



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Conectividad de bosques de *Quercus*
(encinos) en la Cuenca del Lago de Cuitzeo.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

ALEJANDRO LÓPEZ MENDOZA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. RAFAEL AGUILAR ROMERO
CO-DIRECTOR DE TESIS: Dr. FERNANDO PINEDA GARCÍA

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2020



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.

Agradecimientos institucionales.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la licenciatura en Ciencias Ambientales y los docentes pertenecientes a la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia por brindarme los conocimientos que ahora son parte de mi formación tanto académica como personal.

Este proyecto fue financiado por Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (Numero de Proyecto: IA203418 y IA204916), el cual fue otorgado al Dr. Fernando Pineda García

Quisiera agradecer a Dr. Jesús Llanderal Mendoza y al Dr. Víctor Rocha por el apoyo técnico brindado tanto en campo como en el laboratorio.

Asimismo, agradezco a los miembros del jurado al Dr. José de Jesús Alfonso Fuentes Junco, al Dr. Cesar Andrés Torres Miranda, al Mtro. Sergio Nicasio Arzate y al Dr. Juan Felipe Charre Medellín por sus comentarios y sugerencias tan pertinentes, gracias a estos se logró concretar un manuscrito final con una alta calidad.

Al laboratorio de Ecología funcional de la ENES Morelia y a los miembros que lo conforman, por todas las enseñanzas respecto a la fisiología de las plantas y su importancia en los ecosistemas

Al Dr. Fernando Pineda García

Al Dr. Rafael Aguilar Romero

Por todas sus enseñanzas, apoyo y paciencia para el desarrollo y finalización de este proyecto de tesis.

Agradecimientos personales.

A mis padres (Alejandra y Julián) ya que con su ejemplo, dedicación y cariño me han dado las herramientas necesarias para desarrollarme mental, emocional y físicamente, son mi inspiración para tratar de ser mejor persona cada día. A Rodrigo porque siempre logras ponerme una sonrisa en la cara, admiro tu personalidad. Te quiero como no tienes una idea.

A mi abuelito por las largas conversaciones e historias que cuentas y la manera de cautivar a todos con la palabra, por tu cariño y todo el conocimiento que has tratado de compartirme. Eres un ejemplo de amor a la vida.

A mi tío Miguelito, por tratar siempre de fomentar la lectura, recorrer la ciudad y velar por el bien común, donde quiera que estés ¡gracias infinitas!

A Eli (*Bisaile*) por tu amistad traducida en aventuras, música y momentos inolvidables que hemos compartido. A Deya, por tus múltiples muestras de cariño, paciencia y las conversaciones sinfín. A mis compañeros de generación por compartir diferentes formas de pensar y ver el mundo. A todos los profesores de la ENES y a una parte de la comunidad con la que he convivido durante mi estancia en Morelia.

Índice.

| | |
|--|----|
| Portada..... | 1 |
| Agradecimientos institucionales..... | 2 |
| Agradecimientos personales..... | 3 |
| Resumen..... | 5 |
| Abstract..... | 7 |
| Introducción..... | 9 |
| Objetivos..... | 15 |
| Objetivo general..... | 15 |
| Objetivos específicos..... | 15 |
| Materiales y Métodos..... | 16 |
| Área de estudio..... | 16 |
| Ocurrencia de especies..... | 17 |
| Variables climáticas..... | 20 |
| Modelos de distribución potencial de las especies (MDP)..... | 20 |
| Validación de los modelos de distribución potencial (MDP)..... | 23 |
| Relación entre la probabilidad de ocurrencia de los MDP con variables biológicas..... | 26 |
| Reclasificación de la capa de cubiertas vegetales del 2008..... | 27 |
| Intercepción de los modelos (MDP) y la cubierta reclasificada de bosques de encinos, matorral y mixtos..... | 27 |
| Probabilidad de Conectividad (PC)..... | 28 |
| MODELOS DE REDES..... | 31 |
| Resultados..... | 33 |
| Distribución potencial de las especies de <i>Quercus</i> | 33 |
| Validación estadística del MDP..... | 33 |
| Relación entre la probabilidad de ocurrencia de los MDP con variables biológicas..... | 35 |
| Conectividad de los bosques de <i>Quercus</i> en la CLC..... | 36 |
| Importancia y contribución de los parches para mantener la conectividad de los bosques de <i>Quercus</i> | 36 |
| Modelación de redes en el paisaje..... | 41 |
| Discusión..... | 42 |
| Conclusiones..... | 49 |
| Bibliografía..... | 51 |
| Anexos..... | 58 |

Resumen

La conectividad es un atributo del paisaje que facilita el flujo de organismos e intercambio de información genética a través de parches de hábitat. A su vez, es utilizada como una estrategia para mitigar la fragmentación y pérdida de parches, además de que permite identificar zonas prioritarias para la conservación ya que facilitan el flujo de organismos a través de una matriz de cubiertas. En el presente trabajo se realizaron modelados de distribución potencial (MDP) de especies de *Quercus* con el algoritmo de MaxEnt. Para lo cual se utilizaron datos de presencia y ausencia de siete especies de *Quercus* cuantificados en 78 parcelas y variables ambientales que se extrajeron de capas bioclimáticas a alta resolución en la cuenca del lago de Cuitzeo, Michoacán. Posteriormente, se evaluó la conectividad estructural y funcional del paisaje. Se generaron modelos de grafos con un mapa de 510 parches de hábitat óptimo que representan a la comunidad de encinos en el área. Posteriormente, se calculó el índice de probabilidad de conectividad (PC) y sus tres componentes dPC_{flujo} , dPC_{intra} , $dPC_{conector}$ con el programa *conefor sensinode*. A su vez, se consideró como un atributo funcional el rango hogareño de 25 especies que son clave en la dispersión de bellotas de encinos. Por último, se realizó un análisis de redes para identificar subredes y conexiones entre parches mediante el programa *graphab*. Los MDP presentaron una clasificación de predicción de moderados a substanciales. Se estimó que la comunidad de encinos cubre un área potencial de 2,126.7

km², lo que representa el 53.16 % del área de la CLC. Se encontró que la conectividad general (PC) es baja en la cuenca. A pesar de esto, se identificaron parches con importante contribución a la conectividad determinada por su área y su posición topológica en la CLC. Finalmente se identificaron siete redes importantes para mantener la conectividad dentro del área y tres parches aislados. Esta información es relevante ya que permite identificar zonas (parches) prioritarias, para mantener la conectividad de los bosques de encinos, siendo útil para la toma de decisiones en planes de manejo, conservación y restauración.

Palabras clave: conectividad del paisaje, *Quercus*, teoría de grafos, parches (fragmentos), nicho ecológico.

Abstract.

Connectivity is a landscape attribute that facilitates the flow of organisms and information through habitat patches. At the same time, it is used as a strategy to mitigate fragmentation and loss of patches, in addition to identifying priority areas for conservation as they facilitate the flow of organisms through a coverage matrix. In this work, potential distribution modeling (PDM) of *Quercus* species was performed using the MaxEnt algorithm, using presence and absence data of seven *Quercus* species in 78 plots and bioclimatic variables with high resolution in the Cuitzeo lake basin, Michoacán. Subsequently, the structural and functional connectivity of the landscape was evaluated. Graph models were generated with a map of 510 patches of optimal habitat that represent the oak community in the area. Subsequently, the connectivity probability index (PC) and its three components dPCflow, dPCintra, dPCconector with the cone for program was calculated. In turn, the home range of 25 species that are key in the dispersion of oak acorns was considered a functional attribute. Finally, a network analysis was performed to identify subnets and connections between patches using the graphab software. The PDMs presented a prediction classification of moderate to substantial. The oak community was estimated to cover a potential area of 2,126.7 km², which represents 53.16% of the CLC area. It was found that general connectivity (PC) is low in the basin. Despite this, patches were identified with significant contribution to the connectivity determined by their area and their topological position in the CLC. Finally, seven important networks were identified to maintain connectivity within the area and three isolated patches. This information is relevant as it allows the identification of priority

areas (patches), to maintain the connectivity of the oak forests, being useful for decision-making in management, conservation and restoration plans.

Keywords: landscape connectivity, Quercus, graph theory, patches (fragments), ecological niche.

Introducción

El cambio de cubiertas y uso de suelo se considera la principal causa de pérdida de la biodiversidad a nivel mundial, ya que genera procesos de deforestación, degradación y disminución de los servicios ambientales que ofrecen los ecosistemas (Lambin, *et al.* 2001; Velázquez, *et al.* 2002). Estos fenómenos traen consigo consecuencias de pérdida de hábitat y fragmentación *per se*. La pérdida de hábitat sucede cuando las cubiertas son alteradas al punto de no poder soportar las poblaciones de plantas y animales que existían en escenarios previos (Laurence, 2010) con efectos negativos directos a la biodiversidad. Mientras que se considera fragmentación al rompimiento de un hábitat continuo cuyos efectos varían dependiendo en gran medida de las variables estudiadas y la configuración del paisaje. (Wilcove, 1986; Forman, 1995; Fahrig, 2003)

Actividades como la agricultura, ganadería, la minería, la extracción de madera y la expansión urbana promueven el cambio de cubiertas y se consideran las principales causas directas de la pérdida del hábitat a nivel mundial (Laurence, 2010). Además, factores políticos, económicos, culturales y procesos de globalización son causas indirectas que propician la pérdida del hábitat a nivel mundial (Geist y Lambin, 2002). Por lo tanto, es necesario diseñar estrategias que permitan mantener la disponibilidad de hábitat para las especies y sus funciones ecológicas a largo plazo. Recientemente se han realizado estudios con fines de conservación a partir del modelaje de nicho ecológico (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007; Freeman y Mason, 2015;) y estudios de conectividad (Correa-Ayram *et al.* 2016).

El modelaje de nicho se construye a partir de datos de ocurrencias y variables geológicas, topográficas o climáticas que al combinarse delimitan zonas con condiciones favorables para la presencia de cierta especie (Guisan y Zimmermann, 2000; Mateo *et al.* 2011), generan información sobre los patrones de configuración en el paisaje y hacen posible determinar áreas de conservación (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007; Correa-Ayram, 2017; Oyama *et al.* 2017). Por otro lado, la conectividad del hábitat es una característica del paisaje que facilita el movimiento de organismos, intercambio genético, dispersión de especies y otros flujos ecológicos asociados al grado de conexión entre fragmentos de un hábitat (Taylor *et al.* 1993; Correa-Ayram *et al.* 2006; 2014; Saura, 2013). La conectividad se clasifica como estructural y funcional (Saura, 2013). La primera está relacionada con la configuración y composición de los fragmentos y la segunda está determinada por factores o atributos que promueven el flujo como la dispersión de semillas, polen o la capacidad de movimiento de algún organismo en particular considerado como una especie focal (Saura, 2013; Correa-Ayram *et al.* 2014).

Analizar la conectividad permite identificar el grado real de accesibilidad que tiene un organismo específico para desplazarse de un fragmento a otro. Los atributos funcionales juegan un rol importante para mantener la diversidad genética y la conservación de la biodiversidad (Bennett, 1999; Oyama *et al.* 2017), así como para el mantenimiento de poblaciones viables a escala local o regional, al permitir intercambio de individuos entre poblaciones y facilitar procesos de recolonización en parches que han sufrido diferentes alteraciones o extinciones locales (Saura, 2013). Algunos autores proponen que a mayor conectividad la probabilidad de interacción entre poblaciones

aumenta, además de aumentar la capacidad de resiliencia de las especies y la recolonización de parches, promoviendo mayor adaptabilidad a perturbaciones a escala de paisaje (Damschen *et al.* 2006; Saura, 2013; Hawn *et al.* 2018).

En los últimos años, el número de estudios sobre conectividad del paisaje a nivel mundial se incrementó (Correa-Ayram *et al.* 2016), siendo la teoría de grafos uno de los métodos más usado para evaluar el grado de conexión, identificando redes de conexiones entre fragmentos para evaluar su conectividad a través de una aproximación matemática en donde el objeto de estudio conocido como grafo está compuesto por un conjunto de parches (nodos) que están conectados entre sí (aristas), al conjunto de conexiones se les conoce como compartimentos. Cuando un grafo se encuentra conectado el número de compartimentos será lo más cercano o igual a uno, mientras más desconectado se encuentre el grafo el número de compartimentos aumentará (Bunn y Keitt, 2000; Urban y Keitt, 2001).

Es importante remarcar que la conectividad dependerá siempre de una matriz que resuma la posibilidad de conectar nodos, usualmente esta matriz está dada por: 1) la distancias que pueden medirse de borde a borde de un nodo sin considerar la resistencia que presente la matriz (distancias euclidianas), 2) por la probabilidad de dispersión de la especie focal y 3) una matriz de adyacencia de los nodos (matriz binaria que muestra si un nodo se conecta o no) (Urban y Keitt, 2001). A través de la teoría de grafos se ha logrado evaluar la conectividad estructural y funcional del paisaje, priorizando aquellos fragmentos que contribuyen al mantenimiento de la conectividad. Por estas razones, la teoría de grafos es una herramienta útil para la planeación de la conservación o el manejo

del paisaje ya que evalúa, la modificación estructural del paisaje como consecuencia de los disturbios antropogénicos (Urban y Keitt 2001; Zetterberg *et al.* 2010; Foltête *et al.* 2014; Correa-Ayram *et al.* 2017a; 2017b.). Además, se ha considerado a la conectividad como una estrategia para la conservación que puede mitigar los impactos de la fragmentación y facilitar la adaptación de las especies a procesos como el cambio climático (Saura, 2013; Godínez-Gómez *et al.* 2019). Los estudios de conectividad resultan ser útiles al aportar información que facilite la toma de decisiones con respecto al manejo, la planeación y la conservación de ecosistemas fragmentados.

Uno de los ecosistemas que más han sufrido por la pérdida y fragmentación son los bosques templados. Siendo Europa y América del Norte las zonas con mayor pérdida. A pesar del gran impacto en los bosques templados, actualmente existen procesos de regeneración (Laurence, 2010) sin embargo, estos nuevos bosques son bosques secundarios con una composición, estructura y almacenaje de carbono diferente al de los bosques primarios (Laurence, 2010).

En México, los bosques templados han perdido aproximadamente un área de 20,000 km² en un periodo de tiempo de 24 años (1976 al 2000) lo que representan 830 km² deforestadas anualmente (Mas, *et al.* 2004). Esto ha resultado en la fragmentación y pérdida de los bosques en el país, afectando la biodiversidad y procesos biológicos como: 1) disminución de las interacciones biológicas, 2) disminución en los síndromes de polinización, 3) baja dispersión de semillas, 4) aumento en la depredación y mayor competencia por los recursos y 5) disminución de los servicios ambientales que los bosques puedan brindar a la sociedad (Laita, *et al.* 2011; Correa-Ayram, *et al.* 2014).

En particular los bosques de encinos (*Quercus*) tienen gran importancia ecológica, debido a su gran diversidad de especies y endemismos (Valencia, 2004; Villaseñor 2010; Uribe-Salas *et al.* 2019) y su importancia en el reciclaje de nutrientes, balance hídrico (Chávez-Vergara *et al.* 2013), almacén de carbono (Cavender-Bares, 2016; 2018) e interacciones con diferentes plantas, hongos, aves, insectos y mamíferos a diferentes escalas. Tal es el caso de especies consideradas como potenciales dispersores de bellotas, por ejemplo, pájaros carpinteros (*Melanerpes formicivorus*), chara transvolcánica (*Aphelocoma ultramarina*), ardillas (*Sciurus aureogaster*; *S. oculatus*), diferentes roedores y escarabajos peloteros que almacenan y dispersan bellotas en zonas adyacentes a los bosques de encinos (Lewington y Streeter, 1993; Nixon, 1993; Reyes *et al.* 1996; Kappelle, 2006; Schondube *et al.* 2010; Scofield *et al.* 2012). Además de su relevancia ecológica, los bosques de encino proveen un valor cultural en términos estéticos y de recreación ya que aproximadamente el 20% de la población nacional habita alrededor de estas áreas boscosas, dependiendo directa o indirectamente de los servicios ecosistémicos que los bosques brindan (INEGI 2005, Balvanera *et al.* 2009). Los bosques de *Quercus* se consideran el tipo de vegetación con mayor distribución en los climas templado subhúmedo, con un área potencial estimada de 16 millones de hectáreas de la que actualmente quedan 10 millones de hectáreas y un tercio de la cubierta se considera vegetación secundaria (INEGI, 2005; Challenger y Soberón, 2008). A su vez, aproximadamente 1.3 millones de hectáreas de dichos bosques han sido decretadas como áreas protegidas (Torres-Miranda *et al.* 2011).

A pesar de su gran importancia, presentan una alta tasa de deforestación, principalmente en las regiones del centro y sureste de México (López-Granados *et al.* 2006). A nivel estatal, Michoacán se considera uno de los estados con mayores tasas de deforestación anual (0.09 %), lo que ha representado una pérdida de la cubierta forestal entre los años del 2007 al 2014 de 11,156 ha (Maser *et al.* 1997; Bocco *et al.* 2001; Mas *et al.* 2017). En la Cuenca del Lago de Cuitzeo (CLC) los bosques de encinos han estado sometidos a grandes presiones producto de la expansión de la frontera agrícola, crecimiento de los asentamientos urbanos o remoción del arbolado para la elaboración de carbón vegetal (López-Granados *et al.* 2006; Aguilar-Romero *et al.* 2012). En esta cuenca, Aguilar-Romero *et al.* (2016) ha registrado nueve especies de encinos en aproximadamente 1200 fragmentos. Pese a esto, no existe información sobre la dinámica de la conectividad a escala de paisaje y menos aún la identificación de zonas prioritarias para la conservación y mantenimiento de la conectividad de los bosques que permitan el flujo de organismos e interacciones entre los parches de encinares.

Por lo tanto, en el presente trabajo se plantearon las siguientes preguntas: i) ¿Cuál es el nicho ecológico de las especies de *Quercus* en la CLC? ii) ¿Existe una relación entre la probabilidad de ocurrencia de los modelos de distribución potencial y variables biológicas registradas en campo? iii) ¿Cuál es el valor de la conectividad general de los bosques de encino en la CLC? iv) ¿Cuál es el valor de la conectividad a escala de parches de los bosques de encinos en la CLC? v) ¿Cuáles son los parches de mayor importancia para la conectividad de la comunidad a escala de paisaje? La generación de esta

información será clave para identificar zonas prioritarias de conectividad, restauración y conservación de comunidades de encinos en la cuenca del Lago de Cuitzeo.

Objetivos

Objetivo general.

- Evaluar la conectividad estructural y funcional de las comunidades de *Quercus* (encinos) a escala de paisaje.

Objetivos específicos

- Determinar el nicho ecológico de siete especies de *Quercus* presentes en la CLC.
- Analizar la relación entre la probabilidad de los modelos de nicho ecológico de diferentes especies y variables biológicas (DAP y abundancia)
- Evaluar el índice de probabilidad de conectividad (PC) a escala de paisaje.
- Identificar los fragmentos que mejor contribuyen a la conectividad estructural y funcional en la CLC.

Materiales y Métodos

Área de estudio.

La cuenca del Lago de Cuitzeo (CLC) se ubica en la Faja Volcánica Transmexicana, en los límites de los estados de Michoacán y Guanajuato, entre las coordenadas geográficas 19° 30' y 20° 05' latitud Norte y los 100° 35' y 101° 30' longitud oeste (Ferrusquia-Villafranca, 1993) (Figura 1). La Cuenca comprende un área aproximada de 4000 km² (Bravo *et al.* 2008) y un gradiente altitudinal que va de los 1700 a 3420 msnm (Madrigal-Sánchez y Trujillo-García, 2001; Leal-Nares *et al.* 2010; Bocco *et al.* 2012). La cuenca es de tipo endorreica, lo que significa que todos los escurrimientos van a dar a la parte baja de la cuenca, formando así el lago de Cuitzeo, considerado el segundo lago más extenso del país (Cram *et al.* 2010).

La cuenca ha sido clasificada bajo seis unidades geomorfológicas, siendo las colinas, los lomeríos altos y la planicie las unidades dominantes (Bocco *et al.* 2012). La cuenca presenta diferentes climas, al norte dominan los climas semicálidos subhúmedos con las temperaturas más altas y precipitación en verano mientras que la zona sur se presenta un clima templado sub-húmedo con veranos más frescos y largos (Vidal-Zepeda, 2005). Siendo así una zona de transición en donde predominan los climas semicálidos subhúmedos en las partes más bajas de la cuenca y los climas templado sub-húmedo en las parte más altas. La cuenca presenta características que varían latitudinalmente, por ejemplo, hay un incremento en la precipitación de norte a sur y un aumento de la temperatura de sur a norte (López-Granados *et al.* 2002; Leal-Nares *et al.* 2010). Así

mismo, en un gradiente altitudinal la cuenca presenta una temperatura promedio anual en las partes altas de 10°C, en las partes medias de 15°C y en las partes bajas de 20°C. La precipitación promedio anual en las partes altas alcanza los 1402 mm, en las partes medias es de 1000 mm y las partes bajas de 646 mm (Leal-Nares *et al.* 2010).

En la cuenca se han clasificado 12 tipos de vegetación, siendo las cubiertas dominantes en la región: matorral subtropical, pastizal, bosque de pino, bosque de pino-encino, zonas agrícolas y bosque de encino con un área de 149 km² (Madrigal-Sánchez, 2004). Además, se han registrado 16 especies de árboles del género *Quercus* (Maza-Villalobos *et al.* 2014).

Ocurrencia de especies

Se utilizó una base de datos de 78 censos de vegetación realizados en fragmentos de encinares en el área de estudio (Aguilar-Romero *et al.* 2016; Figura 1) para la obtención de los modelos de distribución potencial. Estos censos se desarrollaron a partir de muestreos en parcelas de 2000 m² y se registró información biológica de cada individuo presente en cada parcela, así como su abundancia, diámetro a la altura del pecho (DAP), número de registros por especie, sección y número de ausencias confirmadas. Se registraron siete especies de *Quercus* en el área de estudio (Tabla 1).

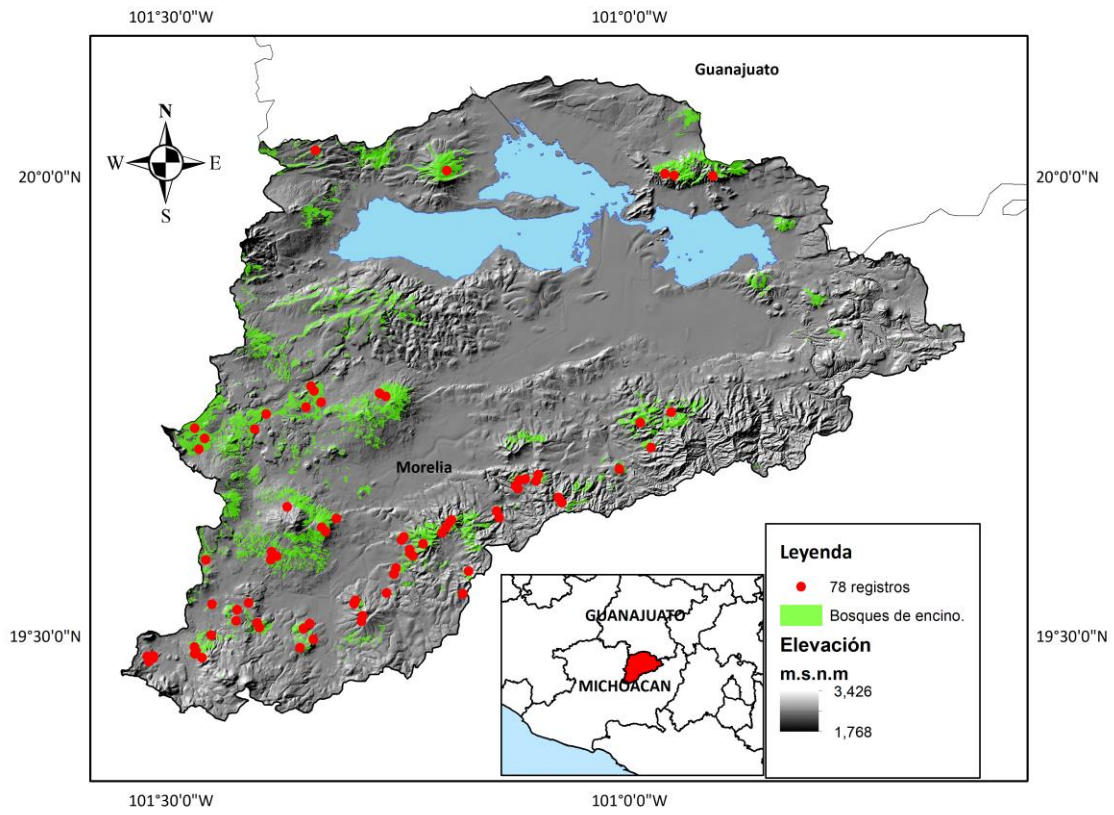


Figura 1. Cuenca del Lago de Cuitzeo y los remanentes de bosques de *Quercus*, los puntos rojos representan los 78 censos realizados por Aguilar-Romero *et al.* (2016).

Tabla 1. Lista de las especies de *Quercus*, número de registros, abundancia y ausencia en la Cuenca de Cuitzeo (Aguilar-Romero *et al.* 2016).

| Sección | Especie | Núm. de registro | Abundancia | Núm. de Ausencias |
|----------------|-------------------------|-------------------------|-------------------|--------------------------|
| <i>Lobatae</i> | <i>Q. castanea</i> | 58 | 2147 | 20 |
| <i>Quercus</i> | <i>Q. deserticola</i> | 33 | 1720 | 45 |
| <i>Quercus</i> | <i>Q. laeta</i> | 33 | 841 | 45 |
| <i>Quercus</i> | <i>Q. rugosa</i> | 16 | 724 | 62 |
| <i>Quercus</i> | <i>Q. magnoliifolia</i> | 18 | 412 | 60 |
| <i>Lobatae</i> | <i>Q. calophylla</i> | 9 | 186 | 69 |
| <i>Lobatae</i> | <i>Q. crassipes</i> | 9 | 77 | 69 |

Variables climáticas.

Se utilizaron 19 variables bioclimáticas (A1) que representan el promedio de estas en un periodo que va de 1910 al 2009 (Cuervo-Robayo *et al.* 2014; Correa Ayram *et al.* 2017). Estos datos bioclimáticos tienen una resolución de 30 m, lo cual ayuda a generar modelos de distribución con un mayor poder de predicción (Correa Ayram *et al.* 2017).

Modelos de distribución potencial de las especies (MDP).

Los puntos de colecta de cada especie fueron visualizados y manipulados mediante el SIG ArcMap (ESRI, 2016). Para cada especie se interceptaron los puntos de colecta con las 19 capas climáticas de alta resolución para obtener una base de datos con información ambiental para cada especie de *Quercus*.

Posteriormente, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para evaluar si existía agregación de puntos en el espacio multivariado para cada especie con la finalidad de evitar la sobrestimación en los modelos de distribución en especies de amplia tolerancia ambiental (Buirá, 2016; Piña-Torres, 2019; Figura 2). Si existía agregación de puntos en el espacio multivariado se definían subconjuntos dependiendo del número de datos para cada especie, para algunas se asignaron de dos a cuatro subconjuntos para cada especie (Figura 2). Cada subconjunto de datos fue utilizado para modelar la distribución potencial parcial para cada especie siguiendo la propuesta de Téllez-Valdés (2006), cuyo objetivo es evitar la sobrestimación en los modelos de

distribución cuando se presentan agregación distante entre subconjuntos de datos. Además, los PCA se utilizaron para identificar y descartar aquellas variables con alta colinealidad. De esta manera, se utilizaron únicamente ocho variables bioclimáticas para el proceso de modelaje de la distribución potencial de todas las especies de encinos en la CLC (Tabla 2).

Finalmente, se integraron los parámetros bioclimáticos ($n=8$) y los subconjuntos de datos (registros) en el programa *MaxEnt* (Phillips *et al.* 2006). Éste modela la distribución de las especies utilizando el principio de máxima entropía. El programa utiliza un algoritmo que estima la probabilidad de distribución de una especie en función de los datos de presencia y las condiciones ambientales en donde se ha registrado (Phillips *et al.* 2006). De esta manera, se generaron un total de 94 modelos entre los diferentes subconjuntos de datos para las siete especies.

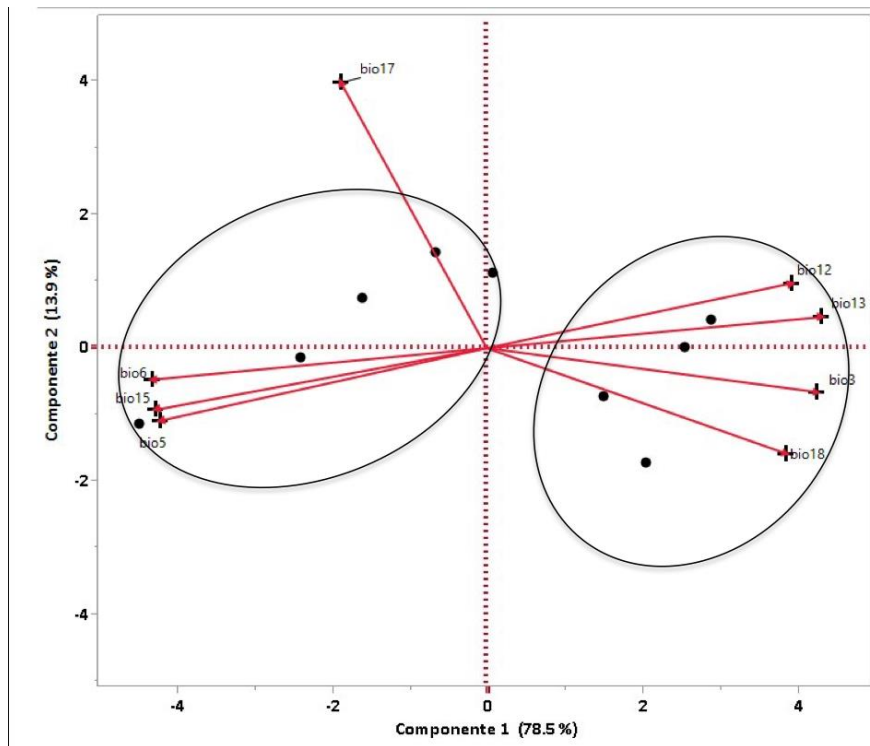


Figura 2. Análisis de Componentes Principales (PCA) que ejemplifica en dos círculos la agregación de los puntos en el espacio multivariado para la definición de los subconjuntos de *Q. calophylla*. Ver Tabla 2 para explicación de los acrónimos de las variables bioclimáticas.

Tabla 2. Lista de los ocho parámetros bioclimáticos utilizados en la modelación de la distribución potencial de las siete especies de encinos (Cuervo-Robayo *et al.* 2014).

| Clave | Variable bioclimática. |
|--------------|---|
| Bio 3 | Isotermalidad (Bio 2 / Bio 7) * (100) |
| Bio5 | Temperatura máxima del mes más cálido. |
| Bio6 | Temperatura mínima del mes más frío. |
| Bio12 | Precipitación Anual. |
| Bio13 | Precipitación del mes más húmedo. |
| Bio15 | Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación) |
| Bio17 | Precipitación del trimestre más seco |
| Bio18 | Precipitación del trimestre más cálido. |

Validación de los modelos de distribución potencial (MDP)

En trabajos previos, se ha reportado la evaluación de los modelos considerando únicamente el área bajo la curva (*AUC* por sus siglas en inglés) reportada en los archivos de salida de *MaxEnt*. Este tipo de validación se basa únicamente en los datos de presencia, y no toma en cuenta las ausencias confirmadas (Lobo *et al.* 2008). Además, se ha visto que los valores de *AUC* siempre suelen presentar valores superiores a 0.9, lo cual sugiere que todos los modelos son óptimos (Lobo *et al.* 2008). Sin embargo, en el presente estudio se cuenta con los datos de presencia y ausencias confirmadas para el total de las especies, por lo que la evaluación estadística para determinar los mejores modelos se realizó con base en el índice de validación de Kappa (Cohen, 1960). Este índice permite evaluar la concordancia de los modelos con la realidad, mediante la información de presencias y ausencias confirmadas en campo. El valor de kappa es obtenido a partir de los valores de omisión y comisión observados en cada modelo. Los valores de omisión (c) se refiere al número de presencias confirmadas de una especie que el modelo no predice.

Los valores de comisión (b) se refieren al número de ausencias confirmadas de una especie que se encuentra en áreas predichas por el modelo (Tabla 3). El modelo con una mejor predicción es el que presenta un mayor índice de concordancia Kappa, resultado de un bajo número de omisiones y comisiones. Este proceso de validación se realizó para cada subconjunto de datos considerados para cada especie.

Para llevar a cabo la validación de los modelos, los mapas de probabilidad generados en *MaxEnt* fueron binarizados con base en los valores de probabilidad de los sitios con presencias confirmadas. A partir de estos valores de probabilidad se definieron los umbrales para la binarización considerando la probabilidad mínima y máxima de cada píxel con presencias confirmadas para cada modelo. Todos aquellos píxeles que presentaron valores fuera de ese rango fueron considerados como ausencias predichas por el modelo. Posteriormente, para cuantificar los valores de comisión se consideraron de 5 a 21 ausencias confirmadas para cada especie. Las omisiones se cuantificaron con los registros de presencias no utilizados para generar el modelo.

Tabla 3. Matriz usada para medir la exactitud del Índice de Kappa (Abraira, 2001).

| | Presencia confirmada | Ausencia confirmada | Total |
|-----------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------|
| Presencias predichas | a (verdadero positivo) | b (comisión) | r=a+b |
| Ausencias predichas | c (omisión) | d (verdadero negativo) | s=c+d |
| Total | t=a+c | u=b+d | n=a+b+c+d |

El índice de Kappa se calcula mediante la siguiente formula (Cohen, 1960) :

$$K = \frac{P_o - P_e}{1 - P_e}$$

Donde P_o es el porcentaje de presencias confirmadas en campo y predichas por el modelo y P_e son los acuerdos al azar, los cuales son calculados mediante siguientes expresiones:

$$P_o = \frac{(a+d)}{n}$$

$$P_e = \frac{rt+su}{n^2}$$

Landis y Koch (1977) proponen una escala de valoración para este índice (Tabla 4), el cual funciona como un buen indicador de la concordancia de los modelos a la realidad.

Tabla 4. Escala de valoración del índice de Kappa (Landis y Koch, 1977).

| Kappa (k^2) | Grado de acuerdo |
|---------------------------------|-------------------------|
| <0.0 | Sin acuerdo |
| 0.0 – 0.2 | Insignificante |
| 0.21 - 0.40 | Mediano |
| 0.41 – 0.6 | Moderado |
| 0.61 – 0.8 | Sustancial |

Relación entre la probabilidad de ocurrencia de los MDP con variables biológicas

A través del modelaje de nicho ecológico se puede predecir el hábitat óptimo de cada especie (Mateo *et al.*, 2011). El hábitat óptimo refleja las condiciones y recursos necesarios para que la especie pueda crecer y reproducirse. Entonces, se esperaría que en estos sitios predichos por los modelos se encuentren poblaciones estables de las especies, es decir, que tengan una mayor cantidad de individuos o que haya individuos de tallas grandes (Soberón y Peterson, 2005; Martínez-Meyer *et al.*, 2013). Por lo tanto, una forma para determinar si los modelos corroboran esta predicción es a través de la exploración de su relación con variables biológicas cuantificadas en campo de las especies. Siguiendo esto, en el presente estudio se exploró si existe una relación entre la probabilidad de ocurrencia de los MDP de las especies y las variables biológicas diámetro a la altura del pecho (DAP) y abundancia. Esta exploración se hizo a través de correlaciones de Pearson en el programa *R* (3.5.3).

DETERMINACIÓN DE LA CONECTIVIDAD

Reclasificación de la capa de cubiertas vegetales del 2008

Para tener una cuantificación más precisa de distribución de los bosques de encinos en la Cuenca de Cuitzeo, se hizo una reclasificación de cubiertas de vegetación del 2008 con un Sistema de Información Geográfica (SIG) *ArcMap* (ESRI, 2016). En particular, se hizo una reclasificación de las cubiertas de vegetación para bosques de encinos, matorrales y bosques mixtos (pino-encino) (Mendoza *et al.* 2011). Esta clasificación consistió en extraer la cubierta de bosques de encinos tomando en cuenta un buffer de 300 m para considerar las zonas de transición entre los bosques de encinos-matorral y los bosques de encinos-bosques mixtos. A través de esto se generó una cubierta que incluía los bosques de encinos y la zona de transición entre bosques de encinos y matorral, de igual manera se hizo para los bosques de encinos y los bosques mixtos (pino-encino). Este criterio se consideró ya que algunas especies de encinos no son exclusivas de los bosques de encinos y suelen coexistir en bosques mixtos y matorrales.

Intercepción de los modelos (MDP) y la cubierta reclasificada de bosques de encinos, matorral y mixtos.

Los modelos de distribución potencial de cada especie sirvieron para identificar las áreas de presencia óptima para cada especie. Los mejores modelos de cada especie fueron interceptados con la capa de cubiertas reclasificada, la cual consideraba los bosques de encinos, y las áreas de transición con matorrales y con bosques mixtos. De esta manera, se extrajeron los parches correspondientes al área de distribución potencial de cada especie. La información fue visualizada y manipulada mediante SIG. Posteriormente, se

realizó la unión de los mapas que representan los parches de distribución de cada especie para generar un mapa general que representa la distribución de los encinares en el área de estudio. Esta capa comprendió un total de 510 parches (polígonos) que representan la distribución de la comunidad de encinos en el área.

Probabilidad de Conectividad (PC)

En primer lugar, se construyeron modelos de grafos. La construcción de estos modelos se basa en la definición de parches (nodos), y conexiones (enlaces o aristas) que conforman el paisaje (grafos), así mismo, toma en cuenta características de los parches tales como el área del parche y la calidad del hábitat (Correa-Ayram *et al.* 2017). Las conexiones entre los parches (enlaces) se estiman mediante distancias euclidianas (Pascual-Hortal y Saura, 2008; Andersson y Bodin, 2009). Los 510 parches que representan a la comunidad de encinos se consideraron en el mapa base para generar los modelos de grafos. La generación de los modelos de grafos se realizó mediante el programa *Conefor Sensinode 2.2* (Saura y Pascual-Hortal 2007).

Para evaluar el grado de conectividad en los parches de encinos en la Cuenca de Cuitzeo se utilizó el índice de probabilidad de conectividad general (PC) (Saura y Pascual-Hortal, 2007). Este índice se evaluó con base en el rango de dispersión de mamíferos y aves dispersoras de bellotas. En particular, se utilizó una distancia media de 2000 m ($d=2000$) que es considerado el rango hogareño promedio de 25 especies focales de mamíferos y aves con diferentes rangos de dispersión (Gutiérrez y Koenig, 1978; Darley-Hill y Johnson, 1981; Scofield *et al.* 2010; Pérez-Ramos *et al.* 2013). Se ha considerado que las especies con rangos de dispersión intermedios explican mejor la conectividad que

especies con rangos de dispersión limitados, ya que estas últimas son más sensibles a la pérdida de hábitat (Saura y Rubio, 2010; Lambeck, 1997). Para el caso de la CLC, se tienen registros para este conjunto de especies y pertenecen a diferentes órdenes; 23 especies del orden rodentia, una especie del orden piciforme y una especie del orden passeriforme (Correa-Ayram *et al.* 2014; López-Ferreyra, 2014). A su vez en estudios previos, se han utilizado algunas de estas especies como especies focales para identificar áreas de conservación para bosques mesófilos en la Faja Volcánica Transmexicana (Correa-Ayram *et al.* 2014; Correa-Ayram *et al.* 2017).

La conectividad del paisaje fue evaluada mediante el índice de probabilidad de conectividad general (PC), y el valor relativo de sus tres componentes dPC_{intra} , dPC_{flujo} y $dPC_{conector}$ (Saura y Pascual-Hortal, 2007). El índice de PC evalúa el grado de conectividad de todo el paisaje, para su cálculo se incluyen características de los parches como lo es el área del parche, la calidad de hábitat y su posición topológica dentro del paisaje (Saura y Pascual-Hortal, 2007). El índice de probabilidad de conectividad (PC) se define como “la probabilidad de que dos animales que son colocados de forma aleatoria en el paisaje caigan en hábitats que son accesibles entre si (interconectados), dado un conjunto de n parches de hábitat (P^*ij) y sus conexiones entre ellos” (Saura y Pascual-Hortal, 2007):

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i * a_j * P_{ij}}{A_L^2}$$

En la ecuación a_i y a_j son atributos de los parches i y j , para el caso del presente estudio se utilizó el área del parche como un atributo; P_{ij} es la probabilidad máxima de

todas las rutas posibles entre los parches i, j ; A^2_L representa el área total del paisaje (área de estudio). Este índice es calculado en un rango de 0 a 1 y aumenta en función de la conectividad (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Saura y Rubio, 2010).

La importancia individual de los parches en la conectividad general de los bosques de *Quercus* se estimó mediante el cálculo de su contribución a la conectividad general. La contribución individual de cada parche en la conectividad general se hizo mediante la remoción sistemática de cada uno de los parches de hábitat y se recalculó el PC cuando el parche no estaba presente. La remoción sistemática de los parches nos indica la pérdida de conectividad (dPC_k) (Pascual-Hortal y Saura, 2006; Saura y Pascual-Hortal, 2007):

$$dPC_k = 100x \frac{PC - PC_{remocion, k}}{PC}$$

Donde PC es el índice de probabilidad de conectividad general sin remover parches, y el $PC_{remoción, k}$ es el valor de PC cuando ha sido removido un parche k (Saura y Pascual-Hortal, 2007).

Por otra parte, se analizó el valor relativo de las tres fracciones que integran el índice de probabilidad de conectividad (PC) (Bodin y Saura, 2010):

$$dPC_k = dP_{intrak} + dPC_{flujok} + dP_{conectorok}$$

Las tres fracciones relativas del dPC_k explican las distintas formas en las que el parche k puede contribuir a la conectividad. En general, estas fracciones están influenciadas por el área entre parches, la distancia de dispersión de las especies focales, el tamaño de área del parche y su posición topológica (Correa-Ayram *et al.*, 2017). El

dPCintrak corresponde al área existente entre los parches y es completamente independiente a las distancias de dispersión y dependiente del área del parche. El *dPCflujok* corresponde al flujo de dispersión, ponderado por el área del parche, con respecto a los enlaces del parche *k* con el resto de los parches que conforman el paisaje (Bodin y Saura, 2010; Saura, 2013; Correa-Ayram *et al.*, 2017). El *dPCflujok* es dependiente del área del parche *k* y su posición topológica con respecto a los demás parches. El *dPCconectork* determina la función que tiene el parche *k* como elemento conector entre las demás áreas de hábitat (stepping stones), es independiente del área del parche *k* pero dependiente de su posición topológica con respecto a los demás parches (Bodin y Saura, 2010; Saura, 2013; Correa-Ayram *et al.* 2017). Para determinar la contribución relativa de cada una de las tres fracciones a la conectividad general la suma del *dPCk* se dividió entre el total de cada una de las fracciones y se multiplicó por 100 ($\theta dPCintrak$, $\theta dPCflujok$ y $\theta dPCconectork$) (Saura y Rubio, 2010; Correa-Ayram *et al.* 2017).

MODELOS DE REDES

Para la modelación de redes se utilizó el programa *graphab 2.0* (Clauzel *et al.* 2017), este programa permite la modelación de redes ecológicas mediante la construcción de grafos del paisaje. Tomando en cuenta la capa con los 510 parches que representan a la comunidad de encinos en el área y una distancia euclidiana de 2000 m de borde a borde de cada parche como los archivos base para generar los modelos de redes. La construcción de estas redes se basa en la identificación de parches (nodos) y sus enlaces basados en distancias euclidianas y métricas de conectividad del paisaje (Clauzel *et al.* 2017). Este análisis permite identificar la cohesión de grupos de parches o corredores,

además de que se pueden identificar conectores comunes dentro del paisaje (Clauzel *et al.* 2017).

Resultados

Distribución potencial de las especies de *Quercus*.

El área potencial óptima para las especies registradas en la CLC fue de aproximadamente 2,126.7 km², lo cual representa el 53.16 % del área total de la cuenca. El área de distribución potencial fue distinta entre las especies, tres de ellas presentaron la mayor distribución en la CLC (Tabla 5); *Q. castanea* (1,312.3 km²), *Q. deserticola* (1,126.6 km²) y *Q. laeta* (1,128.5 km²). En contraste, *Q. magnoliifolia* fue la especie que presentó una menor distribución en la zona (237.5 km²). Por otro lado, *Q. calophylla* se restringe exclusivamente a las crestas de las cadenas montañosas en la CLC (Figuras A1-A7 en Anexos).

Validación estadística del MDP

La validación de los modelos de distribución de cada una de las especies de encinos mostró valores de Kappa que oscilan entre 0.5 a 0.75 (Tabla 5). Por lo tanto, el valor de predicción de los modelos se clasificó de moderados a sustanciales, de acuerdo con los rangos propuestos por Landis y Koch (1977) (Tabla 5). Las variables que mostraron una mayor contribución a los modelos de distribución potencial para cada una de las especies fueron: temperatura mínima del mes más frío (Bio6), precipitación anual (Bio12), precipitación del mes más húmedo (Bio13), estacionalidad de la precipitación (Bio15) y precipitación del trimestre más seco (Bio17) (Tabla 6).

Tabla 5. Área de distribución potencial para cada una de las siete especies en la CLC. A su vez, se muestra la validación de los modelos de distribución potencial a través del Índice Kappa y su interpretación (clasificación). Evaluación y validación de los MDP para siete especies de *Quercus* en la CLC.

| Especie | Área potencial (km ²) | Kappa | Clasificación |
|-------------------------|-----------------------------------|-------------|---------------|
| <i>Q. rugosa</i> | 293.32 | 0.75 | sustancial |
| <i>Q. crassipes</i> | 531.59 | 0.72 | sustancial |
| <i>Q. calophylla</i> | 261.07 | 0.71 | sustancial |
| <i>Q. castanea</i> | 1312.35 | 0.62 | sustancial |
| <i>Q. magnoliifolia</i> | 237.56 | 0.6 | moderado |
| <i>Q. deserticola</i> | 1126.46 | 0.54 | moderado |
| <i>Q. laeta</i> | 1128.57 | 0.5 | moderado |

Tabla 6. Porcentaje de contribución de las variables en los modelos de MaxEnt para las siete especies que se distribuyen en la CLC.

| Especies | subconjuntos | Bio3 | Bio5 | Bio6 | Bio12 | Bio13 | Bio15 | Bio17 | Bio18 |
|-------------------------|--------------|-------------|------|-------------|-------------|-------------|-------|-------------|-------|
| <i>Q. castanea</i> | 1 | 0 | 0 | 56 | 0 | 36.2 | 0.4 | 85.9 | 7 |
| <i>Q. laeta</i> | 1 | 5.7 | 0 | 0 | 1 | 0.4 | 0 | 85.9 | 7 |
| <i>Q. magnoliifolia</i> | 1 | 0 | 0.6 | 18.2 | 52.1 | 0 | 10.3 | 18.7 | 0.2 |
| <i>Q. deserticola</i> | 2 | 7 | 3.1 | 7.6 | 35.3 | 8.3 | 4.2 | 31.8 | 2.8 |
| <i>Q. crassipes</i> | 2 | 72.8 | 0 | 14.1 | 0 | 11.8 | 0 | 0.2 | 1.2 |
| <i>Q. rugosa</i> | 1 | 7.4 | 5.5 | 55.5 | 0 | 28.3 | 3.2 | 0 | 0 |
| <i>Q. calophylla</i> | 1 | 26.5 | 0 | 6 | 0 | 0.4 | 2.5 | 0 | 0 |

Acrónimos: Bio3 (Isotermalidad), Bio5 (Temperatura máxima del mes más cálido), Bio6 (Temperatura mínima del mes más frío), Bio12 (Precipitación Anual), Bio13 (Precipitación del mes más húmedo), Bio15 (Estacionalidad de la precipitación), Bio17 (Precipitación del trimestre más seco), y Bio18 (Precipitación del trimestre más cálido).

Relación entre la probabilidad de ocurrencia de los MDP con variables biológicas

Al explorar la relación entre las probabilidades de los modelos MDP y las variables biológicas no se encontró relación para seis de las siete especies. Sin embargo, para el caso de *Q. calophylla* se encontró una relación entre los MDP y el DAP ($r= 0.71$, $P= 0.01$) (Tabla 7; Figura 3).

Tabla 7. Correlaciones de Pearson entre la probabilidad de los MDP y las variables biológicas DAP y abundancia. En la tabla se muestra el coeficiente de correlación de Pearson (r) y la probabilidad (P).

| Especies | DAP | | Abundancia | |
|-------------------------|-------------|-------------|------------|-----|
| | r | P | r | P |
| <i>Q. crassipes</i> | 0.01 | NS | 0.04 | NS |
| <i>Q. castanea</i> | 0.05 | NS | 0.06 | NS |
| <i>Q. calophylla</i> | 0.71 | 0.01 | 0 | NS |
| <i>Q. deserticola</i> | 0.03 | NS | 0.14 | NS |
| <i>Q. laeta</i> | 0.03 | NS | 0.03 | NS |
| <i>Q. magnoliifolia</i> | 0.03 | NS | 0 | NS |
| <i>Q. rugosa</i> | 0.03 | NS | 0.01 | NS |

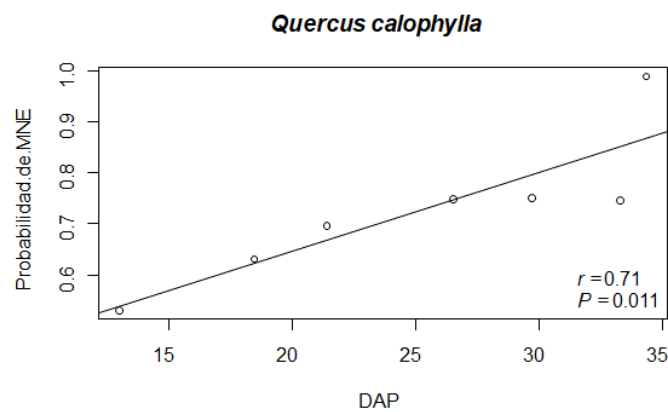


Figura 3. Relación entre la probabilidad de los MDP de *Q. calophylla* y el DAP (Diámetro a la altura del pecho). En la figura se muestra el coeficiente de correlación de Pearson (r) y la probabilidad (P).

Reclasificación de la capa de vegetación del 2008 e intercepción de los MDP.

Se obtuvo una capa con 510 fragmentos correspondientes a bosques compuestos por al menos una de las especies de *Quercus* consideradas para el estudio con áreas que van de 0.2 a 10,872 ha.

Conectividad de los bosques de *Quercus* en la CLC.

El valor del índice de probabilidad de la conectividad general (PC) en la CLC fue muy bajo (0.01), considerando la distancia promedio de las 25 especies focales. Por lo tanto, el índice PC muestra que la contribución potencial de los bosques de encinos a la conectividad en el paisaje es limitada.

Importancia y contribución de los parches para mantener la conectividad de los bosques de *Quercus*

En la Figura 4 se representa el modelo de grafos calculado para los 510 parches en el área de estudio con base en una distancia de dispersión promedio de 2000 m. En la figura se puede apreciar la importancia que tiene cada parche a la probabilidad de conectividad (dPC_k) (Figura 4). En particular, se detectó que son 20 los parches que tienen una mayor repercusión sobre la conectividad, es decir, su importancia a la conectividad de la cuenca va de media a alta (Figura 4; Tabla 8). En particular, el parche 260 ubicado al sureste de la cuenca aporta la mayor conectividad (47.89%) y es el que tiene la mayor superficie de área (10 872.2 ha) (Figura 4; Tabla 8). Existen otros seis parches (68, 169, 305, 340, 364 y 52) que tienen valores de conectividad superior al 10%. De manera general, este conjunto de parches se ubica en las zona sureste y suroeste de la cuenca. Por lo tanto, los restantes

503 parches tienen una baja contribución a la conectividad y en su mayoría se ubican en la parte norte de la cuenca (Figura 4; Tabla 8).

En general, los parches cumplen con diferentes funciones para mantener y conservar la conectividad en la cuenca. En el paisaje se identificaron a los parches 260, 68, 169, 340 y el 467 que fungieron mayormente como un área proveedora de conectividad ($dPC_{intrak} > 0.67$) (Tabla 8). Los parches 260, 68, 169 y 340 son los elementos que más reciben y dispersan flujos para otros parches ($dPC_{flujok} > 10.0\%$) (Figura 5; Tabla 8). Finalmente, ubicamos que 10 parches (260, 68, 169, 305, 340, 364, 323, 277, 294 y 198) tuvieron valores altos en el $dPC_{conectork}$, por lo tanto, sirven como elementos conectores entre parches (stepping-stones) (Figura 5; Tabla 8). El parche 260 fue el que tuvo los valores más altos para las tres fracciones. En general, en la cuenca los parches tienen más una función de flujo ($\theta dPC_{flujok} = 57.37\%$) y como conectores ($\theta dPC_{conectork} = 37.87\%$)

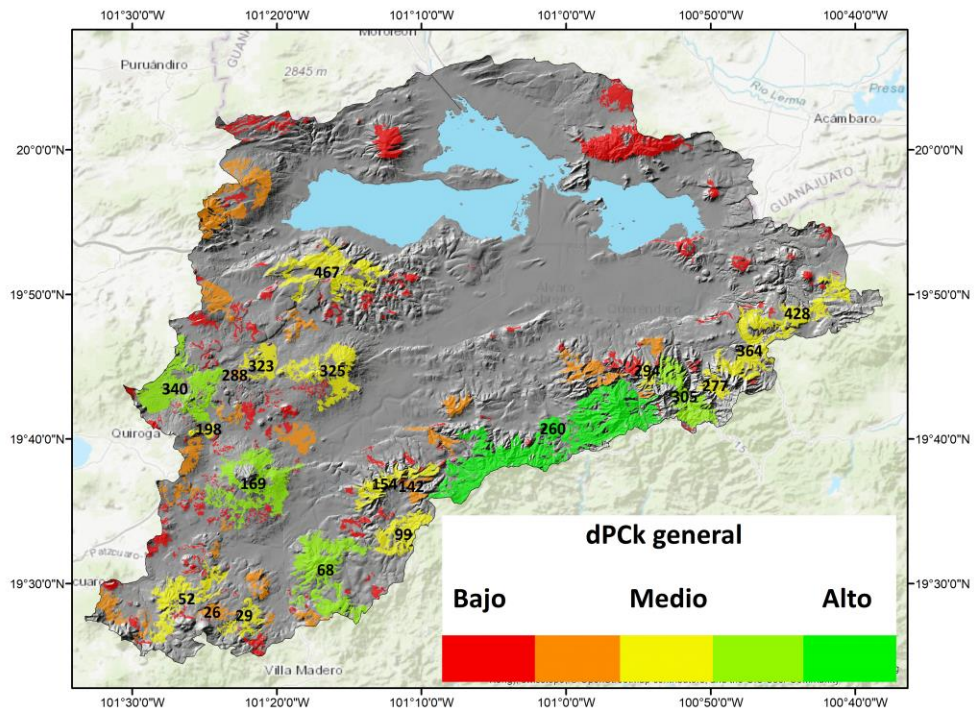


Figura 4. Conectividad general (*dPCK*) entre los distintos parches de encinos que conforman la CLC.

Tablas 8. Los veinte parches con un mayor valor de probabilidad de conectividad (*dPCK*) dentro de la CLC (evaluada con una distancia =2000 m). A su vez se muestran las tres fracciones del *dPCK* (*dPCintrak*, *dPCflujok* y *dPCconectork*). En negritas se muestran los parches con los valores más altos para cada una de las fracciones.

| Id | Área (ha) | <i>dPCK</i> | <i>dPCintrak</i> | <i>dPCflujok</i> | <i>dPCconectork</i> |
|-----|-----------|--------------|------------------|------------------|---------------------|
| 260 | 10872.24 | 47.89 | 6.94 | 27.69 | 13.26 |
| 68 | 4307.75 | 24.36 | 1.09 | 13.05 | 10.22 |
| 169 | 3946.53 | 18.25 | 0.91 | 10.46 | 6.88 |
| 305 | 2160.77 | 17.09 | 0.27 | 7.35 | 9.47 |
| 340 | 3990.40 | 16.51 | 0.94 | 10.08 | 5.49 |
| 364 | 1940.08 | 11.95 | 0.22 | 5.61 | 6.12 |
| 52 | 2424.15 | 10.19 | 0.35 | 6.19 | 3.65 |
| 99 | 1742.56 | 8.71 | 0.18 | 5.85 | 2.68 |
| 323 | 1192.02 | 8.10 | 0.08 | 3.22 | 4.79 |
| 428 | 2595.72 | 8.01 | 0.40 | 7.14 | 0.47 |
| 325 | 2687.29 | 7.21 | 0.42 | 6.52 | 0.27 |
| 277 | 589.30 | 6.57 | 0.02 | 1.85 | 4.70 |
| 294 | 314.38 | 6.56 | 0.01 | 1.15 | 5.40 |
| 467 | 3374.96 | 6.06 | 0.67 | 4.83 | 0.56 |
| 29 | 925.97 | 6.00 | 0.05 | 2.53 | 3.42 |
| 154 | 1396.93 | 5.56 | 0.11 | 4.91 | 0.54 |
| 198 | 255.40 | 5.06 | 0.00 | 0.76 | 4.29 |
| 142 | 420.49 | 4.68 | 0.01 | 1.58 | 3.09 |
| 26 | 480.86 | 4.55 | 0.01 | 1.34 | 3.19 |
| 288 | 124.15 | 4.07 | 0.00 | 0.35 | 3.72 |

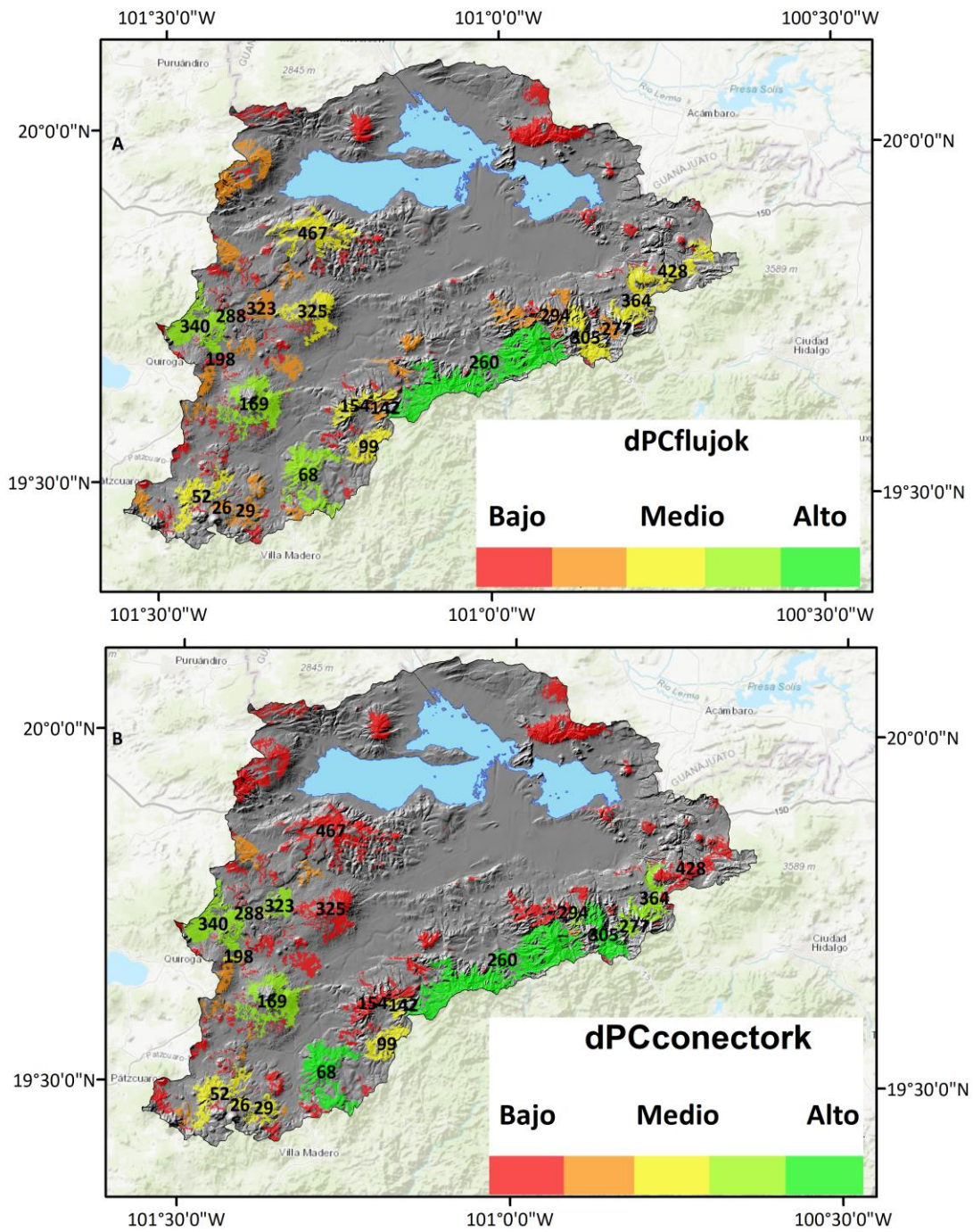


Figura 5. Conectividad en función del flujo (*dPCflujok*) (A) y de conector (*dPCconectork*) (B) de los distintos parches que conforman la CLC.

Modelación de redes en el paisaje

En la exploración de las conexiones entre los parches a nivel de paisaje considerando un umbral de distancia de 2,000 metros, se detectaron diez componentes en toda el área de estudio (Figura 6). A su vez, se identificaron tres componentes con parches aislados en la zona norte (Tabla 9). Particularmente, el componente que muestra una mayor cantidad de nodos conectados se encuentra en la zona suroeste y sureste (componente 1) con 460 nodos, un área total conectada de 62,774.23 ha y presencia de nodos con valores de conectividad altos y muy altos (dPC). Por otro lado, también fue posible detectar cinco redes con un menor número de nodos conectados al igual que un menor aporte a la conectividad.

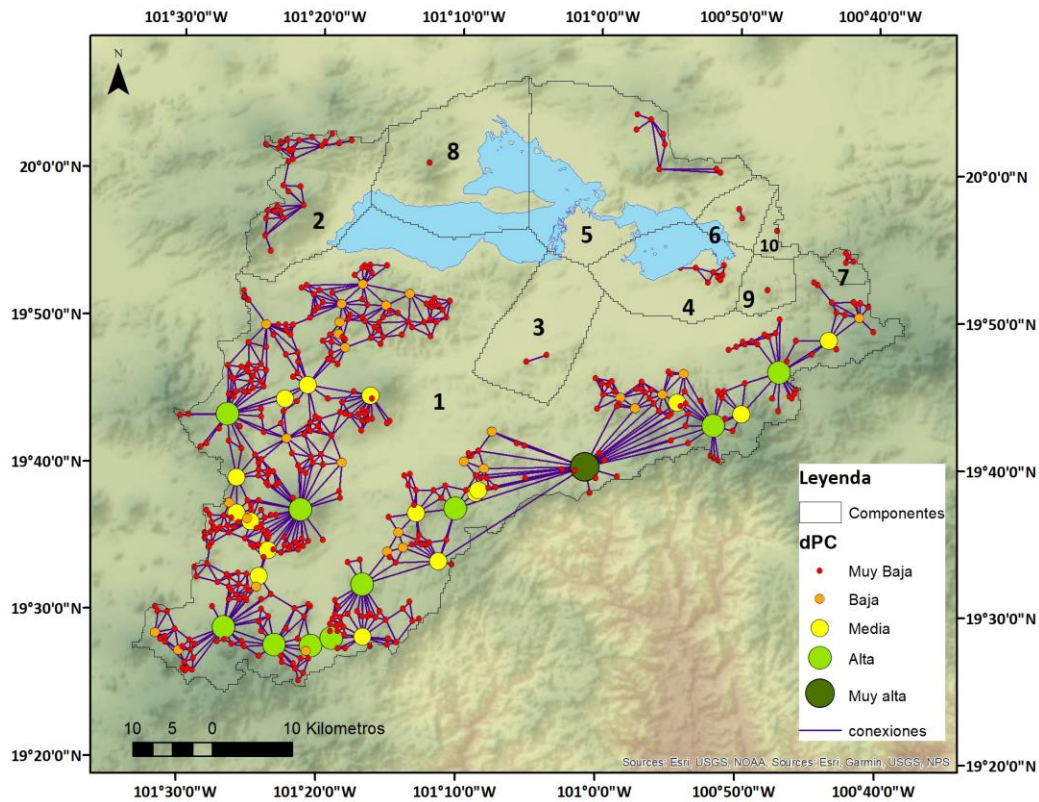


Figura 6. Redes de conexión entre los distintos parches dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo. En la figura se muestran una clasificación del índice de probabilidad general (dPC). A su vez, se pueden observar diez redes (1-10).

Tabla 9. Número de parches y área total conectada por componentes.

| Componente | número de parches en componente | área (ha) |
|------------|---------------------------------|-----------|
| 1 | 460 | 62,774.23 |
| 2 | 28 | 3,951.08 |
| 3 | 2 | 69.85 |
| 4 | 8 | 354.59 |
| 5 | 8 | 3,977.84 |
| 6 | 2 | 158.87 |
| 7 | 4 | 124.15 |
| 8 | 1 | 1,039 |
| 9 | 1 | 259 |
| 10 | 1 | 3 |

Discusión

Los resultados de la modelación de la distribución potencial de las siete especies de encinos en la cuenca de Cuitzeo reflejaron una predicción de moderados a sustanciales. En particular, los modelos de distribución potencial para cuatro especies fueron muy robustos (*Q. rugosa*, *Q. crassipes*, *Q. calophylla* y *Q. castanea*) y en el caso de las otras tres especies (*Q. magnoliifolia*, *Q. deserticola*, y *Q. laeta*) los modelos tuvieron una predicción moderada. Esto puede ser resultado del alto esfuerzo con el que se muestrearon las comunidades de encinos, y a través de esto fue posible extraer información ambiental detallada para cada especie.

En el presente estudio, se detectó que las comunidades de encinos tienen una gran superficie potencial, localizando el mayor hábitat potencial y los parches más

grandes en las zonas sur y sureste (Anexo 1). Por otra parte, se identificaron dos grupos de especies distribuidos a lo largo de la cuenca, el primer grupo conformado *Q. castanea*, *Q. magnoliifolia*, *Q. laeta* y *Q. deserticola* se distribuye principalmente por el norte y centro de la cuenca donde aumenta la temperatura, disminuye la precipitación y hay una marcada estacionalidad de sequía (Aguilar-Romero, *et al.* 2016), siendo una variable determinante para su distribución la precipitación del trimestre más seco (Bio 17) y el segundo grupo conformado por *Q. crassipes*, *Q. rugosa* y *Q. calophylla*, distribuido principalmente en la parte sur de la cuenca en donde se registra menor temperatura y mayor precipitación y donde las variables que contribuyen en mayor medida son la isothermalidad (Bio3), la temperatura mínima del mes más frío (Bio6) y la precipitación del mes más húmedo (Bio 13)(Tabla 6). Estos resultados confirman que la distribución de este conjunto de especies en el centro de México está determinada por gradientes ambientales y que estos grupos de especies con afinidades ambientales suelen coexistir (Aguilar-Romero *et al.* 2016; Uribe-Salas *et al.* 2019).

En la búsqueda de robustecer los modelos de distribución potencial, para cada especie se exploró la relación que existe entre dos variables biológicas (DAP y abundancia) y los valores de ocurrencia. Sin embargo, sólo en *Q. calophylla* se encontró relación entre el DAP y la ocurrencia. Estos resultados pueden estar relacionados con el proceso de manejo en la CLC que han tenido los encinares a lo largo del tiempo. Históricamente, en la cuenca se han manejado las comunidades de encino para la producción de leña y la elaboración de carbón vegetal (Aguilar-Romero *et al.* 2012; Camou-Guerrero *et al.* 2016). Como resultado, en la cuenca se tienen encinares con distinto tiempo de abandono y

compuestos principalmente por rebrotes de diferentes edades (Mendoza *et al.* 2007; Aguilar-Romero *et al.* 2012; Aguilar-Romero *et al.* 2016). Por lo tanto, en la mayoría de los muestreos de vegetación se registraron individuos producto de la regeneración vegetativa (rebrote) (Aguilar-Romero *com pers.*). *Q. calophylla* tiene una distribución restringida a las partes altas de la cuenca dificultando su acceso, además de que dicha especie no es utilizada para la producción de carbón vegetal debido a la gran cantidad de agua que almacena y el quiebre tras su secado (Torres-Miranda *com pers.*). Lo cual podría explicar la relación obtenida entre su probabilidad de ocurrencia y el DAP. Por estas razones, robustecer los modelos de distribución mediante variables biológicas debería estar restringido únicamente a comunidades con un alto grado de conservación.

A partir del análisis de grafos se detectó que la conectividad general para las comunidades de *Quercus* en la CLC es baja, en función de la capacidad de dispersión promedio de 2,000 m. Los valores bajos de conectividad general pueden ser resultado de varios factores. El principal, es que existe un aislamiento entre las comunidades de encinos del norte y del sur de la cuenca. Este puede ser resultado de la dinámica de las cubiertas. En la CLC la cubierta vegetal original ha sido remplazada por cubiertas de origen antrópico, principalmente por la expansión agrícola, pecuaria y por los asentamientos humanos que se han ido formando en los últimos años (1986 - 2008) (Mendoza *et al.* 2007; Mendoza *et al.* 2011, Correa-Ayram *et al.* 2010; 2014, 2017, 2018). La cuenca está compuesta principalmente por planicies y zonas aptas para cultivos y en donde se ubica el lago de Cuitzeo. En la zona se puede reconocer la existencia de una alta densidad de vialidades de distintas categorías, y existen varios asentamientos humanos como por

ejemplo la localidad principal del municipio de Cuitzeo con una población de 28,227 habitantes (INEGI 2010) además está dominada por planicies, zonas aptas para cultivo y el lago de Cuitzeo (Mendoza *et al.* 2006; Cram *et al.* 2010; Correa-Ayram *et al.* 2019) que en conjunto, estos factores pueden actuar como resistencias y limitan el movimiento de las especies potencialmente dispersoras de bellotas.(Freeman y Mason, 2015; Correa-Ayram *et al.* 2017)

Sin embargo, a pesar de haber encontrado una baja conectividad general para la cuenca se detectó que los parches tienen variación en su aporte a la conectividad y cumplen con distintas funciones. En general, las principales funciones de los parches en el área de estudio son permitir el flujo de especies dispersoras a través de parches peldaño (stepping-stones). En particular, el parche 260 detectado en el sureste de la cuenca y que tiene la mayor superficie (ca. 10 mil ha) aporta casi el 50% de la conectividad de las comunidades de encinos. Además de su tamaño, este parche es muy importante porque funciona como un fragmento que conecta a otros y permite el flujo de las especies dispersoras entre parches, por otro lado, este parche ha sido identificado en trabajos previos como relevante para la conectividad de especies de animales (Correa-Ayram, *et al.* 2014). Se ha propuesto que es necesario enfocar trabajos de conservación y restauración en los parches con valores de flujo alto para garantizar procesos de dispersión (Fischer y Lindenmayer 2002; Herrera *et al.* 2017). Por otro lado, los parches identificados como peldaños pueden servir de paso hacia parches de mejor calidad. Este tipo de parches juegan un papel crucial para el mantenimiento de poblaciones que tienen dispersores cuya capacidad de movilidad es limitada, ya que facilitan la permeabilidad de

la matriz y la posibilidad de llegar a parches cada vez más alejados (Fischer y Lindenmayer 2002; Saura *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2017). Al aumentar la permeabilidad de la matriz, se reduce el aislamiento de poblaciones ya sean vegetales o animales y se mantienen procesos de flujo de información; por ejemplo, la migración y el establecimiento de especies vegetales en parches potenciales (Saura *et al.* 2014). Sin embargo, para que los parches peldaños cumplan con su función de puentes deben tener ciertas características relacionadas con su tamaño y calidad del parche, es decir, tamaños lo suficientemente grande y con recursos que permitan considerar a dichos parches como hábitats potenciales para las especies focales, de lo contrario parches peldaños pequeños y de mala calidad pueden afectar en la dispersión de los organismos (Saura *et al.* 2014), afectando el proceso de establecimiento de especies. Por lo tanto, se sugiere evaluar estas características en los parches peldaños detectados en el presente estudio para así poder corroborar su funcionalidad.

Usualmente en el contexto de la conservación se priorizan parches de gran tamaño que presentan mayor probabilidad de conexiones con los de menor tamaño o con menor grado de alteración (Fischer, *et al.* 2009). Esto se basa en el supuesto de que tendrán mayor probabilidad de soportar poblaciones más grandes (MacArthur y Wilson, 1967). Sin embargo, para la planeación de estrategias de conectividad también es relevante considerar parches pequeños, ya que contribuyen a la conectividad al complementar a los parches más grandes y generar redes (Fischer y Lindenmayer, 2002). A su vez, Fisher y Lindenmayer (2002) sugieren que las acciones para conservar y restaurar parches pequeños son más viables en menor tiempo que estrategias diseñadas para áreas

mayores. Por tal motivo, y tomando en cuenta la evidencia del presente estudio, se sugiere también concentrar esfuerzos de conservación y restauración en parches peldaño que tienen un aporte alto a la conectividad pero que son de menor tamaño.

Por tal motivo se sugiere que en la zona norte donde se encuentran redes conformadas de parches más pequeños y de menor valor de conectividad (figura 6; tabla 9) se implementen acciones para aumentar la permeabilidad de la matriz, por ejemplo, promover el establecimiento de cercos vivos con especies de encinos adecuadas a la zona o mantener arboles aislados dentro de las zonas agrícolas para favorecer el flujo de organismos e información genética (Arroyo-Rodríguez, *et al.*, 2020). Para el caso de la red observada en la parte sur de la cuenca (figura 6) y que pudiera estar realizando la función de un posible gran corredor al conectar el mayor número de parches, se sugiere promover actividades con bajo impacto y de conservación en los fragmentos con altos valores de conectividad, ya que mantienen el flujo de especies dispersoras en el sur y conectan una gran área de bosques de encino (Tabla 9).

El análisis de la conectividad desde un grafo resulta ser una herramienta que apoya visualmente la identificación de aquellos parches que aportan cierto grado de conectividad en el paisaje. Si bien este análisis de grafos es simplificado, por no considerar una capa de resistencia a la dispersión, y por considerar únicamente las distancias euclidianas, los resultados son un punto de partida necesarios para los tomadores de decisiones y/o para la elaboración de análisis de mayor complejidad dentro de la zona de estudio. Los grafos brindan información que facilita la interpretación y el abordaje de

procesos ecológicos como la dispersión o la conectividad (Saura y Hortal, 2007; Saura *et al.* 2013; Correa-Ayram *et al.* 2014; Ayram *et al.* 2017).

En la cuenca del lago de Cuitzeo, los bosques de encinos juegan un papel preponderante ya que permiten la conexión entre distintos ecosistemas. Los parches de bosques de encino se ubican en las partes medias y altas de la cuenca, permitiendo que organismos (principalmente animales) logren moverse desde bosques de pinos y bosques mixtos distribuidos en las partes altas hasta zonas de matorrales en las partes bajas. Por tal motivo, es necesario fomentar estrategias que permitan conservar y restaurar los remanentes de bosques de encinos en la cuenca. La información obtenida con este trabajo es relevante para los tomadores de decisiones en ámbitos de investigación, manejo, restauración y conservación. Finalmente, la generación de los análisis de redes permite visualizar de manera gráfica donde se concentra la mayor cohesión entre las conexiones de parches. Lo cual permite localizar sitios y priorizar áreas para concentrar los esfuerzos de conservación para mantener la conectividad en la CLC.

Conclusiones.

En este estudio, los modelos de distribución mostraron un alto grado de predicción, se detectó que el hábitat potencial para los bosques de encinos representa el 53 % de la cuenca. A su vez, se detectaron tres especies de amplia distribución (*Q. deserticola*, *Q. laeta* y *Q. castanea*) que pudieran contribuir en mayor medida al mantenimiento de la conectividad en la cuenca. A su vez, especies con distribución restringida en las crestas de las cadenas montañosas, como *Q. calophylla*, puede mantenerse conectada con el resto de las comunidades de encinos gracias a este conjunto de especies de amplia distribución.

La cuenca presenta una baja conectividad general producto de múltiples factores como la pérdida de parches ocasionado principalmente por la conversión de bosques a otros tipos de cubierta y el manejo de los bosques para la producción de carbón y extracción de leña. A pesar de la baja conectividad general, existen parches que mantienen la conectividad. Dichos parches están restringidos en las zonas montañosas distribuidos espacialmente hacia la parte sur, sur este y suroeste de la cuenca y que pudieran estar funcionando como un gran corredor. Así mismo, se encontró que en la cuenca los parches tienen principalmente una función de flujo y de peldaño entre los demás parches.

Como es obvio suponer los bosques de encinos no solo mantienen la conectividad en las comunidades de *Quercus*, sino que también son importantes para mantener diferentes tipos de vegetación presentes en la cuenca del lago de Cuitzeo. Aun cuando la distribución de las especies del género *Quercus* está restringida a las partes medias y altas

de la cuenca, estos permiten el flujo de diferentes organismos (principalmente animales) desde bosques mixtos (partes altas de la CLC) hasta los matorrales (zonas bajas). Por tal motivo, es necesario fomentar estrategias que permitan conservar y restaurar los remanentes de bosques de encinos en la cuenca.

Por último, los estudios de conectividad debieran de trascender del plano académico e integrarse en la toma de decisiones en las políticas públicas. En el caso de las prácticas de manejo de leña y carbón, se debería de tomar en cuenta esta información para definir parches de aprovechamiento y parches prioritarios para conservar. Además, en un estudio de conectividad de hábitats sería importante integrar parches sujetos a prácticas de manejo, las áreas naturales protegidas existentes en la región y la resistencia dada por la matriz del paisaje para el mantenimiento de la conectividad. A su vez, sería primordial incorporar los resultados de este tipo de análisis en los planes de ordenamiento territorial.

Bibliografía.

- Aguilar-Romero, R., García-Oliva, F., Pineda-García, F., Torres, I., Peña-Vega, E., Ghilardi, A., y Oyama, K. (2016). Patterns of distribution of nine *Quercus* species along an environmental gradient in a fragmented landscape in central Mexico. *Botanical Sciences*, 94(3), 471–482.
- Aguilar, R., Ghilardi, A., Vega, E., Skutsch, M., y Oyama, K. (2012). Sprouting productivity and allometric relationships of two oak species managed for traditional charcoal making in central Mexico. *Biomass and Bioenergy*, 36, 192–207.
- Abaira, V. (2001). El índice kappa. *Semergen-Medicina de Familia*, 27(5), 247-249.
- Andersson, E., y Bodin, Ö. (2009). Practical tool for landscape planning? An empirical investigation of network-based models of habitat fragmentation. *Ecography*, 32(1), 123-132.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J. I., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I., Melo, F. P., Morante-Filho, J. C., Santos, B., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López, M., Cudney-Valenzuela, S., Galán-Acedo, S., San-José, M., Vieira, I., Ferry Slik, J.W., Nowakowski, A. J. (2020). Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*.
- Balvanera, P., Cotler, H., Aburto, O., Aguilar, A., Aguilera, M., Aluja, M. y Ávila, P. (2009). Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos. *Capital natural de México*, 2, 185-245.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., y Jordán, F. (2011). Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, 11(5), 1301–1310.
- Bennett, A. (1999). Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation (No. 1). *IUCN*.
- Benito de Pando, P y Peñas de Giles, J. (2007). Aplicación de los modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad del sureste de la Península Iberica. *Geofocus (Artículos)*, No. 7 Pp. 100-119, ISSN: 1578-5157
- Bocco, G., Mendoza, M., y Masera, O. (2001). La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán: Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones geográficas*, (44), 18-36.
- Bocco, G., López-Granados, E., y Mendoza, M. (2012). La investigación ambiental en la cuenca del Lago de Cuitzeo: Una revisión de la bibliografía publicada. *Contribuciones para el Desarrollo Sostenible de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán*, 317-345.
- Bodin, Ö., y Saura, S. (2010). Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling*, 221(19), 2393-2405.

- Bravo-Espinoza, M., García-Oliva, F. , Patrón, E. , Mendoza, M. , Camacho, G, y López-Granados, E.. (2008). La cuenca del lago de Cuitzeo: problemática, perspectiva y retos hacia el desarrollo sostenible. *Fondo Editorial Morevallado*. Morelia, Michoacán, México.
- Buira, A. (2016). Aplicación de modelos de nicho ecológico para la localización de seis plantas amenazadas en el Parque Natural de Els Ports (noreste de la Península Ibérica). *Pirineos*, 171, 017.
- Bunn, A, Urban, D, y Keitt, T. (2000). Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59(4), 265-278.
- Camou-Guerrero, A., Ghilardi, A., Mwampamba, T., Serrano, M., Avila, T., Vega, E., Oyama, K., Masera, O. (2016). Análisis de la producción de carbón vegetal en la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán, México: implicaciones para una producción sustentable. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 6(2).
- Cavender-Bares, J. (2016). Diversity, distribution, and ecosystem services of the North American oaks. *International Oaks*, 27, 37-48.
- Cavender-Bares, J., Kothari, S., Meireles, J. E., Kaproth, M., Manos, P., y Hipp, A. (2018). Diversification drives continental scale community assembly of the American oaks. *ESA Annual Meeting (5--10)*..
- Cerda, J., y Villarroel, L. (2008). Evaluación de la concordancia inter-observador en investigación pediátrica: Coeficiente de Kappa. *Revista Chilena de Pediatría*, 79(1), 54-58.
- Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. Capital natural de México, 1, 87-108.
- Chávez-Vergara, B., y García-Oliva, F. (2013). Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes. *Revista Biológicas Número Especial*, 1-7.
- Clauzel, C., Foltête, J. C., Girardet, X., y Vuidel, G. (2017). Graphab 2.0 User Manual.
- Cram, S., Galicia, L., y Alcántara, I. I. (2010). Atlas de la cuenca del lago de Cuitzeo: análisis de su geografía y su entorno socioambiental. *Instituto de Geografía-UNAM/Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México*.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 37-46.
- Correa-Ayram, C., Mendoza, M., Pérez-Salicrup, D., y López-Granados, E. (2014). Identifying potential conservation areas in the Cuitzeo Lake basin, Mexico by multitemporal analysis of landscape connectivity. *Journal for Nature Conservation*, 22(5), 424-435.
- Correa Ayram, C., Mendoza, M., Etter, A., y Pérez-Salicrup, D. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 7-37.
- Correa-Ayram, C., Mendoza, M., Etter, A., y Pérez-Salicrup, D. (2017). Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidimensional human

- footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators*, 72, 895-909.
- Correa Ayram, C., Mendoza, M., Etter, A., y Pérez Salicrup, D. (2017). Potential Distribution of Mountain Cloud Forest in Michoacán, Mexico: Prioritization for Conservation in the Context of Landscape Connectivity. *Environmental Management*, 60(1).
 - Correa-Ayram, C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., & Pérez-Salicrup, D. R. (2019). Effect of the landscape matrix condition for prioritizing multispecies connectivity conservation in a highly biodiverse landscape of Central Mexico. *Regional Environmental Change*, 19(1), 149-163.
 - Cué-Bar, E., Villaseñor, J. L., Amezcua, L., Tenorio, G., y Manríquez, G. (2006). La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (78), 47-81.
 - Cuervo-Robayo, A., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M., Venegas-Barrera, C., Manjarrez, J., y Martínez-Meyer, E. (2014). An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34(7), 2427-2437.
 - Damschen, E., Haddad, N., Orrock, J., Tewksbury, J., y Levey, D. (2006). Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales. *Science*, 313(5791), 1284-1286.
 - Darley-Hill, S., y Johnson, W. (1981). Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, 50(2), 231-232.
 - Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515.
 - Ferrusquia-Villafranca, I. (1993). Geology of Mexico: a synopsis. Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. (Eds TP Ramamoorthy, R Bye, A Lot, J Fa) pp. 3–108.
 - Fischer, J., y Lindenmayer, D. B. (2002). Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological Conservation*, 106(1), 129-136.
 - Foltête, J. C., Girardet, X., y Clauzel, C. (2014). A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning*, 124, 140-150.
 - Forman, R. T. (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10(3), 133-142.
 - Freeman B. G y Mason N. A. (2015). The geographic distribution of a tropical montane bird is limited by a tree: Acorn Woodpeckers (*Melanerpes formicivorus*) and Colombian oaks (*Quercus humboldtii*) in the Northern Andes. *PLoS One*, 10(6), e0128675.
 - García-Feced, C., Saura, S., y Elena-Rosselló, R. (2011). Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation. *Forest Ecology and Management*, 261(1), 154-161.
 - Geist, H. J., y Lambin, E. F. (2002). Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many

- pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *BioScience*, 52(2), 143-150.
- Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J. J., y Sancho-Knapik, D. (2017). Oaks and people: a long journey together. En *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus* (pp. 1-11). *Springer, Cham*.
 - Govaerts, R., y Frodin, D. G. (1998). World checklist and bibliography of Fagales. *Royal Botanic Gardens, Kew*.
 - Godínez-Gómez, O., Cuervo-Robayo, A., Ramírez-Mejía, D., Tobón, W., Alarcón, J., Koleff, P. y Urquiza-Haas, T. (2019). Planning Landscape Connectivity in Mexico under Global Change. *Biodiversity Information Science and Standards*, 3, e38199.
 - Guisan, A., y Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), 147-186.
 - Gutierrez, R. J., y Koenig, W. D. (1978). Characteristics of Storage Trees Used by Acorn Woodpecker in Two California Woodlands. *Journal of Forestry*, 76(3), 162-164.
 - Herrera, L. P., Sabatino, M. C., Jaimes, F. R., y Saura, S (2017) Landscape connectivity and the role of small habitat patches as stepping stones: an assessment of the grassland biome in South America. *Biodiversity and Conservation*. 26(14), 3465-3479
 - Kappelle, M. (Ed.). (2006). Ecology and conservation of neotropical montane oak forests (Vol. 185). *Springer Science y Business Media*.
 - Laita, A., Kotiaho, J. S., y Mönkkönen, M. (2011). Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity? *Landscape Ecology*, 26(7), 951-967.
 - Lambeck, R. J. (2002). Focal species and restoration ecology: response to Lindenmayer et al. *Conservation Biology*, 16(2), 549-551.
 - Lambin, E. F., Turner, B. L., Geist, H. J., Agbola, S. B., Angelsen, A., Bruce, J. W., ... y George, P. (2001). The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11(4), 261-269.
 - Landis, J. R., y Koch, G. G. (1977). An application of hierarchical kappa-type statistics in the assessment of majority agreement among multiple observers. *Biometrics*, 363-374.
 - Laurence W. F. (2010) Habitat destruction death by a thousand cuts. En Sodhi N. y Ehrlich P. (Ed) *Conservation Biology for all*. pp 73-88 Oxford University Press.
 - Leal-Nares, O. A., Mendoza, M. E., y Carranza González, E. (2010). Análisis y modelamiento espacial de información climática en la cuenca de Cuitzeo, México. *Investigaciones Geográficas*, (72), 49-67.
 - Lewington, R., y Streeter, D. (1993). Natural history of the oak tree. *Houghton Mifflin*.
 - Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 17, pp. 145–151.

- McArthur, R.H. y Wilson, E. O. (1967) The theory of island biogeography. *Princeton University Press, Princeton* (New Jersey), USA.
- Madrigal-Sánchez, X., y Trujillo-García, M. (2001). Algunas consideraciones para la planeación de plantaciones en la cuenca de Cuitzeo, Mich. México. *Ciencia Nicolaita*, 27, 45-61.
- Madrigal-Sánchez, X., y Guridi-Gómez, L. (2004). Riqueza de la vegetación en la región de Morelia. Contribuciones a la geología e impacto ambiental en la región de Morelia, V. H. Garduño (ed.). *Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán*, 156-166.
- Manos, P. S., Doyle, J. J., y Nixon, K. C. (1999). Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 12(3), 333-349.
- Mas, J. F., Velázquez, A., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, C., Bocco, G., ... y Pérez-Vega, A. (2004). Assessing land use/cover changes: a nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 5(4), 249-261.
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 217-240.
- Maza-Villalobos, S., Macedo-Santana, F., Rodríguez-Velázquez, J., Oyama, K., y Martínez-Ramos, M. (2014). Variación de la estructura y composición de comunidades de árboles y arbustos entre tipos de vegetación en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. *Botanical Sciences*, 92(2), 243-258.
- Maya-Elizarrarás, E., y Schondube, J. E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335, 118-128.
- Mendoza, M., Bocco, G., López Granados, E., y Bravo, M. (2002). Implicaciones hidrológicas del cambio de la cobertura vegetal y uso del suelo: una propuesta de análisis espacial a nivel regional en la cuenca cerrada del lago de Cuitzeo, Michoacán. *Investigaciones geográficas*, (49), 92-117.
- Mendoza, M. E., Bocco, G., López-Granados, E., y Bravo, M. (2007). Tendencias recientes de las superficies ocupadas por el lago de Cuitzeo: un enfoque basado en percepción remota, sistemas de información geográfica y análisis estadístico. *Investigaciones geográficas*, (64), 43-62.
- Mendoza, M. E., López-Granados, E., Geneletti, D., Pérez-Salicrup, D., y Salinas, V. (2011). Analysing land cover and land use change processes at watershed level: a multitemporal study in the Lake Cuitzeo Watershed, Mexico (1975–2003). *Applied Geography*, 31(1), 237-250.
- Nixon, K. (1993). Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestières* (Vol. 50, No. Supplement, pp. 25s-34s). EDP Sciences.
- Nixon, K. , y Muller, C. (1997). Fagaceae. *Flora of North America north of Mexico*, 3, 445-447.

- Oyama, K., Herrera-Arroyo, M., Rocha-Ramírez, V., Benítez-Malvido, J., Ruiz-Sánchez, E., y González-Rodríguez, A. (2017). Gene flow interruption in a recently human-modified landscape: The value of isolated trees for the maintenance of genetic diversity in a Mexican endemic red oak. *Forest Ecology and Management*, 390, 27-35.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape ecology*, 21(7), 959-967.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2-3), 91-103.
- Pascual-Hortal, L., y Saura, S. (2008). Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research*, 127(1), 23-31.
- Pérez-Ramos, I. M., Verdú, J. R., Numa, C., Marañón, T., y Lobo, J. M. (2013). The comparative effectiveness of rodents and dung beetles as local seed dispersers in Mediterranean oak forests. *PLoS One*, 8(10), e77197.
- Phillips, S. , Dudík, M., y Schapire, R. (2004, July). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning* (p. 83). ACM.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Piña-Torres, Javier (2019). Proyecciones de nicho ecológico en escenarios de cambio climático como herramienta en el análisis de la vulnerabilidad de *Quercus hintonii*, especie endémica del estado de México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán.
- Renner, I. W., y Warton, D. I. (2013). Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology. *Biometrics*, 69(1), 274-281.
- Royle, J., Chandler, R., Yackulic, C., y Nichols, J. (2012). Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distributions. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 545-554.
- Rudnick, D., Ryan, S., Beier, P., Cushman, S., Dieffenbach, F., Epps, C., y Merenlender, A. (2012). *The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. Issues in Ecology.*
- Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2-3), 91-103.
- Saura, S., y Rubio, L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, 33(3), 523-537.

- Saura, S., y Torné, J. (2012). Conefor 2.6 user manual. *Universidad Politécnica de Madrid*.
- Saura, S. (2013). Métodos y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación. Avances en el análisis espacial de datos ecológicos: aspectos metodológicos y aplicados. *ECESPA-Asociación Española de Ecología Terrestre*, 1-46.
- Saura, S., Bodin, Ö., y Fortin, M. J. (2014). EDITOR'S CHOICE: Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 171-182.
- Scofield, D. G., Smouse, P. E., Karubian, J., y Sork, V. L. (2012). Use of alpha, beta, and gamma diversity measures to characterize seed dispersal by animals. *The American Naturalist*, 180(6), 719-732.
- Soberon, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2, 1-10
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., y Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- Téllez-Valdés, O., Dávila-Aranda, P. y Lira-Saade, R. (2006). The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15(4), 1095-1107.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., y Oyama, K. (2011). Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany*, 98(2), 290-305.
- Urban, D., y Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.
- Uribe-Salas, Dolores, María Luisa España-Boquera, y Andrés Torres-Miranda. "Aspectos biogeográficos y ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae) en Michoacán, México." *Acta Botánica Mexicana* 126 (2019).
- Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, (75), 33-53.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Gallegos, J. D., Saucedo, R. M., Alcántara, P. C., Castro, R., ... y Palacio, J. L. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, (62), 21-37.
- Vidal-Zepeda, R. "Las regiones climáticas de México I. 2.2. *Temas selectos de geografía de México*." (2005).
- Villavicencio García, R., et al. "La conectividad forestal de las áreas protegidas del estado de Jalisco con otros ambientes naturales. *Scientia-CUCBA* 11.1-2 (2009): 43-50.

Anexos.

Anexo 1. Variables bioclimáticas

| Clave | Variable bioclimática. |
|--------|---|
| Bio1 | Temperatura media anual |
| Bio2 | Rango diurno medio (Temperatura máxima-Temperatura mínima) |
| Bio3* | Isotermalidad (Bio 2 / Bio 7) * (100) |
| Bio4 | Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100) |
| Bio5* | Temperatura máxima del mes más cálido. |
| Bio6* | Temperatura mínima del mes más frío. |
| Bio7 | Rango anual de temperatura (Bio5 – Bio6) |
| Bio8 | Temperatura media del trimestre más húmedo |
| Bio9 | Temperatura media del trimestre más seco |
| Bio10 | Temperatura media del trimestre más cálido |
| Bio11 | Temperatura media del trimestre más frío |
| Bio12* | Precipitación Anual. |
| Bio13* | Precipitación del mes más húmedo. |
| Bio14 | Precipitación del mes más seco |
| Bio15* | Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación) |
| Bio16 | Precipitación del trimestre más húmedo |
| Bio17* | Precipitación del trimestre más seco |
| Bio18* | Precipitación del trimestre más cálido. |
| Bio19 | Precipitación del trimestre más frío |

Anexo 2. Modelos de distribución potencial de las siete especies de encinos. Los puntos rojos representan las ausencias confirmadas y los puntos negros las presencias utilizadas para modelar la distribución potencial de cada especie.

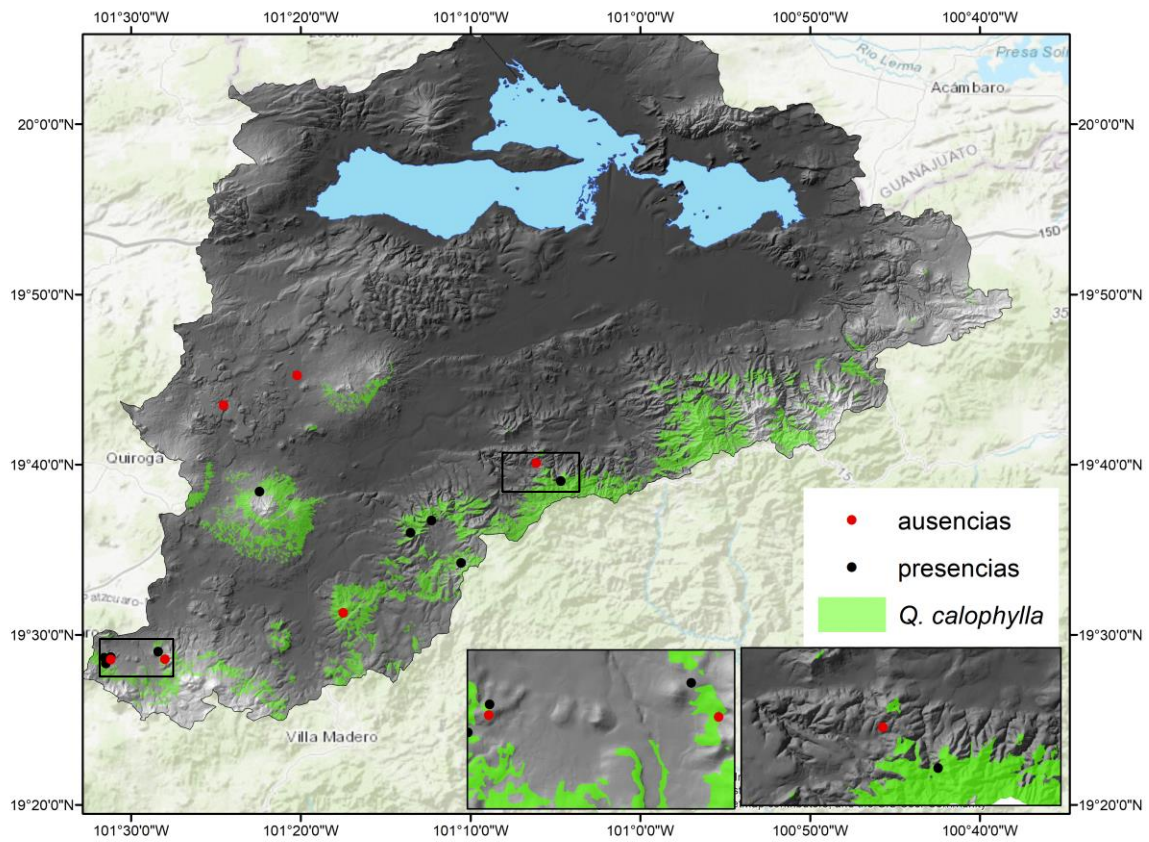


Figura A1. Modelo de distribución potencial de *Q. calophylla*.

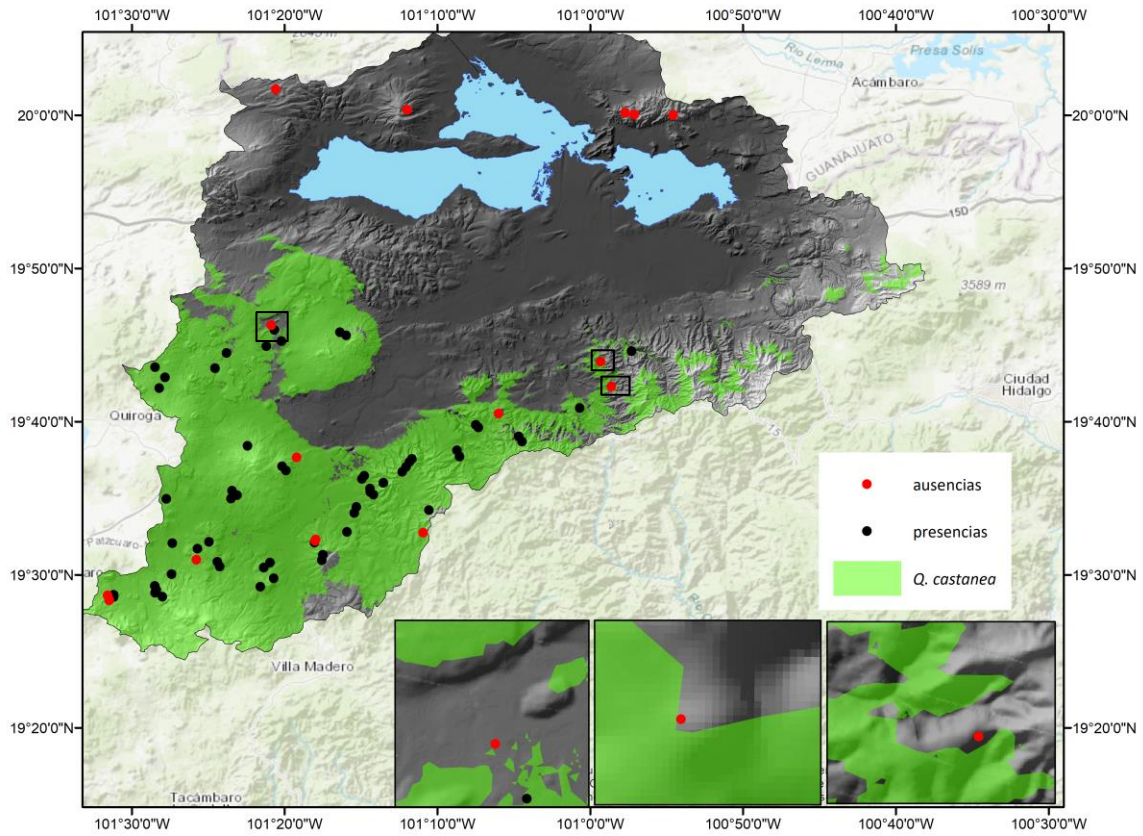


Figura A2 Modelo de distribución potencial de *Q. castanea*

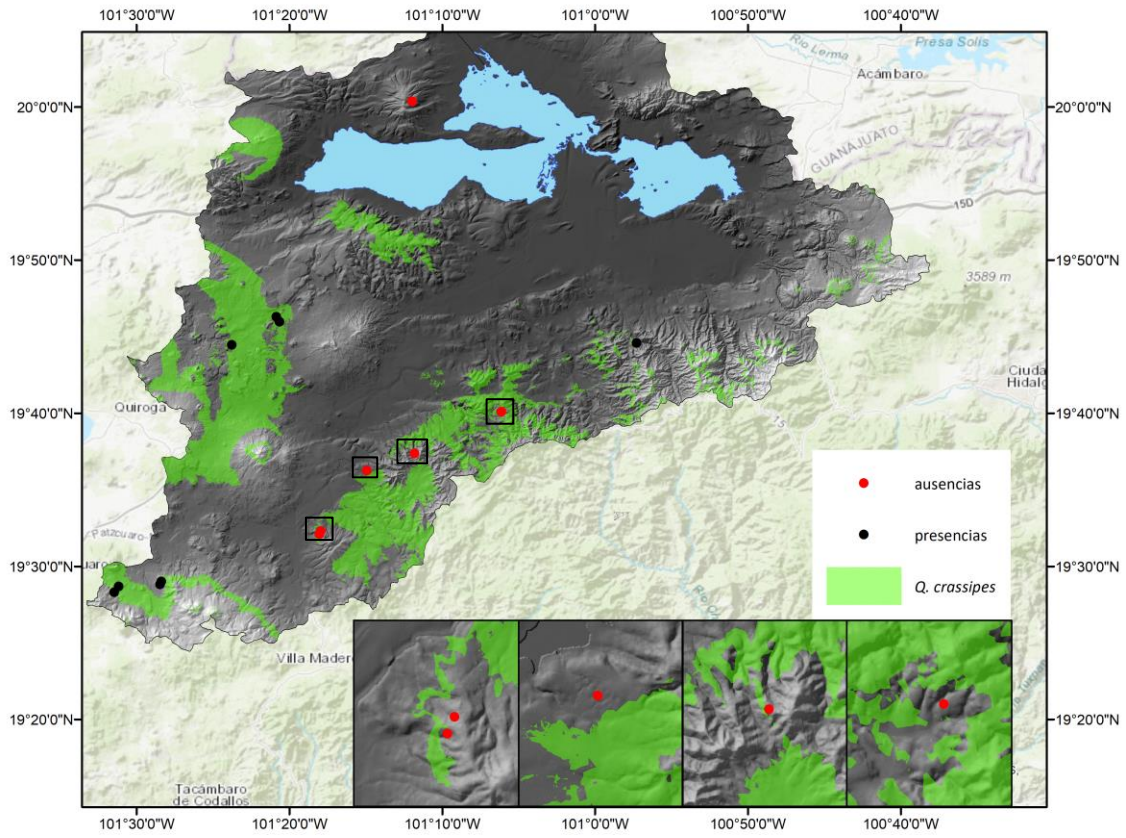


Figura A3. Modelo de distribución potencial de *Q. crassipes*

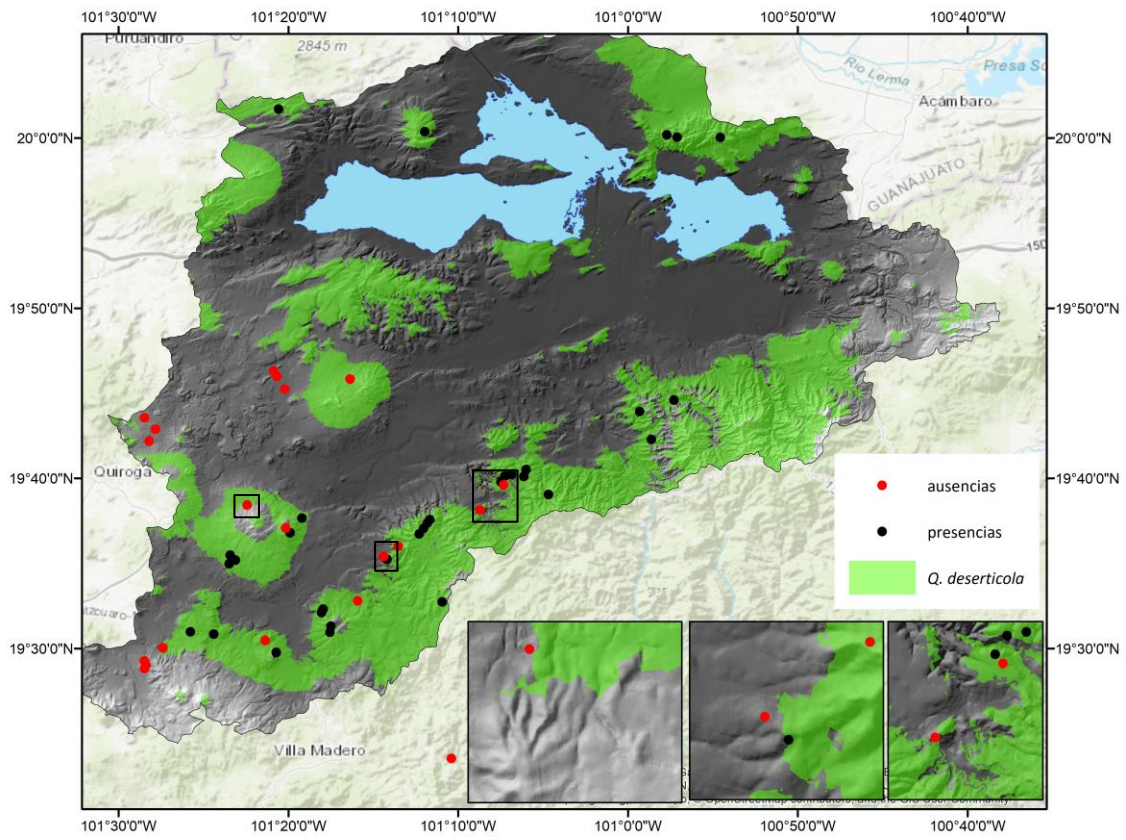


Figura A4 Modelo de distribución potencial de *Q. deserticola*.

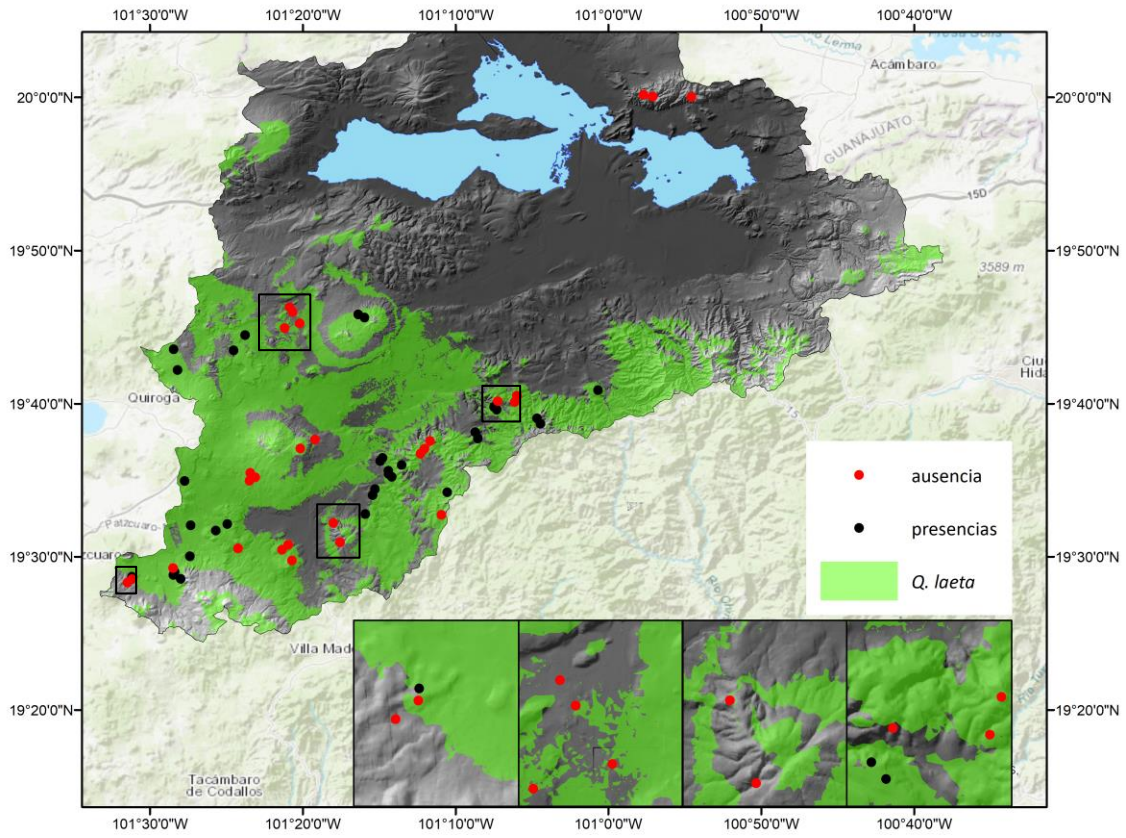


Figura A5 Modelo de distribución potencial de *Q. laeta*.

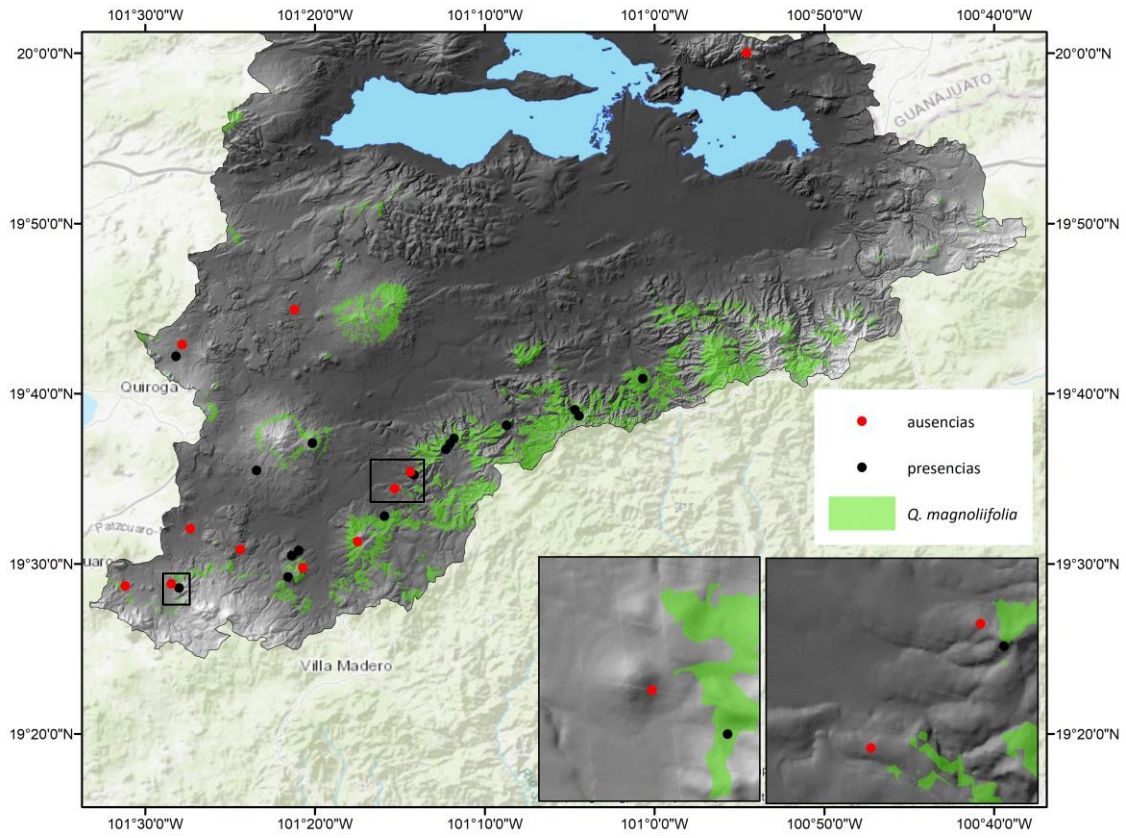


Figura A6. Modelo de distribución potencial de *Q. magnoliifolia*.

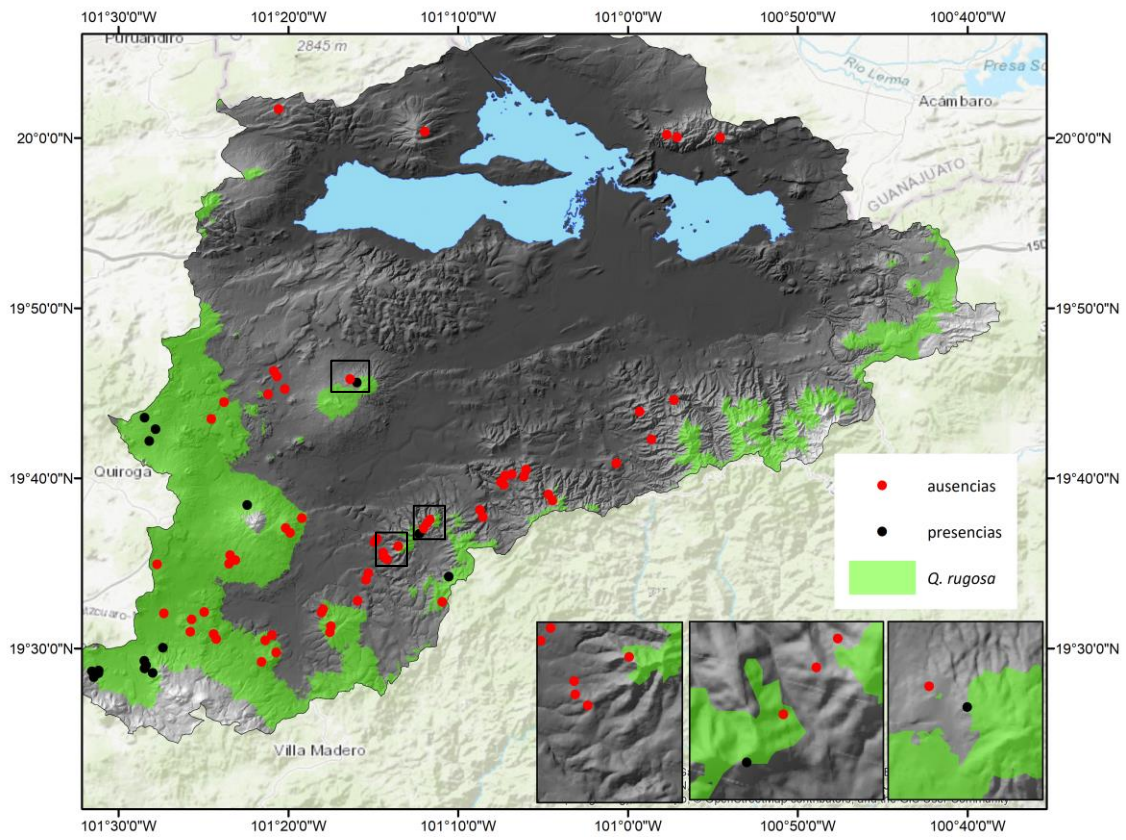


Figura A7 Modelo de distribución potencial de *Q. rugosa*.

Anexo 3 Análisis de componentes principales, utilizando 8 variables ambientales para definir sets para el modelaje de la distribución potencial de las especies de *Quercus*.

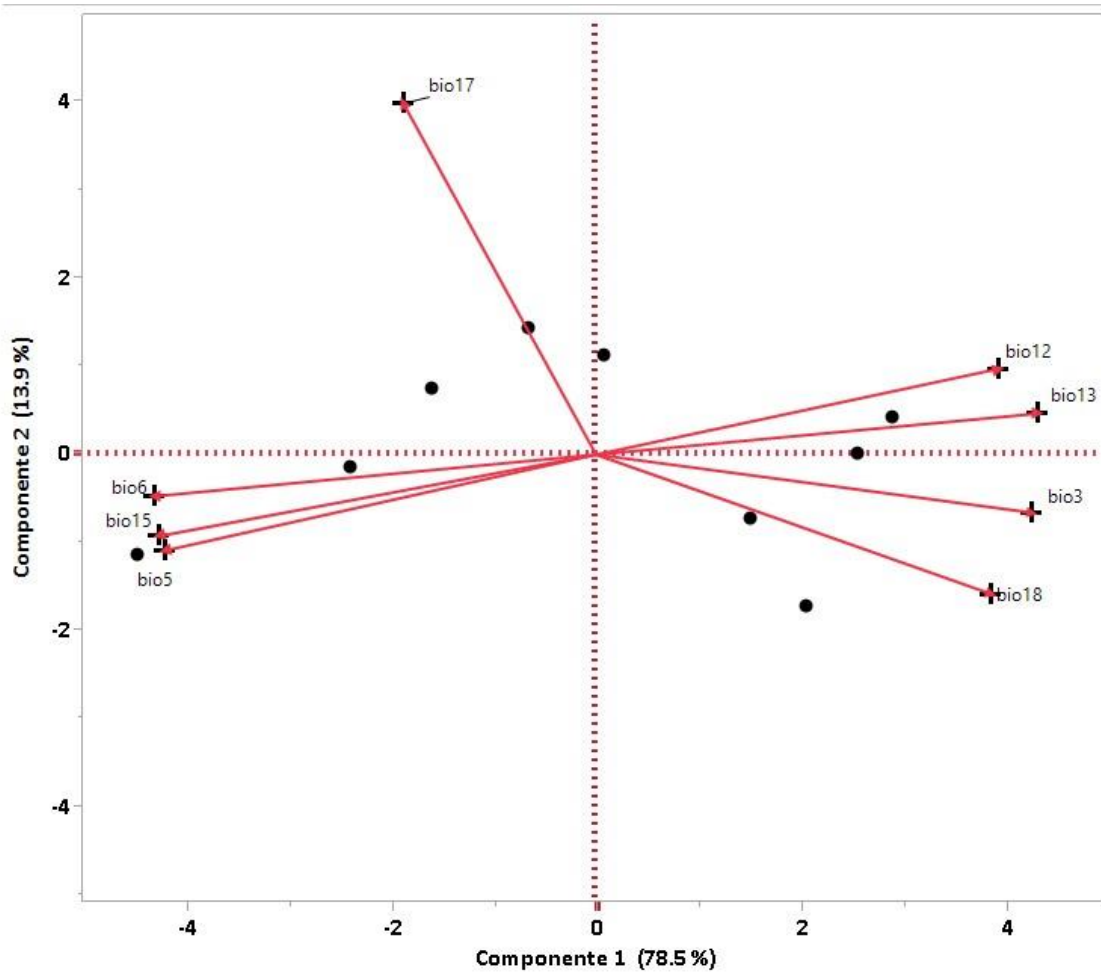


Figura A8 *Q. calophylla*.

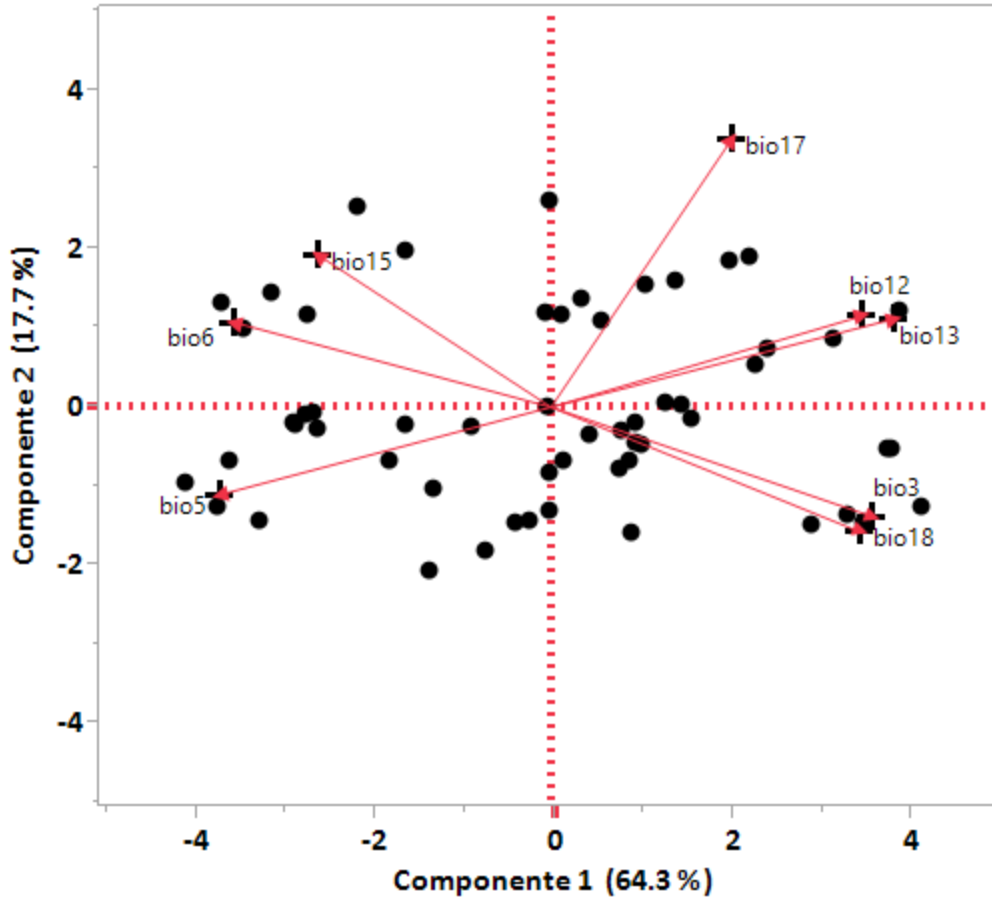


Figura A9. *Q. castanea*.

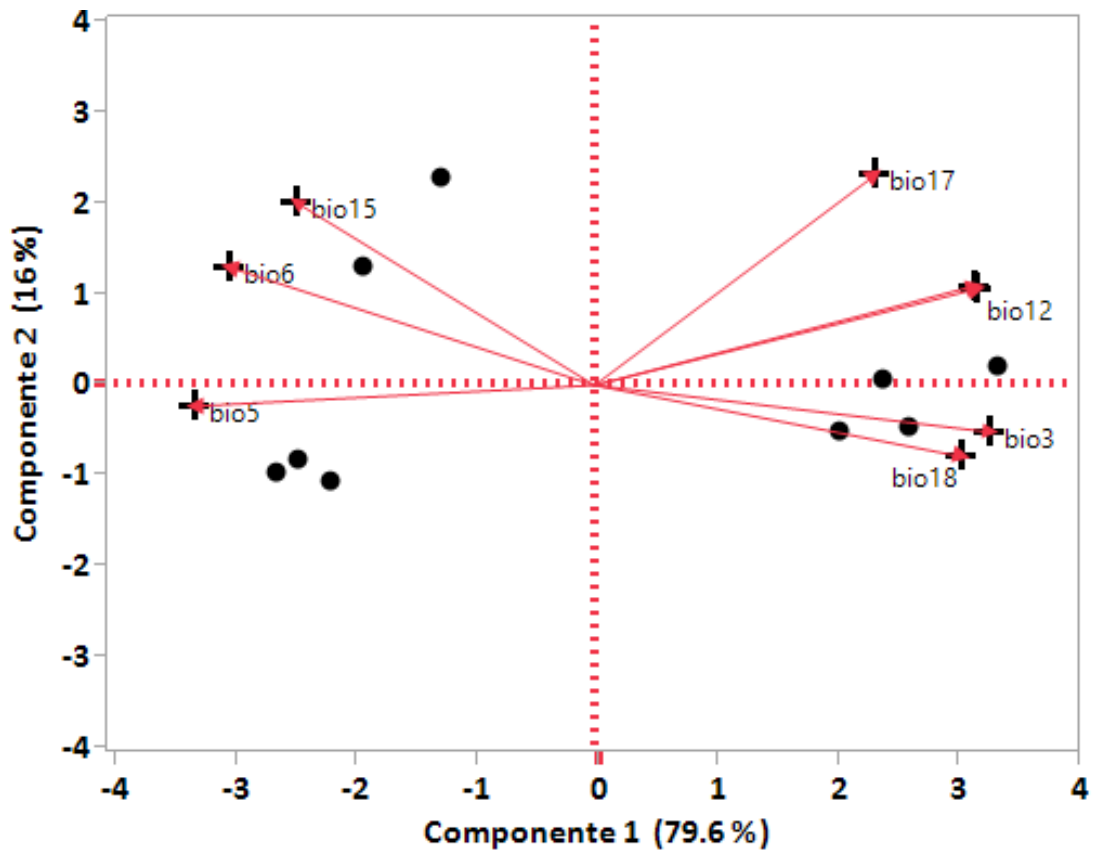


Figura A10. *Q. crassipes*

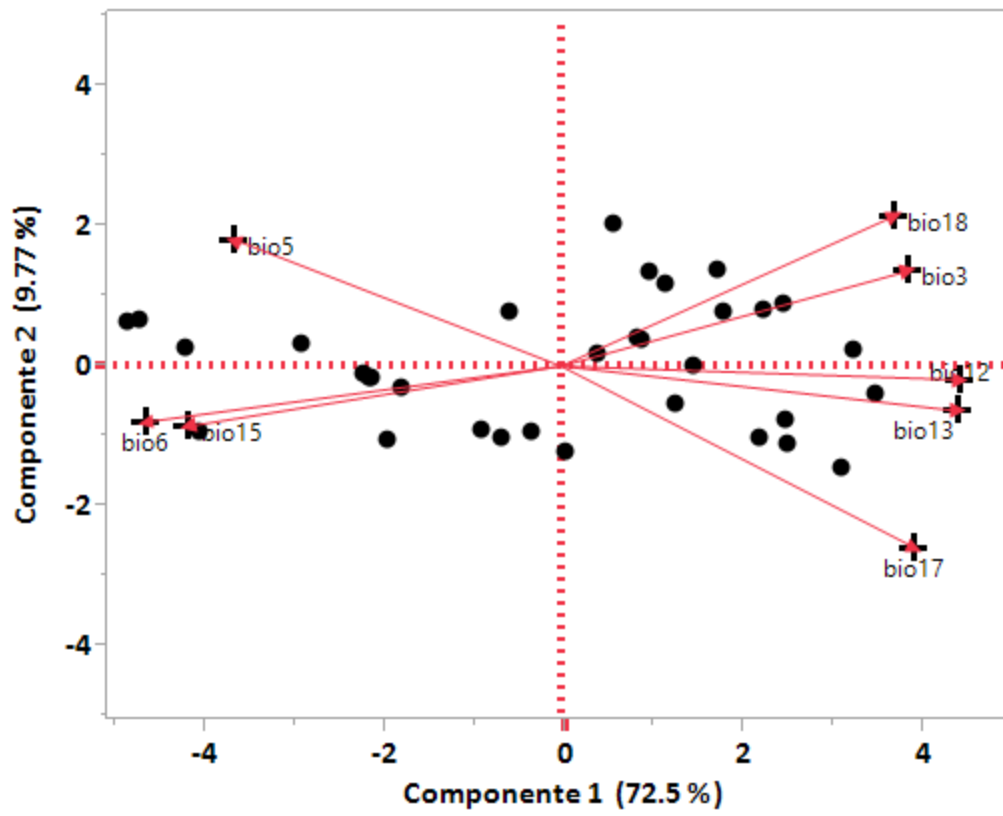


Figura A11.. *Q. deserticola*

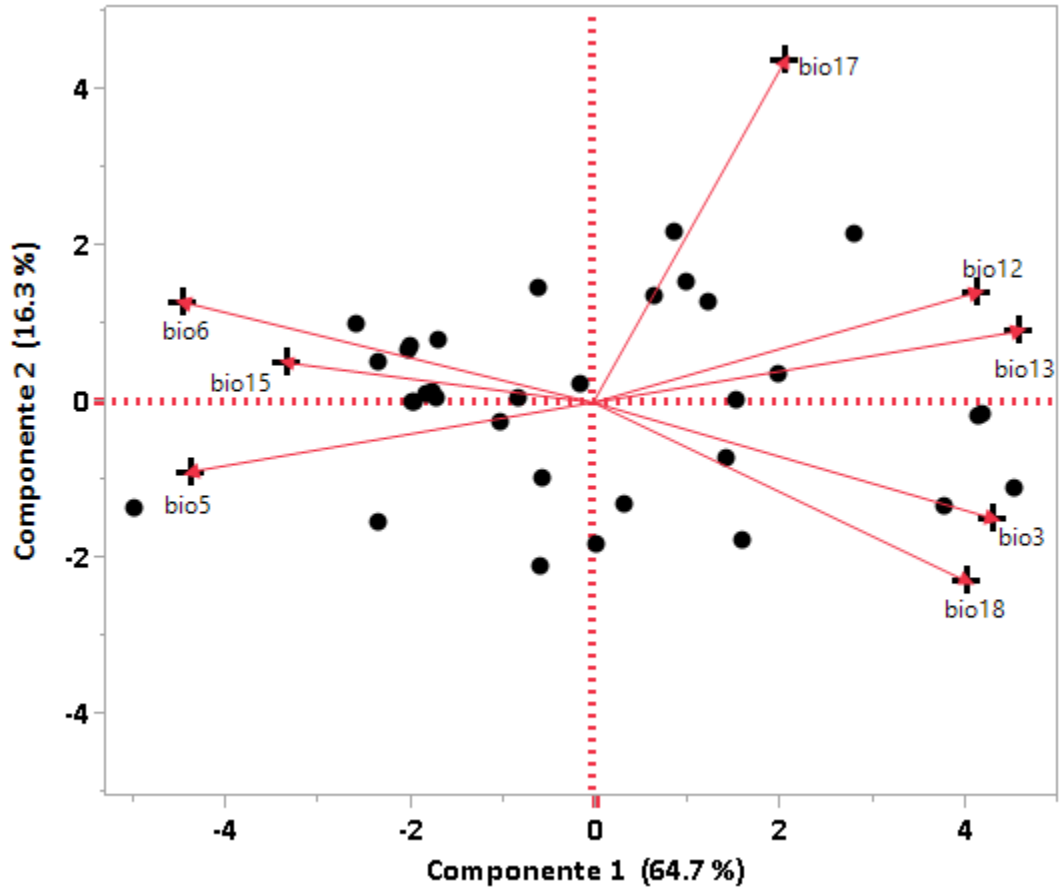


Figura A12. *Q. laeta*.

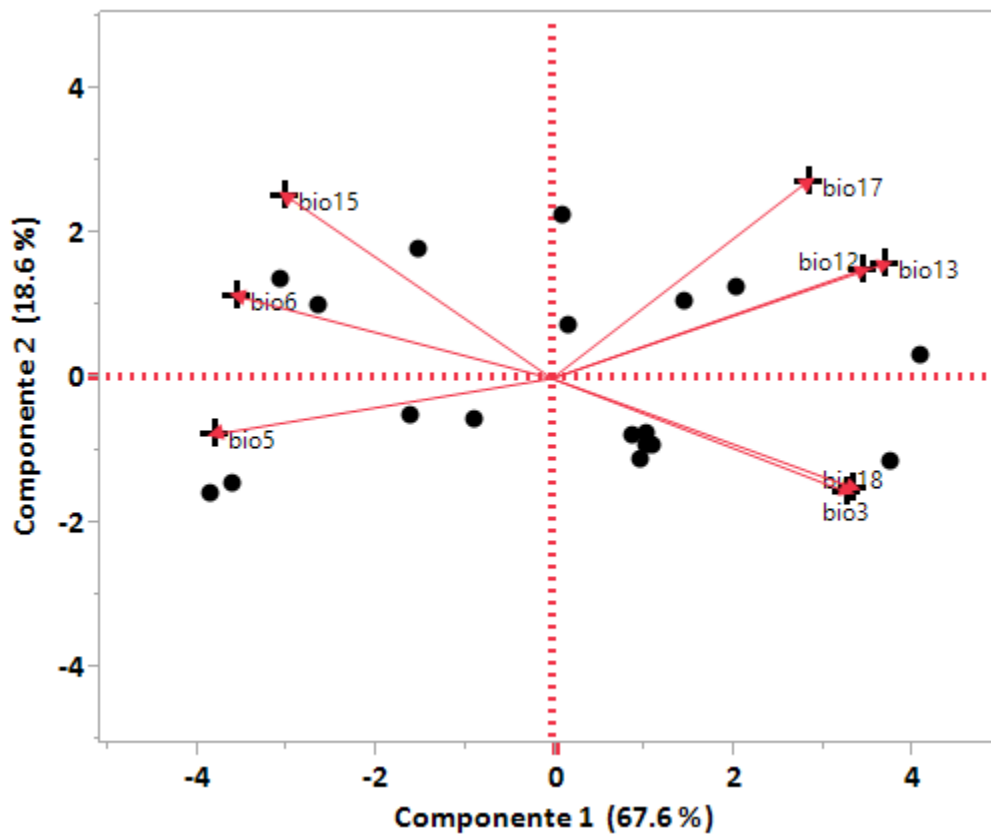


Figura A13 *Q. magnoliifolia*.

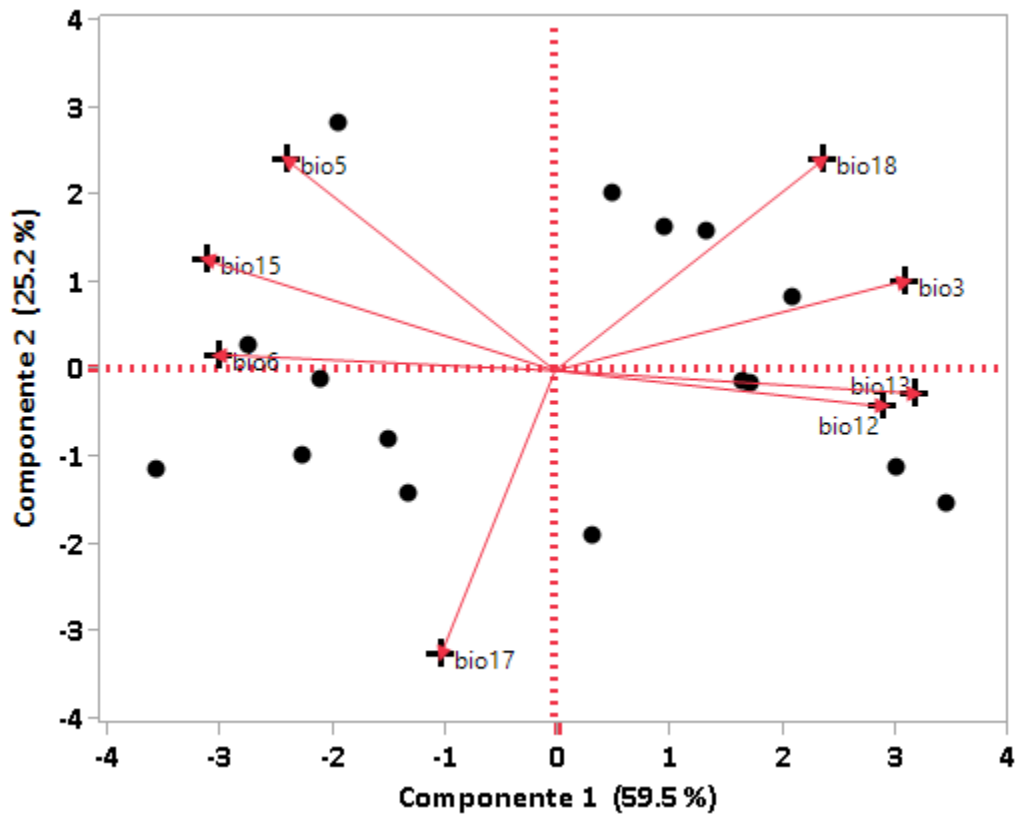


Figura A14. *Q. rugosa*