



Universidad Autónoma Metropolitana Unidad
Iztapalapa

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

**“La escala espacial y los patrones de riqueza y endemismo de reptiles
(Serpentes) en la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del
Balsas”.**

Tesis que presenta

Abel Antonio Buelna Chontal
Matricula: 2183801909

Para obtener el grado de
Maestro en Biología

Directora: Dra. Claudia Ballesteros Barrera

Jurados:

Dr. Adrian Leyte Manrique
Dra. María del Rocío Zárate Hernández
Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta
Dr. Erick Alejandro García Trejo

Iztapalapa, Ciudad de México, agosto de 2021

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
Pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT

Declaración de originalidad

El que suscribe **Abel Antonio Buelna Chontal**, alumno del posgrado **Maestría en Biología**, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: "**La escala espacial y los patrones d riqueza y endemismo de reptiles (Serpentes) en la faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas**",

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante **los miembros del jurado y de la Comisión Académica de la Maestría en Biología** para lo obtención del grado de **Maestro en Biología** es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 25 de agosto del 2021.

Atentamente



Abel Antonio Buelna Chontal

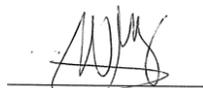
Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó
Abel Antonio Buelna Chontal
El día 10 de agosto del año 2021

Comité Tutorial y Jurado



Codirectora: **Dra. Claudia Ballesteros Barrera**



Codirectora: **Dra. Leticia margarita Ochoa Ochoa**

Luis Antonio Sánchez G.

Asesor: **Dr. Luis Antonio Sánchez González**



Sinodal: **Dr. Adrian Leyte Manrique**



Sinodal: **Dr. Erick Alejandro García Trejo**



Sinodal: **Dra. Rocío Zarate Hernández**



Sinodal: **Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta**

Agradecimientos

Agradezco al CONACyT por el apoyo brindado mediante la beca y a la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa por la extensión de beca otorgada para poder concluir el proyecto. De igual forma agradezco a todo mi Comité Tutorial por todo el apoyo y paciencia brindados durante todo el proceso.

Dra. Claudia Ballesteros Barrera (Co-Directora)

Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa (Co-Directora)

Dr. Luis Antonio Sánchez González (Asesor)

Agradezco al Dr. José Francisco Gutiérrez Mendieta coordinador de la Maestría en Biología y a toda la Maestría por darme la oportunidad de realizar este proyecto.

Agradecimientos

Antes que todo, agradezco a Dios que sin su misericordia nada de esto sería posible.

Agradezco a mi hijo Matiak por ser la mayor bendición de mi vida, gracias a ti soy el padre más orgulloso que pueda existir y porque al tenerte en mi vida, y a pesar de todas las dificultades, nunca me rendí y nunca lo haré.

A Donaji mi gran compañera de vida y que sin ella no hubiera realizado este proyecto. Gracias por animarme y creer en mí.

A mi familia que en conjunto ha hecho un buen trabajo inculcando los mejores valores.

A la Dra. Leticia Ochoa por tenerme toda la paciencia del mundo a pesar de tener muchos fallos y tropiezos. Gracias de verdad por la oportunidad de trabajar con usted.

A la Dra. Claudia Ballesteros por la oportunidad de recibirme en su grupo de trabajo y por siempre ver en el beneficio del proyecto.

Al Dr. Luis Sánchez por siempre tener la disponibilidad y la responsabilidad como mi asesor.

“La exposición de tus palabras alumbra;

hace entender a los simples”

Salmos 119:130

Índice	
Resumen	8
Introducción General	9
Capítulo 1.	
Influencia de la escala espacial sobre la riqueza y endemismo de serpientes	11
Capítulo 2.	
Factores asociados a la riqueza de serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas	55
Conclusiones Generales.....	75
Literatura Citada.....	78
Anexos.....	87

Resumen

El proyecto de tesis abarca dos capítulos, en el primero se analizan los patrones de riqueza y de endemismo de serpientes utilizando diferentes escalas espaciales en dos provincias biogeográficas de México, la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas. Se encontró que solamente en escalas espaciales amplias (cuadrantes de 0.5°) se distingue el gradiente latitudinal de riqueza, mientras que en escalas subsecuentes (cuadrantes de 0.25° , 0.125° y 0.0625°) las áreas de riqueza se concentran en zonas montañosas en la colindancia entre provincias biogeográficas. A partir de esto, se reafirma la necesidad de un análisis que considere de forma sistemática la influencia que mantiene la escala espacial sobre los patrones de diversidad. En el segundo capítulo se plantó la siguiente pregunta: ¿en qué parte del continuo de escalas espaciales se encuentra la mayor influencia de factores ecológicos e históricos sobre los patrones de riqueza de serpientes observados en cada provincia biogeográfica?, para lo cual, se realizó una regresión ponderada geográficamente entre la riqueza y la temperatura, la precipitación, la productividad y la elevación. Se concluye que en la Faja Volcánica Transmexicana a escalas espaciales amplias los factores históricos tuvieron mejores correlaciones con los patrones de riqueza, por el contrario, en escalas pequeñas fueron los factores ecológicos. Para la Cuenca del Balsas se encontró que, en escalas amplias los factores ecológicos tuvieron un mejor poder predictivo mientras que en escalas pequeñas la productividad primaria neta mantuvo una mejor asociación.

Introducción General

La distribución de la biodiversidad a lo largo de la Tierra no se presenta de manera aleatoria, sin embargo, para poder reconocer esa conformación espacial de patrones como la riqueza y el endemismo, es necesario determinar las áreas de distribución de cada una de las especies, siendo ésta, la unidad básica de análisis de patrones biogeográficos (Escalante, 2008). Los reptiles son un grupo de vertebrados muy importante para el país debido a la gran cantidad de especies que se distribuyen dentro de sus límites, haciendo que México ocupe el segundo lugar de riqueza de reptiles a nivel mundial (Wilson *et al.*, 2013). Dentro de este grupo, las serpientes también se encuentran altamente representadas y, aunado a esto, poseen distribuciones muy restringidas (53.4% con estatus de endemidad a México; Flores-Villela y García-Vázquez, 2014), por lo que resulta ser un grupo ideal con el cual se pueden implementar análisis de riqueza y endemismo.

La aproximación a las áreas de distribución se realizó mediante modelos de predicción de área, con lo que se espera tener una idea respecto a la distribución de serpientes en dos provincias biogeográficas de México con los valores más altos de riqueza y endemismo de este grupo taxonómico (Faja Volcánica Transmexicana y Cuenca del Balsas; García, 2006; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007). El uso de modelos de predicción de área resulta una herramienta adecuada, puesto que, al basarse en información de tipo climática, tiene una gran importancia en el posterior diseño de áreas de conservación que, debido a su naturaleza estática, idealmente deberían contar con nichos disponibles para las especies con el objetivo de afrontar cambios ambientales en el futuro (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2016). Una vez teniendo las áreas de distribución, se plantea la necesidad de incluir un análisis sistemático en donde se consideran distintas escalas espaciales y cómo esto influye en los patrones resultantes (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014). Los patrones de riqueza y endemismo de serpientes y su concomitante relación con la escala espacial se aborda en el capítulo 1. De esta manera, se pretende poner de manifiesto que la escala espacial es un factor determinante en la identificación de áreas de riqueza y endemismo.

En el segundo capítulo se analiza la asociación de los principales factores ecológicos e históricos (temperatura, precipitación, productividad y elevación) con los patrones de

riqueza de serpientes encontrados a diferentes escalas espaciales. Para lograr este objetivo, se realizó una regresión ponderada geográficamente con un sistema de ponderación gaussiano en donde todos los datos de entrada son ponderados de acuerdo con la distancia que mantienen con la entidad que está siendo analizada, asegurando así que se tome en cuenta la heterogeneidad del espacio geográfico mediante la elaboración de modelos independientes locales (Brunsdon *et al.*, 1996). Este análisis permite conocer en qué parte del continuo espacial desde lo local hasta lo regional se encuentra la mejor asociación entre la variable dependiente (riqueza) y, las variables independientes (factores ecológicos). Por lo que el presente trabajo tuvo como objetivo aportar más información acerca de los patrones de diversidad de serpientes en dos regiones con elevados valores de riqueza y endemismo.

Capítulo 1

Influencia de la escala espacial sobre la riqueza y endemismo de serpientes.

“Tengo mucho miedo de que las universidades resulten ser grandes puertas a la perdición, a menos que trabajen diligentemente en explicar las Sagradas Escrituras y las graben en el corazón de los jóvenes. No le aconsejo a nadie que coloque a su hijo donde las escrituras no reinen primordialmente. Toda institución en la que los hombres no estén ocupados incesantemente con la palabra de Dios se corromperá”.

Martin Luther

Introducción

La diversidad no se distribuye de manera uniforme en la Tierra, de tal forma que las áreas que albergan la mayor diversidad biológica muestran ciertas tendencias geográficas y discontinuidades en el ambiente (Espinosa *et al.*, 2008; Morrone, 2014). El tener noción de esta distribución heterogénea a lo largo del espacio nos permitirá establecer mejores estrategias en diferentes ramas de la ciencia como la biología de la conservación o robustecer las regionalizaciones dentro de la biogeografía misma (Butchart *et al.*, 2012). Uno de los patrones biogeográficos más reconocido a nivel mundial, es la clina latitudinal de diversidad, en la cual se observa baja diversidad hacia los polos, incrementándose hacia el ecuador (McCain, 2007). Sin embargo, el problema surge al tratar de dilucidar sus procesos subyacentes en gran medida a causa de no asociar adecuadamente los patrones biogeográficos con la escala espacial (Whittaker *et al.*, 2001).

De acuerdo con el párrafo anterior, las áreas de mayor riqueza comúnmente no coinciden con las áreas que albergan la mayor cantidad de endemismos (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014). Por esta razón, los patrones de riqueza y de endemismo no necesariamente mantienen una relación positiva (Ceballos y Brown, 1995), por lo cual cada uno de estos patrones, ha sido asociado a diversos procesos y teorías, por ejemplo, los patrones de riqueza se han asociado mayormente a procesos ecológicos (Whittaker *et al.*, 2001), mientras que los patrones de endemismo se han asociado con procesos evolutivos e históricos (Wiens *et al.*, 2007). Ante lo cual se plantea la necesidad de una teoría general en la cual se incluya explícitamente la importancia que tiene la escala espacial dentro de los análisis (Currie, 1991; Lyons y Willig, 1999).

Se ha planteado que distintos factores tienen una influencia única a diferentes escalas espaciales en la distribución de los organismos. Por ejemplo, a escalas muy finas (cuadrantes pequeños), las interacciones ecológicas tendrán una mayor importancia, mientras que en escalas geográficas más amplias los aspectos históricos tendrán más importancia (Levin, 1992). Así, los conceptos de escala y patrón tienen una estrecha relación y la identificación de los patrones, indudablemente tendrá que ir acompañada de la identificación de sus escalas (Powell, 1989), tanto geográficas como temporales.

En el presente trabajo se hace referencia a la escala espacial, es decir, en el sentido estrictamente geográfico. Cuando se habla de escala espacial dentro de la biogeografía, se hace referencia en primer lugar a la extensión geográfica que se está analizando, la cual puede ser determinada a partir de diferentes criterios (Willig *et al.*, 2003). El segundo componente es la elección del tamaño de grano o de cuadrícula a utilizar para analizar la extensión geográfica deseada, la elección del tamaño de cuadrantes un paso muy importante, puesto que una mala elección puede guiar a inferencias erróneas, por ejemplo, con cuadrículas muy gruesas se puede incurrir en una pérdida de información conduciendo a detectar áreas continuas, mientras que al utilizar cuadrantes muy pequeños, esas mismas áreas pueden aparecer de manera disyunta (Stommel, 1963; Wiens, 1989; Haury *et al.*, 1978; Rahbek y Graves 2000).

A mediados del siglo XIX, Hutchinson (1953) argumentó que, al detectar una distribución heterogénea en forma de parches, el uso de diferentes tamaños de grano modifica el patrón distribucional, puesto que, al considerar escalas muy amplias, la heterogeneidad aumentará y ello conducirá a observar distribuciones que son el reflejo de la escala misma y no de la realidad (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014). De igual forma, al utilizar diferentes escalas espaciales para analizar patrones de biodiversidad puede imposibilitar la comparación de estudios similares realizados a diferentes escalas (Wiens, 1989). Por lo tanto, es importante dilucidar la manera en cómo la escala geográfica influye en la estructuración de los patrones de biodiversidad observados (Rahbek, 2005).

Basado en lo anterior, Wiens (1989) sostiene que no existe una escala correcta con la cual se pueda hacer un análisis de un patrón. Por lo tanto, al conocer la importancia que tiene la escala geográfica en los patrones de biodiversidad, se debe considerar la elección de ésta sabiendo con anterioridad que organismos pequeños y grandes, no van a responder de igual forma al mismo espacio geográfico debido en parte a sus diversas historias de vida (Chave, 2013).

México alberga más de 849 especies de reptiles lo que representa cerca del 8.7% de la diversidad de este grupo en la Tierra (Wilson *et al.*, 2013). Los reptiles son un grupo ideal para analizar los patrones de riqueza y endemismo, debido a que muchas especies cuentan con distribuciones restringidas (57.2% de las especies de México son endémicas; Flores-

Villela *et al.*, 2010). De las especies de reptiles descritas en México, 385 son serpientes lo que representa el 11.4% de especies a nivel mundial (Wilson *et al.*, 2013).

En términos de endemismo, el 53.4% de las especies descritas en México son endémicas (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014), por lo que resulta un grupo ideal con el cual se pueden realizar análisis de patrones de distribución, tanto de riqueza como endemismo. Además de lo anterior, una de las principales razones por la cual utilizar grupos naturales (monofiléticos) dentro de los análisis de patrones es que, se considera toda la jerarquía taxonómica del grupo, de esta forma se espera obtener una buena relación entre las áreas agrupadas como clados (Shigueo, 2006).

La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es una de las zonas con mayor endemismo de reptiles en México (Flores-Villela *et al.*, 2010), por lo que se ha determinado que, factores históricos como la topografía y las condiciones ambientales jueguen un papel muy importante al restringir su distribución a condiciones muy particulares (Qian Y Ricklefs, 2008; Badgley, 2010). Por otra parte, la Cuenca del Balsas (CB) es otra zona de alto endemismo para los reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006) y otros grupos de vertebrados como anfibios (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007), aves (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2007), mamíferos (Escalante *et al.*, 2007) y peces (Martínez-Aquino *et al.*, 2007) lo cual, entre otros factores es debido principalmente a que ecosistemas como la selva baja caducifolia, que se cuentan entre los más diversos en México, se han mantenido a lo largo del tiempo a pesar de las amenazas sobre todo de tipo antropogénico, manteniendo un gran número de especies endémicas (Ceballos y García, 1995; García, 2006).

El presente trabajo tuvo como objetivo aportar información concerniente a los patrones de riqueza y endemismo de serpientes en la FVT y la CB, dos regiones que albergan porcentajes elevados de riqueza y endemismo de serpientes en el territorio mexicano (García, 2006; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007).

Justificación

La aproximación a los patrones de riqueza y endemismo de serpientes en México ha sido estudiada durante las últimas décadas y como resultado de ello se ha generado una base de conocimiento general acerca de la distribución espacial de este grupo taxonómico (Ochoa-

Ochoa *et al.*, 2014). No obstante, tanto los procesos que determinan los patrones de diversidad como las áreas mismas continúan siendo una gran interrogante (Escalante, 2009). Además, la mayoría de los estudios que analizan los patrones de distribución en reptiles de México, lo han hecho en áreas geográficas muy extensas (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014), por lo que deben desarrollarse estudios que consideren de manera sistemática la influencia que mantiene la escala espacial sobre los distintos patrones de diversidad, es decir, un análisis que encuentre, dentro de lo posible, la mejor escala con la cual se puedan obtener patrones inadvertidos con anterioridad (Flores-Villela, 1993; Flores-Villela y Goyenechea, 2003; Ochoa-Ochoa y Flores Villela, 2006, 2011; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014).

Antecedentes

Se han llevado a cabo pocos análisis de los patrones de riqueza y endemismo de la herpetofauna y su relación con la escala geográfica a nivel nacional. El primer trabajo es de Flores-Villela (1993), en donde se describe la distribución de los reptiles para México, precisando además su abundancia y endemismo por zonas geográficas. Las áreas de endemismo fueron delimitadas analizando los patrones de distribución de los taxa endémicos. En sus resultados, encontró que las tierras altas tropicales del centro del país albergan el mayor número de especies endémicas, argumentando que este patrón es el resultado en parte, debido a la poca capacidad de dispersión de estos organismos, especialmente si se considera a esta región como una de las regiones con la topografía más heterogénea en México, lo que ha generado una gran diversidad de microhábitats con condiciones ambientales propias. Finalmente, concluye que dentro de las tierras altas tropicales se pudo haber producido una radiación adaptativa de las poblaciones, resultando finalmente en una gran riqueza y endemismos de especies.

Posteriormente, Flores-Villela y Goyenechea (2003) hicieron una recopilación de información para explicar patrones de distribución de reptiles que habitan en México. Los autores tratan de responder si la distribución de las especies es equitativa, si el número de especies está dado por el tamaño del área de cada región, y si el número de especies endémicas y no endémicas se relaciona directamente con la riqueza total de especies. Ellos encuentran que, las especies de reptiles no se distribuyen equitativamente en todo el país, sino que algunas regiones son mucho más ricas en especies endémicas que otras, como la

Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur y la Costa del Pacífico, y, de igual forma, al considerar la riqueza por región, ésta tampoco se presenta de manera homogénea. Los resultados relacionados con la segunda hipótesis sugieren que el tamaño del área de cada región tampoco explica los patrones observados, puesto que, se esperaría que, en el Desierto de Chihuahua, el cual abarca cerca del 25% del total del territorio mexicano, se encontrara el mayor número de especies de reptiles; sin embargo, la mayor riqueza de especies se localizó en regiones con un área menor (Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur, Costa del Pacífico Planicie Costera del Golfo y las Tierras Altas de Chiapas). Finalmente, de acuerdo con la última hipótesis, las regiones con mayor número de especies endémicas son la Faja Volcánica Transmexicana, la Costa del Pacífico y la Sierra Madre del Sur argumentando que las especies ahí presentes pueden tener historias biogeográficas compartidas, principalmente en la Faja Volcánica Transmexicana, por lo que concluyen que ninguna de las tres hipótesis planteadas explica los patrones de distribución de las especies de reptiles de México.

El estudio de Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) consideró la influencia de la escala espacial en los patrones de riqueza y endemismo. En su estudio, los autores utilizaron los registros puntuales de colecta, haciendo distintos análisis con cuadros de 1°, 0.5° y a nivel de estados. De acuerdo con los cuadros de 1°, las zonas con mayor riqueza de especies de reptiles fueron el sureste de Puebla, específicamente la región de Tehuacán hasta la ciudad de Mendoza y Orizaba en el estado de Veracruz. De acuerdo con los cuadros de 0.5°, las zonas más ricas en especies fueron Orizaba y Córdoba en Veracruz, el sureste de Chiapas y el área de Tehuantepec en Oaxaca. Finalmente, al considerar ambas escalas, los autores argumentan que los cuadros con mayor riqueza y los de mayor número de registros concuerdan entre sí y también coinciden con los estados de mayor riqueza y los más colectados (Oaxaca, Veracruz, Chiapas, Guerrero y Puebla). El análisis de endemismos indicó que las áreas de endemismo concuerdan al utilizar diferentes tamaños de cuadros, sin embargo, mencionan que con los de 0.5° se obtiene una mejor resolución. La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y la Cuenca del Balsas (CB) destacan por el número de especies endémicas que alojan. Aunque no se hayan encontrado mayores diferencias en los patrones observados utilizando diferentes escalas, los autores mencionan que al cambiar de escala las áreas de endemismo resultantes pueden estar o no fragmentadas. Además, los patrones

observados pueden ser el resultado de utilizar registros puntuales de colecta sin emplear algún modelo de distribución potencial, el cual reduciría en gran medida el sesgo que existe, al haber zonas sobre exploradas y colectadas en relación con otras sin tanta tradición de colecta.

De igual forma, Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2011), realizaron un análisis de los patrones de endemismo de reptiles en el estado de Veracruz. En su estudio, los autores consideraron un tamaño de cuadro de $1/8^\circ$. De acuerdo con sus resultados, se obtuvieron 29 áreas de endemismo, la mayoría se ubicó en los límites del estado. Una gran cantidad de áreas de endemismo no se habían encontrado en un estudio del 2006 realizado por ellos mismos, argumentando que, en el estudio realizado a nivel de país, se utilizaron cuadros más grandes (escalas más amplias) y también, a que no utilizaron modelos de predicción de área de distribución.

Finalmente, Ochoa-Ochoa y colaboradores (2014), realizaron un análisis de patrones de riqueza y endemismo de reptiles a diferentes escalas geográficas utilizando modelos de área de distribución. A partir de sus resultados, los autores mencionan que solamente al considerar los cuadros de 1° , se pudo observar el patrón latitudinal de riqueza de especies, lo que se ha reportado para otros grupos de organismos. Sin embargo, al reducir la escala (cuadros de 0.5°) los autores encontraron un patrón que lo denominaron límite Neotropical en donde la mayor riqueza de endemismos de reptiles se ubicó en la zona de transición entre dos regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical), siendo esta zona la Faja Volcánica Transmexicana. Por último, al utilizar escalas más finas los autores mencionan que no fue posible observar un patrón asociado ni con la latitud ni con un límite neotropical debido a que se observaron unas pocas regiones disyuntas.

Pregunta de Investigación

¿Las áreas de riqueza y de endemismo irán cambiando al utilizar diferentes escalas de análisis?

Hipótesis

Debido a que las áreas de riqueza y las áreas de endemismo son influenciadas por diferentes factores actuando a lo largo de un continuo de escalas espaciales, se espera que, en cada una de las provincias biogeográficas analizadas, estas áreas cambien con el uso de diferentes escalas. Así, en escalas espaciales amplias, se puedan encontrar patrones anteriormente detectados como es el caso de gradiente latitudinal de riqueza, por el contrario, en escalas muy pequeñas, se esperaría encontrar la disyunción de muchas áreas, lo cual también pudiera dificultar la identificación de un patrón claro.

Objetivo general

Analizar la influencia de la escala espacial sobre los patrones de riqueza y endemismo de reptiles (Serpentes) en la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas.

Objetivos específicos

1. Encontrar patrones de riqueza potencial Serpentes en la FVT y CB a distintas escalas espaciales.
2. Encontrar áreas de endemismo potencial de Serpentes a distintas escalas espaciales utilizando diferentes aproximaciones (Análisis de parsimonia de endemismos y criterios de optimización-VNDM).

Área de estudio

Faja Volcánica Transmexicana. Provincia biogeográfica que posee 959 km de longitud y de 50 a 150 km de ancho (Figura 1). Abarca los estados de sur de Guanajuato, Ciudad de México, centro-norte del Estado de México, centro de Jalisco, norte de Michoacán, centro de Puebla, noroeste de Oaxaca, casi todo Tlaxcala y una pequeña porción al centro-oeste de Veracruz. Se sitúa entre los paralelos 17° y 21° latitud norte y entre los meridianos 96° y 105° longitud oeste. Su formación comenzó en el Oligoceno culminando en el Holoceno. Dentro de esta provincia se incluyen las elevaciones montañosas con mayor altitud del país. Se trata de una conexión entre la Sierra Madre Occidental, Oriental y del Sur, constituyendo un evento vicariante para muchos taxones (Hulsey *et al.*, 2004) y una zona de transición entre dos regiones biogeográficas, al norte la Neártica y al sur la Neotropical. La vegetación predominante son los bosques de pino-encino y pastizales alpinos (Challenger y Soberón, 2008). Dentro de la FVT se distribuye cerca del 63% de la totalidad de familias de anfibios y reptiles para todo el territorio nacional, representando cerca del 21.3% (249 especies) de la herpetofauna a nivel nacional, de las cuales 89 especies son de serpientes lo que representa el 35.5% (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007).

Cuenca del Balsas. Ubicada al sur de la FVT abarca el centro-norte de Guerrero, el sureste de Jalisco, el centro de Michoacán, toda la parte centro-sur de Morelos, el sur del Estado de México, una porción del noroeste de Oaxaca y el suroeste de Puebla entre los paralelos 17° y 19° latitud norte y entre los meridianos 97° y 103° longitud oeste (Figura 1). Contrario a la Faja Volcánica Transmexicana, las elevaciones montañosas de esta provincia no sobrepasan los 2000 m.s.n.m., al tratarse de una depresión bordeada por sistemas montañosos importantes, al norte la Faja Volcánica Transmexicana y al sur la Sierra Madre del Sur, dio como resultado que los sistemas fluviales de ambas zonas drenaran hacia el mar atravesando la propia Cuenca del Balsas. La vegetación predominante son los bosques de pino y encino en las zonas que bordean a la CB principalmente y selvas tropicales subhúmedas (Challenger y Soberón, 2008). En la actualidad no se cuenta con un inventario completo de las especies de serpientes dentro de la Cuenca del Balsas, sin embargo y como se mencionó anteriormente, se trata de una de las provincias con valores elevados tanto de riqueza como de endemismo para este grupo de vertebrados (García, 2006)

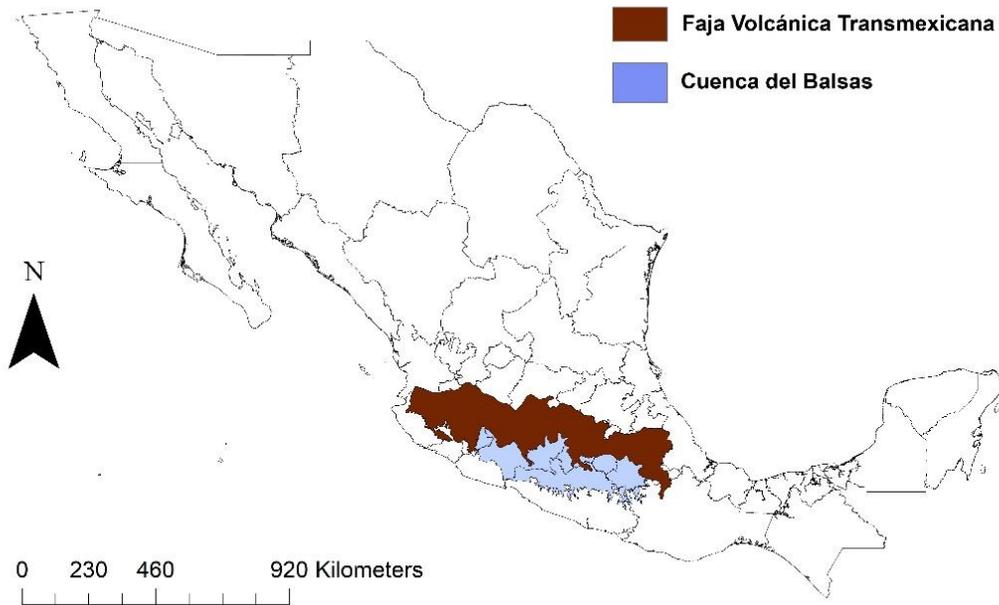


Figura 1. Ubicación de las provincias biogeográficas Faja Volcánica Transmexicana y Cuenca del Balsas (CONABIO, 1997)

Métodos

Bases de datos. Se obtuvieron los datos de colectas de serpientes a partir de la base de datos herpetológica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. La base de datos concentra información herpetológica de diferentes colecciones científicas tanto nacionales como internacionales. Se obtuvieron un total de 31250 registros. Se llevó a cabo una depuración de la base de datos de aquellos registros que tuvieran duplicados. Posteriormente, se hizo la revisión de los registros asegurándose de que éstos contaran con datos de latitud y longitud, y que su georreferencia estuviera de acuerdo con la distribución conocida de la especie, para ello se hizo una revisión de sitios web como la Lista Roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la naturaleza (IUCN; 2021), Naturalista (CONABIO, 2021) y artículos científicos que contuvieran información acerca de la distribución de las especies.

Evaluación ambiental. La evaluación ambiental consiste realizar un análisis previo de la asociación entre los datos de colecta y las variables climáticas a utilizar en los posteriores modelos, de esta forma se puede detectar aquellas localidades que quedan fuera del conjunto de ambientes (delimitado por el resto de los datos de colecta), de esta forma se analiza de manera individual cada una de estas localidades contrastándola con información conocida de la distribución de la especie en literatura especializada y, de ser necesario, no considerar su inclusión en los posteriores modelos (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Figura 2). Un segundo objetivo de este análisis es identificar si existe una elevada colinealidad entre las variables climáticas y si es el caso, eliminarlas de los modelos para no generar sesgos en los resultados. El análisis de colinealidad se realizó mediante la función del Factor de la Inflación de la Varianza llamado *vifstep* (Naimi *et al.*, 2014) dentro del paquete estadístico RStudio (RStudio Team, 2016), esta herramienta consiste en calcular la correlación de las variables mediante los cuadrados de sus respectivas correlaciones entre pares de variables eliminando aquellas que sobrepasan un valor umbral ya establecido (valor umbral (th)=10). A continuación, se hizo el recorte de cada una de las coberturas climáticas de acuerdo con la hipótesis de las áreas que históricamente han sido accesibles a las especies denominada hipótesis de Movilidad (M) de acuerdo con el modelo Biótico-Abiótico-Movilidad de Soberón y Peterson (2005) lo anterior se realizó considerando provincias herpetofaunísticas

y biogeográficas además del conocimiento actual del área de distribución que se tiene de cada especie. La decisión de establecer estas hipótesis de M estuvo en función de las capacidades de dispersión de cada especie (Soberón y Peterson, 2005). Posteriormente, se hizo una eliminación de los registros duplicados para cada uno de los píxeles de las coberturas climáticas, esto con el objetivo de que el modelo no le diera una mayor importancia a aquellos píxeles que tuvieran una gran cantidad de registros pudiendo subestimar el área de distribución (Miller *et al.*, 2007). La evaluación ambiental, el recorte de las coberturas climáticas y la eliminación de duplicados por píxel se llevó a cabo en la plataforma RStudio (Versión 1.1.463) con los paquetes mapproj (Bivand, 2019a), grid graphics (Murrell, 2018), geospatial data abstraction (Bivand, 2019b), uncertainty análisis for species distribution models (Chen *et al.*, 2019), rasters (Hijmans, 2019), lattice (Becker *et al.*, 1993) and classes and methods for spatial data (Pebesma y Bivand, 2005).

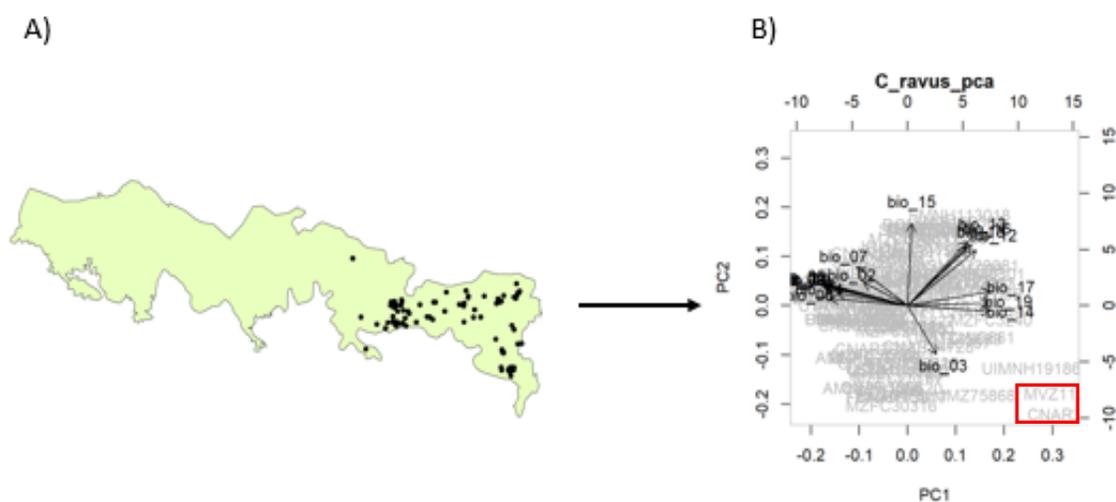


Figura 2. Esquema general de la evaluación ambiental de *Crotalus ravus*. A) localidades sin depurar; B) análisis de componentes principales de las localidades con las variables climáticas utilizadas. Las localidades marcadas en rojo son las localidades que se tendrían que revisar y considerar su inclusión en los modelos.

Modelado de las áreas de distribución. En la actualidad se han desarrollado diferentes algoritmos para modelar las distribuciones de las especies, sin embargo, cada uno de ellos tiene un desempeño particular (Tognelli *et al.*, 2009; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2016). Se empleó el algoritmo de MaxEnt (versión 3.4.1) el cual ha tenido un gran desempeño cuando se trata de muestras pequeñas de registros, situación que aplica para el presente trabajo (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2007; Escalante *et al.*, 2013). Para el modelado de

las distribuciones se utilizaron las coberturas climáticas de WorldClim con una resolución de 1 km² de acuerdo con la evaluación ambiental para cada una de las especies (Anexo 1):

1. Temperatura media anual
2. Rango diurno medio (Promedio mensual (temperatura máxima – temperatura mínima))
3. Isotermalidad
4. Estacionalidad de la temperatura
5. Temperatura máxima del mes más cálido
6. Temperatura mínima del mes más frío
7. Rango de la temperatura anual
8. Temperatura promedio del cuarto más húmedo
9. Temperatura promedio de mes más seco
10. Temperatura Promedio del cuarto más cálido
11. Temperatura promedio del cuarto más frío
12. Precipitación anual
13. Precipitación del mes más húmedo
14. Precipitación del mes más seco
15. Estacionalidad de la precipitación
16. Precipitación del cuarto más húmedo
17. Precipitación del cuarto más seco
18. Precipitación del cuarto más cálido
19. Precipitación del cuarto más frío

Se utilizó el 75% de los registros para calibrar el modelo para aquellas especies que tuvieran más de 10 registros, mientras que el restante 25% de los registros se destinó a la evaluación del modelo (Escalante *et al.*, 2013). Al momento de modelar con el algoritmo de MaxEnt se realizaron cinco corridas y, mediante un Bootstrap, se seleccionaron aleatoriamente los puntos destinados a la calibración y evaluación del modelo, seleccionando a su vez 10 000 puntos que el modelo utilizó para generar las pseudo ausencias (Figura 3A). Al final de las corridas, se seleccionó el mejor modelo de acuerdo con los valores más altos de AUC (área debajo de la curva) de evaluación, la cual es una medida que indica la probabilidad de que una localidad pertenezca al conjunto de localidades predicha como área de distribución potencial (Peterson *et al.*, 2011) (Anexo 2). Para aquellas especies con un número de registros menor a 10, se decidió utilizar el 100% para calibrar el modelo y solamente se tomaron en cuenta aquellos modelos que tuvieran un AUC de calibración mayor al 0.8 (Anexo 2). Se

obtuvo una salida de tipo logística (Figura 3B), la cual fue transformada en un mapa binario mediante valores umbrales del décimo de percentil. Se ha argumentado que los valores umbrales más bajos son muy sensibles a las localidades menos “idóneas”, generando con esto una sobre predicción de área, sin embargo, el décimo de percentil no es tan sensible a localidades extremas y por lo tanto, no tiende a hacer una sobre estimación del área de distribución de las especies (Escalante *et al.*, 2013; Radosavljevic y Anderson, 2013), lo anterior se realizó en la plataforma RStudio (*versión 3.4.1*; Figura. 3C). Finalmente se hizo el recorte de los modelos de especies con distribución amplia (especies distribuidas en ambas provincias biogeográficas), con el objetivo de tomar en cuenta de manera individual aquella distribución potencial dentro de cada una de las provincias biogeográficas (FVT y CB).

Patrones de riqueza. Con el objetivo de obtener mapas de riqueza con la menor escala posible de 1 km², correspondiente a la de las variables climáticas utilizadas, se realizó la suma de todos los modelos para cada provincia biogeográfica en formato *raster* (Figura 6 y 7). Posterior a esto, cada uno de los modelos de las áreas de distribución de las especies obtenido en formato *raster*, fue transformado a formato *shape*, con el objetivo de poder hacer la unión de todos los modelos. Lo anterior se realizó con la ayuda del programa ArcGis (versión 10.1; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014) obteniendo dos mapas, uno por cada provincia. Con los mapas resultantes se realizaron intersecciones con cuadrículas de 1/16°, 1/8°, 1/4° y 1/2° resultando en cuatro mapas intersecados por cada provincia.

Una vez que se obtuvieron los mapas intersecados, cada una de las tablas fue exportada como formato de texto delimitado por comas, a partir del cual se obtuvo una matriz de datos que contuviera a las especies en las columnas y a las celdas de la cuadrícula en los renglones, con los correspondientes valores de la presencia de las especies dentro de las celdas, lo anterior se realizó en RStudio (*versión 3.4.1*). Se realizaron las sumas totales de la riqueza contenida en cada celda mediante una hoja de cálculo Excel para obtener una tabla con dos columnas, la primera correspondiente a cada celda de la cuadrícula y la segunda a su valor total de riqueza para cada una de las ocho matrices obtenidas. Finalmente, se realizaron uniones de las tablas obtenidas con cada una de las diferentes cuadrículas para obtener los

patrones finales de riqueza a distintas escalas geográficas, lo anterior se realizó en ArcGis (versión 10.1; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014).

Patrones de endemismo. Para este análisis, se utilizaron las retículas con los mismos tamaños de cuadros que en el análisis anterior. Se optó por utilizar el análisis de parsimonia de endemismo y criterios de optimización puesto que se trata de dos de los métodos que utilizan matrices de presencia y ausencia de especies en cuadrantes como unidades de análisis (Escalante *et al.*, 2013).

- I. **Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE).** Para llevar a cabo este análisis, se generaron cuatro matrices de datos binarios para cada provincia biogeográfica correspondientes a las cuatro escalas geográficas utilizadas, las cuales incluyeron un área hipotética codificada con “0” para enraizar los cladogramas (Morrone, 1994), Este análisis se realizó a partir de una búsqueda heurística con 1,000 réplicas de adición de secuencias al azar con intercambio de ramas con la estrategia *tree bisection and reconnection* (TBR+TBR), reteniendo 10 cladogramas por réplica. Posteriormente, se obtuvo un cladograma de consenso estricto calculando los índices de consistencia (Ci) y retención (Ri). Estos análisis se llevaron a cabo con el programa NONA *ver. 2.0* en WinClada *ver. 1.00.08* (Nixon, 1999). Por último, solamente se cartografiaron los cuadrantes agrupados en los cladogramas (clados) que estuvieran geográficamente adyacentes y sustentadas al menos por dos taxones (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2011).

- II. **Criterios de optimización en VNDM.** A partir de las áreas de distribución de cada una de las especies y utilizando los mismos tamaños de cuadrículas que en los análisis previos, se realizó un análisis de endemidad para cada una de las provincias biogeográficas mediante el programa VNDM/NDM *ver. 3.1* (Szumik *et al.*, 2002). Para evaluar a las áreas candidatas (conjunto de celdas), el programa asigna un puntaje a cada especie, dependiendo de que tan bien su distribución se ajuste dentro de cada conjunto de celdas, por ejemplo, ese puntaje disminuye si una especie se encuentra parcialmente en ese conjunto de celdas, o si se distribuye por fuera de las celdas analizadas como candidatas. De esta forma, a cada conjunto de cuadrantes se

le asigna un puntaje de endemidad como resultado de la suma de los puntajes de las especies que albergan (Szumik y Goloboff, 2004). El valor de endemidad de cada cuadrante mejora debido a la cantidad de especies que tenga y al grado de concordancia entre el mismo cuadrante y sus especies (Aagesen *et al.*, 2013). Posteriormente, se implementó la regla de consenso estricto para agrupar a las áreas candidatas y de esta manera obtener las áreas de endemismo reteniendo aquellas con un valor de endemidad mayor o igual a dos (Aagesen *et al.*, 2013).

Resultados

Se obtuvieron un total de 27 637 de localidades depuradas, de las cuales 17 573 sirvieron para realizar los modelos de distribución potencial para 108 especies de serpientes para la Faja Volcánica Transmexicana, y 10 064 localidades para realizar los modelos de distribución potencial para 40 especies de serpientes de la Cuenca del Balsas (Figuras 4 y 5). En el anexo 1 se muestra las variables climáticas utilizadas en cada uno de los modelos para la FVT y la CB, y también la evaluación de los modelos mediante los valores de área debajo de la curva (AUC; Anexo 2) tanto de calibración como de evaluación.

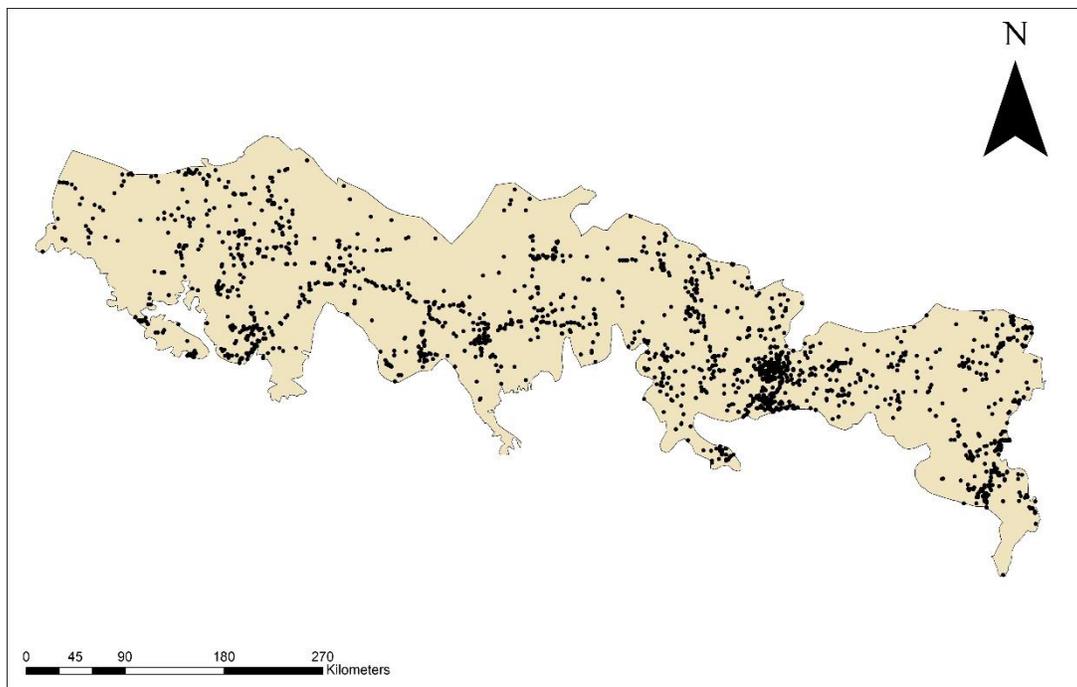


Figura 4. Localidades utilizadas para modelar las áreas de distribución de las especies de serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana.

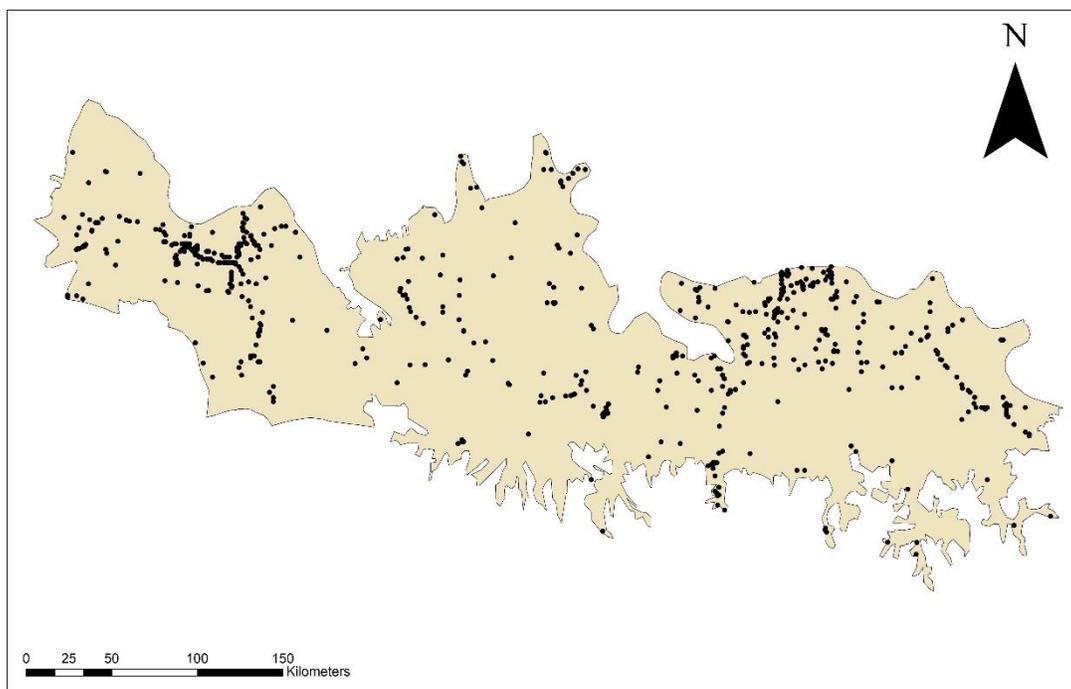


Figura 5. Localidades utilizadas para modelar las áreas de distribución de las especies de serpientes en la Cuenca del Balsas.

En la figura 6 se muestra el mapa de riqueza total de serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana obtenido a partir de la suma de los modelos de distribución potencial de todas las especies. Se observa una mayor riqueza de especies a lo largo de ladera sur de la FVT, coincidiendo con el centro-sur del estado de Jalisco, norte de Colima, centro de Michoacán, sur del estado de México y centro-sur de Puebla.

Por otro lado, la figura 7 muestra la riqueza de la Cuenca del Balsas a partir de la suma de los modelos de área de distribución de todas las especies. La mayor riqueza se concentra en la porción conocida como Alto Balsas, que corresponde con el noreste de Guerrero, noroeste de Oaxaca, suroeste de Puebla, centro-sur de Morelos y suroeste y sureste del estado de México. Por el contrario, las zonas con menor riqueza de serpientes se localizaron en la zona del Bajo Balsas que corresponde a los límites del estado de Michoacán con Guerrero.

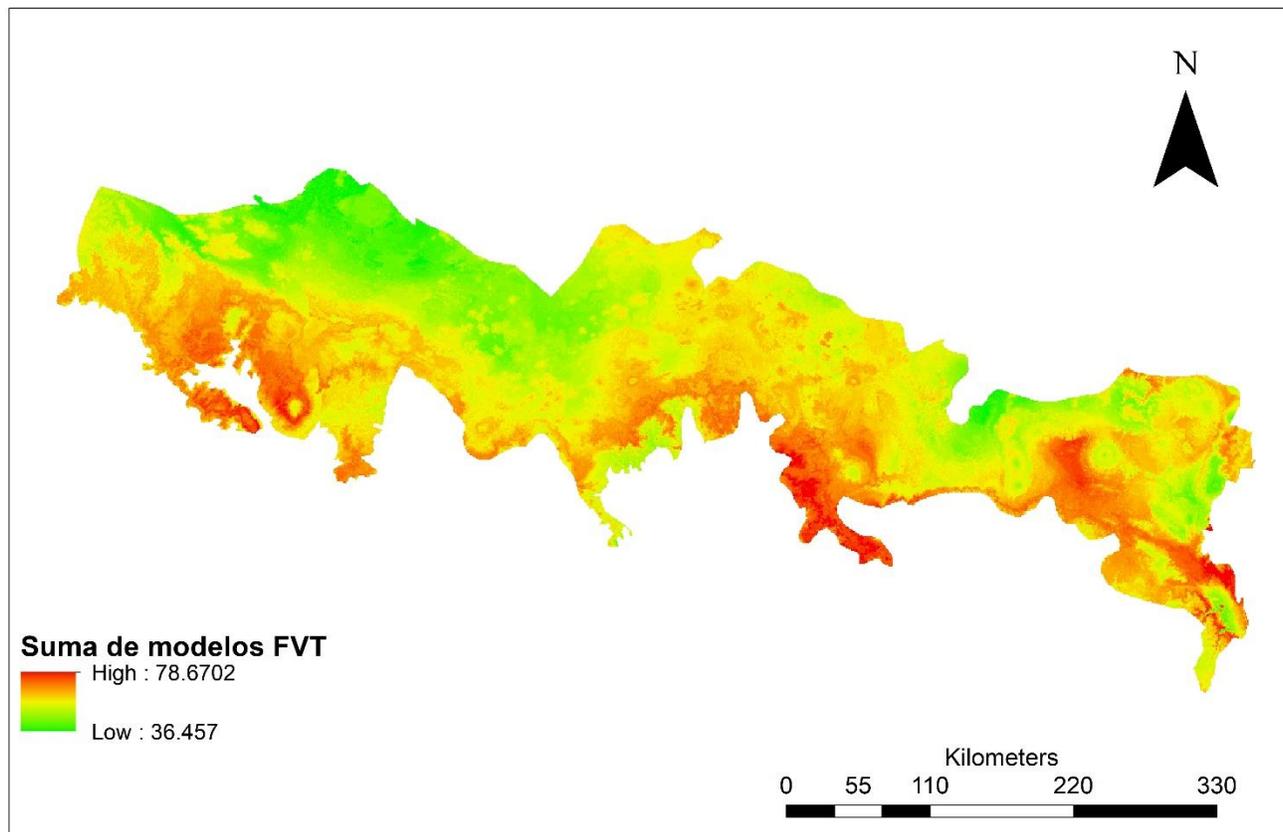


Figura 6. Suma de los modelos de distribución potencial de serpientes de la Faja Volcánica Transmexicana con una resolución de 1 km².

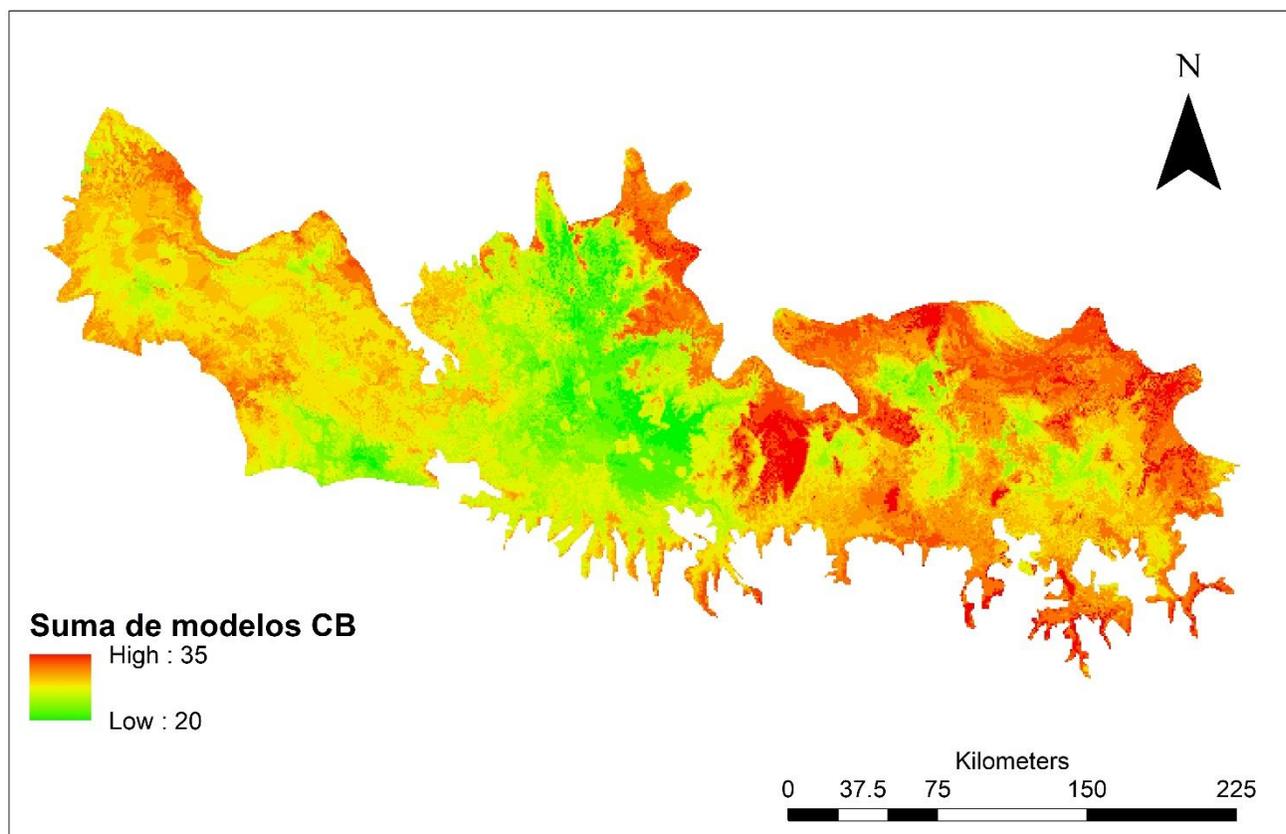


Figura 7. Suma de los modelos de distribución potencial de serpientes de la Cuenca del Balsas con una resolución de 1 km².

Riqueza de Serpientes Faja Volcánica Transmexicana. En las figuras 8-11, se muestran los mapas de riqueza de serpientes obtenidos con los modelos de áreas de distribución para las escalas de 0.5° , 0.25° , 0.125° y 0.0625° en la FVT. Con cuadros de 0.5° (Figura 8), se observa un patrón de mayor riqueza a lo largo de la ladera sur de la FVT en donde se localizaron cinco áreas de riqueza, la primera corresponde a la región circundante al volcán Nevado de Colima, entre los estados de Jalisco y Colima. La segunda área se localiza en la Cuenca Alta del Balsas. La tercera área corresponde con la colindancia entre la FVT y la CB. La cuarta área se ubica en los alrededores del volcán Pico de Orizaba entre los estados de Puebla y Veracruz. Finalmente, la quinta área se ubica en el norte de Oaxaca, en donde se conectan tres provincias biogeográficas, la FVT, la Sierra Madre del Sur y Oaxaca.

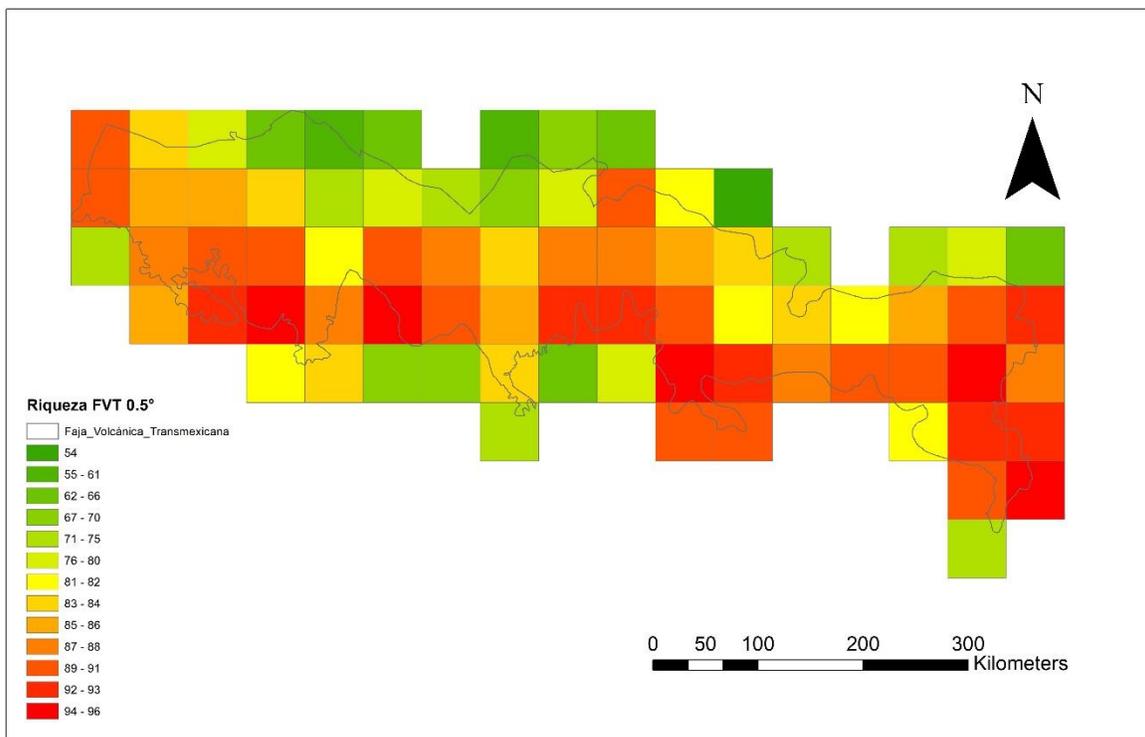


Figura 8. Riqueza de serpientes en la FVT con cuadros de 0.5° .

Con cuadros de 0.25° se observa la formación de cinco áreas de mayor riqueza (91-96 especies; Figura 9). La primera abarca la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán y el Parque Nacional Nevado de Colima entre Jalisco, la segunda se ubica en la parte noreste de Michoacán en las provincias fisiográficas Depresión del Balsas, Mil Cumbres y Sierras y Bajío Michoacano y las provincias hidrográficas Balsas y Lerma-Santiago, la tercera se localiza al noroeste del Parque Nacional Nevado de Toluca en el estado de México. La cuarta se ubica al noroeste de la Sierra de Taxco en Guerrero, y, por último, la quinta se localizó entre el sur de Puebla y norte de Oaxaca en la colindancia de la FVT con la provincia biogeográfica de Oaxaca.

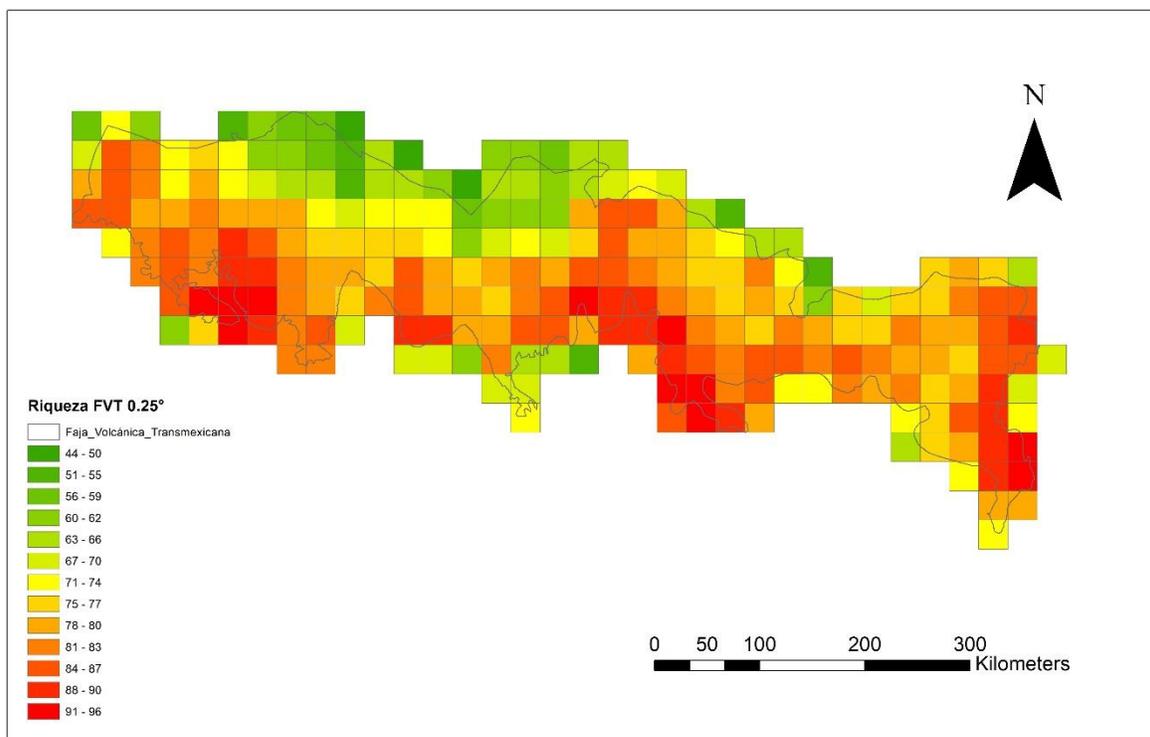


Figura 9. Riqueza de serpientes en la FVT con cuadros de 0.25° .

Con cuadros de 0.125° se identificaron ocho áreas de mayor riqueza (89-93 especies; Figura 10). La primera corresponde con la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, la segunda corresponde con el Parque Nacional Nevado de Colima, la tercera se ubica en la parte noreste de Michoacán, la cuarta abarca una porción del noroeste del Parque Nacional Nevado de Toluca, la quinta se encuentra al sur del estado de México, la sexta abarca una porción del oriente de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán en el estado de Puebla, la séptima

corresponde al sur de Puebla y norte de Oaxaca en la porción centro-oeste de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, finalmente, la octava área se encuentra en el norte de Oaxaca en la porción sur de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán.

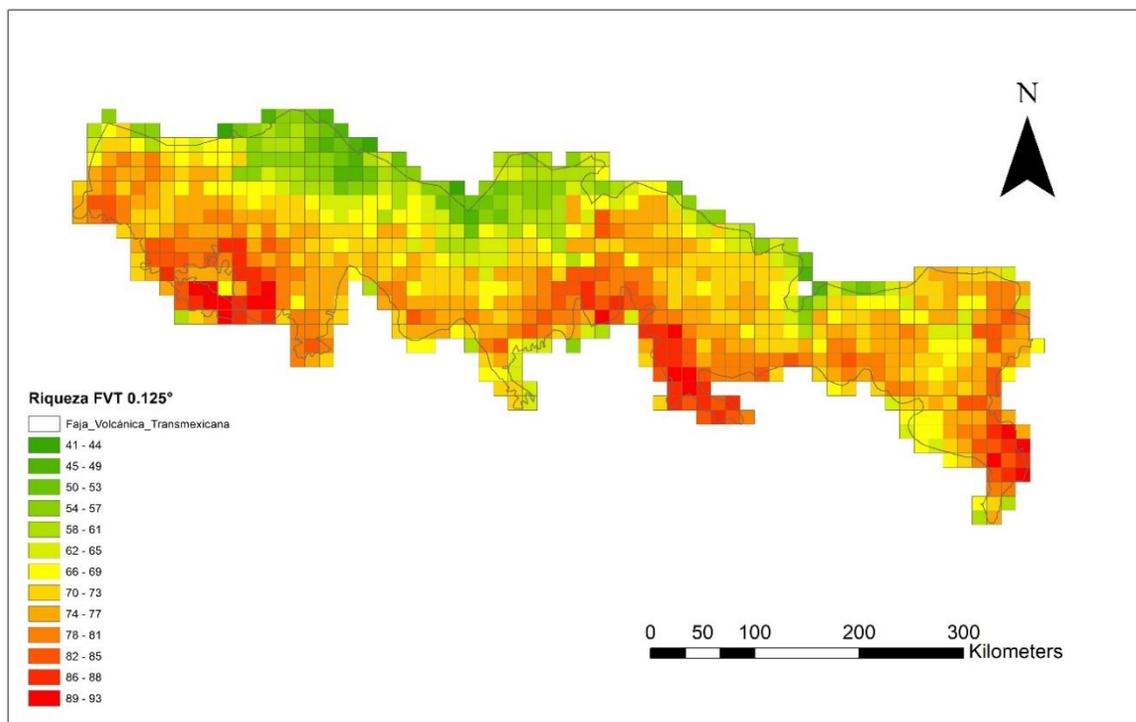


Figura 10. Riqueza de serpientes en la FVT con cuadros de 0.125°.

Con cuadros de 0.0625° se observó la fragmentación de áreas de mayor riqueza, reconocidas en escalas más gruesas. Con esta escala se encontraron 11 áreas de mayor riqueza de serpientes (85-91 especies; Figura 11). La primera se ubica el noroeste del volcán Nevado de Colima. La segunda área se ubica al noroeste de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. La tercera área comprende la zona de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. La cuarta área se localiza en el Parque Nacional Volcán Nevado de Colima. La quinta área corresponde con el este de Zitácuaro en Michoacán. La sexta área se ubicó en el Parque Estatal Santuario del Agua al oeste del Volcán Nevado de Toluca. La séptima área corresponde con el Parque Estatal Picacho de Oro y Plata en el estado de México. La octava área se encuentra el este de Tehuacán en Puebla. La novena área se localiza en la zona de la

Cañada en Oaxaca. El área 10 se ubicó al sur de Tehuacán. Por último, el área 11 se ubicó en las Sierras Centrales de Oaxaca.

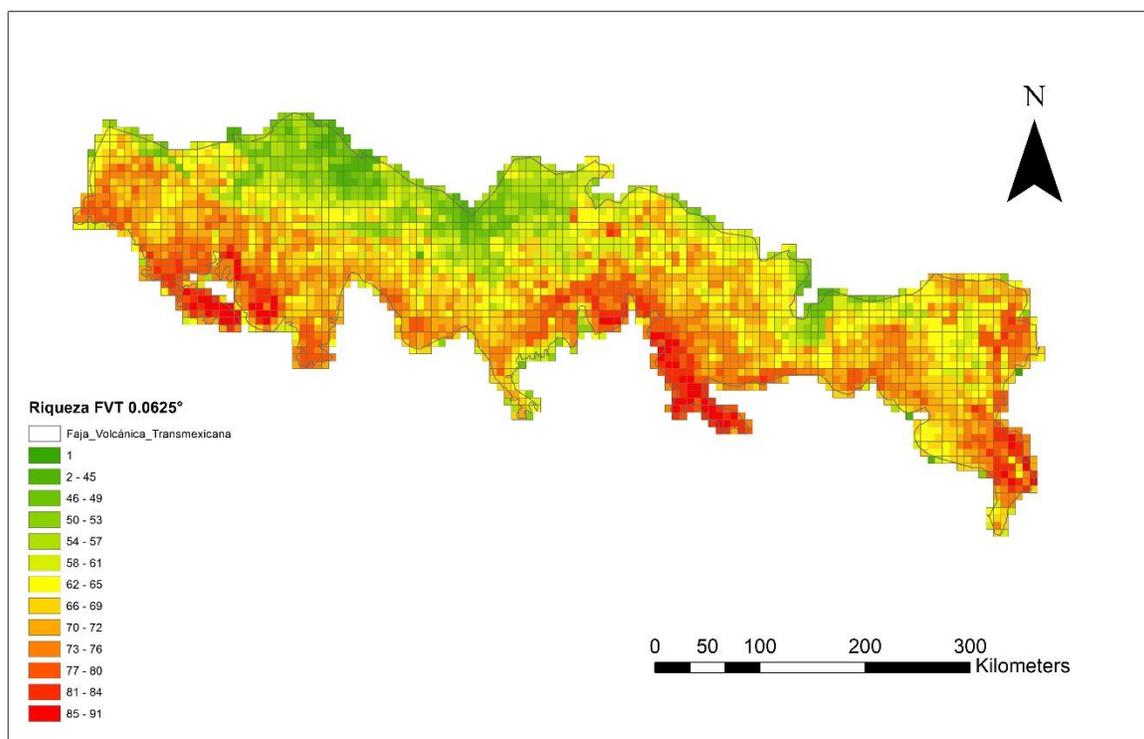


Figura 11. Riqueza de serpientes en la FVT con cuadros de 0.0625°.

Riqueza total de serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana. En la figura 12 se muestra la riqueza de serpientes para la FVT, siendo el objetivo de estos mapas mostrar si existe un patrón de riqueza asociado al sesgo en el muestreo biológico. Con cuadros de 0.5° (Figura 12-A), se observa un intenso muestreo en dos zonas, la primera correspondiente a los alrededores de la Ciudad de México en la parte noreste colindando con el Estado de México y abarcando la porción oeste del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl y la segunda en la región de Tehuacán en Puebla abarcando toda la porción centro-norte de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Con cuadros de 0.25° (Figura 12-B) se observa una región ampliamente muestreada, que corresponde con el centro de la Ciudad de México hasta el norte de Morelos abarcando una parte del Estado de México, la zona abarca los Parques Nacionales Lagunas de Zempoala, El Tepozteco y Cumbres del Ajusco. Con cuadros de 0.125° y 0.0625° (Figura 12-C y D), existe un área que sobresale por su marcado esfuerzo de

muestreo, ésta se corresponde con el Parque Nacional Lagunas de Zempoala entre los estados de Morelos y México.

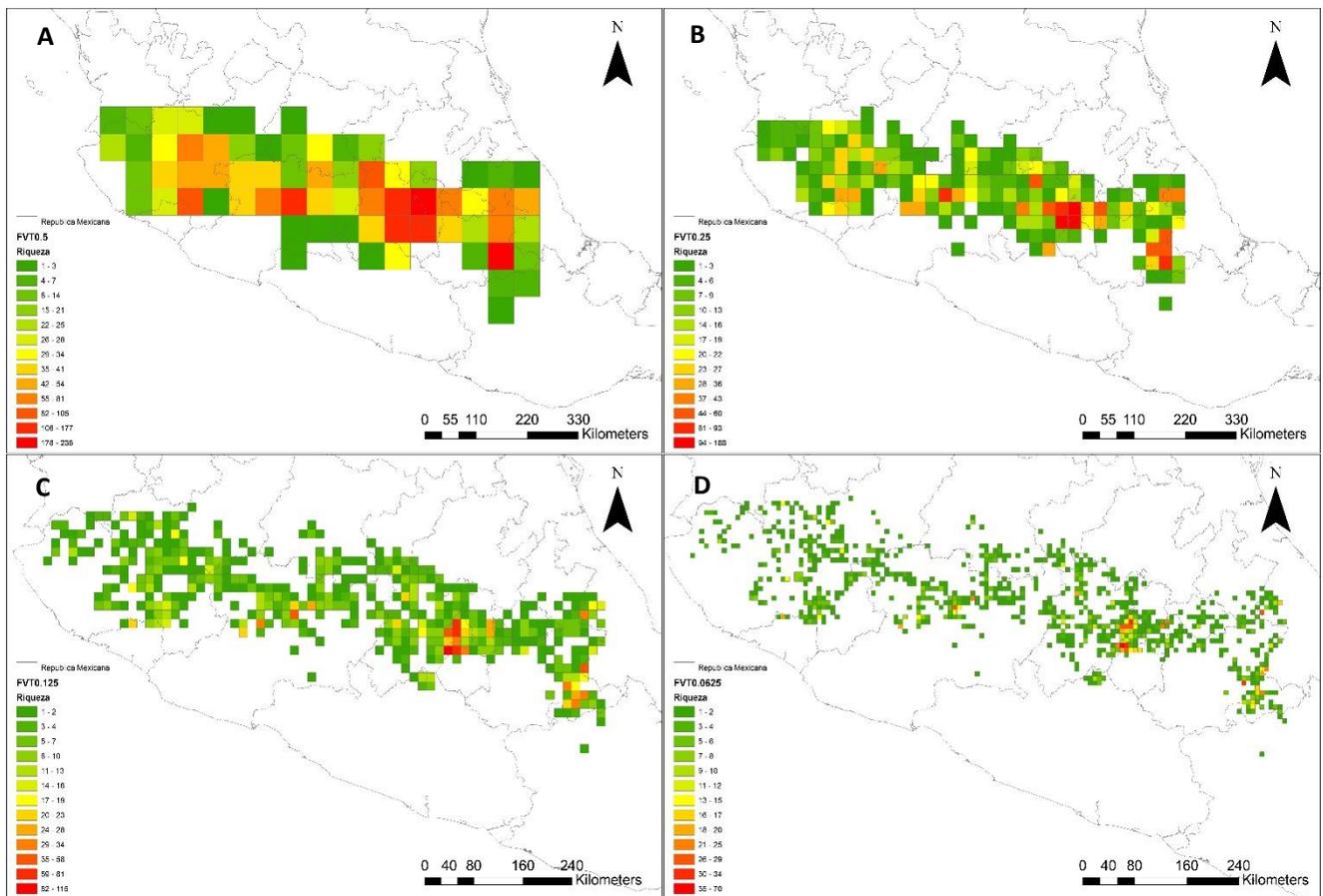


Figura 12. Riqueza total de serpientes en la FVT a diferentes escalas espaciales: A) cuadros de 0.5°; B) cuadros de 0.25°; C) cuadros de 0.125° y D) cuadros de 0.0625°.

Riqueza de serpientes Cuenca del Balsas. En las figuras 13-16 se muestran los mapas de riqueza de serpientes en la Cuenca del Balsas obtenidos con los modelos de áreas de distribución en las escalas de 0.5° , 0.25° , 0.125° y 0.0625° . En la escala más amplia (cuadros de 0.5° ; Figura 13), se aprecia la formación de un área de mayor riqueza en la Sierra Sur de Michoacán. En esta Zona colindan cuatro provincias biogeográficas, la FVT, la CB, la Sierra Madre del Sur y la Costa del Pacífico.

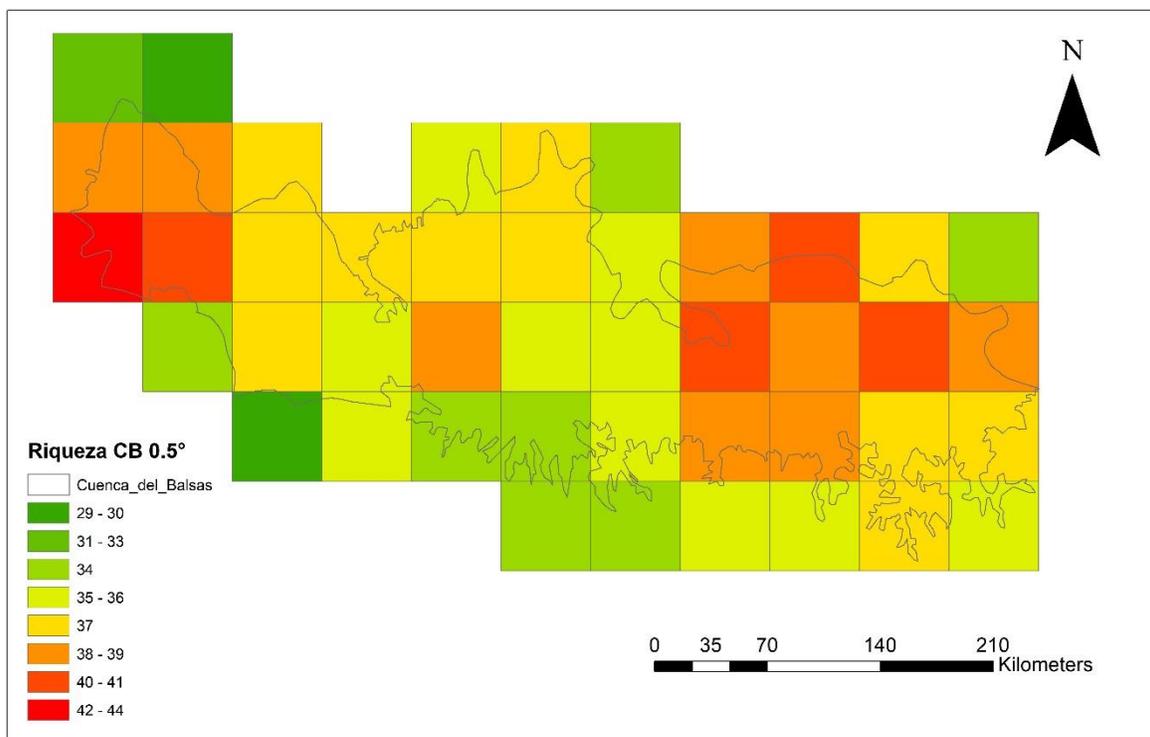


Figura 13. Riqueza de serpientes en la CB con cuadros de 0.5° .

Con cuadros de 0.25° (Figura 14) se localizó un área de mayor riqueza nuevamente en la Sierra Sur de Michoacán, entre los límites de la CB con la FVT y la Sierra Madre del Sur, esta zona se ubica entre dos regiones de bosque mesófilo de montaña, al sur la Sierra Sur de Michoacán y al norte la Cuenca Alta del Balsas. De acuerdo con las cuencas hidrográficas, el área corresponde con la Depresión del Tepalcatepec.

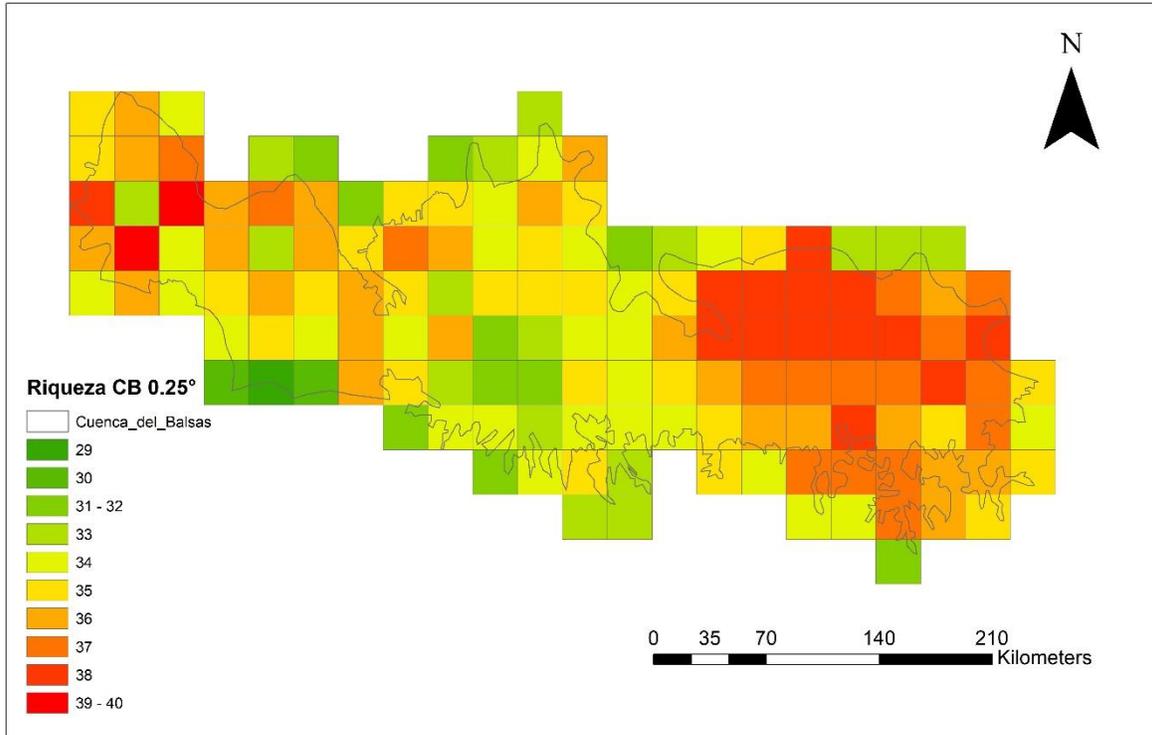


Figura 14. Riqueza de serpientes en la CB con cuadros de 0.25°.

Con cuadros de 0.125° (Figura 15) la mayor riqueza de serpientes se concentró en el Alto Balsas (oriente de la CB). Con este tamaño de cuadros se encontraron siete áreas de mayor riqueza. La primera al norte de Apatzingán en el centro-oeste de Michoacán. La segunda se ubicó al sur de Taxco en Guerrero abarcando parte del norte de la Sierra de Taxco. La tercera abarca parte del sur del parque Nacional Lagunas de Zempoala en Morelos. La cuarta se ubica en la porción este de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla. La quinta se encuentra al este de Xicotlán entre Puebla y Guerrero y entre la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur. La sexta y séptima área se encuentran en el centro del estado de Puebla.

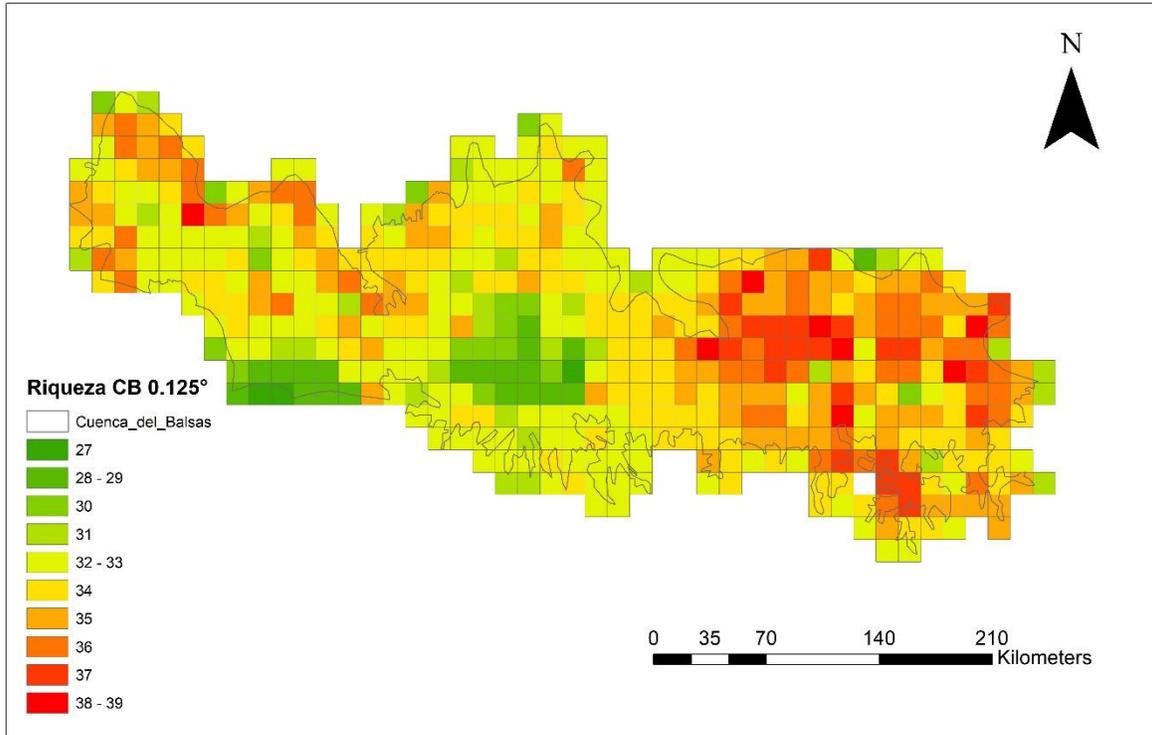


Figura 15. Riqueza de serpientes en la CB con cuadros de 0.125°.

Con cuadros de 0.0625° (Figura 16) nuevamente se observa mayor riqueza de serpientes en el Alto Balsas en donde se encontraron 13 de las 15 áreas de riqueza de serpientes localizadas para toda la Cuenca del Balsas. Con esta escala surgen áreas de mayor riqueza que no fueron observadas con cuadros más grandes. Todas las áreas encontradas se ubican dentro de la provincia hidrográfica Balsas. La primera y segunda se ubica en el suroeste y centro de Michoacán respectivamente. La tercera área corresponde con la colindancia entre Guerrero, Morelos y el Estado de México. La cuarta área se encontró en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla y en la Reserva Estatal el Pericón en Morelos. La quinta y sexta área se localizan al sur de Iguala en Guerrero. La séptima, se encuentra en el centro-este de Guerrero. La octava área corresponde con el Parque Nacional El Tepozteco en Morelos. El área nueve se encuentra al sur de los volcanes Iztaccíhuatl y Popocatepetl en el estado de Puebla. La décima área se encuentra al sureste de la Sierra del Tentzo en Puebla. El área 11 se localiza en la zona del Tecorral en Puebla. El área 12 se encuentra en la colindancia entre Guerrero y Oaxaca. El área 13 se encuentra al este del Tecorral en Puebla. La penúltima área corresponde

con la zona de Ahuetempan en Puebla. La última área se encuentra al este de Huajuapán de León al norte de Oaxaca.

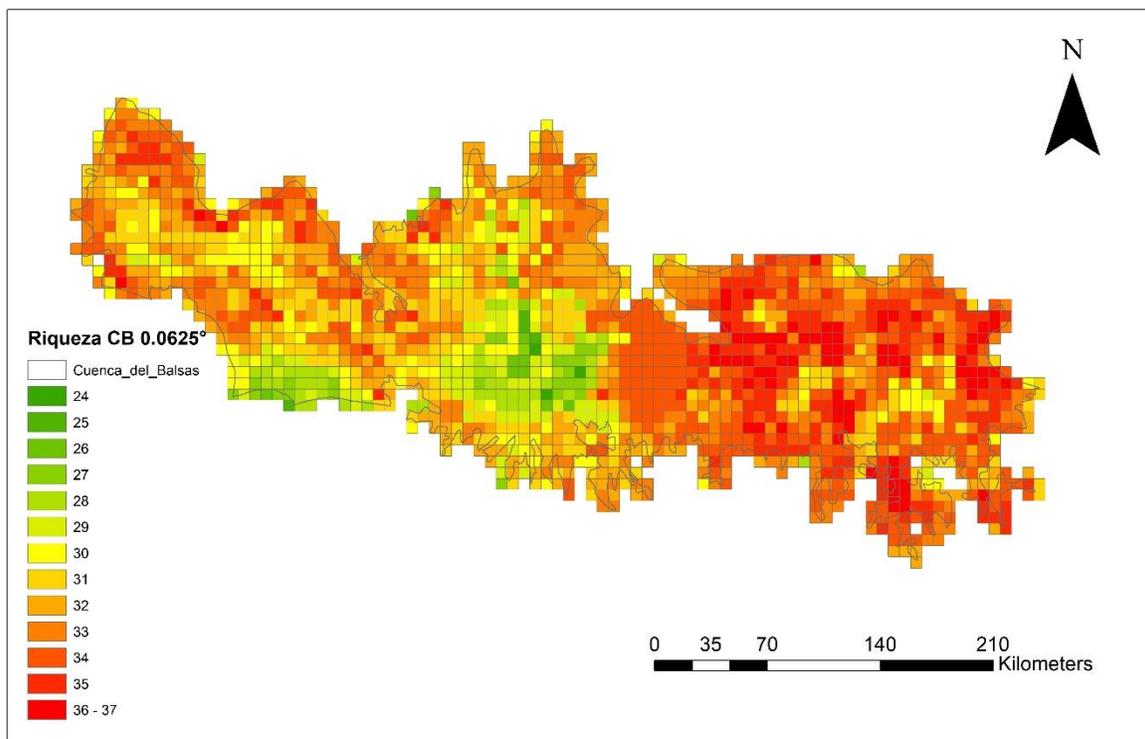


Figura 16. Riqueza de serpientes en la CB con cuadros de 0.0625°.

Riqueza total de serpientes en la Cuenca del Balsas.

Con cuadros de 0.5° y 0.205° (Figura 17-A y B) se observa una zona con un esfuerzo de muestreo alto en la parte central del Michoacán abarcando la Sierra sur de Michoacán que corresponde con un extremo de la Sierra Madre del Sur. Con cuadros de 0.125° (Figura 17-C), se observa una zona con elevado esfuerzo de muestreo en los alrededores de la ciudad de Apatzingán en el estado de Michoacán. Finalmente, con cuadros de 0.0625° (Figura 17-D), se encontraron dos áreas de mayor esfuerzo de colectas, ambas ubicadas nuevamente en Apatzingán, Michoacán.

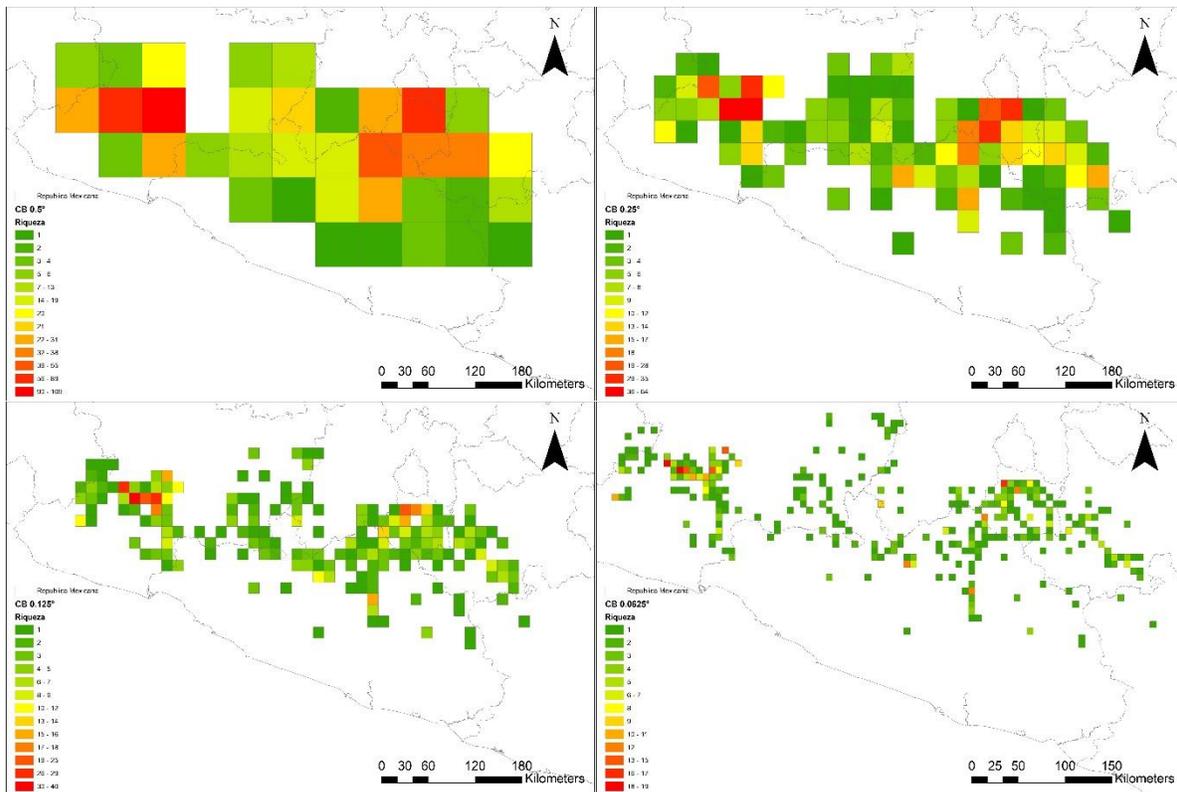


Figura 17. Riqueza total de serpientes en la CB a diferentes escalas espaciales: A) cuadros de 0.5°; B) cuadros de 0.25°; C) cuadros de 0.125° y D) cuadros de 0.0625°.

Análisis de Parsimonia de Endemismos de la Faja Volcánica Transmexicana mediante PAE. Las especies endémicas para la FVT fueron: *Geophis maculiferus*, *Rhadinaea cuneata*, *Tantilla cascadae*, *Crotalus tansitarenensis*, *C. transversus* y *C. triseriatus*. Los resultados del análisis de parsimonia de endemismos para la FVT con cuadros de 0.5° generaron 100 cladogramas, de los cuales se obtuvo un cladograma de consenso estricto con una longitud de 2 767 pasos (Ci=19, Ri=56). El árbol consenso indica que toda la FVT conformaría un área de endemismo, sin embargo, se identificó un área de endemismo anidada (sustentada por *Tantilla deppei* y *Tropidodipsas philippi*) la cual excluye toda la parte centro-norte de Jalisco y una parte del noroeste de Michoacán, en esta zona colindan tres provincias biogeográficas, FVT, Oaxaca y Sierra Madre Oriental (Figura 18-A). Con cuadros de 0.25° (Figura 18-B) se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol consenso de 1 784 pasos (Ci=6, Ri= 59) resultando en un área de endemismo sustentada por dos especies (*Geophis petersii* y *Ninia sebae*), ésta se localizó en la colindancia entre los estados de Veracruz y Puebla,

específicamente en las elevaciones montañosas en la porción oriente del Parque Nacional Pico de Orizaba. Con cuadros de 0.125° (Figura 18-C) se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol consenso de 3 919 pasos ($Ci=3$, $Ri=74$). A partir de esto, se localizó un área de endemismo sustentada por dos especies (*Geophis petersii* y *Ninia sebae*), ubicada en las laderas orientales del Parque Nacional Pico de Orizaba en el estado de Veracruz. Finalmente, con cuadros de 0.0625° (Figura 18-D) se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol consenso de 8 650 pasos ($Ci=1$, $Ri=85$), nuevamente se forma un área de endemismo conformada por toda la FVT exceptuando una pequeña zona en la colindancia entre la FVT y Oaxaca.

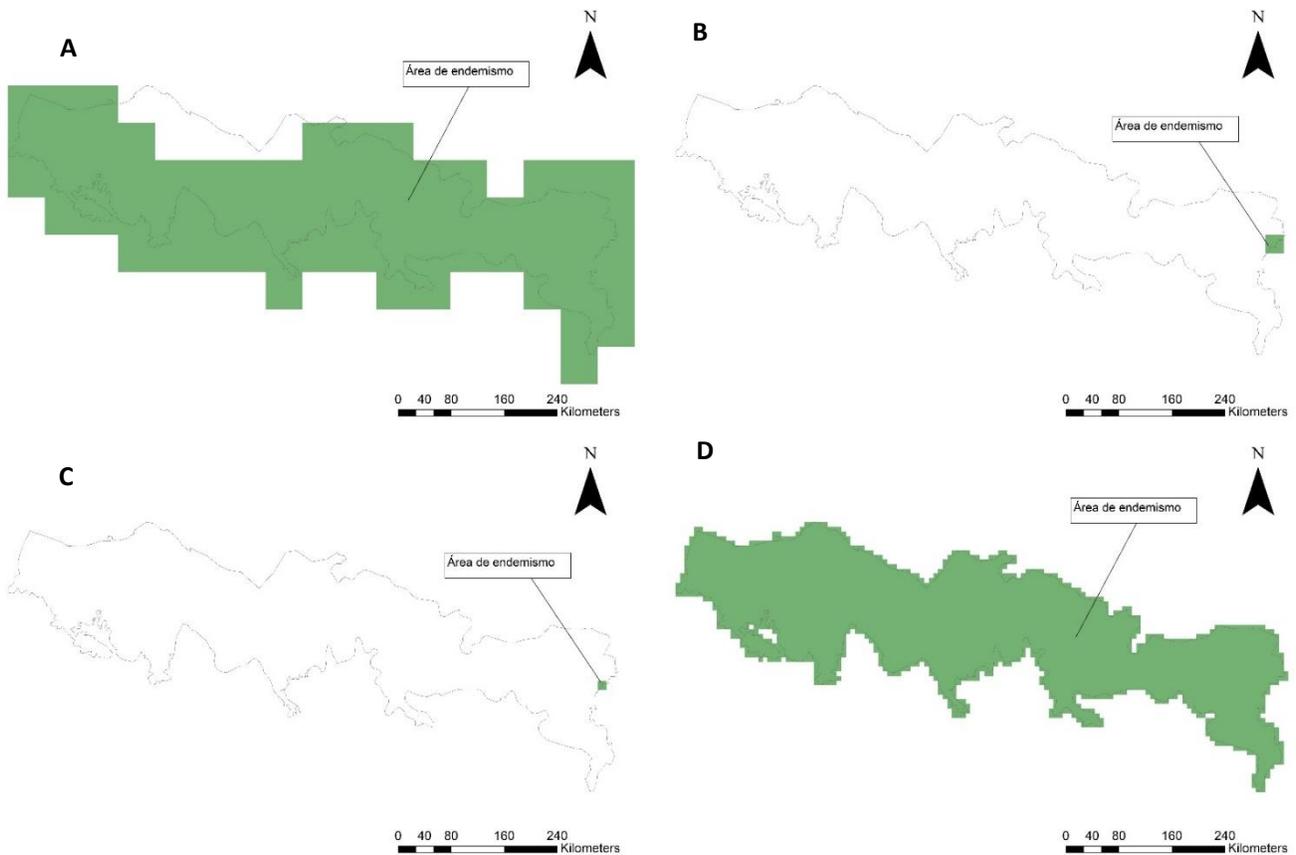


Figura 18. Áreas de endemismo de serpientes en la FVT a diferentes escalas espaciales: A) cuadros de 0.5° ; B) cuadros de 0.25° ; C) cuadros de 0.125° y D) cuadros de 0.0625° .

Análisis de Parsimonia de Endemismos para la Cuenca del Balsas mediante PAE. Las especies endémicas para la CB fueron: *Micrurus laticollaris*, *Thamnophis postremus*, *Coniophanes melanocephalus* y *Geophis pyburni*. De acuerdo con los resultados del análisis de parsimonia de endemismos para la CB con cuadros de 0.5° se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol consenso de 161 pasos (Ci=35, Ri=14), en donde se observa la formación de tres áreas de endemismo. La primera área sustentada por tres taxones (*Crotalus simus*, *Ficimia olivacea* y *F. publia*) ubicada entre los estados del suroeste de Michoacán y el sureste de Jalisco en la colindancia entre la CB, FVT, Sierra Madre del Sur y Costa del Pacífico. El área 2 sustentada por dos taxones (*Boa sigma* y *Conopsis biserialis*) ubicada en la parte norte de Guerrero, abarcando la porción norte de la Sierra de Taxco. Finalmente, el área 3 sustentada por dos taxones (*Adelphicus visoninus* y *Salvadora bairdi*) ubicada en la alcaldía de Milpa Alta al sur de la Ciudad de México y la parte norte de Morelos abarcando la totalidad del Parque Nacional El Tepozteco y la porción sureste del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl (Figura 19-A).

Con los cuadros de 0.25° se obtuvieron 100 cladogramas con árbol consenso de 312 pasos (Ci=18, Ri=34). se encontraron dos áreas de endemismo, la primera sustentada por dos taxones (*F. olivacea* y *F. publia*) y ubicada en las elevaciones montañosos del sureste de Michoacán como el Volcán Cerro de las Conchas y la segunda sustentada por dos taxones (*Crotalus basiliscus* y *S. bairdi*) ubicada en la parte este de Morelos y el oeste de Puebla, se trata de una zona ubicada entre el parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl y la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (Figura 19-B).

Con cuadros de 0.125° se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol consenso de 1099 pasos (Ci=5, Ri= 35) en donde se pudo localizar un área de endemismo sustentada por dos taxones (*F. olivácea* y *F. publia*), nuevamente ubicada en la parte centro-oeste de Michoacán en los alrededores del Volcán Cerro de las Conchas (Figura 19-C).

Finalmente, con cuadros de 0.0625° se obtuvieron 100 cladogramas con un árbol de consenso de 2767 pasos de longitud (Ci=2, Ri=60), en donde se identificó un área de endemismo definida por dos taxones (*F. olivácea* y *F. publia*) ubicada al noreste del municipio de Coalcomán en Michoacán en la colindancia de la Cuenca del Balsas con la Sierra Madre del Sur y la Costa del Pacífico (Figura 19-D).

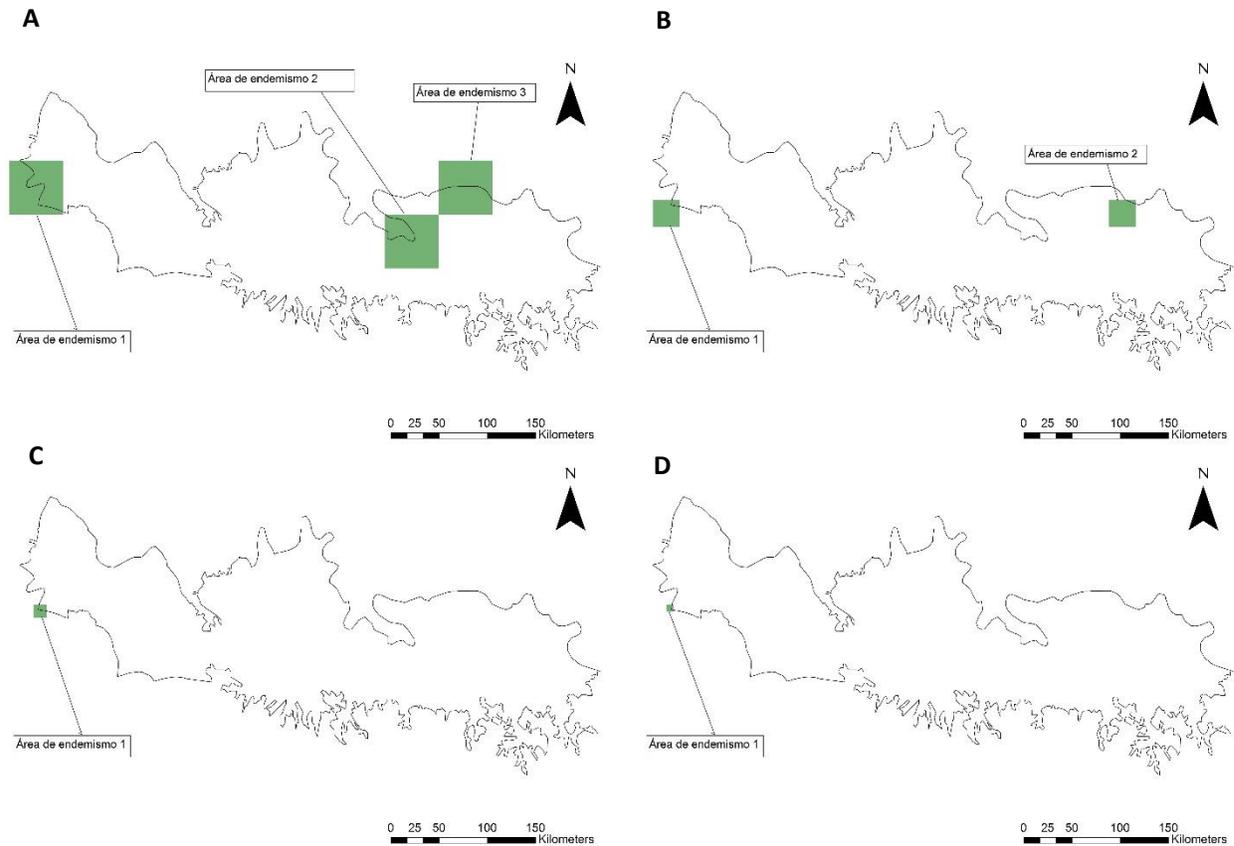


Figura 19. Endemismo de serpientes en la CB a diferentes escalas espaciales: A) cuadros de 0.5° ; B) cuadros de 0.25° ; C) cuadros de 0.125° y D) cuadros de 0.0625° .

Análisis de Endemismo de la Faja Volcánica Transmexicana mediante criterios de optimización. De acuerdo con los resultados de endemividad para la FVT con cuadros de 0.5° se examinaron un total de 8 632 áreas, de las cuales se encontraron 37 áreas candidatas, al aplicar el consenso estricto se obtuvieron tres áreas de endemismo con un puntaje de endemividad de 50.2, 2.51 y 19.3 respectivamente. La primer área de endemismo se conformó por casi toda la FVT exceptuando la parte centro-este de Michoacán al noroeste de la presa hidroeléctrica “El Infiernillo” y la parte centro de Jalisco, abarcando los alrededores de la ciudad de Guadalajara (Figura 20-A), la segunda área se ubicó en la parte este de la FVT abarcando el Parque Nacional Cofre de Perote en el estado de Veracruz, el Parque Nacional Pico de Orizaba y el Parque Nacional Cañón del Río Blanco y sus alrededores en

el mismo estado, la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, el Área Natural Protegida Sierra del Tentzo y el sitio RAMSAR Presa del Valsequillo en Puebla hasta Huajuapán de León en el estado de Oaxaca (Figura 20-B). Por último, la tercera área comprende gran parte de la FVT dejando fuera nuevamente la parte central de Jalisco en los alrededores de Guadalajara, los alrededores de la Laguna de Chapala, las zonas cercanas a la Presa El Infiernillo en Michoacán, y, finalmente las zonas cercanas a los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl en Puebla y el Estado de México (Figura 20-C).

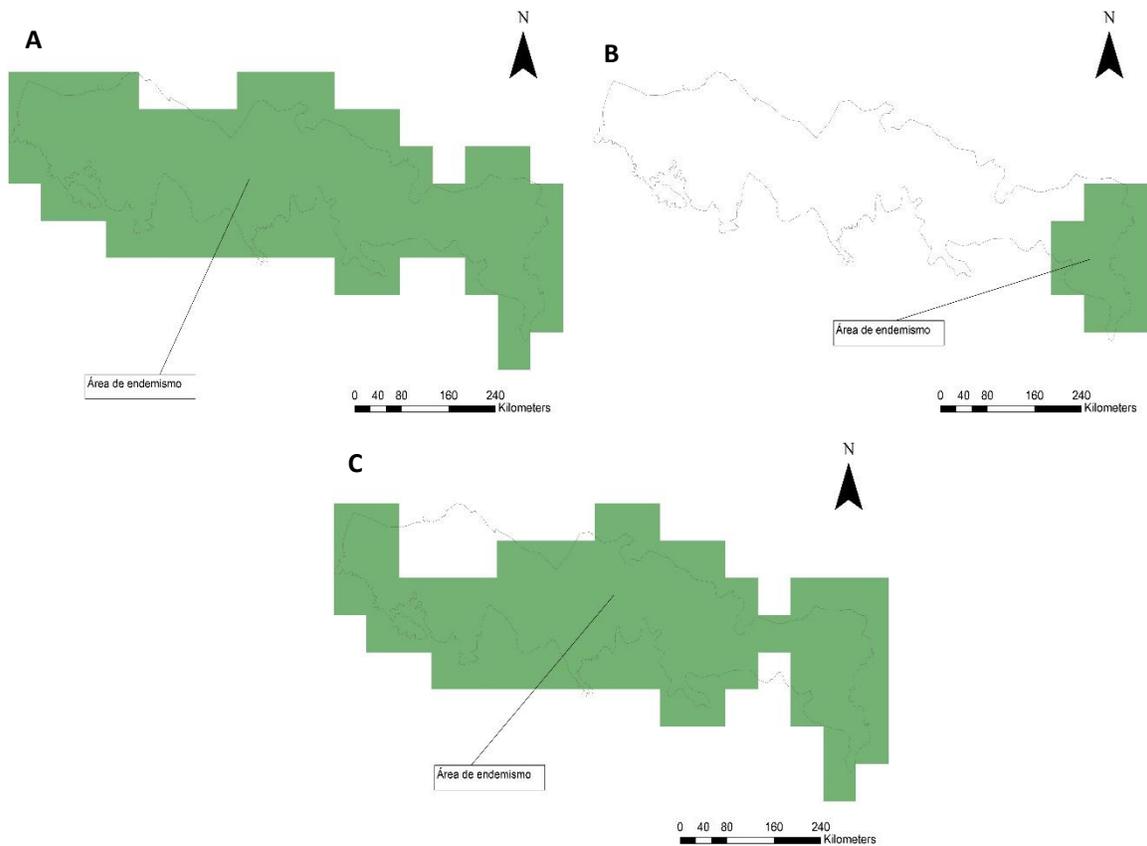


Figura 20. Áreas de endemismo de serpientes en la FVT mediante criterios de optimización con cuadros de 0.5° .

Con cuadros de 0.25° se examinaron 22 381 áreas de las cuales se identificaron 11 áreas candidatas encontrando 8 áreas de endemismo mediante consenso estricto con puntajes de endemividad van de 4.3 a 41.9. Todas las áreas excluyen la zona comprendida entre las

provincias fisiográficas Altos de Jalisco y Sierras y Valles Zacatecanos en la colindancia FVT-Sierra Madre Occidental- Altiplano Sur (Figura 21 A-H).

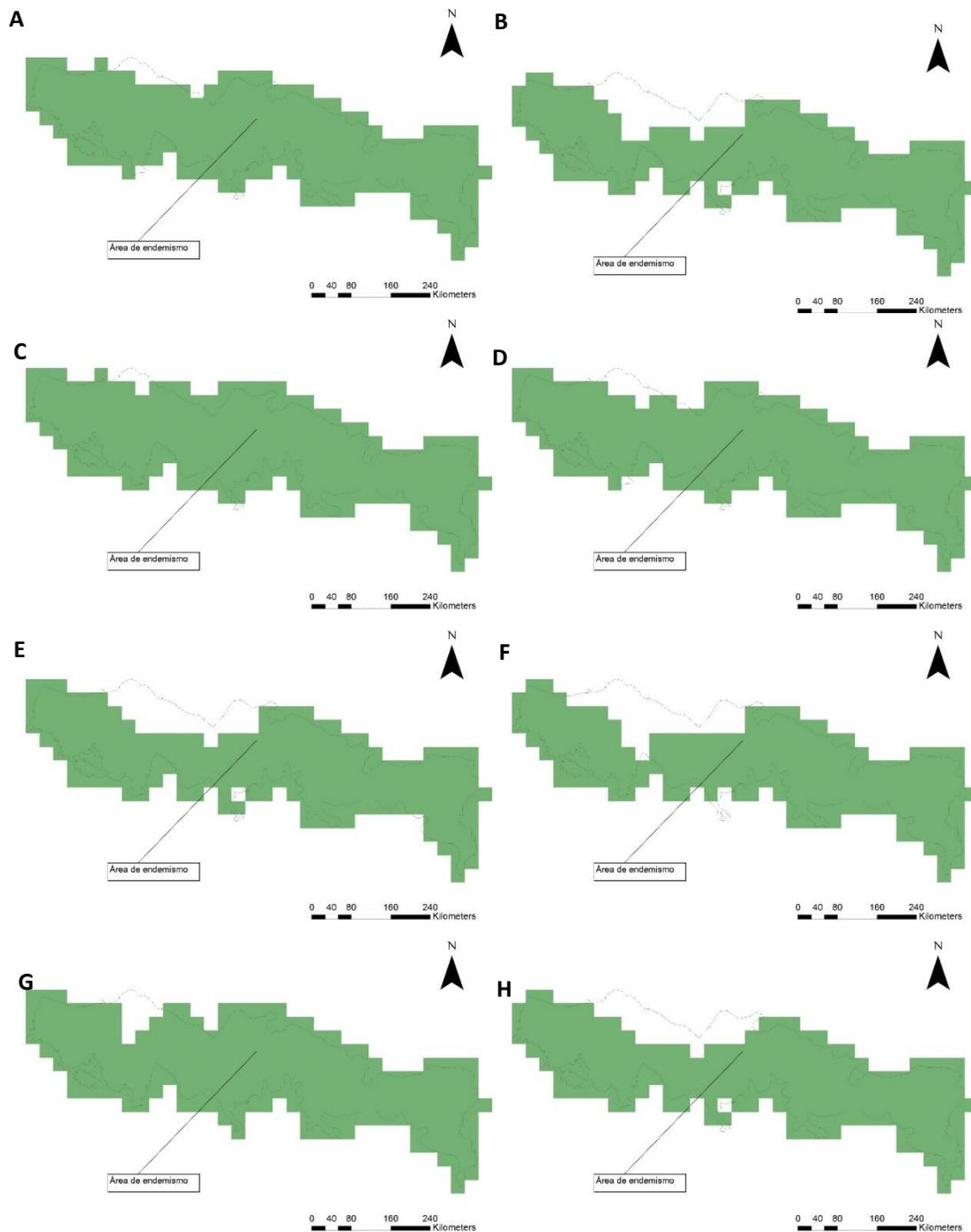


Figura 21. Áreas de endemismo de serpientes en la FVT mediante criterios de optimización con cuadros de 0.25° .

En una escala inferior (cuadros de 0.125°) se analizaron 52 358 áreas de las cuales se identificaron cuatro áreas candidatas para finalmente obtener tres áreas de endemismo con puntajes de endemividad de 2.9 a 31, la primera área comprende toda la FVT exceptuando parte del sur de Puebla en la colindancia FVT-CB (Figura 22-A), la segunda excluye la parte noroeste de la FVT al sur de Compostela en el sur de Colima en la colindancia FVT-Costa del Pacífico (Figura 22-B), finalmente, la última área excluye las zonas cercanas a la presa El Infiernillo en Michoacán y los alrededores de Ahuetempan y las zonas al este de Izúcar de Matamoros en Puebla en la colindancia FVT-CB (Figura 22-C). Finalmente, con cuadros de 0.0625° , se considera a toda la FVT como un área de endemividad (Figura 22-D).

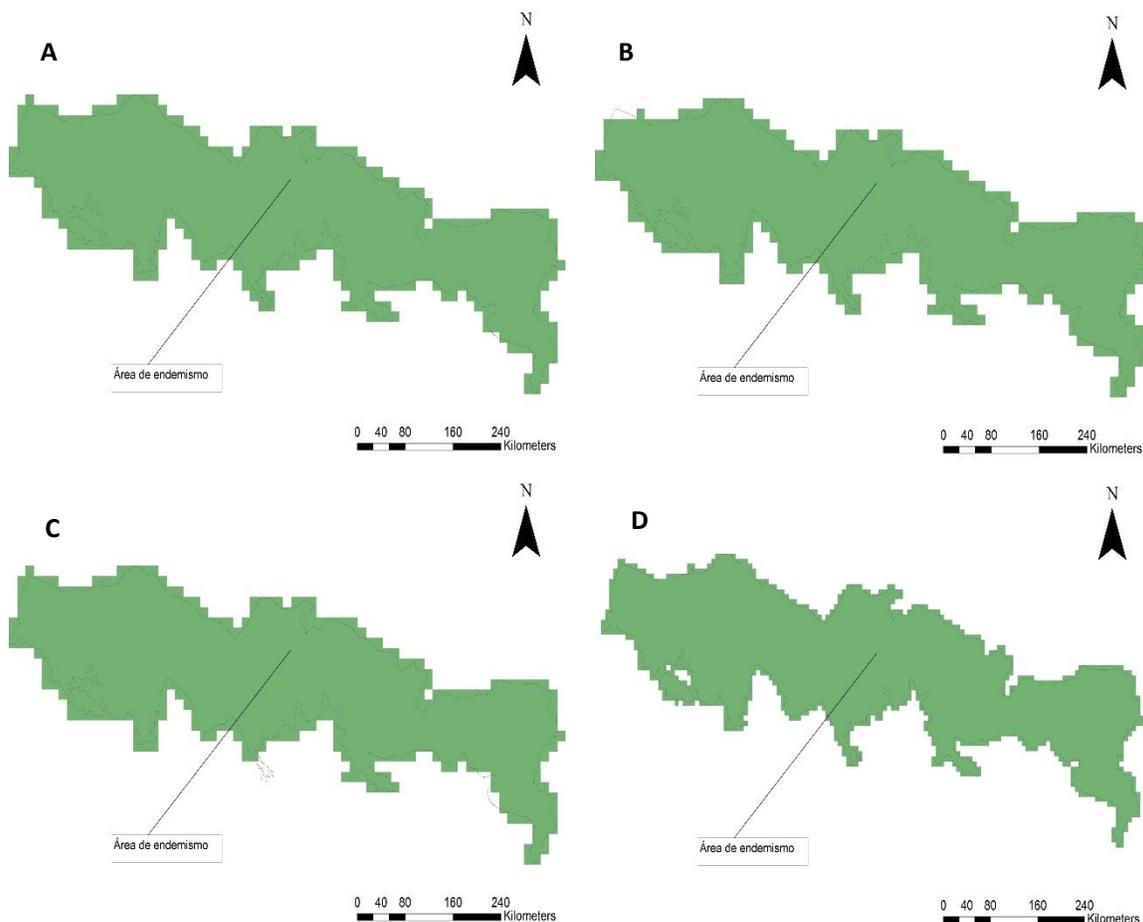


Figura 22. Áreas de endemismo de serpientes en la FVT mediante criterios de optimización: A-C cuadros de 0.125° y D cuadros de 0.0625° .

Análisis de Endemismo de la Cuenca del Balsas mediante criterios de optimización. Con cuadros de 0.5° se analizó un total de 1 704 áreas de las cuales se obtuvieron nueve áreas candidatas encontrando finalmente un área de endemismo mediante consenso estricto con un valor de endemividad de 33. El área abarca toda la CB excluyendo una pequeña región en las partes montañosas al centro de Guerrero en la colindancia CB-Sierra Madre del Sur (Figura 23).

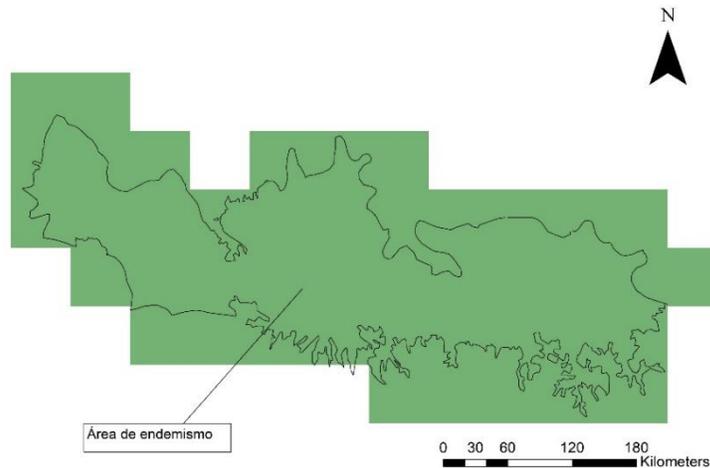


Figura 23. Áreas de endemismo de serpientes en la Cuenca del Balsas mediante criterios de optimización con cuadros de

Con cuadros de 0.25° se analizaron 1 655 áreas localizando dos áreas candidatas con dos áreas de endemismo con valores de endemividad de 3.7 y 32.4, la primera considera a toda la CB como un área de endemismo excluyendo las zonas aledañas el oeste de la presa El Infiernillo en Michoacán en la colindancia CB-Costa del Pacífico (figura 24-A), por otro lado, la segunda área excluye las zonas al noroeste de Zitácuaro en Michoacán en la colindancia CB-FVT (Figura 24-B).

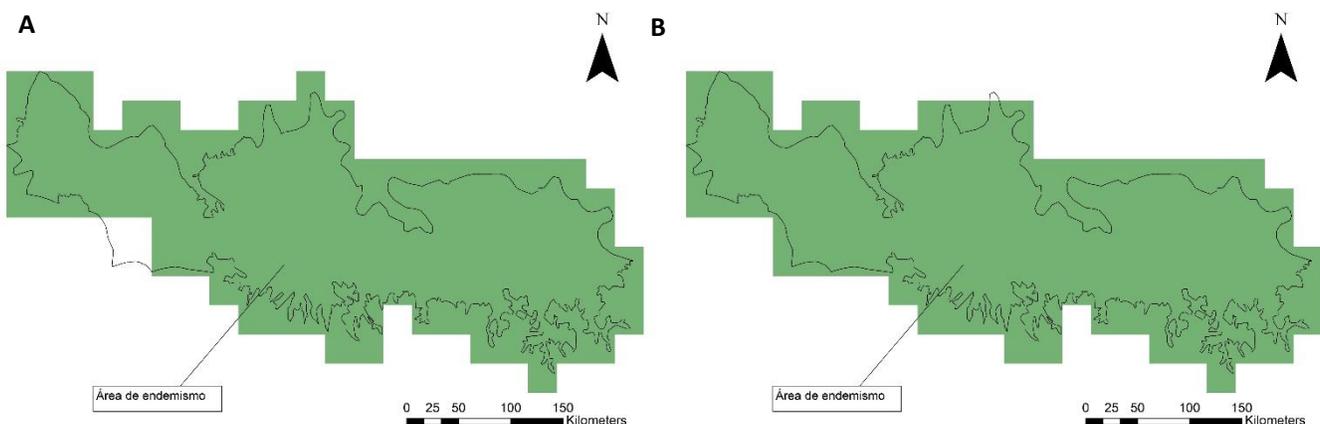


Figura 24. Áreas de endemismo de serpientes en la CB mediante criterios de optimización con cuadros de 0.25° .

En una escala inferior (cuadros de 0.125°), se analizaron 13453 áreas encontrando tres áreas candidatas con un área consenso de endemismo con un valor de endemividad de 24 la cual considera a toda la CB como un área de endemismo (Figura 25).

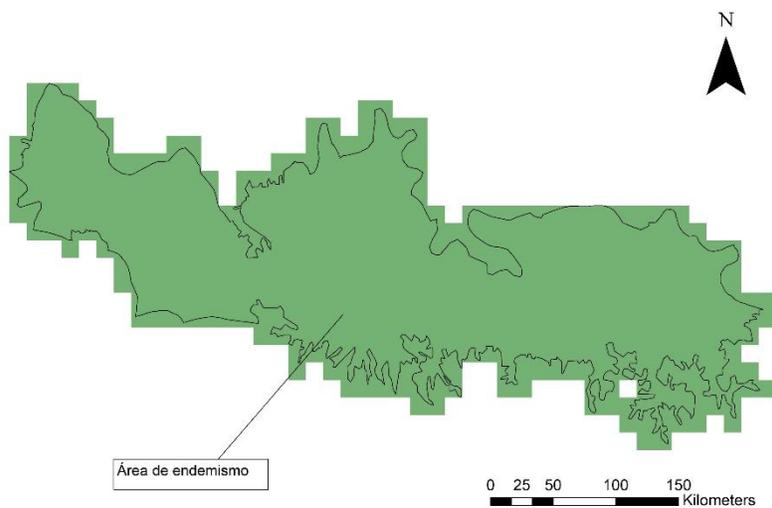


Figura 25. Áreas de endemismo de serpientes en la CB mediante criterios de optimización con cuadros de 0.125° .

Finalmente, en la escala más fina (cuadros de 0.0625°), se analizó un total de 58 625 áreas de las cuales se obtuvieron dos áreas candidatas con un área de endemismo mediante consenso estricto con un valor de endemividad de 22 en la cual se excluye una pequeña región al este de Coalcomán en Michoacán en la colindancia CB-Sierra Madre del Sur-Costa del Pacífico (Figura 26).

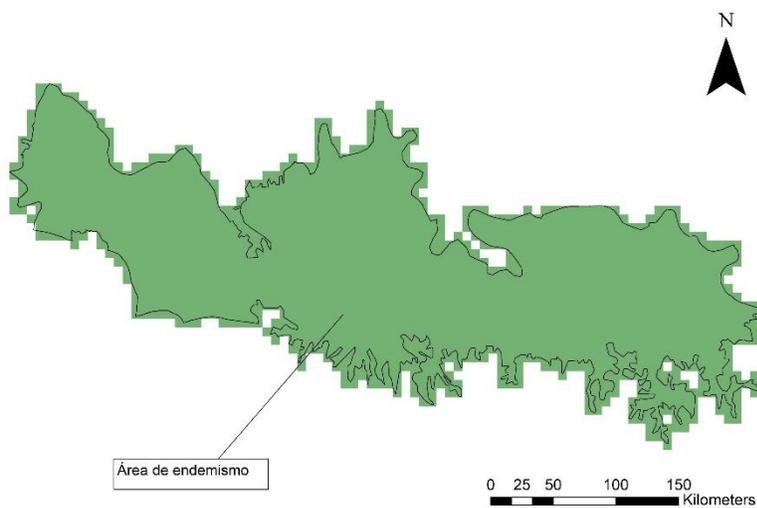


Figura 26. Áreas de endemismo de serpientes en la CB mediante criterios de optimización con cuadros de 0.0625° .

Discusión

Riqueza de serpientes. A nivel nacional existe un sesgo de muestreo, este aspecto queda de manifiesto para ambas provincias analizadas en el presente estudio, en donde existen áreas con una marcada carencia en datos de colectas.

Para la FVT estas zonas principalmente se ubicaron en estados que tienen un bajo conocimiento general de su herpetofauna como es el caso de Guanajuato y Zacatecas (Figura 4; Chávez-Ávila *et al.*, 2015). Por otro lado, las regiones con pocos datos de colectas en la CB estas se ubicaron en Guerrero y Michoacán en donde quizá debido a la fuerte inseguridad característica de estos estados, el acceso a las zonas naturales puede resultar deficiente (Figura 5). Por otro lado, también existieron áreas con muchos datos de colectas (Figura 4 y 5). Herramientas como los modelos de área de distribución son útiles para subsanar los problemas de esta naturaleza y de alguna manera reducir los sesgos existentes respecto a la fuente primaria para estudios de índole biogeográfica (Morrone y Escalante, 2016). Sin embargo, no se deben dejar de lado los problemas asociados a los modelos de predicción, los cuales pueden encontrarse en cada etapa dentro de la construcción de los mismos modelos. Entre estos, un muestreo mal realizado, la falta de precisión o fiabilidad de los datos de entrada al modelo, la predicción de una ausencia como presencia (error de comisión), o, por el contrario, una presencia por una ausencia (error de omisión) y la inclusión de pseudo ausencias que de no trabajar correctamente podría incrementar el error de omisión y, por lo tanto, generar una subpredicción del área de distribución de la especie en cuestión (Mateo *et al.*, 2011).

Los modelos de predicción de área utilizados en el presente estudio permitieron predecir las áreas de distribución de las serpientes presentes en la FVT y la CB (Figuras 6 y 7), atenuando los sesgos asociados al muestreo. Lo anterior queda de manifiesto al observar la suma de todos los modelos para cada una de las provincias biogeográficas, en donde al analizar la FVT, solamente la zona correspondiente con el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y el Nevado de Colima aparecen como las zonas con mayor riqueza (Figura 6), por otro lado, para la CB la parte centro-norte de Morelos coincide como la zona de mayor riqueza respecto a la gran cantidad de localidades para esa misma zona (Figura 7), el resto de predicciones de áreas de distribución atenúa la carencia de datos primarios. Con lo cual, los patrones

obtenidos resultan ser adecuados para hipótesis de homología primaria que permitirán tener un mejor conocimiento de la riqueza y endemismo de este grupo de organismos dentro de estas dos provincias biogeográficas (Nihei, 2006).

En la FVT, se registró en general una mayor concentración de especies de serpientes en la porción sur. Respecto a los resultados obtenidos considerando la escala espacial, con cuadros de 0.5° se observó un gradiente latitudinal de riqueza, es decir, las áreas de mayor riqueza de serpientes se distribuyeron a lo largo de la franja sur de la FVT (Figura 8). Este patrón ha sido reconocido previamente por autores como Flores-Villela y Canseco-Márquez (2007) utilizando riqueza total, Ochoa-Ochoa y Flores Villela (2006) y Ochoa-Ochoa y colaboradores (2014) con modelos de área de distribución en escalas amplias. Con lo cual los resultados obtenidos en el presente trabajo ratifican patrones de distribución de las serpientes en la FVT previamente observados.

En una escala menor (cuadros de 0.25° ; Figura 9) se aprecia un patrón asociado a las colindancias de la FVT con otras provincias biogeográficas. Específicamente la FVT tiene colindancia con la CB y con la Costa del Pacífico, tratándose de las dos provincias biogeográficas que albergan la mayor cantidad de herpetofauna para el país (Flores-Villela, 1993) razón por la cual se pudo haber observado este patrón. Otro punto importante, es que se ha sugerido a las zonas de transición como zonas de elevada riqueza filogenética comúnmente ubicadas en sistemas montañosos como lo es la FVT (Escalante *et al.*, 2004). La presencia de una gran riqueza de especies dentro de estas áreas podría estar sugiriendo que existen varias afinidades biogeográficas a distintas áreas por parte de las especies presentes en donde comúnmente se localizan nodos panbiogeográficos (Escalante, 2009).

Al disminuir la escala (cuadros de 0.125° ; Figura 10) la riqueza se asoció con zonas que se encuentran bajo alguna categoría de conservación (Reservas de la Biósfera, Parques Nacionales, sitios Ramsar, entre otros). Al respecto se ha documentado que existe una retención de la riqueza e incluso un incremento de ésta, en zonas que mantienen propiedades que son fundamentales para la persistencia de la gran mayoría de especies (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Por último, con cuadros de 0.0625° (Figura 11) la fragmentación de las áreas con mayor riqueza previamente identificadas (Figura 10), puede deberse a que con este tamaño de cuadros combinados con los modelos de área de distribución con una resolución

muy pequeña (1 km²) no es la mejor opción para detectar patrones claros de riqueza (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

En la Cuenca del Balsas, el área de mayor riqueza se encuentra en la colindancia de la CB con tres provincias biogeográficas (Figura 13). Por lo que, una vez más se hace evidente la importancia que tienen las zonas de transición montañosas para la riqueza observada, en donde existe un incremento de las afinidades distribucionales de las especies a más de una provincia biogeográfica. Con cuadros de 0.25° la mayor riqueza se encontró en Depresión del Tepalcatepec que es el principal tributario de la Cuenca Baja del Balsas (Figura 14). Esta zona ha sido reconocida con una riqueza media de reptiles por autores como Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) utilizando el mismo tamaño de cuadros, pero analizando un área geográfica mayor (República Mexicana) y por García (2006) asociando este último, a la elevada riqueza de herpetofauna con una marcada presencia de bosques tropicales bien conservados. Con cuadros de 0.125° la mayor riqueza de serpientes se ubicó en áreas destinadas a la conservación de la biodiversidad (Parque Nacional Lagunas de Zempoala y Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla) y con el suroeste de Puebla la cual es la región de ese estado con una menor población humana asentada (Figura 15; INEGI, 2015) zona correspondiente al Alto Balsas (oriente de la Cuenca del Balsas), de esta manera, se espera que exista un menor impacto sobre sus ambientes nativos. Finalmente, con cuadros de 0.0625° la fragmentación de las áreas más ricas previamente observadas sugiere que se trata de una escala demasiado pequeña para poder observar patrones claros de riqueza (Figura 16; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

Endemismo de serpientes. Con escalas intermedias para la FVT (cuadros 0.25° y 0.125°; Figura 18B y C) las áreas de endemismo identificadas se localizaron en la parte oriente del Parque Nacional Pico de Orizaba la cual forma parte de una de Región Terrestre Prioritaria para la Conservación (Zona Pico de Orizaba-Cofre de Perote) y que se ha determinado como un centro importante para la diversificación de reptiles y de otros grupos de vertebrados (Guzmán-Guzmán *et al.*, 2011).

Por otro lado, en las escalas extremas (cuadros de 0.5° y 0.0625°; Figura 18A y D) el PAE, no resolvió las relaciones entre las áreas, lo cual puede estar indicando la presencia de zonas de transición (Jacinto-Flores *et al.*, 2017) en donde las áreas de distribución de las

especies no están del todo delimitadas a zonas muy marcadas. Sin embargo, también puede ser el resultado de la existencia de muchas homoplasias (especies compartidas por una o más áreas) debidas a un esfuerzo de muestreo sesgado a pesar de utilizar modelos de predicción de área de distribución (Navarro *et al.*, 2007), lo anterior pudiera acentuarse al utilizar escalas espaciales de análisis inadecuadas.

Para la CB y con la escala más amplia se observó un patrón asociado a la colindancia principalmente con sistemas montañosos (FVT, Sierra Madre del Sur, Sierra de Taxco y los Parques Nacionales El tepozteco e Iztaccíhuatl-Popocatepetl; Figura 19A). Nuevamente se resalta la importancia de las zonas de transición en sistemas montañosos como centros de elevada riqueza. Con cuadros de 0.25° (Figura 19B) se detectaron áreas de endemismo con un alto grado de aislamiento, la primera es la Sierra de Coalcomán que es una extensión de la Sierra Madre del Sur, en esta zona se ha detectado una gran cantidad de riqueza de grupos de vertebrados y ha sido reconocida como un centro importante de diversificación y de endemismo de reptiles (CONABIO, s/a), y la segunda se ubica en la zona comprendida entre el Parque Nacional el Tepozteco y la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, lo que sugiere un patrón ya no asociado a zonas de conservación de la biodiversidad. Con cuadros de 0.125° y 0.0625° el patrón fue el mismo (Figura 19C y D), detectando solamente un área de endemismo, nuevamente se mantiene el área donde colindan la CB-Sierra Madre del Sur-Costa del Pacífico lo que refuerza a esta zona como un importante centro de diversificación para diversos grupos de vertebrados por dos razones principales, la calidad de aislamiento que conserva y por conservar en buen estado sus ambientes naturales.

Endemismo de serpientes mediante criterios de optimización. Con cuadros de 0.5° para la FVT (Figura 20) se localizó un área de endemismo entre la Sierra Madre Oriental, Oaxaca, CB y Sierra Madre del Sur en donde existen muchas áreas destinadas a la conservación como los Parques Nacionales Cofre de Perote, Pico de Orizaba y Cañón del Río Blanco, la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, el Área Natural Protegida Sierra del Tentzo y el sitio RAMSAR Presa de Valsequillo. Esta región ya ha sido previamente reconocida como zona de elevado endemismo para la herpetofauna, utilizando una escala amplia, cuadros de 1° , en donde particularmente la colindancia entre Veracruz, Puebla y Oaxaca se plantea como un área muy rica en endemismos de reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Esto pudiera

estar evidenciando la relación que mantiene la FVT con otras provincias biogeográficas particularmente con la Sierra Madre del Sur, con la cual, a partir de análisis propios de la biogeografía cladista, se determinó que ambas provincias biogeográficas son áreas hermanas (Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009).

Finalmente, con el resto de las escalas espaciales (cuadros de 0.25°, 0.125° y 0.0625°; Figuras 21 y 22) la identificación de áreas de endemismo estuvo de acuerdo con los obtenidos mediante el PAE (a excepción de los cuadros de 0.25°; Figura 18), con lo cual las especies no se encuentran restringidas a una zona en particular dentro de la Zona de Transición Mexicana.

En el caso de la CB, (Figuras 23-26) en cada una de las escalas analizadas la CB se considerada como un área de endemismo. Si bien la regionalización en este caso de las provincias biogeográficas surge a partir de la congruencia geográfica en las áreas de distribución de diversos grupos de organismos (Escalante, 2009), para fines prácticos, resulta inadecuado proponer una gran extensión de territorio (provincia biogeográfica) como un área de endemismo, dado que los esfuerzos destinados a la conservación deberían ser vastos y de lo cual, pocas veces sucede. Los resultados obtenidos pueden evidenciar la poca cantidad de información que se tiene acerca de la herpetofauna dentro de la CB, si bien se trata de una región con una gran riqueza de reptiles, no se cuentan con estudios suficientes y día con día se actualiza la información respecto a la presencia de nuevas especies y de nuevas áreas de distribución para las mismas (Aréchaga-Ocampo *et al.*, 2008; Campos-Rodríguez *et al.*, 2009).

La regionalización dentro de la biogeografía se basa en la congruencia de las áreas de distribución de diferentes grupos de organismos, lo que se conoce como homología biogeográfica, partiendo de la suposición de que dicha congruencia espacial es el resultado de una historia biogeográfica común (Morrone y Escalante, 2016). A partir de esto, y considerando diferentes escalas de análisis, un reino, una región, un dominio, una provincia y un distrito pueden ser considerados como áreas de endemismo. Sin embargo, en términos de conservación, parece inadecuado seleccionar a una gran extensión geográfica, por lo que se puede suponer que en escalas espaciales pequeñas tendría mayor sentido delimitar áreas de endemismo.

Congruencia espacial entre riqueza y endemismo de serpientes. Dado que cada uno de los patrones (riqueza y endemismo) son originado por diferentes procesos actuando a escalas espaciales distintas (Levin, 1992), se esperaba que las áreas de mayor riqueza de serpientes no coincidieran espacialmente con las áreas de endemismo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, si se considera la escala más gruesa (cuadros de 0.5°) se observó una congruencia espacial parcial entre ambos tipos de áreas en ambas provincias biogeográficas. Para la FVT, se encontraron dos áreas de mayor riqueza que quedaron anidadas dentro de un área de endemismo (Figuras 8 y 20B). Por otro lado, dentro de la CB, existió un área de riqueza que coincidió perfectamente con un área de endemismo (Figuras 13 y 19A). Al tratarse de dos zonas de transición entre provincias biogeográficas, se espera que tanto los procesos que generan una mayor riqueza como los que generan patrones de endemismo, estén actuando de la misma forma a una escala grande al ser zonas en donde confluyen especies con diferentes afinidades a cada una de las provincias colindantes, aunado a esto, es en estas zonas en donde en muchas ocasiones es tal el grado de aislamiento (por tratarse de regiones montañosas), y, sumado a las pocas capacidades de dispersión de las serpientes, que muy probablemente haya dado como resultado una gran diversificación y con ello valores altos tanto de riqueza como de endemismo.

Conclusiones

1. Los estudios que se enfocan a analizar los patrones de riqueza y de endemismo para la herpetofauna en general son importantes puesto que son la base para comprender de mejor manera los procesos asociados a cada patrón.
2. Tener conocimiento de la influencia de la escala espacial que mantiene sobre los patrones en biodiversidad aporta información de los procesos subyacentes a cada uno de los patrones. Es decir, en escalas gruesas se detectan patrones anteriormente observados (como el gradiente latitudinal de riqueza), y a escalas más finas se observan gradientes relacionados no solo con la latitud sino con el ambiente, la topografía y a zonas de colindancia entre regiones biogeográficas.
3. Uno de los principales aportes de este proyecto recae en retomar estudios previos que traten de patrones de riqueza y endemismo de reptiles en México, pero analizando áreas definidas biogeográficamente. A partir de esto, los resultados y las conclusiones aquí esbozadas tendrán un buen aporte en la comprensión de los patrones y sus procesos subyacentes y de esta manera reconocer la relación que mantienen los organismos con su espacio geográfico.

Capítulo 2

Factores asociados a la riqueza de serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas

**“Los cielos cuentan la gloria de Dios y
el firmamento anuncia
la obra de sus manos”**

Salmos 19:1

Introducción

Como se vio en el capítulo 1, la riqueza presente dentro de un área específica a lo largo de una región, en este caso provincias biogeográficas, muestra ciertos patrones geográficos (Espinosa *et al.*, 2008; Morrone, 2014). Una vez encontrados estos patrones, lo siguiente fue dilucidar los procesos o causas responsables de darle forma a dichos patrones biogeográficos, siendo esta tarea, parte central de la biogeografía misma desde sus inicios (Conolly, 2005). Al respecto se ha propuesto una gran cantidad de hipótesis, en las que se incluyen la historia y la geografía de la región analizada (Ricklefs, 2004); las interacciones bióticas (MacArthur, 1965); el conservadurismo de nicho (Wiens y Donoghue, 2004); y aspectos del ambiente como los gradientes de temperatura, precipitación, productividad, entre otros (Harrison y Cornell, 2008); y la heterogeneidad ambiental (Currie, 1991; Tews *et al.*, 2004). De acuerdo con esto, para poder explicar la gran riqueza de México y cómo se distribuye ésta, se han recurrido a múltiples explicaciones entre las que destacan la compleja historia geológica, y sobre todo la convergencia de dos tipos de biotas. De acuerdo con lo último, en México se ubica la Zona de Transición Mexicana en donde se presenta la convergencia de fauna con afinidades neárticas, por un lado, y por otro lado fauna con afinidades neotropicales, sentando así las dos principales hipótesis respecto a la gran diversidad dentro del territorio mexicano (Ortega y Arita, 1998).

Unos de los gradientes comúnmente citados dentro de la biogeografía es el gradiente latitudinal, el cual en muchas ocasiones ha sido en perjuicio de poder dilucidar de una mejor manera los procesos últimos que generan dicho patrón (Hawkins *et al.*, 2003). Al respecto Willig y colaboradores (2003) argumentan que este gradiente no es el resultado de la latitud misma, sino que ésta actúa como un sustituto para factores históricos, geográficos, interacciones bióticas y abióticas y hasta cierto punto factores estocásticos. Es decir, que la latitud de alguna forma enmascara la correlación existente entre diversos factores con el espacio geográfico y que éstos a su vez covarían con la latitud misma (Rahbek, 2005).

Al analizar los factores responsables de dichos patrones, cada uno de ellos no tendrá la misma influencia a lo largo de un continuo de escalas geográficas (Rahbek y Graves 2001). Al respecto, se sabe que el tamaño de cuadros utilizados en los análisis, de alguna forma interactúa con la distribución que mantienen las especies dentro de una región, produciendo

así diferentes patrones biogeográficos al cambiar la escala espacial (Hanski y Gyllenberg, 1997), lo cual puede resultar útil al momento de distinguir las causas de esta variación en el espacio geográfico por parte de las especies (Rahbek, 2005). Por tal razón, es necesario considerar la influencia de la escala espacial sobre los patrones observados sobre todo al momento de querer hacer comparaciones o generalizaciones de dichos patrones (Rahbek, 2005). Aunado a este aspecto, es de especial consideración que los diferentes taxa no perciben su ambiente de la misma forma y que esta percepción estará en función del tamaño corporal de los organismos principalmente (Riggiero y Kitzberger, 2004) y también de sus capacidades de movilidad (Martínez-García y Ortiz-Pulido 2014).

Pregunta de Investigación

¿En qué parte del continuo de escalas espaciales, los diferentes factores tienen mayor relevancia para explicar los patrones de riqueza de serpientes en ambas provincias biogeográficas?

Hipótesis

Al estar asociados al clima, el cual se sabe que actúa en escalas espaciales grandes, tanto la temperatura como la precipitación estarán más relacionados con los patrones de riqueza de serpientes en las escalas más gruesas. Por el contrario, en las escalas más finas la productividad primaria neta se asociará mejor con la riqueza de serpientes por ser un factor relacionado con interacciones bióticas las cuales actúan de manera local.

Objetivo

1. Analizar la influencia de los factores climáticos sobre los patrones de riqueza de Serpientes en la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas a diferentes escalas espaciales.

Métodos

Para conocer la relación que tienen las diferentes variables ambientales sobre los patrones de riqueza, se seleccionaron cuatro de las variables mayormente acreditadas como principales determinantes de la diversidad de vertebrados terrestres (temperatura y precipitación media anual, productividad primaria neta (PPN) y elevación; McKnight *et al.*, 2007; Buckley y Jetz, 2008). Las variables climáticas (temperatura [T; °C] y precipitación [Pmm]) se obtuvieron de WorldClim (Fick y Hijmans, 2017), mientras que la variable de elevación (ELEV; msnm) se obtuvo a partir de un modelo de elevación digital del Instituto Nacional de Información Estadística y Geográfica (INEGI, 2013), finalmente la PPN se obtuvo de *Nasa Earth Observations* (Running *et al.*, 1999). Todas las variables tuvieron una resolución de 1 km². Posterior a esto, se realizó una prueba de Spearman entre las variables para observar posibles problemas de colinealidad espacial, lo que pudiera sesgar futuros análisis. De acuerdo con este análisis, existió una alta colinealidad entre la elevación y la temperatura (Anexo 3) por lo que se optó por eliminar la elevación de los modelos generales.

Posteriormente se realizó una regresión ponderada geográficamente (Brunsdon *et al.*, 1996), utilizando todas las variables (temperatura media anual, precipitación y PPN). El esquema de ponderación utilizado fue el Gaussiano, en el cual todas las entidades de los datos de entrada (variable dependiente y variables independientes o explicativas por cuadrante) se consideran como entidades vecinas y, por lo tanto, se les asigna un valor. Comienza asignando un valor a la entidad de regresión (cuadrante analizado) y pondera las entidades circundantes (cuadrantes vecinos) que disminuyen fluida y gradualmente a medida que aumenta la distancia de la entidad analizada. De esta manera se garantiza que cada entidad de regresión tenga varias unidades vecinas y, con esto, se aumenten las probabilidades de que existan variaciones entre los valores de estos vecinos y evitar así la colinealidad local (Brunsdon *et al.*, 1996). El método permite obtener de manera independiente modelos locales para cada una de las unidades de análisis (cuadros de cada una de las cuadrículas), esto resulta importante puesto que se presupone, correctamente, que el espacio geográfico presenta variaciones físicas y ambientales locales. De esta manera, se espera obtener un modelo general que analice la asociación o la dependencia de la riqueza con las variables elegidas considerando la heterogeneidad en toda el área de estudio (Brunsdon *et al.*, 1996).

Finalmente, para conocer la influencia individual de cada una de las variables a diferentes escalas, se realizó una partición de la varianza, utilizando pares de variables ambientales (Temperatura media anual + Precipitación, Temperatura media anual + PPN y Precipitación + PPN), ya que, aunque no sea problemática, sí existe cierta colinealidad entre las variables. Debido a lo anterior, una partición de la varianza permite conocer la varianza explicada únicamente por cada variable individual (Gobet *et al.*, 2012). A partir de esto, se generaron mapas individuales de las variables tanto de los coeficientes de determinación locales (R^2) como de los valores residuales para cada una de las escalas geográficas utilizadas.

Resultados

En la figura 28 se muestran los resultados del modelo de regresión ponderada geográficamente para la Faja Volcánica Transmexicana utilizando la temperatura media anual, la precipitación y la productividad primaria neta. De acuerdo con los valores de los coeficientes de determinación se puede observar que éstos cambian con la escala utilizada y que incrementan hacia escalas más pequeñas (cuadros de 0.125° y 0.0625° ; figura 28-C y D respectivamente). Con cuadros de 0.5° (Figura 28-A), se observaron valores más altos desde el sur de Querétaro, la mayor parte de los estados de México e Hidalgo, este de Michoacán y la parte centro-norte de la Ciudad de México.

Con cuadros de 0.25° (Figura 28-B) los valores más altos de los coeficientes de determinación se ubicaron en dos regiones principales, localizadas la primera en la colindancia entre la FVT y la Costa del Pacífico y la Sierra Madre Occidental, y la segunda zona corresponde con la colindancia entre la FVT y el Altiplano Sur.

En una escala intermedia (cuadros de 0.125° ; Figura 28-C) los valores más elevados de los coeficientes de determinación se ubicaron en la colindancia entre la FVT, la Sierra Madre Occidental y la Costa del Pacífico al norte de Michoacán.

Finalmente, con cuadros de 0.0625° (Figura 28-D) los valores más altos se repartieron en pequeñas regiones abarcando principalmente el norte de la FVT en la colindancia con la Costa del Pacífico y el Altiplano Sur, al centro en los alrededores de Chapala, la región Neovolcánica Tarasca y Lagos y Volcanes del Anáhuac y al este en las Sierras Centrales de Oaxaca.

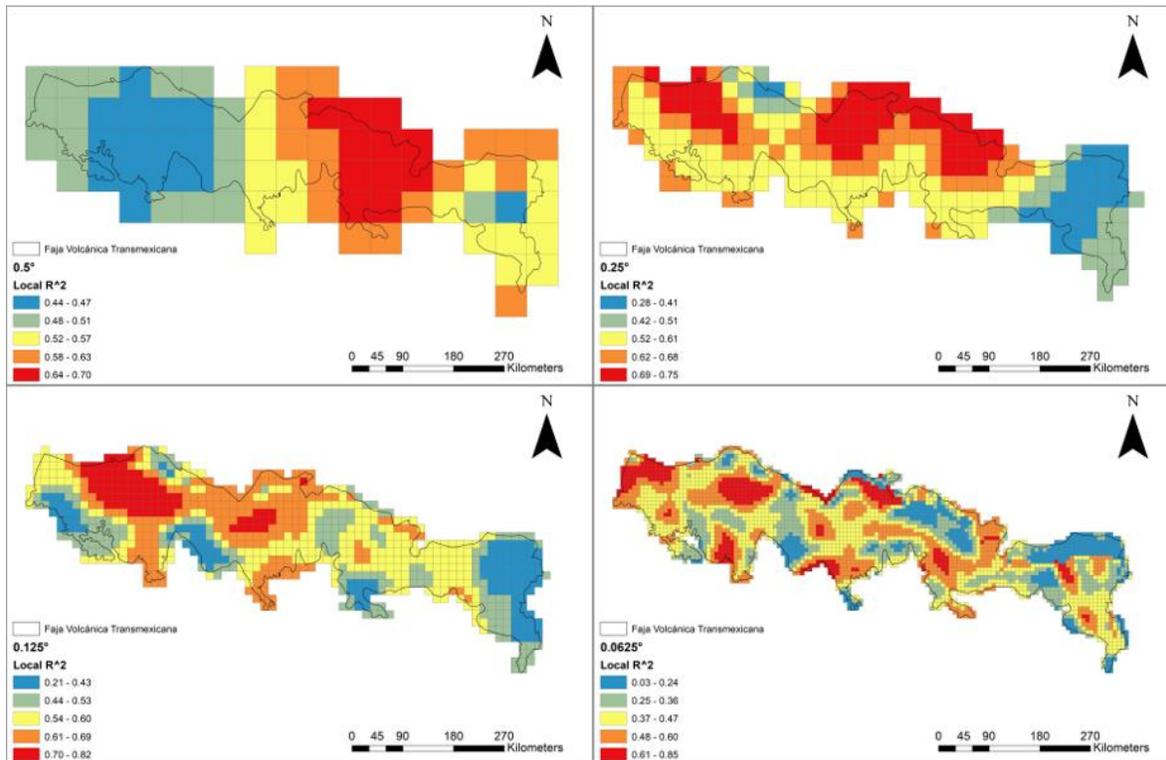


Figura 28. Modelos generales de la regresión ponderada geográficamente para la Faja Volcánica Transmexicana a diferentes escalas espaciales: A) medio grado, B) un cuarto de Grado, C) un octavo de grado, D) un dieciseisavo de grado.

En la figura 29 se muestran los resultados de la partición de la varianza para la FVT, en donde de acuerdo con la escala más grande (cuadros de 0.5° ; Figura 29-A), se observa que los valores más altos de los coeficientes de determinación se obtuvieron con la precipitación (Figura 29-B), mientras que los valores más bajos con la productividad primaria neta. De acuerdo con el análisis para cada una de las variables, los valores más altos de los coeficientes de determinación para las tres variables se obtuvieron en la parte centro-oriental de la FVT, abarcando las Llanuras y Sierras de Querétaro e Hidalgo, Lagos y Volcanes del Anáhuac y Sierras y Valles Guerrerenses. Por otro lado, los valores residuales fueron todos positivos, encontrando los más altos en la parte occidental de la FVT la Sierra de Jalisco, Chapala y Volcanes de Colima (Figura 29-D).

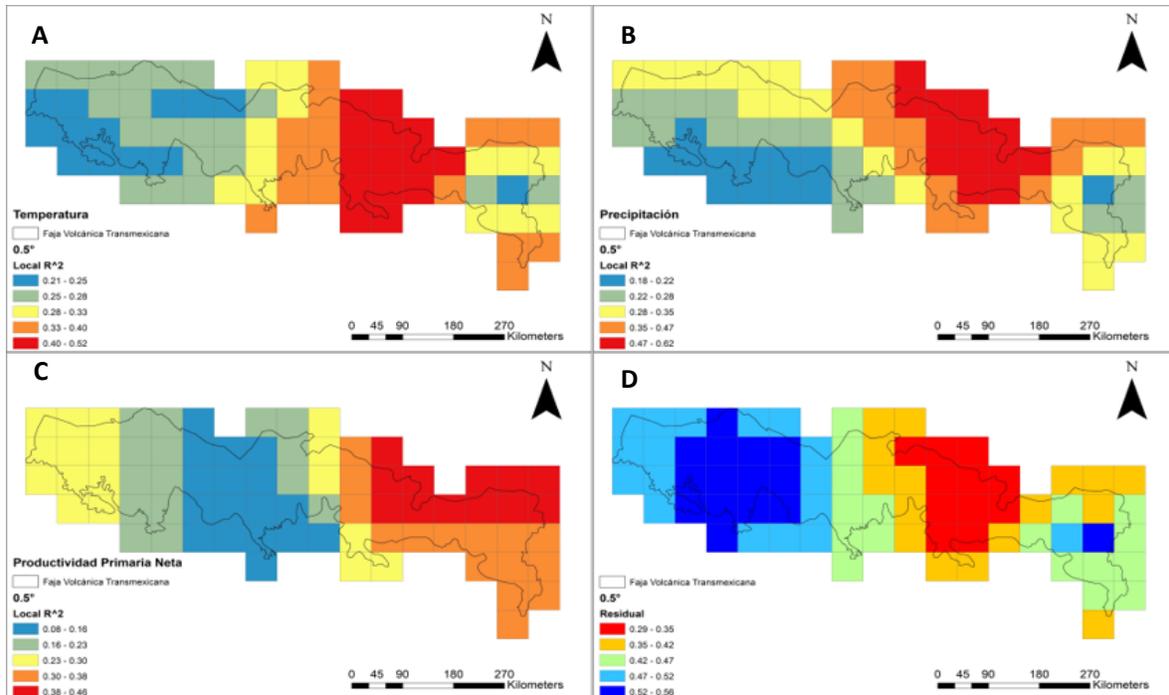


Figura 29. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Faja Volcánica Transmexicana con cuadros de 0.5°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

Con cuadros de 0.25 (Figura 30) se obtuvieron los valores más altos de coeficientes de determinación con la temperatura. De acuerdo con el análisis espacial para cada una de las variables utilizadas, se puede observar que los valores más elevados para las tres variables se obtuvieron en la parte centro-norte de la FVT en el caso de la precipitación (Figura 30-B) y en la parte noroccidental de la FVT para la temperatura y la PPN (Figuras 30-A y C). Los valores residuales nuevamente fueron positivos ubicándose los más elevados en la parte extremo oriente de la FVT en la colindancia con la Sierra Madre Oriental y la Cuenca del Balsas (Figura 30-D).

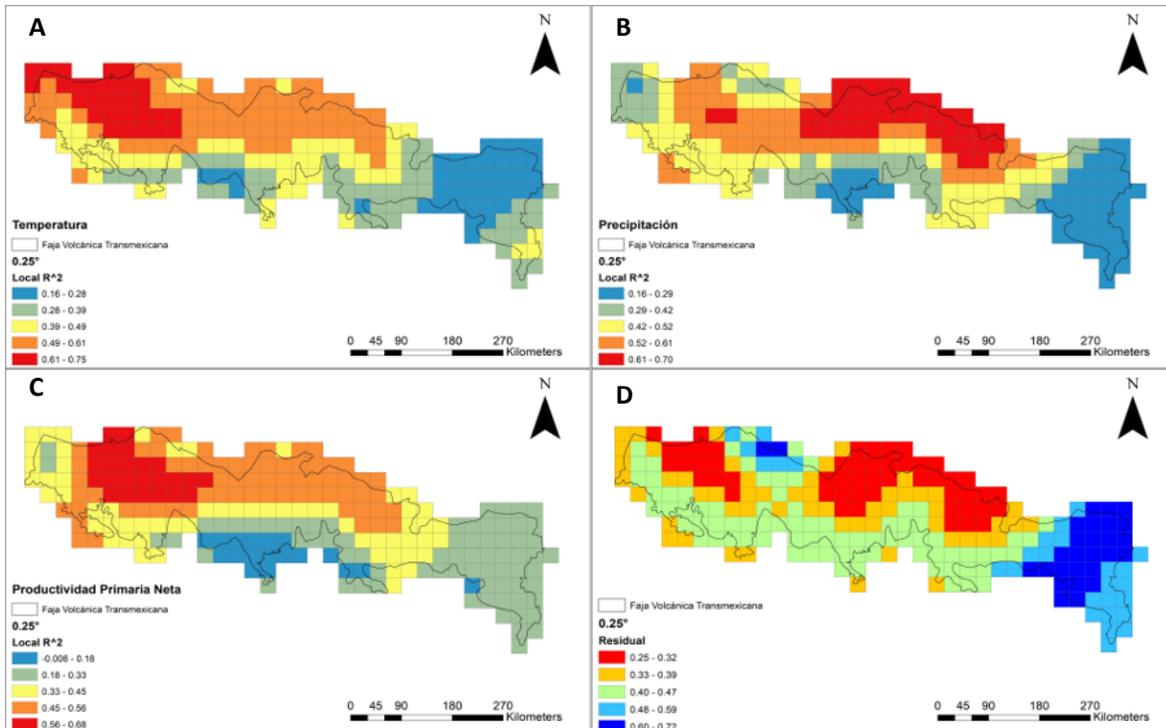


Figura 30. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Faja Volcánica Transmexicana con cuadros de 0.25°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

En una escala menor (cuadros de 0.125°; Figura 31), los valores de los coeficientes de determinación fueron elevados en general detectando que los valores más altos correspondieron nuevamente con la temperatura (Figura 31-A). De acuerdo con el análisis espacial, los valores más altos de las tres variables coincidieron en la parte noroccidental de la FVT, al centro de Jalisco y una pequeña región al norte de Michoacán ambas regiones dentro de la cuenca hidrográfica Lerma-Santiago (Figura 31-A, B y C). Los valores residuales fueron todos positivos, teniendo los más altos en el extremo oriental de la FVT en la parte oriental del estado de Puebla en la colindancia de la FVT con la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y Oaxaca (Figura 31-D).

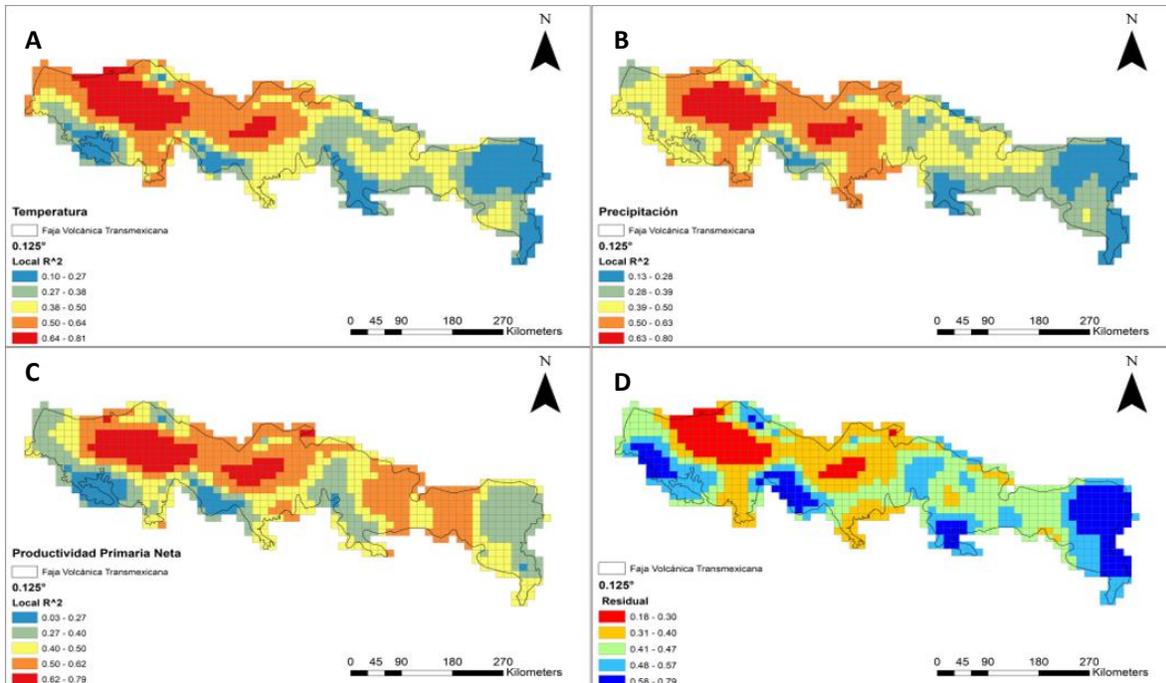


Figura 31. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Faja Volcánica Transmexicana con cuadros de 0.125°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

Finalmente, con la escala más pequeña (cuadros de 0.0625°; Figura 32) los valores fueron elevados para todas las variables utilizadas, obteniendo los más elevados con la PPN (Figura 32-B). Las regiones con los valores más elevados de los coeficientes de determinación resultaron tener el mismo patrón para las tres variables utilizadas, estas regiones se ubicaron principalmente en sistemas montañosos como las sierras de Jalisco, la región Neovolcánica Tarasca, Volcanes de Colima, Lagos y Volcanes del Anáhuac y Sierras Centrales de Oaxaca. Por otra parte, sólo existieron valores residuales positivos, de los cuales los más altos se concentraron en la parte oriental de la FVT, específicamente en la colindancia con la Sierra Madre Oriental y otra gran zona en la provincia fisiográfica Mil Cumbres (Figura 32-D).

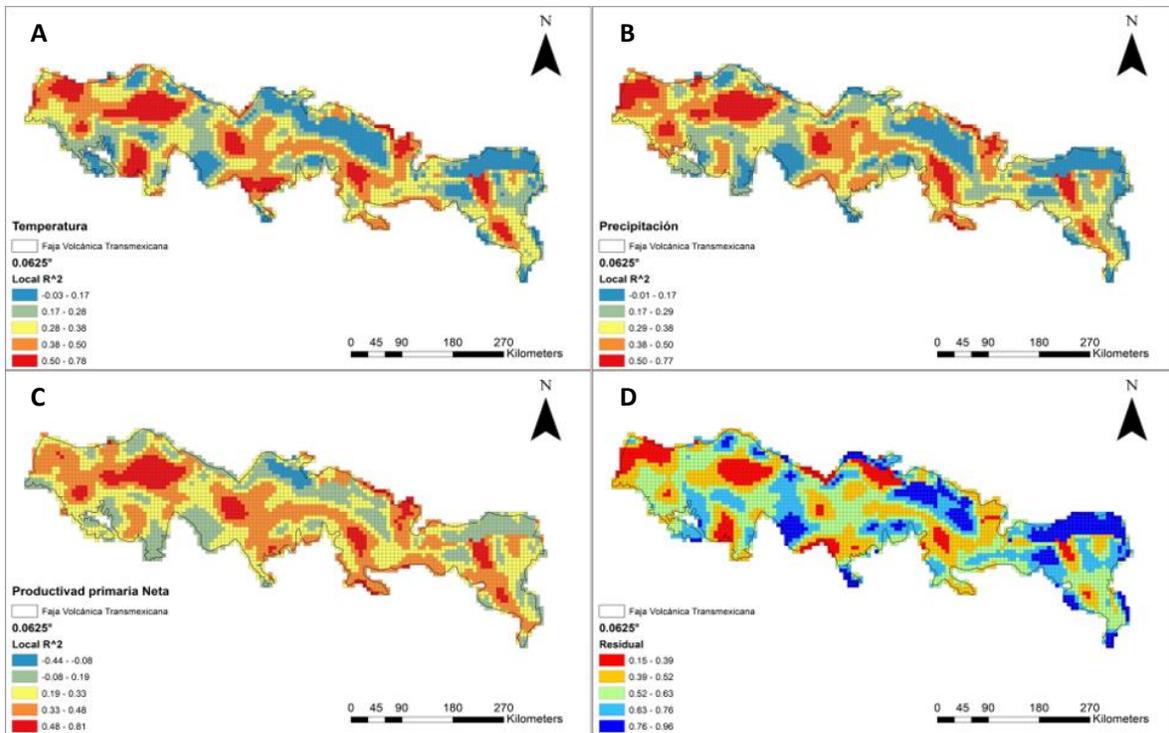


Figura 32. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Faja Volcánica Transmexicana con cuadros de 0.0625° : A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

En la figura 33 se muestran los resultados generales del modelo de regresión ponderada geográficamente para la Cuenca del Balsas. Los valores más elevados de los coeficientes de regresión se obtuvieron en las dos escalas más grandes (cuadros de 0.5° y 0.25° ; Figura 33-A y B). Con cuadros de 0.5° los valores más elevados se obtuvieron en la parte más oriental de la CB, abarcado el suroeste de Puebla hasta el noroeste de Oaxaca y noreste de Guerrero (Figura 33-A). Con cuadros de 0.25° los valores más altos de obtuvieron principalmente al norte en la colindancia con la FVT y al sur con la Sierra Madre del Sur (Figura 33-B). Con la subsiguiente escala (cuadros de 0.125° ; Figura 33-C) la región con los valores de los coeficientes de determinación más elevados, aunque considerablemente bajos, se ubicaron en el extremo occidental de la CB abarcando la Depresión del Balsas y sus alrededores. Finalmente, con la escala más fina (cuadros de 0.0625° ; Figura 33-D), los valores más elevados se concentraron en dos regiones, la primera se ubicó en la Depresión del Tepalcatepec y la segunda se ubicó en la colindancia con la Sierra Madre del Sur abarcando

elevaciones como la Mixteca Alta y la Cordillera Costera del Sur en los estados de Puebla y Oaxaca.

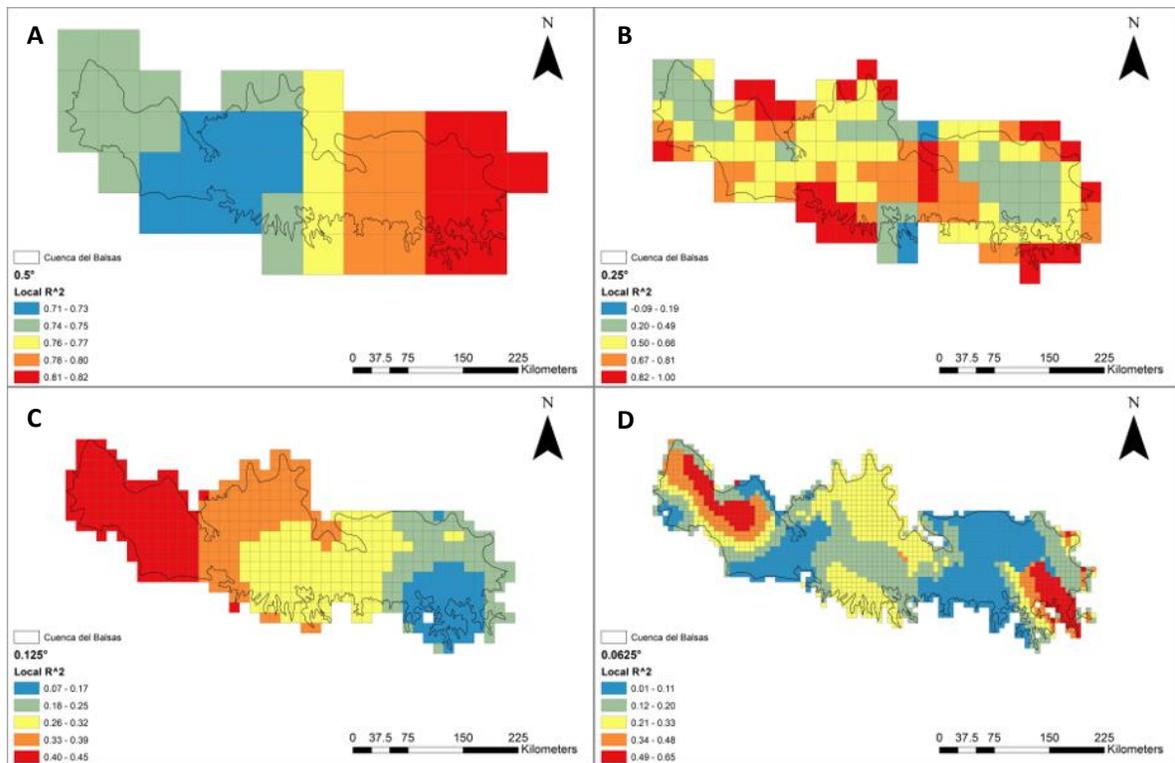


Figura 33. Modelos generales de la regresión ponderada geográficamente para la Cuenca del Balsas a diferentes escalas espaciales: A) medio grado, B) un cuarto de Grado, C) un octavo de grado, y D) un dieciseisavo de grado.

En la figura 34 se muestran los resultados de la partición de la varianza para la CB. De acuerdo con la escala más grande (cuadros de 0.5° ; Figura 34) los valores más altos de los coeficientes de determinación se obtuvieron con la temperatura, observado que las regiones con los valores más altos con la temperatura y la precipitación se ubicaron principalmente en las provincias fisiográficas Depresión del Balsas, Cordillera Costera del Sur, Chapala y Depresión del Tepalcatepec en Guerrero, Michoacán y Jalisco y Estado de México (Figuras 34-A y B). Por otro lado, los valores más altos con la PPN se ubicaron en la porción oriental de la CB (Figura 34-C). De acuerdo con los valores residuales, los valores más altos se obtuvieron en el Bajo Balsas (Figura 34-D).

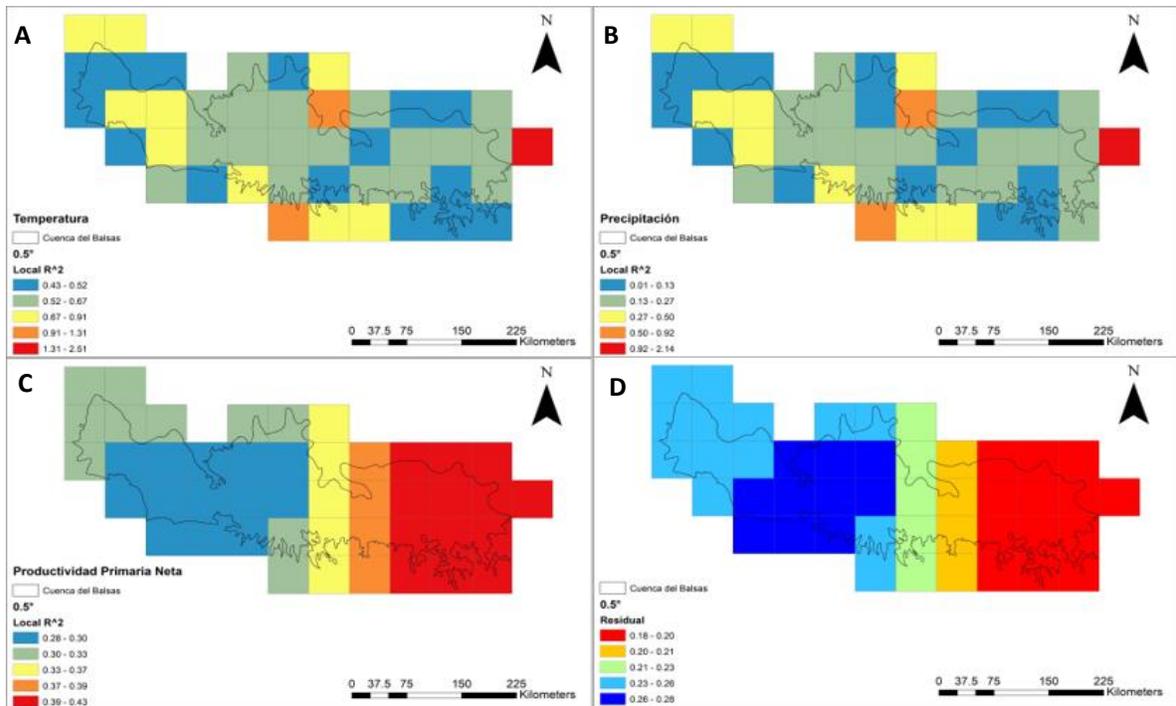


Figura 34. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Cuenca del Balsas con cuadros de 0.5°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

En la figura 35 se muestran los resultados de la partición de la varianza para la CB con cuadros de 0.25° en donde los valores más altos de los coeficientes de determinación se obtuvieron con las tres variables utilizadas (temperatura, precipitación y PPN; Figura 35-A, B y C). De igual forma se obtuvo el mismo patrón para las tres variables encontrando las regiones con los valores más altos en la colindancia con la Sierra Madre del Sur abarcando también la Cordillera Costera del Sur en los estados de Guerrero y Michoacán. Por otro lado, los valores residuales positivos más altos se ubicaron en dos regiones, la primera se ubica en la colindancia con la Sierra Madre del Sur y la segunda entre las provincias fisiográficas Lagos y Volcanes del Anáhuac y Depresión del Balsas (Figura 35-D).

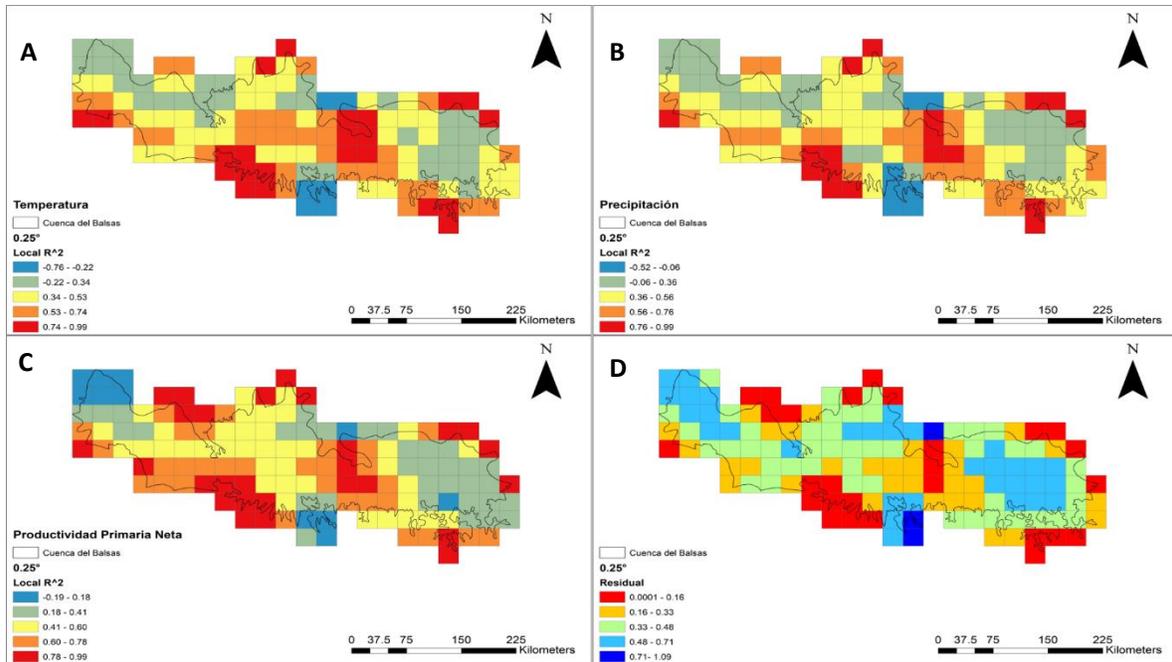


Figura 35. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Cuenca del Balsas con cuadros de 0. 25°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

En la figura 36 se muestran los resultados de la partición de la varianza para la CB con cuadros de 0.125° en donde los valores de los coeficientes de determinación fueron muy bajos en general, mostrando casi el mismo patrón para todas las variables utilizadas en el modelo. De acuerdo con el análisis espacial, las regiones con los valores más altos, considerando la temperatura y la precipitación, se ubicaron en la porción occidental de la CB abarcando toda la Depresión del Tepalcatepec en la parte centro de Michoacán, (Figura 36-A y B), y la provincia fisiográfica Sierras y Valles Guerrerenses y Depresión del Balsas considerando la Precipitación y la PPN (Figura 36-C). Finalmente, los valores residuales positivos más altos se concentraron en la colindancia con la Sierra Madre del Sur (Figuras 36-D).

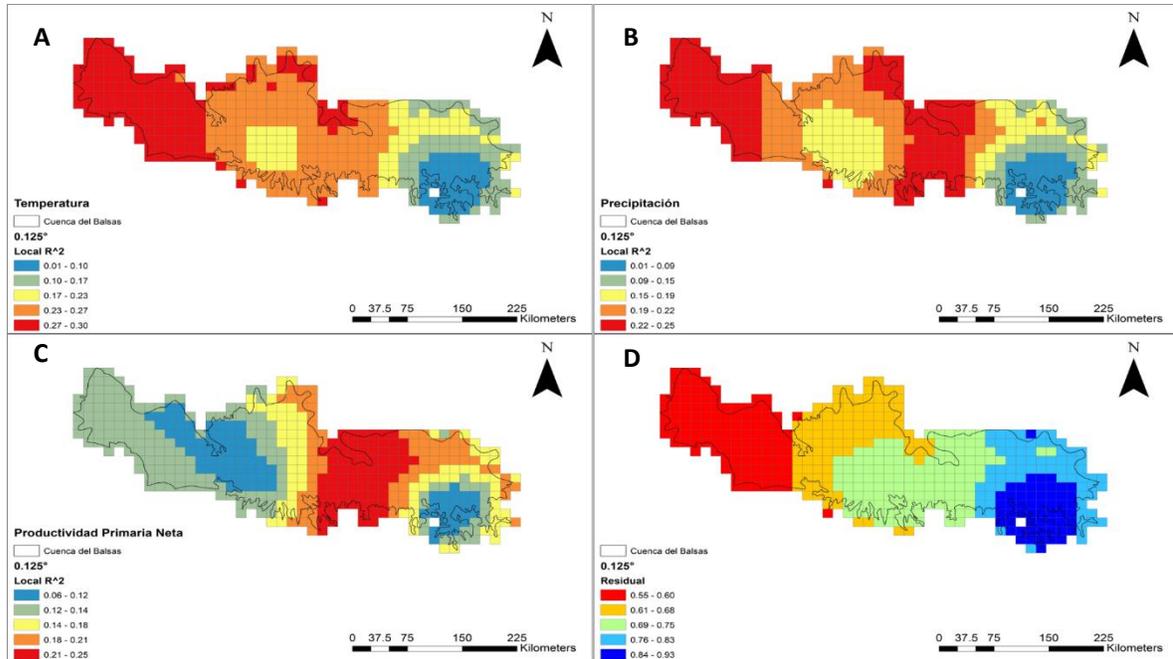


Figura 36. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Cuenca del Balsas con cuadros de 0.125° : A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

En la figura 37 se muestran los resultados de la partición de la varianza para la CB con cuadros de 0.0625° , en donde los valores de los coeficientes de determinación más altos se obtuvieron con la temperatura (Figura 37-A). Por otro lado, las tres variables tuvieron un patrón espacial similar, registrando los valores más elevados en la colindancia con la Sierra Madre del Sur entre las provincias fisiográficas Sur de Puebla, Mixteca Alta y Cordillera Costera del Sur y, considerando la precipitación y la PPN, una pequeña región en el centro de la CB en la provincia fisiográfica Sierras y Valles Guerrerenses y Depresión del Balsas (Figuras 37-B y C). Por último, los valores residuales positivos más altos se ubicaron en la Cuenca Alta del Balsas y otra región en la colindancia entre Guerrero y Michoacán (Figura 37-D).

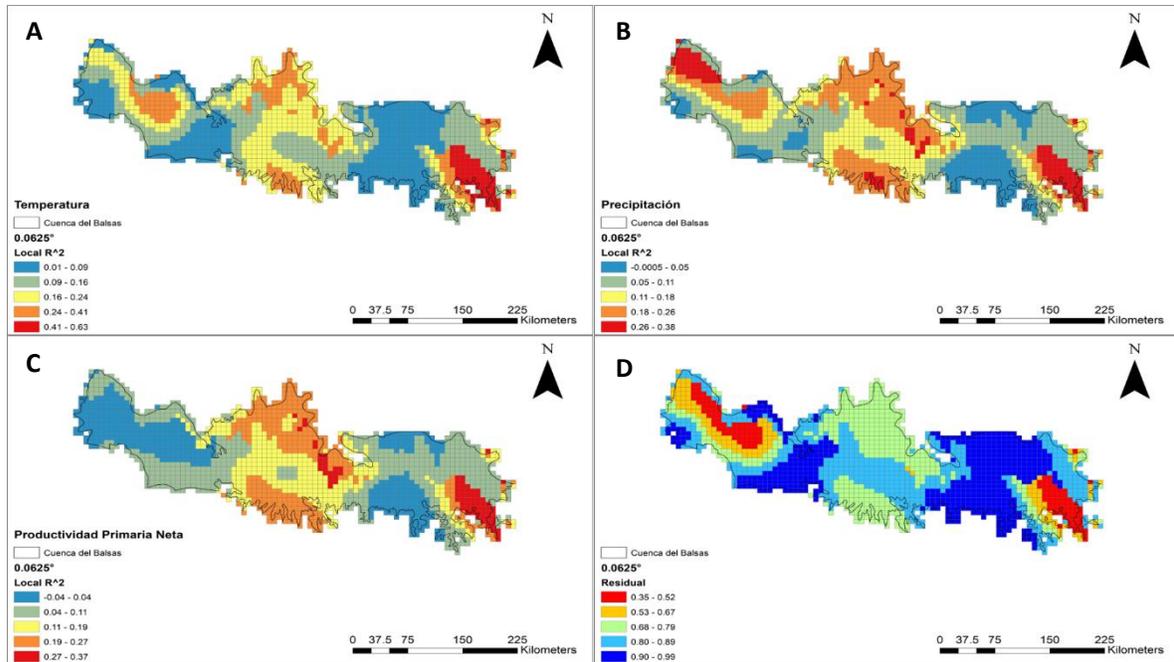


Figura 37. Partición de la varianza para cada una de las variables utilizadas para la Cuenca del Balsas con cuadros de 0. 0625°: A) Temperatura, B) Precipitación, C) Productividad primaria neta, y D) Valores residuales.

Discusión

Es conocido que la escala espacial tiene una gran influencia sobre los procesos que determinan los patrones de diversidad en la Tierra, debido a que la extensión geográfica y el tamaño de las unidades de análisis utilizados tendrá una fuerte influencia sobre la interpretación de la distribución de las especies, y consecuentemente se producirán diferentes patrones geográficos (Rahbek, 2005). De acuerdo con los resultados obtenidos para la Faja Volcánica Transmexicana, se observó una mayor influencia de la temperatura, la precipitación media anual y la productividad primaria neta en las escalas espaciales más finas (Figura 28). Lo anterior sugiere que, la FVT, al contar con una marcada heterogeneidad ambiental como resultado de su compleja topografía, factores como su historia geológica y climática pudieran ser los factores mayormente asociados con la diversidad ahí presente (Stein *et al.*, 2014). De acuerdo con lo anterior, se ha observado que, en escalas locales, la longitud de la temporada de crecimiento de vegetación, fuertemente asociada a la temperatura y la precipitación, mantienen una relación positiva con la diversidad de reptiles (McCain, 2010; Harrison y Cornell, 2008).

De acuerdo con los análisis de partición de la varianza, en la escala más gruesa (cuadros de 0.5°), la precipitación fue el factor mayormente asociado con la riqueza de serpientes (Figura 29-B). Autores como McCain (2010) han sugerido que, a gran escala, las variables asociadas con el agua tienen una gran influencia sobre los vertebrados en general. Por otro lado, con la misma escala, la PPN tuvo valores muy bajos de los coeficientes de determinación, lo cual supone que este tipo de factores están más asociados con la riqueza de serpientes a escalas locales en donde las interacciones bióticas tienen una mayor preponderancia sobre las poblaciones de especies (Harrison y Cornell, 2008).

Al disminuir la escala (cuadros de 0.25° ; Figura 30) nuevamente fue la temperatura la que mejor se asoció con la riqueza de serpientes, remarcando la importancia que mantiene este factor sobre los patrones de diversidad de vertebrados en escalas espaciales amplias (Qian y Ricklefs, 2008). En las escalas más finas (cuadros de 0.125° y 0.0625° ; Figuras 31 y 32) las asociaciones entre las variables y la riqueza fueron generalmente altas, particularmente con la PPN, la cual tuvo mayor influencia sobre la riqueza de serpientes en la escala más fina (cuadros de 0.0625°), al respecto, se sabe que la PPN tiene su mayor

asociación con la riqueza en escalas espaciales finas en donde se relaciona directamente con factores, que actúan de manera local, como las interacciones bióticas (Rahbek, 2005; Harrison y Cornell, 2008).

Considerando los modelos generales de regresión geográficamente ponderada para la Cuenca del Balsas, la mejor asociación de las variables utilizadas con la riqueza de serpientes se presentó en las escalas más grandes (cuadros de 0.5° y 0.25° ; Figura 33). De acuerdo con lo anterior, la provincia biogeográfica CB, a diferencia de la FVT, no cuenta con una marcada heterogeneidad topográfica, con lo cual se esperaría que, en unidades de análisis grandes, el gradiente ambiental sea más homogéneo (Stein *et al.*, 2014) razón por lo cual la mejor asociación se haya presentado en escalas amplias. Por otro lado, la temperatura se asoció fuertemente con la riqueza de serpientes en tres de las cuatro escalas espaciales utilizadas (cuadros de 0.5° , 0.25° y 0.0625° ; Figuras 34-37). Lo anterior presupone que los patrones geográficos presentes en cuadrantes de grandes áreas covarían comúnmente con la temperatura encontrando coeficientes de determinación con capacidad predictiva por encima del 70% (Currie *et al.*, 2004). Lo anterior, también puede explicar la gran diferencia de riqueza de serpientes entre una y otra provincia biogeográfica, por un lado, al mantener una considerable heterogeneidad topográfica, se esperaría que en la FVT exista una mayor disponibilidad de hábitats, permitiendo la coexistencia de más especies (Stein *et al.*, 2014), situación que quizá no se lleve a cabo con tanta frecuencia en la CB. Finalmente, se sabe que tanto los mecanismos locales como los regionales que tienen influencia sobre la diversidad actúan a lo largo de un continuo de escalas, no solo espaciales sino también temporales, y que esto parecería reflejar un balance entre estos mecanismos, de tal manera que exista una relativa dominancia de un tipo de proceso sobre otro al modificar la escala de análisis y que esto finalmente determinará el pool de especies desde lo local hasta lo regional (Ricklefs, 2004; Rahbek, 2005).

De acuerdo con el análisis espacial en donde se registraron los valores más altos de los coeficientes de regresión para cada provincia biogeográfica, éstos se presentaron recurrentemente en regiones o zonas de transición montañosas, por ejemplo, la colindancia de la FVT con la Sierra Madre Occidental (Figura 28-B). De acuerdo con esto, y considerando que las serpientes son organismos ectotérmicos los cuales son muy sensibles a

los cambios bruscos de temperatura que comúnmente se presentan en gradientes altitudinales. Es en regiones montañosas de ambientes templados en donde encuentran las condiciones ambientales idóneas para que se presente una mayor diversidad, lo que concuerda con valores muy altos de diversidad beta de estos organismos en regiones montañosas de México, principalmente en el centro del país (Rodríguez *et al.*, 2019). Para el caso de la CB estas regiones se ubicaron en la colindancia con la misma FVT y la Sierra Madre del Sur en sistemas montañosos como la Mixteca Alta y la Cordillera Costera del Sur (Figura 33), lo que pudiera remarcar la fuerte relación de la riqueza de serpientes con factores como la temperatura, principalmente en sistemas montañosos húmedos, en donde las oportunidades para termorregular se presenten generalmente en elevaciones más bajas en donde predominan temperaturas más cálidas ideales para estas funciones en estos organismos (McCain, 2007). De esta forma, las áreas montañosas para ambas provincias biogeográficas, pueden ser centros importantes de riqueza de especies, razón por la cual este tipo de ambientes abarcan el 50% de los denominados centros de biodiversidad aún cuando representan solamente cerca de 16.5% al 27% del territorio de la Tierra (Kohler y Maselli, 2009; Fjeldsa° *et al.*, 2012). Es en estas áreas en dónde la especiación alopátrica no debería ser el único factor que explique la elevada riqueza de especies, sino que también se sugiere un enfoque hacia los propios linajes que persisten en esas zonas de tal manera que se pueda tener un mejor panorama de los patrones y sus posibles causas.

De acuerdo con los valores residuales para ambas provincias biogeográficas, todos fueron positivos ubicándose en sistemas montañosos principalmente. Gran parte de las provincias analizadas pertenecen a la Zona de Transición Mexicana (Figuras 29-32 y 34-37; Escalante *et al.*, 2004), en donde se espera la presencia de una mayor riqueza de serpientes a la predicha por los modelos, por lo que estas zonas funcionan como centros importantes de diversidad biológica.

Conclusiones

1. Unos de los mayores problemas asociados a la determinación de los procesos subyacentes de los patrones de diversidad es que no se ha considerado la influencia que mantiene la escala espacial sobre los patrones resultantes, y es que al realizar un análisis sistemático tomando en cuenta este factor, se pueden obtener mejores resultados que permitan conocer cuáles factores, históricos o ecológicos, están actuando sobre un continuo de escalas espaciales.
2. Para la Faja Volcánica Transmexicana, se obtuvieron mejores correlaciones de la temperatura media anual, la precipitación anual y la productividad primaria neta con la riqueza de serpientes en las escalas espaciales más finas, sugiriendo que los factores históricos puedan estar más asociados con la riqueza de serpientes en escalas gruesas.
3. Para la Cuenca del Balsas las mejores correlaciones se obtuvieron en escalas más amplias, sugiriendo así que, factores como las interacciones bióticas sean los principales conductores de la riqueza en esta provincia biogeográfica. Al considerar el análisis de la partición de la varianza, la PPN se asoció de mejor manera con la riqueza de serpientes en escalas locales en la FVT, mientras que la temperatura lo fue para la CB.

Conclusiones Generales

Las serpientes son un grupo importante dentro del territorio mexicano debido a su gran riqueza y debido a sus características de desplazamiento que hacen, en conjunto con otros factores, que sus áreas de distribución estén generalmente restringidas por lo que tienen un alto endemismo. Además de esto, la utilización de diferentes escalas espaciales dentro de los análisis de patrones de diversidad, son una herramienta importante para comprender los procesos que están actuando a lo largo del espacio geográfico.

En escalas espaciales amplias (cuadros de 0.5°) se observó el gradiente latitudinal de riqueza, en donde se encontró la mayor cantidad de áreas de riqueza de serpientes hacía el sur en ambas provincias biogeográficas. Por otro lado, al disminuir la escala, el patrón de riqueza estuvo asociado a zonas montañosas ubicadas en las zonas donde colindan las provincias biogeográficas. De acuerdo con la literatura, estas regiones montañas tienen una función importante como centro de diversificación y endemismo y a su vez son consideradas como centros importantes de riqueza filogenética o centros de alta diversidad.

De acuerdo con el endemismo, las áreas de mayor riqueza de endemismos también estuvieron asociadas a sistemas montañosos, principalmente en la colindancia con provincias biogeográficas como la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Oriental y Oaxaca en donde a partir de estudios filogenéticos, se ha determinado que existe una estrecha relación entre regiones como la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur, por ejemplo. De esta forma, se subraya la importancia de estas regiones como centros importantes de diversidad y se sugiere que sean analizadas a fondo con el objetivo de comprender de una mejor manera los procesos que determinan estos patrones.

De acuerdo con el análisis de la regresión ponderada geográficamente, para la Faja Volcánica Transmexicana se obtuvieron las mejores correlaciones entre la riqueza y los factores ecológicos en escalas espaciales finas. De esta forma se espera que, en esta región con una marcada topografía, factores históricos estén mejor correlacionados con la riqueza de serpientes. Por otro lado, en la Cuenca del Balsas, las mejores correlaciones se encontraron en escalas amplias. De acuerdo con esto, al ser una provincia que no cuenta con un gradiente

altitudinal tan marcado, los factores ecológicos sean los principales conductores de la riqueza de serpientes y que, al ir disminuyendo la escala de análisis, factores como las interacciones bióticas sean incluso más importantes.

De acuerdo con lo anterior, es de suma importancia que, al realizar análisis de patrones de diversidad, se considere la influencia que la escala espacial ejerce sobre dichos patrones. De tal forma que, los patrones resultantes son dependientes de la región estudiada, la unidad de análisis empleada y del grupo taxonómico analizado.

Literatura Citada

- Aagesen, L. Szumik, C. & Goloboff, P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 40(11), 2011-2016.
- Arechaga-Ocampo, S., Montalbán-Huidobro, C.A. & Castro-Franco, R. (2008). Nuevos registros y ampliación de la distribución de anfibios y reptiles en el estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 2482), 231-233.
- Badgley, C. (2010). Tectonics, topography, and mammalian diversity. *Ecography*, 33, 220-231.
- Brunsdon, C., Fotheringham, A.S. & Charlton, M.E. (1996), Geographically Weighted Regression: A Method for Exploring Spatial Nonstationarity. *Geographical Analysis*, 28(4), 281-298.
- Buckley, L.B. & Jetz, W. (2008). Linking Global Turnover of Species and Environments. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the United States of America*, 105(46), 17836-17841.
- Campos-Rodríguez, J.I., Elizalde-Arellano, C., López-Vidal, J.C., Aguilar-Martínez, G.F., Ramos-Reyes, S.N., & Hernández-Arciga, R. (2009). Nuevos registros de anfibios y reptiles para Guanajuato, procedentes de la Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda de Guanajuato" y zonas adyacentes. *Acta Zoológica Mexicana*, 25(2), 269-282.
- Ceballos, G. & Brown, J.H. (1995). Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9, 559-568.
- Ceballos, G. & García, A. (1995). Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology*, 9, 1349-1356.
- Challenger, A. & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En J. Soberón, G. Halfter & J. Llorente-Bousquets (Comps.), *Capital Natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: CONABIO.
- Chave, J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 1, 4-16.
- Chávez-Avila, S.M., Casas-Andreu, G., García-Aguayo, A., Cifuentes-Lemus, J.L. & Cupul-Magaña, F.G. (2015). *Anfibios y Reptiles del Estado de Jalisco. Análisis espacial, distribución y conservación*. Jalisco: Universidad de Guadalajara.

- Colwell, R.K. & Hurtt, G.C. (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144, 570–595.
- CONABIO. (sin año). Sierra de Coalcomán. Consultado el 1 de septiembre de 2020 en: http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_115.pdf
- Connolly, S.R. (2005). Process-Based Models of Species Distributions and the Mid-Domain Effect. *The American Naturalist*, 166(1), 1-11.
- Currie, D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist*, 137, 27-49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J.R. (2004). Predictions and tests of climate-based hypothesis of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7(12), 1121-1134.
- Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. Overton, J., Peterson, A., & Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29. 129 - 151.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(2), 551-560.
- Escalante, T., Rodríguez, G. & Morrone, J.J. (2004). The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 327– 339.
- Escalante, T., Rodríguez, G. & Morrone, J.J. (2005). Las provincias Biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos Continentales. *Revista mexicana de Biodiversidad*, 76(2), 199-205.
- Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P. & González-López, R. (2013). Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and nearctic mammals. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16(1), 5-17.
- Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O. & Llorente, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En J., Soberón, G., Halfpeter, J., Llorente-Bousquets. (Comps). *Capital Natural de México*. Volumen 1. México: CONABIO.

- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Fjeldsa, J., Bowie, R.C. & Rahbek, C. (2012). The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 43, 249-265.
- Flores-Villela O.A. & Goyenechea, I. (2003). Patrones de distribución de anfibios, reptiles en México. En J. J. Morrone & J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Ciudad de México: CONABIO-UNAM.
- Flores-Villela, O. & Canseco_Márquez, L. (2007). Riqueza de la Herpetofauna. En: I. Luna, J.J. Morrone & D. Espinoza (Eds.). *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. México: CONABIO; UNAM.
- Flores-Villela, O. & Martínez-Salazar, E. (2009). Origin of the herpetofauna of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80,817-833.
- Flores-Villela, O. (1993). Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. In T.P. Ramamoorthy, R., Bye, A., Lot. (Comps), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. London: Oxford University Press, Inc.
- Flores-Villela, O.A. & García-Vásquez, U. (2014). Biodiversidad de Reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 467-475.
- Flores-Villela, O.A., Canseco-Márquez, L. & Ochoa-Ochoa, L.M. (2010). Geographic Distribution and Conservation of the Mexican Central Highlands Herpetofauna. In L. D., Wilson, J. H., Townsend & J. D, Johnson (Eds.), *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Utah: Eagle Mountain Publishing, LC, Eagle Mountain.
- García, A. (2006). Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation*, 130(1), 25-46.
- Martínez-García, V. & Ortiz-Pulido, R. (2014). Redes Mutualistas Colibrí-Planta: Comparación En Dos Escalas Espaciales. *Ornitología Neotropical*, 25, 273-289.
- Goyenechea, M.I. & Gual-Díaz, M. (2017). Reptiles en el Bosque Mesófilo de Montaña en México. En: M. Gual-Díaz & A. Rendón-Correa (Eds.), *Bosques Mesófilos de Montaña de México*, México: CONABIO.

- Guzmán-Guzmán, S., Morales-Mávil, J.E. & Pineda, A.E. (2011). Anfibios. En CONABIO, *Estrategias para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz*. México: CONABIO.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, 275, 397–400.
- Harrison, S. & Cornell, H. (2008). Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11, 969-979.
- Haury, L.R., McGowan, J.A. y Wiebe, P.H. (1978). Patterns and Processes in the Time-Space Scales of Plankton Distributions. In: Steele J.H. (eds) *Spatial Pattern in Plankton Communities*. NATO Conference Series (IV Marine Sciences), vol 3. Boston, MA: Springer.
- Hawkins, B.A., Porter E.E. & Diniz-Filho, J.A. (2003). Productivity and History as Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. *Ecology*, 84(6), 1608–1623.
- Heads, M.J. (1989). Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel arcs model. *New Zealand Journal of Zoology*, 16, 549-585.
- Hernández-Cerda, M.E. & Carrasco-Anaya, G. (2007). Rasgos Climáticos Más Importantes. En: En I., Luna, J.J., Morrone & D. Espinosa (Eds.), *Estrategia para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz*. México: CONABIO.
- Hulseay, C.D., García de León, F.J., Sánchez-Johnson, Y., Hendrickson D.A. & Near, T.J. 2004. Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 754-764.
- Hutchinson, E. (1953). The Concept of Pattern in Ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 105, 1-12.
- INEGI. (2013). Continuo de Elevaciones Mexicano (CEM). Consultado el 6 de abril de 2020 en: <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/>
- INEGI. (2015). División Municipal. Consultado el 1 de septiembre de 2020 en: http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/pue/territorio/div_municipal.aspx?tema=me&e=21
- Jacinto-Flores, N.E., Sánchez-González, L.A. & Almazán-Núñez, R.C. (2017). Patrones de distribución y zonas prioritarias para la conservación de la avifauna de la costa del

- Pacífico de Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2017), 960-977.
- Kohler, T. & Maselli, D. (2012). *Mountains and Climate Change. From Understanding to Action*. Third Edition. Swiss, Berne: Geographica Bernensia and SDC.
- Levin, S.A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.
- Lyons, S.K. & Willig, M.R. (1999). A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology*, 80, 2483-2491.
- MacArthur, R.H. (1965). Patterns of Species Diversity. *Biological Reviews*, 40(4), 510-533.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M. & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84, 217-240.
- McCain, C.M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1-13.
- McCain, C.M. (2010). Global Analysis of Reptile Elevational Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 541-553.
- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S. & Stuart, S.N. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 25(5),464-480.
- Mendoza, M., Toledo, A., Velázquez, A., Plascencia, H. & Garduño, V. (2007). La Cuenca del Río Tepalcatepec. En: M. Mendoza., A. Velázquez., A. Larrazábal & A. Toledo (Comps.), *Atlas Fisicogeográfico de la Cuenca de Tepalcatepec*. México: SEMARNAT; INECOL; UNAM; Colegio de Michoacán; Centro de Investigaciones en geografía Ambiental.
- Mendoza-Quijano, F., Quijano–Manilla, G. & Mendoza–Paz, R. F. (2006). Análisis fenético de la herpetofauna de los bosques mesófilos de montaña del este de Hidalgo. En: A. Ramírez–Bautista, L. Canseco–Márquez & F. Mendoza Quijano (Eds.), *Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad*. México, D. F.: Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana 3.
- Miller, J., Franklin, J. & Aspinall, R. (2007). Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling*, 202, 225-242.

- Morrone, J.J. & Escalante, T. (2016). *Introducción a la Biogeografía*. Primera Edición. México, D.F.: Prensas de Ciencias
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J.J. (2005). Hacia una Síntesis Biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Morrone, J.J. (2014). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41(5), 842-854.
- Naimi, B., Hamm, N.A., Groen, T.A., Skidmore, A.K., & Toxopeus, A.G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?, *Ecography* 37(2), 191-203.
- Navarro, J. C., Liria, J., Piñango, H., & Barrera, R. (2007). Biogeographic area relationships in Venezuela: a parsimony analysis of Culicidae, Phytotelmata distribution in national parks. *Zootaxa*, 1547, 1–19.
- Nihei, S.S. (2006). Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33, 2099-2106.
- Nixon, K.C. (1999). The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15, 407–414.
- O'Brien, E.M. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25, 379-398.
- Ochoa-Ochoa, L.M & Flores-Villela, O.A. (2011). Endemismo de la Herpetofauna: Análisis y Problemáticas. En I., Luna, J.J., Morrone & D. Espinosa (Eds.), *Estrategia para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz*. México: CONABIO.
- Ochoa-Ochoa, L.M, Flores-Villela, O.A. & Bezaury-Creel, J.E. (2016). Using one vs. many, sensitivity and uncertainty analyses of species distribution models with focus on conservation area networks. *Ecological Modelling*, 320, 372-382.
- Ochoa-Ochoa, L.M. & Flores-Villela, O.A. (2006). *Áreas de Diversidad y Endemismo de la Herpetofauna Mexicana*. Ciudad de México, México: UNAM-CONABIO.
- Ochoa-Ochoa, L.M., Campbell, J.A. & Flores-Villela, O.A. (2014). Patterns of Richness and Endemism of the Mexican Herpetofauna, a Matter of Spatial Scale? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, 305-316.

- Ortega J. & Arita, H.T. (1998). Neotropical-Nearctic Limits in Middle America as Determined by Distributions of Bats. *Journal of Mammology*, 79(3), 772-781.
- Ortiz, P.M., Hernández, S.J. & Figueroa, M.J. (2017). Cambios en la línea costera en el delta del río Balsas, Pacífico mexicano, entre los años 1943-2009. *Investigaciones Geográficas*, digital, 2448-7279.
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M. y Araújo M.B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton.
- Peterson, A.T., Papeş, M. & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modelling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30, 550-560.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Shapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(2006), 231-259.
- Powell, T.M. (1995) Physical and Biological Scales of Variability in Lakes, Estuaries, and the Coastal Ocean. In: Powell T.M., Steele J.H. (eds) *Ecological Time Series*. Boston, MA.: Springer.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2000). Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407,180-182.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2008). Global Concordance in Diversity Patterns of Vascular plants and Terrestrial Vertebrates. *Ecology Letters*, 11, 547-553.
- Radosavljevic, A. & Anderson, R.P. (2013). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 629-643.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224-239.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2000). Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267, 2259–2265.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001). Multiscale Assessment of Patterns of Avian Species Richness. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the United States of America*, 98(8), 4534-4539.

- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1-15.
- Rodríguez, P., Ochoa-Ochoa, L.M., Munguía, M., Sánchez-Cordero, V., Navarro-Sigüenza, A.G., Flores-Villela, O.A. & Nakamura, M. (2019). Environmental heterogeneity Explains Coarse-Scale β -Diversity of Terrestrial Vertebrates in Mexico. *PLoS ONE*, 14(1), 1-13.
- Rosen, B.R. (1992). Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92, 171–205.
- Riggiero, A. & Kitzberger, T. (2004). Environmental Correlates of Mammal Species Richness in South America: effects of Spatial Structure, Taxonomy and Geographic Range. *Ecography*, 27(4), 401-417.
- Salazar-Torres, C. (2011). La inundación en el sur de la cuenca de México a través de la imagen cartográfica (1866-1869). *Anales Del Instituto De Investigaciones Estéticas*, 33(98), 107-135.
- Shigueo, N.S. (2006). Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33, 2099-2106.
- Soberón J. & Peterson A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014). Environmental Heterogeneity as a Universal Driver of Species Richness Across Taxa, Biomes and Spatial Scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866-880.
- Stommel, H. (1963). Varieties of Oceanographic Experience. *Science*, 139(3555), 572-576.
- Szumik C. & Goloboff, P. (2004). Areas of endemism. An improved optimality criterion. *Systematic Biology*, 53(6), 968-977.
- Szumik, C., Cuezco, F., Goloboff, P., & Chalup, A. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51, 806-816.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.

- Tognelli, M.F., Roig-Juñent, S.A. Marvaldi, A.E., Flores, G.E. & Lobo, J.M. (2009). An evaluation of methods for modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 347-360.
- Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M. & Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rain forest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132, 61-75.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (2014). *Herpetology: and Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*, Fourth Edition. United States: Elsevier.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001). Scale and Species Richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453-470.
- Wiens, J.A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385-397.
- Wiens, J.J., Parra-Olea, G., García-París, M. & Wake, D.B. (2007). Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 919–928.
- Wiens, J.J & Donoghue, M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(12), 639-644.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34,273-309.
- Willis, K.J. & Whittaker, R.J. (2000). The refugial debate. *Science*, 287, 1406-1407.
- Woolrich-Piña, G.A., García-Padilla, E., DeSantis, D.L., Johnson, J.D., Mata-Silva, V. & Wilson, L.D. (2017). The Herpetofauna of Puebla, Mexico: Composition, Distribution, and Conservation Status. *Mesoamerican Herpetology*, 4(4), 790-884.
- WorldClim. (s/a). WorldClim-Global Climate Data. Free climate data for ecological modeling and GIS. Consultado el 10 de enero de 2019 en: <https://worldclim.com/>

Anexos

Anexo 1. Coberturas climáticas utilizadas en los modelos de especies de la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas. La marca ✓ indica que esa variable fue utilizada. También se indica la presencia con ✓ dentro de cada provincia FVT y CB

Especie	Coberturas Climáticas																			
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	FVT	CB
<i>Adelophis copei</i>			✓	✓									✓			✓	✓	✓	✓	
<i>Agkistrodon bilineatus</i>																				✓
<i>Boa imperator</i>	✓	✓	✓				✓	✓				✓	✓	✓			✓		✓	
<i>Boa sigma</i>		✓	✓				✓	✓			✓		✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
<i>Coniophanes fissidens</i>			✓				✓	✓				✓	✓	✓			✓	✓	✓	
<i>Coniophanes lateritius</i>					✓			✓									✓		✓	
<i>Conopsis lineatus</i>				✓			✓	✓					✓	✓			✓	✓	✓	
<i>Conopsis vittatus</i>		✓	✓	✓				✓					✓		✓			✓	✓	✓
<i>Conopsis acuta</i>			✓				✓		✓						✓	✓		✓		✓
<i>Conopsis biserialis</i>		✓	✓	✓				✓					✓		✓	✓		✓	✓	✓
<i>Conopsis lineata</i>		✓	✓	✓				✓	✓						✓	✓		✓	✓	✓
<i>Conopsis nasus</i>		✓	✓					✓					✓	✓	✓			✓		✓
<i>Crotalus aquilus</i>			✓				✓		✓						✓			✓	✓	✓
<i>Crotalus atrox</i>	✓	✓	✓					✓	✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Crotalus basiliscus</i>		✓	✓						✓			✓		✓	✓			✓	✓	✓
<i>Crotalus lepidus</i>		✓	✓					✓	✓					✓	✓			✓	✓	✓
<i>Crotalus molossus</i>	✓	✓	✓						✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Crotalus polystictus</i>			✓				✓	✓							✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Crotalus pusillus</i>					✓								✓		✓			✓		✓
<i>Crotalus ravus</i>		✓	✓						✓						✓	✓		✓	✓	✓
<i>Crotalus scutulatus</i>		✓						✓	✓			✓		✓	✓			✓	✓	✓
<i>Crotalus simus</i>			✓	✓			✓		✓						✓	✓		✓	✓	✓
<i>Crotalus transversus</i>											✓						✓		✓	✓
<i>Crotalus triseriatus</i>		✓	✓		✓							✓			✓			✓	✓	✓
<i>Diadophis punctatus</i>	✓	✓	✓						✓	✓			✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Drymarchon melanurus</i>		✓	✓						✓	✓			✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Drymobius margaritiferus</i>		✓	✓						✓	✓			✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Enulius flavotorques</i>		✓	✓	✓					✓				✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Epictia bakewelli</i>													✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Ficimi olivacea</i>	✓		✓							✓			✓	✓	✓		✓	✓		✓
<i>Ficimia publia</i>			✓				✓			✓			✓	✓	✓			✓		✓
<i>Geophis bicolor</i>													✓	✓	✓			✓	✓	✓

<i>Geophis blanchardi</i>					✓						✓	✓					✓	
<i>Geophis dugesi</i>			✓		✓	✓					✓	✓	✓				✓	✓
<i>Geophis mutitorques</i>			✓		✓	✓					✓		✓			✓	✓	✓
<i>Geophis nigrocinctus</i>					✓							✓		✓			✓	✓
<i>Geophis petersii</i>								✓	✓				✓		✓	✓	✓	✓
<i>Geophis sieboldi</i>		✓		✓								✓	✓				✓	✓
<i>Geophis tarascae</i>														✓			✓	✓
<i>Hypsiglena torquata</i>	✓	✓	✓			✓	✓					✓	✓			✓	✓	✓
<i>Imantodes cenchoa</i>			✓		✓	✓	✓					✓	✓	✓		✓		✓
<i>Imantodes gemmistratus</i>		✓	✓				✓				✓		✓			✓	✓	✓
<i>Indotyphlops braminus</i>		✓	✓			✓						✓	✓			✓	✓	✓
<i>Lampropeltis mexicana</i>		✓		✓		✓						✓	✓			✓	✓	✓
<i>Lampropeltis ruthveni</i>						✓						✓				✓		✓
<i>Leptodeira annulata</i>					✓		✓				✓		✓			✓	✓	✓
<i>Leptodeira maculata</i>		✓	✓			✓	✓			✓		✓	✓			✓	✓	✓
<i>Leptodeira punctata</i>			✓		✓	✓	✓					✓	✓			✓	✓	✓
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	✓	✓	✓								✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Leptodeira splendida</i>		✓	✓			✓	✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Leptophis diplotropis</i>		✓	✓				✓			✓		✓	✓			✓	✓	✓
<i>Leptophis mexicanus</i>		✓	✓			✓					✓	✓	✓			✓	✓	✓
<i>Manolepis putnami</i>			✓	✓	✓		✓				✓		✓			✓	✓	✓
<i>Masticophis bilineatus</i>	✓	✓	✓				✓					✓	✓			✓	✓	✓
<i>Masticophis mentovarius</i>		✓	✓	✓		✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Masticophis schotti</i>		✓			✓		✓		✓			✓	✓			✓		✓
<i>Mastigodryas cliftoni</i>				✓	✓							✓	✓			✓	✓	✓
<i>Mastigodryas melanolomus</i>			✓		✓	✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Micrurus browni</i>		✓	✓	✓			✓					✓	✓	✓		✓		✓
<i>Micrurus diastema</i>			✓	✓	✓	✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Micrurus distans</i>		✓	✓	✓			✓					✓	✓			✓	✓	✓
<i>Micrurus fulvius</i>		✓		✓												✓		✓
<i>Micrurus laticollaris</i>						✓			✓			✓				✓		✓
<i>Micrurus pachecogili</i>																✓	✓	✓
<i>Micrurus tener</i>		✓	✓				✓					✓		✓		✓	✓	✓
<i>Mixcoatlus melanurum</i>							✓					✓	✓			✓		✓
<i>Nerodia rhombifer</i>		✓	✓			✓		✓				✓	✓			✓	✓	✓
<i>Ninia diademata</i>			✓		✓	✓						✓		✓		✓	✓	✓
<i>Ninia sebae</i>			✓		✓	✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓
<i>Oxybelis aeneus</i>		✓	✓			✓	✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓

<i>Pituophis deppei</i>		✓	✓				✓	✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Pituophis lineaticollis</i>		✓	✓	✓	✓								✓		✓		✓	✓	✓	✓
<i>Pliocercus elapoides</i>			✓			✓	✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Porthidium dunni</i>			✓			✓		✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Pseudoficimia frontalis</i>		✓	✓				✓			✓			✓	✓			✓	✓	✓	✓
<i>Pseudoleptodeia latifasciata</i>		✓	✓	✓			✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Rena bressoni</i>		✓		✓									✓		✓		✓			✓
<i>Rena máxima</i>		✓	✓				✓						✓		✓		✓	✓	✓	✓
<i>Rhadinaea decorata</i>			✓			✓	✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Rhadinaea hesperia</i>		✓	✓				✓			✓			✓	✓			✓	✓	✓	✓
<i>Rhadinaea laureata</i>		✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓		✓	
<i>Rhadinaea taeniata</i>		✓	✓	✓			✓			✓			✓			✓	✓	✓	✓	
<i>Salvadora bairdi</i>		✓	✓	✓			✓			✓			✓	✓			✓	✓	✓	
<i>Salvadora intermedia</i>						✓			✓				✓	✓			✓		✓	
<i>Salvadora mexicana</i>		✓	✓	✓			✓			✓			✓	✓			✓	✓	✓	✓
<i>Spilotes pullatus</i>		✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Storeria dekayi</i>		✓		✓			✓		✓				✓		✓		✓	✓	✓	
<i>Storeria storerioides</i>		✓	✓				✓			✓			✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
<i>Tantilla bocourti</i>		✓	✓	✓			✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Tantilla calamarina</i>		✓	✓	✓			✓			✓			✓	✓		✓	✓	✓	✓	✓
<i>Tantilla deppei</i>			✓	✓									✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Tantilla miniata</i>		✓	✓				✓						✓		✓		✓	✓	✓	
<i>Tantilla schistosa</i>				✓		✓							✓	✓			✓		✓	
<i>Thamnophis cyrtopsis</i>		✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Thamnophis chrysocephalus</i>		✓	✓	✓			✓						✓				✓	✓	✓	
<i>Thamnophis conanti</i>							✓						✓				✓		✓	
<i>Thamnophis eques</i>	✓	✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Thamnophis godmani</i>		✓	✓				✓						✓			✓	✓	✓	✓	
<i>Thamnophis melanogaster</i>		✓	✓				✓						✓		✓		✓	✓	✓	
<i>Thamnophis proximus</i>		✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Thamnophis pulchrilatus</i>		✓	✓				✓						✓	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Thamnophis scalaris</i>		✓	✓		✓								✓				✓	✓	✓	
<i>Thamnophis scaliger</i>		✓	✓		✓					✓			✓			✓	✓	✓	✓	
<i>Thamnophis sumichrasti</i>			✓			✓		✓					✓		✓		✓	✓	✓	
<i>Thamnophis validus</i>		✓	✓				✓	✓					✓	✓		✓	✓	✓	✓	
<i>Trimorphodon biscutatus</i>		✓	✓				✓	✓					✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Trimorphodon tau</i>		✓	✓		✓								✓	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Tropidodipsas annulifera</i>																	✓	✓	✓	

<i>Tropidodipsas philippi</i>			✓			✓		✓			✓		✓		✓	✓	✓	✓	
<i>Tropidodipsas sartori</i>		✓		✓			✓				✓	✓	✓			✓	✓	✓	
<i>Xenodon rabdocephalus</i>			✓			✓	✓				✓	✓	✓			✓	✓	✓	

Anexo 2. Evaluación estadística de los modelos de distribución potencial de especies de la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas.

Especie	AUC		Especie	AUC	
	Calibración	Evaluación		Calibración	Evaluación
<i>Adelophis copei</i>	0.968	0.934	<i>Mastigodryas cliftoni</i>	0.892	0.867
<i>Agkistrodon bilineatus</i>	0.921	0.90	<i>Mastigodryas melanolomus</i>	0.916	0.948
<i>Boa imperator</i>	0.95	0.946	<i>Micrurus browni</i>	0.829	
<i>Boa sigma</i>	0.936	0.937	<i>Micrurus diastema</i>	0.95	0.946
<i>Coniophanes fissidens</i>	0.958	0.963	<i>Micrurus distans</i>	0.931	0.933
<i>Coniophanes lateritius</i>	0.961	0.96	<i>Micrurus fulvius</i>	0.901	
<i>Conophis lineatus</i>	0.993	0.996	<i>Micrurus laticollaris</i>	0.972	0.995
<i>Conophis vittatus</i>	0.972	0.976	<i>Micrurus pachecogili</i>	0.957	0.958
<i>Conopsis acuta</i>	0.953	0.946	<i>Micrurus tener</i>	0.963	0.989
<i>Conopsis biserialis</i>	0.975	0.978	<i>Mixcoatlus melanurum</i>	0.842	0.853
<i>Conopsis lineata</i>	0.948	0.94	<i>Nerodia rhombifer</i>	0.954	0.972
<i>Conopsis nasus</i>	0.935	0.95	<i>Ninia diademata</i>	0.809	0.806
<i>Crotalus aquilus</i>	0.968	0.99	<i>Ninia sebae</i>	0.814	
<i>Crotalus atrox</i>	0.981	0.984	<i>Oxybelis aeneus</i>	0.988	0.998
<i>Crotalus basiliscus</i>	0.86	0.864	<i>Pituophis deppei</i>	0.843	0.906
<i>Crotalus lepidus</i>	0.926	0.925	<i>Pituophis lineaticollis</i>	0.978	0.979
<i>Crotalus culminatus</i>	0.849	0.853	<i>Pliocercus elapoides</i>	0.824	
<i>Crotalus molossus</i>	0.96	0.957	<i>Porthidium dunni</i>	0.98	
<i>Crotalus polystictus</i>	0.952	0.955	<i>Pseudoficimia frontalis</i>	0.958	0.976
<i>Crotalus pusillus</i>	0.81	0.804	<i>Pseudoleptodeia latifasciata</i>	0.992	0.997
<i>Crotalus ravus</i>	0.941	0.945	<i>Rena bressoni</i>	0.993	
<i>Crotalus scutulatus</i>	0.897	0.925	<i>Rena máxima</i>	0.857	
<i>Crotalus simus</i>	0.971	0.965	<i>Rhadinaea decorata</i>	0.939	
<i>Crotalus transversus</i>	0.961	0.963	<i>Rhadinaea hesperia</i>	0.917	
<i>Crotalus triseriatus</i>	0.967	0.945	<i>Rhadinaea laureata</i>	0.907	0.92
<i>Diadophis punctatus</i>	0.885	0.864	<i>Rhadinaea taeniata</i>	0.991	0.992
<i>Drymarchon melanurus</i>	0.986	0.937	<i>Salvadora bairdi</i>	0.857	0.872
<i>Drymobius margaritiferus</i>	0.899	0.888	<i>Salvadora intermedia</i>	0.87	
<i>Enulius flavitorques</i>	0.867	0.893	<i>Salvadora mexicana</i>	0.911	0.963
<i>Epictia bakewelli</i>	0.941	0.928	<i>Spilotes pullatus</i>	0.901	0.897
<i>Ficimia olivacea</i>	0.876	0.892	<i>Storeria dekayi</i>	0.813	0.852
<i>Ficimia publia</i>	0.947	0.968	<i>Storeria storerioides</i>	0.968	0.957

<i>Geophis bicolor</i>	0.865	0.879	<i>Tantilla bocourti</i>	0.896	874
<i>Geophis blanchardi</i>	0.836	0.897	<i>Tantilla calamarina</i>	0.813	0.82
<i>Geophis dugesi</i>	0.863	0.897	<i>Tantilla deppei</i>	0.876	0.865
<i>Geophis mutitorques</i>	0.957	0.968	<i>Tantilla miniata</i>	0.967	0.984
<i>Geophis nigrocinctus</i>	0.981	932	<i>Tantilla schistosa</i>	0.924	0.9
<i>Geophis petersii</i>	0.893	0.915	<i>Thamnophis cyrtopsis</i>	0.943	0.972
<i>Geophis sieboldi</i>	0.846	0.832	<i>Thamnophis chrysocephalus</i>	0.999	
<i>Geophis tarascae</i>	0.964	0.942	<i>Thamnophis conanti</i>	0.933	
<i>Hypsiglena torquata</i>	0.824	0.893	<i>Thamnophis eques</i>	0.897	
<i>Imantodes cenchoa</i>	0.972	0.958	<i>Thamnophis godmani</i>	0.951	0.94
<i>Imantodes gemmistratus</i>	0.921	0.935	<i>Thamnophis melanogaster</i>	0.975	0.99
<i>Indotyphlops braminus</i>	0.864	0.871	<i>Thamnophis proximus</i>	0.878	0.891
<i>Lampropeltis mexicana</i>	0.846	0.878	<i>Thamnophis pulchrilatus</i>	0.913	0.947
<i>Lampropeltis ruthveni</i>	0.967	0.945	<i>Thamnophis scalaris</i>	0.883	0.897
<i>Leptodeira annulata</i>	0.924	0.936	<i>Thamnophis scaliger</i>	0.967	0.981
<i>Leptodeira maculata</i>	0.864	0.853	<i>Thamnophis sumichrasti</i>	0.816	0.812
<i>Leptodeira punctata</i>	0.967	0.984	<i>Thamnophis validus</i>	0.898	0.923
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0.896	0.871	<i>Trimorphodon biscutatus</i>	0.946	0.972
<i>Leptodeira splendida</i>	0.871	864	<i>Trimorphodon tau</i>	0.827	0.869
<i>Leptophis diplotropis</i>	0.916	0.9	<i>Tropidodipsas annulifera</i>	0.993	0.994
<i>Leptophis mexicanus</i>	0.895	0.871	<i>Tropidodipsas philippi</i>	0.89	0.967
<i>Manolepis putnami</i>	0.897	0.888	<i>Tropidodipsas sartori</i>	0.917	0.958
<i>Masticophis bilineatus</i>	0.892	0.876	<i>Xenodon rabdocephalus</i>	0.942	0.971
<i>Masticophis mentovarius</i>	0.964	0.987			
<i>Masticophis schotti</i>	0.948	0.927			

Anexo 3. Resultados de la prueba de correlación de Spearman entre la riqueza de serpientes y las variables temperatura media anual, precipitación anual, productividad primaria neta y elevación a diferentes escalas espaciales para la Faja Volcánica Transmexicana.

0.5°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	0.15	-0.95	0.06
Bio12	0.15	1.00	-0.22	0.63
CEM	-0.95	-0.22	1.00	-0.08
PPN	0.06	0.63	-0.08	1.00
0.25°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	0.15	-0.91	-0.02
Bio12	0.15	1.00	-0.18	0.28
CEM	-0.91	-0.18	1.00	-0.01
PPN	-0.02	0.28	-0.01	1.00
0.125°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	0.06	-0.92	-0.09
Bio12	0.06	1.00	-0.09	0.33
CEM	-0.92	-0.09	1.00	0.07
PPN	-0.09	0.33	0.07	1.00
0.0625°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	0.02	-0.90	0.01
Bio12	0.02	1.00	-0.03	0.03
CEM	-0.90	-0.03	1.00	0.00
PPN	0.01	0.03	0.00	1.00

Anexo 4. Resultados de la prueba de Spearman entre la riqueza de serpientes y las variables temperatura media anual, precipitación anual, productividad primaria neta y elevación a diferentes escalas espaciales para la Cuenca del Balsas.

0.5°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	-0.08	-0.97	-0.39
Bio12	-0.08	1.00	0.09	0.53
CEM	-0.97	0.09	1.00	0.42
PPN	-0.39	0.53	0.42	1.00
0.25°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	-0.22	-0.80	-0.16
Bio12	-0.22	1.00	0.11	0.35
CEM	-0.80	0.11	1.00	0.19
PPN	-0.16	0.35	0.19	1.00
0.125°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	-0.22	-0.97	-0.16
Bio12	-0.22	1.00	0.20	0.20
CEM	-0.97	0.20	1.00	0.16
PPN	-0.16	0.20	0.16	1.00
00625°	Bio1	Bio12	CEM	PPN
Bio1	1.00	-0.22	-0.97	-0.16
Bio12	-0.22	1.00	0.20	0.20
CEM	-0.97	0.20	1.00	0.16
PPN	-0.16	0.20	0.16	1.00

