



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS  
EPICONTINENTALES DE MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**GLORIA PONCE GARCÍA**

**TUTOR PRINCIPAL DE LA TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CÓMITE TUTOR: DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**

CIAD-GUAYMAS, CONACYT

**DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**CD. MX. SEPTIEMBRE, 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS  
EPICONTINENTALES DE MÉXICO**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**GLORIA PONCE GARCÍA**

**TUTOR PRINCIPAL DE LA TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CÓMITE TUTOR: DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**  
CIAD-GUAYMAS, CONACYT  
**DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**MÉXICO, CD. MX. SEPTIEMBRE, 2018**

OFICIO CPCB/611/2018

**Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.**


**Lic. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de junio de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **PONCE GARCÍA GLORIA** con número de cuenta 409017104 con la tesis titulada "**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS EPICONTINENTALES DE MÉXICO**", realizada bajo la dirección del **DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**:

Presidente: DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE  
Vocal: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ  
Secretario: DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO  
Suplente: DRA. VERÓNICA FARIAS GONZÁLEZ  
Suplente: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 17 de agosto de 2018.

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

- Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por las facilidades brindadas para realizar mis estudios de Maestría en Ciencias Biológicas y por los apoyos económicos otorgados para la asistencia a Estancias y Congresos nacionales e internacionales.

- Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

- Agradezco al Dr. Enrique Martínez Meyer y a los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Juan Pablo Gallo Reynoso y al Dr. Luis Medrano González por las contribuciones y observaciones para este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

- A mi padre Rodolfo Ponce y a mi madre Guadalupe García por darme la vida, educarme y mostrarme el mundo. A mis hermanos Rodolfo Ponce y Rocio Ponce que crecieron conmigo y me apoyaron al ser la “chiquita de la casa”. A mis sobrinos Fernando y Daniel Castro por que han sido motivo para impulsarme a crecer. A mis niñas Tina, Lola, Toty y Monno por su compañía incondicional.
- A mi esposo Jaime Santiago por compartir mis proyectos y ser mi compañero, amigo y apoyo.
- Al Dr. Eloy Solano Camacho por acogerme en su laboratorio y hacerme sentir en casa.
- Al Dr. Martín García Varela por tomarse el tiempo de platicar conmigo e impulsarme para terminar este trabajo.
- Al Dr. Juan Pablo Gallo y mis compañeros de campo Samuel Macías y Lucila Armenta por aquellos momentos tan agradables en nuestras salidas a campo.
- A mis alumnos Jose Eduardo Pérez López y Arturo Misael Reyes Colín por el apoyo brindado para la elaboración del primer capítulo de esta tesis.
- A Floresta Artesanías por ser el impulso y la alegría para trabajar y crecer.
- A mis compañeros del laboratorio de Análisis Espaciales del Departamento de Zoología del Instituto de Biología de la UNAM, del Centro de Estudios en Alimentación y Desarrollo - Unidad Guaymas, del Laboratorio de Sistemática Vegetal y Suelo de la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM.
- A los miembros de mi Jurado: Dr. Isaías H. Salgado Ugarte, Dr. Jorge I. Servín Martínez, Dr. Juan P. Gallo Reynoso, Dra. Verónica Farías González y Dr. Luis Medrano González.
- A quienes se me olvida mencionar pero me brindaron su apoyo para este proyecto.

## **DEDICATORIA**

*“Entre las dificultades se encuentra la oportunidad”*



## ÍNDICE

---

LISTA DE FIGURAS	2
LISTA DE CUADROS	3
RESUMEN EN ESPAÑOL	4
RESUMEN EN INGLÉS (ABSTRACT)	5
INTRODUCCIÓN	6
CAPÍTULO I: Los mamíferos acuáticos epicontinentales de México. Características morfológicas y ecológicas para su clasificación.	7
CAPÍTULO II: Distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	40
CONCLUSIONES GENERALES	86
LITERATURA CITADA	87
ANEXO 1. Mapa de los principales ríos de México.	97
ANEXO 2. Reducción de especies redundantes a nivel de género.	98
ANEXO 3. Reducción de especies redundantes a nivel de especie.	104

---

## LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1	Página
<b>Figura 1.</b> Componentes principales de 37 mamíferos de México en función de sus hábitos acuáticos y terrestres. El primer componente capturó el 26.7% de la variación total y el segundo el 21.9% para un acumulado de 48.6%.	22
<b>Figura 2.</b> Componentes principales de los caracteres de hábitos de las especies. El primer componente capturó el 26.7% de la variación total y el segundo el 21.9% para un acumulado de 48.6%.	25
<b>Figura 3.</b> Dendograma del análisis de cúmulos de las especies de mamíferos no voladores de México.	29
<b>Figura 4.</b> Dendograma del análisis de cúmulos de los caracteres.	30
CAPITULO 2	Página
<b>Figura 1.</b> Diseño del área circundante de los cuerpos de agua y certificación de los puntos de presencia de las especies sobre éstos.	56
<b>Figura 2.</b> Modelo de distribución potencial del Tlacuache acuático ( <i>C. minimus</i> ).	63
<b>Figura 3.</b> Modelo de distribución potencial de la nutria neártica ( <i>L. canadensis</i> ).	64
<b>Figura 4.</b> Modelo de distribución potencial de la nutria neotropical ( <i>L. longicaudis</i> ).	65
<b>Figura 5.</b> Modelo de distribución potencial del manatí ( <i>T. manatus</i> ).	66
<b>Figura 6.</b> Modelo de distribución potencial del Castor ( <i>C. canadensis</i> ).	67
<b>Figura 7.</b> Modelo de distribución potencial de la Rata almizclera ( <i>O. zibethicus</i> ).	68
<b>Figura 8.</b> Modelo de distribución potencial del Ratón acuático mexicano ( <i>R. mexicanus</i> ).	69
<b>Figura 9.</b> Modelo de distribución potencial del Ratón acuático ( <i>R. thomasi</i> ).	70
<b>Figura 10.</b> Mapa de riqueza potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	71
<b>Figura 11.</b> Frecuencia de aparición de todas las variables climáticas e hidrológicas en la construcción de los modelos de nicho ecológico para los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	74

## LISTA DE CUADROS

CAPITULO 1	Página
<b>Cuadro 1.</b> Caracteres y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos.	18
<b>Cuadro 2.</b> Especies representantes y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos.	20
<b>Cuadro 3.</b> Relación de similitud de los mamíferos de México con respecto a la asociación con los cuerpos acuáticos del análisis de componentes principales. Aporte de las especies a la construcción de los dos primeros factores del análisis de componentes principales.	23
<b>Cuadro 4.</b> Caracteres representantes y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos. Contribución de los factores a la construcción de los primeros dos componentes del análisis de componentes principales.	26
<b>Cuadro 5.</b> Eigenvalores, porcentaje total de la varianza, eigenvalores acumulados y porcentaje de acumulación de cada uno de los componentes del análisis de componentes principales de los caracteres.	27
<b>Cuadro 6.</b> Hábito de ocupación del agua de mamíferos dulceacuícolas y marinos. Ejemplos para mamíferos mexicanos.	35
<b>Cuadro 7.</b> Clasificación taxonómica de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales de México (Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012).	36
<b>Cuadro 8.</b> Categorías de riesgo de los mamíferos acuáticos epicontinentales de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010 y con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).	38
CAPITULO 2	Página
<b>Cuadro 1.</b> Área de actividad de las especies. Opinión expertos: Gallo-Reynoso, 2016; Martínez-Meyer, 2016; Medrano-González, 2016 coms. pers.	55
<b>Cuadro 2.</b> Capas climáticas de la base de datos <i>WordClim</i> utilizadas para elaborar los modelos de distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	57
<b>Cuadro 3.</b> Capas hidrológicas de la base de datos <i>Hydrosheds</i> utilizadas para elaborar los modelos de distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	58
<b>Cuadro 4.</b> Datos generales de presencias encontradas en bases electrónicas para mamíferos acuáticos epicontinentales en EUA, México y Centro América.	60
<b>Cuadro 5.</b> Datos de presencia utilizados para generar los modelos de nicho ecológico de los mamíferos acuáticos epicontinentales.	61
<b>Cuadro 6.</b> Variables climáticas e hidrológicas que se consideraron para la elaboración de los modelos de nicho ecológico.	62
<b>Cuadro 7.</b> Datos de validación de los modelos de nicho ecológico para los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	73
<b>Cuadro 8.</b> Porcentajes de aportación de las tres variables más informativas para cada una de las especies de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.	82

## RESUMEN EN ESPAÑOL

Los mamíferos al evolucionar se han adaptado para habitar en diversos ambientes, sin embargo, pese al notable avance en el estudio de la mastozoología en México los mamíferos que habitan en aguas epicontinentales han sido poco estudiados. El objetivo general de este trabajo es estudiar a las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales y las áreas de distribución potencial que podrían estar ocupando en México. Para agrupar a los mamíferos acuáticos epicontinentales de acuerdo con su ecología y morfología se diseñó una matriz de caracteres de 407 mamíferos con presencia en México, excluyendo a los quirópteros por sus hábitos de vuelo. La matriz de caracteres se examinó con un análisis de componentes principales y un análisis de cúmulos para agrupar a las especies que, por sus características, pueden clasificarse como acuáticos epicontinentales. Como herramienta para conocer la distribución potencial de los ocho mamíferos acuáticos epicontinentales se utilizó el modelado de nicho ecológico empleando las capas ambientales WorldClim y las capas hidrológicas Hydro1K. Los resultados mostraron la agrupación de los mamíferos acuáticos epicontinentales como un conjunto de mamíferos que presentan adaptaciones morfológicas y ecológicas para la vida acuática y que requieren de un cuerpo de agua epicontinental permanente para llevar a cabo su ciclo de vida. Además se proyectaron las áreas potenciales de distribución apreciando que las variables más importantes para la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales están estrechamente ligadas a la disposición de agua. Es primordial conocer y analizar aspectos poco atendidos dentro del estudio de los mamíferos ya que esto amplía el conocimiento de las especies y criterios específicos a tomar en cuenta para su conservación en México. En este trabajo se logró identificar a los mamíferos como un grupo funcional que por sus rasgos ecológicos y morfológicos fueron agrupados y determinar cuáles son las áreas potenciales donde se distribuyen.

## RESUMEN EN INGLÉS (ABSTRACT)

Through evolution, mammals have adapted to inhabit diverse environments, however, despite the notable advance on the study of mammalogy in Mexico, mammals that inhabit epicontinental waters have been little studied. The general goal of this work is to study the eight species of epicontinental aquatic mammals and the potential distribution areas that could be occupying in Mexico. To group the epicontinental aquatic mammals according to their ecology and morphology, a character matrix of 407 mammals with a presence in Mexico was designed, excluding the chiroptera for their flight habits. The character matrix was examined with a principal components analysis and a clusters analysis to group the species that, by their characteristics, can be classified as epicontinental aquatic. As a tool to know the potential distribution of the eight epicontinental aquatic mammals, ecological niche modeling was used using the WorldClim environmental layers and the Hydro1K hydrological layers. The results showed the grouping of epicontinental aquatic mammals as a set of mammals that present morphological and ecological adaptations for aquatic life and that require a permanent epicontinental water body to carry out its life cycle. In addition, potential distribution areas were projected, recognizing that the most important variables for the distribution of epicontinental aquatic mammals are closely linked to the water supply. It is essential to know and analyze aspects that are not taken into account in the study of mammals, since this broadens the knowledge of the species and specific criteria to be taken into account for their conservation in Mexico. In this work, mammals were identified as a functional group that, due to their ecological and morphological traits, were grouped and to determine the potential areas where they are distributed.

## INTRODUCCIÓN

Todos los organismos están relacionados con factores bióticos y abióticos en un tiempo y un espacio determinados. Además, los organismos poseen características que son comunes y otras que son particulares de cada grupo. El estudio de la biodiversidad conlleva a la necesidad de documentar patrones espaciales de los seres vivos sobre diferentes zonas geográficas, así como documentar las relaciones con otras especies y con el ambiente donde viven.

Dentro del Phylum Chordata, los mamíferos han desarrollado una gran variedad de adaptaciones de acuerdo con el medio en el que viven (Sánchez-Cordero et al., 2014). Específicamente, los mamíferos que habitan los ambientes acuáticos presentan modificaciones corporales que les permiten desplazarse en el agua (Fish, 2000; Reidenberg, 2007) y dentro de la variedad de hábitats acuáticos que ocupan, éstos animales se pueden diferenciar entre organismos que habitan ambientes marinos y organismos que habitan ambientes epicontinentales.

A pesar de que existen estudios de mamíferos acuáticos, aún no se ha realizado una agrupación de mamíferos acuáticos que permita diferenciar entre los organismos acuáticos marinos y los organismos acuáticos epicontinentales, o especies que son afines al agua pero que no son propiamente acuáticos. Por tanto, el primer capítulo de esta tesis propone una clasificación de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México con base en caracteres de su morfología y ecología; y en el segundo capítulo, se muestra cuál es la distribución geográfica potencial de los ocho mamíferos acuáticos epicontinentales en México, analizando cuáles son los principales factores ambientales e hidrológicos que influyen en la presencia de las especies en diferentes áreas geográficas del país.

Este trabajo plantea algunas preguntas como: ¿Cuáles son los mamíferos acuáticos epicontinentales que ocurren en México? ¿Cuáles son los rasgos morfológicos y ecológicos que los agrupan? ¿Cuáles son las áreas de distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales? y ¿Qué características del paisaje son esenciales para su distribución?

El conocimiento de las características morfológicas y ecológicas que agrupan a los mamíferos acuáticos epicontinentales, además del entendimiento de los factores que determinan su presencia dentro de ciertas características geográficas, permitirán disponer de fundamentos para el diseño e implementación de estrategias y políticas de conservación para este grupo de mamíferos, así como los cuerpos de agua de los que depende este grupo.

## **CAPÍTULO I**

# **LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS EPICONTINENTALES DE MÉXICO. CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y ECOLÓGICAS PARA SU CLASIFICACIÓN**

## RESUMEN

El estudio de los mamíferos en México ha tenido un importante avance en las últimas décadas; sin embargo, los mamíferos que habitan en cuerpos de agua epicontinentales no han recibido la misma atención que el resto de los mamíferos y se han estudiado de manera aislada lo que puede no dejar claro cuales son los caracteres que determinan a un mamífero acuático epicontinental. Con el objetivo de proponer una clasificación de los mamíferos acuáticos epicontinentales (MAE) de México, en este trabajo se identificaron sus características con base en un análisis de caracteres morfológicos y ecológicos. Para la agrupación de los MAE, se generó una matriz de caracteres con 407 mamíferos de México, excepto los quirópteros por su hábito volador, en la cual se compararon 21 caracteres ecológicos y morfológicos; posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales y un análisis de cúmulos sobre la distancia de Jaccard de las especies y de los caracteres. En los resultados, se observó la agrupación de la especies en tres principales grupos: terrestres, marinos y acuáticos epicontinentales. En este último grupo se identificaron a las ocho especies de mamíferos de hábitos dulceacuícolas en México: *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Lontra longicaudis*, *Trichechus manatus*, *Castor canadensis*, *Ondatra zibethicus*, *Rheomys mexicanus* y *Rheomys thomasi*. Los principales caracteres que separaron a los MAE del resto de los mamíferos fueron: la capacidad de natación y buceo, la dependencia de los cuerpos de agua dulce para su supervivencia, los hábitos acuáticos estrictos, la optimización hidrodinámica, las orejas reducidas y la presencia de una membrana interdigital. La agrupación de los mamíferos en marinos, acuáticos epicontinentales y terrestres mostró que las características morfológicas y ecológicas permiten diferenciar correctamente grupos funcionales de especies y proponer una clasificación para los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.

**Palabras clave:** Análisis de componentes principales, Análisis de cúmulos, Grupos funcionales, Mamíferos de agua dulce.



## ABSTRACT

The study of mammals in Mexico has made significant progress in recent decades, however, mammals that inhabit epicontinental water bodies have not received the same attention as the rest of mammals, being only studied in isolation; therefore, this aspect cannot clarify which are the traits that determine an epicontinental aquatic mammal. Based on the analysis of morphological and ecological characters of Mexican mammals to find their similarities and differences, this work identified the traits of epicontinental aquatic mammals (EAM) with the goal of proposing a classification. A matrix in which 21 ecological and morphological traits were compared among 407 mammals of Mexico, except for bats due to their flying habit, was built. Subsequently, a Principal Component Analysis and a Cluster Analysis on Jaccard distance of species and characters were carried out in order to group the mammals. The analysis showed the cluster of species in three main groups: terrestrial, marine and aquatic epicontinental. In the latter, eight species of mammals were identified: *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Lontra longicaudis*, *Trichechus manatus*, *Castor canadensis*, *Ondatra zibethicus*, *Rheomys mexicanus* and *Rheomys thomasi*. The main characteristics that separated the EAM from the rest of the mammals were: the swimming and diving capacity, dependence on fresh water bodies for their survival, strict aquatic habits, hydrodynamic optimization, reduced ears, and interdigital membrane presence. The mammal classification in marine, aquatic epicontinental and terrestrial showed that morphological and ecological characteristics were sufficient to differentiate functional groups of species to propose a classification for the epicontinental aquatic mammals of Mexico.

**Key words:** Functional group, Freshwater mammals, Principal components analysis, Cluster analysis

## I. INTRODUCCIÓN

Los mamíferos se consideran como uno de los más conspicuos en cuanto a la diversidad de hábitats que ocupan, para ello los mamíferos han desarrollado una gran variedad de adaptaciones al medio en el que viven (Sánchez-Cordero et al., 2014), ya que se han adaptado a diversos ambientes. Existen mamíferos voladores, terrestres, arborícolas y acuáticos; además, sobre éste último grupo se pueden diferenciar organismos que habitan dos tipos de ambientes acuáticos: marinos y epicontinentales.

Los mamíferos acuáticos marinos habitan en ambientes cuya concentración de sales en el agua es aproximadamente mayor o igual a 35 g/L y estos ambientes se dividen principalmente en dos zonas: pelágica y béntica. Los mamíferos acuáticos epicontinentales son aquellos que habitan en las aguas superficiales que se distribuyen en los continentes, a su vez estos ambientes de agua epicontinental se dividen en ambientes lóticos (ríos) y limnéticos (lagunas, lagos, esteros). El ecosistema acuático, al igual que el terrestre, es el resultado de la interacción entre el agua, la atmósfera, la tierra y los organismos vivos. De manera general, los ecosistemas acuáticos epicontinentales se caracterizan por tener una baja concentración de sales disueltas y de manera natural se encuentran en glaciares y hielos perpetuos, humedales, lagunas, lagos, ríos, arroyos, aguas subterráneas y mantos acuíferos (Cervantes, 2007; Sánchez, 2007; Pérez y Restrepo, 2008).

Los mamíferos acuáticos, ya sean marinos o epicontinentales, han respondido a diferentes presiones ambientales a lo largo de su evolución, mismas que les han dado forma, diferenciándolos de los organismos originales de hábitos terrestres. Algunas de las presiones ambientales que de manera general a través del tiempo produjeron su adaptación al medio acuático fueron: la dificultad de respirar en un medio totalmente desprovisto de oxígeno disponible, la retención de la respiración en un medio acuático, adaptaciones fisiológicas para el almacenamiento de oxígeno (sobre todo los organismos buceadores) que le permitan inmersiones de mayor duración y profundidad (Reidenberg, 2007); también, las modificaciones en la estructura ósea y del cuerpo en general hacia una forma hidrodinámica con la modificación de los miembros en apéndices que permitan un mejor desplazamiento en el agua (Fish, 2000; Reidenberg, 2007).

A través de diversos estudios sabemos que el retorno de los mamíferos al medio acuático ha sido producto de una gran variedad de adaptaciones morfofisiológicas (Fish, 2000); estas adaptaciones pueden ser de gran utilidad para diferenciar y/o definir a los grupos de mamíferos marinos y epicontinentales.

Históricamente el ser humano ha recurrido a la clasificación de los objetos que le rodean para poder visualizar de manera sencilla el mundo. La clasificación es el agrupamiento de objetos en clases sobre la base de atributos que poseen en común y/o sus relaciones (Crisci y Armengol, 1983). Con el fin de encontrar relaciones de organización dentro de la naturaleza,

se han diseñado diferentes métodos estadísticos; el análisis de componentes principales y el análisis de cúmulos son dos de los métodos que han sido comúnmente utilizados para clasificar en biología. Organizar la información nos permite inferir características de los grupos en la mayoría de los casos; sin embargo, cada especie es vista como una expresión evolutiva única, irrepetible y singular. Aunado a esto y ante la crisis de la biodiversidad, es preciso dar prioridad al estudio exhaustivo de especies en peligro de extinción (Crisci, 2002).

Los mamíferos acuáticos epicontinentales en su conjunto han recibido muy poca atención, por tanto, el objetivo de este estudio es desarrollar una clasificación de los mamíferos de México orientada a distinguir las especies acuáticas con base en rasgos morfológicos y ecológicos.

## II. ANTECEDENTES

Fish (2000) plantea la pregunta: ¿qué es un mamífero semiacuático? Menciona que los mamíferos semiacuáticos en la actualidad pueden ser la mejor representación que tenemos para estudiar las transiciones evolutivas que sufrieron los mamíferos para retornar al medio acuático.

Veron et al. (2008) mencionan a los mamíferos de agua dulce, sin dar una definición de los mismos, señalando que la mayoría de los mamíferos semiacuáticos tienen procesos como dar a luz o criar a los jóvenes fuera del agua y mencionan que existen organismos en la mayoría de los ordenes de animales que dependen del agua para el hábitat, la alimentación y para la protección contra los depredadores y que solo los taxones Cetacea y Sirenia contienen especies acuáticas.

Un estudio de los mamíferos de la Unión Europea (Hurford et al. 2010), mencionan a los mamíferos acuáticos como posibles indicadores de las condiciones del hábitat, sugiriendo que hay algunas especies que no son acuáticas verdaderas sino semiacuáticas, pero dependen de cuerpos de agua epicontinentales. Hurford et al. (2010) mencionaron 16 especies como mamíferos acuáticos epicontinentales y se refirieron a todos ellos como dependientes de cuerpos de agua en diferente grado. Además, Fish y Baudinette (1999) propusieron que los mamíferos semiacuáticos son aquellos que ocupan una posición intermedia entre los organismos acuáticos y terrestres, ya que su desempeño energético tanto en tierra como en el agua está limitado por su anatomía y fisiología y que estos animales tienen que desarrollarse tanto en ambientes acuáticos como terrestres sin especializarse en la forma locomotora para ninguno de los ambientes.

Muchas especies muestran una asociación con el agua pero algunos mamíferos se han adaptado para habitar en ambientes de agua dulce al grado de depender de ellos. El término *mamífero semiacuático*, se ha usado para excluir aquellas especies donde la asociación con el agua es en gran medida obligatoria, tal distinción es arbitraria, ya que incluso los mamíferos semiacuáticos conservan cierta dependencia de un sustrato terrestre para una parte de su vida (Dunstone, 2007); por ejemplo, diversas especies de nutrias están inseparablemente ligadas a los cursos de agua ya que habitan el ecotono entre la tierra y el agua y se han adaptado a estos dos ambientes sin estar adaptadas a la vida acuática completa ya que algunos procesos como el nacimiento se dan fuera del agua.

Algunas diferencias que tienen los mamíferos acuáticos con respecto a los terrestres son adaptaciones que han desarrollado para ocupar el medio acuático; por ejemplo, el pelaje en los mamíferos acuáticos es impermeable al albergar aire entre los pelos aislando al animal de la humedad como es el caso de osos polares, nutrias, focas, leones marinos y castores y en algunos mamíferos el pelo se ha vuelto más delgado desarrollando una epidermis repelente al agua como es el caso de ballenas, delfines, marsopas, manatíes, dugongos, morsas e

hipopótamos (Berta et al., 2005; Reidenberg, 2007; Uhen, 2007). Este cambio puede responder a necesidades de desplazamiento en el medio acuoso, al igual que la forma del cuerpo, la cual, en los mamíferos semiacuáticos conserva rasgos de la morfología de mamíferos terrestres y en el manatí y los mamíferos marinos esta forma del cuerpo es más similar a un torpedo.

Los órganos sensoriales están bastante desarrollados en los mamíferos acuáticos; por ejemplo, los ojos y los oídos. Los pinnípedos presentan buena agudeza visual tanto en el agua como en el aire y el oído les sirve tanto para oír como para la orientación. Los mamíferos totalmente acuáticos como ballenas o delfines han desarrollado la ecolocalización y en contraste los mamíferos semiacuáticos pueden compensar esta habilidad por medio de un sistema vibrisal para captar los rastros hidrodinámicos o transmitir información del flujo de agua (Reidenberg, 2007; Hanke y Dehnhardt, 2013).

Dentro de las propuestas que se han realizado acerca de la clasificación de los mamíferos de México (Aranda, 2012; Arita y Ceballos, 1997; Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012; Ceballos y Oliva, 2005; Cervantes et al., 1994; Ramírez-Pulido et al., 2005), no existen estudios que agrupen a los mamíferos acuáticos epicontinentales y permitan diferenciar mamíferos acuáticos marinos de los acuáticos epicontinentales en relación con su dependencia a los hábitats acuáticos.

### III. JUSTIFICACIÓN

Los mamíferos se han dispersado y diversificado ampliamente en numerosos ambientes en tierra, aire y agua; en México éste grupo está presente en todos los hábitats. De acuerdo con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2009) actualmente se reconocen 4,381 especies de mamíferos en el mundo y México ocupa el tercer lugar en diversidad de este grupo después de Indonesia (667) y Brasil (578). El número de especies reportadas de mamíferos varía según el autor y año de publicación; esto se debe en gran medida a la desaparición de sinonimias y a la descripción de nuevas especies (Sánchez-Cordero et al., 2014). En México, este grupo de vertebrados está compuesto por 525 especies de acuerdo con Ceballos y Oliva (2005); 529 especies de acuerdo con Ceballos et al. (2005); 545 especies de acuerdo con Ceballos y Arroyo-Cabrales (2012) y 564 especies de acuerdo con Sánchez-Cordero et al. (2014). Sin embargo, en las últimas décadas, la extinción de especies de mamíferos ha aumentado exponencialmente; muchas de las poblaciones de mamíferos se han visto disminuidas como resultado de las actividades humanas (Sánchez-Cordero et al., 2014).

Los estudios existentes de mamíferos acuáticos epicontinentales se han presentado de manera aislada. En los listados taxonómicos y las descripciones acerca de los mamíferos en México no se hace énfasis en el grado de ocupación del agua para los mamíferos y no se ha realizado una agrupación para los mamíferos que ocupan aguas dulces, lo cual podría poner en duda quiénes se consideran mamíferos acuáticos epicontinentales. Aunado a esto, existe el problema de una falta de una definición para este conjunto de animales, ya que a veces suelen agruparse entre los mamíferos marinos o dulceacuícolas indistintamente y los animales que ocupan los ambientes dulceacuícolas reciben diferentes términos como mamíferos de río, mamíferos semiacuáticos, mamíferos riparios, mamíferos acuáticos, entre otros. No existen estudios de agrupación de mamíferos por su hábito acuático epicontinental ni como grupo funcional que propongan una clasificación de los mamíferos de México en función de rasgos morfológicos y ecológicos relacionados con su hábitat, dichos vacíos en la información se proponen ser subsanados con una clasificación de los mamíferos de México mostrados en este trabajo.

Los MAE cumplen funciones ecológicas dentro de los ecosistemas que habitan, por ejemplo el control de poblaciones en el caso de carnívoros y herbívoros o la modificación del paisaje en el caso de los castores. Dichas funciones no podrían ser sustituidas con ninguna otra especie de vertebrado, lo que significa mayor importancia para la conservación de estas especies, ya que si son extirpados o extintos podría provocar que el ecosistema disminuya su equilibrio o probablemente sea incapaz de mostrar resiliencia a la ausencia de estas especies; aunado a la pérdida de la biodiversidad.

## **IV. OBJETIVO**

### **IV.1. Objetivo general**

Desarrollar una clasificación de los mamíferos acuáticos epicontinentales (MAE) de México con base en caracteres de su morfología y ecología.

### **IV.2. Objetivos particulares**

- a) Identificar caracteres morfológicos y ecológicos que permitan diferenciar a los MAE del resto de los mamíferos.
- b) Identificar si existe una agrupación de los MAE según sus características morfológicas y ecológicas con respecto a los mamíferos terrestres y marinos de México para reconocer grupos funcionales respecto al hábitat que ocupan.
- c) Proponer una agrupación de los mamíferos acuáticos epicontinentales y aislarlos de los demás mamíferos.

## V. MÉTODO

### V.1. Listado de caracteres y especies

Las identidades taxonómicas se realizaron basándose en la publicación de Ceballos y Arroyo-Cabrales (2012); el estudio se realizó únicamente a nivel de especie. Se investigaron rasgos morfológicos y ecológicos de 407 mamíferos terrestres, acuáticos y marinos (excepto quirópteros), con el fin de determinar si existen asociaciones de caracteres relacionadas con la vida acuática, haciendo énfasis en semejanzas y diferencias de aspectos ecológicos que las restringen a utilizar un cuerpo hidrodinámico adaptado a los ambientes acuáticos.

Se analizaron pieles, cráneos y esqueletos de las especies con estructuras anatómicas desarrolladas por su hábito acuático (patas palmeadas, cuerpo hidrodinámico, entre otros) en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), con excepción de las especies *Rheomys mexicanus* y *R. thomasi*, ya que no se encontraron disponibles en la colección. Se realizó una exhaustiva revisión de las especies en busca de características similares en la anatomía que hiciera referencia al hábito acuático.

Se buscaron datos bibliográficos en libros y revistas que junto con las observaciones hechas en la CNMA, se seleccionaron caracteres morfológicos y ecológicos de los mamíferos de México referentes al hábitat acuático y se realizó la descripción de cada uno. Dichos caracteres reflejan las adaptaciones de las diferentes especies al hábitat terrestre o acuático. Una vez reunidos estos caracteres, se describieron las especies respecto a los mismos para elaborar una matriz de datos.

### V.2. Matriz de datos y análisis de similitud

Se elaboró una matriz de datos con la finalidad de agrupar y diferenciar a los mamíferos acuáticos epicontinentales del resto de los mamíferos de México y de esta manera buscar un criterio de agrupación relacionado con la ocupación de hábitats acuáticos en estos mamíferos.

La matriz constó de datos de presencia, ausencia e incertidumbre de los caracteres seleccionados para todas las especies de mamíferos de México, a excepción de los quirópteros. El listado de mamíferos que se tomó para la matriz de datos fue de Ceballos y Arroyo (2012); los datos de la matriz se completaron con bibliografía especializada a nivel de especie, utilizando como principal criterio de descripción las publicaciones taxonómicas del *Journal of Mammalogy (Mammalian Species)* y *Mammals of Mexico* (Ceballos, 2014).

Los nombres de las especies se manejaron bajo un acrónimo con el fin de facilitar el manejo de los datos, el acrónimo de las especies se formó de acuerdo a la primera letra del género y las tres primeras letras del epíteto específico del nombre científico de cada una de las especies. Asimismo, se realizó la reducción de los nombres de los caracteres en acrónimos formados por conjuntos de cuatro letras representativas del carácter. Para un óptimo manejo



de la matriz de datos, ésta se redujo en la lista de especies al omitir las redundancias entre especies del mismo género con los mismos hábitos ecológicos (arborícolas, terrestres, marinos o dulceacuícolas), que compartían exactamente las mismas presencias, ausencias e incertidumbres. A nivel de género se repitió el procedimiento de reducción omitiendo las redundancias en organismos con los mismos caracteres y con diferente género. La matriz de datos se inició con 407 especies y tras los procesos de reducción el análisis final se realizó con 37 especies; asimismo la matriz se codificó en datos de presencia, ausencia e incertidumbre (1, 0 y -, respectivamente).

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) y un análisis de cúmulos sobre la distancia de Jaccard para las especies y los caracteres, con la finalidad de buscar relaciones de similitud entre los mamíferos de México basándonos en los caracteres morfológicos y ecológicos utilizados. El ACP se ejecutó normalizando previamente los datos, utilizando los datos de 0 y 1 como datos lineales sin que las incertidumbres afecten la relación lineal, razón por la cual éste análisis es aplicable a datos binarios. El análisis de cúmulos es una forma de hacer una partición entre los datos y se llevó sobre la distancia de Jaccard que mide la disimilitud entre dos conjuntos de muestra. Este análisis se llevo a cabo porque nos permite encontrar una agrupación de varios elementos en un número menor de conjuntos sin perder información. El software utilizado en ambos casos fue Statistica 6.0 (StatSoft 2001).

## VI. RESULTADOS

### VI.1. Matriz de datos

La búsqueda bibliográfica de información de los mamíferos permitió identificar 21 caracteres para comparar a los mamíferos de México, estos caracteres incluyeron aspectos morfológicos y ecológicos para la vida acuática. Los estados de carácter para la codificación fueron, 1: presencia del carácter; 2: ausencia del carácter; -: incertidumbre del carácter. La codificación de los caracteres se diseñó para valorar la vida acuática con el estado de carácter 1. Dichos caracteres seleccionados para este análisis se describen en el Cuadro 1.

**Cuadro 1. Caracteres y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos.**

Caracteres	Acrónimo	Descripción
<i>Anatómicos</i>		
1. Apéndices en forma de aleta	Aale	Extremidades con forma de aleta.
2. Ausencia de cojinetes/bulbos plantares	Acoj	Almohadillas epidérmicas que se encuentran en las patas.
3. Pelaje no denso	Pnde	Ausencia de la capa de lanugo que protege de la pérdida de calor al organismo.
4. Ausencia de uñas/garras	Agar	Uñas o garras no desarrolladas o no funcionales.
5. Cola comprimida	Ccom	Cola lateralmente aplanada. (Ej. Nutria)
6. Cola en forma de aleta	Cale	Cola horizontalmente aplanada en forma de aleta (Ej. Castor, Manatí y Cetáceos)
7. Cola larga	Clar	Cola con longitud de al menos 50% de la longitud total.
8. Dedos prensiles	Dpre	Extremidades con la capacidad de sujeción.
9. Grasa subcutánea gruesa	Gsub	Capa de tejido adiposo que protege de la pérdida de calor al organismo.

10. Membrana interdigital	Mint	Membrana natatoria que se encuentra entre los dedos de las extremidades.
11. Optimización hidrodinámica	Ohid	Indicadores diversos de optimización hidrodinámica tales como: cuerpo fusiforme y <i>foramen magnum</i> en posición horizontal.
12. Orejas reducidas	Orej	Orejas reducidas con respecto al tamaño de la cabeza.
13. Oscilación circular de las aletas	Ocal	Movimiento circular de las aletas típicamente relacionado con la propulsión.

---

*Ecológicos*

14. Vida acuática completa	Aqco	Especies que pasan toda su vida en el agua.
15. Hábitos acuáticos estrictos	Aqes	Especies que no pasan toda su vida en el agua pero que viven forzosamente una parte en ella.
16. Asociación estrecha pero no estricta con el agua	Aqne	Especies que están típicamente asociadas a cuerpos de agua pero que pueden vivir sin ellos.
17. Marinos	Mari	Organismos que ocupan sistemas acuáticos salinos.
18. Dulceacuícolas	Dulc	Organismos dulceacuícolas (epicontinentales).
19. Uso/construcción de madriguera	Madr	Especies que usan o construyen madrigueras.
20. Natación	Nata	Animales que nadan con frecuencia.
21. Buceo	Buce	Animales con la capacidad de sumergirse en el agua por periodos prolongados y/o profundidades considerables.

---

Una vez realizada la reducción de especies para omitir las redundancias en la información entre géneros (Anexo 2) y entre especies (Anexo 3), la matriz resultó con 37 especies representativas de todas las especies de mamíferos no quirópteros de México (Cuadro 2). La matriz de datos resultante constó de 777 casillas organizadas en 21 caracteres y 37 especies de mamíferos de México.

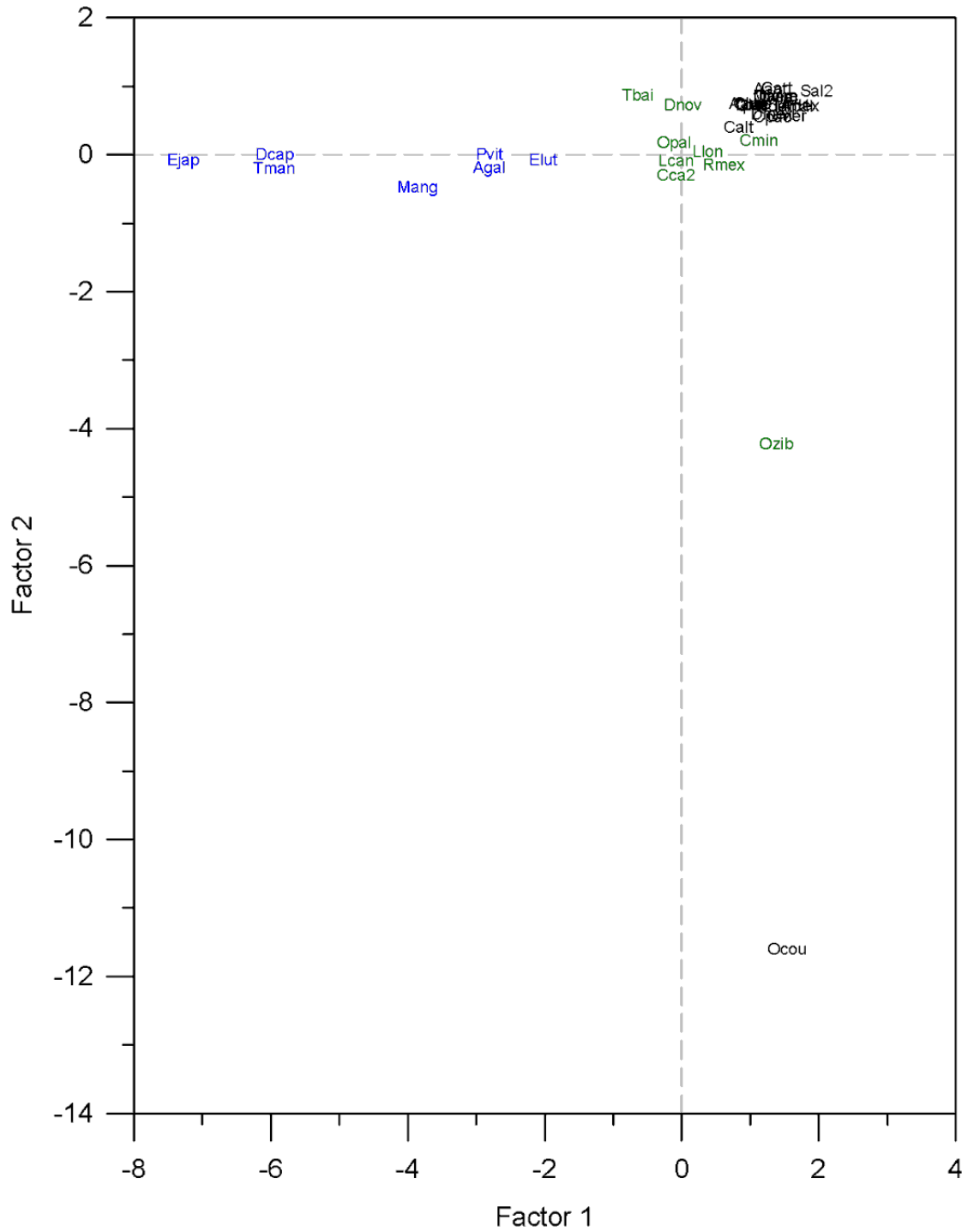
**Cuadro 2. Especies representantes y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos.**

Espece	Acrónimo
<i>Alouatta palliata</i>	Apal
<i>Antilocapra americana</i>	Aame
<i>Arctocephalus galapageoensis</i>	Agal
<i>Canis latrans</i>	Clat
<i>Canis lupus</i>	Clup
<i>Castor canadensis</i>	Cca2
<i>Chaetodipus artus</i>	Cart
<i>Chironectes minimus</i>	Cmin
<i>Cryptotis alticola</i>	Calt
<i>Cryptotis merriami</i>	Cmer
<i>Cuniculus paca</i>	Cpac
<i>Dasyprocta mexicana</i>	Dmex
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Dnov
<i>Delphinus capensis</i>	Dcap
<i>Enhydra lutris</i>	Elut
<i>Eubalaena japonica</i>	Ejap
<i>Galictis vittata</i>	Gvit
<i>Habromys delicatulus</i>	Hdel
<i>Leopardus wiedii</i>	Lwie
<i>Lontra canadensis</i>	Lcan
<i>Lontra longicaudis</i>	Llon
<i>Marmosa mexicana</i>	Mmex
<i>Mazama americana</i>	Mame
<i>Mirounga angustirostris</i>	Mang
<i>Odocoileus hemionus</i>	Ohem
<i>Ondatra zibethicus</i>	Ozib
<i>Oryzomys couesi</i>	Ocou
<i>Oryzomys palustris</i>	Opal
<i>Phoca vitulina</i>	Pvit
<i>Potos flavus</i>	Pfl1
<i>Rheomys mexicanus</i>	Rmex
<i>Scalopus anthony</i>	Sant
<i>Sciurus alleni</i>	Sal2
<i>Tapirus bairdii</i>	Tbai
<i>Tayassu pecari</i>	Tpec
<i>Trichechus manatus</i>	Tman
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Ucin

## VI.2. Análisis de clasificación

### VI.2.1 Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales mostró una ordenación espacial de las relaciones encontradas en las especies de mamíferos, así como de los caracteres (Figura 1). En el gráfico del ACP de las especies, en el extremo superior izquierdo, se encuentran asociadas las especies estrechamente ligadas al ambiente marino (color azul rey), tales como: *Arctocephalus galapageoensis*, *Delphinus capensis* y *Enhydra lutris*, por citar algunos ejemplos. En la parte superior derecha, se agrupan muy estrechamente las especies con baja asociación al agua o terrestres (color negro), como: *Canis latrans*, *Mazama americana*, *Sciurus alleni* y *Urocyon cinereoargenteus*, por citar algunos. En la parte media del gráfico, se muestran las especies altamente asociadas al agua dulce (color verde) tales como: *Castor canadensis*, *Chironectes minimus*, *Lontra longicaudis* y *Ondatra zibethicus*, entre otros (Figura 1; Cuadro 3). Respecto a la construcción de los componentes, las especies que mostraron un mayor aporte de información al primer componente fueron: *Arctocephalus galapageoensis*, *Delphinus capensis*, *Enhydra lutris*, *Eubalaena japonica*, *Mirounga angustirostris*, *Phoca vitulina* y *Trichechus manatus*. Y respecto al segundo componente fueron: *Scalopus anthony*, *Chaetodipus artus*, *Oryzomys couesi*, *Ondatra zibethicus* y *Sciurus alleni* (Cuadro 3).



**Figura 1. Componentes principales de 37 mamíferos de México en función de sus hábitos acuáticos y terrestres. El primer componente capturó el 26.7% de la variación total y el segundo el 21.9% para un acumulado de 48.6%.**

**Cuadro 3. Relación de similitud de los mamíferos de México con respecto a la asociación con los cuerpos acuáticos del análisis de componentes principales. Aporte de las especies a la construcción de los dos primeros factores del análisis de componentes principales.**

Característica	Especie	Acrónimo	Factor 1	Factor 2
Mamíferos asociados al agua marina	<i>Eubalaena japonica</i>	Ejap	-7.279	-0.077
	<i>Delphinus capensis</i>	Dcap	-5.943	-0.06
	<i>Trichechus manatus</i>	Tman	-5.943	-0.087
	<i>Mirounga angustirostris</i>	Mang	-3.855	-0.478
	<i>Arctocephalus galapageoensis</i>	Agal	-2.806	-0.095
	<i>Phoca vitulina</i>	Pvit	-2.803	-0.089
	<i>Enhydra lutris</i>	Elut	-2.022	-0.075
Mamíferos poco o nada asociados al agua	<i>Cryptotis alticola</i>	Calt	0.833	0.445
	<i>Canis lupus</i>	Clup	1.006	0.742
	<i>Galictis vittata</i>	Gvit	1.008	0.716
	<i>Antilocapra americana</i>	Aame	1.009	0.744
	<i>Canis latrans</i>	Clat	1.009	0.724
	<i>Tayassu pecari</i>	Tpec	1.012	0.726
	<i>Scalopus anthony</i>	Sant	1.292	0.96
	<i>Dasyprocta mexicana</i>	Dmex	1.318	0.594
	<i>Cuniculus paca</i>	Cpac	1.324	0.55
	<i>Habromys delicatulus</i>	Hdel	1.341	0.707
	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Ucin	1.369	0.8561
	<i>Leopardus wiedii</i>	Lwie	1.372	0.838
	<i>Mazama americana</i>	Mame	1.372	0.858
	<i>Odocoileus hemionus</i>	Ohem	1.375	0.84
	<i>Chaetodipus artus</i>	Cart	1.392	0.969
<i>Cryptotis merriami</i>	Cmer	1.534	0.556	

	<i>Oryzomys couesi</i>	Ocou	1.542	-11.608
	<i>Alouatta palliata</i>	Apal	1.682	0.707
	<i>Potos flavus</i>	Pfl1	1.682	0.708
	<i>Marmosa mexicana</i>	Mmex	1.685	0.71
	<i>Sciurus alleni</i>	Sal2	1.97	0.931
Mamíferos asociados a los cuerpos de agua epicontinentales	<i>Tapirus bairdii</i>	Tbai	-0.635	0.868
	<i>Oryzomys palustris</i>	Opal	-0.108	0.173
	<i>Lontra canadensis</i>	Lcan	-0.084	-0.076
	<i>Castor canadensis</i>	Cca2	-0.078	-0.098
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	Dnov	0.018	0.721
	<i>Lontra longicaudis</i>	Llon	0.28	0.038
	<i>Rheomys mexicanus</i>	Rmex	0.616	0.003
	<i>Chironectes minimus</i>	Cmin	1.132	0.283
	<i>Ondatra zibethicus</i>	Ozib	1.385	-4.226

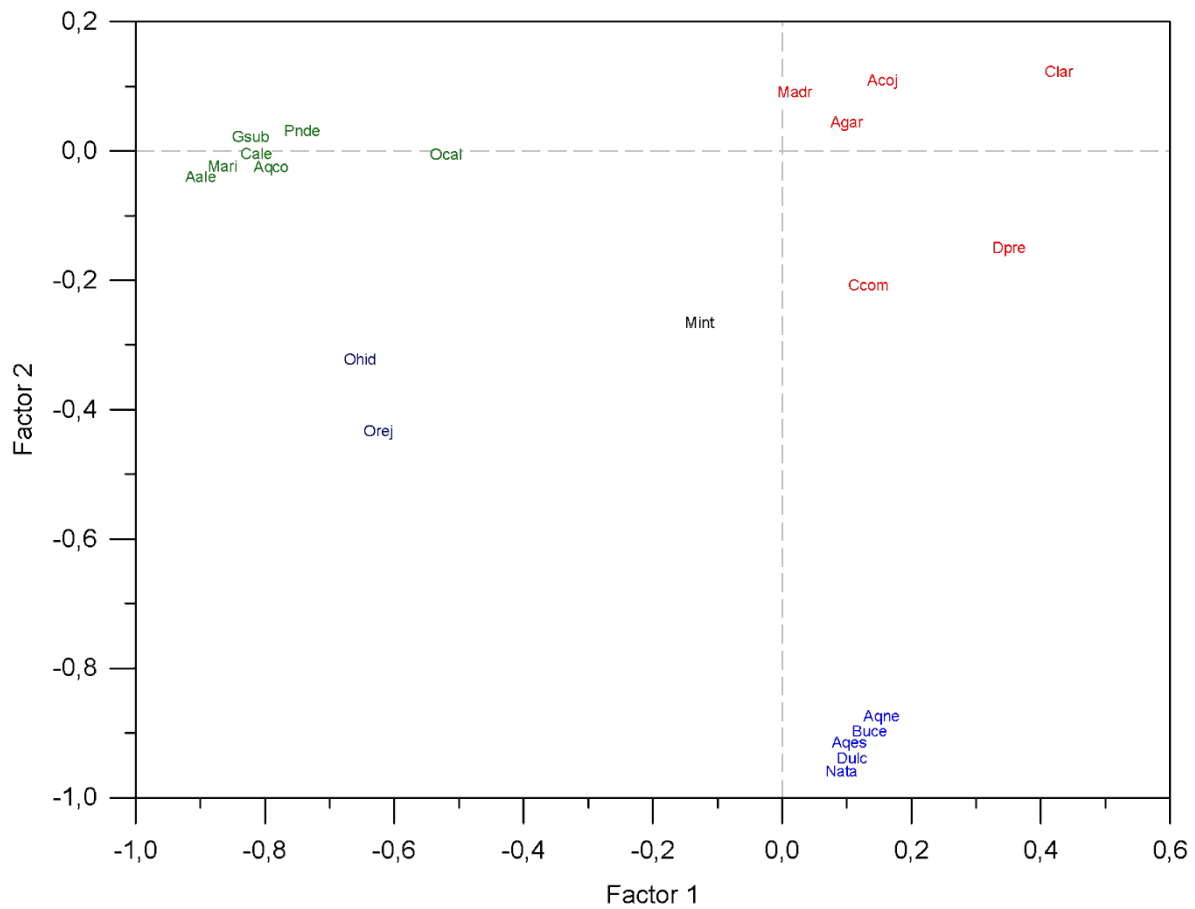
El ACP de los caracteres mostró cinco agrupaciones. A la izquierda del gráfico en color verde (Figura 2), se agruparon caracteres asociados a animales que pasan todo su ciclo de vida en aguas marinas (apéndices en forma de aleta, pelaje no denso, cola en forma de aleta, capa de grasa subcutánea gruesa, oscilación circular de las aletas, vida acuática completa y marinos). Hacia la esquina superior derecha, en color rojo, se agruparon caracteres asociados a especies de hábitos terrestres (presencia/ausencia de cojinetes/bulbos plantares, presencia/ausencia de uñas/garras, cola comprimida, cola larga, dedos prensiles y uso/construcción de madriguera).

Hacia la esquina inferior derecha, de color azul rey, la agrupación formada por los caracteres: asociación estrecha pero no estricta con el agua, buceo, hábitos acuáticos estrictos, dulceacuícolas y natación. En la parte media del lado izquierdo del gráfico, se mostró el grupo de los caracteres: optimización hidrodinámica y orejas reducidas (color azul marino), el cual agrupó características asociadas a morfologías acuáticas.

Finalmente, en color negro, en la parte central de las demás agrupaciones de caracteres, se encuentra el carácter membrana interdigital (Figura 2). El aporte de cada uno de los 21 caracteres a los dos primeros factores (Cuadro 4), mostró que el valor de contribución de los caracteres para el primer componente fueron: capa de grasa subcutánea, apéndices en forma de aleta, cola en forma de aleta, marinos, pelaje no denso y vida acuática completa. Y para



la construcción del segundo factor fueron: buceo, hábitos acuáticos estrictos, asociación estrecha pero no estricta con el agua, dulceacuícolas y natación.



**Figura 2. Componentes principales de los caracteres de hábitos de las especies. El primer componente capturó el 26.7% de la variación total y el segundo el 21.9% para un acumulado de 48.6%.**

**Cuadro 4. Caracteres representantes y acrónimos utilizados para la clasificación de los mamíferos de México en relación con sus hábitos acuáticos. Contribución de los factores a la construcción de los primeros dos componentes del análisis de componentes principales.**

<b>Característica</b>	<b>Carácter</b>	<b>Acrónimo</b>	<b>Factor 1</b>	<b>Factor 2</b>
Caracteres asociados a mamíferos marinos	Apéndices en forma de aleta	Aale	-0.899	-0.031
	Marinos	Mari	-0.865	-0.024
	Grasa subcutánea gruesa	Gsub	-0.822	0.022
	Cola en forma de aleta	Cale	-0.813	-0.01
	Vida acuática completa	Aqco	-0.79	-0.012
	Pelaje no denso	Pnde	-0.742	0.031
	Oscilación circular de las aletas	Ocal	-0.52	-0.006
Caracteres asociados a organismos terrestres	Uso / construcción de madriguera	Madr	0.02	0.091
	Ausencia de uñas/garras	Agar	0.1	0.044
	Cola comprimida	Ccom	0.134	-0.208
	Ausencia de cojinetes/bulbos plantares	Acoj	0.156	0.109
	Dedos prensiles	Dpre	0.351	-0.151
	Cola larga	Clar	0.428	0.122
	Natación	Nata	0.092	-0.92
Caracteres asociados a mamíferos acuáticos epicontinentales	Hábitos acuáticos estrictos	Aqes	0.105	-0.916
	Dulceacuícolas	Dulc	0.108	-0.919
	Buceo	Buce	0.135	-0.897
	Asociación estrecha pero no estricta con el agua	Aqne	0.154	-0.894
	Optimización hidrodinámica	Ohid	-0.653	-0.322
Caracteres asociados a morfologías acuáticas	Orejas reducidas	Orej	-0.624	-0.434
Caracter asociado a mamíferos semiacuáticos	Membrana interdigital	Mint	-0.128	-0.266

**Cuadro 5. Eigenvalores, porcentaje total de la varianza, eigenvalores acumulados y porcentaje de acumulación de cada uno de los componentes del análisis de componentes principales de los caracteres.**

Factor	Eigenvalor	% total de la varianza	Eigenvalor acumulado	% de acumulación
1	5.603	26.681	5.603	26.681
2	4.603	21.919	10.206	48.600
3	2.376	11.315	12.582	59.915
4	1.495	7.120	14.077	67.035
5	1.315	6.260	15.392	73.295
6	1.227	5.842	16.619	79.137
7	0.987	4.701	17.606	83.838
8	0.827	3.940	18.433	87.778
9	0.641	3.053	19.074	90.831
10	0.597	2.844	19.672	93.675
11	0.492	2.343	20.164	96.018
12	0.284	1.355	20.448	97.373
13	0.218	1.036	20.666	98.409
14	0.174	0.830	20.840	99.239
15	0.125	0.593	20.965	99.832
16	0.035	0.166	21.000	99.998
17	0.000	0.001	21.000	99.999
18	0.000	0.001	21.000	100.000
19	0.000	0.000	21.000	100.000
20	0.000	0.000	21.000	100.000
21	0.000	0.000	21.000	100.0000

### VI.2.2 Análisis de cúmulos

Fué posible inferir la afinidad entre especies para encontrar diferencias y similitudes entre ellas. Dentro de los análisis de agrupamiento, el análisis de cúmulos utilizando la distancia de Jaccard en este estudio mostró tres agrupaciones entre las especies de mamíferos no voladores de México (Figura 3).

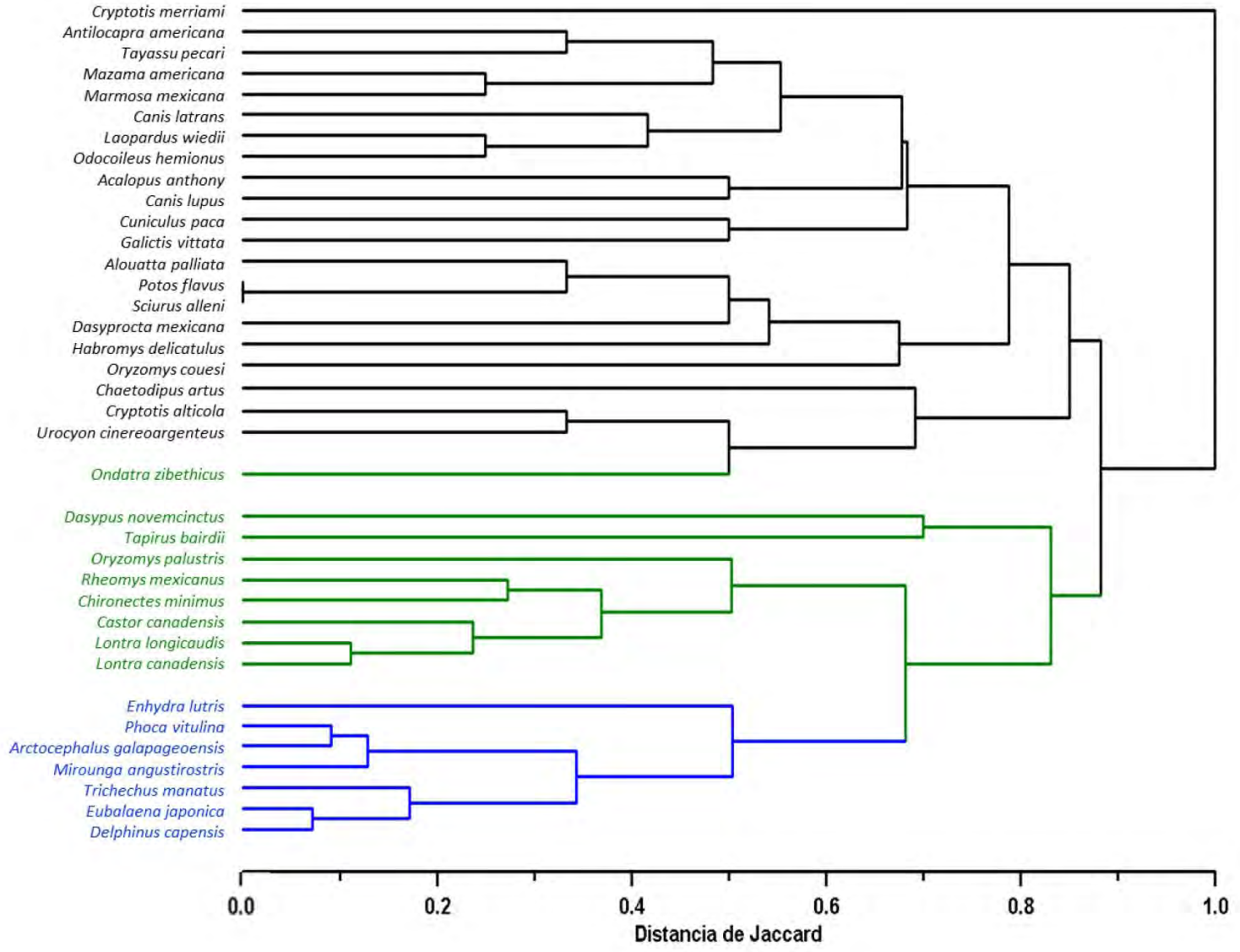
El análisis de cúmulos primariamente distinguió a las especies terrestres de las acuáticas y en segundo término se mostró una distinción entre los mamíferos dulceacuicolas de los marinos. En el análisis, un primer cúmulo agrupó mamíferos predominantemente terrestres (Figura 3; color negro); un segundo grupo intermedio en el dendograma agrupa a las especies que ocupan fuertemente los cuerpos de agua epicontinentales para sus actividades dentro de su ciclo de vida (Figura 3; color verde) y una tercera agrupación está marcada por los

animales que habitan ambientes acuáticos marinos incluyendo al manatí, que ocupa ambientes epicontinentales y marinos (Figura 3; color azul). Específicamente dentro del grupo intermedio, las especies *Lontra longicaudis*, *Lontra canadensis* y *Castor canadensis* se agruparon en un cúmulo, y las especies *Chironectes minimus* y *Rheomys mexicanus* en otro y de manera independiente a las dos anteriores se agruparon las especies *Tapirus bairdii* y *Dasypus novemcinctus*. La especie *Ondatra zibethicus* quedó agrupada junto a las especies anteriormente mencionadas pero del lado del grupo de los mamíferos terrestres.

El análisis de cúmulos de los caracteres (Figura 4), de acuerdo con el dendrograma, muestra la agrupación de los caracteres relacionados a hábitos acuáticos (Figura 4; colores azul rey, marino y negro) a excepción del carácter “asociación estrecha pero no estricta con el agua” que quedó aislado en el dendrograma respecto a las relaciones con los otros caracteres. Los caracteres relacionados con el hábito marino mostraron una agrupación, en ocasiones cercanos a los hábitos terrestres (Figura 4; color verde y rojo). Cabe mencionar que el carácter “membrana interdigital” se encuentra marcadamente en una posición central en el dendrograma respecto a los demás caracteres mostrando una posición intermedia entre los caracteres que indican la vida acuática y los que indican hábitos terrestres.

El dendrograma (Figura 4) mostró una agrupación que incluye los caracteres cola larga, uso/construcción de madriguera, dedos prensiles y asociación estrecha pero no estricta con el agua de todos los demás caracteres del análisis. Los caracteres asociados a la vida acuática se muestran agrupados y dentro de ellos el carácter membrana interdigital está relacionado al carácter hábitos acuáticos estrictos y a su vez agrupados con el carácter dulceacuícolas. Otros dos caracteres que mostraron una estrecha relación fueron el carácter cola en forma de aleta con el carácter vida acuática completa. Los colores en la figura 4 indican: verde, caracteres asociados a animales que pasan todo su ciclo de vida en aguas marinas; rojo, caracteres asociados principalmente a hábitos terrestres; azul rey, caracteres que indican una asociación estrecha pero no estricta con el agua; azul marino, morfología del cuerpo relacionada a hábitos acuáticos y negro membrana interdigital.

Figura 3. Dendrograma del análisis de cúmulos de las especies de mamíferos no voladores de México.



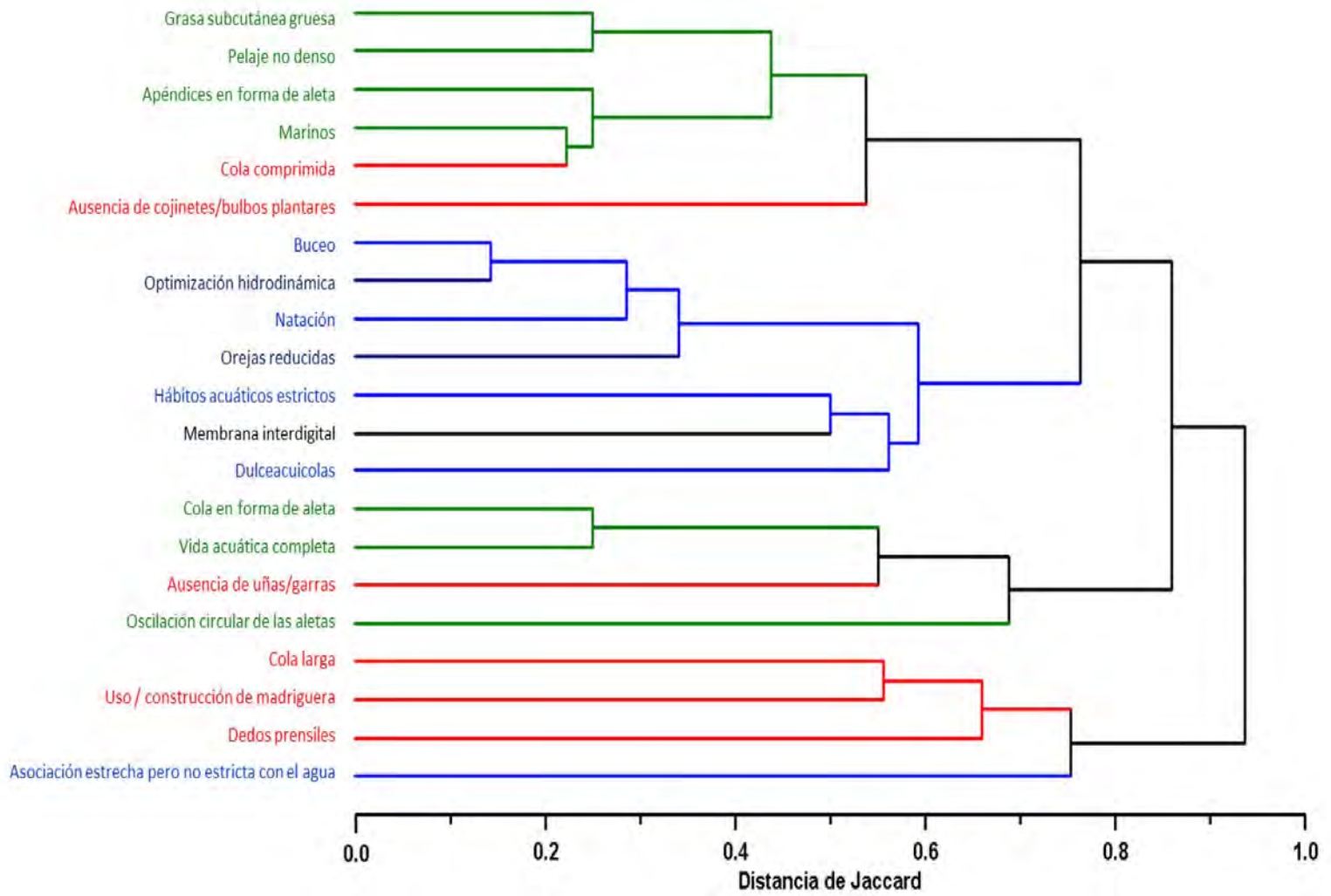


Figura 4. Dendrograma del análisis de cúmulos de los caracteres.

Tanto el análisis de cúmulos como el ACP mostraron agrupaciones de los caracteres que permiten distinguir a los mamíferos que utilizan las aguas epicontinentales como un grupo funcional respecto al resto de los mamíferos. La agrupación de los caracteres que denotan la vida acuática fueron la natación y la capacidad de bucear, la dependencia de su supervivencia a los cuerpos acuáticos epicontinentales, los hábitos acuáticos estrictos, la optimización hidrodinámica y las orejas de tamaño reducido y se agruparon en ambos análisis. La membrana interdigital es un carácter que en ambos análisis se mostró separada de los demás caracteres ocupando una posición central dentro de los resultados de los análisis.

Respecto a las especies, es marcada la formación de grupos de mamíferos respecto a las relaciones de uso del agua de los mamíferos de México. Ambos análisis mostraron un conjunto de mamíferos de hábitos terrestres y un grupo de mamíferos de marinos y en una posición intermedia en ambos análisis, se agruparon los mamíferos acuáticos epicontinentales: *Castor canadensis*, *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Lontra longicaudis*, *Ondatra zibethicus*, *Rheomys mexicanus*, *Rheomys thomasi* y *Trichechus manatus*. Tanto en el ACP como en el análisis de cúmulos la rata arrocera (*Oryzomys palustris*) se encontró aislada muy cercana a los mamíferos terrestres. Algunos otros mamíferos mostraron similitudes con el grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales sin estar agrupados con ellos, tales como el tapir (*Tapirus bairdii*), el armadillo (*Dasypus novemcinctus*).

De acuerdo con los resultados obtenidos, se propone al grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales como un grupo de mamíferos que presentan adaptaciones morfológicas y ecológicas para la vida acuática y que requieren de un cuerpo de agua epicontinental permanente para llevar a cabo su ciclo de vida y poder sobrevivir. Por tanto, se propone a las siguientes especies como el grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México: el castor (*Castor canadensis*), el tlacuache acuático (*Chironectes minimus*), la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*), la nutria neártica (*Lontra canadensis*), la rata arrocera (*Ondatra zibethicus*), el ratón acuático mexicano (*Rheomys mexicanus*), el ratón acuático (*Rheomys thomasi*) y el manatí (*Trichechus manatus*).

## VII. DISCUSIÓN

### VII.1. Caracteres ecológicos y morfológicos

La morfología de los animales refleja el medio en donde habitan, ya que a través de la evolución, los mamíferos han desarrollado adaptaciones para vivir en diferentes ambientes y de esta manera habitar los diferentes paisajes donde habitan (Kemp, 2005).

Los análisis realizados en este estudio se basaron en características morfológicas y ecológicas de los mamíferos de México; sin embargo, en este estudio no se incluyeron características fisiológicas, las cuales pueden ser de gran utilidad para caracterizar a los mamíferos de hábitos acuáticos, debido a que, desafortunadamente, en la literatura no fue posible encontrar información sobre aspectos fisiológicos de todos los mamíferos de México.

Los mamíferos acuáticos epicontinentales comparten algunos caracteres con organismos marinos, por ejemplo los caracteres de buceo y natación, que son dos actividades distintas y solo algunos mamíferos han desarrollado ambas capacidades. Los mamíferos están ligados al agua básicamente por la necesidad de beber e hidratarse, sin embargo, estos animales hacen usos diferentes del agua, tanto marina como dulceacuícola, de ahí que se presenten caracteres como: vida acuática completa, hábitos acuáticos estrictos, asociación estrecha pero no estricta con el agua, marinos y dulceacuícolas.

El aislamiento térmico es otra característica importante que los animales han desarrollado para sobrevivir (Hickman et al., 2006). En los mamíferos este aislamiento básicamente está dado por dos medios, el aislamiento térmico por pelaje y el aislamiento térmico por grasa corporal, y de ahí que surgen los caracteres: pelaje no denso y capa de grasa subcutánea. A pesar de que la mayoría de los mamíferos marinos muestran un aislamiento térmico por medio de una capa de grasa corporal y los dulceacuícolas por pelo, el manatí (*Trichechus manatus*) es un animal dulceacuícola que presenta gran cantidad de grasa corporal para mantener su temperatura (Husar, 1978).

Las extremidades superiores e inferiores de los mamíferos cobran importancia al tratarse de animales que se desplazan en el medio acuático, los caracteres: apéndices en forma de aletas, uñas o garras no desarrolladas o no funcionales, extremidades con capacidad de sujeción y membrana interdigital, fueron expuestos con el fin de encontrar esas diferencias y similitudes entre el grupo de los mamíferos.

En el análisis de componentes principales y en el análisis de cúmulos, la membrana interdigital se mostró como un carácter que marca la diferencia entre los caracteres acuáticos y los terrestres, lo cual, nos podría indicar que la membrana interdigital está jugando un papel importante en los mamíferos acuáticos epicontinentales, ya que todos los mamíferos acuáticos epicontinentales excepto el manatí, presentan dicha estructura morfológica. Fish y Baudinette (1999) mencionan que los mamíferos semiacuáticos se encuentran en una



posición intermedia entre los organismos acuáticos y terrestres y que esto se debe la anatomía de estos animales. La diferencia en las estructuras morfológicas de los animales es un aspecto muy importante que marca una separación dentro de los mamíferos de acuerdo al hábitat que ocupan ya sea terrestre, marino o acuático epicontinental.

El carácter “asociación estrecha pero no estricta con el agua” resultó ser una característica determinante para conocer quiénes son los mamíferos acuáticos epicontinentales, ya que especies como el tapir (*Tapirus bairdii*), el armadillo (*Dasypus novemcinctus*) y el ratón (*Oryzomys palustris*), son especies que están estrechamente ligadas al agua dulce, sin embargo, un cuerpo de agua permanente no determina completamente su supervivencia, como es el caso de los mamíferos acuáticos epicontinentales, los cuales forzosamente necesitan un cuerpo de agua epicontinental para sus actividades diarias.

Las adaptaciones morfológicas y la ecología de los mamíferos muestran caracteres que nos permitieron identificar al grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales como un grupo ecológico separado del resto de los mamíferos terrestres y marinos de México.

## 7.2. Especies

Dentro de la evolución una gran variedad de linajes de mamíferos han retornado al agua. Para la locomoción y la termorregulación en el medio acuoso, los mamíferos desarrollaron una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales; sin embargo, existen marcadas diferencias entre los organismos de hábitos acuáticos marinos y los epicontinentales (Fish, 2000). Los resultados analizados en este estudio mostraron ciertas relaciones de similitud y disimilitud entre los mamíferos de México.

Los resultados expusieron que *Trichechus manatus* se encuentra agrupado con el conjunto de mamíferos marinos, tales como delfines, pinípedos y ballenas, a pesar de que el manatí habita en agua dulce, incluyendo ríos, lagos, lagunas, estuarios y zonas costeras (Husar, 1978), saliendo al agua salada solo para viajes cortos, traslados o en búsqueda de alimento; sin embargo, el manatí es una especie que permanece sumergida en el agua toda su vida emergiendo para salir a respirar guardando ésta similitud con los mamíferos marinos. Las características morfológicas y ecológicas del manatí y los organismos marinos son muy similares entre ellos expresando otros caracteres coincidentes como son: la forma hidrodinámica del cuerpo, las extremidades anteriores en forma de aletas, el hábito de permanecer toda su vida bajo el agua, incluyendo procesos como la cópula y el nacimiento de las crías, sin embargo, los manatíes son dependientes del agua dulce. El manatí es un mamífero acuático epicontinental de vida acuática completa, a diferencia de los demás mamíferos acuáticos epicontinentales que son de hábitos semiacuáticos y a diferencia de los mamíferos marinos ya que el manatí vive fundamentalmente en aguas epicontinentales.

La rata almizclera *Ondatra zibethicus* es semiacuática, sin embargo en los análisis realizados se asoció mayormente a las especies de hábitos terrestres. Esta rata comparte más caracteres

con los mamíferos terrestres que con los mamíferos acuáticos, sin embargo, es un animal que depende de los cuerpos del agua dulce para poder sobrevivir. Por ejemplo, esta rata muestra bulbos plantares muy marcados como utilidad para el desplazamiento en tierra y también presenta la característica del pelaje denso (Ceballos y Oliva, 2005) como otros mamíferos terrestres, características por las cuales esta especie está estrechamente ligada a los mamíferos terrestres pero ocupando hábitats acuáticos epicontinentales.

El grupo funcional de los MAE está relacionado con otras especies asociadas a cuerpos de agua y que presentan algunas adaptaciones a la vida acuática, pero que no requieren forzosamente de un cuerpo de agua permanente para sobrevivir, además de que no existen datos que mencionen su capacidad de buceo, solo del uso de cuerpos de agua superficialmente para nadar tal es el caso de los roedores del género *Oryzomys* (*O. couesi*, *O. palustris*, *O. mexicanus* y *O. texensis*) (León-Paniagua, coms. pers. 2016).

Los armadillos (*Dasyopus novemcintus*) son animales capaces de nadar distancias considerables o caminar bajo el agua en aguas no profundas y en distancias cortas (McBee y Baker, 1982). Sin embargo, la morfología de su cuerpo no presenta las estructuras adecuadas para tener la capacidad de bucear o nadar grandes distancias. El análisis de componentes principales y el análisis de cúmulos agruparon a este mamífero dentro de los mamíferos asociados a los cuerpos de agua por su estrecha relación con ellos, sin embargo, para este estudio, no se considera como mamífero acuático epicontinental debido a la incapacidad de sumergirse y caminar bajo el agua. El mapache (*Procyon lotor*) es otro mamífero estrechamente asociado a los cuerpos de agua, sin embargo, asimismo que los armadillos no poseen la capacidad de buceo.

Otro animal estrechamente asociado al agua es el tapir (*Tapirus bairdii*), que en ocasiones se considera como un animal terrestre y acuático (Aranda, 2012); sin embargo, en este estudio no se consideró como un mamífero acuático epicontinental ya que de acuerdo a los caracteres analizados, no cuenta con la capacidad de bucear como otros mamíferos semiacuáticos, sino que se sumerge caminando en busca de plantas acuáticas o como refugio para refrescarse o protegerse y no depende parcialmente de un cuerpo permanente de agua dulce para su supervivencia.

### **7.3. Mamíferos acuáticos epicontinentales**

Todos los mamíferos dependen del agua dulce en mayor o menor medida. Hay mamíferos que solo ocupan el agua para funciones muy esenciales para su supervivencia, es decir solo para beber e hidratarse pero no usan los cuerpos de agua para nadar o sumergirse en ellos. Hay mamíferos que utilizan medianamente el agua como los tapires, los armadillos, los mapaches, algunos ratones, entre otros, que son animales que permanecen un tiempo dentro de charcas o estanques pero no desarrollan totalmente la capacidad de nadar o bucear y hay mamíferos que dependen del agua para sus ciclos vitales o la utilizan como protección para

escapar de depredadores o para encontrar su alimento y dependen de los cuerpos de agua para su supervivencia, este grupo de animales se pueden subdividir en dos grandes grupos, existen los mamíferos que dependen de aguas saladas como ballenas, delfines y orcas, y mamíferos que utilizan agua dulce como lo son castores, nutrias o manatíes.

En este trabajo se propone al grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales como aquellos mamíferos que ocupan el agua dulce para su supervivencia y que a través de la evolución han desarrollado la capacidad de nadar y bucear, al grado de que no podrían sobrevivir sin estas condiciones. Así pues, bajo los análisis realizados en este estudio, estas especies son el tlacuache acuático (*Chironectes minimus*), la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*), la nutria neártica (*Lontra canadensis*), el manatí (*Trichechus manatus*), el castor (*Castor canadensis*), la rata arrocera (*Ondatra zibethicus*), el ratón acuático mexicano (*Rheomys mexicanus*) y el ratón acuático (*Rheomys thomasi*).

Es importante mencionar que a pesar de que los mamíferos acuáticos epicontinentales habitan en cuerpos de agua, los análisis realizados no los agruparon con los mamíferos marinos (cetáceos y pinnípedos). Probablemente se debe a la diferencia de hábito ecológico de ambos grupos, ya que tanto MAE como mamíferos marinos viven en ambientes acuáticos, sin embargo éstos dos ambientes son muy contrastantes, lo cual se ve reflejado en las adaptaciones de ambos grupos (Fish, 2000) (Cuadro 6).

**Cuadro 6. Hábito de ocupación del agua de mamíferos dulceacuícolas y marinos. Ejemplos para mamíferos mexicanos.**

Hábito	Tiempo de permanencia en el agua	Ejemplos	
Marino completo	Todo su ciclo vital	Cetáceos: ballenas, delfines y orcas	
Dulceacuícola completo	Todo su ciclo vital	Sirénidos: Manatíes	MAE
Marino semiacuático	Intermitente, pero dependiente de ella para sus funciones vitales	Pinnípedos: Lobo marino y focas Carnívoros: Nutrias	
Dulceacuícola semiacuático	Intermitente, pero dependiente de ella para sus funciones vitales	Roedores: Castor, rata arrocera y ratones acuáticos Didelfimorfos: Tlacuache acuático	MAE MAE

Los MAE presentan diversas características morfológicas y ecológicas que les han permitido adaptarse a la vida acuática (Fish, 2000), dichas características fueron útiles para diferenciar a las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales (MAE) mexicanos del resto de los mamíferos de México. Tal y como se obtuvo en el análisis de ordenación (análisis de componentes principales) y el análisis de similitud (análisis de cúmulos), los MAE se encuentran fuertemente relacionados entre sí, ya que comparten diversas adaptaciones a la vida acuática; aunque no todas son compartidas entre sí, fue posible observar que a pesar de ser organismos de diferentes órdenes de mamíferos (Sirenia, Carnivora, Didelphimorphia y Rodentia) (Cuadro 7) presentan rasgos evolutivos hacia una vida acuática, lo cual, sugiere que la adaptación al medio acuático ha aparecido en diferentes ocasiones tal y como sucedió en los cetáceos y los pinnípedos que se adaptaron a medio marino (Uhen, 2007).

**Cuadro 7. Clasificación taxonómica de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales de México** (Ceballos y Arroyo-Cabral, 2012).

Orden	Familia	Subfamilia	Especie
Didelphimorphia	Didelphidae	Didelphinae	<i>Chironectes minimus</i> (Zimmermann, 1780)
Carnivora	Mustelidae	Lutrinae	<i>Lontra canadensis</i> (Schreber, 1777) <i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)
Sirenia	Trichechidae	----	<i>Trichechus manatus</i> (Linnaeus, 1758)
Rodentia	Castoridae	----	<i>Castor canadensis</i> (Kuhl, 1820)
	Muridae	Arvicolinae	<i>Ondatra zibethicus</i> (Linnaeus, 1766)
		Neotominae	<i>Rheomys mexicanus</i> (Goodwin, 1959) <i>Rheomys thomasi</i> (Dickey, 1928)

Los análisis realizados inicialmente separan a los mamíferos terrestres de los mamíferos acuáticos. Los análisis mostraron una separación del conjunto de los mamíferos terrestres y marinos y en una posición intermedia los epicontinentales. Los MAE presentan algunos caracteres del grupo de los mamíferos terrestres; esto se debe a que tal y como menciona Reidenberg (2007), las adaptaciones a la vida acuática en los mamíferos aparecieron en organismos que originalmente eran terrestres. En los análisis previamente mostrados se

puede observar que los MAE forman un grupo particular, a excepción del manatí (*Trichechus manatus*) que se observa como un organismo aislado en el límite de los mamíferos terrestres y el grupo de los mamíferos marinos; ésto se debe a que dentro de sus hábitos ocupa aguas epicontinentales pero tiene la capacidad de usar temporalmente el medio marino. Además, comparte características con los mamíferos marinos –en especial con los cetáceos– como el aislamiento térmico y flotabilidad por grasa, así como la condición de ser un animal acuático estricto.

En los análisis de este estudio no se incluyeron a los quirópteros debido a su hábito volador, cabe mencionar que aunque algunos murciélagos piscívoros encuentran su alimento en los cuerpos de agua, no han desarrollado la capacidad de buceo y natación, ni las adaptaciones morfológicas y ecológicas como en los mamíferos acuáticos epicontinentales propuestos en este trabajo.

El estudio de los mamíferos acuáticos epicontinentales en México no ha sido abordado como un conjunto, sin embargo existen investigaciones aisladas de diferentes aspectos de algunas especies como *Lontra longicaudis*, *Castor canadensis* y *Trichechus manatus*, y existen muy pocos estudios en México de las demás especies acuáticas epicontinentales, es decir, *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Ondatra zibethicus*, *Rheomys thomasi* y *Rheomys mexicanus* (Leopold, 1959; Marshall, 1978; Colmenero y Hoz, 1986; Colmenero-Rolón, 1988; Gallo et al., 2002; Gallo, 1997; Gallo, 1991; Larivière y Walton, 1998; Mellink y Luévano, 1998; Lefebvre et al., 2001; Santos-Moreno et al., 2003; Mellink y de la Cerda, 2004; Ortega-Ortiz et al., 2004; Ceballos, 2005; Gallo y Casariego, 2005; Mellink y Luévano, 2005; Jiménez-Pérez 2005; Reid et al., 2008; Polechla-Jr. y Carrillo-Rubio, 2009; Castelblanco-Martínez, 2010; Aranda, 2012; Daniel-Rentería et al., 2012; Lopes-Rheingantz et al., 2014 y Luna-Aranguré, 2015, por citar algunos).

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), solo menciona a algunas especies de mamíferos acuáticos epicontinentales en categorías de riesgo a nivel mundial; sin embargo, para México, a pesar de ser especies no endémicas, de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010 la mayoría de los mamíferos acuáticos epicontinentales están mencionados en alguna categoría de riesgo o no consideradas, como el caso de la nutria neártica (Cuadro 8).

**Cuadro 8. Categorías de riesgo de los mamíferos acuáticos epicontinentales de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010 así como a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).**

Nombre Científico	Nombre común	Distribución en México	Categoría NOM 059	Categoría UICN (internacional)
<i>Chironectes minimus</i>	tlacuache de agua, cuica de agua	no endémica	En peligro de extinción	Menor preocupación
<i>Lontra canadensis</i>	nutria neártica, perro de agua	no endémica	No considerada	Menor preocupación
<i>Lontra longicaudis</i>	nutria neotropical, perro de agua	no endémica	Amenazada	Casi amenazada
<i>Trichechus manatus</i>	manatí del Caribe	no endémica	En peligro de extinción	Vulnerable
<i>Castor canadensis</i>	castor	no endémica	En peligro de extinción	Menor preocupación
<i>Ondatra zibethicus</i>	rata almizclera	no endémica	Amenazada	Menor preocupación
<i>Rheomys mexicanus</i>	ratón acuático mexicano	endémica	Sujeta a protección especial	En peligro de extinción
<i>Rheomys thomasi</i>	ratón acuático chiapaneco	no endémica	Sujeta a protección especial	Casi amenazado

Cabe mencionar que este estudio se realiza con el fin de aproximarnos a una definición cuantitativa de este conjunto de mamíferos habitantes del medio acuático epicontinental. La propuesta de este concepto, pretende proponer las bases para el estudio de este conjunto de animales.

## VIII. CONCLUSIONES

- Es posible agrupar a los MAE de México de acuerdo a sus caracteres morfológicos y ecológicos y a partir de esta agrupación proponemos su clasificación como grupo funcional.
- En este trabajo se destaca la importancia de la morfología y los hábitos ecológicos de los mamíferos para proponer un grupo de organismos que no se han reconocido formalmente.
- Los resultados de los análisis indicaron que los mamíferos acuáticos epicontinentales de México son: *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Lontra longicaudis*, *Trichechus manatus*, *Castor canadensis*, *Ondatra zibheticus*, *Rheomys mexicanus* y *Rheomys thomasi* ya que presentan adaptaciones únicas para habitar cuerpos de agua epicontinentales.
- Dentro del grupo de los mamíferos acuáticos epicontinentales existe una diferencia en el tiempo de permanencia en el agua. El uso del agua puede ser intermitente, como el caso de *Chironectes minimus*, *Lontra longicaudis*, *Lontra canadensis*, *Castor canadensis*, *Ondatra zibheticus*, *Rheomys mexicanus* y *Rheomys thomasi* o permanente, como el caso de *Trichechus manatus*; sin embargo, todas estas especies tienen una dependencia del agua para su subsistencia y son capaces de nadar y bucear.
- De acuerdo con los análisis, los caracteres que denotan a un mamífero acuático epicontinental son: la capacidad de buceo, la dependencia del animal a los cuerpos acuáticos epicontinentales para su supervivencia y una morfología adaptada para la vida acuática.
- La membrana interdigital es una estructura morfológica de suma importancia para la vida acuática, la cual le permite a los organismos que la presentan la capacidad de desplazamiento tanto en tierra como en el agua.
- El análisis de componentes principales y el análisis de cúmulos permitieron encontrar las relaciones de similitud entre los mamíferos de México, en las cuales muestran la separación de tres grupos principales, que corresponden a los mamíferos marinos, terrestres y mamíferos acuáticos epicontinentales, además algunas especies fuertemente relacionadas al agua.

**CAPÍTULO II**  
**DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS ACUÁTICOS EPICONTINENTALES DE**  
**MÉXICO**



## RESUMEN

Los mamíferos de aguas epicontinentales son un conjunto de animales que ocupan el agua dulce para procesos vitales. En México se encuentran ocho especies: el tlachuache acuático (*Chironectes minimus*), la nutria neártica y la nutria neotropical (*Lontra canadensis* y *L. longicaudis*, respectivamente), el manatí (*Trichechus manatus*), el castor (*Castor canadensis*), la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) y dos especies de ratones (*Rheomys mexicanus* y *Rheomys thomasi*). El objetivo de este estudio fue conocer la distribución geográfica de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México, lo cual se llevó a cabo por medio del modelado de sus nichos ecológicos. Se diseñaron filtros de limpieza de datos para asegurar la máxima calidad de los mismos previo al modelado. Se utilizaron las 19 capas ambientales de WorldClim y seis capas hidrológicas Hydro1K; los modelos de distribución se obtuvieron por medio de los algoritmos de Máxima Entropía (MaxEnt) y Bioclim. Los resultados muestran las áreas de distribución potencial para los mamíferos acuáticos epicontinentales en México y sus fronteras al norte y sur del país, así como los cuerpos de agua que ocupan bajo una combinación de variables climáticas e hidrológicas. Las variables más importantes para la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales fueron: la acumulación de flujo, la pendiente, la precipitación, la exposición de la pendiente, la estacionalidad de la temperatura, la dirección de flujo, el índice topográfico, la temperatura media del trimestre más húmedo, la temperatura media del trimestre más seco y el modelo digital de elevación. Es de suma importancia conocer la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales, ya que el grado de deterioro de los cuerpos de agua dulce en México es alarmante, asimismo, entender la distribución de estas especies servirá como fundamento para diseñar estrategias de conservación e implementar áreas de protección para los animales y los cuerpos de agua en que éstos habitan.

**Palabras clave:** Bioclim, Conservación, Distribución potencial, Mamíferos dulceacuícolas, Máxima Entropía, Modelos de nicho ecológico

## ABSTRACT

Mammals of epicontinental waters are a set of animals that occupy fresh water for vital processes. In Mexico, we recognize eight species: the aquatic opossum (*Chironectes minimus*), the nearctic otter and neotropical otter (*Lontra canadensis* and *L. longicaudis*, respectively), the manatee (*Trichechus manatus*), the beaver (*Castor canadensis*), the muskrat (*Ondatra zibethicus*), and two species of mice (*Rheomys mexicanus* and *Rheomys thomasi*). The main goal of this study was to know the geographic distribution of the aquatic epicontinental mammals of Mexico which was carried out through the modeling of their ecological niches. Different data-cleaning filters were designed for quality control before modeling. The WorldClim climatic dataset (19) and the Hydro1K hydrological layers (6) were used and the distribution models were obtained using the Maximum Entropy (MaxEnt) and Bioclim algorithms. The results show the potential distribution areas for epicontinental aquatic mammals in Mexico and their borders to the north and south of the country, as well as the water bodies that they occupy under a combination of climatic and hydrological variables. The most important variables for the distribution of the epicontinental aquatic mammals were: the flow accumulation, the slope, the precipitation, the exposure of the slope, the seasonality of the temperature, the direction of flow, the topographic index, the average temperature of the wettest quarter, the average temperature of the driest quarter and the digital elevation model. Knowing the distribution of epicontinental aquatic mammals is of primordial importance since the degree of deterioration of freshwater bodies in Mexico is alarming, thus understanding the distribution of these species may contribute for designing conservation strategies, such as implementing protection areas for these animals and the water bodies in which they inhabit.

**Keywords:** Aquatic freshwater mammals, Bioclim, Conservation, Ecological niche modeling, Maximum Entropy, Potential distribution

## I. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas acuáticos epicontinentales son todas aquellas aguas superficiales que se distribuyen en los continentes, son ecosistemas dinámicos y diversos que albergan una rica diversidad de especies y hábitats (Lachavanne, 1997; Cervantes 2007; Arriaga et al., 2000). Estos sistemas suministran productos y servicios ecosistémicos a las sociedades humanas, como el abastecimiento de agua, control de erosión y formación de suelos, depuración del agua, producción de alimentos, recarga de acuíferos, reciclamiento de nutrientes y materiales de desecho, recreación y paisaje, regulación del clima y hábitat a gran cantidad de especies, por citar algunos (Herzing, 2002; Arriaga et al., 2000), lo que ejerce una alta presión humana por la demanda de los servicios antes mencionados (Lachavanne, 1997).

Desafortunadamente, los cuerpos de agua dulce son demasiado vulnerables y presentan procesos de contaminación y sobrexplotación de recursos debido principalmente a actividades humanas (Herzing, 2002; Collen et al., 2014); esta situación compromete a las poblaciones humanas y a la biota que depende de ellos (Sánchez, 2007).

Existe evidencia creciente de que las especies en los sistemas de agua dulce están amenazadas y en declive (Darwall et al., 2011; Collen et al., 2014) mucho más que sus contrapartes marinos o terrestres (Strayer y Dudgeon 2010; Collen et al., 2014), aspecto preocupante ya que estos sistemas albergan un numeroso grupo de especies que dependen necesariamente de cuerpos de agua en toda o alguna parte de su ciclo de vida (Cervantes, 2007).

En particular, los mamíferos de aguas epicontinentales son un conjunto de animales que ha ocupado el agua para procesos vitales. En México, las especies de este grupo son: el tlachuache acuático (*Chironectes minimus*), la nutria neártica y la nutria neotropical (*Lontra canadensis* y *L. longicaudis*, respectivamente), el manatí (*Trichechus manatus*) el castor (*Castor canadensis*), la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) y dos especies de ratones (*Rheomys mexicanus* y *Rheomys thomasi*).

Las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales en México están mencionadas dentro de alguna categoría de riesgo por la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2010, por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), así como la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES).

En las últimas dos décadas se ha generado un cúmulo de estudios sobre ecología, biogeografía y conservación, que han permitido tener una visión más completa de los patrones y procesos sobre la estructura y función de las poblaciones y comunidades de los mamíferos de México (Ceballos et al., 2002); no obstante, existen muy pocos estudios sobre la biología, ecología, distribución y estado de conservación de los mamíferos de aguas

epicontinentales, debido a las limitaciones en el conocimiento de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en México, aunado al vacío de estudios en diversos grupos de animales (Arriaga et al., 2000).

Una herramienta útil para conocer la distribución de las especies cuando se cuenta con muy poca información de ellas es el modelado del nicho ecológico (Franklin, 2010; Peterson et al., 2011). Este enfoque metodológico permite estimar las condiciones ambientales bajo las cuales las especies viven a partir tan solo de registros de presencia y un conjunto de variables ambientales en formato de mapas digitales que son condicionantes de la distribución de cada especie (Elith y Leathwick, 2009; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). El conocimiento de las áreas de distribución de estas especies resulta útil para diseñar áreas de conservación o tomar decisiones de protección para éstas.

Comprender y analizar los patrones a gran escala de la variación espacial en la distribución de las especies es el centro de muchas cuestiones fundamentales de la biología, la conservación y la macroecología (Collen et al., 2014). El propósito de este trabajo fue analizar la distribución geográfica de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales por medio de la modelación de sus nichos ecológicos ya que el conocimiento de las áreas de distribución de estas especies resultará útil para tomar decisiones de protección para éstas especies y sus hábitats.

## II. ANTECEDENTES

Los cuerpos de agua dulce son patrimonio por los servicios que ofrecen, entre ellos, porque son hábitat de especies con fascinantes adaptaciones a la vida acuática, que en muchos casos son especies raras, están amenazadas o son especies relictas; por ejemplo: castores, tlacuaches acuáticos, nutrias, ratas y ratones. En México se han realizado diferentes investigaciones sobre la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales, como conjunto han recibido poca atención en cuanto a su estudio biogeográfico.

El tlacuache acuático (*Chironectes minimus*) es una especie de hábitats tropicales y subtropicales. Es rara en su rango de distribución, el cual se extiende desde el sur de México, Centro América, Colombia, Venezuela, las Guyanas, Ecuador, Perú, Paraguay, Brasil y hasta Argentina (Marshall 1978; Prieto Torres y Pinilla Buitrago 2017). En México, esta especie se distribuye en Chiapas y el Istmo de Tehuantepec, en parte de los estados de Veracruz, Oaxaca y Tabasco (Aranda 2012).

Actualmente la nutria neártica (*Lontra canadensis*) se encuentra desde Alaska, hasta la costa Este de los Estados Unidos y Canadá, así como en los estados que rodean los Grandes Lagos en dichos países, y se distribuye en costas del Océano Atlántico, desde Canadá hasta el Golfo de México, además del lado del Pacífico Norteamericano (Larivière y Walton 1998). En México, la nutria neártica se encuentra distribuida de manera restringida y con pocos registros documentados en Baja California, Coahuila, Nuevo León, Sonora, Chihuahua y Tamaulipas (Gallo-Reynoso, 1997; Gallo y Casriego, 2005; Polechla-Jr. y Carrillo-Rubio, 2009; Ceballos y Carrillo-Rubio, 2017; Gallo-Reynoso com. pers. 2015).

La nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) es un mamífero semiacuático de hábitos solitarios. Habita desde el noroeste de México hasta el sur de Uruguay y Paraguay en ríos y arroyos de corriente rápida. Se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1800 m de altitud en vegetación riparia asociada a bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Larivière 1999; Gallo y Casariego 2005; Aranda 2012). Esta especie tiene una amplia distribución geográfica en la República Mexicana (Gallo, 1997), además de ser la nutria más común en el país (Gallo, 1991). Su distribución en México abarca la Península Yucatán y el sur del país, hasta el estado de Morelos, de ahí, su distribución se bifurca, llegando al sur de Tamaulipas, por el lado del Golfo de México, y a Sonora y Chihuahua por el lado del Pacífico (Aranda, 2012); por lo tanto, se ha reportado en diferentes zonas de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur en la vertiente del Pacífico, en las vertientes de la Sierra Madre Oriental en la región del Golfo de México, y en la mayor parte de la Península de Yucatán, registrándose en 21 estados de la República Mexicana (Gallo-Reynoso, 1991).

Una propuesta de la distribución potencial de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) fue desarrollada por Lopes-Rheingantz et al. (2014) quienes propusieron un modelo de distribución basándose en registros de presencias de la especie registradas entre 1991 y 2012 desde el norte de México, hasta el norte de Argentina, incluyendo Uruguay, así como las variables ambientales de WorldClim, datos de elevación, densidad de población humana, cobertura vegetal y porcentaje de cuerpos de agua. Sus resultados identifican las áreas de distribución de la especie, las variables que influyen dicha distribución y verifican si la red actual de áreas protegidas mundiales es más adecuada para la nutria neotropical, que las áreas no protegidas, con fines de identificar áreas para la conservación de las nutrias neotropicales.

Luna-Aranguré (2015) describió la distribución potencial y abundancia relativa de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en la cuenca hidrológica Río Huicicila, Nayarit, México, donde concluye que el modelado de nicho ecológico resultó ser una herramienta poderosa que permitió representar y entender factores causales que definen la distribución de la nutria neotropical, y que los modelos de nicho ecológico cobran importancia dado que es posible obtener valiosa información ecológica para ser empleada en el entendimiento, manejo y conservación de esta especie y virtualmente de cualquier otra.

El manatí (*Trichechus manatus*) es un mamífero acuático herbívoro que habita costas, estuarios, ríos y lagos desde Florida, Estados Unidos de América, hasta las costas centrales de Brasil, incluyendo las Antillas mayores (Husar 1978; Lefebvre et al., 2001). La distribución histórica del manatí dentro del Golfo de México se extendía desde Tamaulipas hasta Yucatán, sin embargo, su distribución en estas costas está fragmentada (Colmenero y Hoz 1986; Lefebvre et al., 2001; Fertl et al., 2005), actualmente se reconocen dos subespecies, *Trichechus manatus latirostris* (manatí de la Florida) y *Trichechus manatus manatus* (manatí) (Rathbun, et al., 1986).

Actualmente, se puede reconocer una población pequeña y dispersa habitando varios ríos de Veracruz (Daniel-Rentería et al., 2012); otra población en las costas de Quintana Roo (Colmenero-Rolón, 1988; Castelblanco-Martínez, 2010 Gallo-Reynoso, coms. pers. 2018) y una tercera población, que habita en la cuenca de los ríos Grijalva y Usumacinta, siendo esta última la más significativa (Ortega-Ortiz et al., 2004). Jiménez-Pérez (2005) utilizó modelos de regresión logística para realizar modelos predictivos del manatí (*Trichechus manatus*) en el noreste de Costa Rica y el sureste de Nicaragua. Con las mediciones de parámetros hídricos generaron información ambiental que relacionaron posteriormente a los registros de la especie en el sitio de estudio obtenidos de diferentes fuentes de investigación, haciendo una discusión de la influencia de variables ambientales como factores que afectan la distribución de esta especie en el área

La distribución histórica del castor (*Castor canadensis*) se ha reportado para Norteamérica, desde Alaska, Canadá, Estados Unidos de América y hasta el norte de México (Jenkins y Busher, 1979). En México, las poblaciones de castores reportadas se encuentran en los estados de Baja California, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Sonora y Tamaulipas (Leopold, 1959; Gallo-Reynoso et al., 2002; Mellink y Luévano, 1998, Ceballos, 2005), habitando en arroyos, estanques y márgenes de grandes lagos (Jenkins y Busher, 1979).

La distribución registrada para la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) en Norteamérica es desde las cercanías del Ártico hasta el norte del Golfo de México; sin embargo, esta especie ha sido ampliamente introducida a muchas áreas de Norteamérica, Europa y Sudamérica, siendo actualmente Europa, Escandinavia, Japón y Rusia áreas donde la rata tiene poblaciones viables (Willner et al., 1980). En México, se ha reportado la distribución de la rata almizclera en poblaciones aisladas en zonas como el Valle de Mexicali (Mellink y de la Cerda, 2004) y al norte de los estados de Baja California, Chihuahua, Coahuila y Sonora (Leopold, 1959; Mellink y Luévano, 2005).

El ratón acuático *Rheomys mexicanus* es endémico al norte de Oaxaca. Se le ha registrado en los distritos de Miahuatlán, Juchitán e Ixtlán, en la Sierra Madre del Sur, el Istmo de Tehuantepec y Sierra Norte de Oaxaca, así como en Guelatao, San Jose Lachiquiri, Unión Hidalgo y Tontatepec (Santos-Moreno et al., 2003).

Al ratón acuático *Rheomys thomasi* se le encuentra a lo largo de arroyos, a veces de tamaño pequeño, y se distribuye desde México hasta Costa Rica. Sin embargo, en México solo se le ha encontrado en localidades del estado de Chiapas, en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, su distribución es restringida y poco abundante, es considerada como una rata rara (Ceballos, 2005; Reid et al., 2008).

En este estudio, se tomaron únicamente los datos de presencia de las especies debido a que son los únicos disponibles para estas especies (Elith y Leathwick 2009; Peterson et al., 2011; Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Sin embargo, el principal problema con tales datos es que el propósito y los métodos de recolección rara vez se conocen, por lo que las ausencias no pueden deducirse con certeza (Elith et al., 2006), esto hace un problema que afecta a los modelos de nicho. El modelado de distribuciones se ve afectado directamente por el patrón de registros de presencias de las especies, así como su detectabilidad, ya que puede que una especie no se haya registrado aunque esté presente en esa área y viceversa, que el registro de la presencia haya sido casual pero que no sean áreas adecuadas para el establecimiento de poblaciones viables ya que las especies no son perfectamente detectables y no pueden ocupar todo el hábitat adecuado (Elith et al., 2011).

A través del tiempo se han desarrollado diferentes algoritmos para realizar modelos de nicho ecológico. Éstas propuestas metodológicas para estimar el nicho de las especies tienen cada

una sus especificaciones, fortalezas y limitaciones. El enfoque de Máxima Entropía (MaxEnt) es un algoritmo que ha mostrado tener buen desempeño (Phillips et al., 2006) y es un método comúnmente usado para hacer inferencias y generar MDE (Phillips et al., 2006; Torres et al., 2012; Clément et al., 2014). MaxEnt es un algoritmo que ofrece ventajas en comparación con otros métodos de modelado, una de estas ventajas es que este algoritmo puede aprovechar los datos de presencia de una especie incorporando información ambiental (datos del entorno) del área de estudio (Phillips et al., 2006), sin embargo, al ser un método que utiliza puntos de presencia de especies y datos ambientales, presenta solo predicciones estadísticas de la distribución de las especies (Elith et al., 2011).

Bioclim es un algoritmo que utiliza datos de solo presencia, éste método fue el primer método para modelar el nicho ecológico de las especies y hasta nuestros días es ampliamente usado en diversas aplicaciones en biogeografía, conservación, identificación de áreas potenciales para especies invasoras, impactos del cambio climático, entre otros (Booth et al., 2014). Comparado con los métodos más recientes, como MaxEnt, Bioclim ofrece un enfoque más simple de la modelación de especies. Este método genera envolturas climáticas en un espacio n-dimensional con base en la variación de los valores en cada variable ambiental (Booth et al., 2014). Además, Bioclim se ha aplicado con éxito a una amplia gama de especies (Doran y Olsen 2001).

Los modelos de nicho ecológico, son una herramienta importante para la evaluación de la distribución espacial de especies terrestres, sin embargo, su aplicabilidad ha sido poco explorada en el medio acuático (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Ibarra-Montoya et al., 2012).

Algunos estudios que han explorado el uso de los modelos de nicho ecológico en sistemas acuáticos con diferentes grupos de estudio han obtenido buenos resultados. Por ejemplo, Ibarra-Montoya et al. (2012) elaboraron el mapa predictivo de la distribución de *Mycrocystis sp.* (Cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México y mencionan que el uso del modelado de nicho ecológico es una herramienta adecuada para la evaluación espacial de microalgas en ambientes acuícolas. El mismo autor realizó modelos de nicho ecológico mediante el programa MaxEnt (Máxima Entropía) en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa para evaluar la distribución potencial de fitoplancton, asimismo, identificar las áreas de alta riqueza específica y las especies de distribución restringida. En este estudio se utilizaron nueve variables físico-químicas y biológicas del agua. Con su estudio ilustran el potencial de aplicación del enfoque de modelado de nicho en ecosistemas acuáticos (Ibarra-Montoya et al., 2010).

Domínguez-Domínguez et al. (2006) realizaron el modelado de la distribución de peces vivíparos del grupo Goodeinos con el algoritmo GARP (*genetic algorithm for rule-set prediction*), con fines de evaluar el estado de conservación de dichos peces, donde la



predicción de la distribución de especies funcionó bien para la mayoría de las especies. También con peces se llevó a cabo otro análisis para probar la eficacia del modelado de nicho ecológico para predecir posibles distribuciones en doce especies de agua dulce se distribuyen en Kansas, Estados Unidos de América, usando el algoritmo de inteligencia artificial GARP, encontrando una excelente capacidad predictiva de los modelos (McNyset, 2005). Igualmente con peces y con el algoritmo GARP, se utilizó el enfoque del modelado de nicho para generar predicciones del potencial invasor de la carpa común y la tilapia del Nilo en América, Europa y Asia donde el modelado de nicho ecológico ofreció predicciones sólidas del potencial geográfico de las especies exóticas lo que ayudó a comprender mejor su capacidad para establecerse en escalas amplias (Zambrano et al., 2006).

### III. JUSTIFICACIÓN

A nivel mundial, los cuerpos de agua epicontinentales representan uno de los ecosistemas más amenazados (Vörösmarty et al., 2010). México no es la excepción, ya que a pesar de ser uno de los países con mayor diversidad biológica (Arriaga et al., 2000), existe una preocupante situación sobre la conservación de los cuerpos de agua dulce en México y las amenazas que sufren los mamíferos acuáticos epicontinentales.

De acuerdo con la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2010, la mayoría de los mamíferos de agua dulce son especies que están amenazadas o en alguna categoría de riesgo, ya que uno de los problemas más preocupantes para estos mamíferos es la degradación ambiental, tanto por la destrucción de su hábitat o por amenazas directas o indirectas como la cacería no sustentable y el aprovechamiento ilegal de subproductos (piel, carne, grasa, etc.) (Strayer y Dudgeon, 2010; Vörösmarty et al., 2010; Collen et al., 2014). Además, se sabe muy poco acerca de algunas de las especies y no existen datos suficientes para determinar el estado de sus poblaciones (Veron et al., 2008). Sumado a estas amenazas directas, el cambio climático representa un problema global que afecta en gran medida la integridad y la función de los ecosistemas incluyendo los sistemas de agua dulce (Dudgeon et al., 2006).

Con relación a las especies en riesgo, un problema fundamental para la protección de algunos mamíferos es la falta de información adecuada acerca de su distribución geográfica (Ceballos et al., 2002). Esto hace urgente el estudio de la diversidad y el riesgo de extinción de las especies, por lo cual, se requieren estudios para identificar patrones en la distribución de las especies (Collen et al., 2014).

Dada la preocupante situación de los cuerpos de agua dulce en México y el preocupante panorama futuro para los mamíferos acuáticos epicontinentales, resulta necesario hacer un análisis de la distribución geográfica que estas especies ocupan, así como tener una aproximación de las características del ambiente que determinan la distribución de estas especies.

En tiempos recientes, la disponibilidad de datos ambientales, el avance tecnológico y el acervo de datos biológicos, han impulsado un rápido aumento del estudio de los modelos de predicción, de los requisitos ambientales de las especies y de su distribución geográfica aplicados a diversas cuestiones como conservación, ecología, evolución, entre otras (Phillips et al., 2006; Zimmermann et al., 2010). El modelado del nicho ecológico es una herramienta importante para la evaluación de la conservación de especies terrestres; sin embargo, su aplicabilidad ha sido poco explorada en el medio acuático (Domínguez-Domínguez et al., 2006). En México, el modelado de nichos y distribuciones ha sido ampliamente utilizado para el estudio de diferentes taxones, incluyendo mamíferos. Sin embargo, no existe un análisis específico para los mamíferos acuáticos epicontinentales.

## **IV. OBJETIVOS**

### **IV.1. Objetivo general**

Analizar la distribución geográfica de las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales de México por medio de la modelación de sus nichos ecológicos.

### **IV.2. Objetivos particulares**

- a) Reunir y organizar los registros de presencia de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales.
- b) Reunir y analizar datos de variables ambientales en sitios de la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales.
- c) Identificar las variables ambientales que influyen en la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales.
- d) Modelar los nichos ecológicos de las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales de México.
- e) Generar mapas de distribución potencial de las especies analizadas.

## V. ZONA DE ESTUDIO

La República Mexicana se encuentra ubicada entre los 32° 43' - 14° 32' N y los 86° 42' - 118° 22' O, con una extensión territorial de 1 958 201 km<sup>2</sup>, de los cuales 1 953 128 km<sup>2</sup> son superficie continental y 5 073 km<sup>2</sup> corresponden a superficie insular (INEGI, 1991). Comparte fronteras con los Estados Unidos de América al norte y con Guatemala y Belice al sur. Se encuentra rodeado al este por el Golfo de México, al sureste por el Mar Caribe y al oeste por el Océano Pacífico. Entre la Península de Baja California y la parte continental se ubica el Golfo de California (INEGI 1991).

De acuerdo con la vegetación potencial (cubierta vegetal que probablemente cubriría el territorio nacional en ausencia de las actividades humanas) de México, los matorrales xerófilos serían la cubierta vegetal más extensa en el país (cerca del 34% de la superficie), seguidos por las selvas (29%), los bosques templados (cerca del 24%) y los pastizales (10%). Las menores coberturas (inferiores al 1% del territorio) corresponderían a los tipos de vegetación de condiciones particulares, como son los palmares, los matorrales submontanos, la vegetación de dunas costeras y los chaparrales, entre muchos otros (SEMARNAT 2010). El territorio nacional está cubierto en un 81.7% únicamente por 6 grupos de suelos dominantes: Leptosol (28.3%), Regosol (13.7%), Phaeozem (11.7%), Calcisol (10.4%), Luvisol (9.0%) y Vertisol (8.6%), de acuerdo a la “Base Referencial Mundial del Recurso Suelo” (SEMARNAT 2010). Respecto al uso de suelo, el 23% de la superficie nacional se ha transformado en agroecosistemas, es decir, ecosistemas modificados y manipulados por el hombre que involucran a la agricultura y a la ganadería con la finalidad de obtener bienes, servicios y productos de consumo humano de interés para una localidad, o para su venta en el mercado (SEMARNAT 2010).

México presenta a lo largo de su territorio un intervalo de temperaturas que van desde los 2 hasta los 30 °C en promedio al año (SEMARNAT 2010). El país cuenta con una gran diversidad de climas que pueden clasificarse según su temperatura en: cálido, templado y frío; y de acuerdo con la humedad existente en el medio en: húmedo, subhúmedo y seco (García 2004) además existen otras clasificaciones basadas en la altura del territorio o estacionalidad de las lluvias. La red hidrográfica se desarrolla en función de las características del relieve. En México se reconocen tres grandes vertientes, es decir, tres declives generales por donde corre el agua de los ríos. Los nombres de estas vertientes obedecen al sitio en el que desaguan los ríos que corren por cada una de ellas y son (SEMARNAT 2010):

a) La vertiente del Golfo de México y Mar Caribe. Vertiente cuyos ríos terminan o descargan en el Golfo de México y en el Mar de las Antillas, ambos pertenecientes al Océano Atlántico.

b) La vertiente del Océano Pacífico y Golfo de California. Vertiente cuyas corrientes desembocan en el Océano Pacífico, incluye los ríos de la Península de Baja California.

c) La vertiente Interior. Está formada por los ríos que no tienen salida al mar y, como consecuencia, generalmente dan lugar a la formación de lagos.

México cuenta con una gran red de ríos y de acuerdo con Arriaga et al. (2000), la mayor parte de los recursos hídricos epicontinentales de México se localizan en éstos (68.2%). Los ríos y arroyos del país constituyen un área hidrográfica de 633,000 km de longitud, en la que destacan 51 ríos principales por los que fluye el 87% del escurrimiento superficial del país y cuyas cuencas cubren el 65% de km de superficie territorial continental del país (SEMARNAT 2016).

En algunos estados de la República Mexicana los hábitats acuáticos epicontinentales ocupan una gran superficie. Los estados de la República Mexicana con la mayor extensión de ambientes acuáticos epicontinentales son Tamaulipas y Veracruz en la región del Golfo de México, Tabasco, Campeche y Chiapas en la región sureste y Nayarit, Jalisco y Michoacán en la región Pacífico tropical (Arriaga et al., 2000).

En la actualidad, México cuenta con 182 Áreas Naturales Protegidas de competencia federal, que protegen 253,947.79 km<sup>2</sup>, 10.47% de la superficie terrestre y 2.45% de la superficie marina (CONANP, 2017). México es un país con alta diversidad de especies y esta megadiversidad se debe principalmente a su ubicación entre las regiones tropical y templada, así como a su intrincado relieve y compleja historia geológica, lo cual hace posible una gran diversidad de climas, lo que propicia que en él existan casi todos los ecosistemas tipo que se pueden hallar en el planeta (Arriaga et al., 2000). La gran variedad ecológica y la compleja topografía y geología del territorio mexicano, con sus climas y microclimas, producen una infinidad de hábitats, lo cual, propicia que la diversidad biológica se exprese en muy diversos ecosistemas terrestres y acuáticos (Sarukhán, et al. 2009).

## VI. MÉTODO

### VI.1. Búsqueda y preparación de datos

La calidad de los datos es de suma importancia en el proceso de modelado (Duputié, et al., 2014), por lo que se debe procurar obtener los mejores datos disponibles cuando se trabaja con distribuciones de especies; además, es altamente recomendable realizar procesos de limpieza de datos así como una selección previa de variables ambientales para procurar resultados con la mayor calidad posible.

Se realizó la búsqueda de registros georreferenciados de las especies, *Chironectes minimus* (tlachuache acuático), *Lontra canadensis* (nutria neártica), *Lontra longicaudis* (nutria neotropical), *Trichechus manatus* (manatí), *Castor canadensis* (castor) *Ondatra zibethicus* (rata almizclera), *Rheomys mexicanus* y *R. thomasi* (ratones acuáticos) en México, Estados Unidos de América y Centroamérica.

Las búsquedas se llevaron a cabo en las bases de datos electrónicas: *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), Red Mundial sobre Información sobre Biodiversidad (REMIB), Unidad de Informática para la Biodiversidad (UNIBIO), VertNet, *Species Link Network* (Species Link), *Ocean Biogeographic Information System* (OBIS), *National Biodiversity Institute-Costa Rica* (INBio) y el Geoportal de Sistema Nacional de Información sobre biodiversidad-CONABIO (CONABIO GIS); así como en fuentes alternativas como artículos científicos, tesis y datos personales de expertos en el tema. Se consideraron válidos los registros provenientes de datos directos e indirectos, tales como excretas, huellas, pelo, fototruampas y observaciones directas. Se reconocieron como presencia sólo aquellos datos con información de la coordenada geográfica del registro.

Es trascendental el evitar la mayor cantidad de sesgos antes de modelar, por lo tanto, asegurar la calidad de los datos es un prerequisite de suma importancia para un modelado robusto (Duputié, et al., 2014). Una vez obtenidos los datos de todas las fuentes de información, los registros fueron compilados en una base de datos para cada especie. Las coordenadas geográficas se homologaron a grados decimales (Latitud, Longitud) y se eliminaron datos duplicados. Asimismo, proyectando los datos en el Sistema de Información Geográfica (SIG) ArcGis 10.1 se eliminaron registros cuya posición geográfica estuviese en el mar ya que no se tomaron en cuenta datos ambientales marinos o que estuviesen extremadamente fuera del área de distribución conocida.

Debido a que la correspondencia temporal debe existir entre los puntos de presencia y las variables ambientales (Phillips et al., 2006), se realizó una limpieza temporal de los datos de presencias, las capas de WorldClim utilizadas en este proyecto cubren un periodo de tiempo de 1950 al 2000 (Hijmans et al., 2005) y por la naturaleza de los datos disponibles para los mamíferos acuáticos epicontinentales (MAE), se consideró un margen de 15 años, tomando

en cuenta los datos registrados entre los años 1935 a 2015 lo que permitió reunir mayor número de presencias.

El área de actividad de las especies varía de acuerdo con las características sociales de la colonia, hábitat, época del año, condiciones ambientales y sexo. Para reducir la autocorrelación espacial en el área de análisis, se sobrepuso una rejilla con tamaño de celda específico para cada especie en función del tamaño de su área de actividad consultada a opinión de expertos (Cuadro 1). Se seleccionó sólo un punto dentro de cada celda de la rejilla y se desecharon los demás puntos, no obstante, el algoritmo de Máxima Entropía fue configurado para tener registros únicos por cada pixel, un pixel es la unidad más pequeña de una imagen digital y en este caso cada pixel fue equivalente a 1 km<sup>2</sup> en el mapa, esto se realizó con el fin de evitar la concentración de puntos en el mapa y así reducir el sesgo en la modelación (Varela et al., 2014).

**Cuadro 1. Área de actividad de las especies. Opinión expertos: Gallo-Reynoso, 2016; Martínez-Meyer, 2016; Medrano-González, 2016 coms. pers.**

<b>Especie</b>	<b>Área de actividad a nivel individuo</b>
<i>Chironectes minimus</i>	1 km
<i>Lontra canadensis</i>	15 km
<i>Lontra longicaudis</i>	15 km
<i>Trichechus manatus</i>	300 km
<i>Castor canadensis</i>	5 km
<i>Ondatra zibethicus</i>	500 m
<i>Rheomys mexicanus</i>	200 m
<i>Rheomys thomasi</i>	200 m

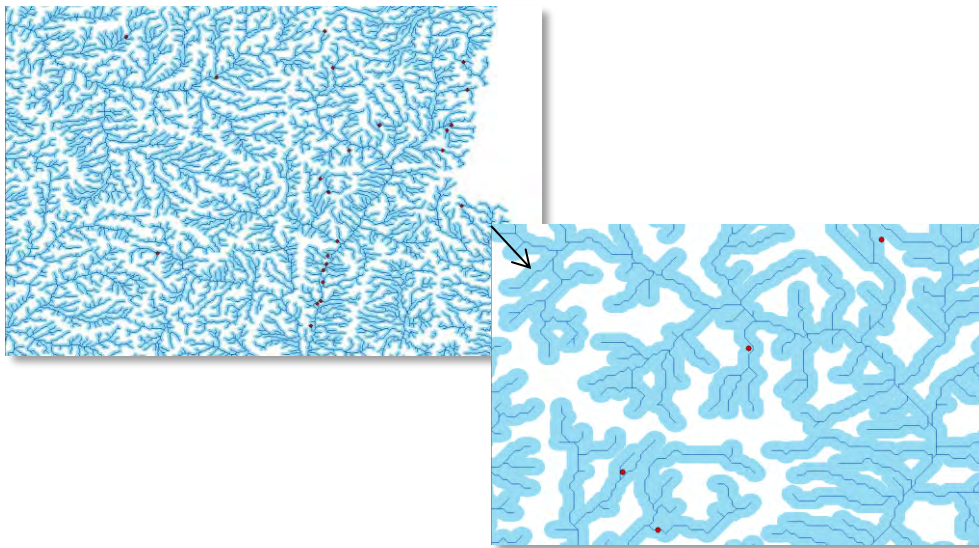
## **VI.2. Delimitación del área de estudio**

Para cada una de las especies se delimitó el área de estudio de acuerdo a las regiones dulceacuícolas de México (FEOW, 2015). En el SIG se recortaron las capas de puntos de presencia de cada especie, inicialmente extendidas desde Estados Unidos de América hasta Centroamérica, a las regiones dulceacuícolas involucradas respecto a la distribución

conocida de cada especie, es decir a las regiones dulceacuícolas que tuvieran puntos de presencia de cada una de las especies.

Para conocer los ríos y cuerpos de agua en el área de estudio se utilizó la capa con datos de la red de cuerpos de agua Hydrosheds del *United States Geological Survey* (USGS por sus siglas en Inglés), la cual se recortó en el ArcGis 10.1 para delimitarla a las regiones dulceacuícolas de cada una de las especies. Finalmente se estableció un área circundante de 2 km de distancia de los ríos como intervalo de movimiento de las especies por su hábito Semiacuático.

Para certificar que los puntos de presencia de las especies se encontraran sobre los cuerpos de agua, se consideraron para el estudio solo los puntos de presencia que se hallaron dentro del área circundante de los cuerpos acuáticos, en caso de que el punto estuviera cerca del área se manipulo manualmente para acercarlo al cuerpo de agua más cercano y considerar en el análisis la mayor cantidad de datos útiles, ya que se trata de especies fuertemente asociadas al agua, asegurando así la asociación de las especies a las zonas riparias o cercanas a los cuerpos de agua (Figura 1).



**Figura 1.** Diseño del área circundante de los cuerpos de agua y certificación de los puntos de ocurrencia sobre éstos.

### **VI.3. Variables ambientales**

Las variables ambientales consideradas fueron las capas de datos climáticos globales WorldClim (Cuadro 2) (Hijmans et al., 2005) y los datos hidrológicos Hydrosheds (Cuadro 3). Las variables incluidas fueron las 19 capas climáticas de WorldClim y las hidrológicas:



acumulación de flujo, aspecto, dirección de flujo, índice topográfico, modelo digital de elevación y pendiente, todas a resolución de 1 km. Estas capas ambientales fueron delimitadas a la región circundante de los cuerpos de agua de la zona de estudio de cada especie.

Previo al modelado de nicho ecológico debe hacerse una selección cuidadosa de las variables que se van a usar para realizar los modelos (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011), con el fin de reducir la correlación entre variables disminuyendo así la redundancia de datos ambientales que podrían producir sesgos en los modelos finales (Segurado et al., 2006; Cruz-Cárdenas et al., 2014) para cada una de las especies se realizó una selección de variables incluyendo los datos ambientales de WorldClim y aspectos hidrológicos de las capas Hydrosheds, esta selección de variables se realizó a través del algoritmo de Máxima entropía (MaxEnt) como primer filtro de selección y con las variables que este algoritmo indicaba que eran las más informativas, aportando más del 1% para la construcción del modelo de distribución geográfica de cada especie, y como segundo filtro, se realizó un análisis de correlación de Pearson en el programa estadístico R, para reducir la colinealidad en los datos.

**Cuadro 2. Capas climáticas de la base de datos WordClim utilizadas para elaborar los modelos de distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.**

<b>Abreviatura</b>	<b>Variable climática</b>
Bio 1	Promedio de la temperatura anual
Bio 2	Temperatura media del intervalo diurno (Media del mes (Max temp-Min temp))
Bio 3	Isotermalidad (Bio 2/Bio7)(*100)
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura (Derivada estándar*100)
Bio 5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio 7	Intervalo de temperatura anual (Bio 5-Bio6)
Bio 8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio 9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio 12	Precipitación anual
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo
Bio 14	Precipitación del mes más seco
Bio 15	Coefficiente de variación de las precipitaciones estacionales
Bio 16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco
Bio 18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío

Los datos de temperatura están dados en grados centígrados (°C) y los datos de precipitación en milímetros (mm).

**Cuadro 3. Capas hidrológicas de la base de datos Hydrosheds utilizadas para elaborar los modelos de distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.**

Abreviatura	Variable hidrológica
Aspect	Aspecto
Flowacc	Acumulación de flujo
Flowdir	Dirección de flujo
MDE	Modelo digital de elevación
Slope	Pendiente
Topoind	Índice topográfico

#### **VI.4. Elaboración y validación de los modelos de nicho ecológico**

En este estudio se propuso la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México a través del modelado de nichos y distribución de especies (MNE/MDE), el objetivo de este método es modelar la idoneidad del medio ambiente para la especie como una función de las variables ambientales dadas (Phillips et al., 2006), con lo cual se intenta proporcionar mapas de la distribución de las especies que pueden ser útiles para diferentes fines, pero particularmente cuando se trata de especies difíciles de registrar por observación directa (Jiménez-Pérez, 2005) o por métodos de muestreo indirecto, como lo son algunos de los mamíferos acuáticos epicontinentales. Los MDE generan proyecciones geográficas basadas en la relación de registros de especies contra condiciones ecológicas, expresadas como la probabilidad de que las especies se encuentren en un área determinada (Clément et al., 2014; Peterson et al., 2011), siendo una herramienta probadamente poderosa para predecir rangos de distribución geográfica de las especies (Anderson et al., 2002).

La modelación de la distribución para las especies se llevó a cabo bajo los algoritmos MaxEnt y Bioclim (excepto la especie *Rheomys thomasi* debido a que contó con muy pocos registros). El primer algoritmo se trabajó en su propia interfase y el segundo en el programa R con la librería *dismo* (Hijmans et al., 2017). Para cada una de las ocho especies del proyecto, se realizaron diez repeticiones con cada algoritmo utilizando datos de calibración (75%) y validación (25%) independientes entre cada repetición, entre cada especie y entre cada algoritmo. Posteriormente, a partir de las repeticiones de cada algoritmo se obtuvo un mapa promedio, generando así un mapa único para cada especie y por algoritmo.

Los resultados de los mapas promedio de cada especie para ambos algoritmos fueron proyectados a la geografía en ArcGis donde se convirtieron a mapas binarios tomando el valor mínimo de presencia como umbral de corte.

Los modelos de nicho ecológico generados se validaron con datos independientes a la calibración de los mismos, utilizando el 25% de los datos totales de presencia de cada una de las especies. Los datos de validación fueron tomados al azar e independientes también entre ambos algoritmos. Los parámetros utilizados para validar los modelos fueron la medición de

la Fracción de error de omisión (FEO) que es cuando un punto de presencia quedó fuera del área que predijo el algoritmo como área óptima para la especie y una prueba de Ji Cuadrada ( $\chi^2$ ) así como la validación del área bajo la curva (AUC; *Area under the curve*), de la curva ROC (curva que describe la tasa de identificación correcta de presencias contra la tasa de puntos identificados incorrectamente) dada *por defecto* por el algoritmo MaxEnt. Los valores del AUC debajo de 0.5 en la validación de un modelo, indican que éste no es mejor que un modelo aleatorio.

Los datos de la especie *Rheomys thomasi* fueron modelados con el total de registros bajo el algoritmo MaxEnt y validados con el área bajo la curva (AUC) aunado a un análisis de Jackknife como es recomendable para especies con pocos registros (Pearson et al., 2007), para obtener el modelo final se promediaron los mapas resultantes. Para identificar las variables que más contribuyeron a la predicción de los modelos para cada especie se tomaron los tres valores más altos de la columna de Porcentaje de contribución de la salida de MaxEnt.

Una vez elaborados los mapas de distribución potencial de las especies, se realizó una suma de los mapas binarios finales de todas las especies (por cada algoritmo) en el programa ArcGis, obteniendo así un mapa que muestra la riqueza potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales en México.

## VII. RESULTADOS

### VII.1. Búsqueda de datos

Se realizó la búsqueda de presencias para las especies *Castor canadensis* (castor), *Chironectes minimus* (tlachuache acuático), *Lontra canadensis* (nutria neártica), *Lontra longicaudis* (nutria neotropical), *Ondatra zibethicus* (rata almizclera), *Rheomys mexicanus* y *R. thomasi* (ratones acuáticos) y *Trichechus manatus* (manatí) en bases de datos electrónicas recabando datos para México, Estados Unidos de América y Centroamérica, arrojando los siguientes datos (Cuadro 4).

**Cuadro 4. Datos generales de presencias encontradas en bases electrónicas para mamíferos acuáticos epicontinentales en EUA, México y Centroamérica.**

Especie		<i>Castor canadensis</i>	<i>Chironectes minimus</i>	<i>Lontra longicaudis</i>	<i>Lontra canadensis</i>	<i>Ondatra zibethicus</i>	<i>Rheomys mexicanus</i>	<i>Rheomys thomasi</i>	<i>Trichechus manatus</i>
Fuente	Acronimo	Número de datos							
Global Biodiversity Information Facility	GBIF	3476	108	100	1783	8076	12	83	371
Red Mundial sobre Información sobre Biodiversidad	REMIB	5	0	0	0	0	0	0	16
Unidad de Informatica para la Biodiversidad	UNIBIO	2	8	15	0	4	0	0	13
VertNet	VertNet	2226	60	28	1116	0	1	1	199
Species Link Network	Species Link	0	0	0	0	0	0	0	0
Ocean Biogeographic Information System	OBIS	0	0	0	0	0	0	0	20616
National Biodiversity Institute-Costa Rica	INBio	0	0	0	0	0	0	0	0
Geoportal de Sistema Nacional de Información sobre biodiversidad- CONABIO	CONABIO GIS	29	34	42	0	5	25	0	124
Otras fuentes de información		63	0	495	15	0	8	0	283
<b>Total</b>		<b>5774</b>	<b>210</b>	<b>680</b>	<b>2914</b>	<b>8085</b>	<b>46</b>	<b>84</b>	<b>21622</b>

## VII.2. Insumos para los modelos de nicho ecológico

Una vez que se realizaron los diferentes procedimientos para la limpieza de los datos, el número de presencias disminuyó. Los modelos finales fueron realizados con el siguiente número de registros (Cuadro 5).

**Cuadro 5. Datos de presencia utilizados para generar los modelos de nicho ecológico de los mamíferos acuáticos epicontinentales.**

<b>Especie</b>	<b>Registros</b>
<i>Chironectes minimus</i>	30
<i>Lontra canadensis</i>	25
<i>Lontra longicaudis</i>	172
<i>Trichechus manatus</i>	32
<i>Castor canadensis</i>	145
<i>Ondatra zibethicus</i>	121
<i>Rheomys mexicanus</i>	25
<i>Rheomys thomasi</i>	10

Las variables consideradas (Cuadro 2) para la elaboración de los modelos de nicho ecológico de cada especie fueron seleccionadas a través del algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt) y de un análisis de correlación de Pearson. Las variables con que se elaboraron los modelos para las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales para cada especie se muestran en el Cuadro 6.

**Cuadro 6. Variables climáticas e hidrológicas que se consideraron para la elaboración de los modelos de nicho ecológico.**

<b>Especie</b>	<b>Variables climáticas e hidrológicas</b>
<i>C. minimus</i>	Bio 4, Bio 7, Bio 10, Bio 16, flowacc, MDE, topoinde y slope.
<i>L. canadensis</i>	Bio2, Bio 16, flowacc, aspect, flowdir, MDE y slope.
<i>L. longicaudis</i>	Bio 4, Bio 5, Bio 7, Bio 8, Bio 11, Bio12, Bio 14, Bio 15, Bio 16, Bio 18, flowacc, aspect, topoinde, MDE, flowdir y slope.
<i>T. manatus</i>	Bio 9, bio 14, flowacc y slope.
<i>C. canadensis</i>	Bio 4, Bio 5, Bio 8, Bio 9, Bio 11, Bio 12, Bio 13, Bio 14, Bio15, Bio 18, aspect, dirección de flujo.
<i>O. zibethicus</i>	Bio 2, Bio 4, Bio 5, Bio 8, Bio 9, Bio 11, Bio 13, Bio 14, Bio 18, Bio 19, flowacc, aspect, topoinde, flowdir y slope.
<i>R. mexicanus</i>	Bio 3, Bio 4, Bio8, Bio9, Bio 10, Bio 15, Bio 17, aspect, flowacc, flowdir y topoinde.
<i>R. thomasi</i>	Bio 14, aspect y topoinde.

### **VII.3. Modelos de nicho ecológico y validaciones**

Los modelos de distribución potencial para cada especie se generaron utilizando las variables seleccionadas y los puntos de presencia depurados de cada especie, el intervalo de los datos empleados fue de 1935 a 2015 en todas las especies y en total se realizaron 150 modelos. A continuación se muestran los mapas binarios obtenidos del modelado de nicho ecológico obtenidos a partir de las coberturas bioclimáticas de Worldclim (Hijmans et al., 2005) y las variables hidrológicas consideradas en este proyecto, modelados bajo los algoritmos de Máxima Entropía y Bioclim. (Figuras 2 -9).

La especie *Chironectes minimus* muestra una distribución hacia el sureste mexicano. El algoritmo Bioclim muestra un modelo más reducido en áreas que el algoritmo MaxEnt (Figura 2), las áreas potenciales de distribución inician desde el Istmo de Tehuantepec hasta algunas áreas de la Península de Yucatán, en dicha área se encuentran principalmente los ríos Grijalva, Usumacinta, Tulija y Grande (Anexo 1) y su distribución considera los estados de

Oaxaca, Veracruz, Chiapas, Tabasco, Campeche y Yucatán, traspasando la frontera sur de México hacia Guatemala y Belice.

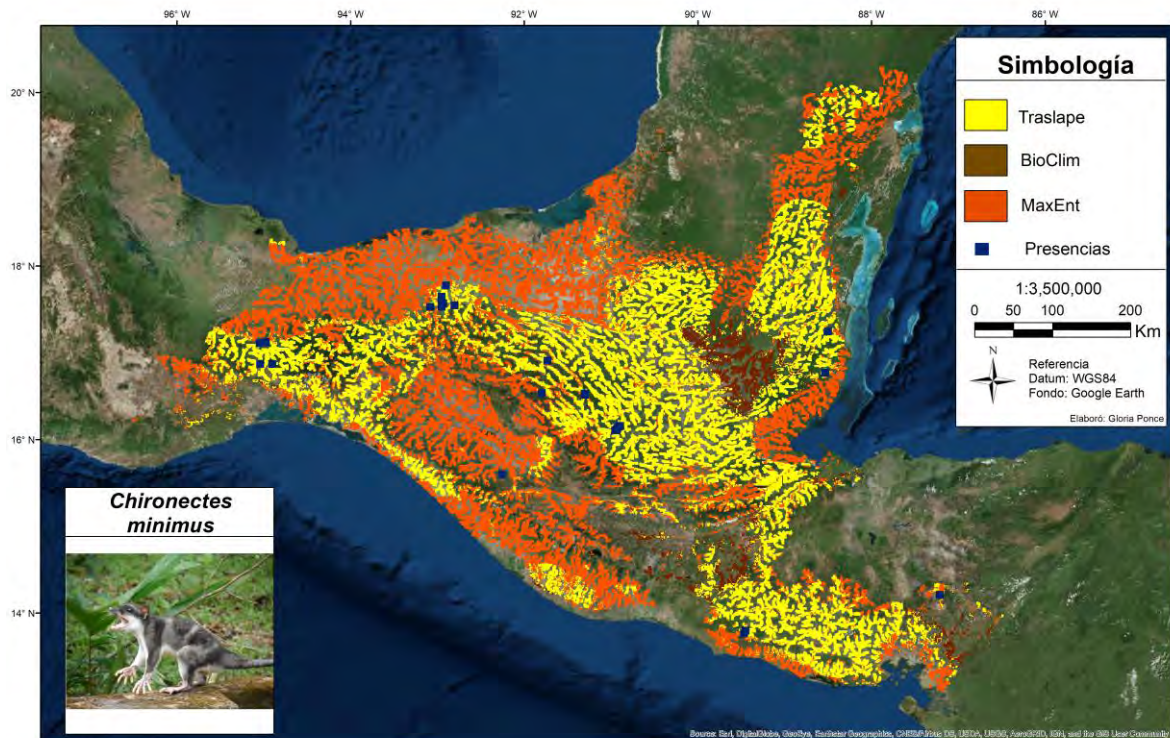


Figura 2. Modelo de distribución potencial del Tlacuache acuático (*C. minimus*).

Con respecto a las nutrias neártica y neotropical (*Lontra canadensis* y *L. longicaudis*) (Figuras 3 y 4). La nutria neártica se distribuye al norte del país de oeste a este. De acuerdo con el algoritmo MaxEnt, este predice sitios de distribución escasos en la Península de Yucatán y muy escasos en Sonora y Chihuahua, y para Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas la distribución se propone en la zona norte de estos estados. Bioclim predice zonas muy similares a MaxEnt, abarcando un poco más de áreas en la Península de Baja California y el norte de Chihuahua, básicamente la distribución de esta nutria está restringida al Rio Bravo y algunos afluentes y la Península de Baja California (Figura 3; Anexo 1).

En el caso de *Lontra longicaudis* la distribución de acuerdo a Bioclim ocupa bastantes áreas del país desde el norte de México en Sonora y Chihuahua cruzando la frontera hacia Estados Unidos en una pequeña región de Sonora, hasta el sur del país atravesando la frontera hacia Guatemala y Belice. Los únicos estados donde este algoritmo no predice distribución de la especie son Baja California y Baja California Sur, Tlaxcala y la Ciudad de México, todos los demás estados presentan áreas de distribución potencial en pequeñas o grandes áreas (Figura 4). El modelo generado con MaxEnt es similar al de Bioclim al norte del país. Esta predicción

solo excluye los estados de Baja California y Baja California Sur y todos los demás estados tienen algún área de presencia potencial; sin embargo, las áreas predichas por MaxEnt son menores que la de BioClim. Se marca una clara distribución hacia la vertiente del Océano Pacífico y hacia el Golfo de México abarcando áreas de la Sierra Madre Occidental la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Oriental hasta llegar al Istmo de Tehuantepec y la Península de Yucatán. La nutria neotropical se encuentra en una gran cantidad de los ríos de México y sus afluentes (Anexo 1).

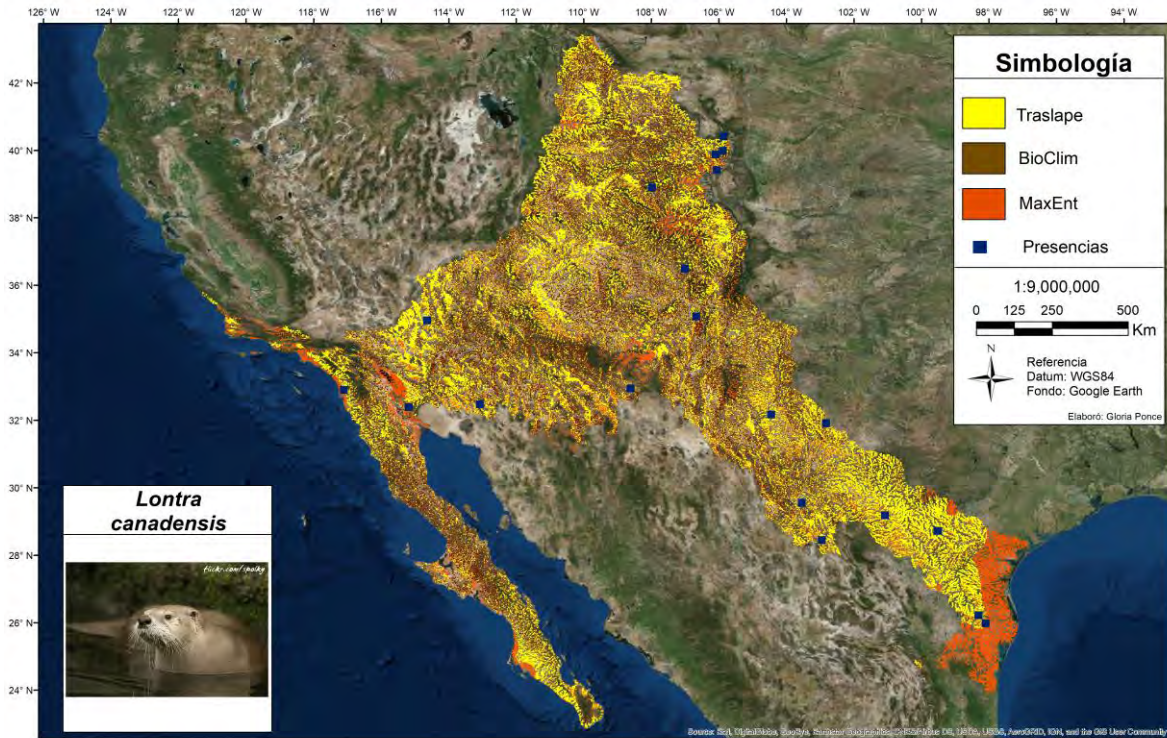
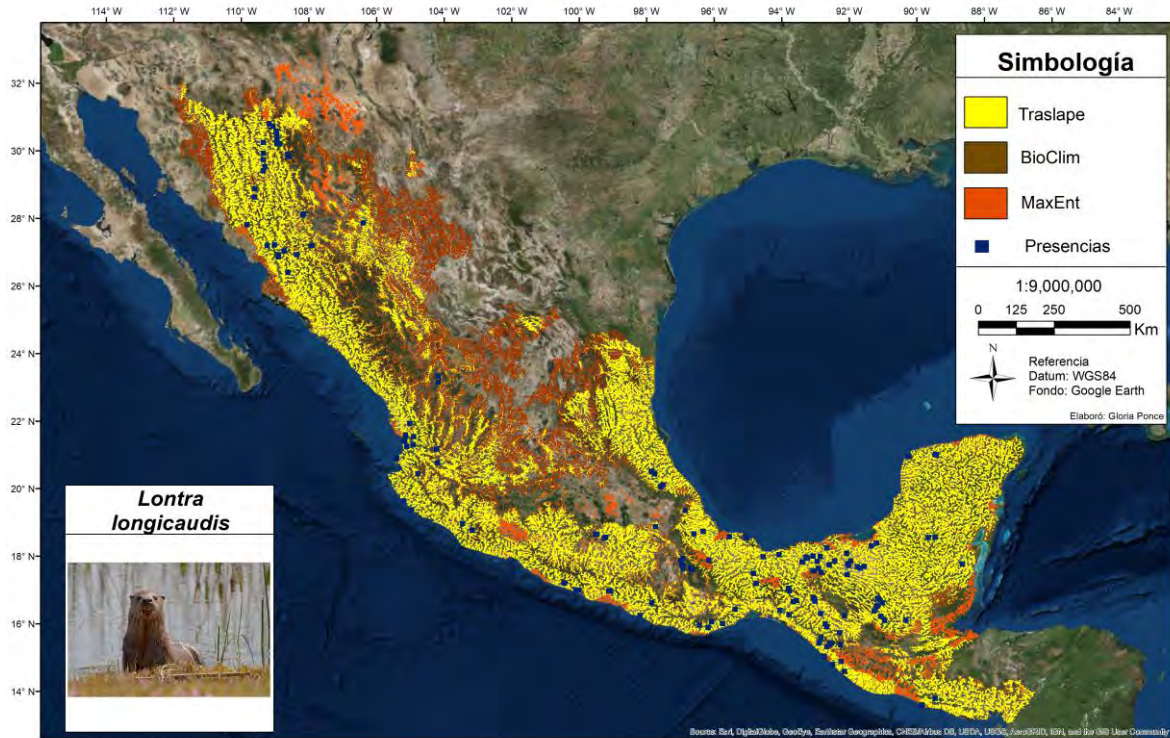


Figura 3. Modelo de distribución potencial de la nutria neártica (*L. canadensis*).





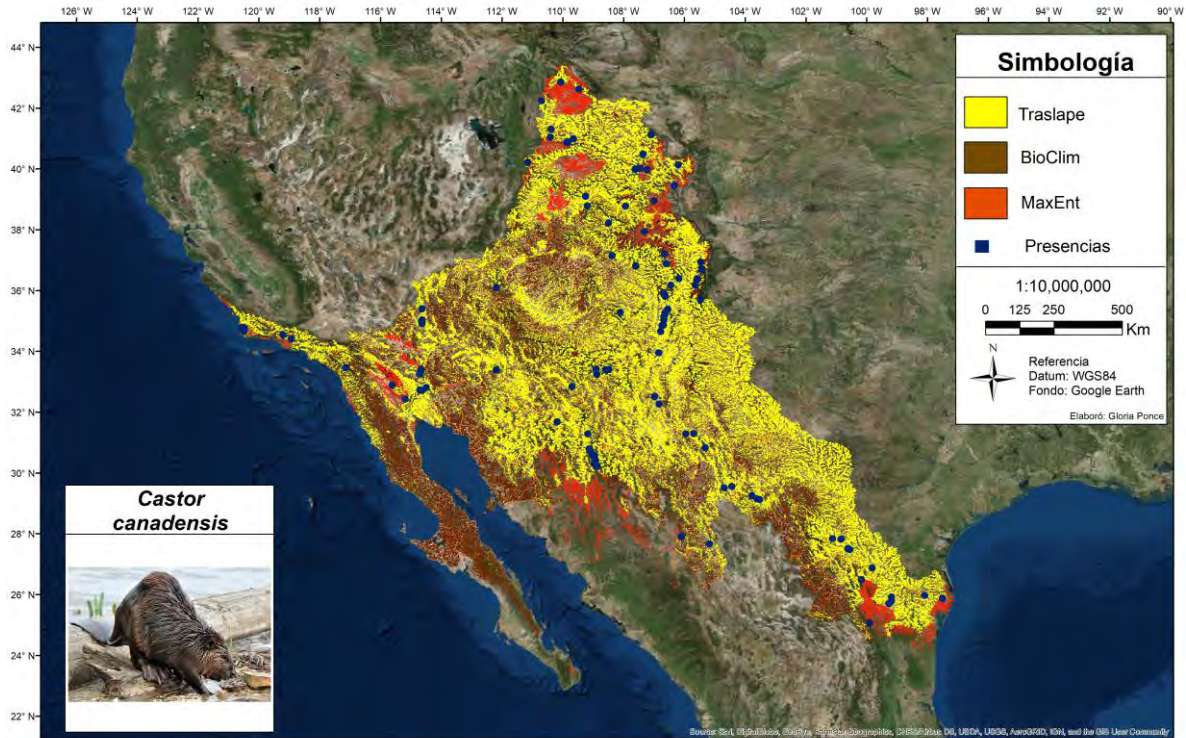
**Figura 4. Modelo de distribución potencial de la nutria neotropical (*L. longicaudis*).**

El manatí (*Trichechus manatus*) se distribuye potencialmente desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán por todo la vertiente del Golfo de México, abarcando los estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Chiapas y Oaxaca, y en algunas zonas del este de Nuevo León, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo y Puebla (Figura 5). De acuerdo con MaxEnt se observa una distribución discontinua mostrando una región de distribución hacia el norte del Golfo de México y otra hacia el sur del Golfo de México incluyendo toda la Península de Yucatán. A criterio de este algoritmo también se predicen áreas de distribución hacia Nuevo León, San Luis Potosí y el sur de Chiapas. Los principales cuerpos de agua de las zonas donde potencialmente podría habitar el manatí son de Norte a sur: El Río Bravo, El Río Pilon, el Río Panuco, el Río Actopan, El Río Banco, el Río Grijalva, el Río Tulija y el Río Grande más sus afluentes (Figura 5; Anexo 1).



Figura 5. Modelo de distribución potencial del manatí (*T. manatus*).

La distribución potencial mostrada para *Castor canadensis* (Figura 6), indica que las condiciones favorables para la presencia de esta especie están en toda la región este-oeste del norte de México, en las regiones de la frontera con Estados Unidos de América. En esta zona están el Río Tijuana, El Río Altar, el Río Sonora, el Río Bavispe, el Río Conchos, Salinas, el Río Salado y el Río Pílon (Anexo 1) como fuentes principales de agua permanente. El algoritmo BioClim predice que el castor puede encontrarse en casi toda la Península de Baja California, sin embargo MaxEnt sólo lo predice hacia la zona norte de dicha Península. Los estados de la República Mexicana donde potencialmente se distribuye el castor son: Baja California y Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, de acuerdo con ambos algoritmos, sin embargo MaxEnt solo predice algunos escasos sitios en Durango y Baja California Sur (Figura 6).



**Figura 6. Modelo de distribución potencial del Castor (*C. canadensis*).**

La distribución potencial de la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) (Figura 7) de acuerdo con BioClim, se encuentra al norte de México desde el oeste hasta el este, principalmente sobre los afluentes cercanos al Rio Bravo y en algunos sitios de Baja California. El algoritmo MaxEnt presenta algunas áreas adecuadas para la distribución de esta rata en el estado de Baja California Sur. Al norte de la Península de Baja California existe una diferencia en los resultados entre los algoritmos.

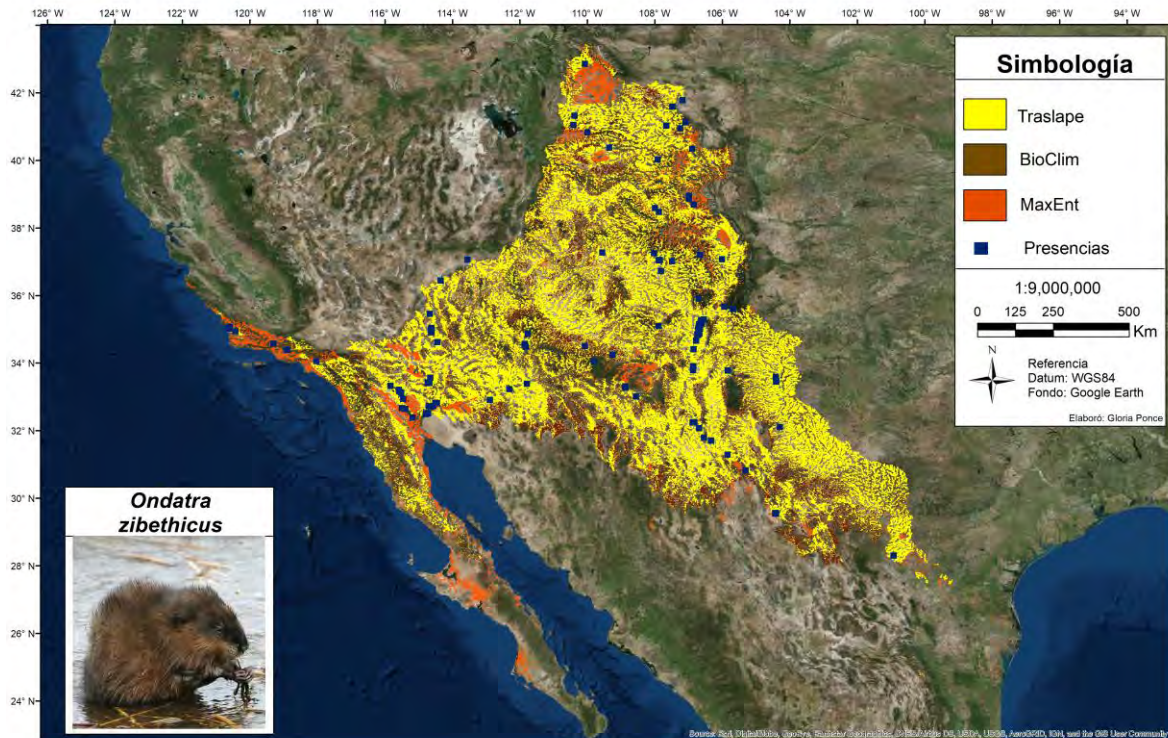


Figura 7. Modelo de distribución potencial de la Rata almizclera (*O. zibethicus*).

La distribución potencial del ratón acuático mexicano (*R. mexicanus*) según BioClim, indica que esta especie podría habitar las zonas más sureñas de la Sierra Madre del Sur, en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, además de algunos sitios en Puebla y Veracruz traspasando la frontera sur de México. La distribución de acuerdo a MaxEnt es muy similar a la propuesta por BioClim, incluyendo algunas zonas más al oeste de Guerrero y más al norte de Veracruz. Los principales cuerpos de agua dulce de esta zona son: El Río Balsas, El Río Verde, El Río Atoyac y el Río Grande (Figura 8; Anexo 1).

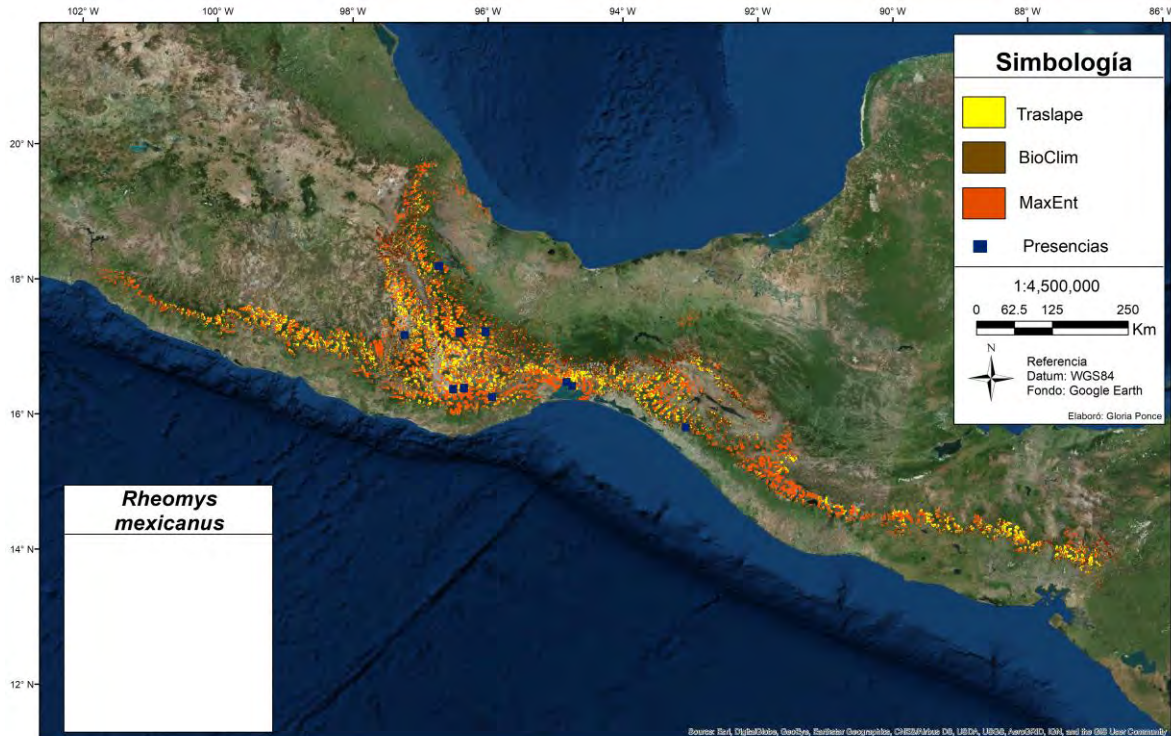
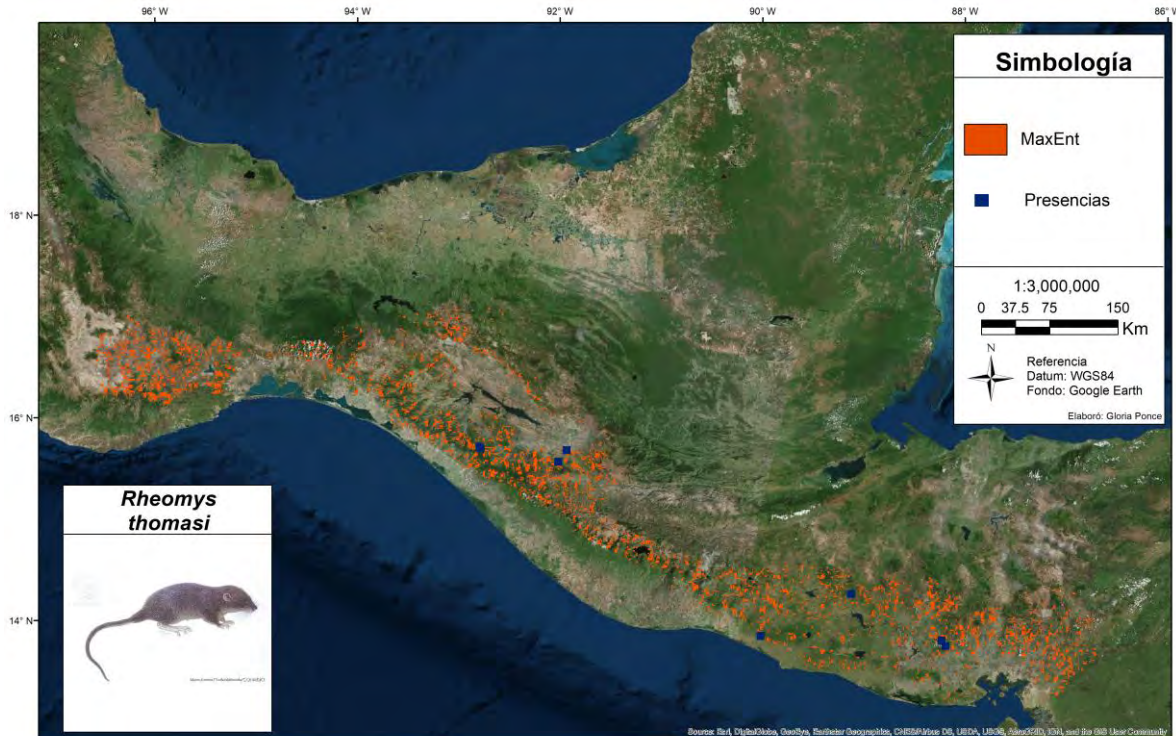


Figura 8. Modelo de distribución potencial del Ratón acuático mexicano (*R. mexicanus*).

Otro ratón acuático, *R. thomasi*, el cual fue modelado bajo el algoritmo de MaxEnt presenta una distribución potencial solamente en dos estados de la República Mexicana: Oaxaca y Chiapas traspasando la frontera sur de México hacia Guatemala (Figura 9).



**Figura 9. Modelo de distribución potencial del Ratón acuático (*R. thomasi*).**

La distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales se presentó en casi todo el territorio del país, desde la región norte hasta el sur y de este a oeste presentando ausencia en la región central de México (Figura 10). De acuerdo con los modelos generados, todos los estados de la República Mexicana presentan condiciones ambientales para que al menos alguna de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales pudiera establecerse en sus ríos y sus afluentes. De acuerdo con el mapa de riqueza potencial generado (Figura 10), existen dos zonas con alta riqueza de mamíferos acuáticos epicontinentales, una hacia la zona noreste de México, donde confluye la distribución de cuatro de las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales: *Castor canadensis*, *Lontra canadensis*, *Ondatra zibethicus* y *Trichechus manatus*. Hacia el sureste mexicano se traslapa la distribución de cinco especies: *Chironectes minimus*, *Lontra longicaudis*, *Rheomys mexicanus*, *R. thomasi* y *Trichechus manatus*, precisamente en donde los ríos más caudalosos de México y la precipitación puvial son más abundantes.

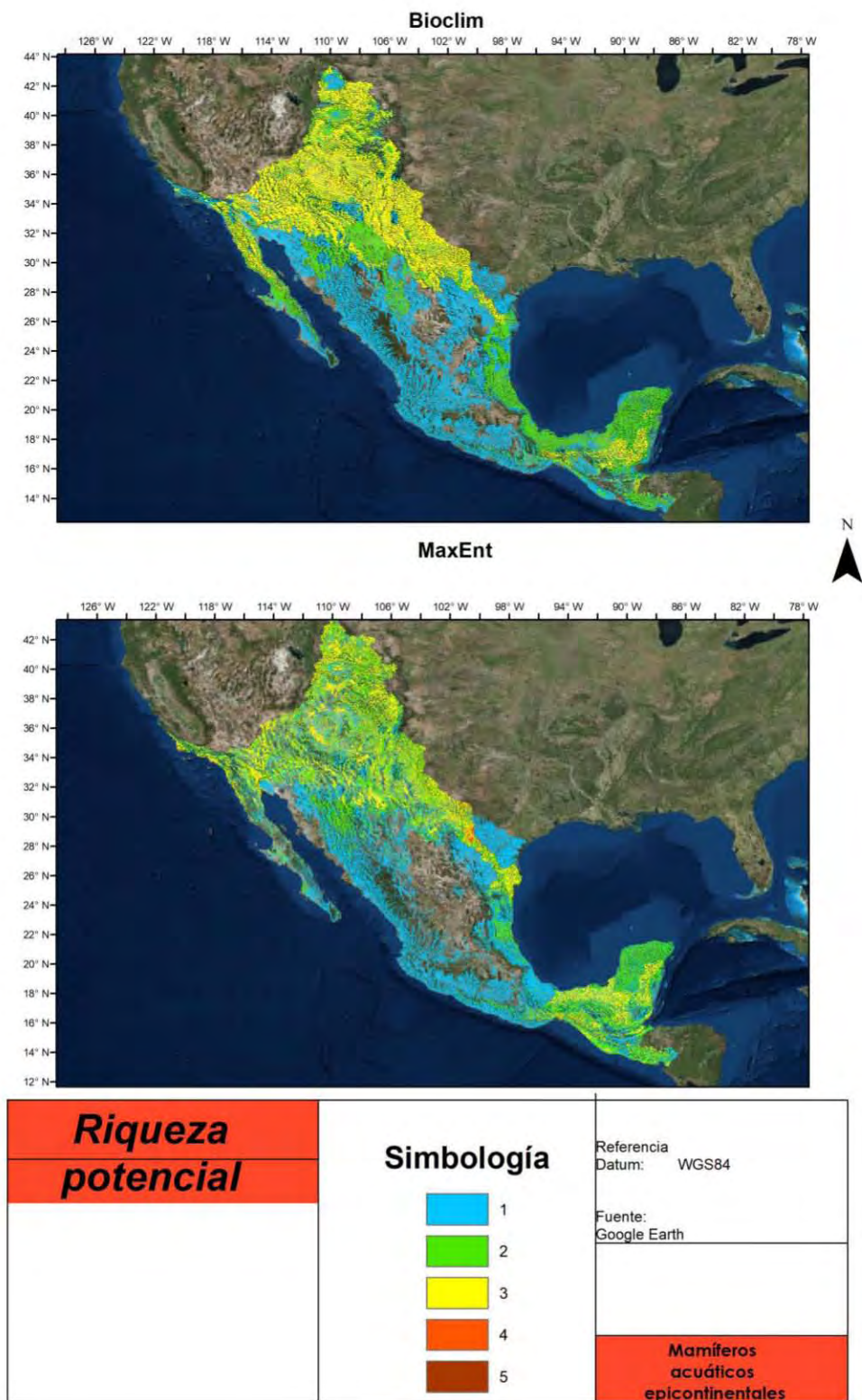


Figura 10. Mapa de riqueza potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.

La validación de los modelos consiste en contrastar sus predicciones respecto a datos considerados independientes para obtener una medida de su desempeño. Con el fin de poder evaluar el desempeño de predicción de los modelos, se utilizó el 75% de los registros de las especies para realizar el modelo y 25% para la validación de los mismos. La matriz de confusión es una tabla que resume las medidas de desempeño de los modelos, de acuerdo con esta, la Fracción de Error de Omisión es interpretada como la cantidad de puntos de presencia se encuentra fuera del área predicha por el algoritmo para la distribución de una especie dada. La prueba de  $\chi^2$  utiliza los puntos de validación y el número de píxeles del área ocupada por la especie para proporcionar una estimación del ajuste del modelo en comparación con lo esperado por el azar. La fracción de error de omisión fue de 0.05 - 0.44 para MaxEnt y de 0 - 0.25 para Bioclim, mientras que de acuerdo al estadístico de  $\chi^2$  para MaxEnt los valores promedios oscilaron entre:  $\chi^2 = 2.26 - 141.90$  y un valor de probabilidad de  $P = 1.91 e^{-31} - 0.17$  y para Bioclim fue de:  $\chi^2 = 2.21 - 27.79$  y un valor de probabilidad de  $P = 1.34 e^{-5} - 0.35$  (Cuadro 6).

Respecto al AUC (*area under the curve*), los valores que están cercanos a uno indican un buen desempeño del algoritmo al realizar el modelo (Phillips et al., 2006) y de acuerdo con este valor, el AUC de los mapas promedio para los mamíferos acuáticos epicontinentales mostró que el desempeño menos favorable fue para la especie *Lontra canadensis* (0.490) y las evaluaciones más altas fueron para las especies *Rheomys mexicanus* (0.937) y *Rheomys thomasi* (0.942) (Cuadro 7).



**Cuadro 7. Datos de validación de los modelos de nicho ecológico para los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.**

Especie	MaxEnt*			Bioclim**		
	AUC	$\chi^2$ / Probabilidad	FEO	$\chi^2$ / Probabilidad	FEO	Prueba de Jackknife Éxito/Probabilidad
<i>C. minimus</i>	0.800	2.75/0.11	0.05	2.67/0.20	0.25	-
<i>L. canadensis</i>	0.490	2.26/0.17	0.44	1.59/0.35	0.166	-
<i>L. longicaudis</i>	0.831	29.12/ 6.79E-08	0.071	13.61/0.0007	0.069	-
<i>T. manatus</i>	0.849	7.95/0.01	0.075	6.15/0.04	0	-
<i>T. manatus</i>	0.849	7.95/0.01	0.075	6.15/0.04	0	-
<i>O. zibethicus</i>	0.793	17.31/ 3.17385E-05	0.11	4.74/0.04	0.1	-
<i>R. mexicanus</i>	0.937	14.20/0.001	0.075	27.79/ 1.34E-05	0	-
<i>R. thomasi</i>	0.942	-	-	-	-	0.625/0.000131

AUC: *Area under the curve*. FEO: Fracción de error de omisión. MaxEnt\*=mapas promedio. Bioclim\*\*= Mapa con la mejor validación.

#### VII.4. Influencia de las variables ambientales

Con el fin de evaluar la contribución relativa de las variables a los modelos propuestos, se usaron los resultados de salida del algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt).

Las principales variables ambientales para predecir la distribución de *Chironectes minimus* fueron: la precipitación del trimestre más húmedo (Bio 16) aportó el 59.5%, la acumulación de flujo el 13.5 % y la estacionalidad de la temperatura (Bio 4) el 10.1%.

La acumulación de flujo, la temperatura media del intervalo diurno (Bio 2) y el aspecto (24.5%, 23.7% y 18.8%, respectivamente) fueron las variables que más influenciaron al modelo de nicho ecológico para *Lontra canadensis*. Por otra parte, fueron el modelo digital de elevación (MDE), la precipitación del trimestre más húmedo (Bio 16) y la temperatura media del trimestre más frío (Bio 11) con 18.4%, 12.9% y 11.4% respectivamente, las variables más importantes para la especie *Lontra longicaudis*.

Para el manatí (*Trichechus manatus*), la pendiente (70.1%), la acumulación de flujo (13.2%) y la temperatura media del trimestre más seco (Bio 9) (10.3%) las variables más útiles en el modelo de la especie. Respecto a *Castor canadensis* fueron la temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5) con 19.9% de aportación a la construcción del modelo, seguida de la acumulación de flujo en 8.6% y de la estacionalidad de la temperatura (Bio 4) con 8.3%.

Finalmente, la estacionalidad de la temperatura (Bio 4) con 17.8%, la acumulación de flujo con 12.3% y el índice topográfico con 11.9% fueron las variables que más aportaron a la construcción del modelo para la especie *Ondatra zibethicus* y para los ratones *Rheomys mexicanus* y *R. thomasi* fueron la temperatura media del trimestre más seco (Bio 9), la estacionalidad de la precipitación (Bio 15) y la dirección de flujo (39.7%, 17% y 10.9%); el índice topográfico, la precipitación del mes más seco (Bio 14) y el aspecto (86.4%, 13% y 0.7%) respectivamente para cada especie, las variables de más importancia para los modelos de dichos ratones acuáticos.

De acuerdo al análisis de contribución de las variables climáticas, las variables que resultaron más informativas a la construcción de los modelos de todos los mamíferos acuáticos epicontinentales de México son: acumulación de flujo, pendiente, estacionalidad de la temperatura, aspecto, dirección de flujo, índice topográfico, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más seco y modelo digital de elevación. Las variables que más frecuentemente se presentaron en la construcción de los modelos fueron la acumulación de flujo y la pendiente (Figura 11).

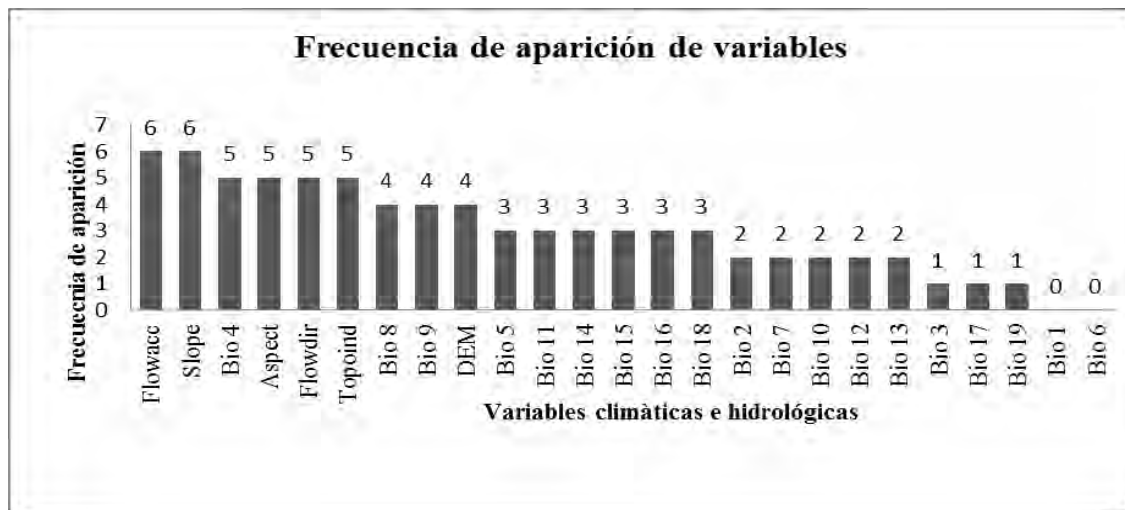


Figura 11. Frecuencia de aparición de todas las variables climáticas e hidrológicas en la construcción de los modelos de nicho ecológico para los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.

## VIII. DISCUSIÓN

### VIII.1. Modelos de nicho ecológico

El modelado de nicho ecológico es una herramienta adecuada para la evaluación de la conservación de especies dulceacuícolas (Domínguez-Domínguez et al., 2006). En este estudio la modelación de nichos resultó efectiva para describir los rangos potenciales de distribución de casi todos los mamíferos acuáticos epicontinentales. Sin embargo, el modelado de nicho ecológico presenta algunas limitaciones, por ejemplo, no considera las interacciones biológicas que tienen las especies, ni las barreras geográficas que existen en el paisaje, que a veces resulta en un inconveniente cuando lo que se pretende es modelar la distribución actual (y no potencial) de las especies.

Una limitante específica para los modelos de nicho ecológico de las especies dulceacuícolas es que no existe gran disponibilidad de información ambiental de los sistemas acuáticos (e.g., temperatura, velocidad del agua, pH, concentración de oxígeno); con la disponibilidad de dichos datos mejorarían las predicciones de distribución en organismos dulceacuícolas (Domínguez-Domínguez et al., 2006). Por lo tanto, los resultados de este estudio podrían ser mejorados en futuros estudios donde se puedan considerar los factores antes mencionados. Además, al aplicar los modelos de nicho ecológico es importante considerar que éstos tienen sus limitaciones; cada algoritmo trabaja bajo un método de análisis específico y es de considerar que todas las predicciones de la distribución de las especies son solo estimaciones que varían de acuerdo con los datos de entrada, variables ambientales usadas, decisiones tomadas a través de la construcción de los modelos, entre muchos otros factores.

Los modelos arrojados por los algoritmos de modelación fueron validados mediante métricas de desempeño con el fin de verificar la precisión en la predicción de la presencia y de la ausencia de las especies sobre la distribución geográfica mostrada para cada especie. De acuerdo con las pruebas de desempeño, las especies *Trichechus manatus* (AUC= 0.849, Fracción de Error de Omisión= 0.075,  $\chi^2= 7.95$ ,  $P= 0.01$  para MaxEnt y Fracción de Error de Omisión= 0,  $\chi^2 = 6.15$ ,  $P= 0.04$  para Bioclim) y *Rheomys mexicanus* (AUC= 0.937, Fracción de Error de Omisión= 0.075,  $\chi^2= 14.20$ ,  $P= 0.01$  para MaxEnt y Fracción de Error de Omisión= 0,  $\chi^2= 27.79$ ,  $P= 1.34E-05$  para Bioclim), resultaron con los valores más altos de AUC. Por el contrario, la especie con los valores de validación más bajos de acuerdo al AUC fue *Lontra canadensis* con el algoritmo MaxEnt (AUC=0.490, FEO= 0.44,  $\chi^2= 2.26$ ,  $P= 0.17$ ) lo cual indica que el modelo no es mejor que un modelo aleatorio (Peterson et al., 2011), por ende este modelo no es bueno. La especie *Chironectes minimus* (AUC= 0.800, Fracción de Error de Omisión= 0.05,  $\chi^2= 2.75$ ,  $P= 0.11$  para MaxEnt y Fracción de Error de Omisión= 0.25,  $\chi^2= 2.67$ ,  $P= 0.20$  para Bioclim), de acuerdo a las validaciones podría ser un modelo poco confiable.

En general, los modelos obtenidos en este estudio presentaron áreas bajo la curva (AUC) entre 0.490 (*Lontra canadensis*) y 0.942 (*Rheomys thomasi*), un valor alto de AUC en los modelos denota una buena discriminación de los mismos (Elith et al., 2006), sin embargo los modelos están influenciados por factores tales como el número de registros, la calidad de los datos, el algoritmo de modelación utilizado y las métricas de validación seleccionadas. Para el caso de *Lontra canadensis*, esta especie ha sido poco estudiada en México y los registros han sido escasos y poco certeros, con poblaciones seriamente amenazadas (Gallo, 1997), lo cual podría influir en la construcción del modelo. De la misma forma, *Chironectes minimus* es una especie rara, evasiva, de hábitos nocturnos, lo cual podría dificultar la obtención de registros de presencia ya que es poco lo que se sabe de este animal (Medellín, 2005).

## VIII.2. Distribución de las especies

A pesar de los esfuerzos realizados por conocer la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales (Leopold, 1959; Marshall, 1978; Colmenero y Hoz, 1986; Colmenero-Rolón, 1988; Gallo et al., 2002; Gallo, 1997; Gallo, 1991; Larivière y Walton, 1998; Mellink y Luévano, 1998; Lefebvre et al., 2001; Santos-Moreno et al., 2003; Mellink y de la Cerda, 2004; Ortega-Ortiz et al., 2004; Ceballos, 2005; Gallo y Casariego, 2005; Mellink y Luévano, 2005; Jiménez-Pérez 2005; Reid et al., 2008; Polechla-Jr. y Carrillo-Rubio, 2009; Castelblanco-Martínez, 2010; Aranda, 2012; Daniel-Rentería et al., 2012; Lopes-Rheingantz et al., 2014 y Luna-Aranguré, 2015), una contribución significativa de este estudio es la descripción de su distribución potencial a nivel de los ríos y cuerpos de agua, así como un panorama general de la riqueza potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.

Otro aporte importante de este estudio es que se consideraron variables climáticas e hidrológicas en un mismo análisis, lo cual, dentro del modelado de nicho ha sido poco explorado. La información sobre parámetros fisicoquímicos de los cuerpos de agua aún no se ha concentrado de manera integral, por lo que no se cuenta con coberturas hidrológicas para aplicar dicha información a los modelos de nicho, por consiguiente no existen coberturas que caractericen el ambiente terrestre y acuático en conjunto para modelar especies semiacuáticas, esto hace que el modelado de nicho ecológico siga siendo un reto de investigación.

De acuerdo con Aranda (2012), *Chironectes minimus* se distribuye en México desde Chiapas y el Istmo de Tehuantepec, hasta parte de los estados de Veracruz, Oaxaca y Tabasco; en los resultados mostrados las áreas potenciales de distribución también se muestra el Istmo de Tehuantepec hasta algunas áreas de la Península de Yucatán, considerando además los estados citados anteriormente a Campeche y Yucatán como áreas posibles de distribución de esta especie.

Para *Lontra canadensis*, ninguno de los dos algoritmos predice distribución potencial en áreas centrales de la frontera de Chihuahua con Sonora, sin embargo en estas áreas han sido reportadas por los pobladores (Gallo-Reynoso, coms. pers. 2015), asimismo, ambos algoritmos predicen que un área disponible para esta especie es la Península de Baja California donde hasta la fecha sólo se ha reportado al norte de la Península en la desembocadura del Río Colorado y hacia la parte sur no se encuentran registros conocidos de la especie ya que no hay cuerpos de agua que pueda habitar.

Respecto a *Lontra longicaudis*, los resultados mostraron una distribución potencial ocupando toda la vertiente del Océano Pacífico desde el Norte del país hasta el sur y a través de la vertiente del Golfo de México, ambas áreas confluyendo en el Istmo de Tehuantepec y hacia la Península de Yucatán. Ambos algoritmos utilizados incluyen a la Península de Yucatán entre las áreas potenciales de distribución de esta especie. Hay zonas interesantes de explorar, como la zona de confluencia de Yucatán, Quintana Roo y Campeche, en donde su presencia solo se ha registrado a través de un cráneo y rastros de la especie (Gallo, 1997; Gallo, 2018 comp. pers.), pero los modelos muestran condiciones ambientales apropiadas.

En otra propuesta de la distribución de la nutria neotropical (Ceballos et al., 2006) sí se incluye toda la Península de Yucatán como área de distribución potencial, excepto por algunas áreas muy pequeñas de la punta de la Península. Por otra parte, un estudio que propone la distribución de la nutria neotropical en Yucatán muestra algunas zonas de dicha área como sitios potenciales para la distribución de la nutria (Ortega-Padilla et al., 2016). Una característica importante en la distribución de *Lontra longicaudis* es que las áreas donde los modelos predicen que se distribuye la nutria neotropical coinciden con áreas de México donde hay grandes ríos (Anexo 1), así como con las áreas de mayor precipitación anual en México. Esto puede deberse a que la nutria necesita cuerpos de agua permanentes que posiblemente se estén sustentando gracias a la cantidad de lluvia anual que precipita en esas regiones, por tanto, las variables relacionadas con la precipitación podrían ser más importantes para la distribución de la especie.

En ningún punto de las distribuciones propuestas para *Lontra canadensis* y *L. longicaudis* se sobreponen las áreas, esto puede deberse a que las áreas donde se hicieron los modelos con base en las regiones dulceacuícolas no tienen confluencia alguna, así como tampoco los puntos de presencia de las especies. Otro factor a considerar son las características del paisaje, que no se ven reflejadas en las predicciones de los modelos de nicho, tales como barreras geográficas como cordilleras. No obstante, Rheingrantz et al. (2014) mencionan que sería interesante estudiar la interacción de estas especies al norte de México.

A pesar de que el modelo de predicción dado por Bioclim para el manatí (*Trichechus manatus*) predice condiciones favorables en pequeñas áreas del este de los estados de Nuevo León, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo y Puebla, no existen registros de esta especie en

dichos sitios (SEMARNAT 2010) y es improbable que se encuentre la especie esas zonas pues no cuentan con cuerpos de agua permanentes lo suficientemente grandes para albergar poblaciones de manatíes. La predicción de la distribución de *Trichechus manatus*, de acuerdo con MaxEnt, divide dos grandes áreas de distribución, una al norte de México (desde el norte de Tamaulipas hasta el norte de Veracruz) y otra gran área al sur (desde el sur de Veracruz hasta la Península de Yucatán completa), lo que podría explicar la propuesta de que existen diferencias genéticas entre grupos poblacionales de manatíes (Nourisson et al., 2011). De acuerdo al modelo propuesto por MaxEnt en este estudio, existen áreas en el estado de Chiapas idóneas para la distribución de *Trichechus manatus* tal y como se ha reportado en algunos estudios (SEMARNAT 2010). Esta zona es importante para la especie debido a que se comunica con Tabasco a través de los ríos Usumacinta y Grijalva, sin embargo, muchas zonas de México, incluyendo el sureste, presentan cambios de paisaje derivados de los asentamientos y actividades humanas tales como infraestructura carretera, crecimiento poblacional, grandes construcciones, por ejemplo, hidroeléctricas, entre otros, lo cual ocasiona disrupciones y fragmentación en el paisaje.

Los resultados de este estudio indican que *Castor canadensis*, se distribuye potencialmente en los estados de Baja California y Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas de acuerdo con ambos algoritmos, sin embargo en la bibliografía no se han reportado castores en Durango y Baja California Sur, lo cual, podría ser resultado de que la especie aún no explora esas zonas por causas como barreras biogeográficas, movilidad, competencia, entre muchos otros factores. Es poco probable que exista en esos lugares y no se haya registrado.

En cuanto a la distribución propuesta por los dos algoritmos para la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), la distribución reportada para esta especie comprende áreas al norte de los estados de Baja California, Sonora, Chihuahua y Coahuila (Leopold, 1959; Mellink y de la Cerda, 2004; Mellink y Luévano, 2005), lo cual, coincide de forma general con las distribuciones potenciales propuestas por MaxEnt y Bioclim. Sin embargo, estos algoritmos difieren en su predicción al norte de Baja California ya que de acuerdo con Bioclim son sitios no favorables para la distribución de la especie a pesar de que hay registros de ocurrencia en dicho sitio y de acuerdo con MaxEnt sí son áreas adecuadas para la distribución de la especie.

A pesar de que el ratón acuático *Rheomys mexicanus* solamente se ha reportado en el estado de Oaxaca (Santos-Moreno et al., 2003), de acuerdo con los resultados, hay condiciones favorables para la presencia de esta especie en algunas otras áreas en los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, Puebla y Veracruz; sin embargo, existen múltiples factores por lo que la especie pudiera no estar presente en dichos sitios o no se haya registrado aún, probablemente por que es una especie escasa de hábitos muy especializados, con requerimientos de hábitat muy estrictos y además es una especie poco abundante con distribución restringida (Ceballos, 2005).

La distribución conocida hasta la fecha para el ratón acuático *Rheomys thomasi* en México es únicamente en el estado de Chiapas; no obstante, el algoritmo MaxEnt, bajo el que fue modelada esta especie, predice áreas de distribución en Oaxaca y Chiapas. Esta especie es rara y de distribución restringida (Ceballos, 2005; Reid et al., 2008), por lo que el modelo obtenido puede ser de gran utilidad para la exploración con fines de encontrar nuevas poblaciones (Raxworthy et al., 2003).

De acuerdo con los modelos de predicción de distribución propuestos, en la mayor parte de la República Mexicana en pequeñas o grandes áreas existen condiciones ambientales para que los mamíferos acuáticos epicontinentales puedan establecerse, ya que México es un país vasto en ríos y fuentes de agua dulce. Las zonas con mayor riqueza potencial de mamíferos acuáticos epicontinentales coinciden con grandes afluentes de agua dulce en México; tal es el caso de los ríos Usumacinta, Grijalva, Coatzacoalcos y sus afluentes en el sur del país, así como la parte final del río Bravo y sus afluentes al norte de México, lo cual es resultado de su complejidad topográfica que favorece escorrentías y cuencas, y su posición geográfica entre dos océanos lo cual promueve abundantes lluvias o humedad en algunas zonas del país. Esto podría indicar zonas importantes para la conservación de éstos mamíferos en nuestro país. Un aporte importante a futuro podría ser valorar si las actuales áreas naturales protegidas están preservando estas zonas con alta riqueza potencial de mamíferos acuáticos epicontinentales, además de analizar el uso de suelo y el impacto humano en sitios de importancia para los mamíferos acuáticos epicontinentales, asimismo, es una prioridad en conservación prevenir o resarcir la contaminación de los cuerpos de agua dulce de estas zonas.

En el país todos los estados en ciertas regiones presentaron condiciones ambientales potenciales para la presencia de mamíferos acuáticos epicontinentales. Sin embargo, dadas las condiciones de algunas zonas por ejemplo la Ciudad de México y áreas conurbadas, es muy poco probable que existan condiciones ambientales para el establecimiento en vida libre de alguna especie de mamífero acuático epicontinental. Asimismo, los modelos arrojan una distribución probable de las condiciones ambientales idóneas para la especie, sin embargo éstas están sujetas a cambios en el ambiente a través del tiempo y el espacio. De la misma forma, de acuerdo sólo con los puntos de presencia existen estados de la República Mexicana que no cuentan con registros de mamíferos acuáticos epicontinentales tal es el caso de Aguascalientes, Baja California Sur, Ciudad de México, Colima, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Zacatecas a pesar de que la predicción del algoritmo abarque estas zonas.

### VIII.3. Influencia de las variables ambientales

Los resultados de este estudio mostraron que diferentes variables influyen en la distribución de los mamíferos acuáticos de México. Las variables de más importancia están ligadas a la disposición de agua, tales como la acumulación de flujo, pendiente, precipitación, exposición de la pendiente, estacionalidad de la temperatura, dirección de flujo, índice topográfico, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más seco y modelo digital de elevación, ya que se trata de animales dependientes de los cuerpos de agua para sobrevivir que se están influenciados por la calidad del agua (Cuadro 8).

*Chironectes minimus* es una especie confinada mayormente a cuerpos de agua tropicales y subtropicales y dado su hábito acuático y su dieta basada en peces, crustáceos, insectos y ranas (Marshall 1978) es de esperarse que las variables que están influyendo en la distribución potencial de esta especie estén estrechamente ligadas a la precipitación (Bio 16; 59.5%), la acumulación de flujo (13.5%) y la temperatura (Bio 4) el 10.1%, esto concide con Prieto Torres y Pinilla Buitrago (2017) quienes mencionan que la precipitación del trimestre más seco y la precipitación del trimestre más cálido son factores importantes en la distribución de *C. minimus* en el Neotropico.

La nutria neártica (*L. canadensis*) es una especie adaptada a bajas temperaturas por su capa de pelo más gruesa y densa que la nutria neotropical. La nutria neártica prefiere sitios con disponibilidad de agua dulce permanente y con peces o alimento disponible, además prefieren lagos grandes en donde comúnmente conviven con castores evitando los cuerpos de agua con riberas inclinadas; esta especie de nutria busca la idoneidad del sustrato de la orilla para procurar que la madriguera tenga acceso al aire y al agua bajo hielo (Larivière y Walton 1998). Las variables ambientales más informativas para esta especie fueron: la acumulación de flujo (24.5%), la temperatura media del intervalo diurno (Bio 2) (23.7%) y el aspecto o exposición de la pendiente (18.8%).

Por otra parte, las variables ambientales importantes para el modelo de la nutria neotropical (*L. longicaudis*) fueron: el modelo digital de elevación (18.4%), la precipitación del trimestre más húmedo (Bio 16) (12.9%) y la temperatura media del trimestre más frío (Bio 11) (11.4%). Respecto a la primera variable, estos animales han sido registrados más comúnmente entre los 300 y 1500 m snm (sobre el nivel del mar) (Larivière 1999) y están reportadas para bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Gallo y Casariego, 2005). También se ha reportado que las nutrias dependen de sitios con cobertura vegetal, cuerpos de agua limpios y con disponibilidad de alimento para establecer sus poblaciones (Macías-Sánchez 2003) y que las variaciones ambientales influyen en la abundancia de las nutrias, dado que la mayor abundancia de esta especie se encontró en temporada de nortes y una menor abundancia de nutrias se presentó en temporada de secas en Campeche, México (Santiago-Plata et al., 2013), sin embargo esta variación ambiental cambia de acuerdo a las zonas geográficas.



En relación con el manatí (*Trichechus manatus*), la pendiente (70.1%), es la variable que más está explicando la distribución potencial de esta especie, y esta condición puede tener mucha relación con las preferencias de hábitat del manatí, ya que esta especie prefiere aguas poco profundas, con baja o nula corriente (Jiménez-Pérez, 2005), lo cual, también está relacionado con la acumulación de flujo (13.2%). Otro aspecto importante es que este animal solo se encuentra en zonas tropicales y subtropicales, lo cual podría estar relacionado con la temperatura media del trimestre más seco (Bio 9) (10.3%). Se sabe que variables como la salinidad y la cantidad de vegetación acuática son factores que afectan la distribución de esta especie (Jiménez-Pérez, 2005).

Para la construcción de los modelos de *Castor canadensis* cabe resaltar que la temperatura máxima del mes más cálido (Bio 5) fue la variable con más aportación a la construcción del modelo con el 19.9%. Otra variable importante para el modelo de esta especie fue la acumulación de flujo, la cual aportó un 8.6%; existen estudios que demuestran que los castores se ven estimulados a construir represas por el sonido del agua fluyendo (Wilsson, 1971; Hartman, 1975), lo cual, está estrechamente relacionado con la acumulación de flujo. Otra variable a considerar fue la estacionalidad en la temperatura (Bio 4) con 8.3% de aportación al modelo; la temperatura es un factor importante para los castores, pues se ha demostrado que la fisiología de los castores se ve afectada cuando éstos están expuestos a temperaturas cálidas (Jenkins y Busher, 1979).

Para el modelo de la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) la acumulación de flujo (12.3%) fue una de las variables importantes, así como el índice topográfico (11.9%). La variable más informativa para este modelo fue la estacionalidad de la temperatura (Bio 4) con 17.8%, sugiriendo que aunque la especie habita zonas muy frías, desde Alaska y Canadá hasta el norte de México, depende de que las temperaturas del verano sean lo suficientemente altas para sobrevivir.

El modelo del ratón *Rheomys mexicanus* mostró una fuerte influencia de la temperatura media del trimestre más seco (Bio 9) (39.7%), la estacionalidad de la precipitación (Bio 15) (17%) y la dirección de flujo (10.9%). Esto podría estar relacionado con el hábitat de esta especie, el cual ha sido reportado en bosques mesófilos, de coníferas y de encinos y en bosque tropical caducifolio, que suelen ser ecosistemas con estacionalidad muy marcada. Dentro de los requerimientos de su hábitat también se menciona su dependencia a ríos y arroyos permanentes, con flujo de aguas continuos, de aguas claras y bien oxigenadas (Ceballos, 2005).

Las variables que contribuyeron al modelo de distribución del ratón *Rheomys thomasi* fueron el índice topográfico (86.4%), la precipitación del mes más seco (Bio 14) (13%) y el aspecto (0.7%). Como se puede observar, el índice topográfico está marcando fuertemente la distribución de esta especie y la literatura reporta que un requerimiento del hábitat importante

para esta especie es que se le encuentra exclusivamente en ríos y arroyos de montaña, con flujo continuo y aguas limpias.

**Cuadro 8. Porcentajes de aportación de las tres variables más informativas para cada una de las especies de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México.**

<b>Especies</b>	Bio 2	Bio 3	Bio 4	Bio 5	Bio 9	Bio 11	Bio 14	Bio 15	Bio 16	Aspect	Flowacc	Slope	DEM	Topoind	Flowdir
<b>Cmin</b>	0	0	10.1	0	0	0	0	0	59.5	0	13.5	0	0	0	0
<b>Lcan</b>	23.7	0	0	0	0	0	0	0	0	18.8	24.5	0	0	0	0
<b>Llon</b>	0	0	0	0	0	11.4	0	0	12.9	0	0	0	18.4	0	0
<b>Tman</b>	0	0	0	0	10.3	0	0	0	0	0	13.2	70.1	0	0	0
<b>Ccan</b>	0	0	8.3	19.9	0	0	0	0	0	0	8.6	0	0	0	0
<b>Ozib</b>	0	0	17.8	0	0	0	0	0	0	0	12.3	0	0	11.9	0
<b>Rmex</b>	0	8.3	0	0	39.7	0	0	17	0	0	0	0	0	0	10.9
<b>Rthom</b>	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0.7	0	0	0	86.4	0

#### **VIII.4. Distribución potencial, conservación y biodiversidad**

La preservación y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos epicontinentales dependen de asegurar que la cantidad y calidad del agua sean suficientes y de garantizar la diversidad de las especies que los conforman (Arriaga et al., 2000). Al ser los cuerpos acuáticos hábitat de diferentes mamíferos, es necesario mantener estos sistemas o podrían perderse (Smardon, 2006).

El conocimiento de la distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales es importante para la toma de decisiones en conservación, así como, para la atención de zonas en posible amenaza de cuerpos acuáticos (Sánchez, 2007). Comprender cuáles son los factores que determinan la distribución de las especies es esencial para su conservación (Jiménez-Pérez, 2005), además de conducir los esfuerzos de conservación no sólo a las especies, sino a los procesos ecológicos y evolutivos que ocurren en las comunidades y en los ecosistemas (Arriaga et al., 2000). Por ende, la biodiversidad acuática no puede ser manejada en forma sustentable sin tomar en cuenta los servicios ambientales que ofrecen, sus funciones y relaciones con los componentes de la biodiversidad (Arriaga et al., 2000).

Uno de los problemas que ponen en riesgo la vida de los mamíferos acuáticos epicontinentales es la degradación del hábitat. La contaminación de los cuerpos acuáticos es una amenaza constante a la biodiversidad y los hábitats asociados (Vorosmarty et al., 2010). Las principales amenazas para los mamíferos de agua dulce son la modificación, disrupción

(continuidad del hábitat) y destrucción de su hábitat (deforestación, canalización de ríos, eliminación de la vegetación, construcción de embalses, el drenaje y desecación de humedales), la captura y la caza ilegal (Smardon, 2006; Veron et al., 2008). Los impactos de las actividades humanas sobre la biodiversidad pueden ser directos o indirectos, permanentes u ocasionales, inmediatos o retardados. El crecimiento de la población humana y el desarrollo económico amenazan la integridad de los ecosistemas de agua dulce a nivel mundial, lo que reduce su capacidad para mantener su integridad ecológica y proporcionar servicios de los ecosistemas (Darwall et al., 2011).

La creciente preocupación por el mantenimiento de la biodiversidad de las aguas epicontinentales y los esfuerzos por reducir los riesgos que enfrentan muchas especies se basa en las evidencias sobre la pérdida de esta biodiversidad. Los ecosistemas acuáticos epicontinentales son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat (degradación, cambios en la calidad, fragmentación), así como la explotación e introducción de especies exóticas. El hecho de que haya muchas especies amenazadas o en peligro de extinción, justifica la preocupación real por el estado de la biodiversidad de las aguas epicontinentales (Arriaga et al., 2000).

La alta fragmentación de los ambientes naturales reduce la capacidad de las especies de agua dulce para migrar libremente a través del paisaje de restablecer las poblaciones locales que han sido extirpadas o responder al cambio climático, y los hace muy sensibles a los impactos humanos (Strayer y Dudgeon 2010). La importancia de conservar estas especies radica en la necesidad de su presencia para sostener el adecuado equilibrio ecológico. Por citar un ejemplo, la nutria es un depredador tope que permite que los ecosistemas mantengan su integridad. Es una especie que requiere grandes extensiones de área para establecer sus poblaciones, además depende de cuerpos acuáticos en buen estado para poder establecer sus madrigueras, así como conseguir su alimento y sobrevivir (Rheingantz et al., 2014).

Se debe ejecutar una planificación de la conservación para las amenazas que enfrentan las aguas epicontinentales ante el cambio climático para las especies como para el bienestar humano. Evitar la extinción de las especies que habitan los cuerpos de agua dulce, ampliar nuestro conocimiento sobre éstas, anticipar de manera activa las amenazas de las especies y establecer retos para solucionar los futuros desafíos de la pérdida de la biodiversidad (Strayer y Dudgeon, 2010) debe ser una prioridad biológica, económica, política y social.

## IX. CONCLUSIONES

- Se propone la distribución potencial de las ocho especies de mamíferos acuáticos epicontinentales de México a través del modelado de nicho ecológico y distribución de especies con los algoritmos MaxEnt y Bioclim, de esta manera se proyectan las áreas con características ambientales potencialmente adecuadas para sostener poblaciones de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales en México y obtener áreas de riqueza potencial de estas especies en el país.
- Se logró identificar los requerimientos ecológicos para la presencia de una especie, lo cual, es fundamental para su conservación y los modelos de distribución de especies son una herramienta poderosa para esta finalidad.
- En este estudio se utilizaron variables ambientales e hidrológicas de manera conjunta, lo cual, permitió representar los ambientes terrestres, acuáticos y semiacuáticos proyectando las áreas geográficas donde se predice la distribución potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales a nivel local de ríos y cuerpos acuáticos de México.
- El presente trabajo muestra información sobre diferentes áreas no exploradas para la búsqueda y registro de cada una de las especies de este estudio, lo cual es importante a considerar en futuras investigaciones con mamíferos acuáticos epicontinentales en México.
- La información generada en este estudio de la distribución de mamíferos acuáticos epicontinentales es valiosa para la toma de decisiones ya que el uso sustentable de los recursos acuáticos requiere mejor información para el manejo y conservación de los recursos hídricos así como el mantenimiento de la biodiversidad que en ellas habita.

## X. RECOMENDACIONES

Este estudio representa una aproximación al conocimiento de la distribución de los mamíferos acuáticos epicontinentales de México que podría resultar útil para el diseño de estrategias de conservación, toma de decisiones, manejo de especies, investigaciones futuras entre múltiples aplicaciones; sin embargo, se requiere de un estudio a mayor profundidad para cada una de las especies.

En este estudio se mostró la poca cantidad de registros para especies como *Lontra canadensis* (en México) *Rheomys thomasi*, y *R. mexicanus*, los resultados generados en este estudio pueden servir de guía para la exploración biológica dirigida a sitios específicos de búsqueda y ampliar nuestro conocimiento sobre la distribución de estas especies.

Se recomienda que en futuros se podría ahondar en las interacciones, uso de los recursos, conservación, entre otros temas, en zonas donde dos a más especies de mamíferos acuáticos epicontinentales conviven.

Deben priorizarse acciones de conservación para los ecosistemas acuáticos epicontinentales mostrados en los resultados como sitios de distribución potencial de las diferentes especies ya que su hábitat es vulnerable y las múltiples amenazas que ejercen presión en éstos sistemas es un peligro constante a la conservación de los mamíferos acuáticos epicontinentales y los organismos que habitan en los cuerpos de agua dulce.

La mayoría de las especies de mamíferos acuáticos epicontinentales son carismáticas, por lo cual, podrían ser utilizadas como especies bandera para conservar su hábitat, influyendo así en la conservación de otras especies que cohabitan en dichas áreas.

La interpretación de los modelos de nicho ecológico debe hacerse con cuidado y bajo criterio ya que los modelos son un análisis estadístico de predicciones de distribución, aportan una gran cantidad de información geográfica y ambiental, pero al ser una predicción no son absolutamente certeros ya que cada especie y análisis tiene discernimientos a considerar.

## CONCLUSIONES GENERALES

- Se consideran como mamíferos acuáticos epicontinentales de México a las especies: *Chironectes minimus*, *Lontra canadensis*, *Lontra longicaudis*, *Trichechus manatus*, *Castor canadensis*, *Ondatra zibheticus*, *Rheomys mexicanus*, *Rheomys thomasi* y debido a que presentan adaptaciones únicas para ocupar cuerpos de agua epicontinentales como hábitat.
- Las principales características que presentó un mamífero acuático epicontinental fueron: la capacidad de buceo, la dependencia del animal a los cuerpos acuáticos epicontinentales para su supervivencia y una morfología adaptada para la vida acuática.
- El análisis de las características morfológicas y ecológicas de los mamíferos mostró la separación de tres grandes grupos, los mamíferos terrestres, los mamíferos marinos y los mamíferos acuáticos epicontinentales al identificar las similitudes y diferencias entre los mamíferos de México. La agrupación de los mamíferos acuáticos epicontinentales permitió proponer un conjunto de especies que en la bibliografía no se encuentran mencionados como agrupación.
- Entender las características ambientales e hidrológicas para la presencia potencial de los mamíferos acuáticos epicontinentales en México es fundamental para la conservación de estos animales.
- Generar información respecto a áreas geográficas de potencial distribución para los mamíferos acuáticos epicontinentales en México permite considerar dichas áreas en futuras investigaciones, así como comprender cuáles son los factores ambientales e hidrológicos que deben existir para inferir la probable presencia de las especies.
- Los factores ambientales más relevantes para predecir la presencia de los mamíferos acuáticos epicontinentales fueron: la acumulación de flujo, la pendiente, la precipitación, la exposición de la pendiente, la estacionalidad de la temperatura, la dirección de flujo, el índice topográfico, la temperatura media del trimestre más húmedo, la temperatura media del trimestre más seco y el modelo digital de elevación.

## LITERATURA CITADA

- Anderson, R.P., A. T. Peterson y 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(1)**: 3–16.
- Aranda, J.M. 2012. *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- Arita, H.T. y G. Ceballos. 1997. The mammals of Mexico: Distribution and conservation status. *Revista Mexicana de Mastozoología* **2**: 33–71.
- Arriaga, L., V. Aguilar y J. Alcocer. 2000. *Aguas continentales y diversidad biológica de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- Berta, A., J. L. Sumich y K. M. Kovacs. 2005. *Marine mammals: evolutionary biology*. Elsevier.
- Booth, T.H., H. A. Nix, J.R. Busby y M. F. Hutchinson. 2014. BIOCLIM: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions* **20(1)**: 1–9.
- Castelblanco-Martínez, D.N. 2010. Ecología, comportamiento y uso de hábitat de manatíes en la Bahía de Chetumal. Tesis Doctorado. El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal. 220pp.
- Ceballos, G. 2005. *Castor canadensis*. En: Ceballos G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos de México*. Pág. 583. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Ceballos, G. 2005. *Rheomys thomasi*. En: Ceballos G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos de México*. Pág. 793. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Ceballos, G. 2005. *Rheomys mexicanus*. En: Ceballos G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos de México*. Pág. 792. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Ceballos, G. 2014. *Mammals of México*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ceballos, G. y E. Carrillo-Rubio. 2017. Redescubrimiento y estado de conservación de la nutria de río del norte (*Lontra canadensis*) en México. *Revista Mexicana de Mastozoología. Nueva época*. **7(2)**: 1-12.

- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Ceballos, G. y J. Arroyo-Cabrales. 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología* **2(1)**: 27–80.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2002. Mamíferos de México. *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*, pp.377-413.
- Ceballos, G., S. Blanco, C. González y E. Martínez. 2006. *Lontra longicaudis* (nutria de río, perro de agua) Distribución potencial, escala 1:1000000. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Cervantes, M., 2007. Conceptos fundamentales sobre ecosistemas acuáticos y su estado en México. *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México D.F.
- Cervantes, F., A.Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1994. Mamíferos terrestres nativos de México. *Anales Del Instituto de Biología de La Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* **65(1)**: 177–190.
- Clément, L., F. Catzeflis, C. Richard-Hansen, B. Sébastien y B. de Thoisy. 2014. Conservation Interests of Applying Spatial Distribution Modelling to Large Vagile Neotropical Mammals. *Tropical Conservation Science* **7 (2)**: 192–213.
- Collen, B., F. Whitton, E.E. Dyer, J.E. Baillie, N. Cumberlidge, W.R. Darwall, C. Pollock, N.I. Richman, A.M. Soulsby y M. Böhm. 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography* **23(1)**: 40–51.
- Colmenero-Rolón, L. 1988. Nuevos registros del manatí (*Trichechus manatus*) en el sureste de México. *Anales Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* **54 (1)**: 243-254.
- Colmenero, R. y M. E. Hoz. 1986. Distribución de los manatíes, situación y su conservación en México. *Anales Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* **56**: 177-196.
- CONABIO. 2009. *El Capital Natural de México*. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- CONANP. 2017. *Plan Nacional de Desarrollo 2013-2018*. Programa Nacional de Áreas Naturales Protegidas 2014-2018. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Mayo 2017. Ciudad de México.



- Crisci, J. 2002. La sistemática biológica de nuestro tiempo. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, físicas y naturales* **54**: 49–59.
- Crisci, J.V. y M.F.L. Armengol. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. O.E.A. Washington D.C.
- Cruz-Cárdenas, G., J.L. Villaseñor, L. López-Mata, E. Martínez-Meyer y E. Ortiz. 2014. Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en MaxEnt. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **20(2)**: 187–201.
- Daniel-Rentería, I.C., A. Serrano y G. Sánchez-Rojas. 2012. Distribución del manatí antillano (*Trichechus manatus manatus*) en el Sistema Lagunar de Alvarado (Veracruz, México). *Ciencias marinas* **38 (2)**: 459-465.
- Darwall, W.R., R.A. Holland, K.G. Smith, D. Allen, E.G. Brooks, V. Katarya, C.M. Pollock, Y. Shi, V. Clausnitzer, N. Cumberlidge, y A. Cuttelod. 2011. Implications of bias in conservation research and investment for freshwater species. *Conservation Letters* **4(6)**: 474–482.
- Domínguez-Domínguez, O., E. Martínez-Meyer, L. Zambrano y G. Pérez-Ponce. 2006. Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: Live-bearing fishes in central Mexico. *Conservation Biology* **20(6)**: 1730–1739.
- Doran, B. y Olsen, P. 2001. Customizing BIOCLIM to investigate spatial and temporal variations in highly mobile species. *Proceedings of the 6th International Conference on GeoComputation* pp.1–3.
- Dunstone, N. 2007. Adaptation to the semi-aquatic habit and hábitat. En: Dunstone, N. y M.L. Gorman. 2007. *Behaviour and ecology of riparian mammals* Cambridge University Press.
- Duputié, A., N.E. Zimmermann y I. Chuine. 2014. Where are the wild things? Why we need better data on species distribution. *Global ecology and biogeography* **23(4)**: 457-467.
- Elith, J., C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R.J. Hijmans, F. Huettmann, J.R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L.G. Lohmann, B.A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. Overton, A. T. Peterson, S.J. Phillips, K.S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R.E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M.S. Wisz, y N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29 (2)**: 129–151.
- Elith, J. y J. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Evolution and Systematic* **40**: 677-697.

- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee y C.J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* **17(1)**: 43–57.
- Fertl, D., A.J. Schiro, G.T. Regan, C.A Beck, N. Adimey, L. Price-May, A. Amos, G.A. Worthy y R. Crossland. 2005. Manatee occurrence in the northern Gulf of Mexico, west of Florida. *Gulf and Caribbean Research* **17(1)**: 69-94.
- Fish, F.E. 2000. Biomechanics and energetics in aquatic and semiaquatic mammals: Platypus to whale. *Physiological and Biochemical Zoology* **73(6)**: 683–698.
- Fish F. y R. Baudinette. 1999. Energetics of locomotion by the australian water rat (*HydromysChrysogaster*): a comparison of swimming and running in a semi-aquatic mammal. *The Journal of Experimental Biology* **202**: 353–363.
- Franklin, J. 2010. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.
- Gallo-Reynoso, J.P. 1991. The status and distribution of river otters (*Lutra longicaudis annectens* Major, 1897) in Mexico. *Proceedings of the V International Otter Colloquium - Habitat* **(1)**: 57–62.
- Gallo-Reynoso, J.P. 1997. Situación y distribución de las nutrias en México, con énfasis en *Lontra longicaudis annectens* Major, 1897. *Revista Mexicana de Mastozoología* **2(1)**: 10–32.
- Gallo-Reynoso, J.P. 2015. Comunicación personal.
- Gallo-Reynoso, J. P. 2016. Comunicación personal.
- Gallo-Reynoso, J.P., G. Suárez-Gracida, H. Cabrera-Santiago, E. Coria-Galindo, J. Egidio-Villarreal y L.C. Ortiz. 2002. Status of beavers (*Castor canadensis frondator*) in Rio Bavispe, Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist* **47(3)**: 501-504.
- Gallo-Reynoso, J.P. y M.A. Casariego. 2005. *Lontra longicaudis*. En: Ceballos G. y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos de México*. Pág. 372. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Gallo-Reynoso, J.P. 2018. Comunicación personal.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Hanke, W. y G. Dehnhardt. 2013. Sensory biology of aquatic mammals. *Journal of Comparative Physiology* **199**: 417–420.

- Hartman, A. M. 1975. Analysis of conditions leading to the regulation of water flow by a beaver. *The Psychological Record* **25**: 427.
- Herzing, 2002. En: Rojas-García y Vidal-Rodríguez, 2008. Catálogo tipológico de humedales lacustres y costeros del estado de Chiapas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México D.F.
- Hickman, C.P., L.S. Roberts, A. Larson, H. L'Anson y D.J. Eisenhour. 2006. *Integrated principles of zoology* (Vol. 15). McGraw-Hill. New York.
- Hijmans, R. J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas. *International Journal of Climatology* **25(15)**: 1965–1978.
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J. y J. Elith. 2017. Package ‘dismo’ *Circles*. **9**:1.
- Hurford C., M. Schneider y I. Cowx. 2010. *Conservation Monitoring Freshwater Habitats: Practical guide and cases studies*. CRC Press. New York.
- Husar, S.L. 1978. *Trichechus manatus*. *Mammalian species*. *The American society of mammologist* **93**: 1-5.
- Ibarra-Montoya, J.L., G. Rangel-Peraza, F.A. González-Farías, J. De Anda M.E., Zamudio-Reséndiz, E. Martínez-Meyer y H. Macías-Cuellar. 2010. Modelo de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de fitoplancton en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa, Nayarit. México. *Ambiente & Agua-An Interdisciplinary Journal of Applied Science* **5(3)**: 60–75.
- Ibarra-Montoya, J.L., G. Rangel-Peraza, F.A. González-Farías, J. De Anda M.E., E. Martínez-Meyer y H. Macías-Cuellar. 2012. Uso del modelado de nicho ecológico como una herramienta para predecir la distribución potencial de *Microcystis sp* (cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México. *Revista Ambiente e Agua* **7(1)**: 218–234.
- INEGI, 1991. *Datos básicos de la geografía de México*. Segunda edición. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México D.F.
- Jenkins, S.H. y P.E. Busher. 1979. *Castor canadensis*. *Mammalian species*. *The American society of mammologist* **120**: 1–8.
- Jiménez-Pérez, I. 2005. Development of predictive models to explain the distribution of the West Indian manatee *Trichechus manatus* in tropical watercourses. *Biological Conservation* **125(4)**: 491-503.
- Kemp, T.S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. Oxford University Press. Chippenham.

- Lachavanne, 1997. *Why study biodiversity in land-inland water ecotones?* En: J.B. Lachavanne y R. Juge (Eds.) 1997. Biodiversity in land-inland water ecotones. The Parthenon publishing group. Switzerland.
- Larivière, S. 1999. *Lontra longicaudis*. *Mammalian Species*. *The American society of mammologist* **609**: 1–5.
- Larivière, S. y Walton, L. 1998. *Lontra canadensis*. *Mammalian Species*. *The American society of mammologist* **587**:1–8.
- Lefebvre, L. W., M. Marmontel, J. P. Reid, G. B. Rathbun y D. P. Domning. 2001. *Status and Biogeography of the West Indian Manatee*. Págs. 425-474. En: C. A. Woods and F. E. Sergile. (eds.). *Biogeography of the West Indies*, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- León-Paniagua, L. 2016. Comunicación personal.
- Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico. The game birds and mammals*. University of California press. Berkeley.
- Luna-Aranguré, C. 2015. Distribución de la Nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en la Cuenca Hidrológica Río Huicicila, Nayarit. Tesis de maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 67 págs.
- Macías-Sánchez, S. 2003. Evaluación del hábitat de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis* Olfers, 1818) en dos ríos de la zona centro del estado de Veracruz, México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología AC. Xalapa. 93 págs.
- Marshall, L. 1978. *Chironectes minimus*. *Mammalian Species*. *The American society of mammologist* **109**:1–6.
- Martínez-Meyer, E. 2016. Comunicación personal.
- McBee, K. y R.J. Baker. 1982. *Dasypus novemcinctus*. *Mammalian Species*. *The American society of mammologist* **162**: 1-9.
- McNyset, K.M. 2005. Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish* **14(3)**: 243–255.
- Medellín, R. 2005. *Chironectes minimus*. En: Ceballos, G. y Oliva, G. 2005. Pág. 665. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Medrano-González, L. 2016. Comunicación personal.

- Mellink, E. y A. de la Cerda. 2004. Muskrats and sage pondweed in Valle de Mexicali: Opportunistic feeding on a Spontaneous Resource. *Southern California Academic of Science* **103 (1)**: 44-46.
- Mellink, E. y J. Luévano, 1998. Status of Beavers (*Castor canadensis*) in Valle de Mexicali, México. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **97(3)**: 115-120.
- Mellink, E. y J. Luevano. 2005. *Ondatra zibethicus*. En: Ceballos, G. y Oliva, G. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Pág. 665. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Nourisson C., B. Morales-Vela, J. Padilla-Saldívar, K.P. Tucker, A. Clark, L.D. Olivera-Gómez, R. Bonde y P. McGuire. 2011. Evidence of two genetic clusters of manatees with low genetic diversity in Mexico and implications for their conservation. *Genetica* **139**: 833-842.
- Ortega-Ortiz, J.G., A. Delgado-Estrella y A. Ortega-Argueta. 2004. *Mamíferos marinos del Golfo de México: Estado actual del conocimiento y recomendaciones para su conservación*. Págs. 137- 160 En: Caso, M., I. Pisanty, y E. Escurra (Comps.) 2004. Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología. México D.F.
- Ortega-Padilla, A. A., J. E. Sosa-Escalante, J. P. Gallo-Reynoso, E. Martínez-Meyer y C. A. Yañez-Arenas. 2016. Distribución y conservación de *Lontra longicaudis* en la Península de Yucatán. En: Memorias del XIII Congreso Nacional de Mastozoología. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C., Benemérita Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Pearson, R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura y A. Townsend Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34(1)**:102–117.
- Pérez, G. R. y J. J. R. Restrepo. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. Vol. 15. Universidad de Antioquia.
- Peterson, T., J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, y M. Bastos Araujo. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. New Jersey.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**: 231–259.
- Pliscoff, P. y T. Fuentes-Castillo. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* **48**:61-79.

- Polechla-Jr., P.J. y E. Carrillo-Rubio. 2009. Historic and current distributions of river otters (*Lontra canadensis*) and (*Lontra longicaudis*) in the río Grande or río Bravo del Norte drainage of Colorado and New Mexico, USA and of Chihuahua, Mexico and adjacent areas. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin* **26(2)**: 81–95.
- Prieto Torres, D. A. y G. Pinilla Buitrago. 2017. Estimating the potential distribution and conservation priorities of *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780) (Didelphimorphia, Didelphidae). *Therya* **8 (2)**: 131-144.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Catro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* **21(1)**: 21–82.
- Rathbun, G. B., T. Carr, N. M. Carr y C. A. Woods. 1986. The distribution of manatees and sea turtles in Puerto Rico. National Technical Information Service. PB86-1518347AS. Springfield.
- Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* **426(6968)**: 837-841.
- Reid, F., E. Vázquez, L. Emmons y A.D. Cuarón. 2008. *Rheomys thomasi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T19486A8909070.
- Reidenberg J. 2007. Anatomical adaptation of aquatic mammals. The anatomical record. *Wiley InterScience* **290**: 507-513
- Rheingantz, M. L., J. F. Saraiva de Menezes y B. de Thoisy. 2014. Defining Neotropical otter *Lontra longicaudis* distribution, conservation priorities and ecological frontiers. *Tropical Conservation Science* **7(2)**: 214-229.
- Sánchez, O. 2007. *Ecosistemas acuáticos: diversidad, procesos, problemática y conservación*. En: O. Sánchez, M. Herzig, E. Peters, R. Márquez y L. Zambrano (Eds.) *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. 2007. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Sánchez-Cordero V., F. Botello, J. Flores, R. Gómez, L. Guevara, G. Gutiérrez y A. Rodríguez. 2014. Biodiversidad de Chordata (Mammalia) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 496-504.
- Santiago-Plata, V. M., J. D. Valdez-Leal, C. J. Pacheco-Figueroa, F. de la Cruz-Burelo y E. J. Moguel-Ordóñez. 2013. Aspectos ecológicos de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el camino La Veleta en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Therya* **4(2)**: 265–280.

- Santos-Moreno, A., M. Briones-Salas, G. González Pérez y T. de J. Ortiz. 2003. Noteworthy records of two rare mammals in Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. *Southwestern Naturalist* **48(2)**: 312-313.
- Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, y S. Anta. 2009. *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Segurado, P., M.B. Araújo y W.E. Kunin. 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology* **43(3)**:433–444.
- SEMARNAT, 2010. Atlas geográfico del medio ambiente y recursos naturales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México D.F.
- SEMARNAT, 2016. Estadísticas del agua en México, edición 2016. Comisión Nacional del Agua. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Octubre 2016. Ciudad de México.
- Smardon, R.C. 2006. Heritage values and functions of wetlands in Southern Mexico. *Landscape and Urban Planning* **74(3–4)**: 296–312.
- StatSoft, I. N. C. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0. Tulsa, USA.
- Strayer, D. y D. Dudgeon. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* **29(1)**: 344–358.
- Torres, N. M., P. De Marco, T. Santos, L. Silveira, A. T. de Almeida Jacomo y J. A. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and distributions* **18**: 615-627.
- Uhen, M. 2007. Evolution of Marine Mammals: Back to the Sea After 300 Million Years. *The anatomical record* **290**: 514–522
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., y F. Fernández-González. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography* **37(11)**: 1084-1091.
- Veron, G., B.D. Patterson y R. Reeves. 2008. Global diversity of mammals (Mammalia) in freshwater. *Hydrobiologia* **595(1)**: 607–617.

- Vörösmarty, C.J., P.B. McIntyre, M.O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S.E. Bunn, C.A. Sullivan, C.R. Liermann, y P.M. Davies. 2010. Global threats to human water security and rives biodiversity. *Nature* **467**: 5551-561.
- Willner, G. R., G. A. Feldhamer, E. E. Zueker y J. A. Chapman.1980. *Ondatra zibethicus*. *Mammalian Species* (**141**): 1–8.
- Wilsson, L. 1971. Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber L.*). *Viltrevy* **8**: 115-266.
- Zambrano, L., E. Martínez-Meyer, N. Menezes, y A.T. Peterson. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63(9)**: 1903–1910.
- Zimmerman, N. E., T.C. Edwards Jr, C. H. Graham, P. B. Pearman y J. Svenning. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography* **33**: 985-989.

### **Imágenes de los mamíferos acuáticos epicontinentales**

- Castor canadensis*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/43794-Castor-canadensis> Foto: (c) Minette, algunos derechos reservados (CC BY-NC). Fecha de consulta: 25/07/2016
- Chironectes minimus*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/42700> Foto: (c) brandyconrad, algunos derechos reservados (CC BY-NC). Fecha de consulta: 25/07/2016
- Lontra canadensis*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/41777-Lontra-canadensis> Foto: Foto: (c) Diddlecome Dawcock, algunos derechos reservados (CC BY-NC-ND). Fecha de consulta: 25/07/2016
- Lontra longicaudis*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/41778-Lontra-longicaudis> Foto: (c) Cláudio Dias Timm, algunos derechos reservados (CC BY-NC-SA). Fecha de consulta: 25/07/2016
- Ondatra zibethicus*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/45763-Ondatra-zibethicus> Foto: hobicat, algunos derechos reservados (CC BY-NC). Fecha de consulta: 25/07/2016
- Rheomys thomasi*: <http://bios.conabio.gob.mx/especies/8012418>. Foto: Marco Antonio Pineda Maldonado / Banco de Imágenes CONABIO, algunos derechos reservados (CC BY-NC-ND). Fecha de consulta: 27/09/2016
- Trichechus manatus*: <http://conabio.inaturalist.org/taxa/46316-Trichechus-manatus> Foto: (c) David d'O, algunos derechos reservados (CC BY-NC-SA). Fecha de consulta: 25/07/2016





## ANEXO 2. Reducción de especies redundantes a nivel de género.

Espece	Redundancias entre géneros
<i>Chironectes minimus</i>	
<i>Didelphis marsupialis</i>	
<i>Didelphis virginiana</i>	
<i>Marmosa mexicana</i>	
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	
<i>Philander oposum</i>	
<i>Tlacuatzin canescens</i>	
<i>Caluromys derbianus</i>	
<i>Trichechus manatus</i>	
<i>Dasypus novemcinctus</i>	
<i>Cabassous centralis</i>	
<i>Cyclopes didactylus</i>	
<i>Tamandua mexicana</i>	
<i>Alouatta palliata</i>	<i>A. pigra</i>
<i>Ateles geoffroyi</i>	
<i>Lepus alleni</i>	<i>L. californicus, L. callostis, L. flavigularis, L. insularis</i>
<i>Romerolagus diazi</i>	
<i>Sylvilagus audubonii</i>	<i>S. bachmani, S. cunicularius, S. floridanus, S. gabii, S. graysoni, S. insonus, S. mansuetus, S. robustus</i>
<i>Ammospermophilus harrisii</i>	<i>A. insularis</i>
<i>Ammospermophilus interpres</i>	<i>A. leucurus</i>
<i>Callospermophilus madrensis</i>	
<i>Cynomys ludovicianus</i>	<i>C. mexicanus</i>
<i>Glaucomys volans</i>	
<i>Ictidomys mexicanus</i>	<i>I. parvidens</i>
<i>Neotamias bulleri</i>	<i>N. dorsalis, N. durangae, N. merriami, N. obscurus</i>
<i>Notocitellus adocetus</i>	<i>N. annulatus</i>
<i>Otospermophilus atricapillus</i>	<i>O. beechey, O. variegatus</i>
<i>Sciurus aberti</i>	<i>S. arizonensis, S. griseus, S. nayaritensi, S. oculatus</i>
<i>Sciurus alleni</i>	<i>S. aureogaster, S. colliae, S. niger, variegatoides, S. yucatanensis</i>
<i>Sciurus deppei</i>	
<i>Tamiasciurus mearnsi</i>	
<i>Xerospermophilus perotensis</i>	<i>X. spilosoma</i>
<i>Xerospermophilus tereticaudus</i>	
<i>Castor canadensis</i>	

---

<i>Dipodomys compactus</i>	<i>D. deserti</i> , <i>D. gravipes</i> , <i>D. insularis</i> , <i>D. merriami</i> , <i>D. nelsoni</i> , <i>D. ordii</i> , <i>D. phillipsii</i> , <i>D. simulans</i> , <i>D. spectabilis</i>
<i>Heteromys desmarestianus</i>	<i>H. gaumeri</i> , <i>H. nelsoni</i>
<i>Liomys irroratus</i>	<i>L. pictus</i> , <i>L. salvini</i>
<i>Liomys spectabilis</i>	
<i>Chaetodipus anthonyi</i>	<i>C. arenarius</i> , <i>C. baileyi</i> , <i>C. californicus</i> , <i>C. eremicus</i> , <i>C. fallax</i> , <i>C. formosus</i> , <i>C. lineatus</i> , <i>C. nelsoni</i> , <i>C. penicillatus</i> , <i>C. rudinoris</i> y <i>C. spinatus</i>
<i>Chaetodipus artus</i>	<i>C. dalquesti</i> , <i>C. goldmani</i> , <i>C. intermedius</i> , <i>C. pernix</i>
<i>Chaetodipus hispidus</i>	
<i>Perognathus amplus</i>	<i>P. longimembris</i>
<i>Perognathus flavescens</i>	<i>P. flavus</i> , <i>P. merriami</i>
<i>Cratogeomys castanops</i>	<i>C. fulvescens</i> , <i>C. fumosus</i> , <i>C. goldmani</i> , <i>C. merriami</i> , <i>C. perotensis</i> , <i>C. planiceps</i>
<i>Geomys arenarius</i>	<i>G. arenarius</i> , <i>G. tropicalis</i>
<i>Orthogeomys cuniculus</i>	<i>O. grandis</i> , <i>O. hispidus</i> , <i>O. lanius</i>
<i>Pappogeomys bulleri</i>	
<i>Thomomys atrovarius</i>	<i>T. bottae</i> , <i>T. nayarensis</i> , <i>T. sheldoni</i> , <i>T. umbrinus</i>
<i>Zygogeomys trichopus</i>	
<i>Microtus californicus</i>	<i>M. guatemalensis</i> , <i>M. mexicanus</i> , <i>M. oaxacensis</i> , <i>M. pennsylvanicus</i> , <i>M. quasiater</i> , <i>M. umbrosus</i>
<i>Ondatra zibethicus</i>	
<i>Baiomys musculus</i>	<i>B. taylori</i>
<i>Habromys chinanteco</i>	<i>H. ixtlani</i>
<i>Habromys delicatulus</i>	<i>H. lophurus</i>
<i>Habromys lepturus</i>	<i>H. schmidlyi</i> , <i>H. simulatus</i>
<i>Hodomys alleni</i>	
<i>Megadontomys cryophilus</i>	<i>M. nelsoni</i> , <i>M. thomasi</i>
<i>Nelsonia goldmani</i>	<i>N. neotomodon</i>
<i>Neotoma albigula</i>	<i>N. angustapalata</i> , <i>N. bryanti</i> , <i>N. goldmani</i> , <i>N. lepida</i> , <i>N. leucodon</i> , <i>N. macrotis</i> , <i>N. mexicana</i> , <i>N. micropus</i> , <i>N. phenax</i>
<i>Neotoma devia</i>	
<i>Neotoma insularis</i>	<i>N. isthmica</i> , <i>N. nelsoni</i> , <i>N. palatina</i>
<i>Neotoma picta</i>	
<i>Neotomodon alstoni</i>	
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	
<i>Onychomys arenicola</i>	<i>O. leucogaster</i> , <i>O. torridus</i>

---

---

<i>Oryzomys albiventer</i>	<i>O. chapmani, O. nelsoni, O. rostratus</i>
<i>Oryzomys alfaroi</i>	
<i>Oryzomys couesi</i>	
<i>Oryzomys melanotis</i>	
<i>Oryzomys mexicanus</i>	
<i>Oryzomys palustris</i>	
<i>Oryzomys rhabdops</i>	<i>O. saturator</i>
<i>Oryzomys texensis</i>	
<i>Osgoodomys banderanus</i>	
<i>Otonyctomys hattii</i>	<i>O. phyllotis</i>
<i>Peromyscus aztecus</i>	<i>P. californicus, P. crinitus, P. difficilis, P. eremicus, P. eva, P. fraterculus, P. guardia, P. interparietalis, P. levipes, P. madrensis, P. melanocarpus, P. melanophrys, P. mexicanus, P. nasutus, P. ochraventer, P. pectoralis, P. perfulvus, P. spicilegus, P. truei</i>
<i>Peromyscus beatae</i>	<i>P. bullatus, P. caniceP.s, P. furvus, P. guatemalensis, P. hooP.eri, P. megalop.s, P. mekisturus, P. melanurus, P. merriami, P. oaxacensis, P. P.embertoni, P. P.olius, P. P.seudocrinitus, P. sagax, P. schmidlyi, P. simulus, P. steP.hani, P. winkelmanni</i>
<i>Peromyscus boylii</i>	<i>P. dickeyi, P. gratus, P. leucoP.us, P. maniculatus, P. melanotis, P. zarhynchus</i>
<i>Peromyscus gymnotis</i>	<i>P. hylocetes, P. sejugis, P. slevini, P. yucatanicus</i>
<i>Reithrodontomys bakeri</i>	<i>R. gracilis, R. hirsutus, R. mexicanus, R. microdon, R. spectabilis, R. sumichrasti, R. tenuirostris, R. zacatecae</i>
<i>Reithrodontomys burti</i>	
<i>Reithrodontomys chrysopsis</i>	<i>R. fulvescens, R. megalotis</i>
<i>Reithrodontomys montanus</i>	
<i>Rheomys mexicanus</i>	<i>R. thomasi</i>
<i>Scotinomys teguina</i>	
<i>Sigmodon alleni</i>	<i>S. arizonae, S. fluviventer, S. hirsutus, S. hispidus, S. leucotis, S. ochrognathus, S. zanjonensis</i>
<i>Sigmodon mascotensis</i>	
<i>Sigmodon planifrons</i>	<i>S. toltecus</i>
<i>Sigmodon toltecus</i>	
<i>Tylomys bullaris</i>	<i>T. nudicaudus, T. umbalensis</i>
<i>Xenomys nelsoni</i>	
<i>Erethizon dorsatum</i>	

---

---

<i>Sphiggurus mexicanus</i>	
<i>Dasyprocta mexicana</i>	<i>D. punctata</i>
<i>Cuniculus paca</i>	
<i>Cryptotis alticola</i>	<i>C. goldmani, C. goodwini, C. riseoventris, C. mayensis, C. magna</i>
<i>Cryptotis merriami</i>	
<i>Cryptotis mexicana</i>	
<i>Cryptotis nelsoni</i>	<i>C. parva, C. peregrina</i>
<i>Cryptotis obscura</i>	
<i>Cryptotis phillipsii</i>	<i>C. tropicalis</i>
<i>Megasorex gigas</i>	
<i>Notiosorex cockrumi</i>	<i>N. villai, N. crawfordi</i>
<i>Notiosorex evotis</i>	
<i>Sorex emarginatus</i>	
<i>Sorex ixtlanensis</i>	<i>S. arizonae</i>
<i>Sorex macrodon</i>	
<i>Sorex mediopua</i>	
<i>Sorex ornatus</i>	<i>S. sassurei</i>
<i>Sorex sclateri</i>	<i>S. stizodon, S. orizabae, S. oreopolus, S. monticolus, S. milleri</i>
<i>Sorex veraecrucis</i>	<i>S. ventralis</i>
<i>Sorex veraepacis</i>	
<i>Scalopus aquaticus</i>	
<i>Acalopus anthony</i>	
<i>Scapanus latimanus</i>	
<i>Leopardus pardalis</i>	
<i>Laopardus wiedii</i>	
<i>Lynx rufus</i>	
<i>Puma concolor</i>	
<i>Puma yagouaroundi</i>	
<i>Panthera onca</i>	
<i>Canis latrans</i>	
<i>Canis lupus</i>	
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	
<i>Vulpes macrotis</i>	
<i>Ursus americanus</i>	<i>U. actos</i>
<i>Arctocephalus galapageoensis</i>	<i>A. townsendi</i>
<i>Callorhinus ursinus</i>	
<i>Zalophus californianus</i>	<i>Z. wollebaeki</i>
<i>Mirounga angustirostris</i>	

---

---

<i>Monachus tropicalis</i>	
<i>Phoca vitulina</i>	
<i>Enhydra lutris</i>	
<i>Lontra canadensis</i>	
<i>Lontra longicaudis</i>	
<i>Eira barbara</i>	
<i>Galictis vittata</i>	
<i>Mustela Frenata</i>	
<i>Mustela nigripes</i>	
<i>Taxidea taxus</i>	
<i>Conepatus luconotus</i>	<i>C. semistriatus</i>
<i>Mephitis macroura</i>	<i>M. mephitis</i>
<i>Spilogale angustifrons</i>	<i>S. gracilis, S. pygmaea</i>
<i>Potos flavus</i>	
<i>Bassariscus astutus</i>	<i>B. sumichrasti</i>
<i>Nasua narica</i>	<i>N. nelsoni</i>
<i>Procyon lotor</i>	
<i>Procyon pygmaeus</i>	
<i>Tapirus bairdii</i>	
<i>Pecari tajacu</i>	
<i>Tayassu pecari</i>	
<i>Cervus canadensis</i>	
<i>Mazama americana</i>	
<i>Mazama pandora</i>	
<i>Odocoileus hemionus</i>	
<i>Odocoileus virginianus</i>	
<i>Antilocapra americana</i>	
<i>Bison bison</i>	
<i>Ovis canadensis</i>	
<i>Eubalaena japonica</i>	
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	<i>B. borealis, B. edeni, B. musculus, B. physalus</i>
<i>Megaptera novaeangliae</i>	
<i>Eschrichtius robustus</i>	
<i>Kogia breviceps</i>	<i>K. sima</i>
<i>Physeter macrocephalus</i>	
<i>Berardius bairdii</i>	
<i>Indopacetus pacificus</i>	
<i>Mesoplodon carlhubbsi</i>	<i>M. densirostris, M. europaeus, M. ginkodens, M. perrini, M. peruvianus</i>
<i>Ziphius cavirostris</i>	

---

---

<i>Delphinus capensis</i>	<i>D. delphis</i>
<i>Feresa attenuata</i>	
<i>Globicephala macrorhynchus</i>	
<i>Grampus griseus</i>	
<i>Lagenodelphis hosei</i>	
<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	
<i>Lissodelphis borealis</i>	
<i>Orcinus orca</i>	
<i>Peponocephala electra</i>	
<i>Pseudorca crassidens</i>	
<i>Stenella longirostris</i>	<i>S. frontalis, S. coeruleoalba, S. clymene, S. attenuata</i>
<i>Steno bredanensis</i>	
<i>Tursiops truncatus</i>	
<i>Phocoena sinus</i>	
<i>Phocoenoides dalli</i>	

---

### ANEXO 3. Reducción de especies redundantes a nivel de especie.

<b>Especie</b>	<b>Redundancias entre especies</b>
<i>Cryptotis merriami</i>	<i>Lepus alleni, Megasorex gigas</i>
<i>Chaetodipus artus</i>	<i>Cyclopes didactylus</i>
<i>Canis lupus</i>	<i>Spilogale angustifrons, Mustela nigripes, Procyon pygmaeus, Romerolagus diazi, Sylvilagus audubonii, Liomys irroratus, Chaetodipus hispidus, Perognathus flavescens, Cryptotis mexicana, Cryptotis obscura, Cryptotis phillipsii, Notiosorex cockrumi, Sorex ixtlanensis, Sorex mediopua, Sorex veraecrucis, Sorex veraepacis, Scapanus latimanus, Scalopus aquaticus, Cynomys ludovicianus, Sorex emarginatus</i>
<i>Habromys delicatulus</i>	
<i>Antilocapra americana</i>	<i>Bison bison, Ovis canadensis, Cervus canadensis</i>
<i>Scalopus anthony</i>	
<i>Alouatta palliata</i>	<i>Ateles geoffroyi, Megadontomys cryophilus, Neotoma picta, Oligoryzomys fulvescens, Oryzomys albiventer, Peromyscus beatae, Reithrodontomys bakeri, Tylomys bullaris, Habromys chinanteco, Callospermophilus madrensis</i>
<i>Canis latrans</i>	<i>Leopardus pardalis, Lynx rufus, Sorex ornatus, Ursus americanus, Panthera onca</i>
<i>Dasyprocta mexicana</i>	<i>Erethizon dorsatum, Sphiggurus mexicanus, Cratogeomys castanops, Geomys arenarius, Orthogeomys Cuniculus, Pappogeomys bulleri, Thomomys atrovarius, Zygozomys trichopus, Microtus californicus, Baiomys musculus, Hodomys alleni, Neotoma albigula, Neotomodon alstoni, Nyctomys sumichrasti, Onychomys arenicola, Oryzomys alfaroi, Peromyscus boylii, Reithrodontomys montanus, Sigmodon alleni, Didelphis virginiana, Neotamias bulleri, Notocitellus adocetus, Otospermophilus atricapillus, Oryzomys texensis, Ammospermophilus harrisii, Glaucomys volans, Xerospermophilus perotensis, Sciurus deppei</i>
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	<i>Vulpes macrotis, Conepatus luconotus, Mephitis macroura, Eira barbara, Bassariscus astutus, Dipodomys compactus, Heteromys desmarestianus, Liomys spectabilis, Chaetodipus anthonyi, Perognathus amplus, Cryptotis nelsoni, Sorex sclateri, Puma yagouaroundi, Tamandua mexicana</i>
<i>Cryptotis alticola</i>	
<i>Galictis vittata</i>	
<i>Laopardus wiedii</i>	<i>Puma concolor, Mustela frenata, Nasua narica, Procyon lotor</i>
<i>Mazama americana</i>	<i>Mazama pandora, Odocoileus virginianus</i>



---

<i>Potos flavus</i>	<i>Didelphis marsupialis, Metachirus nudicaudatus, Philander oposum, Caluromys derbianus, Otonyctomys hatti, Peromyscus aztecus, Reithrodontomys chrysopsis, Sigmodon mascotensis, Xenomys nelsoni, Xerospermophilus tereticaudus, Habromys lepturus, Neotoma devia, Oryzomys melanotis, Sciurus aberti, Oryzomys mexicanus, Ammospermophilus interpres, Tamiasciurus mearnsi</i>
<i>Tayassu pecari</i>	<i>Pecari tajacu</i>
<i>Cuniculus paca</i>	
<i>Marmosa mexicana</i>	<i>Tlacuatzin canescens</i>
<i>Oryzomys couesi</i>	
<i>Odocoileus hemionus</i>	
<i>Ondatra zibethicus</i>	
<i>Tapirus bairdii</i>	
<i>Oryzomys palustris</i>	
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	<i>Cabassous centralis</i>
<i>Enhydra lutris</i>	
<i>Lontra canadensis</i>	
<i>Rheomys mexicanus</i>	
<i>Lontra longicaudis</i>	
<i>Castor canadensis</i>	
<i>Chironectes minimus</i>	
<i>Phoca vitulina</i>	<i>Zalophus californianus</i>
<i>Arctocephalus galapageoensis</i>	<i>Callorhinus ursinus, Monachus tropicalis</i>
<i>Sciurus alleni</i>	
<i>Mirounga angustirostris</i>	
<i>Delphinus capensis</i>	<i>Feresa attenuata, Globicephala macrorhynchus, Grampus griseus, Lagenodelphis hosei, Lagenorhynchus obliquidens, Lissodelphis borealis, Orcinus orca, Peponocephala electra, Pseudorca crassidens, Stenella longirostris, Steno bredanensis, Tursiops truncatus, Phocoena sinus, Phocoenoides dalli</i>
<i>Trichechus manatus</i>	
<i>Eubalaena japonica</i>	<i>Balaenoptera acutorostrata, Megaptera novaeangliae, Eschrichtius robustus, Kogia breviceps, Physeter macrocephalus, Berardius bairdii, Indopacetus pacificus, Mesoplodon carlhubbsi, Ziphius cavirostris</i>

---