



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

PROGRAMA DE DOCTORADO INSTITUCIONAL
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

OPCION DE CONSERVACION Y MANEJO
DE RECURSOS NATURALES

FACULTAD DE BIOLOGIA

**APLICACIONES, VENTAJAS Y LIMITACIONES DEL MODELAJE DEL NICHOS
ECOLÓGICO PARA EL MANEJO Y CONSERVACIÓN DE GRUPOS
CON DIFERENTES HISTORIAS DE VIDA**

Tesis que presenta

Juan Manuel Ortega Rodríguez

Como requisito parcial para optar por el grado de

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Director de Tesis:

Dr. Tiberio Cesar Monterrubio Rico

Morelia, Michoacán, Octubre de 2009.



Para Adriana

Larissa y Iannis

TABLA DE CONTENIDOS

	Pág.
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INDICE DE FIGURAS	ix
INDICE DE CUADROS	xi
INTRODUCCIÓN	1
MARCO TEÓRICO GENERAL	6
JUSTIFICACIÓN	9
OBJETIVOS	10
CAPITULO I. CARACTERISTICAS GEOGRÁFICAS DE LA UBICACIÓN DE NIDOS DEL LORO CORONA LILA (<i>Amazona finschi</i>) EN LA COSTA DEL PACÍFICO EN MICHOACÁN, MÉXICO	11
CAPITULO II. VARIACION ESTACIONAL EN MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO PARA LA COTORRA CORONA LILA EN EL PACÍFICO CENTRAL, MEXICO	35

CAPITULO III. COMPARACIÓN DEL NICHOS ECOLÓGICO DE LOS LINAJES DE LA CASCABEL NEOTROPICAL (<i>Crotalus durissus</i>) DESDE EL PLEISTOCENO AL RECIENTE, MEDIANTE MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICO	59
DISCUSION GENERAL	82
BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA	86
INDICE ALFABETICO	93
ANEXO DIGITAL	95

RESUMEN

En este trabajo se exploraron tres aplicaciones de la modelación espacial del nicho ecológico. En primera instancia, se hace un análisis de las características geográficas de los sitios de anidación del loro corona lila, en una aplicación en la que no se usan algoritmos sofisticados para modelar, sino una metodología más tradicional, dentro del ambiente de los sistemas de información geográfica, pero que nos permitió contribuir al entendimiento de las preferencias de anidación de la especie. Al relacionar características tales como la elevación, pendiente y orientación de los sitios mediante un índice de posición topográfica, con la cobertura vegetal de la costa michoacana, fue posible establecer que las condiciones actuales de anidación de la especie han cambiado, moviéndose de la planicie costera con selva mediana (actualmente transformada a un ambiente esencialmente agrícola y ganadero), a las áreas montañosas de la costa michoacana en donde la selva mediana se presenta sólo en sitios asociados esencialmente a laderas pronunciadas y cañadas protegidas. Para la conservación de la especie, es esencial preservar los refugios de selva mediana, todas las áreas sobre laderas escarpadas deben ser restauradas a su condición forestal, a fin de proporcionar hábitat para toda la vida silvestre, como es el caso del Loro corona lila, evitando la erosión del suelo y promoviendo actividades económicas alternativas, tales como la recreación y el turismo, sobre áreas costeras accidentadas.

El otro aspecto que se exploró, fue la aplicación de la modelación del nicho ecológico a los movimientos estacionales que el loro corona lila presenta en sus períodos reproductivo y no-reproductivo en el estado de Michoacán. La expresión espacial de los movimientos estacionales de la especie es relevante para su conservación, especialmente porque los mapas de distribución potencial obtenidos para cada época, muestran diferencias significativas en su superficie. El cruzamiento de dichos mapas con los sistemas de áreas naturales protegidas existentes en el estado mostró que no existe una representación adecuada de los hábitats que la especie usa (bosque tropical caducifolio, selva mediana y una extensión menor de bosques de pino-encino), que permita asegurar la permanencia de la especie en la región, a pesar de que Michoacán contiene una proporción importante del área de distribución total de la especie en México.

Finalmente, se exploró la aplicación de la modelación del nicho ecológico a la comprensión de la variación del nicho ecológico a lo largo del tiempo, al analizar la distribución potencial de los linajes del complejo de la cascabel neotropical, considerando dos conjuntos de variables bioclimáticas correspondientes a las condiciones prevalecientes durante el último glacial máximo (ca. 21,000 años) y las condiciones actuales. El trabajo aporta en dos direcciones la primera tiene que ver con la cuestión del conservacionismo de nicho entre los linajes y la segunda, aporta a la problemática referente a la distribución actual del linaje de *Crotalus durissus* en Sudamérica, al brindar una expresión espacial a las hipótesis sobre el origen de las poblaciones sudamericanas a partir de estudios de filogenética molecular, que plantean la posibilidad de la existencia de refugios pleistocénicos que permitieron a la cascabel neotropical invadir las porciones norte y sur de la cuenca amazónica. No creemos que los resultados presentados sean totalmente concluyentes, pero sí que abren nuevas posibilidades de enfoque al problema.

ABSTRACT

This study explored three applications of spatial modeling of ecological niche. At first instance, an analysis of the geographic features of the nesting sites of the lilac-crowned parrot, in an application in which sophisticated algorithms are not used for modeling, but a more traditional methodology, within the environment of information systems geographically, but that allowed us to gain understanding about the preferences of the species' nest. By linking features such as elevation, slope and orientation of sites using a topographic position index, with plant cover the coast of Michoacán, it was possible to establish that the current nesting of the species have changed, moving from the coastal plain with medium forest (now transformed into an environment essentially agricultural and livestock) in the mountainous areas of the coast of Michoacán, where the medium forest occurs only at sites associated mainly to steep slopes and ravines protected. For the conservation of the species, is essential to preserve the medium forest refuges, all areas on steep slopes should be restored to forest condition, to provide habitat for all wildlife, such as the lilac-crowned parrot, preventing soil erosion and promoting alternative economic activities such as recreation and tourism on coastal areas, hilly.

The other aspect that was explored was the application of ecological niche modeling of seasonal movements than the lilac-crowned parrot shows in their reproductive periods and non-reproductive in the state of Michoacán. The spatial expression of the seasonal movements of the species is important for conservation, especially because the potential distribution maps obtained for each period, show significant differences in their surface. The crossing of these maps with the systems of protected areas existing in the state showed no adequate representation of habitats that the species used (tropical deciduous forest, medium forest and a minor extension of pine-oak forests), which to safeguard the continuity of the species in the region, although Michoacán contains a significant proportion of the total range of the species in Mexico.

Finally, we explored the application of modeling the ecological niche to the understanding of the variation in ecological niche over time, to analyze the potential distribution of the lineages of the complex of the rattlesnake neotropical considering two sets of variables bioclimatic for conditions prevailing during the last glacial maximum (ca. 21.000 years) and current conditions. The paper contributes in two directions the first deals with the issue of niche conservatism among lineages and the latter brings to the problems concerning the current distribution of the lineage of *Crotalus durissus* in South America, providing a spatial expression to the hypothesis on the origin of South American populations from studies of molecular phylogenetics, raising the possibility of the existence of Pleistocene refuges that allowed the neotropical rattlesnakes invade lots north and south of the Amazon basin. We do not believe that the presented results are completely inconclusive, but if they open new possibilities of approach to the problem.

INDICE DE FIGURAS

CAPITULO I

Pág.

Figura 1. El estado de Michoacán se sitúa en la región centro-occidente de la República Mexicana y forma parte de la vertiente del Pacífico 18

Figura 2. (a) El diagrama ilustra la manera en que se deben interpretar los valores del IPT obtenidos del procesamiento del modelo digital de elevación del terreno. (b) Combinación del IPT con la pendiente de la ladera para determinar la interpretación de la posición de un sitio en el paisaje 22

Figura 3. Ubicación topográfica de los árboles-nido en el gradiente altitudinal. La línea discontinua, perpendicular al eje de las ordenadas, representa la altitud media ($262 \text{ m s.n.m.} \pm 197$). Cada punto simboliza uno de los 90 árboles-nido activos localizados durante el trabajo de campo 23

Figura 4. Distribución de los árboles-nido en el gradiente de pendiente del terreno. La línea punteada representa el valor promedio de la pendiente ($9 \pm 5.6^\circ$), sobre el eje de las ordenadas. Cada árbol-nido se representa con un punto en el espacio cartesiano 24

Figura 5. Comparación entre las condiciones de humedad del área de estudio para los períodos del último glacial máximo (arriba) y actual (abajo). Las líneas punteadas muestran dos sitios: uno al norte de la amazonía y el otro dentro de la misma. Durante el último glacial máximo las condiciones de humedad eran más secas 25

Figura 6. Posición de los nidos respecto al valor del IPT derivado del modelo digital de elevación. La línea continua perpendicular al eje de las ordenadas, con valor $\text{IPT} = 0$, define las áreas planas de terreno 26

CAPITULO II

Figura 1. Localización del área de estudio y regiones generales de condiciones ecológicas apropiadas para la cotorra corona lila, mostrando los puntos de ocurrencia de la especie en las dos estaciones 40

Figura 2. Mapas de distribución potencial para los escenarios de los modelos de nicho ecológico GARP. (a) Modelo general, (b) modelo de época no-reproductiva y (c) modelo de época reproductiva. Los círculos punteados representan puntos de prueba independientes 46

Figura 3. Diferencias observadas entre los modelos de distribución potencial en el espacio ecológico de algunas de las variables ambientales usadas. (a) Elevación (b) índice de vegetación (IVDN) y (c) orientación de laderas (aspecto) 52

CAPITULO III

Figura 1. Área de estudio. Se muestran las localidades de cada linaje, utilizadas en la modelación del nicho ecológico 63

Figura 2. Mapas de distribución potencial de los linajes del complejo cascabel neotropical para ambos períodos de tiempo. En la parte superior, se encuentran los generados con las localidades del linaje *culminatus*, seguidos por los de *tzabcan*, *simus* y *durissus*, respectivamente 72

Figura 3. Se muestra la distribución de los linajes de acuerdo a la interpretación de Campbell & Lamar (2004). En el fondo se observa (en escala de grises) el mapa de distribución del linaje *tzabcan* para las condiciones ambientales actuales, como ejemplo de coincidencia entre la distribución conocida y la predicha en este trabajo 73

Figura 4. Visualización del nicho ecológico del linaje *C. tzabcan*, en el espacio bidimensional definido por la temperatura media anual y la precipitación media anual. Se observa que en relación al nicho fundamental (círculos grises), el nicho realizado es relativamente estrecho (círculos verdes para la proyección actual y círculos rojos para la proyección al último glacial máximo) 75

Figura 5. Comparación entre las condiciones de humedad del área de estudio para los períodos del último glacial máximo (arriba) y actual (abajo). Las líneas punteadas muestran dos sitios: uno al norte de la amazonía y el otro dentro de la misma. Durante el último glacial máximo las condiciones de humedad eran más secas 79

INDICE DE CUADROS

CAPITULO I

Cuadro 1. Distribución de los sitios de anidación en las clases de pendiente	25
Cuadro 2. Distribución de los 90 sitios de anidación en el paisaje de la región estudiada, de acuerdo a las categorías definidas por la combinación del índice de posición topográfica y la pendiente de las laderas	27

CAPITULO II

Cuadro 1. Distribución potencial del loro corona lila, por tipos de vegetación en tres escenarios de nicho ecológico	47
Cuadro 2. Sobreposición de la distribución potencial de la cotorra corona lila con tres sistemas de protección, para los tres escenarios de modelación	48

CAPITULO III

Cuadro 1. Análisis de probabilidad binomial para los modelos con datos climáticos actuales	70
Cuadro 2. Análisis de probabilidad binomial para los modelos con datos climáticos al último glacial máximo	71
Cuadro 3. Análisis de χ^2 para los modelos con datos climáticos actuales	76
Cuadro 4. Análisis de χ^2 para los modelos con datos al último glacial máximo	76

INTRODUCCION

En la conservación biológica, el paradigma principal se centra en el aprovechamiento y la conservación de la biodiversidad como medio para mejorar la calidad de vida de los seres humanos. El incremento en la pérdida de la biodiversidad hace necesario y urgente, encontrar soluciones por parte de los investigadores y los tomadores de decisiones.

El conocimiento ecológico se encuentra en una etapa realmente crítica debido a los requerimientos de información para la identificación de áreas para la conservación, así como para la evaluación del impacto que los proyectos de desarrollo y el cambio climático tienen sobre la biodiversidad. En muchos casos, la información biológica necesaria para la toma de decisiones es escasa y sesgada, mientras que en otros casos, el volumen de esta es tan grande que su manejo se dificulta (Bojórquez-Tapia, et al. 1994). Sin embargo, el avance tecnológico actual en campos tales como la informática y las comunicaciones, nos ha permitido manejar información proveniente de fuentes diversas. Además, los análisis estadísticos y la modelación matemática, inmersos en un contexto espacial explícito han llevado al desarrollo de sistemas integrados, los sistemas de información geográfica (SIG), que permiten satisfacer la demanda de información relevante y confiable para la planeación ambiental (Fedra, 1993).

Muchos investigadores asociados al estudio de la diversidad tienen una creciente necesidad de entender la distribución de las especies a escalas de trabajo que van desde lo local hasta lo global, así como de comprender el conjunto de parámetros que influyen en esa distribución. La respuesta de las especies a la alteración del paisaje por las actividades humanas, el cambio climático y las estrategias de conservación, son apenas algunas de las principales preocupaciones (Fausch, 2002). Una innovación muy importante es un enfoque robusto dirigido hacia la predicción de la

distribución potencial bajo una diversidad de escenarios de condiciones presentes y futuras. Una de las necesidades primarias, el acceso a la información referente a la ubicación actual de las especies, está siendo abordada mediante el desarrollo de la tecnología de las bases de datos distribuidas, que permiten reunir proveedores de datos en redes cooperativas de información, tales como la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) o la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB). Este tipo de redes proporcionan acceso a millones de especímenes registrados en colecciones científicas de las instituciones participantes, respondiendo en períodos de tiempo que van de los pocos segundos a unos cuantos minutos, a las consultas de los usuarios. Adicionalmente, muchos de estos registros están georeferenciados, de tal manera que estos pueden ser usados en un SIG, permitiendo su análisis en un marco espacial implícito.

La modelación de la distribución geográfica de especies, basada en las condiciones ambientales de los sitios de ocurrencia conocida, constituye una técnica importante en la biología, con implicaciones y aplicaciones en la conservación y planeación de áreas naturales protegidas, ecología, evolución, manejo de especies invasoras, epidemiología y muchos otros campos más (Anderson *et al.*, 2002; Chefaoui *et al.*, 2005; Escalante, 2003; Ganeshaiyah *et al.*, 2003; Holloway *et al.*, 2003; Losos *et al.*, 2003; Swenson, 2005; Thuiller *et al.*, 2005). En ocasiones, se dispone de datos de ausencia y presencia para el desarrollo de los modelos, en cuyo caso es posible la utilización de métodos estadísticos de propósito general (Lehmann *et al.*, 2002; McNally, 2000; Robertson *et al.*, 2004). Sin embargo, a pesar de la existencia de grandes cantidades de datos de presencia, especialmente en las colecciones científicas de museos de historia natural y herbarios, en lo referente a datos de ausencia, lo más común es que rara vez estén disponibles, especialmente para regiones pobremente muestreadas, la mayoría de ellas en zonas tropicales, donde la modelación puede ser potencialmente más importante para la conservación (Graham. *et*

al., 2004; Rowe, 2005). Además, aún y cuando los datos de ausencia estuvieran disponibles, estos pueden ser de valor cuestionable en muchas situaciones (Anderson *et al.*, 2003). Por tanto, las técnicas de modelación que requieren solamente de datos de presencia resultan extremadamente valiosas (Graham *et al.*, 2004).

El interés principal de este trabajo es la aplicación de modelos de requerimiento ambiental de especies a partir de conjuntos de datos de presencia, en combinación con un conjunto de variables ambientales que describan algunos de los factores que probablemente influyen en la aptitud del ambiente para las especies (Hirzel *et al.*, 2002; Peterson, 2003; Phillips *et al.*, 2006).

En este contexto, se ha dado un rápido desarrollo de aplicaciones de los SIG, dentro de la ecología, referentes a la construcción de modelos espacialmente explícitos, en donde se analizan diversos aspectos del nicho ecológico de las especies (Wiens y Graham, 2005). Sabemos que factores bióticos, abióticos y evolutivos interactúan de manera dinámica y con diferentes intensidades, a diferentes escalas, para producir la compleja entidad que denominamos la distribución geográfica de una especie (Soberón y Peterson, 2005).

Actualmente se llevan a cabo numerosos estudios que utilizan modelos de construcción de nicho fundamental como una herramienta innovadora en la búsqueda de respuestas a aspectos evolutivos, ecológicos y de conservación. Entre las aplicaciones encontramos las que tienen que ver con la discusión de los factores que, en combinación con la competencia, influyen en la relación entre distribución y disponibilidad de hábitat adecuado (Pulliam, 2000); propuestas de enfoques multivariados para el estudio de la distribución de especies (Hirzel *et al.*, 2002); predicción de la distribución de aves (Peterson *et al.*, 2002); análisis de exclusión competitiva mediante modelaje de nicho (Anderson *et al.*, 2002); avances de especies invasoras y sus

implicaciones para la conservación (Peterson y Robins, 2003); diferenciación de nicho en aves (Peterson y Holt, 2003); influencia del cambio climático global en los nichos ecológicos y su efecto en la biodiversidad (Martínez-Meyer *et al.*, 2004); evaluación de diferentes conjuntos de datos para generar modelos de nicho ecológico en aves (Parra *et al.*, 2004); evaluación de las características del nicho ecológico y la distribución geográfica como predictores de la sensibilidad de las especies al cambio climático (Thuiller *et al.*, 2005); efecto de la deforestación sobre la distribución de mamíferos endémicos de México (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005); modelación de la distribución potencial y del nicho ecológico de escarabajos para su conservación (Chefaoui *et al.*, 2005); aspectos teóricos referentes a la interpretación de los modelos de nicho ecológico fundamental (Soberón y Peterson, 2005), así como diversas revisiones del conservacionismo del nicho (Wiens y Graham, 2005) y los efectos de la estructura y composición del paisaje en los modelos de selección de hábitat de aves.

En este trabajo se estudiaron fundamentalmente dos grupos de organismos. Por un lado las aves, específicamente *Amazona finschi* (loro corona lila), para la cual se realizaron dos estudios. El primero de ellos tiene que ver con una modelación basada exclusivamente en el uso del SIG para analizar las características geográficas de los sitios de anidación de la especie en la región comprendida por los municipios de Coahuayana y Aquila, de la costa del estado de Michoacán, mismo que permitió determinar, de acuerdo a las características de elevación, pendiente, orientación de la ladera y posición topográfica del sitio de anidación, cuales son las condiciones de los sitios y su importancia en la conservación de la especie.

El otro estudio para el loro corona lila tiene que ver con la aplicación de un algoritmo de modelación de nicho ecológico (GARP) en la costa del Pacífico del estado de Michoacán, para

modelar la distribución potencial de la especie bajo tres escenarios: uno general correspondiente al uso de todas las localidades conocidas de la especie, y los otros dos correspondientes al uso exclusivo de las localidades de las épocas no-reproductiva y reproductiva. Se encontraron diferencias importantes en el área potencial de distribución estimada para cada época, mientras que el modelo general quedó en una posición intermedia. Los resultados parecen indicar la importancia de considerar la estacionalidad en la historia de vida de los organismos en los estudios de modelación de nicho ecológico, pues dicha variación podría estar asociada un uso diferencial de los recursos en cada época. Adicionalmente, se realizó un análisis GAP con los escenarios y se encontró que muy poca del área potencial modelada en cada escenario se encuentra dentro del sistema de áreas naturales protegidas de Michoacán.

El segundo grupo de organismos estudiado en este trabajo son las serpientes de cascabel neotropical (complejo *Crotalus durissus*), que siendo un grupo originado en México, tiene representantes en Sudamérica, los cuales migraron a través del Istmo de Panamá y sólo se encuentran en formaciones vegetales estacionales secas, nunca en la selva alta perennifolia. El estudio se basa en la modelación del nicho ecológico de los linajes del complejo usando un conjunto de variables climáticas actuales y un algoritmo genético, proyectando las reglas obtenidas sobre un conjunto de variables paleo-climáticas correspondientes al último glacial máximo (ca. 21,000 años). Dada la distribución del complejo en Sudamérica, al norte de la cuenca amazónica y al norte de Argentina, pero no en la Amazonía, es de importancia analizar las condiciones ambientales durante el paleozoico, en la búsqueda de posibles respuestas a la distribución conocida y a la evolución del grupo, de acuerdo a recientes estudios filogeográficos (Wüster *et al.*, 2002; Wüster *et al.*, 2005; Quijada-Mascareñas y Wüster, 2006)

MARCO TEORICO GENERAL

La cuestión de que las especies sólo se encuentran dentro de ciertos rangos de condiciones ambientales, ha estimulado uno de los campos más fructíferos en la ecología: la teoría del nicho ecológico (Chase y Leibold, 2003; Leibold y Geddes, 2005; Vázquez, 2005). El concepto de nicho ecológico basado en requerimientos (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957), está definido como una función que relaciona la aptitud de un individuo a su ambiente. En años recientes, ha habido un desarrollo creciente de metodologías de modelación de la aptitud del hábitat, las cuales buscan predecir la probabilidad de presencia de una especie en base a un conjunto de variables ambientales (Guisan y Zimmermann, 2000). Tal tipo de modelos son en realidad una aplicación práctica del concepto de nicho ecológico.

El concepto de nicho tiene una posición cardinal en la teoría ecológica: una buena parte de las ideas de la Ecología lo involucran, explícita o implícitamente. Tanto es así, que ha sido específicamente propuesto que la teoría del nicho parece tener potencial para convertirse en una teoría general y unificadora de la Ecología (Milesi y De Casenave, 2005).

El término “nicho” ha sido usado de manera confusa para abarcar dos conceptos distintos (Vandermeer, 1972). Por un lado, los requerimientos ambientales necesarios para que una especie subsista sin que haya inmigración (Grinnell, 1917) y por otro lado, la relación con las otras especies (Elton, 1927). Sin embargo, en esta tesis, esencialmente seguimos el concepto de nicho “Grinnelliano”. En ausencia de inmigración, una especie sólo puede subsistir si la combinación local de variables permite un crecimiento positivo de la población. Tales variables son las dimensiones del espacio ambiental. El nicho ecológico, es entonces el volumen en el espacio ambiental que permite el crecimiento positivo (Hutchinson, 1957). La tasa de crecimiento de la

población decrece, partiendo del óptimo, hacia los bordes, lo cual define la forma del nicho. Más allá de los límites, la tasa de crecimiento es negativa.

La presencia de una especie en un cierto lugar obedece a tres restricciones (Soberón y Peterson, 2005; Soberón, 2007): (1) el ambiente permite el crecimiento de la población (nicho Grinnelliano), (2) la interacción con otras especies locales (competencia, predadores, mutualismo, etc.), permiten que la especie persista (nicho “Eltoniano”) y (3) el espacio geográfico es accesible para la especie, dadas sus habilidades de dispersión. Estas restricciones determinan la distribución geográfica de las especies. Entonces, es posible reconstruir, al menos teóricamente, el nicho Grinnelliano para una especie, a partir de la medición de las variables ambientales en los lugares en que esta se encuentra presente. Tal reconstrucción y las predicciones espaciales derivadas de ellas, son precisamente el objetivo de la modelación del nicho ecológico en este trabajo. Prácticamente, la fuerza de la relación entre nicho y distribución, descansa en la ecología de las especies, las restricciones locales y los aspectos históricos (Pulliam, 2000).

En años recientes, se han desarrollado técnicas matemáticas para tratar de estimar la extensión geográfica del nicho fundamental (Nf) de las especies o subconjuntos de este. Esencialmente, el Nf se ha estimado por medición directa de las respuestas individuales a diversos parámetros físicos, tales como temperatura o humedad, buscando valores de aptitud en las diferentes combinaciones de estos, para posteriormente, con la ayuda de un SIG, encontrar aquellas regiones geográficas que reúnen esas mismas combinaciones (Guizan y Zimmermann, 2000). Por otro lado, la construcción de los nichos se puede realizar también a partir del uso de localidades de presencia, en combinación con conjuntos de datos que representan las dimensiones ecológicas

del nicho (en forma de coberturas adecuadas para su uso en un SIG). La premisa básica es encontrar todas las combinaciones posibles asociadas a las localidades de presencia de las especies, las cuales posteriormente se proyectan en el espacio geográfico, buscando encontrar regiones apropiadas para su supervivencia. Este procedimiento ha sido desarrollado mediante el uso de diversos algoritmos, entre los que se incluyen reglas de rango (Nix, 1986), FloraMap (Jones y Gladkov, 1999), regresión múltiple y otros modelos lineales generalizados (Guisan y Zimmermann, 2000), Biomapper (Hirzel *et al.*, 2002), redes neuronales (Pearson *et al.*, 2002) y algoritmos genéticos (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999). Cada uno de los métodos anteriores tiene en común la extrapolación a partir de la asociación entre puntos de ocurrencia y conjuntos de datos ambientales, para la ubicación de áreas de presencia predicha de las especies sobre un mapa, las cuales se esperaría que tuvieran condiciones ecológicas similares a las de las localidades conocidas de las especies. Sin embargo, algo que es importante considerar es que, sin importar que nombre se asigne a dichas áreas (nicho fundamental, mapa de distribución potencial, etc.), en términos de los algoritmos usados, estas sólo representan sitios que se asemejan, en el marco de las variables usadas, a aquellos sitios en donde la especie ha sido observada. En todos los algoritmos mencionados, el conocimiento experto es usado *a posteriori*, para corrección y ajuste de los modelos obtenidos (Peterson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2006).

Las actuales metodologías de modelación del nicho ecológico, han contribuido en gran medida a la conservación y manejo de la especie, permitiendo a los ecólogos delinear los requerimientos ecológicos de estas y sus factores limitantes; entender la biogeografía y las barreras de dispersión; identificar poblaciones desconocidas y nuevas especies; identificar sitios para reintroducción; diseñar planes de conservación, así como sistemas de áreas naturales y, finalmente, anticipar invasiones de especies y predecir los efectos del cambio climático.

JUSTIFICACION

En las últimas décadas ha ido creciendo la preocupación acerca de la importancia de la diversidad biológica, así como el manejo y conservación de la misma. Esto ha llevado a una creciente necesidad de entender la distribución de las especies a escalas de trabajo que van desde lo local hasta lo global, así como de comprender el conjunto de parámetros que influyen en esa distribución. En este contexto, una de las aplicaciones de los sistemas de información geográfica, que actualmente ha sufrido un rápido desarrollo dentro de la ecología, es la referente a la construcción de modelos de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de especies, entendidos como herramientas que permitan comprender la respuesta de estas a la alteración del paisaje por las actividades humanas y al discernimiento de los efectos que fenómenos como el cambio climático tiene para su permanencia, con la finalidad de desarrollar estrategias de conservación de las especies.

OBJETIVO GENERAL

Modelar, en un contexto espacial implícito, el nicho ecológico de especies con diferentes historias de vida.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Crear bases de datos geográficas de localidades de presencia de las especies, en base a registros trabajo de campo, colecciones científicas y publicaciones.
2. Identificar las variables ambientales que determinan el nicho ecológico de las especies, así como integrarlas en capas de información en su respectiva base de datos geográfica.
3. Generar propuestas para la conservación de las especies estudiadas.

CAPITULO I

**CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS DE LA UBICACIÓN DE NIDOS DEL LORO
CORONA LILA (*AMAZONA FINSCHI*) EN LA COSTA DEL PACÍFICO EN
MICHOACÁN, MÉXICO**

Juan Manuel Ortega-Rodríguez¹ & Tiberio C. Monterrubio-Rico²

¹Laboratorio de Percepción Remota y Sistemas de Información Geográfica,
Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,
Edificio A, Ciudad Universitaria, Morelia 58194, Michoacán, México.

e-mail: jmor59@yahoo.com.mx

²Laboratorio de Manejo de Fauna Silvestre, Facultad de Biología,
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,
Edificio B-4, Ciudad Universitaria, Morelia 58194, Michoacán, México

e-mail: tmonter2002@yahoo.com.mx

ARTICULO PUBLICADO

Ornitología Neotropical 19: 427–439, 2008

Abstract. – **Geographic characteristics of the Lilac-crowned Parrot (*Amazona finschi*) nest sites on coastal Michoacán, México.** – We analyzed the geographic characteristics of 90 Lilac-crowned parrots (*Amazona finschi*) nest sites on a topographically complex tropical landscape on the Coahuayana and Aquila municipalities, coastal Michoacan. We evaluated four variables (elevation, slope in degrees, slope orientation, and the topographic position index), using digital elevation models and the geographic information system (GIS) capabilities. Nest sites were located preponderantly on rugged mountainous terrain on steep slopes at 262 m a.s.l \pm 197 (SD), with slope gradient of 22°, on a SW orientation. The results revealed that the species nests on relatively inaccessible areas, where the large stands of tropical semideciduous forests remain. All the topographically accessible areas, such as plains or rolling hills, are now covered by extensive cattle ranching or agriculture. For the long term preservation of the species, it is essential to protect the remaining stands of tropical forest stands on areas where the slope is greater than 6°, ideally all areas on steep slopes should be restored to forest, in order to provide habitat for all native wildlife, as the endemic Lilac-crowned parrot, avoid soil erosion and promote alternative economic activities on the rugged coastal areas such as recreation and tourism.

Resumen. – Se analizaron las características geográficas de 90 sitios de anidación del Loro corona lila (*Amazona finschi*), sobre un paisaje tropical topográficamente complejo en los municipios de Coahuayana y Aquila, en la costa de Michoacán. Evaluamos cuatro variables (elevación, pendiente en grados, orientación de la pendiente y un índice de posición topográfica), usando modelos digitales de elevación y las capacidades de un sistema de información geográfica (SIG). Los sitios de anidación fueron localizados preponderantemente sobre terreno montañoso, en pendientes escarpadas a 262 m s.n.m. \pm 197 (DE), con un gradiente de pendiente de 22°, con orientación SW. Los resultados revelan que la especie anida sobre áreas relativamente

inaccesibles, donde aún se conservan los mayores fragmentos de selva mediana subcaducifolia. Todas las áreas topográficamente accesibles, tales como planicies o colinas, se encuentran actualmente cubiertas por ganadería extensiva o agricultura. Para la preservación a largo plazo de la especie, es esencial proteger los remanentes de bosques tropicales en aquellas áreas donde la pendiente es mayor a 6°; idealmente, todas las áreas sobre laderas escarpadas deben ser restauradas a su condición forestal, a fin de proporcionar hábitat para toda la vida silvestre, como es el caso del Loro corona lila, evitando la erosión del suelo y promoviendo actividades económicas alternativas, tales como la recreación y el turismo, sobre áreas costeras accidentadas.

Key words: *Amazona finschi*, Lilac-crowned Parrot, nest sites, topographic position index, Pacific coast, Michoacán, México.

INTRODUCCIÓN

El Loro corona lila (*Amazona finschi*) es una de las tres especies del género *Amazona* endémicas de México, pero es la única con distribución limitada a la vertiente del Pacífico (Ridgely 1981, Forshaw 1989, Russell & Monson 1998). La distribución conocida abarca desde el suroeste de Sonora en el norte de México, hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca al sur. Habita una amplia variedad de tipos de vegetación que se distribuyen desde el nivel del mar hasta bosques templados de pino-encino a los 2200 m s.n.m. (Howell & Webb 1995, Lammertink *et al.* 1996, Stotz *et al.* 1996, Russell & Monson 1998). Sin embargo, se estima que las condiciones para la reproducción y las mayores abundancias de la especie se encuentran asociadas a los bosques tropical sub-deciduo o selva mediana, y al bosque tropical seco o selva baja caducifolia (Ridgely 1981, Forshaw 1989, Renton & Salinas-Melgoza 1999), tipos de vegetación fuertemente

asociados y que ocurren en un intervalo altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 1000 m en la región del Pacífico de Michoacán (Madrigal 1997).

Actualmente, la especie ha desaparecido en muchas áreas de su distribución histórica, debido a la elevada tasa de deforestación y a la fuerte presión del tráfico ilegal para el mercado de mascotas (INE-UNAM 2002, Renton & Iñigo-Elías 2003). De acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002), que es el instrumento legal mediante el cual se identifica las especies o poblaciones de flora y fauna silvestres en riesgo en la República Mexicana, la especie se encuentra listada como amenazada, sin embargo su estado de conservación se ha evaluado y se espera que pronto sea listada como en peligro de extinción (Renton & Iñigo-Elías 2003). A nivel internacional aparece en el libro rojo de la UICN como cercana al estatus de amenazada o “near threatened” (BirdLife International 2006). Además, durante la conferencia de las partes de CITES 2004 en Bangkok, Tailandia, la especie fue transferida del apéndice II al apéndice I de CITES, para contribuir a su conservación mediante el monitoreo riguroso de su comercio internacional (CITES 2004).

La información que se conoce referente a las condiciones y características de los sitios y del hábitat de anidación del Loro corona lila, señalan que los bosques tropicales deciduos son los que presentan las condiciones adecuadas para su anidación (Renton & Salinas-Melgoza 1999, Renton & Iñigo-Elías 2003). El conocimiento actual sobre las características de los sitios de anidación de la especie proviene de estudios realizados en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, (Renton & Salinas-Melgoza 1999, Renton 2001), en la costa de Jalisco, México. La especie en esta reserva se encuentra bajo condiciones óptimas de conservación, ya que Chamela-Cuixmala es una de las pocas áreas protegidas del Pacífico que presenta adecuada vigilancia y condiciones

de manejo. Sin embargo, a lo largo de su distribución global, la especie carece de suficientes áreas protegidas y de condiciones adecuadas de manejo y protección. Por el contrario, las tierras bajas tropicales de la vertiente del Pacífico mexicano, que corresponden a la mayor parte del área de distribución de la especie, presentan una de las tasas más altas de deforestación en el país (Trejo & Dirzo 2000, Mas Caussel *et al.* 2005). Una gran proporción de las planicies costeras del Pacífico se encuentran actualmente cubiertas de pastizales para la ganadería extensiva, plantaciones de frutales, platanares y cítricos, así como agricultura y desarrollos turísticos de alta densidad (INE–UNAM 2002). Los fragmentos remanentes de selvas medianas en el Pacífico central de México (costas de los estados de Michoacán y Guerrero), se desarrollan en un terreno de fisiografía compleja con pendientes muy inclinadas, a lo largo de cañones inaccesibles, tallados por los ríos que drenan de la Sierra Madre del Sur hacia el océano Pacífico, es decir, las áreas más inaccesibles para el desarrollo de actividades agropecuarias. Sin embargo, la ganadería extensiva que anteriormente se limitaba a planicies y colinas de pendientes suaves, se ha intensificado y expandido desde el año 2002 a pendientes muy inclinadas en municipios de la costa michoacana, tales como Coahuayana y Aquila.

Debido a la situación de alta vulnerabilidad que presenta la especie a lo largo de su área de distribución, su supervivencia no depende únicamente de la protección de algunas poblaciones en el interior de áreas protegidas aisladas, sino del manejo adecuado del hábitat fuera de las áreas protegidas. Por otra parte, se ha identificado a costa de Michoacán como una de las regiones prioritarias para conservar a la especie, por ser de los sitios con las mayores abundancias en el Pacífico (Renton & Iñigo–Elías 2003).

Aunque existe información sobre las preferencias de la especie en lo referente a los árboles nido y al hábitat para anidar, es necesario conocer las condiciones físicas y geográficas actuales de sus localidades en la costa michoacana. Debido a que el cambio de uso de suelo en esta región está influido por las características topográficas, y ante la imposibilidad de proteger a la especie en la planicie costera (que en el caso de Michoacán ha sido transformada completamente), es necesario hacer recomendaciones sobre las condiciones topográficas de terreno en las que no debe permitirse el cambio de uso de suelo, especialmente ante el aumento creciente de la ganadería extensiva sobre laderas con pendientes inclinadas, así como a la implementación de políticas públicas orientadas al desarrollo de la región (Gobierno del Estado de Michoacán 2003), que pudieran influir en un mayor deterioro del hábitat disponible para la especie.

Ante esta situación, nuestro objetivo general consistió en analizar la ubicación de los árboles nido del Loro corona lila en el paisaje tropical de la costa michoacana, en base a características geográficas tales como: elevación, pendiente, orientación de la pendiente (aspecto), así como un índice de posición topográfica.

MÉTODOS

La región de estudio incluyó los municipios de Coahuayana y Aquila, en el Pacífico central en la costa de Michoacán (Fig. 1). La región se caracteriza por la presencia en la porción noroeste de una planicie costera relativamente pequeña, con un ancho promedio de 3 km. En el resto de la región, la topografía es accidentada, con lomeríos que van desde someros a empinados, con alturas de hasta 250 m, y cadenas montañosas abruptas que se levantan desde el nivel del mar hasta los 800 m, correspondiendo mayormente al Municipio de Aquila. A lo largo de la costa,

fluyen 53 ríos que forman cañones y cañadas a lo largo de los cuales se desarrollan bosques tropicales riparios (Madrigal 1997, Antaramián–Harutunian & Correa–Pérez 2003).

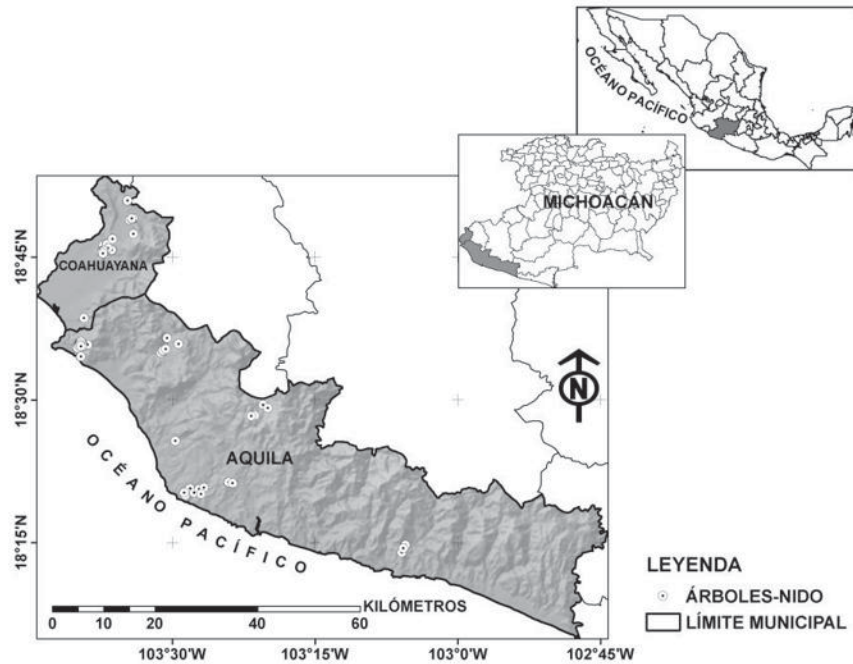


Figura 1. El estado de Michoacán se sitúa en la región centro-occidente de la República Mexicana y forma parte de la vertiente del Pacífico. El área de estudio se encuentra en la región costera del estado y se conforma de los municipios de Coahuayana, el cual tiene una superficie de 371 km², y el de Aquila con una superficie de 2336 km². Los círculos blancos representan cada árbol de anidación. En algunas localidades por la cercanía de los árboles y la escala del mapa, estos se observan sobrepuestos.

La vegetación predominante de la costa de Michoacán es la selva baja caducifolia, también conocida como bosque tropical caducifolio. Esta es una comunidad densa cuya altura oscila entre los 5 y los 15 m, con las copas de los árboles formando un techo de altura uniforme, aunque puede haber un piso adicional de eminencias aisladas. El diámetro de los troncos generalmente no sobrepasa los 50 cm. La característica más importante de esta formación es la pérdida de las hojas durante un período de 5 a 8 meses. Entre sus árboles mas comunes destacan *Amphyterigium adstringens* (cuachalalate), *Ceiba parviflora* (pochote), *Cyrtocarpa procera* (chupandía),

Lysiloma divaricata y *L. acapulcensis*, (tepehuaje), *Pseudobombax ellipticum* (clavelina), *Cordia eleagnoides* (cueramo o xolocoahuatl) y *Bursera* spp. (copal y papelillo). Esta vegetación predomina en lomeríos y pendientes de sierras con laderas expuestas, o en terrenos planos con poca humedad, desde el nivel del mar hasta altitudes cercanas a 2000 m (Madrigal 1997). En Coahuayana, esta comunidad ocupa una superficie de 35 km², que equivale el 9% de la superficie municipal, mientras que en Aquila, abarca aproximadamente 326 km², que corresponde al 14% del municipio. El otro tipo de vegetación presente en el área es la selva mediana sub-caducifolia o bosque tropical subcaducifolio. Es una comunidad densa y cerrada, cuya fisonomía en época de lluvia se asemeja a la del bosque tropical perennifolio. La altura oscila entre 15 y 40 m con troncos por lo común de diámetros menores a un metro. En la costa de Michoacán, los árboles característicos son: *Brosimum alicastrum* (uje), *Bursera simaruba* (palo mulato), *Enterolobium cyclocarpum* (parota), *Bumelia persimilis* (chicle), *Calophyllum brasiliense* (palo maría), *Cedrela odorata* (cedro rojo), *Cordia allidora* (cueramo), *Dalbergia granadillo* (granadillo), *Hura polyandra* (habillo), *Licania arborea* (cuirindo), *Sapindus saponaria* (amole), *Sideroxylon capiri* (capiri), *Thouinidium decandrum* (charapo) y varias especies de *Ficus* spp. (amates). Este tipo de vegetación se localiza en forma de manchones discontinuos, en áreas cercanas al litoral, en cañones y en cañadas, así como a lo largo de ríos y sobre laderas protegidas (Madrigal 1997). En Coahuayana esta comunidad ocupa el 20% del territorio municipal (73 km²), mientras que en Aquila el 15% (345 km²).

Con la finalidad de evaluar las características de los sitios de anidación del Loro corona lila en la región, se seleccionaron localidades dentro de los dos municipios para monitorear a la especie y entrevistar a los habitantes durante el período 2001–2005. Los criterios para la selección de las

localidades fueron la presencia del hábitat de la especie (selvas bajas y medianas), accesibilidad y seguridad.

Los árboles nido fueron encontrados mediante búsqueda intensiva de enero a abril de cada año, considerando que la época de reproducción de la especie se extiende de febrero a junio. La mayoría de los nidos en cada localidad se encontraron en febrero, algunos otros árboles nido fueron incorporados al estudio posteriormente (marzo o abril), debido a que correspondían a árboles nido que se encontraban bajo vigilancia de habitantes locales para una posible extracción de polluelos. La mayoría de nuestros ayudantes locales eran antiguos capturadores de loros, quienes proporcionaron servicio de guía y apoyo logístico invaluable en áreas peligrosas por la intensa actividad de narcotráfico en el medio rural. Los nidos se encontraron siguiendo la pareja en vuelo desde puntos elevados, observándose primero el grupo de árboles y posteriormente buscando en cada árbol las cavidades. Se consideraban nidos activos si se escuchaban u observaban polluelos, cuando los adultos ingresaban a la cavidad por lo menos durante dos días consecutivos o si estos mostraban conducta de alimentación (Renton & Salinas–Melgoza 1999). De cada árbol nido se documentó la especie, altitud sobre el nivel del mar y las coordenadas geográficas, obtenidas mediante un posicionador satelital (receptor GPS), con un nivel de precisión de 5 m.

Los sitios de ubicación de los árboles nido fueron analizados mediante un sistema de información geográfica (SIG). El insumo principal fue un modelo digital de elevación (MDE) a escala 1:50,000 y con resolución de un segundo de arco (≈ 30 m), obtenido del Continuo de Elevaciones Mexicano (CEM: <http://mapserver.inegi.gob.mx/DescargaMDEWeb/?c=619>, descargados el 15 de marzo del 2007). A partir de este se obtuvieron las variables físicas ambientales de altitud en

metros sobre el nivel del mar, pendiente del terreno (en grados) y aspecto, además de un índice de posición topográfica (IPT). Este consiste en la diferencia entre la elevación de una celda y la elevación promedio de las celdas más cercanas (Guisan *et al.* 1999, Jones *et al.* 2000). Los valores positivos indican que la celda está situada en una posición altitudinal superior a la de las celdas que la rodean, mientras que valores negativos indicarán que esta se encuentra en una posición altitudinal inferior (Fig. 2a). La combinación de IPT y la pendiente del sitio en que se encuentra el árbol de anidación nos permitió situarlos en el contexto general del paisaje (Fig. 2b). Mediante una sencilla regla de decisión se definieron cuatro categorías de posición de los nidos a lo largo de la pendiente, las cuales se determinaron como sigue: a) “Fondo de cañada” ($IPT \leq -5$, $Pendiente \leq 3^\circ$), b) “Laderas suaves” ($-5 < IPT \leq 5$, $3^\circ \geq Pendiente \leq 6^\circ$), c) “Laderas escarpadas” ($-10 < IPT \leq 10$, $Pendiente \geq 6^\circ$ y $Pendiente \geq 12$, y d) “Superficie cumbral” ($IPT \geq 10$). El proceso para obtener el IPT y su posterior clasificación, se efectuó mediante la extensión para ArcView 3.x (tpi_jen.avx) desarrollada por Jenness 2006. El aspecto se analizó estadísticamente mediante la prueba de Rayleigh (Z) para datos circulares, a fin de determinar la significación estadística del patrón observado (Davies 1986). Para probar si la ubicación observada de los árboles nido muestra una distribución no atribuible al azar, las variables de pendiente e IPT se analizaron estadísticamente mediante una prueba de χ^2 (Clark & Hosking 1986). Los datos estadísticos descriptivos se presentan con valores promedio, intervalo y desviación estándar (DE).

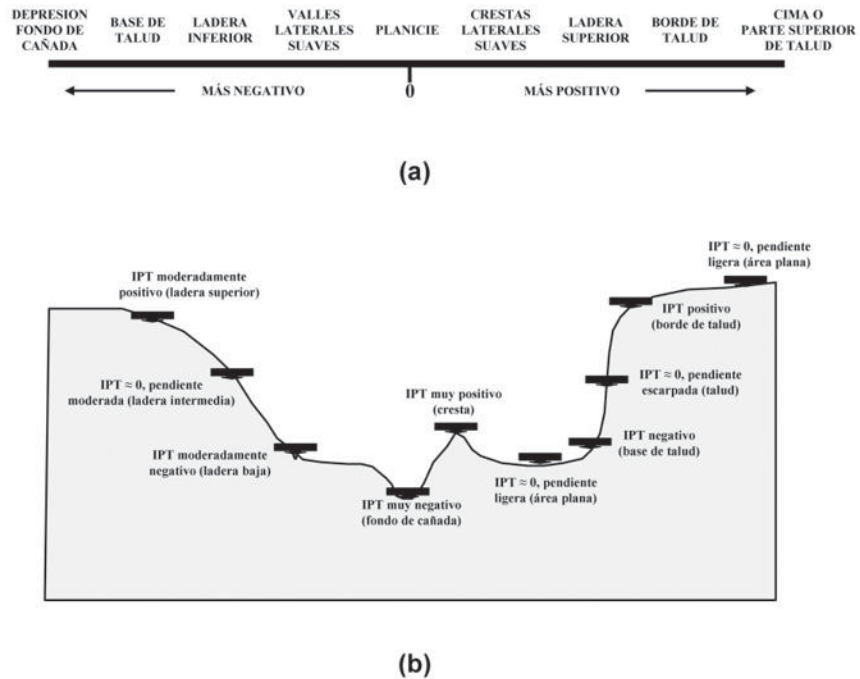


Figura 2. (a) El diagrama ilustra la manera en que se deben interpretar los valores del IPT obtenidos del procesamiento del modelo digital de elevación del terreno. (b) Combinación del IPT con la pendiente de la ladera para determinar la interpretación de la posición de un sitio en el paisaje.

RESULTADOS

Se localizaron 90 árboles nido activos en la región estudiada: 35 en el municipio de Coahuayana y 55 en el de Aquila (Fig. 1). Con respecto a las especies de los árboles nido, 39 se encontraron en *Astronium graveolens* (“culebro”), 17 en *Brosimum allicastrum* (“mojo o uje”), 10 en *Enterolobium cyclocarpum* (“parota”), 4 en *Celaenodendron mexicanum* (“guayabillo”) y 4 en *Cordia* sp. (posiblemente *C. allidora*, “cueramo o Xolocoahuil”). Los nidos restantes incluyen cuatro árboles muertos desconocidos, tres en *Caesalpinia* sp. (posiblemente *C. eryostachis*, “iguanero”), dos nidos en *Cedrela mexicana* (“cedro”), *Tabebuia rosea* (“rosamorada”), y “palma de cayaco” *Orbignya guacoyule* respectivamente. Por ultimo se encontró un nido en cada una de

las siguientes especies: *Roseodendron donnell-smithii* (“primavera”), *Astianthus viminalis* (“ahuejote”), y en *Lysiloma* sp. (“Tepemezquite”).

Los nidos se localizaron en el intervalo altitudinal de los 57 a los 929 m s.n.m., con una elevación promedio de 262 ± 197.2 m s.n.m. Sin embargo, la mayoría de los nidos (61%) se encontró por debajo de la elevación promedio y solo el 10% de ellos (N = 9), se encontraron en elevaciones que van de los 600 a los 929 m s.n.m. (Fig. 3).

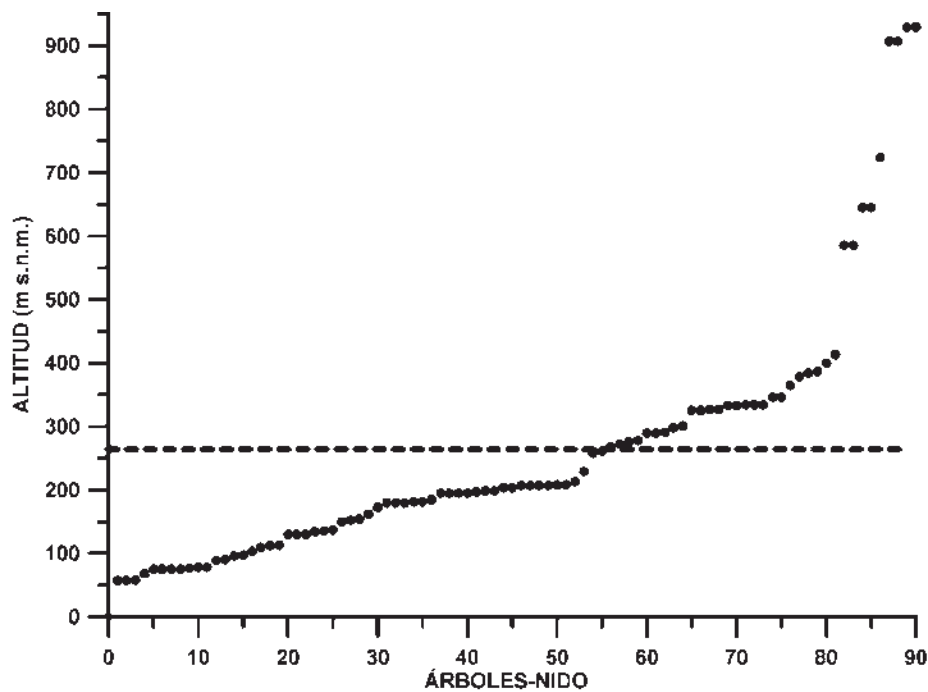


Figura 3. Ubicación topográfica de los árboles-nido en el gradiente altitudinal. La línea discontinua, perpendicular al eje de las ordenadas, representa la altitud media ($262 \text{ m s.n.m.} \pm 197$). Cada punto simboliza uno de los 90 árboles-nido activos localizados durante el trabajo de campo.

En lo referente a la inclinación del terreno, los nidos se encontraron en posiciones que van desde sitios planos, hasta localidades con pendientes consideradas como muy inclinadas. El intervalo de los valores de inclinación en que se encontraron los nidos va desde 0° hasta los 22° ,

presentándose una pendiente promedio de $9 \pm 5.6^\circ$. El análisis mostró que el 32% de los sitios de anidación se presentan en pendientes que van de planas (0° a 3°), a ligeras ($\geq 3^\circ$ a 6°), mientras que el 68% restante se localizaron sobre terrenos con inclinaciones que van de moderadas (6° a 12°), hasta escarpadas ($\geq 12^\circ$ a 22°) (Cuadro 1, Fig. 4). La conclusión anterior fue respaldada por el análisis estadístico ($\chi^2 = 14.6$, $gl = 1$, $P < 0.001$), que indica que las diferencias entre las clases de pendiente no son fortuitas.

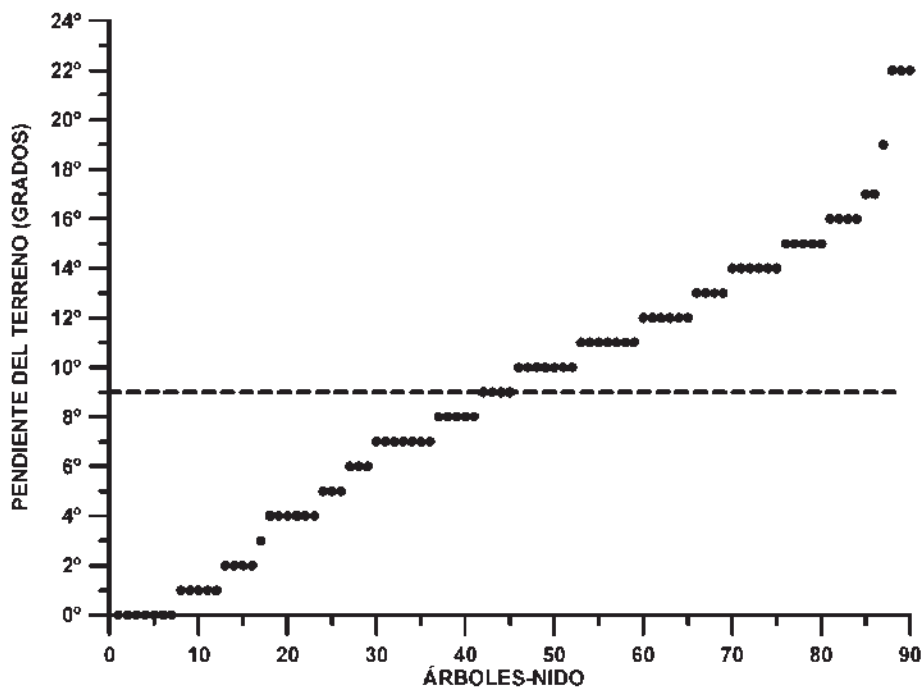


Figura. 4. Distribución de los árboles-nido en el gradiente de pendiente del terreno. La línea punteada representa el valor promedio de la pendiente ($9 \pm 5.6^\circ$), sobre el eje de las ordenadas. Cada árbol-nido se representa con un punto en el espacio cartesiano.

Cuadro 1. Distribución de los sitios de anidación en las clases de pendiente.

Categoría de inclinación	Escala en grados de inclinación	No. de nidos	Porcentaje
Plano	($\leq 3^\circ$)	16	17.7
Pendiente ligera	($\geq 3^\circ$ y $\leq 6^\circ$)	13	14.4
Pendiente moderada	($\geq 6^\circ$ y $\leq 12^\circ$)	36	40.0
Pendiente inclinada	($\geq 12^\circ$ y $\leq 22^\circ$)	25	27.7

Para la orientación de las laderas donde crecen los árboles de anidación, se observó un vector medio $\mu = 244.5^\circ \pm 96^\circ$, que corresponde a una orientación preferente hacia el cuadrante W-S-W (Fig. 5), con un parámetro de concentración $k = 0.509$ que revela una tendencia direccional en la ubicación de los árboles. La prueba de Rayleigh arrojó un valor de $Z = 5.47$ ($P = 0.004$), que nos indica que la distribución de los árboles nido se aleja de la homogeneidad, confirmando la preferencia en la orientación.

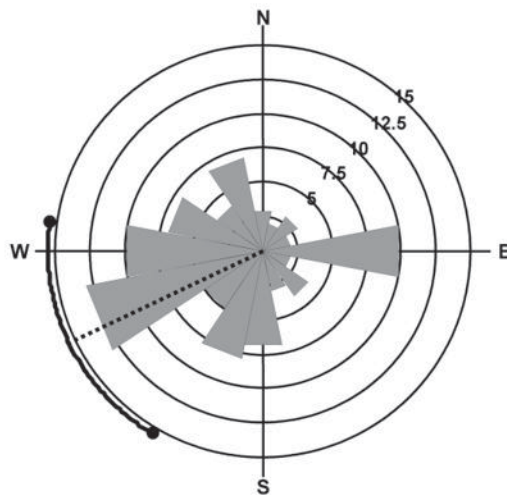


FIG. 5. Distribución de los valores de orientación de la ladera, obtenidos para los 90 árboles-nido. Se agrupan en 16 clases, con un ancho de clase de 22.5 grados. El vector medio ($\mu = 244.5 \pm 96^\circ$) es la línea punteada que parte del centro del diagrama hacia la periferia. La línea continua perpendicular al vector medio, representa el intervalo de confianza de 95%. La escala de valores representa la frecuencia nidos por clase. Se aprecia la tendencia de los valores a concentrarse en el cuadrante W-S-W ($k = 0.509$), con $Z = 5.47$ ($P = 0.004$), indicando que la distribución de los valores no es homogénea.

Se obtuvieron valores de IPT, en el intervalo de -77 hasta $+79$ (Fig. 6). Estos fueron reclasificados usando los criterios expresados en la metodología, obteniéndose así una perspectiva de la posición de los sitios de anidación en el marco general del paisaje del área de estudio. En este contexto, se visualiza una mayor tendencia de anidación de la especie en árboles ubicados en sitios sobre laderas escarpadas o pendientes muy inclinadas (59%), que en laderas con pendientes suaves (14%). Hacia la cima de las montañas se presenta una proporción de 21% de los nidos y solo un 5% en el fondo de cañadas (Cuadro 2). El análisis estadístico mostró ser altamente significativo ($\chi^2 = 59.9$, $gl = 1$, $P < 0.001$).

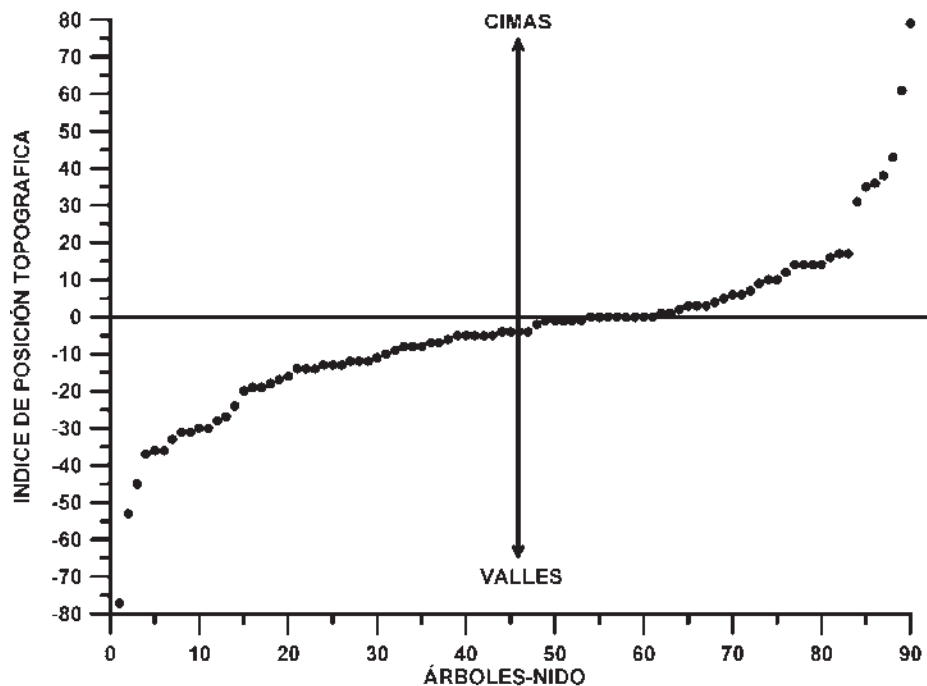


Figura 6. Posición de los nidos respecto al valor del IPT derivado del modelo digital de elevación. La línea continua perpendicular al eje de las ordenadas, con valor IPT = 0, define las áreas planas de terreno. La línea perpendicular a la anterior, terminada en flechas, sugiere el cambio en la posición de los árboles-nido: valores fuertemente positivos indican la ubicación de un árbol hacia la cima de las montañas, mientras que valores fuertemente negativos se asocian a sitios ubicados en el fondo de cañadas o valles. Es importante señalar que los valores de IPT son fuertemente dependientes de la escala usada en el análisis.

Cuadro 2. Distribución de los 90 sitios de anidación en el paisaje de la región estudiada, de acuerdo a las categorías definidas por la combinación del índice de posición topográfica y la pendiente de las laderas.

No. de nidos	Porcentaje	Clase en el índice	Topoforma
5	5.6	Fondo de cañada- planicie	Pie de monte
13	14.4	Pendiente suave	Ladera suave
53	58.9	Pendiente escarpada	Ladera escarpada
19	21.1	Superficie cumbral	Cumbral

DISCUSION

Los resultados obtenidos en este análisis complementan y expanden el conocimiento sobre las condiciones en las que el Loro corona lila anida. En el estudio de Renton & Salinas Melgoza (1999), se reporta anidación de la especie en la Reserva de Chamela, en árboles de las mayores dimensiones de la localidad, característicos de selva mediana, como *Celaenodendron mexicanum* y *Astronium graveolens*, (Pennington & Sarhukan 2005), los cuales son elementos característicos de vegetación riparia y de planicies húmedas o sitios microclimáticamente más húmedos, mientras que la vegetación dominante en los lomeríos es la selva baja caducifolia, ejemplificándose en ese estudio la importancia de las condiciones topográficas específicas en la presencia de los árboles nido. Con respecto a la elevación, se reportó a la especie anidando a baja elevación en la reserva, a partir de los 25 m s.n.m.

En contraste, este estudio resalta que, en la costa michoacana ya no es posible encontrar fragmentos de selva mediana subcaducifolia o subperenifolia de extensión mayor a una hectárea en condiciones de planicie costera. De los dos municipios incluidos en este estudio, solo el de

Coahuayana (39% de los nidos), presenta una planicie costera de alrededor de 75 km², la cual alguna vez estuvo cubierta en su totalidad de selva mediana subcaducifolia o subperenifolia, pero que actualmente presenta sistemas agropecuarios y cultivos extensivos de plátanos y cítricos. Residentes locales (mayores de 50 años) reportan que la especie anidaba históricamente a baja elevación y en condiciones de planicie costera, antes del cambio de uso de suelo.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran una mayor tendencia de anidación de la especie en árboles ubicados en sitios con laderas escarpadas (59%) y en cimas de montañas (21%), mientras que en laderas de pendientes suaves encontramos solo el 14% de los nidos. Esto determina una predominancia a la ubicación de los nidos en sitios de difícil acceso, lo que consideramos los protege de las tendencias de cambio de uso de suelo. Tales sitios se corresponden con áreas donde aún se conservan manchones intactos de selva mediana. Es claro que el cambio de uso del suelo en la región, especialmente hacia la agricultura y la ganadería extensiva, ha transformado la distribución de los bosques tropicales, lo que ha influido en los sitios donde se ubican los nidos del Loro corona lila.

Es difícil determinar si ha existido un cambio en la conducta de anidación de la especie, ya que no se cuenta con registros de anidación antes de la transformación de las planicies costeras, sin embargo, en otros estudios desarrollados en la planicie costera del Golfo de México (Enkerlin-Hoeflich 1995), se documenta la anidación de tres especies de loros del género *Amazona* en zonas planas de ganadería y con severa deforestación. El caso del Loro corona lila parece ser diferente, ya que durante seis años de trabajo de campo casi no se han localizado nidos rodeados de pastizales o ganadería extensiva, y los pocos que se presentan en esas condiciones se encuentran muy cercanos a la vegetación primaria, por lo que es posible que esta especie sea muy

sensible a la deforestación (Monterrubio–Rico en prep.). Presentamos la hipótesis de que la especie anida actualmente bajo las condiciones topográficas en las que se encuentran árboles con las dimensiones requeridas, a mayores elevaciones sobre el nivel del mar, en pendientes escarpadas y de difícil acceso, donde además prevalece la vegetación primaria.

Por otra parte, existen condiciones topográficas que favorecen el crecimiento de los árboles de grandes dimensiones, en el trópico estacional la retención de humedad durante los periodos de sequía es importante, por lo que variables como orientación, pendiente y geoforma de los sitios de anidación de las especies deben ser analizadas a mayor profundidad. Por ejemplo, la orientación de la ladera, que es una variable de un valor intuitivo importante para el hábitat de la especie, está relacionada con la cantidad de insolación que recibe, lo cual a su vez repercute en la cantidad de humedad relativa que conserva, lo que finalmente influye en el potencial de crecimiento de los árboles de anidación del Loro corona lila. Aún cuando se sabe que para el hemisferio norte, las laderas que miran hacia el sur presentan condiciones más cálidas y xéricas, la ubicación de los árboles de anidación, tal como lo muestra el IPT, indica que la mayor parte de ellos crecen en laderas de cañadas protegidas, en las cuales se preserva mayor contenido de humedad para su desarrollo.

Para conservar a la especie a largo plazo no basta con proteger selvas con la presencia de los árboles nido, sino que también es importante considerar las condiciones topográficas que favorezcan la presencia y rápido crecimiento de los árboles más grandes.

En la costa de Michoacán es urgente detener el cambio de uso de suelo en pendientes mayores a 6°, frenar el desarrollo de la actividad de ganadería extensiva en esas pendientes, las cuales son además más susceptibles de ser erosionadas. Proteger la vegetación primaria, o por lo menos las

especies de árboles utilizados en colinas con orientación SW puede ser una estrategia de conservación útil, ya que la especie parece anidar con mayor frecuencia en esas orientaciones. Este último aspecto se debe estudiar con mayor detalle, pues es posible que existan diversas explicaciones para la preferencia a la selección de árboles en laderas con cierta orientación. Destacan las explicaciones de tipo termorregulatorio y las asociadas con características de la arquitectura del árbol, condiciones que han sido estudiadas en otras especies (Lawrence 1966, Korol & Hutto 1984, Ferguson & Siegfried 1989). También se ha encontrado relación entre la orientación de los nidos y la productividad de ciertas especies (Ontiveros & Pleguezuelos 2003), lo cual es una situación muy importante que merece ser estudiada en el Loro corona lila, debido a que podría aportar valiosa información para su conservación.

Se debe de proteger toda la vegetación primaria a lo largo de ríos y arroyos, así como cañadas. Como parte de una política pública ambiental, las autoridades de SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y de Recursos Naturales) y CONAFOR (Comisión Nacional Forestal) deben destinar recursos mediante PRODERS (Programas de desarrollo rural sustentable), para promover en estos municipios programas de restauración vinculados a pago de servicios ambientales, captura de carbono y promover actividades recreativas alternativas. Es importante restaurar y ampliar los fragmentos remanentes de selva mediana a nivel del mar en planicies costeras, estableciendo reservas comunitarias donde se reforeste con especies tanto de importancia comercial como de importancia ecológica para la anidación de la especie, asegurando que estas sean incluidas en el catalogo de especies para reforestación del Programa Pro-árbol, del gobierno federal de mexicano. En el caso de desarrollos turísticos, será importante impedir el cambio de usos de suelo sobre vegetación primaria, crear incentivos a nivel municipal

para el desarrollo de zonas de vegetación secundaria o ya desmontada, evitando así una mayor deforestación sobre vegetación primaria.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no podría haber sido posible sin la colaboración de muchas personas y sin el apoyo financiero de diferentes instituciones. Agradecemos al CONACYT por su apoyo al proyecto de instalación clave 135702–V, al Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT–CONACYT por el proyecto clave 2002–C01–00021, a la Coordinación de la Investigación Científica por su apoyo al proyecto clave 8.6, y a la Facultad de Biología, ambas dependencias de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Agradecemos a la Dirección General de Vida Silvestre en SEMARNAT por otorgar los permisos de investigación. Deseamos externar nuestro más profundo agradecimiento a Edna Andrea López Cordova, Beneiza Fabían Turja, R. Cancino–Murillo, L. Téllez–García, B. Santiago–Valencia, A. Huerta–Heredia y a M. A. de Labra–Hernández, quienes han colaborado intensivamente en campo.

REFERENCIAS

- Antaramián–Harutunian, A., & G. Correa–Pérez. 2003. Fisiografía. Pp. 42–46 in Correa–Pérez, G. (ed.). Atlas geográfico de Michoacán. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Secretaría de Educación de Michoacán, El Colegio de Michoacán, Michoacán, México.
- BirdLife Internacional 2006. *Amazona finschi*. In IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. Available at: <http://www.iucnredlist.org>. Descargada el 29 Marzo de 2007.
- CITES. 2004. Examen de las propuestas de enmienda a los apéndices I y II. Prop. 13. Transferir a *Amazona finschi* (México) del apéndice II al apéndice I. Bangkok, Tailandia, 2–14 de octubre 2004. CoP13 Inf. 3. Available at: <http://www.cites.org/esp/cop/13/prop/S13–P14.pdf>.

- Clark, W. A. V. & P. L. Hosking. 1986. Statistical methods for geographers. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Davies, J. C. 1986. Statistics and data analysis in geology. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Enkerlin-Hoeflich, E. C. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of Amazon parrots in northeastern México. Ph.D. diss., Texas A & M Univ., College Station, Texas.
- Ferguson, J. W. H. & W. R. Siegfried. 1989. Environmental factors influencing nest-site preference in White-browed sparrow-weavers (*Plocepasser mahali*). Condor 91: 100–107.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world. 3ed, Silvio Mattachione & Co., Ontario, Canada.
- Gobierno del Estado de Michoacán. 2003. Plan estatal de desarrollo Michoacán 2003–2008. Periódico Oficial del Gobierno Constitucional del Estado de Michoacán CXXX (27): 1–92.
- Guisan, A., S. B. Weiss, & A. D. Weiss. 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. Plant Ecol. 143: 107–122.
- Howell, S. N. G., & S. Webb. 1995. A guide to the birds of México and northern Central America. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- INE–UNAM. 2002. Análisis del cambio de uso del suelo. Convenio INE–Igg 312.A.– 00215, Instituto Nacional de Ecología, Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca – Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Jenness, J. 2006. Topographic position index (tpi_jen.avx) extension for ArcView 3.x. Jenness Enterprises. Available at: <http://www.jennessent.com/arcview/tpi.htm>. Descargada 22 de Marzo de 2006.
- Jones, K. B., D. T. Heggem, T. G. Wade, A. C. Neale, D. W. Ebert, M. S. Nash, M. H. Mehaffey, K. A. Hermann, A. R. Selle, S. Augustine, I. A. Goodman, J. Pedersen, D. Bolgrien, J. M. Viger, D. Chiang, C. J. Lin, Y. Zhong, J. Baker, & R. D. Van Remortel. 2000. Assessing landscape

- conditions relative to water resources in the western United States: A strategic approach. *Environ. Monit. Assess.* 64: 227–245.
- Korol, J. J. & R. L. Hutto. 1984. Factors affecting nest site location in Gila woodpeckers. *Condor* 86: 73–78.
- Lammertink, J. M., J. A. Rojas–Tome, F. M. Casillas–Orona., & R. L. Otto. 1996. Status and conservation of old–growth forests and endemic birds in the pine–oak zone of the Sierra Madre Occidental, Mexico. Institute for Systematics and Population Biology (Zoological Museum), Univ. of Amsterdam, Amsterdam.
- Lawrence, L. D. 1966. A comparative life-history study of four species of woodpeckers. *Ornithol. Monogr.* 5. 156pp.
- Madrigal, S. X. 1997. Ubicación fisiográfica de la vegetación en Michoacán, México. *Cienc. Nicolaita* 15 : 83–96.
- Mas–Causel, J. F., Velásquez–Montes A., & T. Fernández–Vargas. 2005. Monitoreo de los cambios de cobertura del suelo en Michoacán. Pp. 204–206 *in* La Biodiversidad en Michoacán. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Gobierno del estado de Michoacán, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Ontiveros, D. & J. M. Pleguezuelos. 2003. Physical, environmental and human factors influencing productivity in Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* in Granada (SE Spain). *Biodivers. Conserv.* 12: 1193–1203.
- Pennington, T. D., & J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. 3ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México & Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Renton, K., & A. Salinas–Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac–crowned Parrot. *Wilson Bull.* 111: 488–493.

- Renton, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: Resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62–69.
- Renton, K. & E. E. Iñigo-Elías. 2003. Evaluación del estado actual de las poblaciones de Loro corona lila (*Amazona finschi*) en México. Informe final, Proyecto AS001, Comisión nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad, México DF, México.
- Ridgely, R. S. 1981. The current distribution and status of mainland Neotropical parrots. Pp 233–384 in Pasquier, R. F. (ed.). *Conservation of New World Parrots*. Washington.
- Russell, S. M., & G. Monson. 1998. *The birds of Sonora*. Univ. of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* (segunda sección), DLXXXII (4): 1–153.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, & D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds. Ecology and conservation*. Univ. of Chicago Press, Chicago. Illinois.
- Trejo, I., & R. Dirzo 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94: 133–142.

CAPITULO II

**VARIACION ESTACIONAL EN MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS PARA LA
COTORRA CORONA LILA EN EL PACÍFICO CENTRAL, MÉXICO**

Juan Manuel Ortega-Rodríguez¹, Tiberio C. Monterrubio-Rico², Ramón Cancino-Murillo², and
A. Townsend Peterson³

¹*Laboratorio de Percepción Remota y Sistemas de Información Geográfica, Facultad de
Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Mich., 58194, México.*

²*Laboratorio de Manejo de Fauna Silvestre, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de
San Nicolás de Hidalgo, Morelia Mich., 58194, México.*

³*Natural History Museum and Biodiversity Research Center, The University of Kansas,
Lawrence, KS 66045, USA.*

Resumen. La distribución potencial de la cotorra corona lila (*Amazona finschi*) fue evaluada con dos modelos estacionales de nicho ecológico (épocas reproductiva y no-reproductiva) y un modelo general (anual), usando registros de presencia obtenidos en investigaciones de campo efectuadas de 2001 a 2006 en Michoacán, México. La distribución potencial estimada de la época no reproductiva cubre el 40.8% del estado, mientras que la estimada para la estación reproductiva cubre el 25.8%. Aproximadamente del 6 al 11% del hábitat total de la cotorra corona lila se localiza en el estado de Michoacán. Las diferencias entre los modelos de la estación reproductiva y la no-reproductiva fueron dramáticas, con un nicho más amplio en la época no-reproductiva. El análisis GARP indica que la distribución potencial de la especie se encuentra principalmente en el bosque tropical caducifolio y en la selva mediana, con una menor extensión en los bosques de pino-encino. La distribución potencial de la especie no se sobrepone con el Sistema mexicano de áreas naturales protegidas en Michoacán, aunque sí existe cierta sobreposición con las áreas terrestres prioritarias de México.

Palabras clave: Cotorra corona lila, modelación de nicho ecológico, distribución estacional, bosque tropical caducifolio, selva mediana, Michoacán, México.

La cotorra corona lila (*Amazona finschi*), es una especie endémica de México que presenta una distribución amplia a lo largo de la costa del Pacífico, siguiendo la vertiente occidental de la Sierra Madre Occidental y de la Sierra Madre del Sur, desde Sonora hasta el Istmo de Tehuantepec. (Forshaw, 1989; Stotz et al., 1996; Russell & Monson, 1989). La especie se localiza en una variedad de hábitat que van desde los manglares al nivel del mar, hasta los bosques de pino-encino y pino cercanos a los 2200 msnm ((Forshaw, 1989; Lammertink *et al.*, 1996; Howell & Webb 1995, Stotz *et al.* 1996; Russell & Monson, 1998; Howell, 1999), mostrando movimientos estacionales altitudinales y latitudinales. Durante la estación reproductiva, sin embargo, la especie se concentra en la selva mediana y en el bosque tropical caducifolio, típicamente por debajo de los 1000 msnm (Forshaw, 1989; Russell & Monson, 1998; Renton & Salinas-Melgoza, 1999; Snyder *et al.*, 2000; Renton, 2001).

En general, la distribución de la especie se enfoca en las tierras tropicales bajas de la vertiente del Pacífico, región que en México presenta tasas altas de deforestación (Trejo & Dirzo, 2000). Las planicies costeras, de una manera creciente, están siendo modificadas a extensos pastizales para ganadería, plantaciones de cítricos y agricultura extensiva (SEMARNAP-UNAM, 2000). Para el área de estudio, las áreas más inaccesibles, con pendientes muy pronunciadas, son las menos usadas para la agricultura, lo cual soporta la hipótesis de que la distribución de los bosques tropicales caducifolios sobre pendientes mayores a 45°, sufren la tasa de deforestación más baja y que por tanto sirven como refugios para este tipo de bosque (Trejo & Dirzo, 2000). Los fragmentos más grandes de selva mediana, se presentan en zonas montañosas, sobre pendientes pronunciadas o a lo largo de cañadas aisladas de la Sierra Madre Oriental y de la Sierra Madre del Sur.

Una evaluación rápida efectuada del 2002 al 2003 reveló una fuerte asociación entre la disponibilidad de la selva mediana y la abundancia relativa de la cotorra corona lila, con

estimados poblacionales altos en Jalisco y Michoacán (Renton & Iñigo-Elias, 2003). El Inventario Nacional Forestal del 2000, reporta una superficie combinada de 17,380 km² para el bosque tropical caducifolio y la selva mediana en Michoacán (Mas *et al.*, 2005).

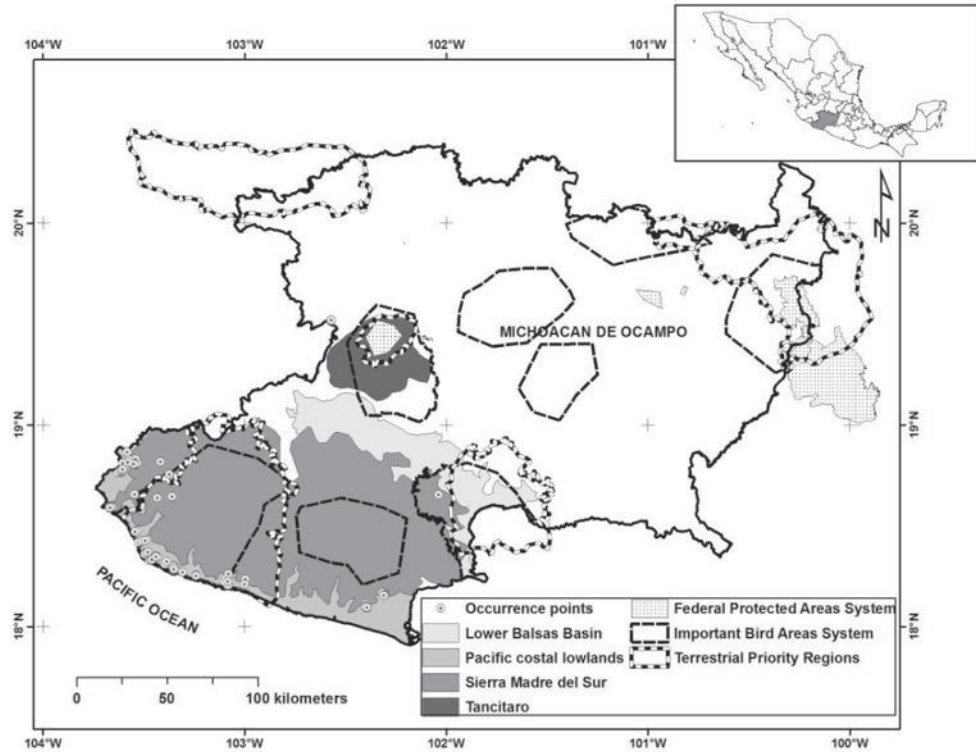
Dada la vulnerabilidad de la especie, la supervivencia a largo plazo de esta no podría ser alcanzada mediante la protección de poblaciones aisladas refugiadas en unas pocas áreas protegidas. Por el contrario, el manejo adecuado de las poblaciones locales presentes fuera del sistema áreas naturales existente es de principal importancia. Por tales razones es un aspecto crítico la estimación precisa del rango de distribución de la especie. En este trabajo, se presenta una estimación para el estado de Michoacán, con evaluaciones separadas para la época reproductiva y no-reproductiva de la especie.

MÉTODOS

Datos de entrada. El estudio se enfocó al estado mexicana de Michoacán, en regiones conocidas como apropiadas para la especie (Fig. 1): las tierras bajas de la vertiente del Pacífico, la Sierra Madre del Sur, la Cuenca Baja del Balsas y la región del Cerro Tancítaro. Los tipos de vegetación presentes en el área son el bosque tropical caducifolio, la selva mediana y, en menor extensión, los bosques templados de pino-encino (Madrigal, 1997).

Se visitaron todas las regiones del estado en las cuales se presume la presencia de la especie, de acuerdo al tipo de vegetación y a la elevación del terreno (Stotz *et al.*, 1996; Howell & Webb, 1995). Los datos de presencia fueron obtenidos mediante búsqueda intensiva a través de las regiones focales del estado, durante el período 2001 a 2006 (Monterrubio-Rico, 2006). Los métodos de búsqueda y monitoreo incluyeron puntos de conteo, conteo desde puntos de observación elevados y búsqueda intensiva de nidos (Bibby *et al.*, 2000). El esfuerzo de campo

fue similar durante la época reproductiva y la no-reproductiva, con un promedio de 50 días por estación, en cada región por año. Las localidades visitadas durante el período de estudio fueron seleccionadas usando un diseño al azar estratificado para representar las regiones geográficas



incluidas en el estudio, los gradientes altitudinales y los tipos de vegetación.

Figura 1. Localización del área de estudio y regiones generales de condiciones ecológicas apropiadas para la cotorra corona lila, mostrando los puntos de ocurrencia de la especie en las dos estaciones.

Los datos de distribución totalizaron 162 localidades de presencia únicas, obtenidas a partir de trabajo intensivo de campo y registradas con coordenadas a una precisión de ± 15 m. Estas coordenadas únicas fueron seleccionadas de un conjunto mayor de datos (1041 registros), para evitar el sesgo geográfico debido a la alta concentración de registros en algunas áreas y sitios que se encuentran a cortas distancias (Martínez-Meyer, 2005). Este conjunto de datos fue usado para entrenar y validar los diferentes modelos de nicho ecológico.

Los modelos de nicho ecológico se basaron en el uso de cinco variables ambientales que incluyen las variables topográficas de elevación, pendiente y aspecto, obtenidas de un mosaico estatal formado a partir de modelos digitales de elevación escala 1:50,000, procedentes del continuo de elevaciones mexicano (INEGI: http://mapserver.inegi.gob.mx/DescargaMDEWeb/?c=619#_edn4). Además, dos variables biológicas, la cobertura vegetal (Inventario nacional forestal 2000; SEMARNAP-UNAM, 2000) y un índice de vegetación de diferencia normalizada (IVDN), obtenido a partir de imágenes AVHRR para el período 1992-1995 (GLCC http://edcsns17.cr.usgs.gov/glcc/glcc_version1.html). La capa de cobertura incluye 6 clases, entre las cuales, el bosque tropical caducifolio y la selva mediana, fueron combinados en una sola clase de vegetación que fue denominada bosque tropical caducifolio (Cuadro 2). Todos los datos ambientales fueron remuestreados a celdas de 6" (~200 m).

Modelación de nicho ecológico. Los modelos de distribución para la especie fueron generados usando el algoritmo GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction; Stockwell & Noble, 1992), para estimar el nicho ecológico y delinear su distribución geográfica potencial estacional (Peterson, 2001). Usamos Desktop GARP (version 1.1.6, www.nhm.ku.edu/desktopgarp/). GARP es un método que genera modelos de nicho ecológico basado en asociaciones no azarosas entre localidades conocidas de presencia para una especie y un conjunto de coberturas SIG raster, que describen el espacio ecológico.

Un procedimiento común en la metodología GARP es separar un 50% de las localidades para una prueba externa de la calidad del modelo (Peterson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2006). Internamente, GARP subdivide al azar los datos de presencia, usando la mitad para desarrollar los modelos (datos de entrenamiento) y la otra mitad para probar la calidad del modelo. Adicionalmente, el algoritmo selecciona al azar 1250 celdas de pseudoausencia, de áreas donde la

presencia de la especie es desconocida y muestrea los datos de presencia para crear un conjunto paralelo de 1250 puntos de presencia conocida.

GARP trabaja en forma iterativa en un proceso de selección de reglas, evaluación y prueba, seguido por la incorporación o rechazo de las mismas. Una vez que se produce un conjunto inicial de reglas, el algoritmo genético las modifica al azar, se vuelve a evaluar su desempeño y aquellas que han mejorado su desempeño son incorporadas al conjunto final (Stockwell & Peters, 1999). El proceso completo es repetido hasta un número de iteraciones definido por el usuario (usualmente 1000 iteraciones) o hasta que se alcanza un cierto valor de convergencia (e.g. cuando los cambios en las reglas no aportan más al desempeño del modelo). Finalmente, el conjunto de reglas obtenido se usa para clasificar los píxeles en toda el área de estudio (Stockwell & Peters, 1999).

Desarrollamos un modelo inicial basado en la suma de las localidades de las épocas reproductiva y no-reproductiva. Para analizar las diferencias estacionales en la distribución de la especie, generamos modelos independientes para la estación reproductiva (101 registros; febrero a junio), y para la no-reproductiva (61 registros; julio a enero). La calidad de cada modelo fue evaluada mediante un conjunto externo de datos (Guisan & Zimmermann, 2000; Anderson & Martínez-Meyer, 2004).

La naturaleza estocástica del algoritmo genético, significa que el análisis de los mismos datos produce predicciones diferentes cada vez; por tanto, para optimizar el modelo, se realizaron 100 replicas para cada escenario. Se escogió el “mejor subconjunto” de modelos basado en la distribución de los errores (Anderson *et al.*, 2003). A partir de estos 100 modelos, se

seleccionaron 20 con errores de omisión bajos y entonces se retuvieron 10 con áreas predichas cercanas a la mediana del área predicha de entre los 20 modelos de baja omisión. Estos 10 modelos fueron sumados para producir un mapa compuesto de la distribución geográfica potencial. Este mapa final no necesariamente representa la distribución de la especie, sino la distribución geográfica de las condiciones ambientales modeladas como aptas para la especie (Soberón & Peterson, 2005).

Evaluamos la validez de la predictibilidad de cada modelo mediante el uso de localices de prueba previamente extraídas al azar y no usadas para la construcción de los modelos. La coincidencia entre los datos independientes de prueba y los modelos predictivos fue evaluada usando la prueba de χ^2 para determinar si los puntos de prueba caen dentro de regiones predichas como de presencia de la especie, con mayor frecuencia que lo esperado al azar (Peterson *et al.*, 2006).

Evaluación del estatus de conservación. Los modelos predictivos finales para cada escenario fueron analizados en términos de tipos de vegetación y cobertura del terreno. La distribución potencial también se analizó en relación al sistema federal mexicano de áreas naturales protegidas (ANP-CONANP; www.conanp.gob.mx/anp/anp.php), las regiones terrestres prioritarias (RTP) (CONABIO; Arriaga *et al.*, 2000), así como con las áreas de importancia para la conservación de las aves (AICAS: <http://conabioweb.conabio.gob.mx>).

Para visualizar las diferencias en el espacio ecológico entre los modelos de nicho para la estación no-reproductiva y reproductiva, combinamos las capas ambientales usadas en la modelación con las correspondientes predicciones, mediante un SIG, para obtener una tabla con todas las

combinaciones únicas posibles. Esta tabla fue exportada en formato ASCII para posteriormente realizar un análisis gráfico del espacio ecológico, mediante software especializado.

RESULTADOS

Los tres modelos de nicho ecológico desarrollados en este estudio predicen subconjuntos de datos de presencia independientes mejor que lo esperado al azar ($P < 0.05$ para todas las pruebas χ^2). Este resultado indica que los modelos tienen una habilidad predicativa significativa para la distribución de la especie.

El modelo de nicho ecológico basado en todas las localidades de ocurrencia (ambas estaciones), predice áreas de distribución potencial para la cotorra corona lila, a través de las regiones tropicales bajas del estado y en algunas aéreas transicionales entre la vegetación tropical y templada (Fig. 2a). Este modelo tiene una habilidad predictiva significativa, pues fue capaz de predecir el 93.7% de los 82 puntos de prueba independientes (prueba χ^2 , $P < 0.05$). En términos de extensión, el área de distribución potencial identificada por este modelo fue de 18, 309 km². El 31.6% del área total del estado.

Los modelos obtenidos específicamente para las estaciones también presentan una habilidad predictiva significativa. El modelo de la estación no-reproductiva predice correctamente el 93.3% de los 30 puntos de prueba independientes, mientras que el de la estación reproductiva predice correctamente el 96.1% de los 48 puntos de prueba independientes (prueba χ^2 , $P < 0.05$). El modelo de la estación no-reproductiva predice la mayor área (23 679 km²) el 40.8% de la

superficie estatal (Fig. 2b). el modelo de la estación reproductiva predice una superficie más pequeña (14 933 km²), el 25.7% de la superficie total estatal (Fig. 2c).

Los tres modelos de nicho predicen condiciones ecológicas aptas para la cotorra corona lila, dentro de cuatro clases de vegetación natural (bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino, bosque de encino y bosque de pino), así como en pastizales y zonas agrícolas. En todos los modelos, la mayor superficie predicha corresponde al bosque tropical caducifolio. El modelo de la estación no-reproductiva presenta la estimación más alta, incluyendo 13 094 km² de bosque tropical caducifolio, así como áreas amplias de vegetación templada, en comparación con el modelo de la estación reproductiva (Cuadro 1).

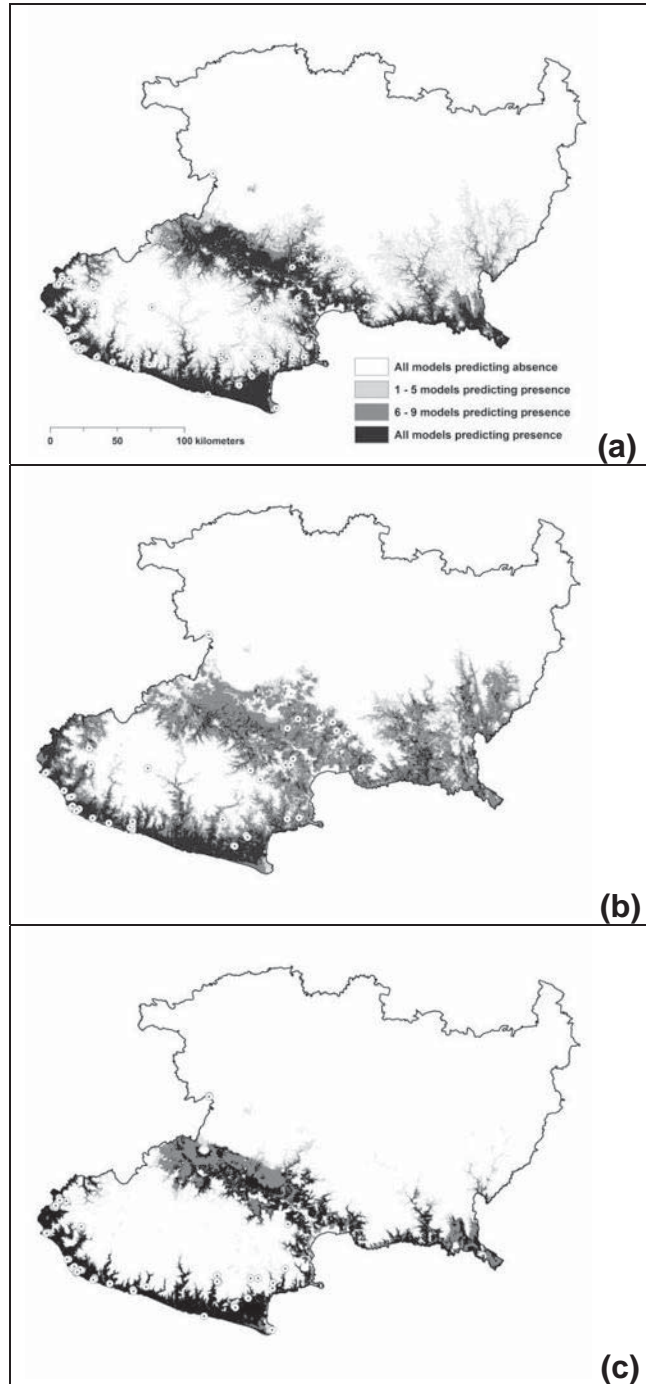


Figura 2. Mapas de distribución potencial para los escenarios de los modelos de nicho ecológico GARP. (a) Modelo general, (b) modelo de época no-reproductiva y (c) modelo de época reproductiva. Los círculos punteados representan puntos de prueba independientes.

En general, nuestros modelos proyectan condiciones aptas para la distribución potencial de la cotorra corona lila en dos regiones geográficas: la costa del Pacífico y la Cuenca baja del Balsas. Esta última región contiene la mayor distribución potencial predicha para la especie en el estado, alcanzando el 67.3% (estación reproductiva) hasta 70.2% (estación no-reproductiva). La costa del Pacífico incluye el 26.4% (estación no-reproductiva) hasta 29.3% (estación reproductiva), de la distribución potencial de la especie en el estado.

Cuadro 1. Distribución potencial del loro corona lila, por tipos de vegetación en tres escenarios de nicho ecológico.

Tipo de Vegetación	Modelo General (%)	Época no-reproductiva (%)	Época reproductiva (%)
Selva mediana y Bosque tropical caducifolio	52.8	55.3	54.1
Agrícola	29.8	25.3	32.7
Pastizal	9.8	10.1	6.0
Bosque de pino-encino	3.0	3.5	2.4
Bosque de encino	1.4	2.7	1.2
Bosque de pino	1.7	2.1	1.5

Solo tres áreas naturales protegidas federales se encuentran en la porción del estado donde se presenta la cotorra corona lila: las Playas de Maruata-Colola y Mexiquillo, ambas en la categoría de refugios de la vida silvestre, diseñadas para la protección de áreas de anidación de tortugas marinas, y el Parque Nacional Volcán de Tancítaro, el cual mayormente protege áreas de gran elevación con bosques de coníferas. Basados en nuestros análisis, las playas de Maruata-Colola y Mexiquillo no se sobreponen a las áreas con condiciones ecológicas aptas para la especie. El Parque Nacional Volcán de Tancítaro coincide con la distribución potencial de la especie en un área pequeña de 43.5 km² (época no-reproductiva) y de 44.8 km² (época reproductiva).

En Michoacán se localizan seis regiones terrestres prioritarias (RTP), pero solo tres se encuentran en áreas con condiciones ecológicas aptas para la cotorra corona lila; obtuvimos registros de distribución para estas tres áreas (Sierra de Coalcomán, Infiernillo y Tancítaro). Nuestros modelos coincidieron en predecir condiciones ecológicas aptas para la especie en estas áreas, mayormente para la RTP Sierra de Coalcomán (1534 a 2388 km²). La menor superficie fue con la RTP Tancítaro (44.1 a 62 km²).

Entre las áreas de importancia para la conservación de las aves (AICA), Michoacán incluye ocho de ellas, de las cuales cinco se sobreponen a la distribución potencial de la especie. Las tres AICA con mayor superficie de distribución potencial fueron la de Coalcomán-Pomaro (1231 a 1825 km²), seguida por la Cuenca Baja del Balsas (1102-1335 km²) y Tancítaro (371-684 km²). El sistema de AICAs presenta la mejor sobreposición con las tres estimaciones de la distribución potencial de la cotorra corona lila, cubriendo el 20% de la distribución potencial en la época reproductiva y 19.5% en la no reproductiva (Cuadro 2).

Cuadro 2. Sobreposición de la distribución potencial de la cotorra corona lila con tres sistemas de protección, para los tres escenarios de modelación.

	Modelo General (km ² [%])	Época no-reproductiva (km ² [%])	Época reproductiva (km ² [%])
Distribución Potencial	18,309	23,679	14,933
Sistema de Áreas			
Sistema Federal de ANP	57 [0.3]	44.1 [0.19]	45.3 [0.30]
Sistema de RTPs	3241 [18]	3927 [17]	2843 [19]
Sistema de AICA	3530 [19]	4610 [19]	2984 [20]

DISCUSION

Limitaciones del modelaje. En este estudio hemos explorado la forma de integrar datos para permitir la visualización de patrones de contracción y expansión estacional del nicho ecológico de la especie en un contexto geográfico. Sin embargo, las proyecciones presentadas aquí dependen de varias suposiciones: (1) los datos de distribución fueron obtenidos durante seis años, así que asumimos que estos representan adecuadamente la variación estacional de la especie. (2) Se asume que los nichos ecológicos fueron modelados en el conjunto de dimensiones ambientales apropiadas, que la especie no tiene limitaciones sobre estas y que son lo suficientemente finas como para representar parches genuinamente relevantes para la presencia y persistencia de la especie.

Modelos estacionales. Típicamente, los modelos de nicho ecológico y su distribución predicha asociada se basan en las condiciones ecológicas bajo las cuales la especie se sabe que se presenta, produciendo un modelo explícitamente espacial de esas condiciones (Guisan & Thuiller, 2005; Soberón & Peterson, 2005; Thuiller *et al.*, 2003; Guisan & Zimmermann, 2000). Los requerimientos ecológicos de algunas especies pueden variar en espacio y tiempo como resultado de las adaptaciones evolutivas a la variación estacional de las condiciones ecológicas donde la especie vive, con variación documentada en escalas de tiempo que van de meses a estaciones (Dunn *et al.*, 2007). Tal es el caso con la cotorra corona lila, una especie altamente dependiente de la selva mediana para su reproducción, donde anida obligadamente en cavidades de árboles (Renton & Salinas-Melgoza, 1999). Después de la época de reproducción, sin embargo, la especie muestra movimientos altitudinales y latitudinales que pensamos están influidos por variaciones significativas, temporales y espaciales, en los recursos alimenticios disponibles a través de su rango de distribución (Renton, 2001).

Todos los modelos presentan alta precisión predictiva, pero las diferencias entre las estaciones se apreciaron en términos de la extensión de la predicción. El área de distribución predicha más pequeña fue la de la época reproductiva, mientras que la más amplia fue la de la época no-reproductiva. La alta densidad de registros a lo largo de la costa del Pacífico en la época de reproducción parece influir en estas diferencias. La costa del Pacífico presenta la mayor extensión de selva mediana, el hábitat con las mejores condiciones para la especie. Estas áreas también presentan actividad durante la estación no-reproductiva, pero a menor intensidad. Por otro lado, los registros de la época no-reproductiva fueron geográficamente más dispersos y a menores densidades. La diferencia es reflejada en el resultado del modelo de nicho ecológico, con un rango mayor en la época no-reproductiva que en la reproductiva. El modelo general presenta predicciones intermedias en todas las situaciones.

El análisis desarrollado en este trabajo, consideramos que confirma las observaciones sobre la distribución estacional de la cotorra corona lila. En tres de las dimensiones ambientales analizadas (vegetación, pendiente y elevación), observamos importantes diferencias entre los modelos estacionales. En términos generales, el nicho ecológico en la época no-reproductiva fue más amplio que el de la época reproductiva, en cada uno de los tipos de vegetación analizados. Estos modelos incrementan su extensión, aunque mantienen proporciones similares, con excepción de los tipos de vegetación templados, los cuales incrementan ligeramente, en términos absolutos y relativos, en el modelo de la época no-reproductiva (Cuadro 1). Además, dos variables ambientales difieren estacionalmente: la elevación y la pendiente. Observamos un cambio direccional para la especie en la época no-reproductiva hacia mayores elevaciones y pendientes más pronunciadas, asociadas a las partes altas de laderas y cimas montañosas y una contracción en la distribución hacia altitudes menores y pendientes menos pronunciadas,

asociadas estas a los fondos de cañadas y la planicie costera. Las diferencias más evidentes en la distribución predicha se presentaron en la Cuenca Baja del Balsas.

Si la amplitud actual del nicho de la especie es dependiente de la variación en la disponibilidad de alimento, esos cambios pueden tener una manifestación geográfica y pueden ser estudiados con el enfoque de modelación de nicho ecológico usado en este trabajo. Las diferencias observadas entre los modelos estacionales obtenidos pueden considerarse la representación geográfica de esta contracción y expansión del nicho. Tales cambios en los recursos dietarios parecen llevar a cambios correspondientes en otros parámetros asociados a la localización geográfica de los recursos alimenticios, tales como la elevación, tipo de vegetación y la orientación de laderas. Esto se pudo visualizar tanto en el contexto geográfico como en el ambiental en la modelación de nicho ecológico (Fig. 3).

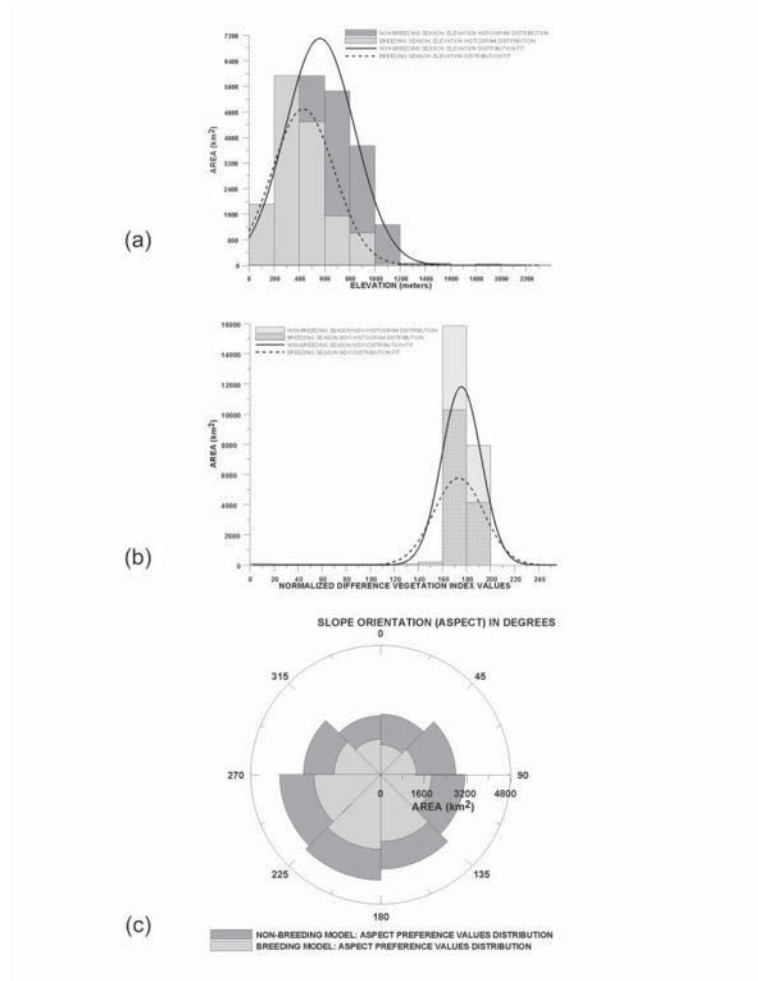


Figura 3. Diferencias observadas entre los modelos de distribución potencial en el espacio ecológico de algunas de las variables ambientales usadas. (a) Elevación (b) índice de vegetación (IVDN) y (c) orientación de laderas (aspecto).

Implicaciones para la conservación. La extensión de áreas agrícolas y pastizales dentro del área potencial de distribución de la especie es un aspecto alarmante. Tales hábitats comprenden el 35.4% del área predicha por el modelo de la estación no-reproductiva y el 38.8% del modelo para la época reproductiva. Estos niveles de tipos de cobertura generados por la influencia humana, reflejan las altas tasas de pérdida de bosques tropicales en la región y fueron incluidos en los modelos debido a que la especie los utiliza algunas veces como recursos en sus actividades

diarias. Los bosques tropicales caducifolios y la selva mediana presentan la tasa más altas de deforestación en México, siendo reemplazados rápidamente por la agricultura y pastizales para ganadería. En Michoacán, las áreas forestales están experimentando pérdidas anuales de 0.65% (Trejo & Dirzo, 2000; Mas-Causel *et al.*, 2005).

La cotorra corona lila, como ocurre con otras amazonas, puede sobrevivir en paisajes fragmentados, en la medida en que se conserven parches de vegetación primaria los suficientemente grandes. Sin embargo, la agricultura y los pastizales pueden limitar el área de reproducción dramáticamente. Las áreas que son transformadas extensamente no pueden sostener poblaciones viables, debido al bajo éxito reproductivo (Renton & Iñigo-Elías, 2003).

La protección efectiva de la biodiversidad requiere información precisa de la distribución de las especies (Rushton *et al.*, 2004). En este estudio aportamos tal información para la cotorra corona lila. Este análisis incorpora componentes importantes, tales como la variación ecológica estacional de la especie, basados en extensos datos sobre distribución obtenidos recientemente en detalladas investigaciones de campo. En general, Michoacán contiene una parte importante del área de distribución total de la cotorra corona lila, entre el 18 y el 21% en el modelo de la estación no-reproductiva y entre el 11 y 13% en el modelo de la estación reproductiva, tomando como referencia la distribución global estimada para la especie por Renton & Iñigo-Elías (2003).

Nuestro análisis también revela que el actual sistema de áreas naturales protegidas (ANP-CONAMP), no cubre adecuadamente la distribución de la especie en Michoacán. Sin embargo, las regiones terrestres prioritarias de CONABIO y el sistema de áreas de importancia para la conservación de las aves (AICA), se sobreponen más ampliamente con la distribución de la

especie en el estado. Como la supervivencia a largo plazo de la especie depende de un manejo adecuado de las poblaciones locales a lo largo de su distribución, la información aportada en este estudio para Michoacán debe ser considerada en una estrategia de conservación más global, que pueda considerar el establecimiento de nuevas áreas naturales protegidas, particularmente para áreas críticas de anidación. Este paso es particularmente importante debido a que la distribución global de la especie carece de suficientes áreas naturales protegidas con superficies importantes de selva mediana, dentro de las áreas de reproducción (Renton and Salinas-Melgoza 1999). Idealmente, las nuevas áreas protegidas deberían incluir gradientes altitudinales con las condiciones ecológicas requeridas por la especie a través del año. Adicionalmente, la conversión del uso del suelo deberá limitarse o prohibirse en aquellas municipalidades en las que se han identificado porciones importantes del hábitat para la especie.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto no hubiera sido posible sin la asistencia y cooperación de un importante grupo de personas e instituciones, particularmente Edna López-Córdova, Beneiza Fabián-Turja, Berenice Santiago-Valencia y Lorena Téllez.García. El soporte financiero fue generosamente aportado por la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (proyecto número 8.6), CONACYT (proyecto de instalación 135702-V) y el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-00021). Agradecemos a la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de san Nicolás de Hidalgo por su soporte continuo y a la Dirección General de Vida Silvestre por proporcionar los permisos de investigación. El Dr. John Klicka aportó críticas invaluableles al manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, R. P., D. LEW, AND A. T. PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162: 211-232.
- ANDERSON, R. P. AND E. MARTÍNEZ-MEYER. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessment: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116: 167-179
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ, AND E. LOA (Coord). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. CONABIO. México.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS, D. A. HILL, AND S. H. MUSTOE. 2000. Bird census techniques. Academic Press, London.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2006) *AMAZONA FINSCHI*. In: IUCN 2006. 2006 IUCN Red list of threatened species. www.iucnredlist.org. Downloaded on March 29, 2007.
- CITES MÉXICO. 2004. Examen de las propuestas de enmienda a los apéndices I y II. Prop. 13. Transferir a *Amazona finschi* (México) del apéndice II al apéndice I. Bangkok, Tailandia, 2-14 de octubre 2004. CoP13 Inf. 3. (<http://www.cites.org>).
- DUNN, R. R., C. R. PARKER, AND N. J. SANDERS. 2007. Temporal patterns of diversity: assessing the biotic and abiotic controls on ant assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 191–201.
- FORSYTH, J. M. 1989. Parrots of the world. 3rd edn. Silvio Mattachhione & Co., Ontario.
- GUSSAN, A., AND W. THUILLER. 2005. Predicting species distributions: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- GUSSAN, A., AND N. E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* 135: 147-186.

- HOWELL, S. N. G., AND S. WEBB. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford.
- HOWELL, S.N.G. 1999. A bird-finding guide to Mexico. Cornell University Press. New York.
- INE-SEMARNAP. 1999. Programa de manejo reserva de la Biosfera “Sierra de Manantlán”. México.
- LAMMERTINK, J. M., J. A. ROJAS-TOMÉ, F. M. CASILLAS-ORONA AND R. L. OTTO. 1996. Status and conservation of old-growth forests and endemic birds in the pine-oak zone of the Sierra Madre Occidental, Mexico. Institute for Systematics and Population Biology (Zoological Museum) University of Amsterdam, Amsterdam.
- MADRIGAL-SANCHEZ., X. 1997. Ubicación fisiográfica de la vegetación en Michoacán, México. *Ciencia Nicolaita* 15: 83-96.
- MAS-CAUSSEL J. F., A. VELÁSQUEZ-MONTES AND T. FERNÁNEZ-VARGAS. 2005. *Monitoreo de los cambios de cobertura del suelo en Michoacan*. Pp. 204-206 in *La Biodiversidad en Michoacán. Estudio de estado*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Gobierno del estado de Michoacán, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente, y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- MARTÍNEZ-MEYER. E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species’ potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2: 42-55.
- MONTERRUBIO-RICO, T.C. 2006. Ecología y situación actual de las especies prioritarias de psitácidos en la vertiente del Pacífico Mexicano. Segundo Informe, Proyecto 2002-C01-0021, Fondo Sectorial Ambiental SEMARNAT-CONACYT, México D. F., México.
- PETERSON, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.

- PETERSON, A. T., L. G. BALL AND K. P. COHOON. 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis* 144: E27-E32.
- PETERSON, A. T., V. SÁNCHEZ-CORDERO, E. MARTÍNEZ-MEYER AND A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* 195: 229-236.
- RENTON, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62-69.
- RENTON K., AND E. E. IÑIGO-ELÍAS. 2003. Evaluación del estado actual de las poblaciones de Loro corona lila (*Amazona finschi*) en México. Informe Final, Proyecto AS001, Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad, México D.F., México.
- RENTON, K. AND A. SALINAS-MELGOZA. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* 111: 488-493.
- RUSHTON, S.P., S.J. ORMEROD AND G. KERBY. 2004. New paradigms for modeling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 193-200.
- RUSSELL, S.M., AND G. MONSON. 1998. *The birds of Sonora*. The University of Arizona Press, Tucson.
- SEMARNAP-UNAM. 2000. *Resultados del inventario forestal nacional 2000*. Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca-Instituto de Geografía, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- SOBERÓN, J., AND A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- SNYDER, N. F. R., P. MCGOWAN, J. GILARDI, AND A. GRAJAL. 2000. *Parrots. Status survey and conservation Action Plan 2000-2004*. IUCN The World Conservation Union. Oxford.

- STOCKWELL, D. R. B., AND I. R. NOBLE. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33: 385-390.
- STOCKWELL, D. R. B., AND D. P. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13: 143-158.
- STOTZ, D.F., J. W. FITZPATRICK, T. A. PARKER III, AND D. K. MOSKOVITS. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- THUILLER, W., M. B. ARAUJO AND S. LAVOREL. 2003. Generalized models versus classification tree analysis: predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14: 669-680.
- TREJO, I, AND R, DIRZO. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.

CAPITULO III

**COMPARACIÓN DEL NICHOS ECOLÓGICO DE LOS LINAJES DE CASCABEL
NEOTROPICAL (*CROTALUS DURISSUS*) EN DOS ESCENARIOS TEMPORALES
(PLEISTOCENO Y ACTUAL), MEDIANTE MODELACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICO**

Juan Manuel Ortega Rodríguez¹

¹Laboratorio de Percepción Remota y Sistemas de Información Geográfica, Facultad de Biología,
UMSNH.

INTRODUCCION

En ecología y evolución, el concepto de nicho ocupa un lugar central y su uso se extiende hasta Grinnell (1917). Sin embargo, aunque se han propuesto diversas definiciones del mismo, Hutchinson (1957) lo enuncia como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las cuales una especie es capaz de persistir y mantener tamaños poblacionales estables. Además, él hace una aportación muy importante al distinguir entre nicho fundamental y nicho realizado. El nicho fundamental describe al conjunto de las condiciones ambientales que un determinado organismo requiere para ser capaz de persistir. Sin embargo, la presencia e interacción con otras especies (competidores y depredadores) pueden determinar una reducción del nicho fundamental a un subconjunto de este denominado nicho realizado (Hutchinson, 1957). Se sabe que muchos aspectos del nicho fundamental de una especie pueden conservarse sobre grandes períodos de tiempo evolutivo. Esta tendencia de una especie a retener aspectos de su nicho fundamental se denomina conservacionismo del nicho (niche conservatism). A partir del trabajo de Peterson *et al.* (1999), donde muestran la conservación del nicho ecológico al realizar la comparación de 37 pares de especies hermanas de aves, mamíferos y mariposas en México, mediante el uso de herramientas de modelación de nicho ecológico, surgió un debate amplio acerca de si esto realmente ocurre, ya que la información proveniente de diversos estudios parece no ser concluyente al respecto. Sin embargo, dado que especies similares tienden a ocupar nichos similares, es meramente una cuestión de grado el decidir que tan similares tienen que ser los nichos como para considerarlos conservados (Wiens y Graham, 2005).

Las serpientes del complejo de cascabeles neotropicales se localizan en formaciones vegetales estacionales secas desde México hasta el norte de Argentina, pero están ausentes en el bosque tropical perennifolio de Centroamérica y de la Amazonía (Campbell & Lamar, 2004; Quijada-

Mascareñas & Wüster, 2006). El género *Crotalus* es un grupo principalmente Neártico, que probablemente se originó en la porción centro norte de México, hace 20-30 millones de años y se ha propuesto a las zonas montañosas como el centro de diversificación (Klauber, 1975; Place & Abramson, 2004), pero el complejo *C. durissus* es el único representante que se distribuye al sur de México. Se ha planteado la dispersión del complejo desde Centroamérica hacia Sudamérica (Estes & Báez, 1985), posterior a la formación del Istmo de Panamá, durante el Plioceno, hace 3-6 millones de años, lo cual aparentemente se ha corroborado en un estudio filogeográfico previo (Wüster *et al.*, 2002).

En este trabajo se estudiaron las serpientes de cascabel neotropicales que conforman el complejo *Crotalus durissus*, siguiendo a Campbell & Lamar (2004). De acuerdo a estudios filogenéticos recientes (Wüster *et al.*, 2005), las poblaciones de México y Centroamérica corresponden a linajes muy antiguos, con divergencias al nivel de especie, mientras que las poblaciones de Sudamérica se encuentran muy relacionadas entre sí, lo cual es el resultado de un evento de radiación evolutiva relativamente nuevo. La población más norteña que era considerada parte de este complejo (*C. durissus totonacus*), se encontró que estaba más estrechamente emparentada a *C. molossus* que a otras poblaciones del complejo *durissus*, por lo que se considera como una especie separada (*C. totonacus*). Por otro lado, las poblaciones de la Península de Yucatán y del SW de México (Fig. 1), también representan dos especies distintas (*C. tzabcan* y *C. culminatus*). Lo anterior indica que la nominación *C. simus* se aplicaría de forma restringida a las poblaciones centroamericanas (Quijada-Mascareñas & Wüster, 2006). Los datos moleculares muestran que todas las poblaciones sudamericanas del complejo cascabel neotropical, se relacionan estrechamente y pueden ubicarse mejor en el taxón *C. durissus* (Wüster *et al.*, 2002; Campbell & Lamar, 2004).

Este trabajo exploró posibles restricciones en el hábitat y las preferencias ecológicas de los linajes del complejo *C. durissus*, mediante la modelación del nicho ecológico. Lo anterior es importante debido a la percepción que se tiene que las preferencias de hábitat de los linajes, históricamente se han visto conservadas.

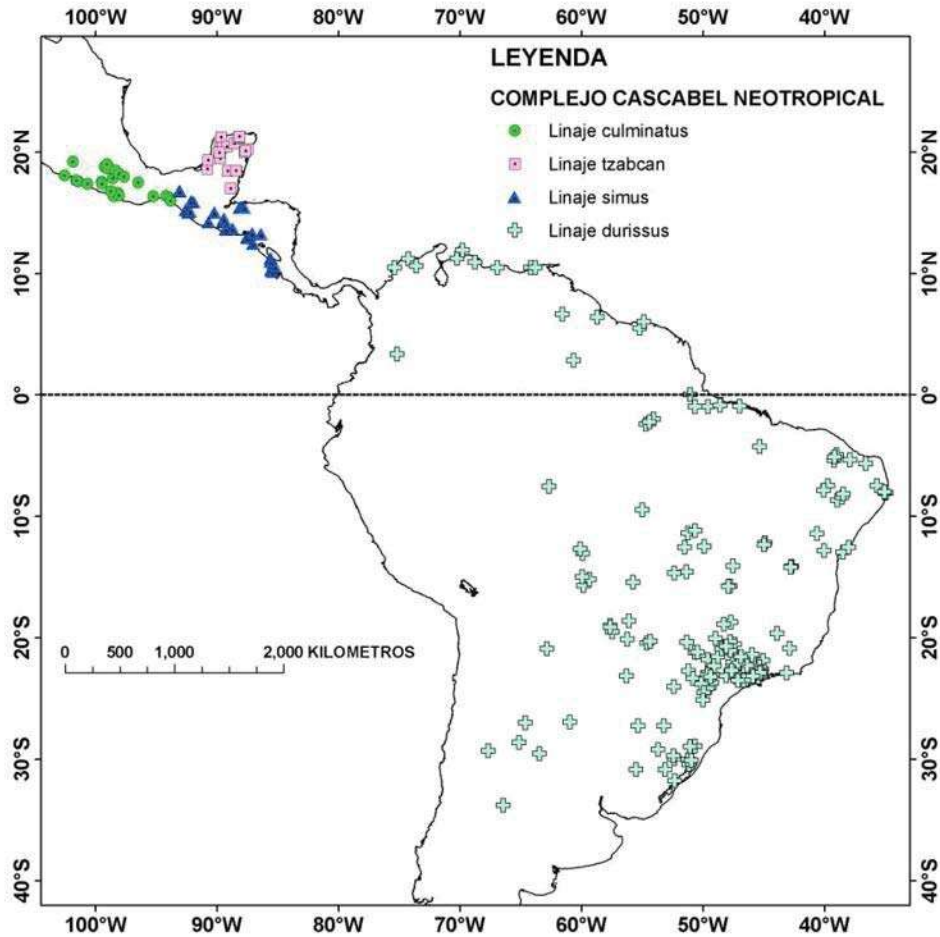


Figura 1. Área de estudio. Se muestran las localidades de cada linaje, utilizadas en la modelación del nicho ecológico.

MÉTODOS

Este estudio se desarrolló en tres etapas (Martínez-Meyer & Peterson, 2006): la primera de ellas se refiere a la modelación del nicho ecológico en un solo período de tiempo usando variables bioclimáticas actuales y localidades de presencia de los linajes de la cascabel neotropical; la segunda etapa fue la proyección de los modelos de nicho obtenidos sobre un segundo período de tiempo correspondiente a las proyecciones paleoclimáticas al último glacial máximo, hace 21,000 años, aproximadamente; la tercera etapa se enfocó a la prueba de la habilidad de los modelos para predecir las localidades conocidas de los linajes en ambos períodos de tiempo. Las pruebas se realizaron tanto en el espacio geográfico como en el ecológico.

Datos de entrada. El nicho ecológico de los linajes fue modelado en una región que comprende desde México hasta Sudamérica, aproximadamente de los 22° de latitud norte, hasta los 35° de latitud sur y de los 33° hasta los 103° de longitud oeste (Fig. 1).

En la definición de los linajes y su distribución se tomó como referencia a Campbell y Lamar (2004). Para México se consideran los linajes de *Crotalus culminatus* (Linaje culminatus) y *C. tzabcan* (Linaje tzabcan). Para Centroamérica, se tiene a *C. simus* (Linaje simus) y para Sudamérica, se agruparon todas las poblaciones conocidas, tanto de la porción norte de la Amazonia como las del norte de Argentina, bajo *C. durissus* (Linaje durissus).

La base de datos de las localidades de presencia para cada linaje se compilaron a partir de la revisión de colecciones científicas en línea, a través de los portales de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF: <http://www.gbif.org>), de la HerpNet (<http://www.herpnet.org>) y de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB:

http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html). En total se obtuvieron 324 localidades georeferenciadas, de las cuales 50 correspondieron al Linaje *culminatus*, 44 al de *tzabcan*, 64 al *simus* y 166 al de *durissus* (Fig. 1).

En lo referente a las variables ambientales utilizadas para la modelación, se obtuvieron dos conjuntos de capas raster, una con las variables bioclimáticas actuales obtenidas de la base de datos climáticos Worldclim (Hijmans et al 2005; <http://www.worldclim.org>) y otro con las variables paleoclimáticas correspondientes al último glacial máximo (21,000 años), desarrolladas por el Community Climate System Model (CCSM: <http://www.cesm.ucar.edu/>). En ambos casos, las variables utilizadas fueron las mismas: temperatura promedio anual, rango de temperatura diurna promedio, temperatura del mes más calido, temperatura del mes más frío, precipitación anual, precipitación del mes más húmedo y precipitación del mes más seco. No se incluyó ninguna variable de cobertura vegetal, debido a que esta información sólo está disponible para el momento actual y no se tiene información de este tipo para el conjunto de capas del último glacial máximo. Todos los datos (localidades y capas raster) fueron referenciados a coordenadas geográficas en grados decimales. En el caso de las capas raster, la resolución de las celdas fue de 2.5 minutos de arco (aproximadamente 4.5 km), por lado.

Modelación del nicho ecológico. Para el desarrollo de los modelos se utilizó un algoritmo genético para la producción de conjuntos de reglas (GARP, por sus siglas en inglés) (Stockwell and Noble, 1992; Stockwell and Peters, 1999), el cual se implementó mediante el programa DesktopGARP (disponible para descarga en <http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/index.html>). GARP fue diseñado para identificar correlaciones no azarosas entre localidades de presencia de una especie y parámetros ambientales, mediante un proceso iterativo de selección de reglas,

evaluación, prueba e incorporación o rechazo de las mismas. Este resultado se alcanza mediante un proceso “evolutivo”, en el cual el espacio de solución es examinado mediante pequeñas mutaciones a las reglas que perfilan las dimensiones del nicho ecológico. Las predicciones se desarrollaron en un espacio definido solamente por parámetros climáticos.

Dentro de GARP, los datos de ocurrencia son divididos, cuando el tamaño de muestra lo permite, en dos subgrupos que contienen el 50% de los puntos. Un de estos grupos se usa como datos de prueba extrínsecos (para evaluar la predictividad relativa de los modelos desarrollados), sin embargo, en este estudio, al contar con localidades de ocurrencia para los cuatro linajes analizados, el procedimiento fue ligeramente diferente. Las localidades de un linaje se usaron para generar el modelo correspondiente y las localidades de los otros linajes sirvieron como datos externos para evaluar la predictividad de dicho modelo. El procedimiento se repitió con los cuatro linajes.

La modelación del nicho se realizó para las condiciones climáticas actuales y para las paleoclimáticas. El procedimiento consistió en modelar las condiciones presentes y proyectando el conjunto de reglas obtenidas para el escenario del pasado. En términos generales, GARP toma las localidades de presencia y las divide en datos de entrenamiento y datos de prueba intrínsecos (para prueba intrínseca de reglas). A partir de un conjunto de posibilidades, se selecciona un método (regresión logística, reglas BIOCLIM, etc.) para aplicar a los datos y esto desarrolla una regla (Stockwell and Peters, 1999). Posteriormente, basado en 1250 puntos remuestreados a partir de los datos intrínsecos de prueba y 1250 puntos muestreados al azar de áreas dentro de la región de estudio, en las cuales la especie se sabe que no está presente, se calcula la precisión predictiva como la suma de puntos actualmente presentes y predichos como presentes y aquellos

actualmente ausentes y predichos como ausentes, dividida por el número total de puntos en el mapa. Una vez que se genera una regla, esta se hace “evolucionar” y se vuelve a evaluar. El cambio en la precisión predictiva de una iteración a otra se usa para evaluar si una regla particular debe incorporarse al modelo. El algoritmo se configuró para realizar 1000 iteraciones o hasta que la adición de nuevas reglas no tuviera ningún efecto en la medida de precisión (convergencia). Todas las predicciones geográficas presentan dos tipos de error: el de omisión (áreas de presencia conocida predichas como ausentes) y de comisión (áreas de ausencia predichas como de presencia). Debido a la característica heurística del algoritmo GARP, las predicciones varían de una corrida a otra, por esta razón, para cada linaje se produjeron 100 modelos, los cuales fueron filtrados en base a sus estadísticas de error para obtener el mejor subconjunto de modelos (Anderson *et al.*, 2003). Este representa aquellos de los 100 modelos que reúnen las siguientes condiciones (a) la mínima omisión (los 20 modelos que muestran la menor omisión basada en la sobreposición de los datos extrínsecos de prueba), y (b) estimaciones intermedias del área predicha presente (debido a que el área predicha presente se puede tomar como un índice del error de omisión), seleccionando los 10 modelos que muestran la menor desviación a partir de la mediana del área entre los modelos de baja omisión (Anderson *et al.*, 2003). La suma de estos 10 “mejores modelos” se usó como mapa representativo de la distribución potencial de cada linaje.

Prueba de la habilidad predictiva de los modelos. Para evaluar la predictividad de los modelos de distribución potencial de los dos períodos de tiempo, se reclasificaron cada uno de los mapas de la suma de los 10 mejores modelos a tres clases, basados en los siguientes umbrales (Martínez-Meyer & Peterson, 2006): “alguno” (≥ 1 de 10 modelos), “mayoría” (> 5 de 10 modelos) y “todos” predicen presencia (10 de 10 modelos). La significación estadística se

calculó mediante una prueba binomial (Martínez-Meyer & Peterson, 2006). La formula que describe la distribución binomial es la siguiente:

$$b(n, x) = (nC_x) p^x q^{n-x} = \frac{n!}{x!(n-x)!} p^x q^{n-x}$$

Donde nC_x es el número de combinaciones de x éxitos de n puntos de ocurrencia de prueba, x es el número de predicciones exitosas en n puntos de prueba; p y q son las áreas proporcionales predichas de presencia y ausencia, respectivamente; $b(n, x)$ es la probabilidad de obtener x éxitos en n pruebas.

Adicionalmente, se realizó una prueba de χ^2 a los modelos obtenidos, sin la clasificación en tres clases usadas para la prueba binomial. En este caso, el cálculo de la χ^2 se realizó mediante la formula:

$$\chi^2 = \frac{(P_o - P_E)^2}{P_E} + \frac{(N_o - N_E)^2}{N_E}$$

Donde P_o son las localidades predichas exitosamente para un cierto linaje; P_E son las localidades esperadas como éxitos, calculadas a partir de la proporción de área predicha como de presencia de la especie y del total de localidades de cada linaje n (en los cuadros 1 a 4). N_o es el número de localidades de un cierto linaje que no fueron predichas como presentes, mientras que N_E sería el número de localidades esperadas como no predichas para cada linaje y calculadas a partir de la proporción de área predicha como de ausencia y la totalidad de las localidades de cada linaje (n). La probabilidad p se calculó mediante la función DISTR.CHI de MS Excel®, la cual devuelve la probabilidad de una variable aleatoria continua siguiendo una distribución χ^2 de una sola cola, con un grado de libertad.

Comparación gráfica de los modelos.

Para permitir la visualización de los nichos en el espacio ecológico, se usó el siguiente procedimiento. (a) En ArcGis ®, se usó la opción combinar grids, del Spatial Analyst, para crear un nuevo grid compuesto de todas las variables ambientales usadas en la modelación, así como el mapa predictivo final para cada linaje. (b) La matriz de atributos asociada a este grid fue exportada en formato ASCII. (c) La matriz fue importada en Statistica 7®, donde los datos fueron reducidos mediante la selección de un subconjunto al azar del 50% de los registros. (d) La matriz reducida fue exportada para su uso en Golden Graphics Grapher 5®, para la elaboración de gráficos, para análisis visual.

RESULTADOS

Habilidad de predicción de las distribuciones geográficas. Los modelos de distribución potencial de los linajes del complejo *C. durissus* desarrollados en este estudio (Fig. 2), presentaron un alto grado de predictividad en la mayoría de los casos, de acuerdo a la prueba binomial realizada. La predicción de la distribución basada en las variables climáticas actuales muestra que cada uno de los linajes fue capaz de pronosticar la presencia de los otros, con la excepción del modelo de *C. culminatus* que no predice la presencia de ninguna de las localidades de *C. tzabcan* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Análisis de probabilidad binomial para los modelos con datos climáticos actuales.

MODELO	LINAJE	AREA PROPORCIONAL PREDICHA PRESENTE			n	No. DE PUNTOS DE PRUEBA PREDICHOS EXITOSAMENTE			PROBABILIDAD BINOMIAL		
		ALGUNO	MAYORIA	TODOS		ALGUNO	MAYORIA	TODOS	ALGUNO	MAYORIA	TODOS
CULMINATUS	TZABCAN				44	0	0	0	1.072E-05	1.072E-05	1.072E-05
	SIMUS	0.097	0.049	0.083	64	6	14	15	1.722E-05	4.970E-11	2.863E-08
	DURISSUS				166	15	9	8	4.236E-12	6.387E-16	3.884E-14
TZABCAN	CULMINATUS				50	15	1	2	2.233E-08	1.029E-05	1.572E-04
	SIMUS	0.288	0.070	0.184	64	35	4	7	2.394E-11	2.611E-06	1.619E-03
	DURISSUS				166	78	9	26	3.821E-24	1.666E-14	1.963E-05
SIMUS	CULMINATUS				50	8	10	26	1.910E-11	1.501E-04	5.405E-06
	TZABCAN	0.173	0.117	0.229	44	1	0	39	1.634E-13	1.072E-05	3.230E-20
	DURISSUS				166	35	56	29	4.902E-33	1.992E-20	1.874E-02
DURISSUS	CULMINATUS				50	9	19	16	2.333E-23	5.755E-04	5.250E+00
	TZABCAN	0.268	0.201	0.310	44	7	23	14	2.087E-21	8.449E-07	3.603E+00
	SIMUS				64	10	20	32	1.133E-30	2.544E-03	2.426E-02

Cuando se proyectó el conjunto de reglas del modelo actual sobre las variables paleoclimáticas, ocurrió algo similar, se observó también una buena predictividad, ya que cada linaje anticipa la presencia de los otros. Sin embargo, nuevamente la excepción es *C. tzabcan*, el cual nuevamente no presenta coincidencia en su distribución conocida para la península de Yucatán, al ser modelado con los datos de *C. culminatus* (Cuadro 2). El análisis estadístico de χ^2 , también muestra que la predictividad de los modelos es alta ($p < 0.005$), en ambos períodos de tiempo (Cuadros 2 y 3). En general, las pruebas estadísticas nos están diciendo que los modelos obtenidos predicen razonablemente bien la distribución actual conocida de los linajes (Campbell & Lamar, 2004) (Fig. 3). Sin embargo, si revisamos la proyección geográfica del nicho ecológico de las especies del complejo, es posible identificar áreas que son aptas para la presencia de las especies, pero que actualmente no están siendo ocupadas, es decir, las diferencias observadas representan el nicho fundamental y el nicho realizado de la especie. Tales discordancias entre los nichos potencial y realizado puede ser resultado de los procesos de diferenciación y adaptación de los linajes a lo largo de su historia evolutiva, así como de su biología y de barreras para la dispersión.

Cuadro 2. Análisis de probabilidad binomial para los modelos con datos climáticos al último glacial máximo.

MODELO	LINAJE	AREA PROPORCIONAL PREDICHA PRESENTE			n	No. DE PUNTOS DE PRUEBA PREDICHOS EXITOSAMENTE			PROBABILIDAD BINOMIAL		
		ALGUNO	MAYORIA	TODOS		ALGUNO	MAYORIA	TODOS	ALGUNO	MAYORIA	TODOS
CULMINATUS	TZABCAN				44	0	0	0	1.072E-05	1.072E-05	1.072E-05
	SIMUS	0.065	0.036	0.117	64	0	2	29	5.909E-08	2.605E-07	1.457E-13
	DURISSUS				166	14	3	23	1.287E-14	1.365E-17	2.346E-10
TZABCAN	CULMINATUS				50	42	3	3	2.306E-03	1.149E-04	1.303E-04
	SIMUS	0.563	0.106	0.111	64	38	14	12	2.376E+05	2.450E-06	1.471E-05
	DURISSUS				166	109	12	8	3.929E+11	4.967E-12	3.848E-13
SIMUS	CULMINATUS				50	4	12	30	9.799E-04	3.476E-04	1.083E-08
	TZABCAN	0.161	0.140	0.226	44	6	17	20	6.214E-03	1.838E-06	4.124E-04
	DURISSUS				166	37	23	11	1.495E-07	1.434E-08	1.150E-08
DURISSUS	CULMINATUS				50	16	5	17	6.049E-01	2.018E-02	7.521E-02
	TZABCAN	0.271	0.258	0.245	44	38	3	0	4.253E-16	5.347E-03	1.072E-05
	SIMUS				64	24	16	3	1.886E-01	7.311E-01	7.881E-05

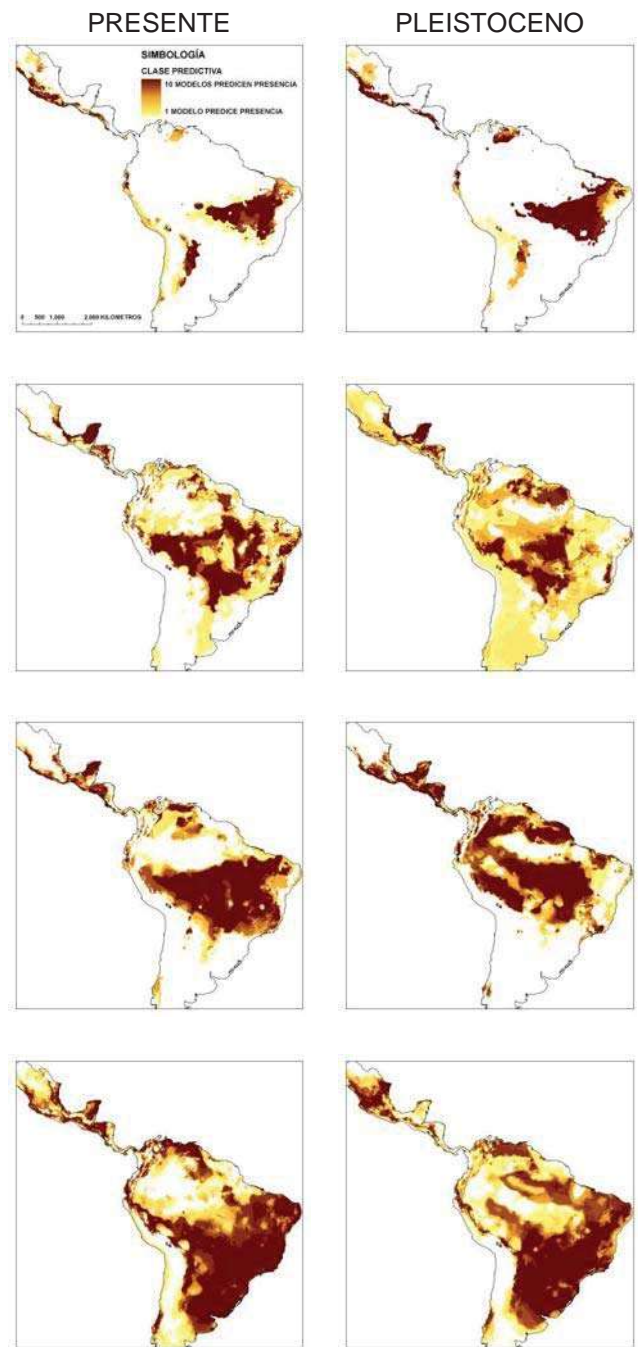


Figura 2. Mapas de distribución potencial de los linajes del complejo cascabel neotropical para ambos períodos de tiempo. En la parte superior, se encuentran los generados con las localidades del linaje *culminatus*, seguidos por los de *tzabcan*, *simus* y *durissus*, respectivamente. Las áreas de color más oscuro corresponden a los sitios en los que se da la más alta coincidencia de presencia (10 de 10 mejores modelos). Nótese que los mapas del linaje *culminatus* no predicen la presencia del linaje *tzabcan*.

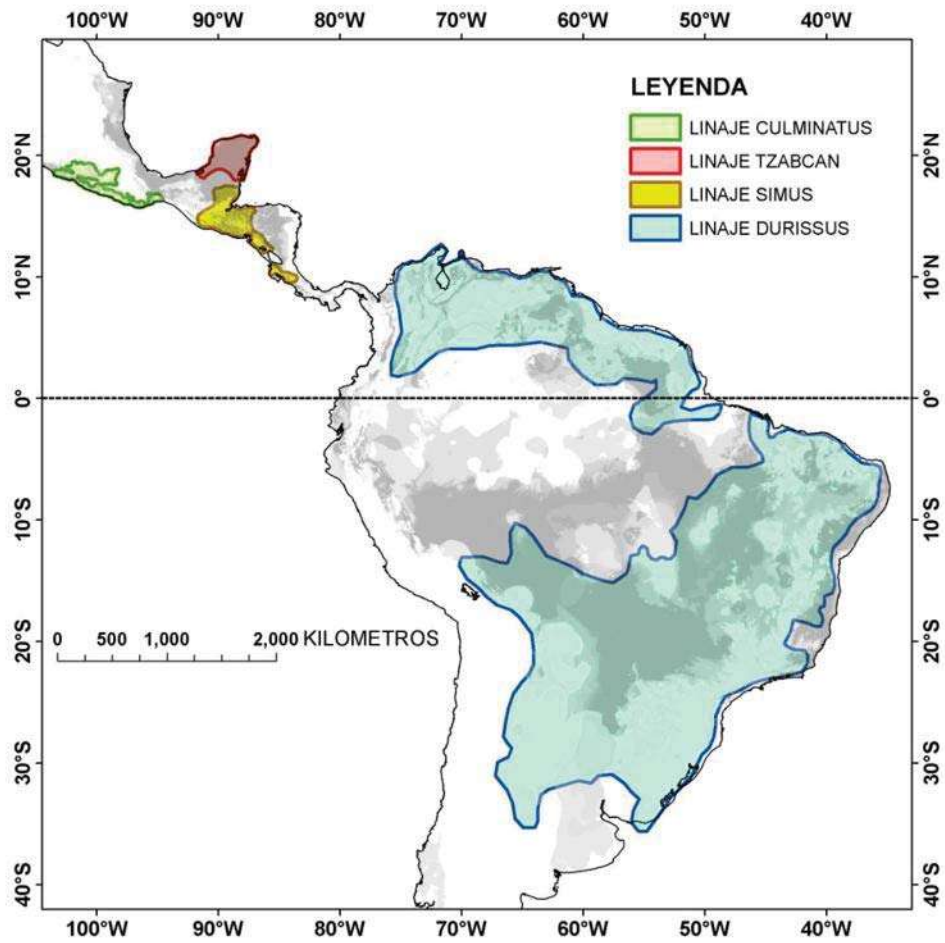


Figura 3. Se muestra la distribución de los linajes de acuerdo a la interpretación de Campbell & Lamar (2004). En el fondo se observa (en escala de grises) el mapa de distribución del linaje *tzabcan* para las condiciones ambientales actuales, como ejemplo de coincidencia entre la distribución conocida y la predicha en este trabajo.

Conservacionismo de nicho. Como se mencionó, los modelos de nicho ecológico de los linajes muestran restricciones ecológicas, en relación al rango total de condiciones disponibles en el área de estudio, en el contexto de los conjuntos de variables usados. De manera general, los modelos caen en un rango relativamente estrecho del espectro total de valores de las variables. Por ejemplo, el linaje de *C. tzabcan* se encuentra entre los 19 y 28 °C de temperatura media anual y los 32 y 492 cm de precipitación, para las variables climáticas actuales. En lo referente a las variables paleoclimáticas, los valores de temperatura media anual varían de los 15° a los 24 °C, mientras que la precipitación media anual va de 75 a 549 cm. (Fig 4).

Los modelos de nicho ecológico de cada linaje predicen la distribución geográfica de los otros linajes, como se mencionó anteriormente, sugiriendo de manera general el conservacionismo de las características del nicho ecológico (Peterson et al, 1999; Soberon & Peterson, 2004; Kambhupati & Peterson, 2007). Tal conservacionismo se refleja en una cierta similitud en la distribución geográfica potencial de los linajes (Fig. 2), así como en la buena significación de las pruebas estadísticas realizadas. No obstante, existen diferencias entre los linajes. El ejemplo más claro lo encontramos en el mapa de distribución potencial obtenido con las localidades de ocurrencia del linaje *C. culminatus*, el cual no anticipa la presencia del linaje *C. tzabcan* en la península de Yucatán. Esto podría sugerir que ambos linajes son relativamente distintos ecológicamente, considerando que dentro del complejo de cascabel neotropical, son dos linajes bastante antiguos, que se diferenciaron mucho antes de la formación de las poblaciones sudamericanas del grupo.

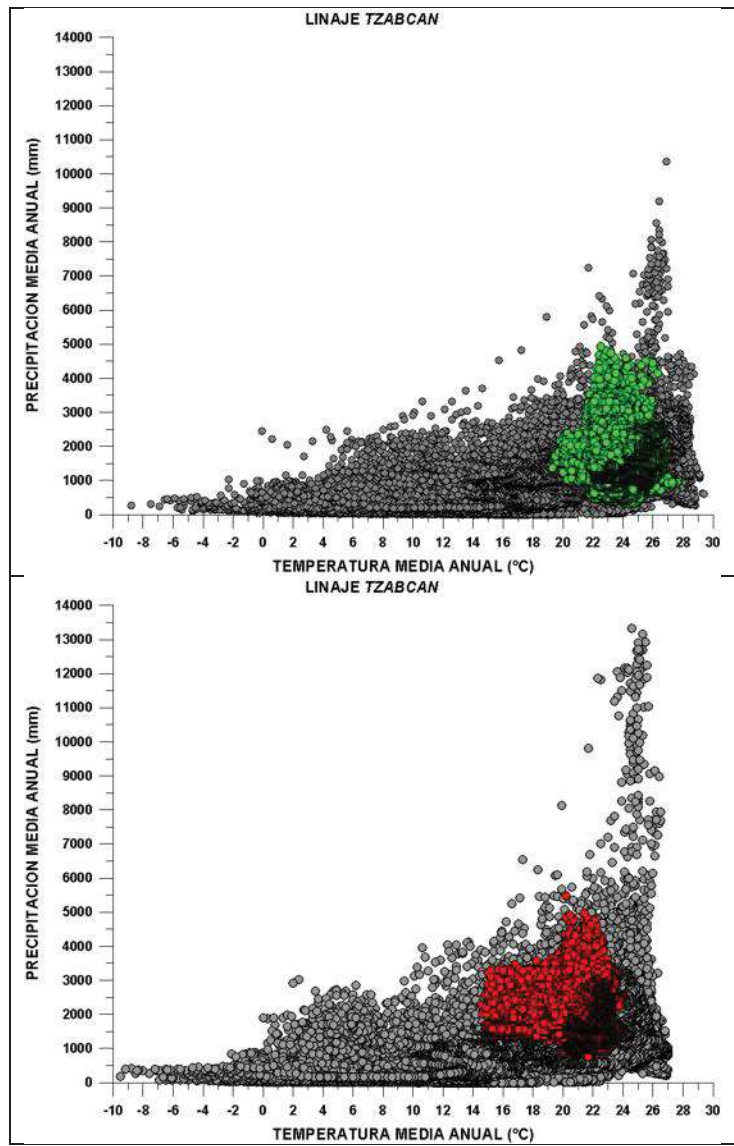


Figura 4. Visualización del nicho ecológico del linaje *C. tzabcan*, en el espacio bidimensional definido por la temperatura media anual y la precipitación media anual. Se observa que en relación al nicho fundamental (círculos grises), el nicho realizado es relativamente estrecho (círculos verdes para la proyección actual y círculos rojos para la proyección al último glacial máximo).

Cuadro 3. Análisis de χ^2 para los modelos con datos climáticos actuales.

MODELO	LINAJE	AREA PROPORCIONAL PREDICHA PRESENTE	AREA PROPORCIONAL PREDICHA AUSENTE	n	OBSERVADOS PREDICHOS	OBSERVADOS NO PREDICHOS	ESPERADOS PREDICHOS	ESPERADOS NO PREDICHOS	χ^2	p
CULMINATUS	TZABCAN			44	0	44	192	57	195	9.60E-44
	SIMUS	0.229	0.771	64	35	29	280	83	249	8.18E-63
	DURISSUS			166	32	134	726	215	694	7.30E-160
TZABCAN	CULMINATUS			50	18	32	92	109	114	8.18E-22
	SIMUS	0.543	0.457	64	46	18	118	140	150	1.82E-27
	DURISSUS			166	113	53	306	363	386	1.77E-68
SIMUS	CULMINATUS			50	44	6	96	104	121	9.60E-23
	TZABCAN	0.519	0.481	44	40	4	85	91	107	3.31E-20
	DURISSUS			166	120	46	320	345	384	1.52E-71
DURISSUS	CULMINATUS			50	44	6	64	227	221	1.15E-15
	TZABCAN	0.779	0.221	44	44	0	56	199	202	5.76E-14
	SIMUS			64	62	2	82	290	291	1.29E-19

Cuadro 4. Análisis de χ^2 para los modelos con datos al último glacial máximo.

MODELO	LINAJE	PROPORCION DE AREA PREDICHA PRESENTE	PROPORCION DE AREA PREDICHA AUSENTE	n	OBSERVADOS PREDICHOS	OBSERVADOS NO PREDICHOS	ESPERADOS PREDICHOS	ESPERADOS NO PREDICHOS	χ^2	p
CULMINATUS	TZABCAN			44	0	44	202	56	204	8.41E-46
	SIMUS	0.218	0.782	64	31	33	294	82	264	8.41E-66
	DURISSUS			166	40	126	761	212	719	1.35E-167
TZABCAN	CULMINATUS			50	48	2	64	227	227	1.19E-15
	SIMUS	0.780	0.220	64	64	0	82	291	295	1.33E-19
	DURISSUS			166	129	37	213	755	716	3.37E-48
SIMUS	CULMINATUS			50	46	4	95	106	123	1.94E-22
	TZABCAN	0.527	0.473	44	43	1	84	93	111	6.17E-20
	DURISSUS			166	71	95	315	351	376	1.56E-70
DURISSUS	CULMINATUS			50	38	12	65	222	209	9.29E-16
	TZABCAN	0.774	0.226	44	41	3	57	195	193	4.76E-14
	SIMUS			64	43	21	83	284	262	9.76E-20

DISCUSIÓN

En este estudio, se exploraron los nichos ecológicos modelados de los linajes que forman el complejo de cascabel neotropical en México, Centroamérica y Sudamérica. Dada la alta predictibilidad mostrada por los modelos, para ambos períodos de tiempo, encontramos que el conservatismo de nicho ecológico ha tenido un papel importante en la evolución del complejo. Como se observó en los resultados, la variación de las condiciones ambientales entre ambos períodos de tiempo es relativamente pequeña, sin embargo, los patrones generales de distribución de las variables ambientales difieren en ambos períodos de tiempo. Esto es importante, debido a que dada la aparente conservación del nicho ecológico del complejo de cascabel neotropical, el cambio en la distribución de los linajes siguió los cambios en los patrones climáticos. Wüster *et al.* (2005), señalan que los linajes de México y Centroamérica son linajes antiguos cuyas divergencias equivalen al nivel de especie. Mientras que todas las cascabeles sudamericanas se encuentran estrechamente relacionadas, como resultado de un evento de radiación evolutiva muy reciente. Las poblaciones de la Península de Yucatán y del sudoeste de México representan dos especies distintas (*C. tzabcan* y *C. culminatus*). Mientras que la especie *C. simus* quedaría restringida al sur de México y a Centroamérica. Por otro lado, las poblaciones sudamericanas de la cascabel neotropical (*C. durissus*), según los datos moleculares (Wüster *et al.*, 2002; Wüster *et al.*, 2005), están estrechamente relacionadas entre sí, indicando un origen relativamente cercano. Pero un elemento común en este grupo de serpientes es el hábitat preferido por estas: bosques tropicales secos, matorrales espinosos, pastizales y claros relativamente secos dentro del bosque tropical perennifolio, pero están completamente ausentes del bosque tropical perennifolio. Sin embargo, los mapas de distribución de los linajes derivados a partir de las variables paleoclimáticas, parecen apoyar, en el contexto espacial, lo que Wüster *et al.* (2005) denomina como una progresión gradual de colonización desde el Centro de origen en México hacia el norte

de Sudamérica y a través de la cuenca amazónica, basados en sus datos moleculares (Fig. 5). De especial importancia para la radiación sudamericana del grupo son las variaciones climáticas y de vegetación ocurridas durante el pleistoceno. Las evidencias de monofilia y los bajos niveles de divergencia genética entre tales poblaciones parecen ser consistentes con la hipótesis de que el grupo invadió Sudamérica hace 2-1.5 millones de años, después del surgimiento del Istmo de Panamá (Quijada-Mascareñas *et al.*, 2006), y que la distribución actual del linaje *C. durissus* al norte y al sur de la cuenca amazónica pudieron estar asociados a cambios en la distribución del bosque tropical perennifolio que permitieron la formación de un corredor continuo de distribución del linaje a lo largo del centro de la cuenca durante el Pleistoceno (Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007), seguido por un fenómeno de vicarianza al cerrarse tal corredor de vegetación sabanoide seca, justo como lo muestran las variables ambientales usadas en este estudio, para ese período de tiempo (Fig. 5).

Una de las limitaciones del estudio es la carencia de datos del registro fósil de los linajes, que permitiera realizar una modelación con estos para el Pleistoceno, como lo hicieron Martínez-Meyer & Peterson (2006).

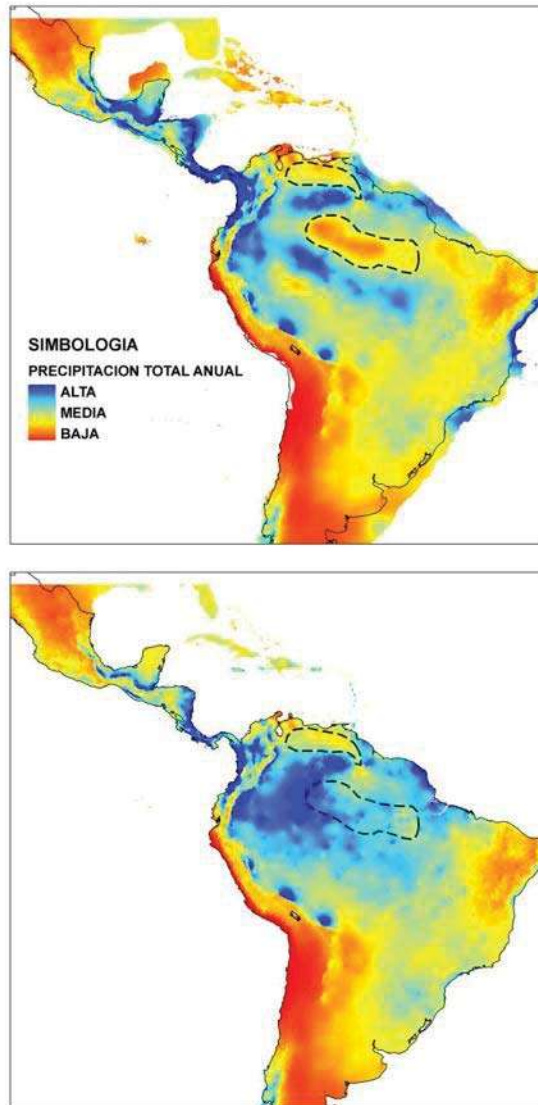


Figura 5. Comparación entre las condiciones de humedad del área de estudio para los períodos del último glacial máximo (arriba) y actual (abajo). Las líneas punteadas muestran dos sitios: uno al norte de la amazonía y el otro dentro de la misma. Durante el último glacial máximo las condiciones de humedad eran más secas.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. P., D. Lew, and A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**: 211-232.
- Campbell, J. A. and W. W. Lamar. 2004. *The venomous reptiles of the western hemisphere*. Cornell University Press.
- Estes R. and A. Báez. 1985. Herpetofauna of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In: *The Great American Biotic Interchange* (eds Stehli FG, Webb SD), pp. 139–197. Plenum Press, New York.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427-433.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**: 415-427.
- Kambhupati, S., and A. T. Peterson. 2007. Ecological niche conservation and differentiation in the wood-feeding cockroaches, *Cryptocercus*, in the United States. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 457-466.
- Klauber L. M. 1972. *Rattlesnakes. Their habits, life histories and influence on mankind*. 2nd edition. University of California Press, Berkeley.
- Martínez-Meyer, E., and A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* **33**: 1779-1789.
- Peterson, A. T., J. Soberón, and V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**:1265-1267.

- Place, A. J. and C. I. Abramson. 2004. A quantitative analysis of the ancestral area of rattlesnakes. *Journal of Herpetology* 38 (1): 152–156.
- Quijada-Mascareñas, A. & W. Wüster. 2006. On the origins and dispersal of Neotropical rattlesnakes in South America. *Canadian Association of Herpetologists Bulletin* 14: 6-12.
- Quijada-Mascareñas, J. A., J. E. Ferguson, C.E. Pook, M.G. Salomao, R.S. Thorpe & W. Wüster. 2007) Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *Journal of Biogeography* 34: 1296-1312.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Stockwell, D. R. B., and I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33: 385-390.
- Stockwell, D. R. B., and D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. of Geographical Information Science* 13: 143-158.
- Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519-539.
- Wüster, W., Ferguson, J. E. Quijada-Mascareñas, Pook, C. E., Salomao, M G. and R.S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14: 1095-1108.
- Wüster, W., Salomao, M. G., Quijada-Mascareñas, J. A., Thorpe, R. S. and BBBS. 2002. Origin and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In *Biology of the Vipers* (G.W. Schuett, M. Haggren, M.E. Douglas & H.W. Greene, eds.), pp. 111-128. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.

CAPITULO IV
DISCUSION GENERAL

En este trabajo se exploraron tres aplicaciones de la modelación espacial del nicho ecológico. En primera instancia, se hace un análisis de las características geográficas de los sitios de anidación del loro corona lila, en una aplicación en la que no se usan algoritmos sofisticados para modelar, sino una metodología más tradicional, dentro del ambiente de los sistemas de información geográfica, pero que nos permitió contribuir al entendimiento de las preferencias de anidación de la especie. Al relacionar características tales como la elevación, pendiente y orientación de los sitios mediante un índice de posición topográfica, con la cobertura vegetal de la costa michoacana, fue posible establecer que las condiciones actuales de anidación de la especie han cambiado, moviéndose de la planicie costera con selva mediana (actualmente transformada a un ambiente esencialmente agrícola y ganadero), a las áreas montañosas de la costa michoacana en donde la selva mediana se presenta sólo en sitios asociados esencialmente a laderas pronunciadas y cañadas protegidas. Para la conservación de la especie, es esencial preservar los refugios de selva mediana, todas las áreas sobre laderas escarpadas deben ser restauradas a su condición forestal, a fin de proporcionar hábitat para toda la vida silvestre, como es el caso del Loro corona lila, evitando la erosión del suelo y promoviendo actividades económicas alternativas, tales como la recreación y el turismo, sobre áreas costeras accidentadas.

El otro aspecto que se exploró, fue la aplicación de la modelación del nicho ecológico a los movimientos estacionales que el loro corona lila presenta en sus períodos reproductivo y no-reproductivo en el estado de Michoacán. La expresión espacial de los movimientos estacionales de la especie es relevante para su conservación, especialmente porque los mapas de distribución potencial obtenidos para cada época, muestran diferencias significativas en su superficie. El cruzamiento de dichos mapas con los sistemas de áreas naturales protegidas existentes en el estado mostró que no existe una representación adecuada de los hábitats que la especie usa

(bosque tropical caducifolio, selva mediana y una extensión menor de bosques de pino-encino), que permita asegurar la permanencia de la especie en la región, a pesar de que Michoacán contiene una proporción importante del área de distribución total de la especie en México.

El considerar la estacionalidad como un componente importante al modelar el nicho ecológico de las especies (si presentan este fenómeno) es de gran relevancia, pues en la mayoría de los estudios de este tipo, no se hace una separación de las localidades de presencia por su componente de estacionalidad, lo que genera resultados de distribución potencial que difieren de aquellos obtenidos para los modelos estacionales y que pueden llevar a la toma de decisiones equivocadas, especialmente en aspectos tales como el establecimiento de áreas naturales protegidas que sólo permiten conservar una parte de los recursos utilizados por una especie de tales características.

Finalmente, se exploró la aplicación de la modelación del nicho ecológico a la comprensión de la variación del nicho ecológico a lo largo del tiempo, al analizar la distribución potencial de los linajes del complejo de la cascabel neotropical, considerando dos conjuntos de variables bioclimáticas correspondientes a las condiciones prevalecientes durante el último glacial máximo (ca. 21,000 años) y las condiciones actuales. El trabajo aporta en dos direcciones la primera tiene que ver con la cuestión del conservacionismo de nicho entre los linajes y la segunda, aporta a la problemática referente a la distribución actual del linaje de *Crotalus durissus* en Sudamérica, al brindar una expresión espacial a las hipótesis sobre el origen de las poblaciones sudamericanas a partir de estudios de filogenética molecular, que plantean la posibilidad de la existencia de refugios pleistocénicos que permitieron a la cascabel neotropical invadir las porciones norte y sur

de la cuenca amazónica. No creemos que los resultados presentados sean totalmente concluyentes, pero sí que abren nuevas posibilidades de enfoque al problema.

Es importante señalar que modelar el nicho ecológico de las especies en un contexto explícitamente espacial, sólo es posible debido al desarrollo tan importante que han tenido campos como la bioinformática, que permite tener al alcance de la mano, grandes bases de datos de registros geo-referenciados de presencia de especies. Por otro lado está el desarrollo de bases de datos globales de variables topográficas, de cobertura vegetal y climática. De estas últimas, la posibilidad de tener coberturas para las condiciones del pasado, presente y futuro, contribuye a la mejor comprensión de los efectos que el cambio climático ha tenido en la distribución y supervivencia de las especies. Sin embargo, es claro que uno de los principales problemas de esas bases de datos es la resolución, pues aunque para la escala global que fueron diseñadas tienen una excelente resolución (celdas de 1 km), a escalas más finas se carece, en la mayoría de los casos de cobertura adecuada. Cuando se trata de resolución fina, es necesario desarrollar las bases de datos adecuadas a partir de la información existente, con la correspondiente inversión de tiempo, que en algunos casos puede consumir hasta un 70% del tiempo dedicado a una investigación.

Aunque en este trabajo sólo se modeló con algoritmos genéticos, en la actualidad se cuenta con una variedad de propuestas para modelación muy amplia, que deben ser evaluadas cuidadosamente en su aplicación.

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- Anderson, R. P., Gómez-Laverde, M. and A. Townsend Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology & Biogeography* 11: 131-141.
- Anderson, R. P., D. Lew, and A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**:211-232.
- Bojórquez-Tapia, L. A., Balbanera, P. and A. D. Cuarón. 1994. Biological inventories and computer databases: their role in environmental assessments. *Environmental Management* 18: 775-785.
- Chase, J. M. and M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chefaoui, R. M., J. Hortal, and J. M. Lobo. 2005. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species. *Biological Conservation* **122**:327-338.
- Contreras Medina, R. and I. Luna Vega. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* **16(6)**: 1803-1821.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson. London.
- Escalante Espinosa, T. 2003. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología* **74**:211-237.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. & Li, H.W. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience* 52: 483-498.
- Fedra, K. 1993. GIS and environmental modelling. *In*: Goodchild, M. F., Parks, B. O. and L. T. Steyaert (Eds). *Environmental modeling with GIS*. Oxford University Press. New York. Pp: 35-50.

- Ganeshiah, K. N., N. Barve, N. Nath, K. Chandrashekara, M. Swamy, and R. U. Shaankar. 2003. Predicting the potential geographical distribution of the sugarcane woolly aphid using GARP and DIVA-GIS. *Current Science* **85**:1526-1528.
- Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz, and A. T. Peterson. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**:497-503.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* **34**:427-433.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-Niche Factor Analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* **83**: 2027-2036.
- Hirzel, A. H., and R. Arlettaz. 2003. Environmental-envelope based habitat-suitability models. *1st Conference on Resource Selection by Animals*: 67-76.
- Holloway, G. J., G. H. Griffiths, and P. Richardson. 2003. Conservation strategy maps: a tool to facilitate biodiversity action planning illustrated using the heat fritillary butterfly. *Journal of Applied Ecology* **40**:413-421.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**:415-427.
- Jones, P. G., and A. Gladkov 1999. FloraMap: A computer tool for predicting the distribution of plants and other organisms in the wild. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.

- Lehmann, A., J. M. Overton, and J. R. Leathwick. 2002. GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling* **157**:189-207.
- Leibold, M. A. y P. Geddes. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15:117-129.
- Losos, J. B., M. Leal, R. E. Glor, K. Queiroz, Hertz, P. E., L. Rodriguez Schettino, A. Chamizo Lara, T. R. Jacman, and A. Larson. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* **424**:542-545.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, and W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* **13**: 305-314.
- Mc Nally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- Milesi, F. A. y J. L. de Casenave. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* 15:131-148.
- Nix, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pages 4-15 in R. Longmore, editor. *Atlas of elapid snakes of Australia*. Australian Government Publishing Service, Canberra.
- Ortega-Huerta, M. A. and A. T. Peterson. 2004. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distributions*, **10**: 39–54.
- Parra, J. L., C. H. Graham, and J. F. Freile. 2004. Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecogeography* **27**: 350-360.
- Pearson, R. G., T. P. Dawson, P. M. Berry, and P. A. Harrison. 2002. SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* **154**:289-300.

- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* **78**: 419-433.
- Peterson, A.T. (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* **3**: 59–72.
- Peterson, A. T., L. G. Ball, and K. P. Cohhon. 2002. Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling. *Ibis* **144**:27-32.
- Peterson, A. T., and R. D. Holt. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* **6**: 774-782.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier, and D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*:626-629.
- Peterson, A. T., and C. R. Robins. 2003. Using ecological-niche modeling to predict barred owl invasions with implications for spotted owl conservation. *Conservation Biology* **14**: 1162-1165.
- Peterson, A. T., J. Soberón, and V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**:1265-1267.
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Martínez-Meyer, E. and A. G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* **195**: 229–236.
- Phillips, S., R. P. Anderson, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**: 231-259.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**: 349-361.
- Quijada Mascareñas, J. A., Ferguson, J. E., Pook, C. E., Salomao, M. G., Thorpe, R. S. and W. Wüster. 2007. Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian

- biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *Journal of Biogeography* 34: 1296–1312.
- Quijada Mascareñas, J. A. and W. Wüster. 2006. On the Origins and Dispersal of Neotropical Rattlesnakes in South America. *Bulletin of the Canadian Association of Herpetologists* 14: 6-12
- Robertson, M. P., M. H. Villet, and A. R. Palmer. 2004. A fuzzy classification technique for predicting species' distributions: applications using invasive alien plants and indigenous insects. *Diversity and Distributions* 10:461-474.
- Rowe, R. J. 2005. Elevational gradient analyses and the use of historical museum specimens: a cautionary tale. *Journal of Biogeography* 32:1883-1897.
- Sánchez-Cordero, V., Cirelli, V., Munguía, M., and S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species' ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics* 2: 11-23.
- Soberon, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10(12), 1115–1123.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Stockwell, D. R. B., and I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33:385-390.
- Stockwell, D. R. B., and D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. of Geographical Information Science* 13:143-158.
- Swenson, N. G. 2005. GIS-based niche models reveal unifying climatic mechanisms that maintain the location of avian hybrid zones in a North American suture zone. *Journal of Evolutionary Biology* 19:717-725.

- Thuiller, W., S. Lavorel, and M. B. Araujo. 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* **14**:347-357.
- Vandermeer, J.H. (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**(1): 107–132.
- Vázquez, D. P. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* **15**: 149-158.
- Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36**: 519-539.
- Wüster, W., J. E. Ferguson, J. A. Quijada-Mascareñas, C. E. Pook, M. G. Salomao, and R. S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* **14**:1095-1108.

INDICE ALFABÉTICO

#	
χ^2	49
A	
AICA	48, 53
algoritmo genético	5, 42, 65
algoritmos	vii, 8, 83, 85
<i>Amazona finschi</i>	4, 13, 14, 31, 34, 37, 38, 55, 57
Amazonía	5, 61
Aquila	4, 13, 16, 17, 18, 19, 22
ArcGis	69
ArcView	21, 32
áreas naturales protegidas	vii, 2, 5, 37, 43, 47, 53, 83, 84
Argentina	5, 61, 64
aspecto	vii, 17, 21, 30, 39, 41, 52, 83
<i>Astianthus viminalis</i>	23
<i>Astronium graveolens</i>	22, 27
AVHRR	41
B	
BIOCLIM	66
Biodiversidad	2, 33, 34, 56, 57, 64
<i>Brosimum allicastrum</i>	22
C	
<i>C. culminatus</i>	62, 69, 70, 74, 77
<i>C. durissus</i>	62, 63, 64, 69, 77
<i>C. durissus totonacus</i>	62
<i>C. molossus</i>	62
<i>C. simus</i>	62, 64, 77
<i>C. totonacus</i>	62
<i>C. tzabcan</i>	62, 64, 69, 70, 74, 75, 77
<i>Caesalpinia</i>	22
cambio climático	1, 4, 8, 9, 85
casabel neotropical	vii, 62, 64, 72, 74, 77, 84
<i>Cedrela mexicana</i>	22
<i>Celaenodendron mexicanum</i>	22, 27
Centroamérica	61, 62, 64, 77
Cerro Tancítaro	39
Ch	
Chamela	15, 27
C	
CITES	15, 31, 55
Coahuayana	4, 13, 16, 17, 18, 19, 22, 28
cobertura vegetal	vii, 41, 65, 83, 85
colecciones científicas	2, 10, 64
Community Climate System Model	65
conservación	vii, 1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 15, 30, 43, 48, 52, 53, 61, 77, 83, 87
conservacionismo del nicho	4, 61
Continuo de Elevaciones Mexicano	20
<i>Cordia</i>	19, 22
<i>Crotalus</i>	vii, 5, 62, 64, 81, 84, 91, 92
Cuenca Baja del Balsas	39, 48, 51
Cuixmala	15
D	
Desktop GARP	41
distribución	vii, x, 1, 2, 3, 5, 7, 8, 9, 14, 15, 16, 21, 25, 28, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 53, 64, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 74, 77, 83, 84, 85
E	
ecología	2, 3, 6, 7, 9, 61
elevación	vii, ix, 4, 13, 17, 20, 22, 23, 26, 27, 28, 39, 41, 47, 50, 51, 83
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	19, 22
espacio ecológico	41, 43, 52, 69
evolución	2, 5, 61, 77

G		P	
GARP	4, 37, 41, 42, 46, 58, 65, 66, 81, 88, 91	Pacífico	4, 14, 15, 16, 17, 18, 38, 39, 47, 50, 56
GBIF	2, 64	parámetro de concentración k	25
Golden Graphics Grapher 5	69	Parque Nacional Volcán de Tancítaro	47
Guerrero	16	pendiente	13
I		Península de Yucatán	62, 77
índice de posición topográfica ...	vii, 13, 17, 21, 27, 83	Playas de Maruata-Colola y Mexiquillo	47
índice de vegetación de diferencia normalizada	41	prueba de Rayleigh	21, 25
Inventario Nacional Forestal	39	prueba de Rayleigh (Z)	21
IPT	21	R	
J		regiones terrestres prioritarias	43, 48, 53
Jalisco	15, 39	REMIB	2, 64
L		Reserva de la Biosfera	15
<i>Lysiloma</i>	19, 23	<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	23
M		S	
México.vii, 4, 5, 12, 13, 14, 15, 28, 31, 32, 33, 34, 36,	37, 38, 53, 55, 56, 57, 61, 62, 64, 77, 84, 87	serpientes de cascabel	5, 62
Michoacán	vii, 4, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 29, 31,	Sierra Madre del Sur	16, 38, 39
	32, 33, 37, 39, 48, 53, 56, 83	Sierra Madre Oriental	38
modelación vii, x, 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 37, 43, 51, 61, 63,	64, 65, 66, 69, 78, 83, 84, 85	SIG	1, 2, 3, 4, 7, 13, 20, 41, 43
		Sonora	14, 34, 38, 57
		Statística 7	69
		Sudamérica	vii, 5, 62, 64, 77, 84
N		T	
nicho “Eltoniano”	7	<i>Tabebuia rosea</i>	22
nicho “Grinnelliano”	6	U	
nicho ecológico... vii, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 37, 40, 41,	44, 46, 47, 49, 50, 51, 61, 63, 64, 65, 70, 74, 75,	UICN	15
	77, 83, 84, 85	último glacial máximo vii, 5, 64, 65, 71, 75, 76, 79, 84	
nicho fundamental	3, 7, 61, 70, 75	V	
Norma Oficial Mexicana	15, 34	variables bioclimáticas	vii, 64, 65, 84
		vicarianza	78
O		W	
Oaxaca	14	Worldclim	65
<i>Orbignya guacoyule</i>	22		
orientación	vii, 4, 13, 17, 25, 29, 30, 51, 52, 83		

ANEXO DIGITAL