7)
7	--	--	--	--	100 (1)	80 (3)
8	--	--	--	--	1 (5)	20 (5)
9	--	--	--	--	40 (5)	50 (14)
10	300 (23)	460 (30)	300 (23)	460 (30)	50 (9)	20 (11)
11	100 (18)	50 (9)	100 (18)	50 (9)	10 (3)	10 (1)
12	--	--	--	--	30 (8)	10 (4)
13	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
14	--	--	--	--	--	--
15	--	--	0 (0)	--	0 (0)	0 (0)
16	--	1 (2)	--	1 (2)	1240 (25)	980 (27)
17	1970 (12)	1750 (25)	1970 (12)	1750 (25)	30 (3)	20 (2)
18	320 (31)	240 (21)	320 (31)	240 (21)	250 (13)	220 (16)

Tipo de vegetación	<i>Microtus oaxacensis</i>		<i>Microtus umbrosus</i>		<i>Orthogeomys cuniculus</i>	
	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)
1	--	--	--	--	1 (3)	20 (9)
2	1 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	140 (17)	140 (9)
3	--	--	--	--	0 (0)	0 (0)
4	20 (2)	10 (5)	30 (9)	80 (12)	150 (21)	240 (18)
5	--	--	--	--	1 (2)	0 (0)
6	60 (4)	40 (5)	20 (6)	40 (7)	--	--
7	--	--	--	--	360 (5)	380 (6)
8	--	--	--	--	1 (3)	10 (3)
9	--	--	--	--	1 (1)	1 (3)
10	130 (2)	150 (3)	50 (8)	90 (11)	1 (1)	1 (3)
11	1 (3)	0 (0)	30 (3)	10 (3)	--	--
12	--	--	--	--	10 (6)	1 (1)
13	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	--	--
14	--	--	--	--	--	--
15	--	--	--	--	0 (0)	390 (18)
16	--	--	--	--	550 (17)	0 (0)
17	30 (4)	30 (2)	300 (6)	210 (7)	--	--
18	--	--	10 (2)	10 (2)	--	--

Tabla 5 (cont.). Tamaño de área y fragmentos para cada tipo de vegetación presente en la distribución potencial de los mamíferos endémicos del estado de Oaxaca, México. La primera columna corresponde a 1976 y la segunda al 2000. La clave de vegetación corresponde a t1.

Tipo de vegetación	<i>Peromyscus melanocarpus</i>		<i>Peromyscus melanurus</i>		<i>Rheomys mexicanus</i>	
	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)
1	1 (1)	1 (15)	0 (0)	1 (22)	0 (0)	1 (15)
2	570 (86)	600 (90)	2390 (348)	2640 (269)	610 (45)	750 (27)
3	40 (5)	40 (5)	80 (16)	50 (17)	0 (0)	0 (0)
4	1360 (151)	1520 (152)	2870 (338)	3220 (339)	350 (29)	510 (26)
5	0 (0)	1 (2)	--	--	10 (8)	1 (4)
6	620 (27)	470 (21)	4180 (115)	3840 (68)	40 (8)	10 (7)
7	60 (23)	110 (24)	160 (64)	120 (58)	100 (1)	80 (3)
8	50 (2)	20 (2)	70 (13)	60 (15)	1 (2)	10 (4)
9	--	--	0 (0)	20 (6)	40 (5)	50 (14)
10	3570 (45)	20 (2)	6230 (123)	6490 (101)	50 (9)	20 (11)
11	2180 (97)	4160 (40)	3790 (189)	3580 (143)	10 (3)	10 (1)
12	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	10 (7)	10 (4)
13	0 (0)	20 (3)	0 (0)	120 (8)	0 (0)	0 (0)
14	--	--	--	--	--	--
15	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
16	1810 (58)	1850 (54)	1050 (108)	1030 (117)	1240 (25)	980 (27)
17	1450 (52)	1420 (55)	1070 (28)	1030 (27)	30 (3)	20 (2)
18	320 (36)	270 (28)	40 (23)	30 (19)	250 (13)	220 (16)

Tipo de vegetación	<i>Habromys chinanteco</i>	
	Area (fragmentos)	Area (fragmentos)
1	0(0)	1 (12)
2	430 (67)	510 (60)
3	0 (0)	0 (0)
4	960 (137)	1090 (136)
5	--	--
6	620 (24)	430 (18)
7	1 (6)	20 (12)
8	--	--
9	--	--
10	3860 (40)	4310 (32)
11	2080 (76)	1540 (78)
12	0 (0)	0 (0)
13	0 (0)	10 (2)
14	--	--
15	0 (0)	0 (0)
16	330 (83)	390 (67)
17	440 (82)	530 (68)
18	60 (31)	90 (22)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La distribución de las especies endémicas en el estado de Oaxaca puede explicarse a partir de la historia geológica, fisiográfica y geográfica del estado (Dávila et al. 1993, 2002; Watson & Peterson 1999; Watson 2002; Watson 2003). Desde mediados del Cenozoico, hasta hace aproximadamente 15 000 años, el Valle de Oaxaca estuvo dominado por bosque de pino-encino. Al volverse el clima más templado y seco, este tipo de vegetación migró hacia la cima de las montañas, y fue remplazado por bosque tropical y matorral. Este proceso resultó en dos grandes remanentes de bosque de pino-encino asociados con los rangos montañosos, formando las fronteras sur y norte del Valle de Oaxaca (Watson 2003). Es en dichas zonas donde se encuentran distribuidas la mayoría de las especies endémicas del estado. A su vez, al encontrarse estos remanentes de bosque en zonas aisladas, ha permitido que el hábitat se mantenga para dichas especies.

Por otro lado, fuera de los rangos montañosos, gran parte del bosque de pino-encino se encuentra inmerso en una matriz de fragmentos de bosque dominada por matorrales, selva baja caducifolia y zonas de agricultura. Esto hace que Oaxaca presente, históricamente, un paisaje fragmentado y, por lo tanto, una gran riqueza de especies.

Al analizar el área que ocupa cada tipo de vegetación se puede notar que el número de fragmentos presentes en Oaxaca se redujo de 1976 al año 2000 (tablas 2 y 3). Este fenómeno puede deberse, por un lado, al manejo de los datos utilizados para crear dichos mapas, en particular el de los años '70s, pero también puede deberse a que a partir de esa fecha ha existido una

recuperación de algunos tipos de vegetación, por ejemplo se invierte el área del bosque de coníferas y latifoliadas de t1 a t3, mientras que el área de agricultura de temporal aumenta en t3.

La calidad de los fragmentos es también un factor importante en la distribución y permanencia de las especies (Watson 2003). En el presente estudio se encontró que 6 de las 10 especies endémicas se encuentran distribuidas en áreas donde aún predomina la vegetación remanente, mientras que para las 4 especies restantes su distribución presenta niveles importantes de transformación en relación a la vegetación (figs. 17 – 26; tabla 5). Dicho problema es consecuencia de las condiciones sociales del estado de Oaxaca, ya que gran parte de la gente que lo habita vive en un nivel de pobreza alto (INEGI 2000). Esta situación ocasiona que utilicen los recursos que tienen disponibles para la sobrevivencia, es decir, a que se transformen áreas de vegetación remanente en zonas de agricultura, de una manera significativa (tabla 4). Esta remoción y fragmentación de los hábitats de las especies lleva a la reducción o pérdida de la biodiversidad (Wilson 1992), y existe poca evidencia que sugiera que la biodiversidad puede incrementarse a los niveles que tenía con anterioridad aun si se revirtiera la fragmentación (Watson 2003).

Como se mencionó, en Oaxaca la intensidad de los impactos humanos como la fragmentación frecuentemente siguen perfiles altitudinales (Lomolino & Perault 2004). Este tipo de efectos frecuentemente lleva a que las biotas naturales se retraigan a refugios montañosos aislados, sitios que generalmente son los últimos en ser colonizados y convertidos por asentamientos humanos. Este fenómeno puede explicar porqué algunas de las especies endémicas

montañas mantienen en gran parte de su distribución potencial, los mismos tipos de vegetación que en los años '70, aún y cuando en muchas zonas del estado los asentamientos humanos alcanzan sitios anteriormente inaccesibles.

Sin embargo, 5 de las 10 distribuciones potenciales analizadas (*Cryptotis magna*, *Habromys lepturus*, *Microtus umbrosus*, *Peromyscus melanocarpus*, *Rheomys mexicanus*) presentan un aumento en el número de fragmentos ocupados por pocos tipos de vegetación (tabla 4). A este panorama se suma el hecho que dichos fragmentos están ocupados por diferentes tipos de usos humanos, ya sea que se les clasifique como agriculturas de temporal, de riego y humedad, pastizales inducidos y cultivados o asentamientos humanos. Se ha argumentado que áreas transformadas convertidas en agrosistemas y zonas urbanas representan hábitats no viables para algunas especies (Sánchez-Cordero et al. 2004). Esto puede llevar a que las especies no logren adaptarse a largo plazo a los hábitats modificados por el hombre (Peterson et al. 1999; Sanchez-Cordero et al. 2004; 2005), sobre todo cuando el paisaje se sigue fragmentando cada vez más, en lugar de recuperarse. Estas hipótesis podrían explicar el estado de conservación de algunas de las especies endémicas del estado.

Este patrón en el aumento de fragmentos se presenta principalmente en especies de distribución montana, lo cual corrobora el hecho de que la fragmentación sigue un patrón altitudinal, de acuerdo a lo encontrado por Lomolino & Perault (2004). Por otro lado, *Lepus flavigularis*, que se distribuye en tierras bajas, mantuvo el mismo grado de fragmentación, lo cual es un

indicativo de que los asentamientos humanos se están moviendo hacia zonas menos perturbadas.

Finalmente, las reservas naturales frecuentemente se han convertido, de manera inadvertida, en parte de un paisaje en donde se encuentran, como se mencionó anteriormente, pobreza, subdesarrollo e inequidad social (Harris 1993). Bajo tales condiciones, la población se ve obligada a buscar, dentro de las reservas, comida y materiales de construcción, modificando y fragmentando las áreas actuales y potenciales de distribución de las especies de mamíferos.

Dada la relación causal entre la pérdida de hábitat por factores antropogénicos y la dinámica ecológica de las comunidades nativas, nuestra habilidad para entender y, eventualmente, reducir las extinciones actuales puede recaer fuertemente en nuestro entendimiento y habilidad de modificar la manera en la cual transformamos paisajes nativos. Esto nos llevará a establecer estrategias de conservación factibles bajo escenarios reales de fragmentación.

IV. PRIORIZACIÓN DE SITIOS PARA CONSERVACIÓN A PARTIR DE MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

INTRODUCCIÓN

Recientemente, se ha enfatizado en México la importancia de modelar la distribución de especies con el fin de identificar patrones de distribución, ubicación de áreas de alta densidad de especies y endemismo, así como áreas prioritarias de conservación (Arita *et al.* 1997; Bojórquez-Tapla *et al.* 1995, 2001; Ceballos & Rodríguez 1993; Ceballos *et al.* 1998; Sánchez-Cordero & Martínez-Meyer 2000; Sánchez-Cordero *et al.* 2001).

El problema del diseño de reservas fue, en primera instancia, un problema teórico que la biología de la conservación toma como propio (Sarkar 2004b). Un primer acercamiento es a partir de la biogeografía de islas (Mac Arthur & Wilson 1967; May 1975; Diamond & May 1976). El uso de la biogeografía de islas para el diseño de reservas generó gran controversia en el sentido de si debían utilizarse varias reservas pequeñas o una sola grande (SLOSS por sus siglas en inglés), la cual finalmente no llegó a ningún consenso (Soulé & Simberloff 1986). Sin embargo, a partir de esto se sentaron las bases para establecer nuevas estrategias de conservación, implementando nuevas técnicas para la selección de sitios y diseño de reservas (Pressey *et al.* 1996; Williams *et al.* 1996; Peterson *et al.* 2000).

La conservación de la diversidad específica requiere del establecimiento de áreas de conservación, cuya efectividad debe ser evaluada constantemente. Existen varios métodos para seleccionar áreas de

alto valor de biodiversidad que abarcan varios criterios. La selección de sitios de conservación está basada en la comparación de un sitio potencial con otros similares bajo criterios como: diversidad, área, rareza, fragilidad, historia registrada, posición en una unidad ecológica/geográfica, valor potencial y apariencia intrínseca (Myers 1990; Mittermeier *et al.* 1998; Fjeldsa 2000). Sin embargo, la elección de alguno de estos criterios (basados en las especies) para ser aplicados en una evaluación dependerá del conocimiento de la distribución y el estatus del grupo taxonómico considerado (Peterson *et al.* 1993; Williams *et al.* 1996; Margules *et al.* 1988; Faith 2004).

De estos criterios, el más utilizado es la riqueza específica (Huston 1993; Long *et al.* 1996; Olson & Dinerstein 1998; Myers & Mittermeier 2003; Peterson *et al.* 2003). Una mayor riqueza generalmente se toma como representativo de sitios bien conservados, debido a que al conservar dichas áreas se puede garantizar la existencia de un mayor número de especies (Whittaker *et al.* 2005). Sin embargo, el uso de la riqueza específica representa sólo una medida de la biodiversidad y no necesariamente refleja la abundancia de especies raras, endémicas o en peligro de extinción (Csuti *et al.* 1997; Faith 2004; Sarkar 2004b). Por esta razón, la riqueza de especies rara vez debería ser utilizada como único índice del valor de conservación de un sitio, lo que refuerza el uso de información complementaria sobre el tipo de hábitat y el área y, de ser posible, el grado de fragmentación (Williams *et al.* 1996; Griffiths *et al.* 1999; Sarkar & Margules 2002). Para esto se ha replanteado el uso de estos criterios en

técnicas actuales y métodos para la selección de sitios para conservación, aprovechando los avances en computación y la disponibilidad de datos biológicos y cartográficos y técnicas superiores de análisis de estos datos utilizando SIG y modelos predictivos.

Los patrones espaciales de hábitats en el paisaje afectan la distribución y sobrevivencia de especies (Kupfer 1995), por ello están siendo trasladados a técnicas prácticas, muchas de las cuales utilizan herramientas de análisis espacial dentro de un SIG para medir patrones de distribución geográfica (ver capítulo II).

Este método resulta ser una alternativa ideal para el análisis de datos como los que se utilizan en este estudio; es decir, datos provenientes de colecciones científicas que, en esencia, se caracterizan por su cobertura geográfica incompleta. La predicción de las distribuciones como superficies de probabilidad puede ser utilizada, entonces, para poder realizar análisis del estado de áreas para la conservación, como guía para futuras colectas, para establecer la distribución actual de especies raras o en peligro de extinción (Stockwell & Peters 1999), o bien para contestar preguntas biogeográficas básicas, como la definición o identificación de patrones (Peterson et al. 1999). Esto es posible ya que los modelos predictivos o modelos de distribución potencial están basados generalmente en numerosos grupos de datos (Guisan & Zimmermann 2000).

Otra aproximación al problema de la conservación de áreas son las técnicas de priorización de sitios (place prioritization theories). La meta de la priorización de sitios dentro de la biología de la conservación consiste en

ordenar una serie de lugares con base en el contenido de la biodiversidad presente (Margules *et al.* 1988; Margules & Pressey 2000; Sarkar 2002; Sarkar & Margules 2002; Sarkar 2004b). Al ser casi imposible lograr conservar toda la biodiversidad en cualquier escala, las medidas de conservación generalmente se enfocan en escoger algunos aspectos de un ecosistema que funcionen como "estimadores" (surrogates) de la manera más eficiente posible y, a partir de ellos, priorizar los lugares (Margules & Pressey 2000; Garson *et al.* 2002; Kelley *et al.* 2002; Sarkar & Margules 2002). Estos sitios deben ser priorizados antes de seleccionar áreas en las cuales se lleve a cabo cualquier acción de conservación (Margules & Pressey 2000; Sarkar & Margules 2002).

A lo largo de la última década se han desarrollado diversos algoritmos computacionales que permitan priorizar lugares de manera efectiva y eficiente (Margules *et al.* 1988; Nicholls & Margules 1993; Margules & Pressey 2000; Sarkar & Margules 2002, Peterson *et al.* 2003), logrando crear programas a partir de los cuales se pueden obtener soluciones en cuestión de segundos, lo cual los hace particularmente útiles cuando se aplican en sesiones de trabajo en las que se están negociando cuestiones de conservación (Sarkar & Margules 2002; Sarkar *et al.* 2002, Peterson *et al.* 2003). Bajo estos supuestos, si una región se divide en áreas más pequeñas (basados en coordenadas geográficas, barreras ecológicas, etc.), los algoritmos ordenan dichos lugares en función de su contenido de biodiversidad. Los algoritmos usualmente suponen que se ha establecido una determinada meta, ya sea 1) que se trate de una adecuada representación

de cada estimador, esto es, el número de sitios seleccionados en los cuales tal estimador deberá estar presente; 2) la máxima área permitida; 3) el máximo costo permitido de un determinado conjunto de áreas de conservación (Sarkar *et al.* 2002). La finalidad del algoritmo es alcanzar la meta establecida de manera eficiente estableciendo la menor cantidad de sitios posibles, que en conjunto alcancen la meta de conservación (Sarkar *et al.* 2002; Sánchez-Cordero *et al.* 2005). Una vez alcanzada dicha meta, se pueden diseñar sistemas de reservas verdaderamente inclusivas, posiblemente con el uso de algoritmos que maximicen la complementariedad entre las áreas (Peterson *et al.* 2000, 2003).

Uno de dichos algoritmos se encuentra en el programa ResNet (Sarkar 2002). ResNet implementa un algoritmo de selección controlada jerárquicamente, basado en rareza y complementariedad. ResNet utiliza un procedimiento iterativo que selecciona lugares con base en el criterio de rareza; en caso de existir conflictos entre celdas con estimadores de rareza iguales, el algoritmo utiliza el criterio de complementariedad (i.e. selecciona la celda que contenga la mayor cantidad de estimadores que todavía no han sido representados de acuerdo con la meta establecida). Si a pesar de esto aún existen conflictos, ResNet opcionalmente utiliza adyacencia (se prefieren celdas adyacentes a celdas previamente seleccionadas) y finalmente selecciona celdas de manera azarosa (Kelley *et al.* 2002; Sarkar *et al.* 2002).

Típicamente, se utilizan dos tipos de metas: i) un nivel de representación para la cobertura esperada de cada uno de los surrogates (i.e. el número promedio o esperado de ocurrencias de dicho surrogate)

dentro de un área de conservación; y ii) conjuntar dicha representación con el área máxima que puede ser conservada (Sarkar 2004b). Para el caso de la primera meta, un valor comúnmente utilizado es tener el 10% de representación de la distribución de cada especie como surrogate; para la segunda meta, se busca el 10% del total del área de una región (Araujo *et al.* 2001; Sarkar 2004b).

ResNet ha incorporado a su vez una serie de soluciones que pueden ser vistas en un sistema de información geográfico (ArcView), lo cual permite tener una interfase gráfica a través de la cual se puedan hacer los análisis necesarios para determinar las áreas prioritarias de conservación. Estas áreas prioritarias deben contrastarse con el Sistema de Áreas Naturales Protegidas existentes, a fin de establecer estrategias de conservación que sean, a la vez, eficaces y prácticas. En Oaxaca se cuenta con 4 áreas naturales protegidas de manera federal: La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, dos parques nacionales (Lagunas de Chacahua y Bahías de Huatulco) y el monumento natural Benito Juárez. En conjunto, cubren cerca del 12% del área total del estado (CONANP, 2004). Este sistema nacional de áreas protegidas puede operar como el punto de partida o columna vertebral a partir del cual se pueda generar un sistema de áreas protegidas mucho más eficiente (INE 1997). Es a partir de dicho programa que se generaron los resultados que se presentan a continuación.

HIPÓTESIS

- Las áreas con mayor riqueza específica de mamíferos identificadas en este estudio coinciden con las Áreas Naturales Protegidas propuestas por el gobierno federal.

OBJETIVO GENERAL

- Identificar áreas de prioridad para la conservación de la mastofauna del estado de Oaxaca.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar las áreas prioritarias para la conservación de los mamíferos terrestres en el estado de Oaxaca por medio de un análisis de distribución de especies y complementariedad.
- Evaluar la coincidencia geográfica entre las áreas propuestas de conservación y el sistema de áreas naturales protegidas federales para el estado de Oaxaca.

METODO

Distribución de especies

Se utilizaron los modelos de nicho ecológico proyectados como distribución potencial de los mamíferos del estado de Oaxaca elaborados a partir de un

algoritmo genético (GARP). Dichos modelos fueron generados utilizando datos de colecciones científicas y una serie de coberturas ecológicas (elevación, pendiente, temperatura, precipitación, entre otras) que son incorporadas al programa. GARP funciona de manera iterativa a partir de selección, evaluación, prueba e incorporación o rechazo de cuatro reglas posibles (e.g. regresión logística, reglas bioclimáticas, etc.), las cuales se aplican a los datos de prueba. Se realizaron 100 modelos para cada una de las especies de mamíferos presentes en Oaxaca, de los cuales se seleccionaron los mejores para obtener un mapa final de distribución potencial.

Los archivos de la distribución geográfica de las especies provenientes de GARP, en formato raster, se importaron al programa de Sistema de Información Geográfica ArcView™ 3.2 a fin unirlos al Inventario Forestal Nacional 2000 (Semarnat 2001). Esto permitió identificar áreas que tuvieran hábitats transformados (i.e. agricultura, asentamientos humanos), las cuales fueron eliminadas de la predicción de la especie, de tal manera que únicamente quedara la distribución potencial en áreas naturales remanentes. Esto se hizo ya que se asume que las áreas transformadas (zonas de agricultura y asentamientos humanos) constituyen hábitats no favorables para la permanencia de la especie (Peterson 1999; Sánchez-Cordero *et al.* 2004; Sánchez-Cordero *et al.* 2005b).

Las tablas de datos asociadas a los mapas de distribución potencial sin áreas transformadas, se exportaron como matriz de datos, a fin de ser incorporados al programa ResNet.

Dicho programa presupone un área dada que ha sido dividida en celdas (basadas en coordenadas geográficas), las cuales tradicionalmente contienen registros de presencia o ausencia para cada uno de los estimadores definidos, en este caso, la distribución potencial de las especies. En este estudio por primera vez se utilizan las probabilidades de presencia generadas a partir de GARP en lugar de utilizar presencias y ausencias como valor de cada una de las celdas. Al mismo tiempo, se establece una meta definida de representación, como puede ser el mínimo número de veces que un surrogate debe ser representado en las celdas seleccionadas. Para el caso del presente análisis, se seleccionó como meta el 100% de la distribución potencial de las especies endémicas, y el 10% de la distribución potencial de los demás mamíferos presentes para el estado de Oaxaca.

Al mismo tiempo, se puede seleccionar el área total que se requiere conservar. En el presente estudio se realizó un primer análisis sin esta restricción, es decir, se dejó el programa hasta que seleccionara toda el área necesaria para conservación. En un segundo análisis se terminó el programa cuando se alcanzara el 5% del área del estado, luego el 10%, 15%, 20%, 25% y 30% de área del estado.

Finalmente, en un tercer análisis, se utilizaron las mismas restricciones de área que en el análisis anterior, además de seleccionar a priori todas aquellas celdas que estuvieran contenidas dentro de un área natural protegida ya existente. Esto lleva al programa a seleccionar, en primera instancia, estas celdas, y posteriormente llegar al límite del área pedida con las celdas complementarias.

Los resultados del análisis se obtienen en forma de tablas de texto (*.txt) que pueden ser directamente importados en ArcView, lo que permite tener un desplegado gráfico de cada una de las soluciones.

RESULTADOS

A partir de los modelos de distribución de las especies se generaron varias soluciones del programa ResNet. Inicialmente, se utilizó el criterio de rareza para inicializar la selección de áreas, tomando como criterios de conservación que se seleccionara el 100% del área de distribución potencial que ocupan las especies endémicas y el 10% del área del resto de los mamíferos. Este análisis dio como resultado que cerca del 90% del estado resultara seleccionado como área prioritaria de conservación.

En un segundo análisis, se fijó como límite la selección del 5%, 10%, 15%, 20%, 25% y 30% del área total de conservación del estado; es decir, de la solución inicial se elige únicamente el 5% más representativo, luego el 10%, y así sucesivamente. Esto permite obtener sitios prioritarios de conservación más viables con las cuales trabajar (figs. 27-32).

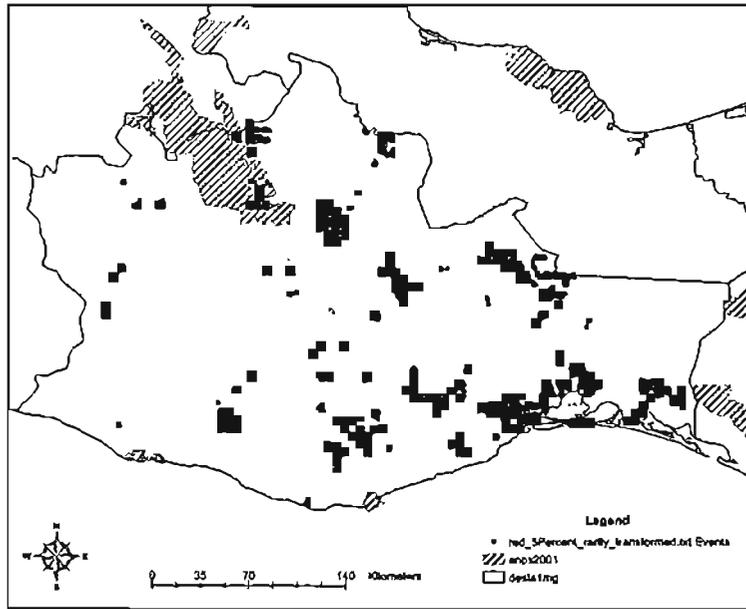


Fig. 27. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 5% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

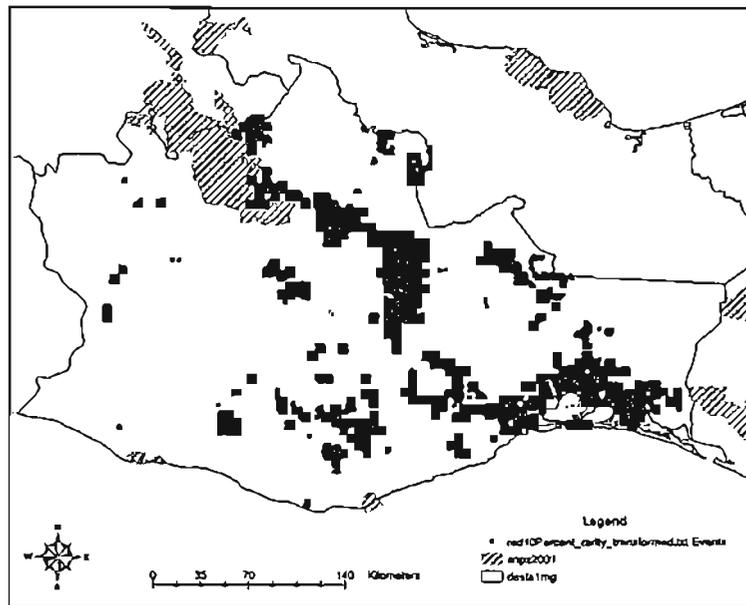


Fig. 28. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 10% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

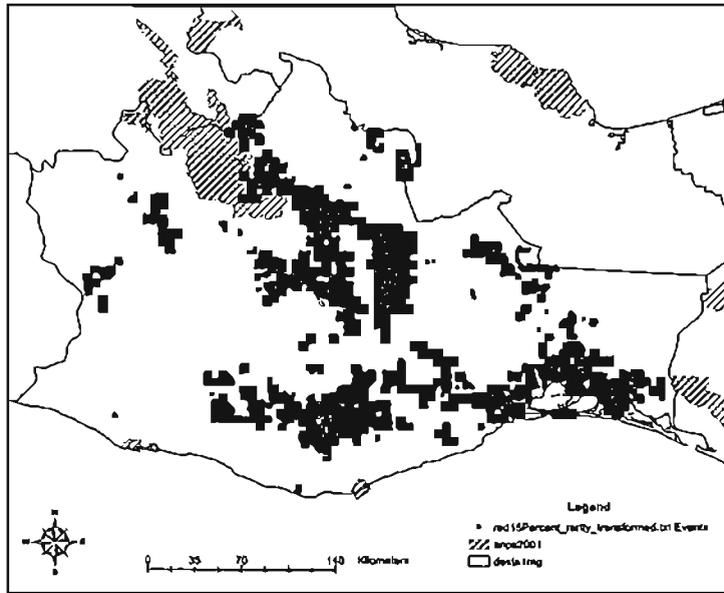


Fig. 29. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 15% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

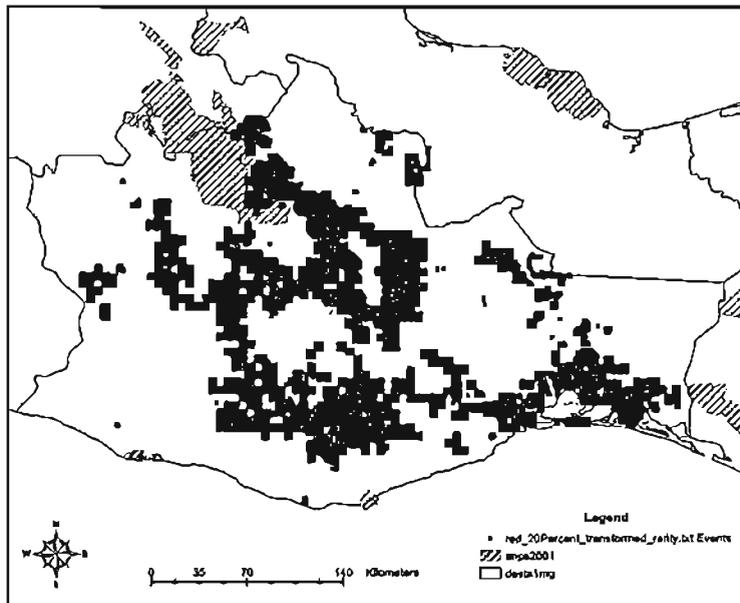


Fig. 30. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 20% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

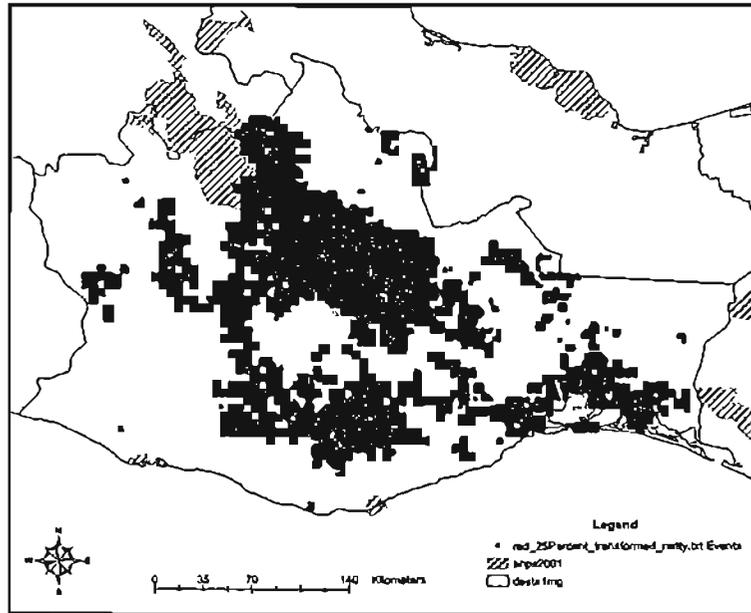


Fig. 31. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 25% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

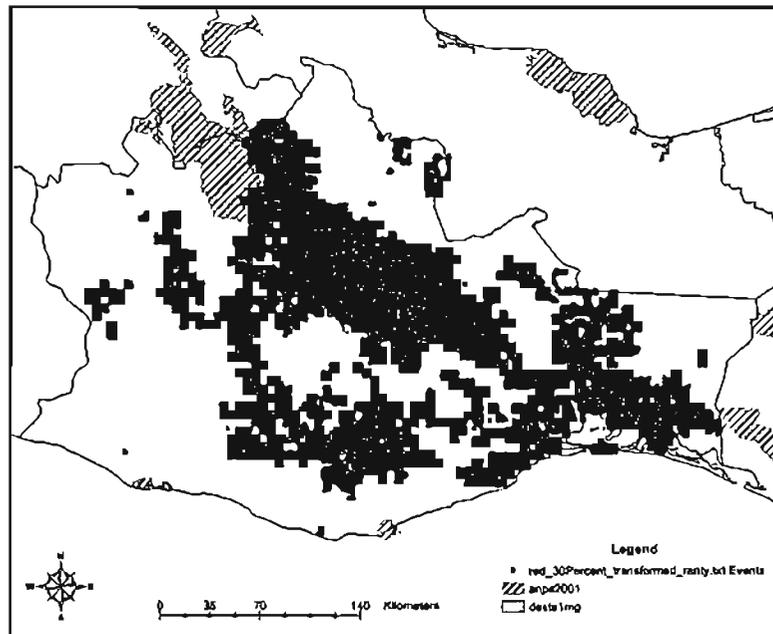


Fig. 32. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 30% del área total para conservación en el estado de Oaxaca.

La tercera parte del análisis consistió en inicializar el programa con aquellas celdas en donde estuvieran incluidas las ANP del estado (i.e. Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Parque Nacional Benito Juárez, Lagunas de Chacahua, Huatulco). Esto obliga al programa a seleccionar las celdas que comprenden dichas áreas en una primera instancia, y posteriormente seleccionar aquellas áreas de conservación que cumplan con los objetivos iniciales (ver arriba). Para este análisis también se finalizó el programa al cubrir el 5%, 10%, 15%, 20%, 25% y 30% del área total de conservación del estado (figs. 33-38).

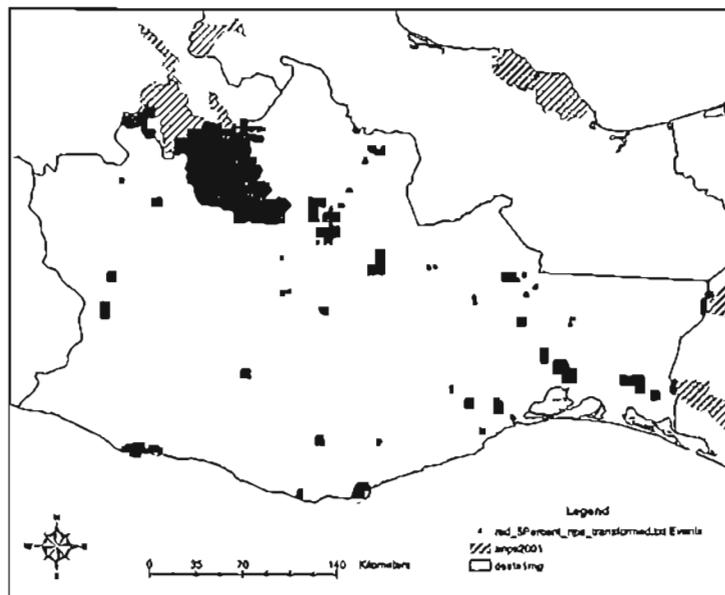


Fig. 33. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 5% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

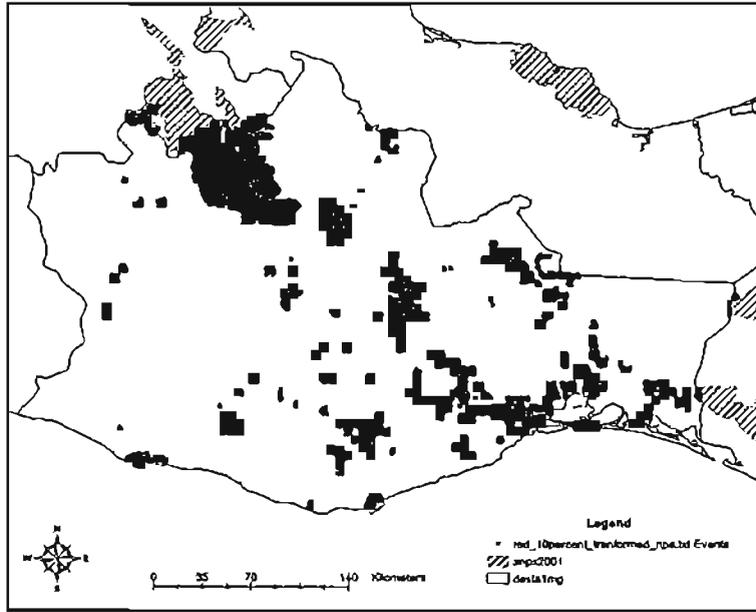


Fig. 34. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 10% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

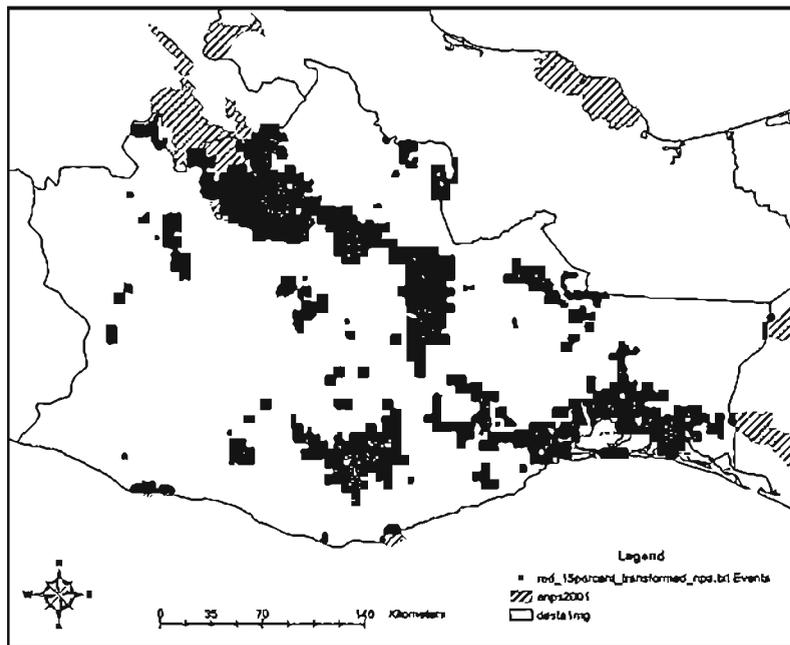


Fig. 35. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 15% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

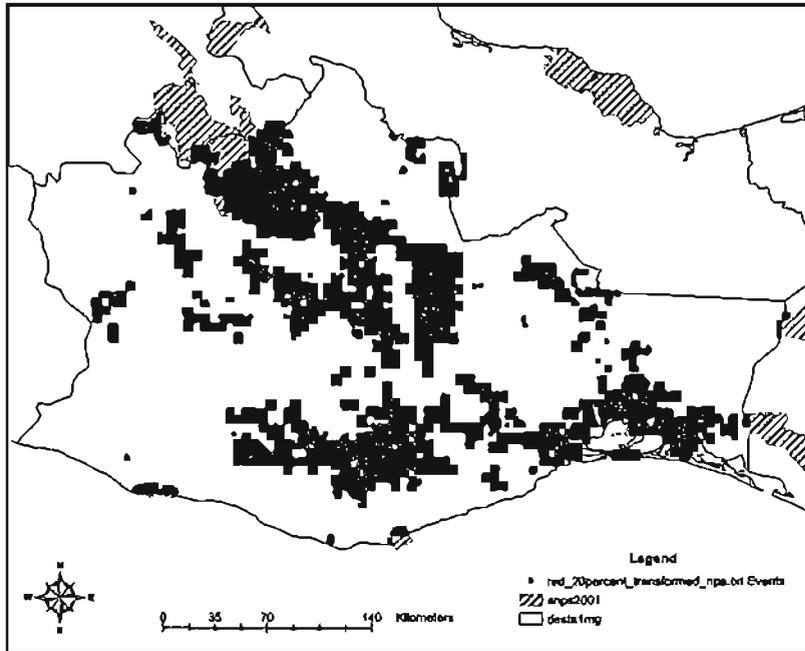


Fig. 36. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 20% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

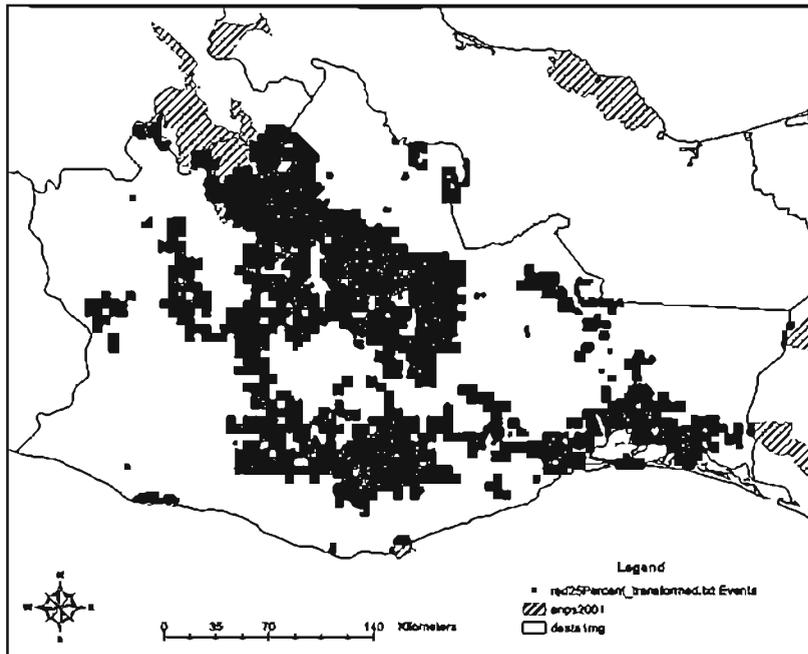


Fig. 37. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 25% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

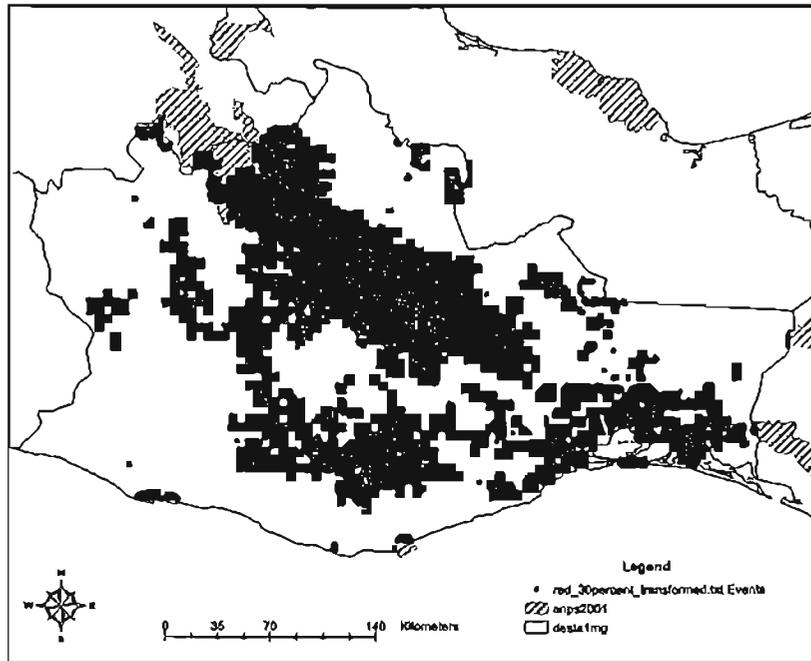


Fig. 38. Áreas seleccionadas para conservación a partir de la selección del 30% del área total para conservación en el estado de Oaxaca. En este caso se inicializó con las ANP de Oaxaca.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Uno de las principales metas de la biología de la conservación es priorizar áreas de conservación y/o restauración, de una manera efectiva, basadas en su contenido de biodiversidad (Margules & Pressey 2000; Sarkar & Margules 2002; Cantú *et al.* 2004; Sánchez-Cordero *et al.* 2005).

En México se cuenta actualmente con un sistema de áreas naturales protegidas cuyo establecimiento inició hace 125 años, cuyo propósito es conservar los ecosistemas del país (SEMARNAT/INE 2000). Sin embargo, muchas de estas áreas fueron establecidas basadas en criterios escénicos o políticos, más que en un análisis riguroso de protección a la biodiversidad (Peterson *et al.* 2000; Cantú *et al.* 2004; Sánchez-Cordero *et al.* 2004). Un

sistema nacional de áreas protegidas sería un mecanismo ideal y eficaz para proteger la diversidad del país. Pero este potencial es limitado, en principio por razones intrínsecas a la propia biodiversidad del territorio, lo cual implicaría una gran cantidad de reservas naturales (INE 1997). Nuestro sistema de áreas protegidas aún dista de ser balanceado y operativamente óptimo. Sin duda, se requiere incorporar nuevas áreas protegidas. Para tal propósito, este sistema nacional de áreas protegidas puede operar como el punto de partida o columna vertebral a partir del cual se pueda generar un sistema de áreas protegidas a la altura de la gran biodiversidad de México (INE 1997).

Por esta razón, se debe determinar cuanta de la biodiversidad está siendo actualmente protegida (Scott & Csuti 1997; Cantú *et al.* 2004). Una vez que se determinen las áreas prioritarias para la conservación se podrán contrastar con la distribución geográfica de las áreas naturales protegidas legalmente establecidas (Sánchez-Cordero *et al.* 2004; Sarkar & Margules 2002; Sarkar 2002).

Actualmente se cuenta con 150 áreas naturales protegidas de carácter federal, divididas en 6 categorías principales (CONANP 2002 <http://www.conanp.gob.mx>). En el estado de Oaxaca, se presentan 4 áreas naturales protegidas: Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Monumento Natural Benito Juárez, Lagunas de Chacagua y Bahías de Huatulco. Estas áreas protegen cerca del 12% del área del estado (CONANP 2004).

Al considerarse Oaxaca un de los estados más diversos del país, se realizó un análisis de priorización de sitios utilizando la distribución potencial de los mamíferos como estimadores de la biodiversidad (surrogates). Dicho análisis muestra que las áreas naturales propuestas para el estado de Oaxaca no son las adecuadas para la conservación de mamíferos; en particular para las especies endémicas y en peligro de extinción. Los sitios principales de conservación encontrados en este análisis se encuentran ubicados en la zona de la Sierra Mixteca y Mazateca, los Chimalapas, así como hacia los Valles Centrales, donde no se ha propuesto ninguna área natural protegida (fig. 27 -29), y donde se ha reportado como áreas de importancia faunística (Peterson *et al.* 2003b). El análisis se realizó seleccionando secuencialmente del 5 al 30% del área total del estado (ver método), con el fin de tener un panorama amplio sobre los sitios prioritarios para la conservación. El 5% del área representa, de manera arbitraria, el mínimo posible del área para propuestas de conservación, mientras que el 30% del área implica ya una zona muy amplia del estado. El tamaño propuesto del área que debe ser conservada ha creado grandes debates (Cantú *et al.* 2004). Normalmente se manejan cifras entre el 10 y 12% del área total del territorio de un país que deben ser propuestas para su conservación (World Commission on Environment and Development 1997; Cantú *et al.* 2004). Siguiendo estos lineamientos, se sugiere que el 15% del área sería un número adecuado para propósitos de conservación en el estado de Oaxaca, además de que coincide con el área que actualmente se

encuentra protegida por el Sistema de Áreas Naturales Protegidas (figs 30 - 32).

Cabe notar que el análisis se realizó utilizando el criterio de rareza como punto de partida, con el fin de seleccionar, en primera instancia, todos aquellos sitios en donde hubiera especies raras, desde el punto de vista geográfico. Una vez seleccionadas éstas, se continúa el proceso hasta llegar a la meta propuesta, es decir, el tamaño del área que se quiera priorizar. El utilizar la rareza como parámetro para priorizar áreas es una idea relativamente nueva (Sarkar & Margules 2002) en la cual lo que se propone es obtener una medida de la biodiversidad, entendida como la diferencia o la variabilidad que existe en la diversidad biológica, medida que no necesariamente es obtenida a partir del valor de riqueza de un sitio. La idea subyacente a utilizar rareza es que los sitios que contengan las especies más raras serán los que se incluirán en primera instancia en el análisis, seleccionándose primero. A estos sitios se añadirán nuevos sitios en función de la complementariedad que presenten, lo que a la larga dará una priorización de áreas como la que se muestra en este análisis. Este tipo de acercamiento a la manera en que se priorizan sitios han dado mejores resultados que utilizando riqueza (Csuti *et al.* 1997; Sarakiños 2001; Sarkar 2004b)

Una vez establecidas las áreas prioritarias para la conservación, se realizó un segundo análisis a partir del cual se decidió utilizar las áreas naturales protegidas existentes como punto de inicio para priorizar sitios, siguiendo el mismo criterio de selección del tamaño del área (5 – 30%, ver

método) (figs. 30 – 32). En este caso, se muestran las áreas adyacentes a las ANP existentes que, en el caso de los mamíferos, son prioritarias para su conservación. Este análisis representa una aproximación más práctica y real hacia propuestas de complementación de ANP, ya que a partir de lo ya existente se pueden establecer estrategias para, en caso de ser posible, ampliar dichas áreas. Este es el objetivo del presente trabajo, proponer áreas prioritarias para la conservación sobre una base preexistente, en este caso, el sistema de ANP. Se debe tomar en cuenta que la decisión de añadir áreas es compleja (Pressey 1994), sin embargo, este tipo de metodologías han sido probadas anteriormente con un buen grado de eficiencia (Peterson *et al.* 2000), y tiene la ventaja de utilizar áreas decretadas anteriormente, por lo que se requiere la adición de zonas mínimas al sistema ya propuesto.

Una de las razones por las cuales el sistema de ANP actual no es efectivo en el caso de mamíferos son los fundamentos a partir de los cuales se plantearon dichas áreas. En el caso de la Reserva de la Biosfera de Tehuacan-Cuicatlán, dicha área natural fue protegida a partir de la distribución de plantas endémicas importantes para el país, principalmente cactáceas (Dávila *et al.* 1993, 2002). Por este motivo, al incluir otros taxones, dichas áreas demuestran no ser tan eficientes, excepto en pequeñas porciones de la misma.

El monumento natural Benito Juárez se encuentra ubicado dentro de la ciudad de Oaxaca, motivo por el cual fue eliminado desde un principio del análisis, ya que se encuentra en un área clasificada como transformada para este análisis. En el caso de las otras dos áreas naturales protegidas (Lagunas

de Chacagua y Bahías de Huatulco), ambas se encuentran situadas en la costa del Pacífico, donde a pesar de que se encuentran varias especies de mamíferos, no son las zonas principales de la distribución de la mayoría, que se concentran principalmente en las zonas montañas y Valles Centrales del estado (ver capítulo II). Ambas áreas naturales se establecieron con el objetivo de proteger, una vez más, los tipos de vegetación, además de que se debe tener en cuenta que dichas reservas no cuentan con programas de manejo donde se reglamente el uso de los recursos (CONANP 2002; Cantú *et al.* 2004).

Otro problema que se debe enfrentar es la ubicación geográfica de las áreas naturales protegidas. La mayor extensión protegida se encuentra localizada en altitudes bajas (0 – 500 m), aún cuando estas regiones representan menos del 12% del total del área ubicada a esa altitud (Peterson *et al.* 1993; Cantú *et al.* 2004).

Por este motivo, se deben implementar nuevos algoritmos que permitan identificar sitios que abarquen diferentes ubicaciones geográficas y altitudes, de tal manera que se pueda priorizar sitios de manera rápida y eficiente. Este tipo de algoritmos, además, pueden ser muy útiles cuando se trata de evaluar y proponer nuevos sitios complementarios para la conservación (Csuti *et al.* 1997; Peterson *et al.* 2000; Margules & Pressey 2000; Sarkar *et al.* 2002)

La utilización de diferentes algoritmos en el presente análisis (GARP para el caso de los modelos de nicho ecológico y ResNet para la priorización de sitios de conservación) permite desarrollar planes de conservación

basados en el análisis detallado de la información disponible, sugerencias propuestas por varios autores para el establecimiento de estrategias de conservación (Cantú *et al.* 2004; Peterson *et al.* 2003, Sánchez-Cordero *et al.* 2004). Aún y cuando ya se ha utilizado la conjunción de los mapas potenciales con algoritmos de priorización de sitios (Sánchez-Cordero *et al.* 2005), por primera vez se incorpora el uso de la probabilidad de la presencia de la especie dentro de las distribuciones potenciales con el uso de nuevas técnicas de selección de áreas, lo cual permite tener un panorama real de implementación de dichas estrategias, que pueden complementar un sistema de áreas naturales ya establecido sin la necesidad de reestructurar lo ya existente.

Dado que el país sufre una alta tasa de deforestación (CONABIO, Inventario Forestal Nacional, Sánchez-Cordero *et al.* 2005; Sánchez-Cordero *et al. en prensa*) la cual amenaza la conservación de la biodiversidad, y dado que Oaxaca es un estado que presenta un alto grado de deforestación y fragmentación por la conversión de la tierra a agrosistemas y asentamientos humanos (ver capítulo III), es urgente la implementación de métodos como los aquí presentados, de tal manera que se puedan establecer acciones que permitan conservar la biodiversidad presente, bajo una perspectiva de preservación de hábitats y sitios geográficos.

V. CONCLUSIONES GENERALES

El conocimiento de la diversidad biológica de nuestro país y las medidas encaminadas a su conservación son dos de los temas más importantes a ser abordados por los científicos y en particular los biólogos en la actualidad. En el presente trabajo se abordaron dichos temas al analizar los patrones de distribución geográficos y el estado de conservación de los mamíferos del estado de Oaxaca.

En el primer capítulo se utilizó el algoritmo GARP (Genethic Algorithm for Rule Set Pretiction) para evaluar su efectividad en el modelaje de las especies. Se utilizaron 17 especies para evaluar el algoritmo, el cual demostró ser una herramienta robusta para predecir la distribución de las especies de mamíferos y de manera potencial de otros grupos taxonómicos.

Se abre, entonces, la posibilidad de utilizar puntos de ocurrencia para nuevos análisis. Los datos de museos pueden ser utilizados para cualquier grupo taxonómico disponible, así como utilizarlos para inventarios faunísticos y para la construcción de nuevas hipótesis con respecto a su distribución. Grupos bien conocidos también pueden ser analizados con fines de conservación, permitiendo resultados rápidos para la planeación de estrategias de conservación.

Modelar la distribución de las especies utilizando este tipo de algoritmos puede ser, en algunos casos, la única información que se tenga disponible para grupos poco conocidos o mal muestreados, y este tipo de algoritmos ha demostrado ser uno de los más robustos actualmente.

En el segundo capítulo se utilizaron los modelos de nicho ecológico realizados para todas las especies de mamíferos del estado de Oaxaca (186) para establecer patrones de distribución geográfica. Dichos modelos ayudaron a establecer 4 patrones de distribución geográfica. Esto fue posible gracias al uso, por un lado, de sistemas de información geográfica, y por el otro a herramientas estadísticas a partir de las cuales se realizó un dendograma para evaluar la afinidad geográfica de los patrones. Los patrones encontrados en el presente trabajo permiten establecer un punto de partida para nuevos análisis, tanto biogeográficos como para cuestiones de conservación.

En el tercer capítulo se utilizaron las especies endémicas como caso de estudio para hacer un análisis del grado de fragmentación de la vegetación presente en la zona. Se analizó el cambio que existe en el área de distribución potencial de las especies en relación al grado de fragmentación que han sufrido, desde 1976 hasta el año 2000, que es cuando se realizó el Inventario Forestal Nacional. Dicho análisis mostró que algunas especies están en alto riesgo de extinción dado el nivel de fragmentación que presentan en su área potencial de distribución, mientras que otras han mantenido su área de distribución potencial tal y como estaba en un inicio. Dichos análisis permiten tener una visión general de cómo se ha estado modificando el ambiente.

No debe olvidarse que las explicaciones históricas deben considerarse, en general, cuando un patrón de distribución no puede ser completamente explicado en términos de su respuesta a condiciones ambientales contemporáneas. Los patrones aquí obtenidos son un complemento a los derivados de la historia biogeográfica de las especies, sobre todo en un estado

como el de Oaxaca donde confluyen tanto la región neártica como la región neotropical. Aun así, la delimitación de este tipo de patrones de distribución permite contestar preguntas biogeográficas básicas como la definición o identificación de hábitats, así como tener un punto de partida para entender la compleja relación entre la distribución de las especies y el espacio geográfico que habitan.

Dado que existe una la relación causal entre la pérdida de hábitat por factores antropogénicos y la dinámica ecológica de las comunidades nativas, nuestra habilidad para entender y, eventualmente, reducir las extinciones actuales puede recaer fuertemente en nuestro entendimiento y habilidad de modificar la manera en la cual transformamos paisajes nativos. Esto nos llevará a establecer estrategias de conservación factibles bajo escenarios reales de fragmentación.

La última parte del presente estudio consistió en aplicar un algoritmo para priorizar lugares de conservación potencial (ResNet). Dicho algoritmo tiene la ventaja de que se pueden utilizar como datos base los modelos de nicho ecológico realizados en un principio, es decir, los modelos para las especies de mamíferos de Oaxaca. ResNet se aplicó en dos análisis diferentes; el primero en el cual se inicializó el programa bajo el criterio rareza y se finalizó cuando se alcanzó una meta de área correspondiente al estado de Oaxaca (5 – 30%). Dicho análisis mostró las áreas prioritarias para conservación en función de los mamíferos, las cuales fueron contrastadas con el sistema de ANP presentes en el estado. Para este análisis se encontró que las áreas prioritarias para conservación no coinciden con las ANP del estado. En

un segundo análisis, el programa se inicializó con las ANP; lo que se busca en este caso es encontrar áreas complementarias para conservación, a partir de las ya existentes. Se utilizó la misma restricción de terminación de programa (5 – 30%), y se obtuvieron una serie de áreas que pueden ser propuestas para conservación de mamíferos, a partir de ANP ya existentes. Este programa permite ser llevado a grupos de decisión para ser consideradas en nuevas propuestas de conservación.

Los sitios principales de conservación encontrados en este análisis se encuentran ubicados en la zona de la Sierra Mixteca y Mazateca, los Chimalapas, así como hacia los Valles Centrales, donde no se ha propuesto ninguna área natural protegida, y donde se ha reportado como áreas de importancia faunística. Se sugiere que el 15% del área sería un número adecuado para propósitos de conservación en el estado de Oaxaca, además de que coincide con el área que actualmente se encuentra protegida por el Sistema de Áreas Naturales Protegidas.

El uso de algoritmos como ResNet permite, al mismo tiempo, mostrar las áreas adyacentes a las ANP existentes que, en el caso de los mamíferos, son prioritarias para su conservación. Este análisis representa una aproximación más práctica y real hacia propuestas de complementación de ANP, ya que a partir de lo ya existente se pueden establecer estrategias para, en caso de ser posible, ampliar dichas áreas.

La utilización de diferentes algoritmos en el presente análisis (GARP para el caso de los modelos de nicho ecológico y ResNet para la priorización de sitios de conservación) permite desarrollar planes de conservación basados en

el análisis detallado de la información disponible, sugerencias propuestas por varios autores para el establecimiento de estrategias de conservación.

Dado que el país sufre una alta tasa de deforestación, la cual amenaza la conservación de la biodiversidad, y siendo Oaxaca un estado que presenta un alto grado de deforestación y fragmentación por la conversión de la tierra a agrosistemas y asentamientos humanos, es urgente la implementación de métodos como los aquí presentados, de tal manera que se puedan establecer acciones que permitan conservar la biodiversidad presente, bajo una perspectiva de preservación de hábitats y sitios geográficos.

LITERATURA CITADA

- * Anderson, R.P., A. T. Peterson & M. Gomez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3-16
- * Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on bird and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355 – 366.
- * Araújo, M. B.; P. J. Densham; R. Lampinen; W. J. M. Hagemeyer; A. J. Mitchell-Jones & J. P. Gase. 2001. Would Environmental Diversity Be a Good Surrogate for Species Diversity?. *Ecography* 24: 103 -110
- * Arita, H.T. 1993. Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Applications* 3, 506-517.
- * Arita, H., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez & K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11:92-100.
- * Bailey, S-A, R. H. Haines-Young & C. Watkins. 2002. Species presence in fragmented landscapes: modeling of species requirements at the national level. *Biological Conservation* 108: 307-316.
- * Bojórquez-Tapia, L., I. Azuara, E. Escurra & O. Flores. 1995. Identifying conservation priorities in México through geographical information systems and modeling. *Ecological Applications* 5:215-231.
- * Bojórquez-Tapia, L., Díaz-Mondragón, S., & E. Escurra. 2001. GIS-Based Approach for Decision making and land suitability assessment. *International Journal of Geographic Information Systems*, Marzo. 129-151.
-

-
- * Briones S., M. & V. Sánchez-Cordero. 2004. *Mamíferos. En* García-Mendoza A., Ordóñez M de J y Briones-Salas M., Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza y WWF. México.
- * Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:255-279.
- * Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates.
- * Cantú, C., R. G. Wright, J. M. Scott & E. Stand. 2004. Assesment of current and proposed nature reserves of Mexico based on their capacity to protect geophysical features and biodiversity. *Biological Conservation* 115: 411 – 417.
- * Ceballos, G., & P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. *II. Patrones de endemidad. En: Medellín, R., & G. Ceballos (eds.). Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales No. 1., Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D.F. p. 87-108.*
- * Ceballos, G., P. Rodríguez & R. A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse México: Mammalian diversity, endemicity, and endangerment. *Ecological Applications* 8:8-17.
- * CONANP. 2004. *México, Biodiversidad que asombra al mundo. Áreas Naturales Protegidas. Syl Creaciones Gráficas y Publicitarias, S. A. 240 pp.*
- * Cramer M. J. & M. R. Willig. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 108(2):209-218.
-

-
- * Cramer, M.J. & M. R. Willig. 2002. Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sandshinnery-oak landscape. *Journal of Mammology* 83, 743–753.
- * Csuti B., Polasky S., Williams P. H., Pressey R. L., Camm J. D., Kershaw M., Kiester A. R., Downs B., Hamilton R., Huso M. & Sahr K. 1997. A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biological Conservation* 80:83 – 97.
- * Dávila, P., J. L. Villaseñor R., R. Medina L., A. Ramírez R., A. Salinas T., J. Sánchez-Ken & P. Tenorio L. 1993. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Listados Florísticos de México*, UNAM. México.
- * Dávila, P., M C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas, R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- * Diamond, J. M. & R. M. May. 1976. *Island Biogeography and the Design of Natural Reserves*. En: May, R. M. Ed. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Blackwell, pp. 163-186.
- * Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. Meritt Jr. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17:229–241.
- * Faith, D. P. 2004. "Biodiversity", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2004 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/biodiversity/>.
-

-
- * Feria A., T. P. 2001. Patrones de distribución de las aves residentes de la cuenca del Balsas. Tesis de Maestría. UNAM, Facultad de Ciencias. México. 83 p.
- * Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.
- * Fjeldsa, J. 2000. The relevance of systematics in choosing priority areas for global conservation. *Environmental Conservation* 27(1):67-75.
- * Flores Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. 2da ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 439 pp.
- * Frankel, O. H. & M. E. Soulé. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. U.K.
- * Garson, J., A. Aggarwal & S. Sarkar. 2002. ResNet Manual. Ver. 1.2. 30 October 2002.
- * Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-228.
- * Goodwin, G.G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141: 1-270.
- * Griffiths, G. H., B. C. Evershan & D. B. Roy. 1999. Integrating species and habitat data for nature conservation in Great Britain: data sources and methods. *Global Ecology and Biogeography* 8:329-345.
- * Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
-

-
- * Halftter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista Soc. Mex. Hist. Nat.* 26: 1-16.
- * Hart, D.D. & R. J. Horwitz. 1991. Habitat diversity and the species-area relationship: alternative models and tests. *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space* (eds S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky), pp. 47-68. Chapman & Hall, London.
- * Harris, L. D. 1993. The fragmented forest. Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity. The University of Chicago Press. 211 pp.
- * Heaney, L. R. & P. D. Rickart, E. A. Uzzurum, R.B. & J. S. H. Klompen. 1989. Elevational zonation of mammals in the central Philippines. *J. Trop. Ecol.* 5: 259-280.
- * Heaney, L. H. & M. Lomolino (eds.). 2001. Elevational gradients in mammals: special issue. *Global Ecology & Biogeography*. Vol 10, No. 1.
- * Hengeveld, R. 1992. Potential and limitations of predicting invasion rates. *Florida Entomologist* 75:60-72.
- * Huston, M. 1993. Biological diversity, soils and economics. *Science* 262:1676-1680.
- * Illoldi, R. P. 1994. Uso de un sistema de información geográfica para la determinación de la diversidad mastofaunística en la región del Golfo de California. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- * Illoldi-Rangel, P., V. Sánchez-Cordero, & A. T. Peterson. 2004. Predicting distributions of Mexican mammals using ecological niche modeling. *Journal of Mammalogy* 85:658-662.
-

-
- * Instituto de Geografía, UNAM. 2002. Análisis de cambio de uso del suelo. México, D.F.
- * Instituto Nacional de Ecología (INE). 1997. Atlas de Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales protegidas. México. 120 pp.
- * Kelley, C., J. Garson, A. Aggarwal & S. Sarkar. 2002. Place prioritization for biodiversity reserve network design: a comparison of the SITES and ResNet software packages for coverage and efficiency. *Diversity and Distributions* 8: 297-306.
- * Kupfer, J. A. 1995. Landscape ecology and biogeography. *Prog. Phys. Geogr.* 19:18-34.
- * Lawton, J. H., S. Nee, A. J. Letcher, & P. H. Harvey. 1994. Animal distributions: patterns and processes. Pp. 41-58 En: P. J. Edwards, R. M. May, and N. R. Webb, editors. *Large-scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- * Leung, L.K.-P., Dickman, C.R., Moore, L.A., 1993. Genetic variation in fragmented populations of an Australian rainforest rodent, *Melomys cervinipes*. *Pacific Conservation Biology* 1, 58-65.
- * Li, Bai-Lian. 2000. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. *Ecological Modeling* 132:33-50.
- * Lim B.K., A. T. Peterson & M. D. Engstrom. 2002. Robustness of ecological niche modeling algorithms for mammals in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 11: 1237-1246.
-

-
- * Lomolino, M. V. & D. R. Perault. 2004. Geographic gradients of deforestation and mammalian communities in a fragmented, temperate rain forest landscape. *Global Ecol. Biogeogr.* 13:55-64.
- * Long, A. J., M. J. Crosby, A. J. Stattersfield, D.C. Wege. 1996. Towards a global map of biodiversity: patterns in the distribution of restricted-range birds. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5:281-304.
- * MacArthur RH, MacArthur JW. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598
- * MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press.
- * MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- * Margules, C. R., A. O. Nicholls & R. L. Pressey. 1988. Selecting networks for reserves to maximize biological diversity. *Biol. Conserv.* 43: 63-76.
- * Margules, C. R. & R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- * Margules C. R., Nicholls A. O., & Pressey R. L. 1988. Selecting networks of reserves to maximize biological diversity. *Biol. Conserv.* 43:63 – 76.
- * Marquet, P. A., M. Fernández, S.A. Navarrete & C. Valdivinos. 2004. Diversity emerging: Towards a deconstruction of biodiversity patterns. En: *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of nature*. M. Lomolino and L. R. Heaney (eds.). Cambridge University Press.
-

-
- * Mas, J. F. & J. Correa. 2000. Análisis de la fragmentación del paisaje en el área protegida "Los Petenes", Campeche, México. *Boletín, Instituto de Geografía, UNAM, México*, 43: 42 – 59.
- * May, R. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: M. Cody and J. Diamond (eds). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA. Pp. 81–120.
- * McIntyre, N. E. 1995. Effects of forest patch size on avian diversity. *Landscape Ecology* 10(2):85-99.
- * Mittermeier, R. A., N. Myers, J. B. Thomsen, G. A. B. da Fonseca, S. Olivieri. 1998. Global biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas. *Conservation Biology*. 12:516-520.
- * Myers, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *Environmentalist*. 10:243-256.
- * Myers N. & R. A. Mittermeier. 2003. Impact and acceptance of the hotspots strategy: response to Ovadia and to Brummitt and Lughadha, *Conservation Biology*. 17:1449-1450.
- * Nakagiri, N., K. Tainaka & T. Tao. 2001. Indirect relation between species extinction and habitat destruction. *Ecol. Mod.*, 137: 109-118.
- * Ney-Nifte, M., y M. Mangel. 2000. Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conservation Biology* 14:893-898.
- * Nicholls, A. O. & C. R. Margules. 1993. An upgrade reserve selection algorithm. *Biol. Conserv.* 64: 165-169.
-

-
- * Olson, D. M. & E. Dinerstein. 1998. The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12:502-515.
- * Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in the middle America as determined by distributions of bats. *J. Mammal.* 79(3):772-781.
- * Patterson, B. D., P. L. Meserve & B. K. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforest of Chile. *J. Mamm.* 70:67-78.
- * Peterson, A.T., Navarro-Sigüenza, A.G., Benitez-Diaz, H. 1998. The need for continued collecting: a geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* 140, 288-294.
- * Peterson, A.L. J. Soberón & V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservationism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- * Peterson A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis Martínez, A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez, & I. Vargas-Fernández. 1993. Conservation priorities in Mexico; moving up in the World. *Biodiv. Letters*. 1:33 - 38.
- * Peterson A. T., S. L. Egert, V. Sánchez-Cordero & K. Price. 2000. Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biol. Cons.* 93:85 - 94.
- * Peterson A. T. & D. A. Viegalis. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience* 51:363-371.
-

-
- * Peterson A. T. & R. D. Holt. 2003. Niche differentiation in Mexican Birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* 6:774-782.
- * Peterson, A. T., D. A. Vieglais, A. G. Navarro Sigüenza & M. Silva. 2003. A global distributed biodiversity information network: building the world museum. *Bull. B.O.C.* 2003 123A.
- * Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza, B. E. Hernández-Baños, G. Escalona-Segura, F. Rebón-Gallardo, E. Rodríguez-Ayala, E. M. Figueroa-Esquivel, & L. Cabrera-García. 2003b. The Chimalapas Region, Oaxaca, Mexico: a high-priority region for bird conservation in Mesoamerica. *Bird Conservation International* 13:227 – 253.
- * Pickett, S. T., R. S. Ostfeld, M. Schachak y G. E. Likens. (eds.). 1997. *The Ecological Basis of Conservation. Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*. Chapman y Hall, New York, E.U.A.
- * Pressey, R. L. 1994. Ad hoc reservations: forward or backward steps in developing representative reserve systems. *Cons. Biol.* 8:662 – 668.
- * Pressey, R.L.S., Ferrier, T.C.Hager, C.A. Woods, S.L.Tully, Weinman, K.M., 1996. How well protected are the forests of north-eastern New South Wales?—analyses of forest environments in relation to tenure, formal protection measures and vulnerability to clearing. *Forest Ecology and Management* 85, 311–333
- * Ricklefs, R.E. & D. Schluter. 1993. Convergence and the regional component of species diversity. En: *Species Diversity in Ecological Communities*. R.E. Ricklefs and D. Schluter eds. The University of Chicago Press. 230-242 pp.
-

-
- * Roy, P.S., Singh, S., Dutt, C.B.S., Jeganathan, C., Jadav, R.N., Ravan, S.A., et al., 1999. *Biodiversity characterization at landscape level using satellite remote sensing and Geographic Information System*. DOS-DBT Users Manual, Indian Institute of Remote Sensing (NRSA), Dept. of Space, Govt. of India, 4 - Kalidas Road, Dehra Dun.
- * Roy, P.S. & S. Tomar. 2000. Biodiversity characterization at landscape level using geospatial modelling technique. *Biological Conservation* 95: 95-109.
- * Sánchez-Cordero, V. 1993. Biological surveys and conservation in Mexico. *Association of Systematic Collection Newsletter* 21: 54-58.
- * Sánchez-Cordero, V. & E. Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7074-7077.
- * Sánchez-Cordero, V. (2001) Small mammal diversity along elevational gradients in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10, 63–76.
- * Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson & P. Escalante-Pliego. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. Pp. 359-379. En: *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad*. H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Alvarez, M. Ulloa (Comps.) Ediciones Científicas Universitarias FCE.
- * Sánchez-Cordero, V., M. Murguía & A. T. Peterson. 2004. GIS-Based predictive biogeography in the contexto f conservation. En: *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of Nature*. M. V. Lomolino & L. R. Heaney (eds). Sinauel Associates, Inc. Pp. 311 – 324.
-

-
- * Sánchez-Cordero, V., V. Cirelli, M. Murguía & S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species' ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics* 2:11 – 23.
- * Sánchez-Cordero V., P. Iloldi-Rangel; M. Linaje; S. Sarkar; A. T. Peterson. 2005b. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation*. *Biological Conservation*: 465–473.
- * Sarakinos, H., A. O. Nicholls, A. Tubert, A. Aggarwal, C. R. Margules & S. Sarkar. 2001. Area Prioritization for Biodiversity Conservation in Québec on the Basis of Species Distributions: A Preliminary Analysis. *Biodiversity and Conservation* 10: 1419 -1472.
- * Sarkar, S. 2002. Defining "biodiversity"; assessing biodiversity. *Monist* 85:131 – 155.
- * Sarkar, S. 2004b. "Conservation Biology", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2004 Edition)*, Edward N. Zalta (ed.), URL = <http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/conservation-biology/>.
- * Sarkar, S. & C. Margules. 2002. Operationalizing biodiversity for conservation planning. *J. Biosc.* Vol. 27. No. 4. Suppl. 2: 299 – 308.
- * Sarkar, S., A. Aggarwal, J. Garson, C. R. Margules & J. Zeidler. 2002. Place prioritization for biodiversity content. *J. Biosci.* (suppl. 2). 27: 339-346.
- * Scott, J. M. & B. Csutti. 1997. Noah worked two jobs. *Conservation Biology* 11(5):1255-1257.
- * Sebens K. P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. En: *Habitat Structure: the Physical Arrangement of Objects in*
-

Space (eds S. S. Bell, E. D. McCoy & H. R. Mushinsky). Chapman & Hall, New York. Pp. 211–234.

*SEMARNAT/ IGeogr. UNAM. Inventario Forestal Nacional 2000. México, 2001.

* SEMARNAP/INE. 2000. Balance del Programa Nacional de Áreas Naturales Protegidas 1995-2000. Dirección General de Comunicación Social, SEMARNAP, México, DF, México

* Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 668.

* Soberón, J. 1999. Linking biodiversity information sources. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 291.

* Soulé, M. E. and D Simberloff. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation* 35: 19-40.

* Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140:893-911.

* Stockwell, D.R.B. 1999. Genetic algorithms II. En: Fielding,A.H. (Ed.), *Machine Learning Methods for Ecological Applications*. Kluwer Academic Publishers, Boston, pp. 123–144

* Stockwell, D.R.B., Noble, I.R. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33:385–390.

* Stockwell, D. & D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geographical Information Science* 13: 2, 143-158.

-
- * Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.
- * Tews J., K. Moloney & F. Jeltsh. 2004. Modeling seed dispersal in a variable environment: a case study of the fleshy-fruited savanna shrub *Grewia flava*. *Ecological Modelling* 175: 65–76.
- * Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman & M. A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65-66.
- * Turner, J. R. G. & B. A. Hawkins. 2004. The global diversity gradient. En: *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. (M. V. Lomolino & L. R. Hearny, eds.). Sinauer, Sunderland, MA.
- * Villa R., B y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamérica. 140 p.
- *Watson, D. M. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *J. Biogeography* 29:823-834.
- *Watson, D. M. 2003. Long-term consequences of habitat fragmentation-highland birds in Oaxaca, Mexico. *Biol. Conserv.* 111:283-303.
- *Watson, D. M. & A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22:582-589.
- * Webb, R. G. & R. H. Baker. 1969. Vertebrados terrestres del suroeste de Oaxaca. *Anales Instituto Biología*, Universidad Nacional Autónoma México, Ser. Zool. 40(1):139-152,
-

* Whittaker, R. J., M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson & K. J. Willis. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11:3-23.

* Williams, P., D. Gibbons, Ch. Margules, A. Rebelo, Ch. Humphries & R. Pressey. 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. 1996. *Conservation Biology* 10, 1: 155-174.

* Wilson, D. E., and D. M. Reeder [eds]. 1993. *Mammal Species of the World* (Second Edition). Washington: Smithsonian Institution Press.

<http://nmnhwww.si.edu/msw/>

* Wilson E. O. 1992. *The Diversity of Life*. W.W. Norton & Company, Inc. New York. 424 p.

* World Commission on Environment and Development. 1997. *Our Common Future*. Oxford University Press.

* Zheng, D., y J. Chen. 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modeling* 132:175-190

APÉNDICE

PREDICTING DISTRIBUTIONS OF MEXICAN MAMMALS USING ECOLOGICAL NICHE MODELING

PATRICIA ILLOLDI-RANGEL, VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO,* AND A. TOWNSEND PETERSON

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Aptdo. Postal 70-153 México, D.F. 04510, México (PI-R, VS-C, ATP)

Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045, USA (ATP)

Given the uneven and biased nature of present understanding of geographic distributions of mammal species, tools for extrapolating from what is known to a more general prediction would be most useful. We used the genetic algorithm for rule-set prediction (GARP) to generate ecological niche models that were then projected onto geography to predict potential geographic distributions for 17 mammal species of Insectivora, Chiroptera, Rodentia, and Artiodactyla in Oaxaca, Mexico. GARP depends on point occurrence localities from museum records of species, along with electronic maps describing features of climate, topography, and vegetation type. Point localities were divided in 2 sets: one of localities from museum records dated before 1960, which was used to generate the predicted distributions, and the other of localities of museum records resulting from recent inventories (post-1960), which was used to test model accuracy. Predicted distributions for 11 of 17 species were statistically significantly more coincident with independent test points than random expectations; tests for the remaining 6 species would have required larger numbers of test localities to establish significance. GARP is a robust tool for modeling species' geographic distributions, with excellent potential for applicability to strategies for conservation of mammals in Oaxaca and elsewhere.

Key words: biogeography, ecological niche, GARP, genetic algorithm, Geographic Information Systems, potential geographic distribution

Modeling geographic distributions of species has received increasing attention for its wide applicability in diverse disciplines, such as biogeography, ecology, and conservation, among others (Carpenter et al. 1993; Godown and Peterson 2000; Karl et al. 2002; Peterson et al. 1999, 2000; Sánchez-Cordero et al. 2001; Schaeffer and Krohn 2002; Walker 1990). Traditional methods of depicting species' distributions connected marginal collecting localities (e.g., Hall 1981), assuming that species are uniformly distributed within this area. A strength of this method is that it defines limits of species' distributions clearly, although it may overestimate interior areas occupied by a species or underestimate inhabited areas outside known points.

Recent efforts have emphasized the approach of modeling species' ecological niches (Grinnell 1917; MacArthur 1972), which are then projected onto geographic maps to produce potential distributions. Qualitative approaches involve relating habitat types to known extents of species' occurrence to predict presence in areas in which the species has not yet been recorded

(Scott et al. 2002). More robust statistical approaches relate biotic and abiotic factors (Austin et al. 1990; Fielding and Haworth 1995; Nix 1986) in a multivariate statistical environment to reconstruct species' distributions. Potential shortcomings to these efforts include lack of sufficiently large data sets on occurrence localities, biases and gaps in existing locality data, and tenuous assumptions that species' distributions will track land cover types (Stockwell and Peters 1999).

The genetic algorithm for rule-set prediction (GARP—Stockwell and Peters 1999) is one of several approaches available for generating ecological niche models and has been applied to diverse taxonomic groups (Peterson et al. 1999). GARP relates diverse ecological–environmental characteristics of known occurrence points to those of points sampled randomly from the rest of the study region, seeking to develop a series of decision rules that best summarizes factors associated with the species' presence (see “Materials and Methods”—Anderson et al. 2003; Peterson and Cohoon 1999; Peterson et al. 2002a, 2002b). Nonetheless, these ecological niche models do not consider the role of biotic interactions or history in shaping species' present-day ranges (Anderson et al. 2003; Feria and Peterson 2002; Peterson et al. 1999).

In this contribution, we tested the accuracy of predictions of ecological niche models drawn from GARP for mammalian

* Correspondent: victor@ibiologia.unam.mx

species in the state of Oaxaca, Mexico. To provide an independent test of model validity, we used records of mammal occurrences in Oaxaca from prior to the publication of the detailed monographic summary of Goodwin (1969) to construct models and tested model validity using records accumulated subsequent to that date. Oaxaca holds an exceptionally rich mammalian fauna, so use of predictive models to complete its geographic understanding is essential for identifying priority regions for development of effective conservation strategies.

MATERIALS AND METHODS

Occurrence data.—We compiled a database of 7,500 point localities based on historical museum specimens and recent collections and inventories of mammal species occurring in the state of Oaxaca, Mexico (Appendix I). Each locality was georeferenced to the nearest 0.01° of latitude and longitude using 1:250,000 topographic maps (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 1998; <http://www.conabio.gob.mx>).

Developing potential distributions.—Ecological niche models were developed using the genetic algorithm for rule-set prediction (GARP—Stockwell and Peters 1999). Primary occurrence points refer to georeferenced (latitude and longitude) point localities where a species has been collected, information that can be obtained from voucher natural history museum specimens (Soberón 1999).

In GARP, occurrence points are divided evenly into training and intrinsic test data sets, and GARP works in an iterative process of rule selection, evaluation, testing, and incorporation or rejection. Choosing a method from a set of possibilities (e.g., logistic regression, bioclimatic rules), that method is applied to the training data, and a rule is developed. Predictive accuracy is then evaluated on the basis of 1,250 points resampled from the intrinsic test data and 1,250 points sampled randomly from the study region as a whole. Rules may then be evolved according to a variety of random perturbations to rule structure, or additional rules may be produced. The change in predictive accuracy from one iteration to the next is used to evaluate whether a particular rule should be incorporated into the model, and the algorithm runs either 1,000 iterations or until convergence. More detailed descriptions of the method are provided elsewhere (Stockwell and Peters 1999).

Ecological niche models were developed on a desktop-computer implementation of GARP (<http://www.lifemapper.org/desktopgarp>; 20 March 2003). This implementation offers flexibility in choice of Geographic Information System data coverages by which the ecological landscape is described. We used 10 data coverages (0.04 × 0.04° pixel resolution) that summarized potential vegetation type (Rzedowski 1986; elevation, slope, and aspect [from the U.S. Geological Survey's Hydro-1K data set; <http://www.usgs.gov>, 24 February 2004]) and aspects of climate including mean annual precipitation, mean daily precipitation, maximum daily precipitation, minimum and maximum daily temperature, and mean annual temperature (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 1998; <http://www.conabio.gob.mx>).

We selected 17 species from among the 191 mammal species recorded from Oaxaca for testing based on numbers of occurrence points available from before 1960 (minimum 10 unique point localities, range 10–22 localities) and from after 1960 (minimum 5 unique point localities, range 5–60 localities). Historical mammal inventories were conducted largely before 1960 (see summary in Goodwin 1969), providing a typical level of sampling as might be found in many regions of South America. Post-1960 data came mostly

from the 1990s (e.g., Briones et al., in press; Briones-Salas 2000; Briones-Salas et al. 2001; Sánchez-Cordero 2001), a period in which the state saw intensive modern surveys. Given this natural break in survey effort, data were divided into 2 independent sets: pre-1960 localities for building models and post-1960 localities for testing model accuracy. Occurrence points varied from species widely distributed (e.g., *Odocoileus virginianus*) to species geographically restricted (e.g., *Cryptoitis magna*) within Oaxaca.

With the pre-1960 data for each species, we developed 100 replicate ecological niche models using GARP: half of the pre-1960 points were used for model building, and the other half were used for selecting a best subset of 20 models containing low levels of omission (i.e., when predicting habitable areas as uninhabitable) and moderate indices of commission (i.e., when predicting uninhabitable areas as habitable—Anderson et al. 2003). Best-subset models were summed to produce a final composite model for each species.

A chi-square test was used to compare observed success in predicting post-1960 test localities with that expected under random models (Anderson et al. 2003; Peterson et al. 1999). Numbers of point localities post-1960 correctly and incorrectly predicted by GARP models were used as observed values; expected values were drawn from the product of the test sample size and the proportional area within Oaxaca predicted present in the model.

RESULTS

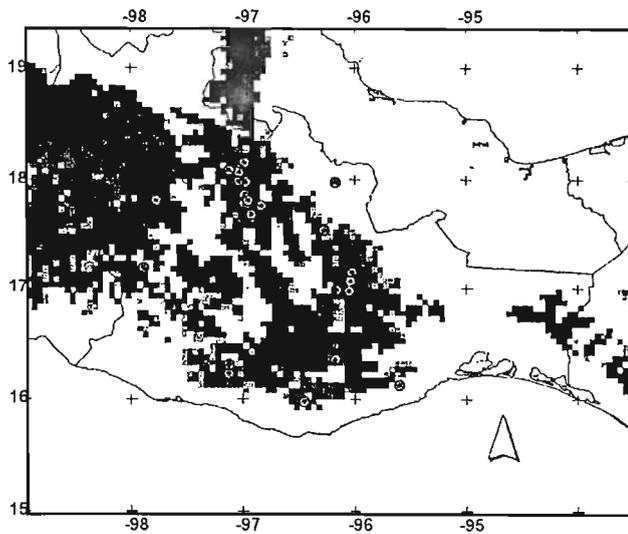
Models of ecological niche and the potential geographic distributional areas associated with them were obtained for the 17 species that met sample size criteria (Appendix II). Post-1960 localities were overlain on the species predictions to visualize correspondence with the prediction (Fig. 1). Predicted geographic distributions for 11 of the 17 species coincided with test points significantly better than random expectations ($P < 0.05$; Appendix II). For example, 27 of 33 post-1960 localities for *Liomys irroratus* were correctly predicted, even though only 30% of Oaxaca's area was predicted present; only 10 point localities would have been predicted by a random model ($\chi^2 = 41.8$, $df = 1$, $P < 10^{-9}$; Fig. 1).

The remaining 6 species fell into 2 contrasting scenarios. Three species (*C. magna*, *Peromyscus mexicanus*, *Sciurus aureogaster*) were predicted to occur in >70% of Oaxaca; all had test sample sizes of >18 localities. The other 2 species (*P. melanophrys* and *Reithrodontomys megalotis*) had predicted areas of <40% of Oaxaca but also had small sample sizes (<13 localities). The only exception to this pattern was *Desmodus rotundus*, for which relatively small area predicted (27% of Oaxaca) combined with reasonable post-1960 sample size ($N = 41$). Hence, in 5 of 6 cases, the combination of area predicted and sample size made for low statistical power: a larger data set with better geographic spread of post-1960 localities would be necessary for an adequate test of model predictions (Appendix II—Peterson et al. 2002a).

DISCUSSION

Species' geographic distributions were predicted on the basis of independent temporal subsamples with statistical significance for 11 of 17 species tested: *Liomys irroratus*, *Microtus mexicanus*, *P. levipes*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis*, *Balantiopteryx plicata*,

A. *Liomys irroratus*



B. *Peromyscus melanophrys*

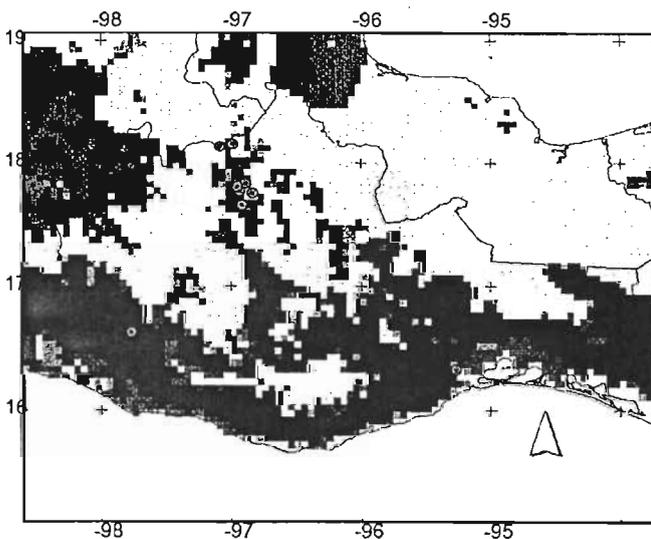


FIG. 1.—Ecological niches modeled using the genetic algorithm for rule-set prediction (GARP) and projected as potential distributions for A) *Liomys irroratus* and B) *Peromyscus melanophrys* in southeastern Mexico in the state of Oaxaca. A set of pre-1960 localities were used to generate the model (areas with darker shading indicate greater agreement among best-subsets models); point localities (dots) are post-1960 localities used to test model accuracy. *L. irroratus* potential distribution produced the best fit, where most post-1960 point localities coincided with the best-subsets models. *P. melanophrys* potential distribution produced the least fit since most post-1960 point localities lay in the same area, thus requiring a larger number of such test data for a robust test of the distributional prediction. See Appendix II.

Baiomys musculus, *Oryzomys couesi*, *Odocoileus virginianus*, and *Liomys pictus*. Hence, GARP appears to predict potential distributions robustly based on independent test data for these species in Oaxaca. The remaining 6 species that were not predicted significantly better than random models (*C. magna*, *S. aureogaster*, *P. mexicanus*, *P. melanophrys*, *D. rotundus*, and *R. megalotis*) were predicted to occur broadly across Oaxaca, thus requiring larger numbers of post-1960 test data for a robust test of the distributional predictions (Anderson et al. 2002a; Peterson et al. 2002a; Fig. 1; Appendix II).

For example, all but 2 post-1960 point localities for *P. melanophrys* lie essentially in the same area, limiting the robustness of any statistical tests (Fig. 1). Furthermore, comparing models and tests for *G. soricina* (highly significant) and *D. rotundus* (not significant) both showed similar test sample sizes and proportional area that were predicted to be present in Oaxaca (Appendix II). The contrasting results for the 2 species are thus results of 1 of several factors: particulars of the geographic spread of the test data points (broader in *G. soricina* than in *D. rotundus*); effects of biotic interactions, history, or other nonecological factors in shaping *D. rotundus* distribution; or GARP failure to model accurately the species' ecological niche.

The remaining 5 species for which statistical significance was not achieved are probably plagued by insufficient statistical power for a robust test. In general, evidence of model failure was observed in a maximum of 1 of 12 species. It should be borne in mind that ecological niche models do not take into account either biotic interactions or effects of history, so not all the predicted distributional area is necessarily occupied by a species (Anderson 2002a, 2002b; Peterson et al. 1999).

Although the species tested represent only a small fraction of the mammal fauna of Oaxaca (17 of 191 species), most species were excluded from analysis owing to small sample sizes. Nonetheless, ecological niche models can still be developed for many more species if our temporal subsetting criteria are relaxed; such models would predict potential areas for species for further testing. For example, results of recent inventories (Briones et al., in press; Briones-Salas 2000; Briones-Salas et al. 2001; Sánchez-Cordero 2001) include new localities for *L. irroratus*, *L. pictus*, *P. levipes*, and *P. melanophrys*; these new sites were used herein to test models, and all such new tests localities fell within predicted distributions (Fig. 1). This exercise could be expanded for many more species, with ongoing inventory results used to validate and improve predicted distributions (Sánchez-Cordero 1993; Sánchez-Cordero et al. 2001).

Attempts to test the robustness of such GARP-based ecological niche models and resulting distributional hypotheses generated in GARP have proven successful for diverse taxa in several geographic regions (Anderson et al. 2002a, 2002b; Feria and Peterson 2002; Peterson 2001; Peterson and Kluza 2003; Peterson et al. 2002a, 2002c). Hence, GARP appears to be a robust tool for predicting species' distributions, with many potential uses in studies of mammals and other taxonomic groups. Ecological niche modeling has become an indispensable tool in disciplines as diverse as biogeography (Anderson et al.

2002a; Peterson et al. 1999), ecology (Anderson et al. 2002b; Peterson et al. 2002a, 2002b, 2002c), emerging diseases (Peterson et al. 2002d), agricultural pests (Sánchez-Cordero and Martínez-Meyer 2000), and conservation (Feria and Peterson 2002; Godown and Peterson 2000; Peterson et al. 2000; Sánchez-Cordero et al. 2001). As regards this study, modeling species' distributions can be especially relevant to conservation since Oaxaca has the second-largest mammalian fauna in the country and rampant deforestation threatens species' survival. A robust understanding of species' distributions can help identify priority regions having high species richness and endemism (Peterson et al. 2000), as is the case in many areas in Oaxaca.

RESUMEN

Dada la naturaleza sesgada de las distribuciones geográficas conocidas de especies de mamíferos, es necesario contar con herramientas para extrapolar el conocimiento actual a predicciones más robustas y completas. Se usó un algoritmo genético de cómputo (GARP) para modelar el nicho ecológico proyectado como distribuciones potenciales de especies de Insectivora, Chiroptera, Rodentia y Artiodactyla en el Estado de Oaxaca, México. Se conjuntó una base de datos de las localidades de colecta de ejemplares de colecciones científicas y mapas digitales de coberturas ambientales. Las localidades de colecta se dividieron en dos grupos: el primero, incluyó localidades de colecta fechadas antes de 1960, con las que se generaron los modelos de distribución potencial y, el segundo, incluyó localidades de colecta de inventarios recientes fechadas después de 1960; éstas fueron usadas para probar la precisión de las predicciones de los modelos. Los modelos de distribución potencial de once de 17 especies fueron significativamente mejores que modelos al azar; las restantes seis especies mostraron una combinación de amplia área de distribución predicha en Oaxaca y un número reducido de localidades fechadas después de 1960, por lo que nuestro poder estadístico no fue adecuado para probar los modelos rigurosamente. GARP parece ser una herramienta útil para modelar la distribución de los mamíferos y con gran potencial de ser usado con fines de conservación de la diversa mastofauna estatal.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank R. Scachetti-Pereira and D. R. B. Stockwell for their invaluable work with GARP. E. Martínez-Meyer, and 2 anonymous reviewers provided insightful comments. We are especially grateful to the curators of the mammal collections for access to their data. This work was partially supported by the Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (project 35472-V to V. Sánchez-Cordero) and the Canon National Parks Science Scholars Program for the Americas foundation (to P. Illoldi-Rangel). P. Illoldi-Rangel was supported by grants from the graduate program at the Universidad Nacional Autónoma de México and from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

LITERATURE CITED

- ANDERSON, R. P., M. GÓMEZ-LAVERDE, AND A. T. PETERSON. 2002a. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11:131–141.
- ANDERSON, R. P., D. LEW, AND A. T. PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211–232.
- ANDERSON, R. P., A. T. PETERSON, AND M. GÓMEZ-LAVERDE. 2002b. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3–16.
- AUSTIN, M. P., A. O. NICHOLS, AND C. R. MARGULES. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs* 60:161–177.
- BRIONES-SALAS, M. A. 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de La Cañada, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 81:83–103.
- BRIONES-SALAS, M. A., V. SÁNCHEZ-CORDERO, AND G. QUINTERO. 2001. Lista de mamíferos terrestres del norte del estado de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica* 72:125–161.
- BRIONES, M., V. SÁNCHEZ-CORDERO, AND A. SANTOS-MORENO. In press. Diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxaca, México. in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero and R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, Mexico.
- CARPENTER, G. A. N., GILLISON, AND J. WINTER. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2:667–680.
- COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD. 1998. "Topografía de México." Escala 1:250 000. Extraído del Modelo Digital del Terreno. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEG), México (<http://www.conabio.gob.mx>).
- FERIA, T. P., AND A. T. PETERSON. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions* 8:49–56.
- FIELDING, A. H., AND P. F. HAWORTH. 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology* 9:1466–1481.
- GODOWN, M. E., AND A. T. PETERSON. 2000. Preliminary distributional analysis of US endangered bird species. *Biodiversity and Conservation* 9:1313–1322.
- GOODWIN, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:1–270.
- GRINNELL, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115–128.
- HALL, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Volumes 1 and 2. Ronald Press, New York.
- KARL, J. W., L. K. SVANCARA, P. J. HEGLUND, N. M. WRIGHT, AND J. M. SCOTT. 2002. Species commonness and the accuracy of habitat-relationship models. Pp. 573–580 in *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale* (J. M. Scott, P. J. Heglund, and M. I. Morrison, eds.). Island Press, Washington, D.C.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row, Princeton, New Jersey.
- NIX, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 4–15 in *Atlas of Australian elapid snakes* (H. A. Nix, ed.). Bureau of Flora and Fauna, Canberra, Australia.
- PETERSON, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599–605.
- PETERSON, A. T., L. G. BALL, AND K. P. COHOON. 2002a. Predicting distributions of tropical birds. *Ibis* 144:E27–E32.
- PETERSON, A. T., AND K. P. COHOON. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling* 117:159–164.

- PETERSON, A. T., S. L. EGBERT, V. SÁNCHEZ-CORDERO, AND K. P. PRICE. 2000. Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, México. *Biological Conservation* 93:85–94.
- PETERSON, A. T., AND D. A. KLUZA. 2003. New distributional modelling approaches to gap analysis. *Animal Conservation* 6:47–54.
- PETERSON, A. T., M. A. ORTEGA-HUERTA, J. BARTLEY, V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. SOBERÓN, R. H. BUDDEMEIER, AND D. R. B. STOCKWELL. 2002c. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626–629.
- PETERSON, A. T., V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. RAMSEY, AND B. BEARD. 2002d. Identifying mammal reservoirs for Chagas' disease in Mexico via ecological niche modeling of primary point occurrence data of parasites and hosts. *Emerging Infectious Diseases* 8:662–667.
- PETERSON, A. T., J. SOBERÓN, AND V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–1267.
- PETERSON, A. T., D. R. B. STOCKWELL, AND D. A. KLUZA. 2002b. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. Pp. 617–623 in *Predicting species occurrences: issues of scales and accuracy* (J. M. Scott, P. J. Heglund, and M. I. Morrison, eds.). Island Press, Washington, D.C.
- RZEDOWSKI, J. 1986. *La vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F. Mexico.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. 1993. Biological surveys and conservation in Mexico. *Association of Systematic Collections Newsletter* 21:54–58.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. 2001. Elevational gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, México. *Global Ecology and Biogeography* 10:63–76.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., AND E. MARTÍNEZ-MEYER. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7074–7077.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., A. T. PETERSON, AND P. ESCALANTE-PLIEGO. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. Pp. 359–379 in *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad* (H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Álvarez, and M. Ulloa, eds.). Ediciones Científicas Universitarias FCE, Distrito Federal, Mexico.
- SCHAEFFER, S. M., AND W. B. KROHN. 2002. Predicting vertebrate occurrences from species habitat associations: improving the interpretation of commission error rates. Pp. 419–427 in *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale* (J. M. Scott, P. J. Heglund, and M. I. Morrison, eds.). Island Press, Washington, D.C.
- SCOTT, J. M., P. J. HEGLUND, AND M. I. MORRISON (EDS.). 2002. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, D.C.
- SOBERÓN, J. 1999. Linking biodiversity information sources. *Trends in Ecology and Evolution* 14:291.
- STOCKWELL, D. R. B., AND D. PETERS. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:143–158.
- WALKER, P. A. 1990. Modelling wildlife distributions using a geographic information system: kangaroos in relation to climate. *Journal of Biogeography* 17:279–289.

Submitted 16 April 2003. Accepted 25 August 2003.

Associate Editor was Eric A. Rickart.

APPENDIX I

Specimen data were obtained from the following museum collections: Colección Nacional de Mamíferos, Universidad Nacional Autónoma de México (CNMA-IBUNAM); University of Kansas Natural History Museum (KUNHM); Centro Interdisciplinario de Investigación y Desarrollo Regional de Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca); American Museum of Natural History, New York (AMNH); National Museum of Natural History, Washington, D.C. (NMNH); Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois (FMNH); Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan (UMMZ); Michigan State University Museum, East Lansing, Michigan (MSU); Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, California (MVZ); Texas Tech University Museum, Lubbock, Texas (TTU); Texas Cooperative Wildlife Collections, Texas A&M University, College Station, Texas (TCWC).

APPENDIX II

Accuracy of the distributional predictions generated using the genetic algorithm for rule-set prediction (GARP) for 17 species of mammals from Oaxaca, Mexico. Observed refers to number of localities that did (= Yes) or did not (= No) match predicted locations for the species. Expected indicates number of locations expected to match (= Yes) or not match (= No), based on proportional area and sample size, if species were distributed randomly throughout the state. Chi-square test indicates the probability that observed differs from expected matching of localities.

Species	Proportion of area	Observed		Expected		χ^2	P
		Yes	No	Yes	No		
<i>Liomys irroratus</i>	0.301	27	3	9.9	20.0	41.8	1×10^{-10}
<i>Glossophaga soricina</i>	0.270	25	14	10.6	28.4	27.1	1×10^{-07}
<i>Microtus mexicanus</i>	0.083	7	11	1.5	16.5	21.9	2×10^{-06}
<i>Carollia perspicillata</i>	0.036	4	15	0.7	18.3	16.1	5×10^{-05}
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.041	6	31	1.5	35.5	13.5	2×10^{-04}
<i>Peromyscus levipes</i>	0.048	4	14	0.9	17.1	11.9	5×10^{-04}
<i>Balantiopteryx plicata</i>	0.461	22	9	14.3	16.7	7.6	5×10^{-03}
<i>Baiomys musculus</i>	0.221	10	14	5.3	18.7	5.3	0.021
<i>Oryzomys couesi</i>	0.314	15	15	9.4	20.6	4.8	0.028
<i>Odocoileus virginianus</i>	0.172	4	5	1.6	7.4	4.6	0.031
<i>L. pictus</i>	0.100	6	24	3	27	3.3	0.067
<i>Desmodus rotundus</i>	0.274	8	33	11.2	29.8	0.9	>0.10
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	0.378	3	2	1.9	3.1	0.6	>0.10
<i>Cryptotis magna</i>	0.835	16	2	15	2.9	0.1	>0.10
<i>P. mexicanus</i>	0.718	41	19	43.1	16.9	0.1	>0.10
<i>Sciurus aureogaster</i>	0.788	22	3	19.7	5.3	0.3	>0.10
<i>P. melanophrys</i>	0.353	5	7	4.2	7.8	0.1	>0.10