



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Diversidad y distribución de la familia
Cactaceae en la Región del Desierto
Chihuahuense.**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A :
M A R I A N A V A L L E J O R A M O S



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM**

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria:

A mis padres por todo su amor, comprensión y ayuda que me han dado, gracias a ello soy la mujer que soy.

A Andrés por amarme, acompañarme y apoyarme siempre; por enseñarme a amar, a creer y a luchar por lo que creo.

A Eréndira por llenar por completo mi vida.

Agradecimientos:

Quiero agradecer principalmente al Dr. Héctor T. Arita porque a pesar del extenuante trabajo, múltiples responsabilidades y problemas personales siempre tuvo un tiempo para dedicarle a este trabajo. Por sus clases de taller siempre interesantes y aclaradoras, por las muchas sesiones personales de trabajo para darle forma y fondo a esta tesis, por todo muchas gracias.

A mis sinodales: Dra. Ella Vázquez, Dr. Héctor Hernández, Biol. Gerardo Rodríguez y Biol. Carlos Gómez por su tiempo invertido y acertados comentarios para mejorar, completar y hacer más entendible este trabajo.

A la Dra. Ella Vázquez y el Biol. Gerardo Rodríguez por hacer del taller algo grato y enriquecedor poniendo las bases sólidas para el desarrollo de la tesis. A ti Gerardo por esa infinita paciencia que te caracteriza y tiempo ilimitado que me dedicaste para enseñarme a utilizar las complicadas bases de datos y herramientas de computación tan necesarias que seguramente me seguirán sirviendo para trabajos posteriores.

Al Dr. Héctor Hernández que a pesar de tener una agenda apretada y muchos alumnos que atender, se hizo un huequito, ayudándome en la parte botánica. Con la selección de las especies utilizadas, bibliografía, enseñanza personal y la accesibilidad a la base de datos de Cactáceas. Por su amabilidad e interés, gracias.

Al Biol. Carlos Gómez por su paciencia al enseñarme a usar esa compleja base de datos de Cactáceas. Gracias por tu tiempo, por siempre recibirme con una sonrisa y esa accesibilidad de ayudarme siempre en lo que necesité.

Gracias a la UNAM, a la Facultad de Ciencias, por que en sus salones y sus maestros me abrieron las puertas para entrar a este maravilloso mundo de la biología. Al Instituto de Ecología y Biología por todas las facilidades de acceso a la información e infraestructura, principalmente a los laboratorios de Macroecología y Cactología.

A toda mi familia por todo su cariño y apoyo brindado.

A ti papá por ese inmenso amor que a pesar de la distancia todos los días lo siento cerca de mí.

A ti mamá, por ser como eres, por ese afán de ayudar al prójimo sin recibir nada a cambio. Toda esa ayuda que me diste completamente incondicional, ayuda moral, física y económica, sin la cual probablemente esta tesis no se hubiera llevado a cabo.

A ti Andrés, por todos estos años que has pasado a mi lado, por el sinnúmero de experiencias compartidas que siempre me han dejado una enseñanza. Porque en los momentos difíciles te has levantado y a mi contigo. Por realmente compartir conmigo la responsabilidad y alegría de una hija y de un matrimonio.

A Toño Reyes por ser el mejor ejemplo del amor a la biología, por tu entrega a esta bonita profesión y con eso inspirarme y motivarme a seguir este camino.

A la Sra. Cristina por apoyarme con Eréndira cuando tuve clases vespertinas o los trabajos se extendieron; y por recibirme amablemente en su casa, gracias a usted se me facilitaron muchas cosas.

A mis amigos, los nombro en orden alfabético para que nadie se sienta. Amaranta, Chela, Daniel, Fernanda, Israel, José Luis, Luis Marlem, Pedro, Ramses y Victor. Por que hicieron de mi paso por la facultad algo inolvidable y agradable, de diversión y enseñanza. Siempre estuvieron ahí en los momentos felices pero también en los difíciles, siempre que necesite algo, estuvo alguno de ustedes con la mano extendida. Gracias por aguantarme y porque sé que seguirán ahí. Principalmente a ti fer por tu cariño y tu confianza, por tu oreja que siempre estuvo disponible y tus consejos acertados.

A todos mis maestros y compañeros quienes pusieron, no un granito de arena, sino una roca, para mi enseñanza en esta bonita carrera. Cada uno es parte de mi formación profesional.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1-4
1.1 Modelo del Efecto del Dominio Medio.....	4-8
1.2 Diversidad alfa, beta y gamma.....	8-9
1.3 Cactáceas y zonas desérticas.....	9-11
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	12
3. ZONA DE ESTUDIO	
3.1 Región del Desierto Chihuahuense.....	13-14
3.1.1 Suelo.....	14-15
3.1.2 Hidrografía y drenaje.....	15
3.1.3 Clima.....	15-17
3.1.4 Precipitación.....	17-18
3.1.5 Temperatura.....	18-20
3.1.6 Fauna.....	21
3.1.7 Vegetación.....	21-22
3.2 Familia Cactaceae en el Desierto Chihuahuense.....	22-23
4. MÉTODO	24-28
4.1 Diversidad beta.....	28
4.2 Modelo nulo.....	28
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
5.1 Gradiente latitudinal.....	29-40
5.2 Gradiente longitudinal.....	40-48
5.3 Gradiente latitudinal y longitudinal.....	48-52

5.5 Discusión global.....	53-54
6. CONCLUSIONES.....	55-57
7. REFERENCIAS.....	58-61
8. APENDICE.....	62-63

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAMILIA CACTACEAE EN LA REGION DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

1.- INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de seres vivos de este planeta, así como su distribución en el mismo, es algo que ha llamado la atención de muchos científicos. Esto ha llevado a numerosos estudios, entre ellos los patrones de distribución a gran escala. Unos de los más estudiados son los patrones de riqueza, tales como los gradientes geográficos de riqueza de especies: Gradientes latitudinal, longitudinal y altitudinal (Mac Arthur, 1965, 1972; Pianka, 1966; Currie, 1991; Rohde, 1992, 1999; Rosenzweig, 1992; Brown, 1995; Gaston, 2000) entre otros.

Para dar explicación a estos patrones se han hecho estudios desde distintos puntos de vista, tanto biogeográficos (Von Humboldt, 1807; Wallace, 1878, en Ricklefs, 2004) como ecológicos (Hutchinson, 1957) y evolutivos (Dobzhansky, 1950), por lo que se han estudiado también a diferentes escalas. Estas diferentes formas de abordar el mismo punto han llevado a muy diversas explicaciones para entender dichos patrones.

La diversidad y distribución de las especies han sido explicadas por diversos factores:

- Climáticos: Bradford et al. (2003), propone la idea de que el clima es el control de la energía y que ésta determina los gradientes globales de riqueza. Esta idea tiene un referente originario en los estudios de Alexander Von Humboldt (1808). En su hipótesis argumenta que la riqueza de especies de plantas disminuye en altas latitudes porque muchas especies son intolerantes a las temperaturas bajas. Otra hipótesis sostenida por Hutchinson (1959), Connell y Orias (1964), Brown (1981) y Wright (1993) propone que la energía limita la

riqueza de especies; por ejemplo, Wright (1983) postula que la riqueza de plantas es limitada primeramente por la energía solar y disponibilidad de agua; asimismo, Turner y Lennon (1988) consideran que también el número y tamaño de individuos está influenciada por la limitación de la energía.

- **Productividad:** Es otro factor importante en el estudio de la riqueza de especies. Turner y Lennon (1988) proponen que la riqueza de especies se debe a la productividad primaria neta (PPN) y no sólo a factores climáticos.
- **Edáficos:** Bárcenas (1999) realizó un estudio donde explica algunos patrones de distribución de cactáceas en el estado de Guanajuato con base en las condiciones y especializaciones edáficas de los cactus.
- **Ecológicos (competencia, depredación, mutualismo):** Aquí encontramos la teoría de la membresía limitada, donde las interacciones entre especies determinan las comunidades ecológicas. Estas interacciones sólo pueden explicar procesos ecológicos locales y pueden ser una base para entender los patrones de diversidad (Ricklefs, 2004).
- **Geológicos o Históricos:** Pueden ser las explicaciones de riqueza de especies que se dan en regiones que se cubrieron de hielo con las glaciaciones (Pimm y Brown, 2004).
- **Disturbio:** Plantea que con disturbio moderado hay mayor riqueza de especies (Huston, 1994), debido a que esto retarda la exclusión competitiva (Currie, 1991).

Otra explicación que ha cobrado fuerza para explicar la distribución y diversidad de las especies es el azar. Se plantea que la diversidad es una consecuencia estadística de la observación del tamaño del área de distribución de las especies (Pimm y Brown, 2004).

Como se mencionó anteriormente, algo que es muy importante es la escala, ya que estudios a diferentes escalas arrojan resultados diferentes. Por ejemplo, un estudio de la relación productividad-diversidad se realizó a tres escalas diferentes: A escala global, desde latitudes altas hacia los trópicos la diversidad aumentó mientras aumenta la productividad. A escala regional fue más frecuente encontrar una curva en la relación diversidad-productividad, lo que quiere decir que a productividad intermedia es cuando hay una mayor diversidad, y además el número de especies también está relacionado con otros factores como tamaño y número de individuos y exclusión competitiva. Por último, en la escala más pequeña, en un ambiente artificial de laboratorio, los resultados variaron; cuando aumentó la productividad incrementó la diversidad pero dependiendo de interacciones entre especies, en algunos aumenta más que otros (Purvis, 2000). Este es sólo un ejemplo de la importancia de la escala, lo que nos lleva a hablar de lo determinante que pueden ser las diferencias de los mecanismos locales y regionales tanto espaciales como temporales, ya que ambos son fundamentales para la explicación de los patrones de distribución y riqueza de especies.

La diversidad regional y la local están íntimamente relacionadas. Durante los siglos XIX y XX la explicación a los patrones globales de diversidad, fue debido a procesos a gran escala ocurridos en largos periodos y grandes áreas (Willis, 1922, en Ricklefs, 2004). Posteriormente los años 1920 y 1930 se realizaron más estudios con procesos locales; modelos poblacionales (Volterra, 1926; Peral, 1927; Lotka, 1932, en Ricklefs, 2004) y estudios de exclusión competitiva (Hardin, 1960). Actualmente no podemos separar estas

dos escalas, ya que la escala regional influye directamente al equilibrio local y por lo tanto a mecanismos locales (Ricklefs, 2004).

En los últimos años se ha iniciado un debate donde algunos autores exponen explicaciones a fenómenos naturales por medio de los llamados modelos nulos. Los modelos nulos son aquellos que se basan en el carácter aleatorio de algún proceso. En macroecología son modelos que generan patrones y están basados en la aleatorización de datos ecológicos, aunque a veces algunos elementos pueden mantenerse constantes y otros se hacen variar estocasticamente (Colwell, 1981; Gotelli y Graves, 1996; Gotelli, 2001).

Este debate ha llegado a tratar de explicar los patrones que he mencionado por medio de modelos nulos, argumentandose que estos gradientes geográficos de riqueza de especies pueden deberse solamente a simples límites geométricos y a la distribución de las especies en ausencia de factores históricos o ambientales (Pimm y Brown, 2004).

1.1.- Modelo del Efecto del Dominio Medio MDE

El modelo del efecto del dominio medio (MDE, por sus siglas en ingles) (Colwell y Lees, 2000) trata de explicar los patrones de diversidad y distribución de especies en ausencia de un gradiente ambiental latitudinal, para ello se excluye del modelo los factores tanto geográficos como históricos y ambientales, localizandolas en un dominio, éstas distribuciones al tener límites geográficos tienden a sobreponerse en el centro del área total, por lo tanto es el lugar con mayor riqueza de especies (Diniz-Filho et al. 2002; Mc Cain, 2003; Arita et al. 2004).

En ecología se asume que las poblaciones e individuos tienen una estructura espacial natural (cohesión de las poblaciones). A este espacio donde se encuentran esas poblaciones, se le llama área de distribución geográfica de la especie. Cuando se toma en

cuenta esa distribución real que tienen las especies, se le conoce como frecuencias de distribución empíricas.

En el modelo MDE se puede utilizar una o dos dimensiones, cuando se trata de dos dimensiones, un polígono es el que representa el área de distribución geográfica. En una dimensión, es un segmento de línea lo que señala la distribución geográfica dentro de un dominio. El dominio es aquel espacio geográfico donde se distribuyen las especies, que puede tener límites latitudinales, longitudinales o de elevación (Colwell y Lees, 2004). Se han realizado 16 estudios utilizando solamente una dimensión, aunque algunos ocupan dos a la vez (latitudinal y longitudinal), tres estudios de dos dimensiones y dos estudios en una y dos dimensiones (Collwell et al. 2004). Evidentemente se han generado más estudios de una dimensión, y aunque han sido muy criticados argumentando que el mundo no consta de una dimensión, Colwell et al. (2004) mencionan que es una herramienta tan útil como lo son los mapas, y por lo tanto, de gran validez. Este modelo predice un patrón donde el mayor intersección de segmentos de línea o polígonos (los cuales representan la distribución de las especies), se produzca en los segmentos del centro del dominio, que representado en una gráfica se formaría una curva. El MDE demuestra que los patrones son causados por procesos estocásticos que se dan dentro de limitantes geométricas (Colwell et al. 2004).

Este modelo ha sido muy criticado y todavía se encuentran en discusión algunos puntos. Uno de ellos es el problema de la escala, ya que el dominio con el que se trabaje puede variar mucho, desde el nivel continental, o parcialmente continental, hasta regional, o a una escala espacial muy fina en cuadros. Aquí el problema es que la escala es determinante en como podemos visualizar el área de distribución de las especies, ya que a una escala espacial más fina se aprecia que la mayoría de las especies tienen una

distribución discontinua. A escala mayor la distribución se vuelve más continua, puesto que se pueden atribuir cualidades biogeográficas a los datos, tales como área de incidencia, sin embargo a escala regional las distribuciones están realmente discontinuas (Colwell et al. 2004). Esto puede acarrear algunos problemas como sobreestimar o subestimar la distribución de las especies, lo cual podría, en cierta forma, alterar los resultados.

Es importante tomar en cuenta, el tamaño de distribución de las especies que se van a utilizar para el estudio, ya que esto puede repercutir directamente en el modelo. Las predicciones del modelo dependen crucialmente de la frecuencia del tamaño de distribución que se den dentro del dominio (Colwell et al. 2004). En dos diferentes casos donde los modelos sean idénticos, pero la frecuencia de las distribuciones diferentes, habrá distintos patrones de riqueza, porque si las áreas o extensiones de distribución son grandes, necesariamente se sobreponen en el centro. En cambio, si el mismo número de especies son áreas o extensiones de distribución pequeñas, se pueden distribuir más libremente en el dominio, por lo que no se tienen que sobreponer necesariamente en el centro del mismo. Esto haría al modelo un poco susceptible, por lo que el MDE va a predecir mejor para especies con mayor área o extensión de distribución que con las pequeñas (Colwell et al. 2004).

El tamaño de distribución de la especie es sumamente importante, no sólo para el buen funcionamiento del modelo, sino como un factor significativo en la diversidad. Para destacar la importancia del tamaño del área de distribución de las especies podemos mencionar a Stevens (1989) el cual postuló que al incrementar la latitud, incrementa el tamaño del área de distribución, encontrando un patrón, al que llamó “Regla de Rapoport”. Rapoport (1975) estudio la relación entre diversidad y tamaño del área de distribución,

concluyendo, que la diversidad se debe en función del tamaño, posición y la intersección de las áreas de distribución individual de las especies.

Ahora, ¿Cómo definir el dominio? ¿Cómo ponerle límites? Colwell y Hurt (1994) introdujeron la idea de límites duros y límites suaves. Los duros son aquellos que van más allá del taxón a estudiar, como los factores físicos, por ejemplo, la tierra y el mar. En contraste los límites suaves, son generalmente límites fisiológicos, como la temperatura.

Una vez delimitado el dominio, se abordará otro punto importante ¿Se deben considerar sólo las especies endémicas al dominio? Muchas publicaciones sobre el MDE, se han basado en analizar solamente las especies que están restringidas al área de estudio, es decir, endémicas al dominio (Colwell y Lees, 2000). El problema con las que no están restringidas al dominio es que aunque se pueden sobreponer con las endémicas, en la parte donde su distribución recae dentro del dominio, sus límites se encuentran fuera de él. Esto puede llegar a subestimar o sobreestimar las predicciones del modelo. A pesar de lo anterior, se han hecho estudios con especies no restringidas al dominio considerando que su punto medio está dentro del mismo, como es el caso del estudio de los roedores de los desiertos de Norteamérica (Mc Cain, 2003) donde se incluyeron especies no restringidas al dominio considerado, y las predicciones del MDE fueron las esperadas con un 95% de confiabilidad.

Por último, es importante aclarar que el modelo MDE sí utiliza los tamaños de las áreas o extensiones de distribución empíricas. Así, incorpora implícitamente factores biológicos específicos de los taxones, como tamaño del cuerpo, densidad de la población, potencial de especiación y extinción. Todos interaccionan y determinan la extensión de distribución, así como sus frecuencias empíricas. El MDE utiliza la frecuencia de distribución empírica para dibujar las líneas o áreas en el dominio. Se pueden usar, las

extensiones empíricas y moverlas azarosamente dentro de éste (Colwell et al. 2004). De acuerdo con Koleff y Gaston (2001) si se usaran sólo las frecuencias de distribución teóricas podría ser más subjetivo, en cambio, al utilizar datos empíricos es más realista.

1.2.- Diversidad alfa, beta y gamma

Whittaker (1972), después de realizar estudios en montañas del este de Estados Unidos, propuso tres tipos de diversidad de especies: diversidad alfa, diversidad beta y diversidad gamma.

La diversidad alfa, o diversidad al interior del hábitat, se refiere al número de especies presentes dentro de una comunidad. La diversidad beta, o la diversidad entre hábitats, se refiere a la medida del reemplazo de especies a lo largo de los gradientes ambientales. La diversidad gamma, o diversidad regional, es el conjunto de especies presentes en una variedad de hábitats y es consecuencia de los valores de diversidad alfa y beta.

La diversidad alfa ha sido muy estudiada por los ecólogos de comunidades, y la diversidad gamma por los biogeógrafos. En cambio la diversidad beta a pesar de ser aquella que permite escalar desde la diversidad alfa o local hasta la diversidad gamma o regional (Balvanera, 1999), ha recibido menos atención, aunque en los últimos años se han realizado más estudios referentes a esta medida de diversidad. Ejemplo de ello, son los estudios de diversidad beta de mamíferos (Rodríguez, 1999), diversidad beta en selva caducifolia (Balvanera, 1999), diversidad beta en comunidades de Cactáceas (Goettsch, 2001).

Se ha discutido cuáles son los procesos que determinan la diversidad beta, y hay diferentes explicaciones. Balvanera (1999) propuso dos procesos fundamentales que determinan a esta diversidad; la amplitud del ámbito de tolerancia ambiental de las especies

y la magnitud de la variación ambiental que existe a lo largo de distintos gradientes. Estos dos factores junto con la capacidad de dispersión de las especies, dan como resultado la diversidad beta. Hay otras definiciones y formas de medir la diversidad beta, por ejemplo, Arita et al. (2005) mencionan que mediante el modelo nulo MDE, se puede calcular la diversidad beta, puesto que ésta, es resultado del tamaño y localización del área de distribución de las especies.

1.3.- Cactáceas y zonas desérticas

Las cactáceas son originarias y endémicas del continente Americano (Bravo, 1978; y Sánchez-Mejorada, 1991). Actualmente se encuentran distribuidas desde Canadá, a una latitud de 56°N hasta el estrecho de Magallanes (Bravo, 1978; y Sánchez-Mejorada, 1991). Sólo existe una especie que se distribuye de manera silvestre, fuera del continente americano, *Rhipsalis baccifera* en África, aunque se cree que fue introducida en algún momento por el hombre. La familia Cactaceae comprende cerca de 100 géneros y 1500 especies (Barthlott y Hunt, 1993), y de acuerdo a los últimos estudios taxonómicos, México cuenta con 50 géneros y 550 especies (Hunt, 1999).

Las cactáceas han estado sujetas como los demás organismos a la influencia de los cambios ambientales lo que ha repercutido en su evolución, modificando su anatomía, fisiología y composición química (Bravo, 1978). Al mismo tiempo han influenciado en su dispersión, migración, endemismo, y en general, en su distribución geográfica y ecológica (Bravo, 1978).

Las cactáceas están representadas en distintos tipos de vegetación, pero en las zonas áridas y semiáridas es donde se encuentran distribuidas el mayor número de especies y géneros, por lo que han adquirido adaptaciones para poder sobrevivir en estas zonas. Una

de las más notables, es la presencia de un tallo que permite almacenar y conservar el agua en sus tejidos parenquimatosos responsables de la succulencia. Otras adaptaciones importantes son, por ejemplo, la reducción de la superficie transpiratoria al adquirir formas globosas; la atrofia hasta estados vestigiales del limbo de la hoja; presencia de escamas, espinas y glóquidas; hipertrofia del pecíolo hasta la transformación en un podario o tubérculo; modificación de yemas hasta la conformación de aréolas; el engrosamiento de la cutícula y de las membranas celulósicas de los tegumentos; la pruinosis o las excrecencias cerosas de las células epidérmicas; la disminución y disposición hundida de los estomas; así como raíces capaces de almacenar el agua y con grandes extensiones para su mejor absorción (Bravo y Sánchez-Mejorada, 1991).

Otras características importantes de esta familia, son sus muy bajas tasas de crecimiento, ciclos de vida frecuentemente muy largos (Gibson y Nobel, 1986), además el también bajo reclutamiento de individuos en las poblaciones (Gómez-Hinostrosa, 1998). Muchas especies presentan áreas de distribución muy pequeñas (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Barcenás, 1995, 1996) y en ocasiones viven en condiciones edáficas muy especializadas (Gómez-Hinostrosa, 1998).

México es el más importante centro de diversidad de esta familia (Bravo, 1978; Bravo y Sánchez-Mejorada, 1991; Hunt, 1999), además de tener un importante número de endemismo, el cual se estima hasta de un 70% de géneros y 78% de especies (Hernández y Godínez, 1994), debido en parte, a que en nuestro país la extensión de zonas áridas ocupa más del 60 % (Bravo, 1978). El clima en las regiones áridas del país se caracteriza por sus lluvias escasas, irregulares de tipo torrencial, humedad atmosférica y nubosidad baja, insolación intensa, temperatura con oscilaciones diurna y estacional extremas y vientos fuertes (Bravo, 1978). Hernández et al. (2001) sugieren que la región del Desierto

Chihuahuense es el principal centro de distribución de las cactáceas mexicanas, siguiéndole en importancia el Desierto de Sonora (Sonora, Baja California Sur y Baja California), el valle de Tehuacán-Cuicatlán y la región Mixteca (Puebla-Oaxaca), el extremo sur de distribución es el Istmo de Tehuantepec (Oaxaca) y la Cuenca de Balsas (Guerrero y Michoacán) (Hernandez y Gómez-Hinostrsa, 2005).

2.- OBJETIVO GENERAL

Contribuir al conocimiento de la diversidad de cactáceas, así como su distribución, dentro de la región del Desierto Chihuahuense.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Poner a prueba las predicciones del modelo nulo, Efecto del Dominio Medio, en el caso de las cactáceas de la Región del Desierto Chihuahuense.
- Describir los patrones de diversidad alfa, beta y gamma.
- Evaluar el efecto de la latitud sobre algunos parámetros de diversidad.
- Correlacionar los patrones de área de distribución con los patrones de diversidad.
- Argumentar si la distribución de cactáceas en el Desierto Chihuahuense, se da por limitantes geográficas y se distribuye dentro de estos límites, por azar; o bien, son los factores biológicos los que están determinando su distribución y diversidad.

HIPÓTESIS

De acuerdo con el modelo Efecto del Dominio Medio se encontrará una mayor diversidad en el centro de la Región del Desierto Chihuahuense, y una relación directa entre la diversidad y el tamaño de extensión de distribución de las especies.

3.- ZONA DE ESTUDIO

3.1 Región del Desierto Chihuahuense

La Región del Desierto Chihuahuense se encuentra entre los 20° y 35° latitud N (Medellín-Leal, 1982; Hernández y Gómez, 2004), incluye porciones de los estados de Arizona, Nuevo México y Texas en los Estados Unidos y los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Zacatecas, Aguascalientes, Durango, Chihuahua y Sonora en la República Mexicana. Medellín-Leal (1982) y Hernández y Gómez, (2004) incluyen zonas secas y depresiones que corresponden a la región que se conoce como zona árida Querétaro-Hidalguense (Barranca de Mezquitlan, Valle del Mezquital, Valle de Actopan Hidalgo) e inclusive las porciones secas de Guanajuato, como Xichu y Atarjea. Delimitado por la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental. Hernández y Gómez-Hinostrosa (2004) incluyen las zonas secas de valles y cañones localizados en la Sierra Madre Oriental, como Rayones, Jaumave y el Valle de Aramberri, ya que muestran elementos florísticos visiblemente típicos de la Región del Desierto Chihuahuense, siendo los límites, los meridianos 98.3° y 109.15° longitud oeste. Teniendo en total 507,000 Km² (Medellín-Leal, 1982; Hernández y Gómez, 2004) de los cuales el 80 % ocurre en territorio mexicano. Es muy heterogéneo y se encuentra intercalado con áreas no desérticas, lo que lo hace el desierto más extenso de Norteamérica (Medellín-Leal, 1982).

Las razones de la existencia de este desierto, según Morafka (1977) son, su ubicación en los paralelos de los desiertos de Norteamérica, ya que en esos paralelos es donde llegan los vientos secos, la continentalidad y el efecto de sombra orográfica, lo que ocasiona que la humedad no llegue hasta esta zona.

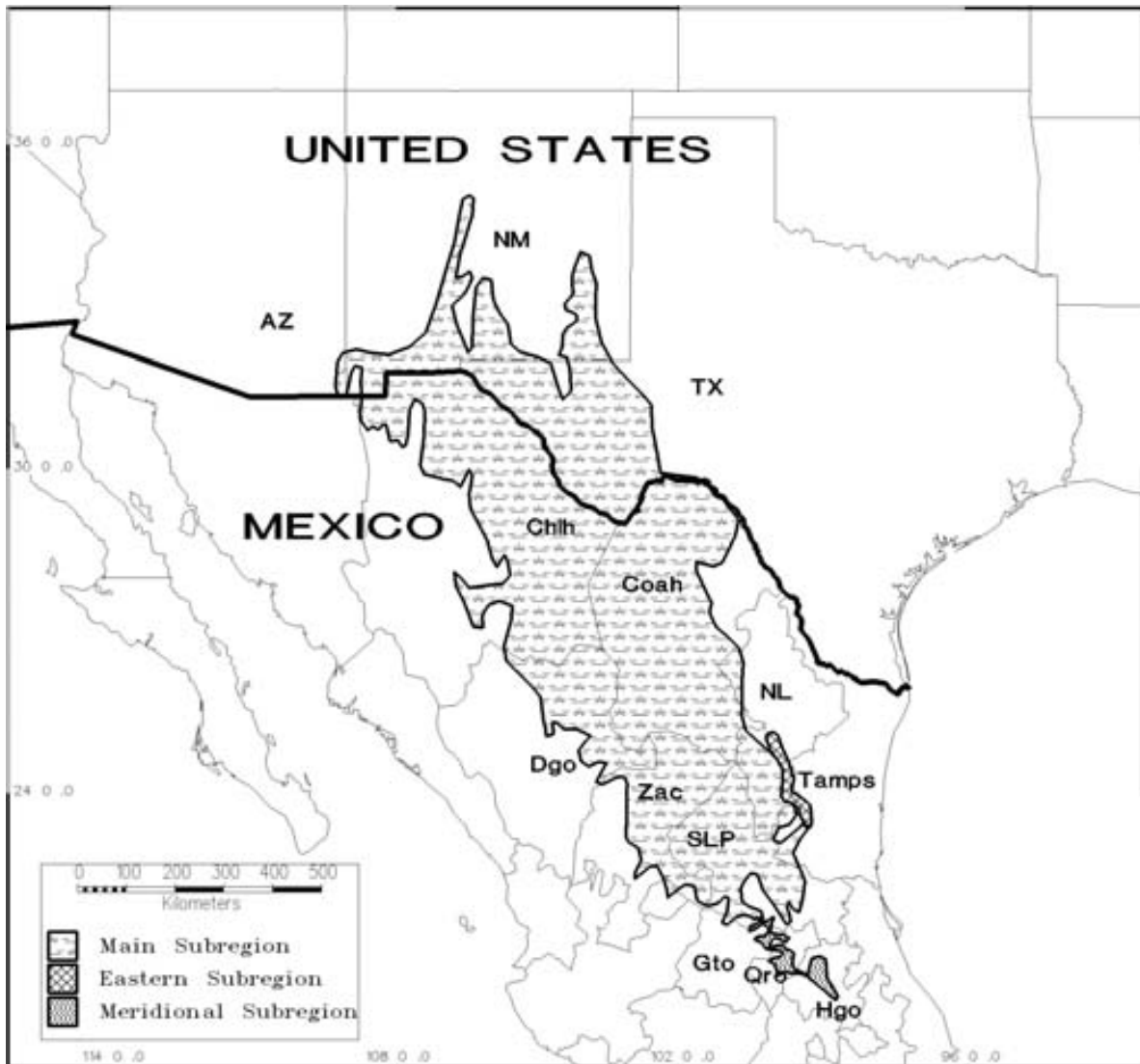


Figura 1. Región del Desierto Chihuahuense. (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2004)

3.1.1.- Suelos

En sus extensas llanuras hay algunas cadenas montañosas y cuencas endorréicas. La caliza es abundante, predominando en las llanuras, los suelos aluviales, arenosos o arcillosos. En las cuencas endorréicas y en los lugares mal drenados, los suelos son salinos o yesosos (Bravo, 1978).

Los suelos de la Región del Desierto Chihuahuense se pueden clasificar de acuerdo con Medellín-Leal (1982) en:

Aridisoles: suelos con carbonato de calcio (cal), yeso o cloruro de sodio. Se presenta en zonas áridas, semiáridas y estepas, suelos donde hay poca precipitación y poco contenido de humus.

Molisoles: suelos oscuros debido a la fuerte concentración de materia orgánica en el horizonte A bien mezclada con constituyentes minerales, en el horizonte B o C puede tener acumulaciones secundarias de cal. Se presenta en climas de húmedo a semihúmedo, con inviernos casi siempre fríos y veranos calientes (Robinson, 1990).

Suelo negro subtropical: sólo se encuentra en el valle de San Luis Potosí, su más grande característica es su color negro debido a su bajo contenido de materia orgánica y su bajo nivel alcalino de pH.

3.1.2.- Hidrografía y drenaje

En la parte sureste de la Región del Desierto Chihuahuense, inicia la cuenca del Pánuco, y aunque esta cuenca es muy grande, sólo toca al desierto en las zonas marginales, entrando algunas ramas como pequeños ríos. La parte norte, la cuenca del Río Bravo es el drenaje natural del desierto. El resto del cuerpo de la región del desierto está formado por cuencas cerradas, resultado de su complicada topografía (Medellín-Leal, 1982).

3.1.3.- Clima

Con base en la clasificación de Koeppen, modificado por García (1964), se tienen seis tipos de climas presentes en el Desierto Chihuahuense (Medellín-Leal): BWhw(e), BWkw(e), BS₀hw, BS₀kw, BS₁hw, BS₁kw, (Figura 2).

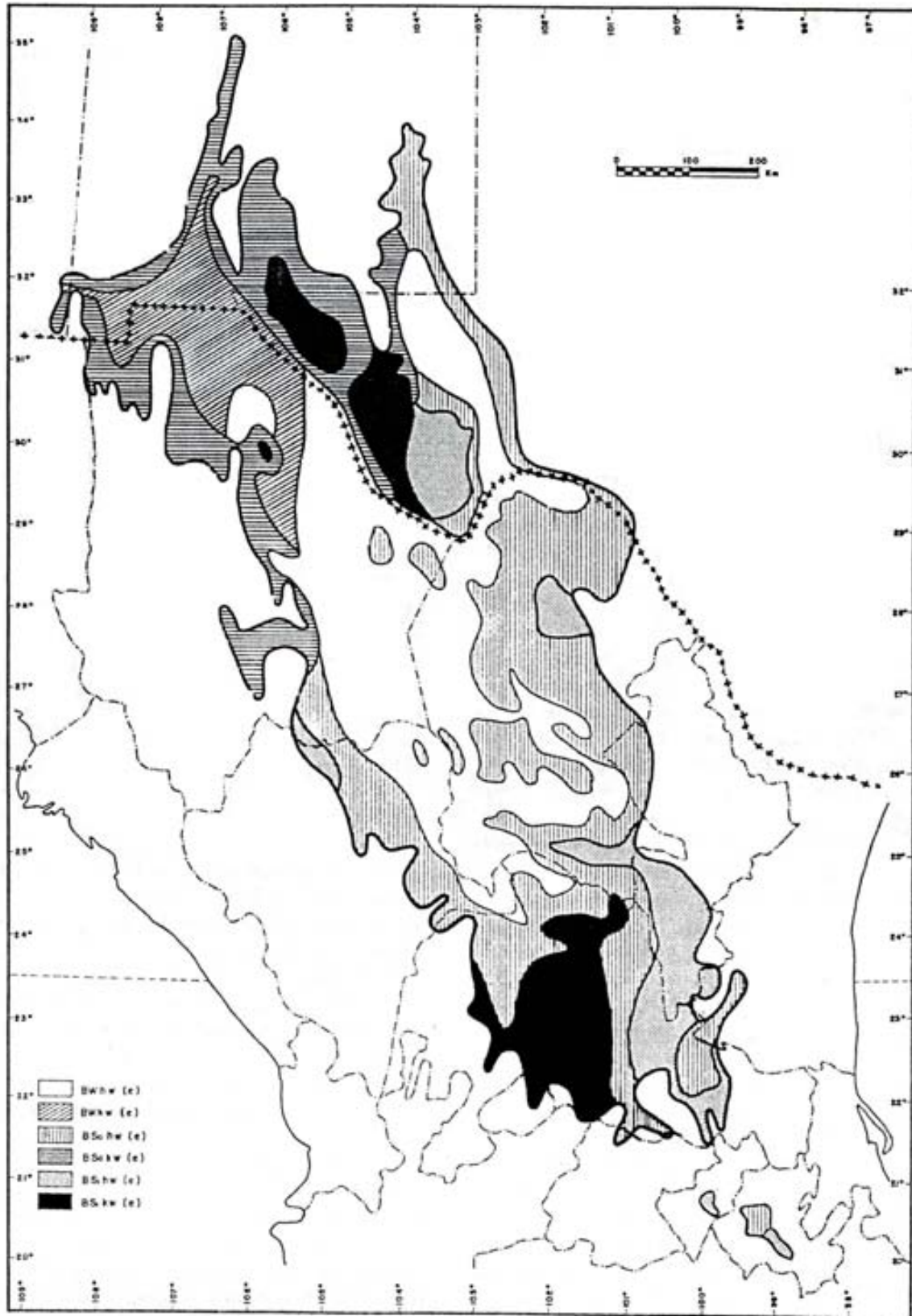


Figura 2. Mapa de clima en el sistema de Koeppen modificado por García (1964).

BWhw, corresponde a clima extremadamente árido, donde el promedio de temperatura anual sobrepasa los 18°C y la precipitación ocurre predominantemente en verano.

BWkw, es un clima cálido y extremadamente árido: el promedio de temperatura en los meses calientes sobrepasa los 18°C, pero el promedio de temperatura anual, por lo regular es menor a los 18°C. La precipitación es en verano y el invierno es seco, pero en algunas ocasiones puede presentarse lluvia en forma de aguanieve o nieve.

BS₀hw, es seco semicálido, con lluvias escasas todo el año con más del 18% de precipitación invernal.

BS₀kw, es seco templado con lluvias en verano, aunque con una pequeña temporada menos lluviosa, llamada canícula. Con un porcentaje de precipitación invernal entre 5 y 10.2 %, donde la temperatura promedio no alcanza los 18°C.

BS₁hw, es semiseco semicálido con lluvias en verano, con una precipitación invernal entre 5% y 10.2 %, el promedio de temperatura anual sobrepasa los 18°C.

BS₁kw, semiseco templado con lluvias en verano, con presencia de canícula y con un porcentaje de precipitación invernal mayor a 10 %. Temperatura promedio anual debajo de los 18°C, este clima sólo se encuentra en grandes altitudes de la Región Desierto Chihuahuense (García, 1964).

3.1.4.- Precipitación

La precipitación en la región del Desierto Chihuahuense sucede predominantemente durante el verano, por lo que en los meses de febrero, marzo, abril y ocasionalmente mayo son meses secos. Las lluvias inician a mediados de mayo, incrementando hacia julio y llegando a un nivel alto en julio, después disminuye un poco en agosto, donde se presentan

algunos días muy calientes, y vuelve a incrementar en septiembre, que puede ser el mes con mayor precipitación dependiendo de los fenómenos meteorológicos que se presenten. Finalmente las lluvias disminuyen en octubre, y noviembre suele ser un mes seco. En diciembre y enero se pueden presentar algunas lluvias debido a las masas polares o nortes que suelen presentarse en el Golfo de México.

Así, en algunos lugares la precipitación puede llegar hasta 550 mm anuales. En las regiones del centro del desierto, se encuentran las precipitaciones más bajas y que llegan a 200 mm anuales. La zona más árida del desierto esta localizada en los límites de Coahuila y Durango y algunas otras zonas más pequeñas. Aunque también puede haber fluctuaciones entre un año y otro, por ejemplo, en la ciudad de San Luis Potosí, el promedio anual es de 360 mm de precipitación, pero ha mostrado fluctuaciones de 119 mm en unos años y otros con 700 mm. Por otro lado la humedad relativa es baja y puede fluctuar entre las diferentes regiones, de 40% a 60 % de humedad relativa.

3.1.5.- Temperatura

Generalmente el Desierto Chihuahuense se divide en dos zonas. La zona cálida, donde el intervalo de temperatura es entre 22° y 28° C, estando localizada en las planicies, hacia el este; y la zona menos cálida que se extiende hacia el resto del desierto. Los cambios de temperatura diarios y anuales son considerables, ya que hay lugares con fluctuaciones muy extremas. Ésta es una característica de los desiertos, los cambios de temperatura de día y de noche. El frío extremo sólo ocurre en los meses de invierno y más hacia el norte del desierto (Morafka 1977).

Cuando la humedad aumenta con los nortes en los meses de invierno y se combina con las masas polares severas, las nevadas pueden ocurrir. La nieve presenta un gradiente

en el Desierto Chihuahuense en latitud y altitud. En Nuevo México y Texas, es donde suelen presentarse estas nevadas. Hacia latitudes menores van disminuyendo las nevadas. En la región del sur, pueden llegar a ocurrir en las zonas con una altitud de 2500 msnm.

Los vientos fuertes son una característica de los desiertos, el sistema de vientos en la Región del Desierto Chihuahuense es variable debido a la topografía y las múltiples direcciones en que se encuentran las numerosas montañas con las que cuenta esta región. Los vientos fuertes reintensifican en los meses de febrero y marzo, algunas veces en junio y julio, aunque no es lo más común, y en invierno los vientos son bastante fríos.

Otra variable importante a tomar en cuenta en los desiertos, es el índice de aridez, el cual se refiere a la proporción entre la radiación y la precipitación. El intervalo del índice de aridez va desde los 18 hasta los 1000. Debajo de los 18 corresponde a climas extremadamente húmedos, y de 500 a 1000 a climas extremadamente desérticos. En cambio los valores entre los 18 y 52 incluye climas que se pueden clasificar en el grupo de los húmedos, de 53 a 118 indica climas semiáridos y de 118 a 500 como climas áridos. En la figura 3 podemos observar los índices de aridez del Desierto Chihuahuense (Medellín-Leal, 1982). El índice de aridez disminuye progresivamente conforme avanza hacia el sur, tanto por el paso al clima tropical como por la mayor altitud (Bravo, 1978).

La zona más caliente, seca, y de menor elevación de esta región, se encuentra en el área del Río Bravo, Trans Pecos, el Bolsón de Mapimí y el Bolsón de Cuatrociénegas. En comparación entre la porción norte de la Región del Desierto Chihuahuense y la del sur, esta última es más benigna respecto a condiciones climáticas (Hernández y Gómez, 2004).

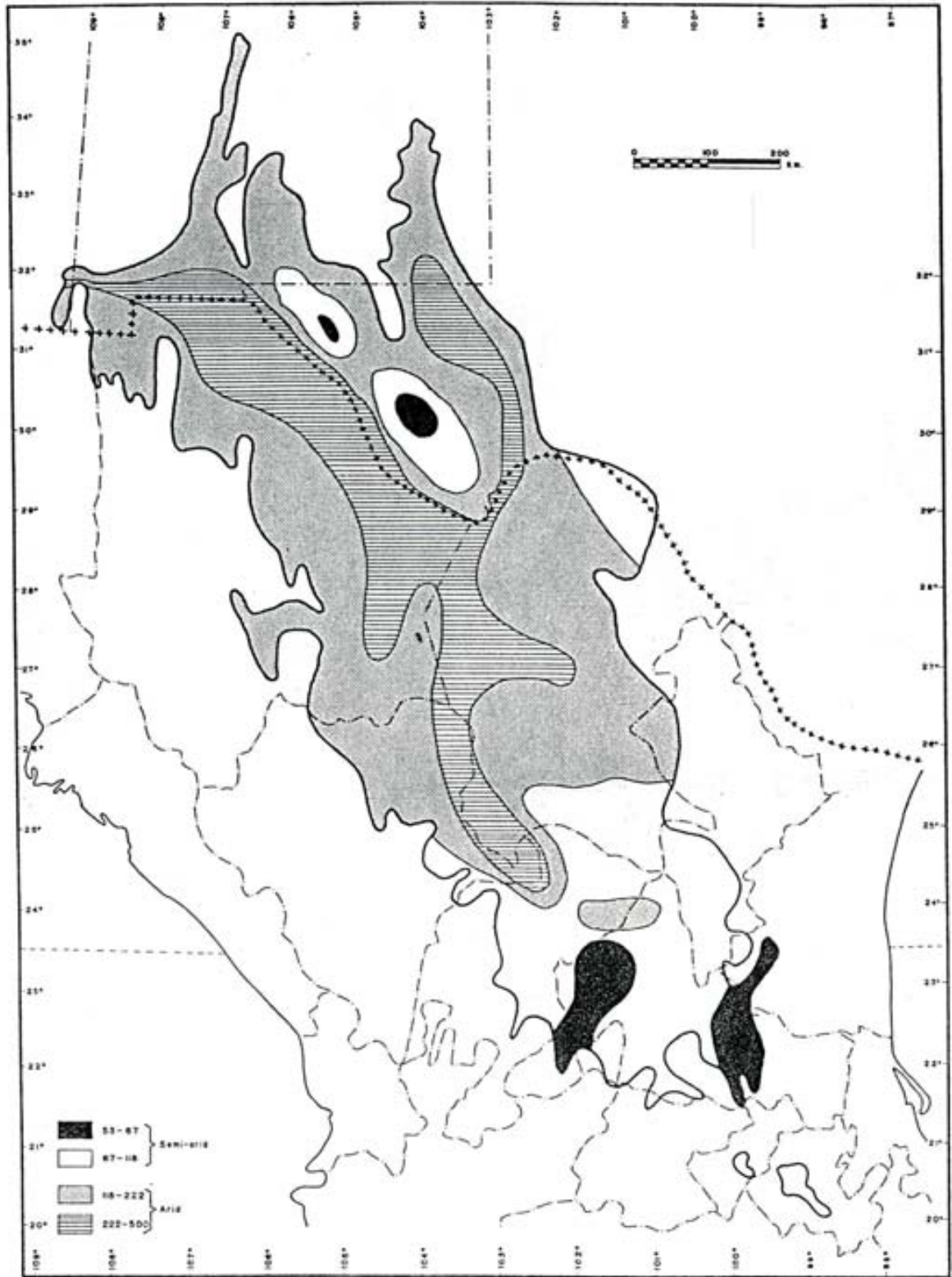


Figura 3. Mapa que muestra el índice de aridez en el Desierto Chihuahuense. (Medellín-Leal, 1982).

3.1.6.- Fauna

La Región del Desierto Chihuahuense cuenta con una importante diversidad de fauna; así por ejemplo, se han registrado 119 especies de mamíferos (Packard, 1974), pertenecientes a siete órdenes. Destacando por mayor diversidad: Rodentia, con 53 especies de 19 géneros y cinco familias; y Quiróptera con 27 especies de 13 géneros y tres familias. Le siguen, Carnivora con 16 especies de 15 géneros y cinco familias; Artiodactyla que cuenta con siete especies de cuatro familias; Marsupalia, dos especies e Insectivora con dos especies (Finley y Caire, 1974).

Respecto a la herpetofauna, cuenta con cinco especies de anfibios, pertenecientes a las familias, Pelobatidae, Bufonidae y Microhylidae. Además se reportan 36 especies de reptiles, de los grupos de Testudinata, Lacertilia y Serpentes (Grenot, 1984).

En esta zona también se encuentran, 25 familias de aves, 52 géneros y 55 especies, las cuales pueden tener los siguientes hábitos alimenticios: granívoras-terrestres, granívoras-arbóreas, nectarívoras, insectívoras-terrestres, insectívoras-arbóreas y omnívoras (Grenot, 1984).

Esta región es muy importante respecto a endemismos en ictiofauna, los lugares con mayor diversidad son: Río Bravo, Pecos, Conchos, Guzman, Nazas, Hediondillas y El Salado. El lugar que sobresale por sus altos índices de diversidad y de endemismos, es Cuatro Ciénegas. Toda la región cuenta con 16 familias, 40 géneros y 93 especies de peces dulceacuícolas (Miller, 1974).

3.1.7.- Vegetación

La vegetación está integrada por matorrales desérticos micrófilos, matorrales desérticos rosetófilos, matorrales crasicales y pastizales (Rzedowski, 1978). Los primeros

ocupan llanuras, fondos de valles y abanicos aluviales (Bravo, 1978). Aquí Rzedowski (1978) reconoce dos comunidades: La denominada por una sola especie, *Larrea tridentata*, asociación indicadora de condiciones desfavorables de humedad, y las comunidades mixtas, formadas por numerosos elementos arbustivos y matorrales espinosos o subarbóreos, entre los que se encuentran diferentes especies de *Yucca* y *Opuntia*.

El matorral desértico rosetófilo, es una asociación en la que predominan plantas con hojas largas y carnosas, casi siempre espinosas y dispuestas en rosetas, en un tallo corto, como el de los agaves, o largo, como el de las yucas. En el Desierto Chihuahuense estos matorrales tienen una distribución muy amplia, creciendo en lomeríos o en las faldas de las sierras, con grados diversos de inclinación (Bravo, 1978).

El matorral crasicaule (nopaleras) de esta región se caracteriza por la abundancia de especies del género *Opuntia*. Las comunidades más importantes, se desarrollan, y alcanzan su mayor extensión principalmente en Zacatecas, reduciéndose hacia al sur, en los estados de San Luis Potosí y Guanajuato, en manchones de cierta consideración (Bravo, 1978).

3.1.8.- Familia Cactaceae en el Desierto Chihuahuense

Hernández y Gómez-Hinostrosa (2004) reportan un total de 324 especies de 39 géneros para esta región, lo que la hace el ensamble de cactáceas más rico del continente americano. Esta diversidad representa el 59.8% del número total de especies de México (550 spp.), a pesar de que la Región del Desierto Chihuahuense representa sólo el 25% del territorio del país. Además el nivel de endemismo es muy alto, ya que aproximadamente el 70% de las especies (43% de géneros) que ahí se encuentran son endémicas.

En la Región del Desierto Chihuahuense, las especies de cactus tienden a tener poblaciones con densidad muy pequeña, así como áreas de distribución también pequeñas.

Muchas de las especies son plantas globosas inconspicuas, existiendo pocos cactus arborescentes, algunos toneliformes y un gran número de opuntias (Hernández y Gómez, 2004). Esto contrasta con otras zonas áridas del país, ya que lo que domina es lo inconspicuo. Esta diferencia en forma de crecimiento, probablemente se relaciona con las temperaturas en invierno, que inhiben la supervivencia de especies columnares y candelariformes, que se desarrollan en áreas de regimenes climáticos tropicales, como el valle de Tehuacán, el Istmo de Tehuantepec y el Desierto Sonorense.

Algo que se debe comentar acerca las cactáceas del Desierto Chihuahuense, es que por sus características ecológicas, la reducción y alteración de su hábitat, y por el saqueo del que han sido objeto, actualmente de las 285 de las especies de cactáceas incluidas en la NOM-059 en México, 136 se encuentran en esta región (Hernández y Gómez, 2004). Esto hace más importante y necesario el conocer bien cómo se distribuyen, y así poder planificar estrategias para su conservación.

4.-MÉTODO

Para poner a prueba las predicciones del modelo nulo, efecto del dominio medio, en la distribución de especies de la familia Cactaceae en la Región del Desierto Chihuahuense, se estudió la distribución de las especies, estimando el tamaño de la extensión latitudinal y longitudinal, que llamamos extensión de distribución; endemismos, diversidad alfa; beta, gamma; y la relación diversidad-distribución.

Se trabajó, a una escala regional considerando que debido a las características topográficas, esta región puede fungir como una isla o continente, y por lo tanto es propicia para poner a prueba el modelo del efecto del dominio medio.

Se trabajó con la base de datos de Colecciones de Cactáceas de Norte y Centro de América, desarrollada en el laboratorio de Cactología del Instituto de Biología, UNAM. La cual cuenta con 23000 registros de especímenes de 35 herbarios nacionales e internacionales, de las cuales se eligieron 91 especies, cuya distribución se encuentra en dicha región. Estas especies fueron seleccionadas con base en los siguientes criterios: 1.- Estar bien definidas taxonómicamente. 2.- Encontrarse relativamente bien representadas en la base de datos. 3.- Tener una distribución bien conocida. 4.- Ser una muestra representativa de la diversidad de la región. 5.- Estar restringidas a la Región del Desierto Chihuahuense, aunque se incluyeron unas pocas que no están restringidas a la región.

Se consideró un modelo unidimensional para el análisis a lo largo de gradientes latitudinales y longitudinales.

Para cada una especie se obtuvieron los puntos extremos de su distribución, en latitud, el extremo sur (X1) y norte (X2), y longitud, el extremo oeste (Y1) y este (Y2) considerando como si se tratara de una distribución continua. Esta extensión, es lo que representa el segmento de línea.

Debido a que es muy importante para la aplicación del modelo (MDE) saber los tamaños de extensión geográfica, una vez calculadas las extensiones de distribución de las especies a estudiar, se realizaron dos histogramas; uno para las extensiones longitudinales y otro para las extensiones latitudinales. Se hicieron clases de tamaño de la extensión, para así poder visualizar qué de tamaño de distribución predomina y analizar cómo se distribuyen en nuestra región de interés.

Se consideró la Región del Desierto Chihuahuense como el dominio, se estandarizó a un escala de 0 a 1. Una consideración importante en este punto es cómo se delimitó este dominio; como ya sabemos, hay distintos tipos de límites. En este caso se tomaron los límites de distribución de las especies con las que se trabajaron, exceptuando las no endémicas. Latitudinalmente, el extremo sur está ubicado al sur del estado de Hidalgo en la latitud 20° N, esto corresponde al valor 0 del dominio, y el extremo norte en la latitud 29.56° N que corresponde al valor 1 del dominio. Longitudinalmente, el extremo oeste, en la longitud -98.3° corresponde al valor 0, y el extremo este, en la longitud -106.48° corresponde al valor 1 del dominio longitudinal. Una vez establecidos los dominios, se procedió a estandarizar las extensiones de las especies, en una escala de cero a uno, teniendo así todas las especies representadas en el dominio como segmentos de línea.

Aunque se trabajó con dos dominios diferentes (latitudinal y longitudinal), se realizaron los mismos análisis con cada uno, por lo que se describirá el procedimiento sin diferenciarlos. Cada dominio se dividió en diez segmentos, de una décima parte cada uno, y se calcularon distintos valores de diversidad con base en estos segmentos. Cada segmento representa las distintas regiones del Desierto Chihuahuense, que a su vez se podrían ver como localidades; por lo tanto, se evaluó la diversidad de cada localidad.

Hay muchas maneras de evaluar la diversidad; en este trabajo la diversidad local se analizó de dos maneras. Diversidad Regional (RD, por sus siglas en ingles) (Arita et al. 2005), correspondiente al número de especies que se encuentran dentro de cada segmento (localidad), y la Diversidad de Punto (RPD, por sus siglas en ingles) (Arita y Rodríguez, 2004), correspondiente al número de especies que pasan sólo por un punto, en este caso ese punto es a la mitad de cada segmento. Es importante considerar que una región tiene un número infinito de puntos donde puede medirse la diversidad, sin embargo por cuestiones pragmáticas se eligió que el punto fuera la mitad del segmento. En este trabajo se decidió trabajar con los dos valores, obtuvo un valor de RD y RPD por cada segmento, obteniendo así 10 valores diferentes por cada uno, siendo en total 20 valores. Esperando de acuerdo con la hipótesis planteada en este trabajo, que el la zona de mayor diversidad, es decir, el valor más alto de RD y RDP, sea al centro del dominio.

Se catalogaron a las especies en seis tipos diferentes, de acuerdo con su distribución dentro de cada segmento. Tipo 1: Su distribución está solamente en el segmento izquierdo. Tipo 2: Se distribuye entre el segmento izquierdo y en el propio. Tipo 3: Se encuentra desde el segmento de la izquierda hasta el segmento de la derecha. Tipo 4: Endémica al segmento en cuestión. Tipo 5: Su distribución inicia en el segmento propio y se extiende hacia el segmento de la derecha y Tipo 6: Se encuentra fuera del segmento propio, hacia la derecha (figura 4), (ver detalle en Arita et al. 2005).

Esto es importante porque los diferentes tipos de especies definen distintas mediciones, por ejemplo en la figura 4, la RD del segmento D es la suma de las especies tipo 2, 3, 4, y 5; mientras que la RD del segmento D' está dada por la suma de las especies 3, 5 y 6.

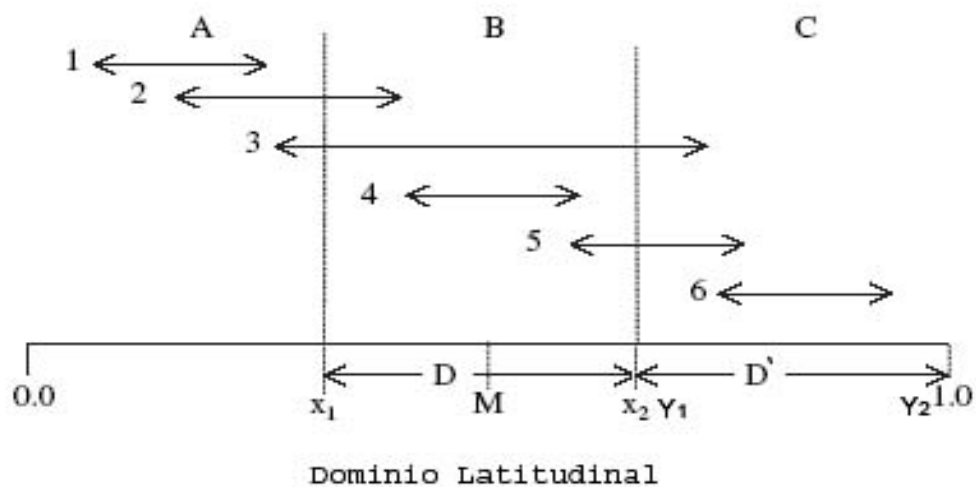


Figura 4. Tipos de especies. Modificado de Arita et al. 2005

Otros valores de distribución que se tomaron en cuenta en este estudio son: el “área de distribución continental”, correspondiente al promedio de la extensión de distribución de cada especie que pasa por un segmento, y “área de distribución regional” correspondiente al promedio de la extensión de distribución, que se encuentra únicamente dentro del segmento. Esto, para describir el tamaño del intervalo de distribución de las especies. Estudios previos han utilizado “área de distribución continental” para estudiar patrones latitudinales. Por otro lado, el “área de distribución regional”, se relaciona directamente con la diversidad (Arita et al. 2004), ya que muestra los patrones de superposición, que constituye la regla de Rapoport, con lo que se relaciona el tamaño de distribución de las especies y la diversidad.

Se realizó una correlación entre diversidad y los valores “área de distribución continental” y “área de distribución regional”, para comprobar si existe realmente una relación significativa. Además por cada segmento se obtuvieron los valores “área de distribución continental” y “área de distribución regional”, para poder ver en qué zonas hay

especies con distribución más pequeña o más grande, y así, saber si hay un patrón en ese sentido, observando también si hay zonas claras de endemismos.

4.1 Diversidad Beta

El método utilizado para obtener la diversidad beta, fue basado en sus componentes fundamentales, la diversidad alfa y la diversidad gamma. para obtener la diversidad gamma se tomó cada segmento, entendiendo al número de especies que se encuentra en éste y como diversidad alfa, las especies que cruzan por el punto medio del mismo. Utilizando la fórmula general de la diversidad beta, $\beta = \alpha / \gamma$ (Wittaker, 1972), se obtiene un valor por segmento, el cual, dio como resultado diez valores diferentes. Un punto interesante de este método, es que la medida de diversidad beta es inversamente proporcional a la medida de “área de distribución regional”, y ahí donde el valor de “área de distribución regional” aumenta, disminuye el de diversidad beta y viceversa.

4.2 Modelo nulo

Utilizando los valores de las distribuciones empíricas, se generó un modelo nulo, en el cual se tomaron los valores de las extensiones de distribución de las especies, habiendo tantos valores como especies. Estos datos empíricos, se movieron al azar dentro del dominio, con 10,000 repeticiones. También se calculó la correlación entre “área de distribución continental” y diversidad (RD) y la correlación entre “área de distribución regional” y diversidad (RD), ello permitió estimar la correlación cuando la distribución es completamente azarosa así como cuando se utilizaron distribuciones empíricas.

5.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1.- Gradiente latitudinal

El histograma de tamaños de las extensiones de distribución, muestra una sobre representación de especies con tamaño de distribución pequeña (Figuras 5 y 6), lo que confirma las afirmaciones que identifican en este patrón, una característica de la familia (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995, 1996). Este resultado es importante, ya que como vimos, el modelo MDE puede ser más claro con extensiones de distribución grandes.

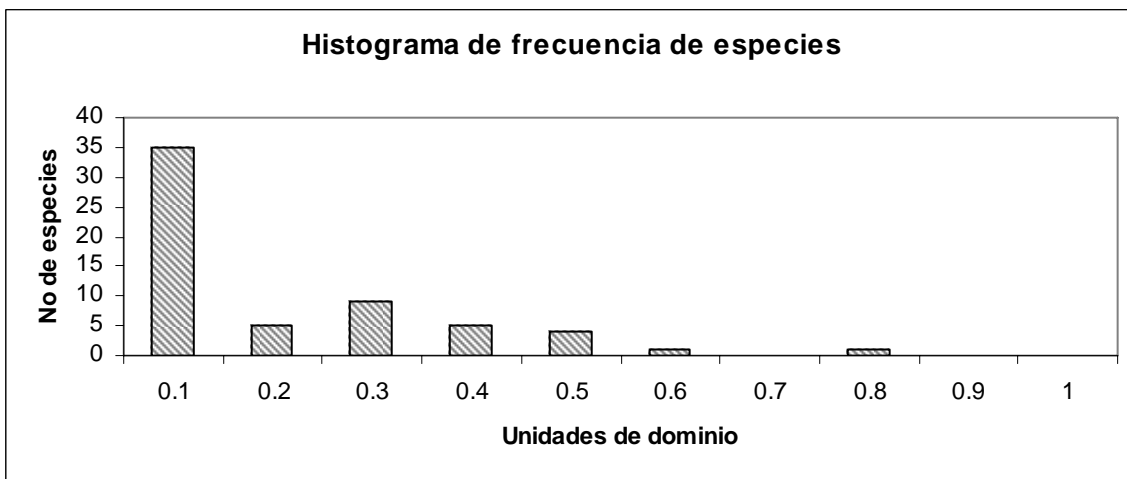


Figura 5. Histograma de frecuencias de tamaño de extensión latitudinal.

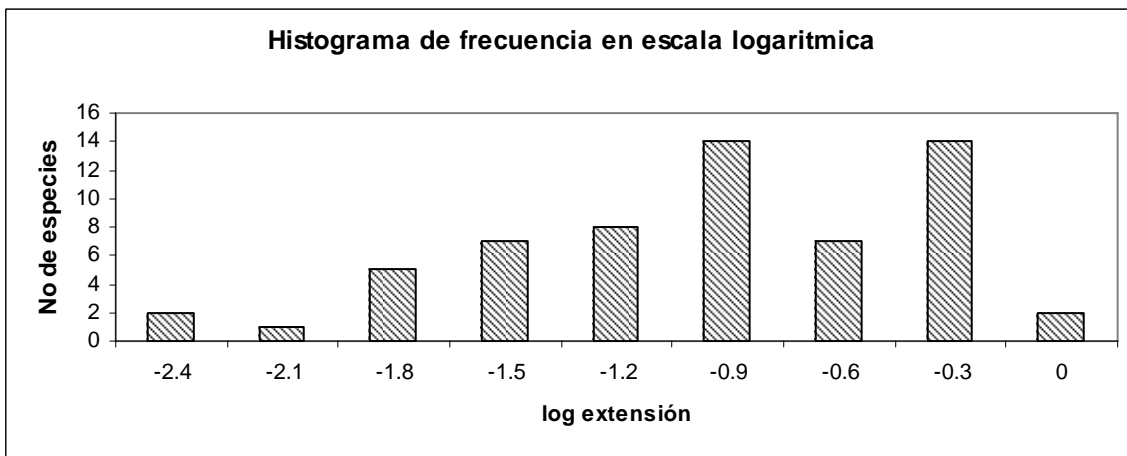


Figura 6. Histograma de frecuencias en escala logarítmica.

Una vez obtenidas las extensiones de distribución de las especies y habiéndolas estandarizado y colocado en el dominio, se puede observar, a grandes rasgos, su distribución en el mismo (Fig.7). En la figura 7 cada línea representa una especie, de lado derecho se encuentra representado el dominio latitudinal con sus diez segmentos, este a su vez representa a la Región del Desierto Chihuahuense, por lo que se puede ver como se distribuyen las especies de la familia Cactaceae en dicha zona. Por ejemplo, si queremos saber cuántas especies hay en el segmento de 0 a 0.1 del dominio, los valores RD y RPD, podemos contar cuantas especies pasan por ese segmento (valor RD), en este caso son 26 especies las que pasan por ahí, así que el valor de RD es 26 para el segmento 0 a 0.1; para el valor de RDP se cuentan cuantas líneas (especies) pasan por el punto 0.05 del dominio, en este caso son 10, por lo que el valor de RDP para ese segmento es de 10. Así se pueden sacar los diferentes valores explicados en la metodología por cada segmento, por esto la figura 7 es la base para poder realizar los análisis de diversidad y distribución.

En la figura 8, se muestra los diferentes valores de diversidad alfa, es decir la diversidad (tomándose como el número de especies) por localidad obtenidos por cada segmento.

Aquí, se puede observar claramente un pico de diversidad en el punto 0.35 del dominio, el cual corresponde a la latitud 23.46° latitud N. Por lo tanto, no se cumple la predicción del modelo MDE, puesto que el pico máximo de diversidad debería ser en el punto 0.5 del dominio. Se observa incluso un incremento constante de diversidad hacia el punto máximo, tanto del lado sur como de lado norte. Al no cumplirse la predicción del modelo MDE, nos está indicando que aparentemente no es por procesos azarosos como se determinan los patrones de distribución, al menos en esta familia y en esta escala. Se

entiende entonces que lo que está determinando los patrones son procesos ecológicos y/o ambientales.

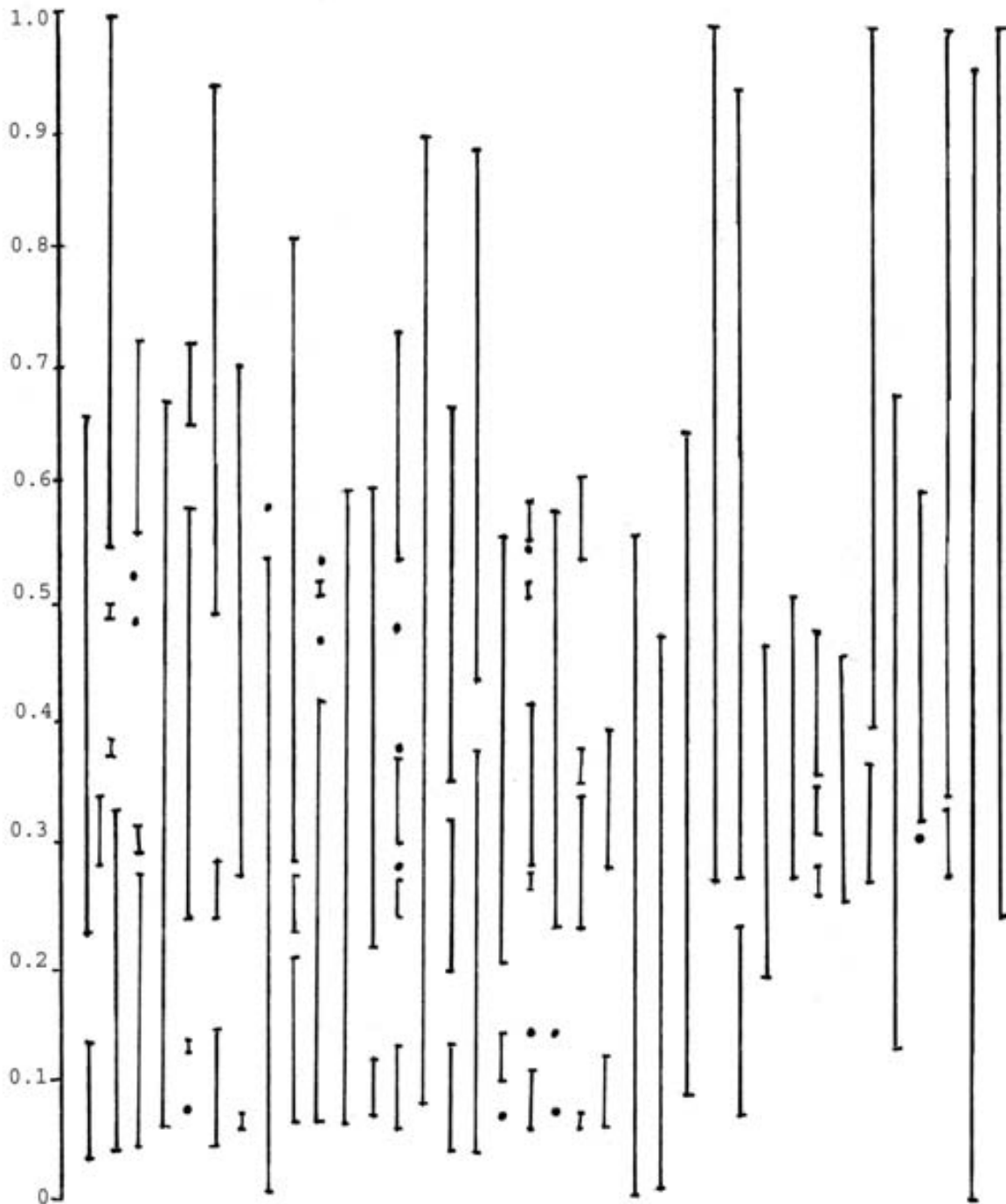


Figura 7. Extensión estandarizada de las especies, colocadas de acuerdo a su distribución empírica en el dominio latitudinal, donde se puede ver cuántas especies y cuál es su extensión de distribución por cada segmento del dominio.

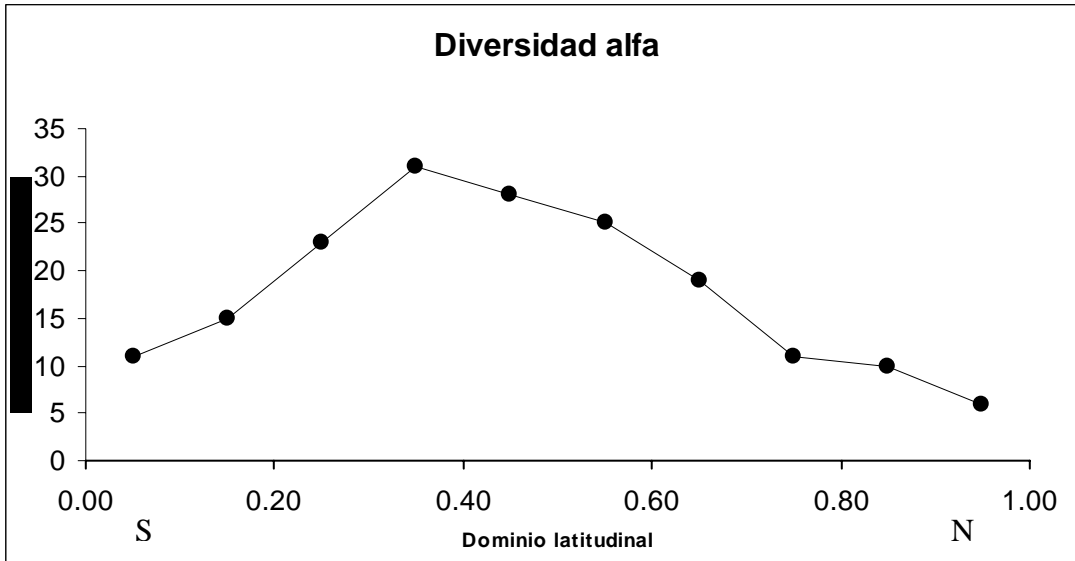


Figura 8. Diversidad alfa, diversidad de especies RDP en el dominio

Si bien este trabajo no puede señalar con precisión los procesos que están determinando su distribución; sin embargo, con base en lo encontrado en la literatura y las distribuciones obtenidas, se pueden hacer algunas inferencias.

La localidad donde se encuentra la mayor diversidad se encuentra ubicada al norte del estado de San Luis Potosí, el extremo sur del estado de Nuevo León, encontrándose también parte del estado de Zacatecas, corresponde a una zona donde la precipitación anual es de 400 a 500 mm, una temperatura media anual de 18 °C y un clima semiseco-semicálido (BS_1hw), seco-templado (BS_1kw) y seco-semicálido (BS_0hw) (Medellín-Leal, 1982). Esto nos puede indicar condiciones climáticas que podrían estar influyendo positivamente al aumento de diversidad., como se explica a continuación.

El valor de diversidad más bajo, se encuentra en el punto 0.95 del dominio, el cual corresponde a 29.08° latitud N, al norte de los estados de Chihuahua y Coahuila. Visto de norte a sur, hay un gradiente de diversidad que va en aumento hacia el sur, hasta el pico en la latitud 23.46° N. Esto se podría atribuir a las condiciones climáticas encontradas en las

latitudes de la parte norte, ya que en esa zona, las temperaturas son más extremas, el invierno es más crudo, además de haber heladas y nevadas con cierta frecuencia. También es ahí donde se generan las mayores temperaturas anuales y es la zona más seca del Desierto, lo que afecta directamente la supervivencia de las especies de cactus.

Hernández y Bárcenas (1995) sugieren que la riqueza de especies de suculentas está influida por la sensibilidad al frío, por lo que hay un incremento de diversidad de norte a sur, además de una mayor diversidad de hábitats hacia el sur (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2004). Esto reafirma lo dicho por Hernández y Bárcenas (1995), referente a que los cactus no prefieren, como popularmente se ha dicho, los desiertos más secos y calientes; en este caso, la mayor riqueza se encuentra donde el clima es menos extremo y con mayor precipitación, de la región del Desierto Chihuahuense.

Debe observarse que la diversidad no tiene un aumento constante hacia el sur, sino que llega hasta la latitud 23.43° N y empieza a decrecer, aunque no lo hace tanto como en el caso del extremo norte. Este patrón no puede ser explicado hacia el sur por las condiciones climáticas como en el caso del extremo norte, ya que las condiciones climáticas no son muy diferentes con respecto de donde existe la mayor diversidad. Este patrón de distribución hacia el sur, puede estar influenciado por otros factores, como edáficos, topográficos, históricos, o simplemente por la reducción importante de área que en esa latitud tiene el Desierto Chihuahuense, lo cual sería interesante analizar con profundidad en otro trabajo. El extremo sur, sí pudiera estar influenciando por lo que se predice en el modelo del MDE, ya que las especies ahí presentes, sólo pueden distribuirse hacia el norte. Así lo muestra la figura 9, donde se observa que el lugar donde predomina las especies tipo 5 es en el extremo sur, y en el punto 0.25 del dominio, donde tal vez se esté indicando alguna barrera física.

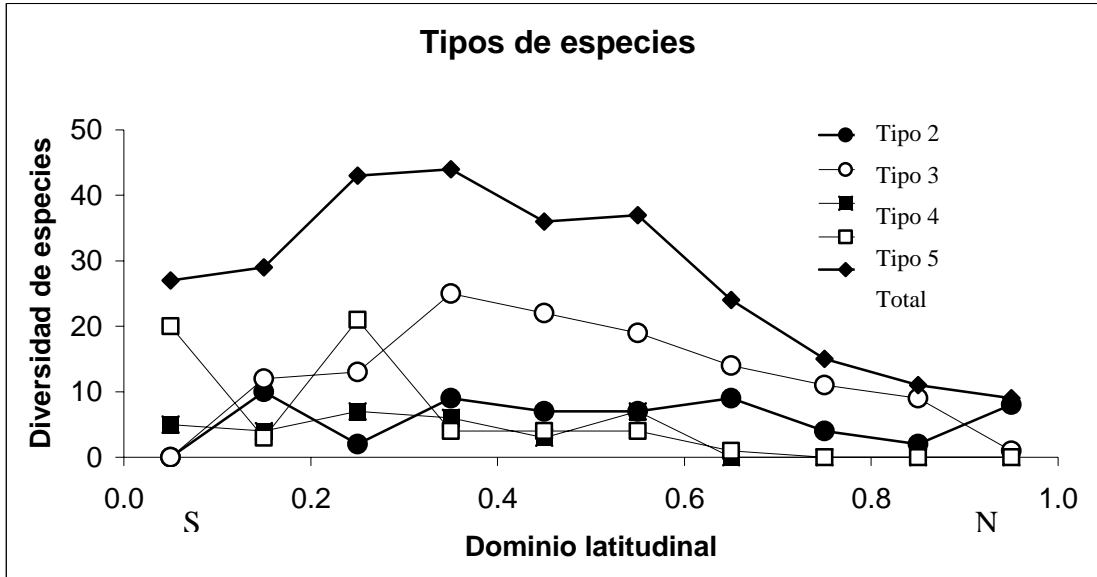


Figura 9. Tipos de especies. Como se distribuyen los distintos tipos de especies en el dominio.

En la figura 9, se observa también que la diversidad de especies, calculada con el valor RD, decrece mucho menos hacia el sur que hacia el norte, tomando como referencia el punto máximo de diversidad.

Por los límites del desierto, en el extremo sur predominan las especie tipo 5, y en el extremo norte, en el punto 1.0 del dominio, hay más especies tipo 2, que recordemos, son aquella que se distribuyen del segmento en cuestión hacia el sur. En este caso, los valores de diversidad a lo largo del dominio, que se muestra en la figura 9, algunos puntos son más altos que otros, sin seguir un patrón aparente.

En el caso de las especies tipo 3, las de tamaño de distribución más amplio, tienen el mismo patrón de diversidad RD, alcanzando el valor máximo exactamente en el mismo punto (0.35). Esto indica que la mayoría de las especies de distribución más amplia se encuentran en el ensamble de mayor diversidad, tanto de RD como RDP.

Por último las especies tipo 4, que son las especies que se restringen o endémicas al segmento en cuestión. En la figura 9 se observa que en la parte norte, a partir del punto

0.65, prácticamente no se encuentran especies restringidas a un solo segmento. En cambio, en la parte media y sur sí, siendo los puntos más altos en 0.55 y 0.25 del dominio; el primero, corresponde a la latitud 25.25° N, donde se encuentra la Sierra de Parras y la Sierra Madre Oriental, las cuales pueden estar fungiendo como una barrera; y el segundo, en la latitud 22.39° N, corresponde a la región cercana a la ciudad de San Luis Potosí. En dicha zona, sería interesante realizar un estudio para saber el porque de estas distribuciones restringidas a esas regiones.

La figura 10, muestra el tamaño de extensión de distribución latitudinal de las especies en el dominio, con base en las medidas de “área de distribución continental” y “área de distribución regional”. Se observa claramente como en la parte norte es donde se encuentran las especies con tamaño de distribución mayor. Aunque el caso de “área de distribución regional”, el valor que corresponde al segmento 0.9 a 1.0 decrece, se observa un claro patrón de incremento de sur a norte, en las dos medidas aquí evaluadas. En el sur las especies son de tamaño de distribución pequeñas, aumentando su tamaño casi constante hacia el norte, lo cual coincide con la Regla de Rapoport.

Se puede concluir que en el norte del Desierto Chihuahuense hay un menor número de especies, pero con tamaño de distribución más amplia. Además, si tomamos en cuenta que las medidas del tamaño de distribución evaluadas en la figura 10 son promedios, entendemos por qué hay un crecimiento constante hasta el límite norte. Como se observó en la figura 9, en el norte no hay especies (de las utilizadas en este trabajo) con distribución restringida, por lo que al no haber especies con esa característica sólo se consideran las mismas especies de distribución mayor, las cuales se encuentran desde la parte media del dominio, y llegan hasta la parte norte incrementándose el promedio de distribución. Se

puede apreciar mejor este fenómeno en la figura 7, donde se ve el tamaño de las especies que se consideran en cada segmento.

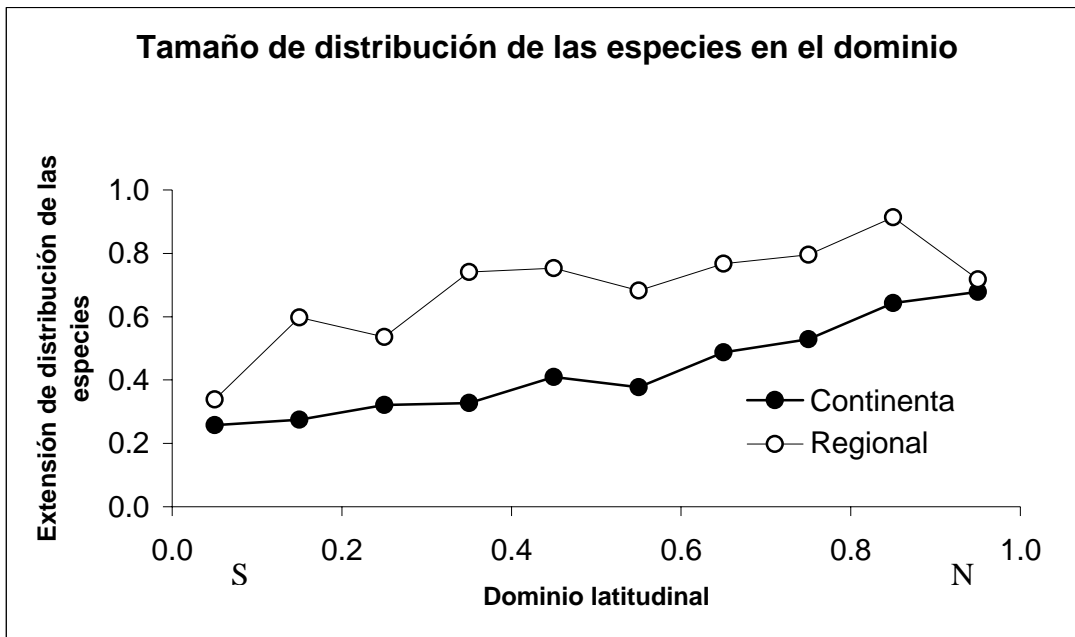


Figura 10. Tamaño de distribución promedio de las especies dentro del dominio.

Otro punto que también ha sido muy discutido dentro de los patrones de diversidad, es si existe una relación entre la extensión de distribución de las especies y la propia diversidad. Se realizó una correlación, con los dos valores que se han venido tomando en cuenta, respecto al tamaño de distribución de las especies, “área de distribución continental” y “área de distribución regional” (figura 11). Se obtuvo el coeficiente de correlación R, el cual trata de explicar el total de la variación entre (y), el tamaño de extensión de distribución, y (x), la diversidad; esto con el fin de responder a la siguiente pregunta ¿Qué porcentaje se puede atribuir a la relación existente entre el tamaño de extensión de la distribución (y), con la diversidad (x)?

En general, la definición de R nos dice que la proporción de la variación de las “y” que se debe a la relación con x, es igual a R^2 o que el porcentaje es igual $100R^2$, y así es como se interpreta la fuerza de la relación que implica un valor cualquiera de R (Freund y

Manning, 1989). En el caso de “área de distribución continental”, $R = 0.8$ y $R^2 = 0.64$ lo cual indica que casi el 65% de la variación de la extensión latitudinal, es explicada por la relación con la diversidad. En el caso de “área de distribución regional” es mucho menor, lo que puede estar describiendo que a nivel local, como lo es esta medida, no hay una relación clara entre diversidad y extensión de las especies. Pero a mayor escala, esta relación se estrecha, con lo que se abre otra discusión entre factores locales y regionales que pueden estar actuando de igual manera a diferentes escalas.

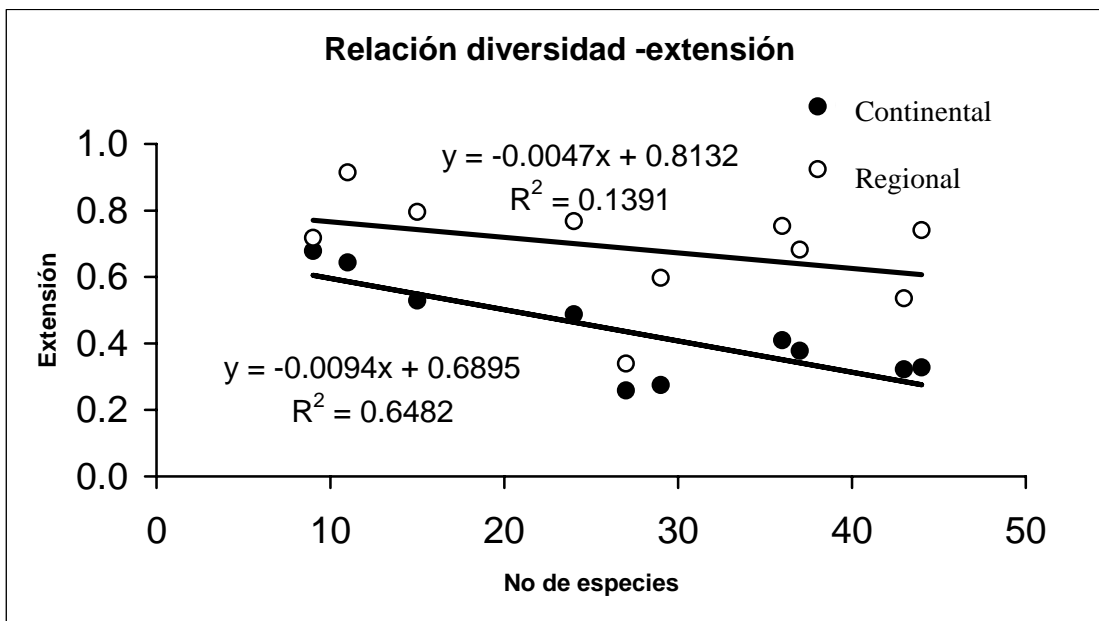


Figura 11. Coeficiente de determinación entre la diversidad y el tamaño de extensión latitudinal.

Parte importante de este estudio de diversidad, es la diversidad beta. Podemos observar en la figura 11 que el valor de diversidad beta es mayor en el extremo sur, en el punto 0.05, y empieza a decrecer un poco, manteniéndose casi constante. En el último punto, 0.95, incrementa nuevamente, pero esto puede ser solo efecto de que en ese punto son pocas las especies, y ahí acaba su distribución, por lo que no alcanzan a pasar por el punto medio del segmento, en este caso tomado como diversidad alfa. Como también se vio en las figuras 7, 9 y 10, las pocas especies que pasan por el punto 0.85 son de distribución

amplia y atraviesan todo el segmento, por lo que el valor de diversidad beta es más bajo, de esta manera se explica porque la diversidad beta es el inverso del “área de distribución regional”. Cuando las especies atraviesan por completo un segmento, es decir son de amplia distribución, al aplicar la fórmula de la diversidad beta, esta da como resultado un valor muy bajo, y cuando se evalúa la medida de “área de distribución regional” con esas especies con tipo de distribución amplia, el promedio de distribución aumenta.

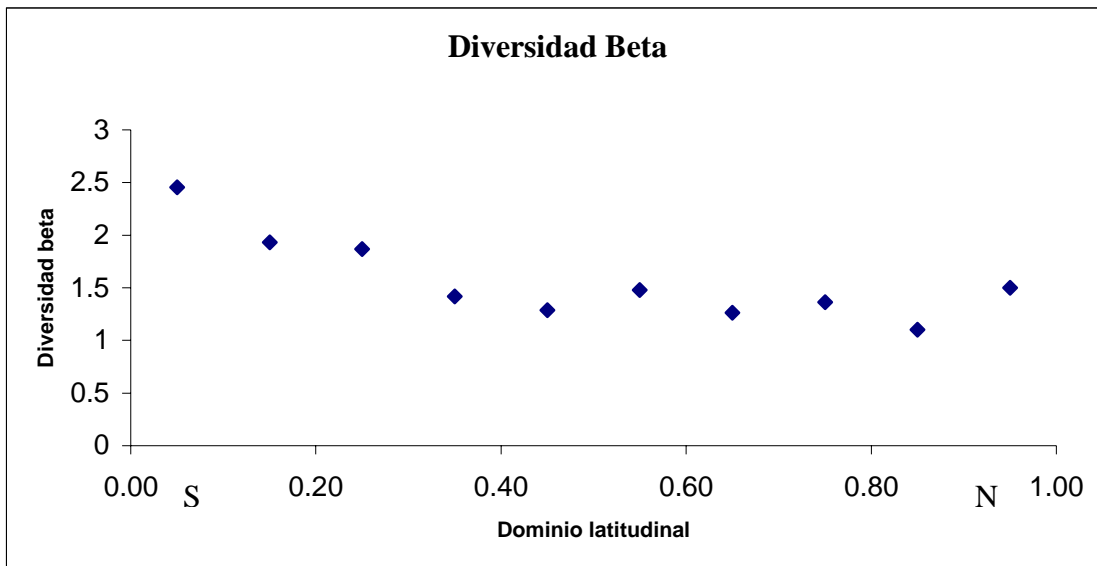


Figura 12. Diversidad beta, tomada por la relación diversidad alfa y diversidad gamma por segmento.

Por último, al realizarse el modelo nulo con base en los datos empíricos, se obtuvieron 10 000 formas de distribución distintas azarosas, de cada una de ellas se obtuvo una cierta grado correlación entre diversidad y “área de distribución regional”, y entre diversidad y “área de distribución continental”. Al graficar las frecuencias de estas correlaciones, se obtuvo una curva sesgada hacia la derecha (Figuras 13 y 14).

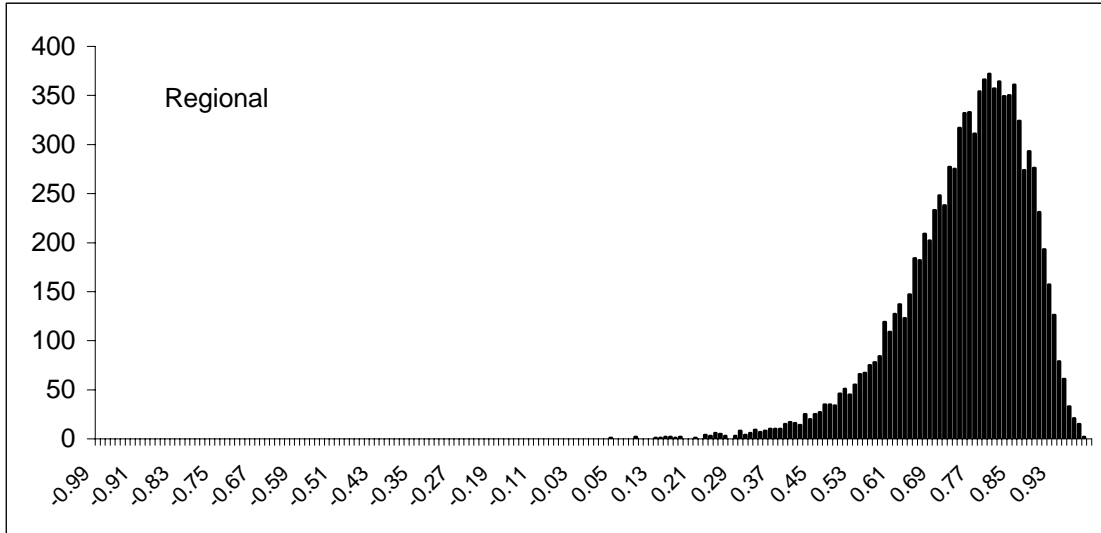


Figura 13. Frecuencia de correlación entre “área de distribución regional” y diversidad con distribuciones al azar.

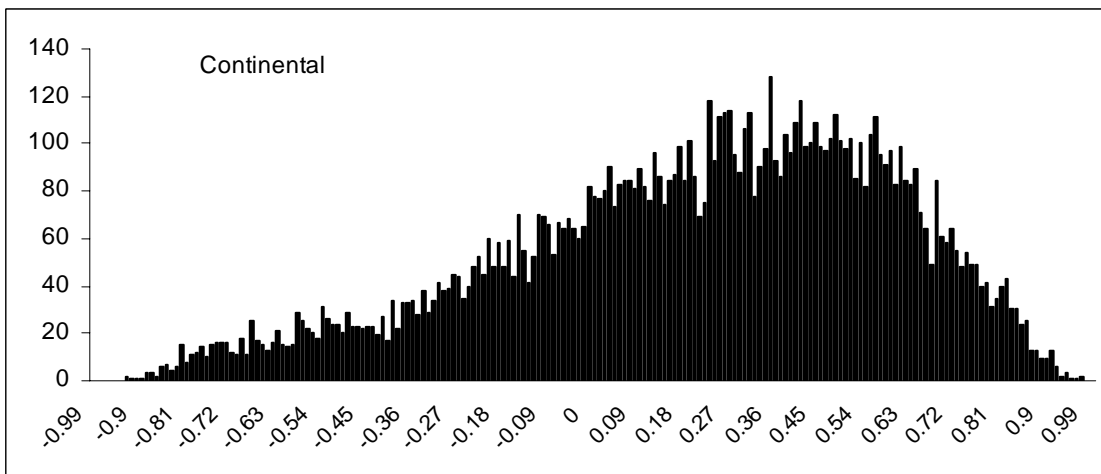


Figura 14. Frecuencia de correlación entre “área de distribución continental” y diversidad con las distribuciones al azar.

Las correlaciones hechas con los datos y distribuciones empíricos arrojaron resultados muy distintos. En el caso de la correlación entre “área de distribución regional” y diversidad fue de -0.3729 que es completamente diferente de los resultados arrojados al azar. Como se ve claramente en la figura 13, quedaría completamente fuera de la curva producida por el modelo nulo. Lo mismo pasa con la correlación entre “área de distribución continental” y diversidad, que fue de -0.8051 , que aunque sí recae dentro de la curva (figura 14), se encuentra en el extremo izquierdo de la gráfica del modelo nulo. Esto nos esta

indicando y reafirmando que en el caso de la distribución y diversidad de las cactáceas del Desierto Chihuahuense, el factor que esta influyendo no es el azar, sino otros factores como pueden ser biológicos, ecológicos, topográficos, etc.

5.2.-Gradiente longitudinal

Al obtener las extensiones de distribución longitudinal se puede observar un patrón similar al de las extensiones de distribución latitudinales, con una sobrerrepresentación de especies con tamaño de distribución pequeña (Figura 15 y 16).

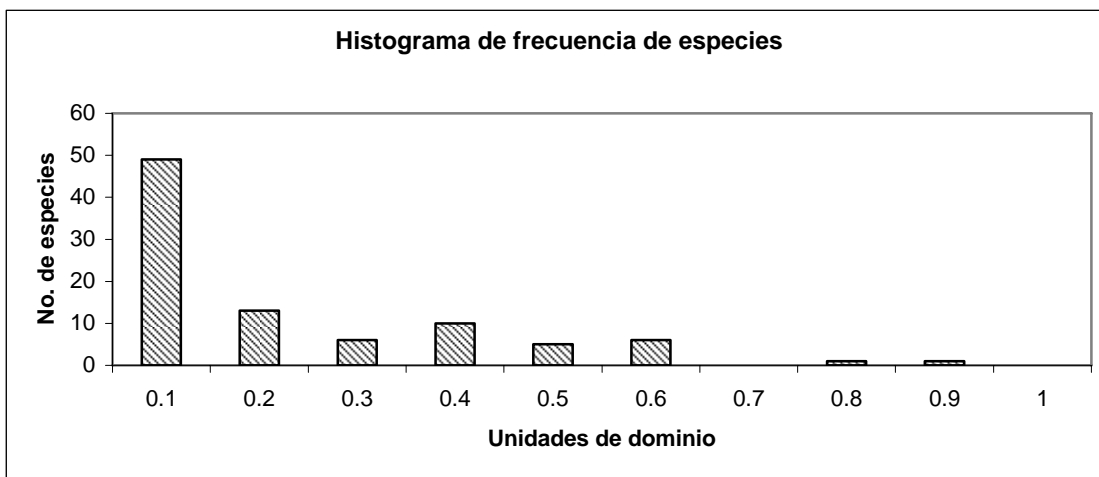


Figura 15. Histograma de frecuencias de tamaño de extensión latitudinal.

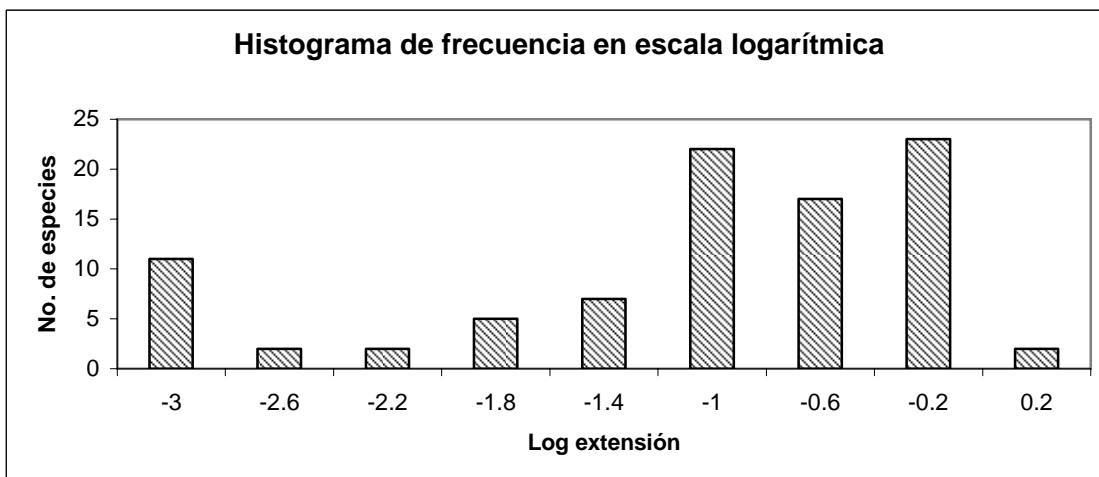


Figura 16. Histograma de frecuencias en escala logarítmica.

Una vez que se conocen los tamaños de distribución longitudinal de las especies, y habiéndolas colocado en el dominio, se observa como se distribuyen las especies (segmentos de línea) en la Región estudiada (Figura 17).

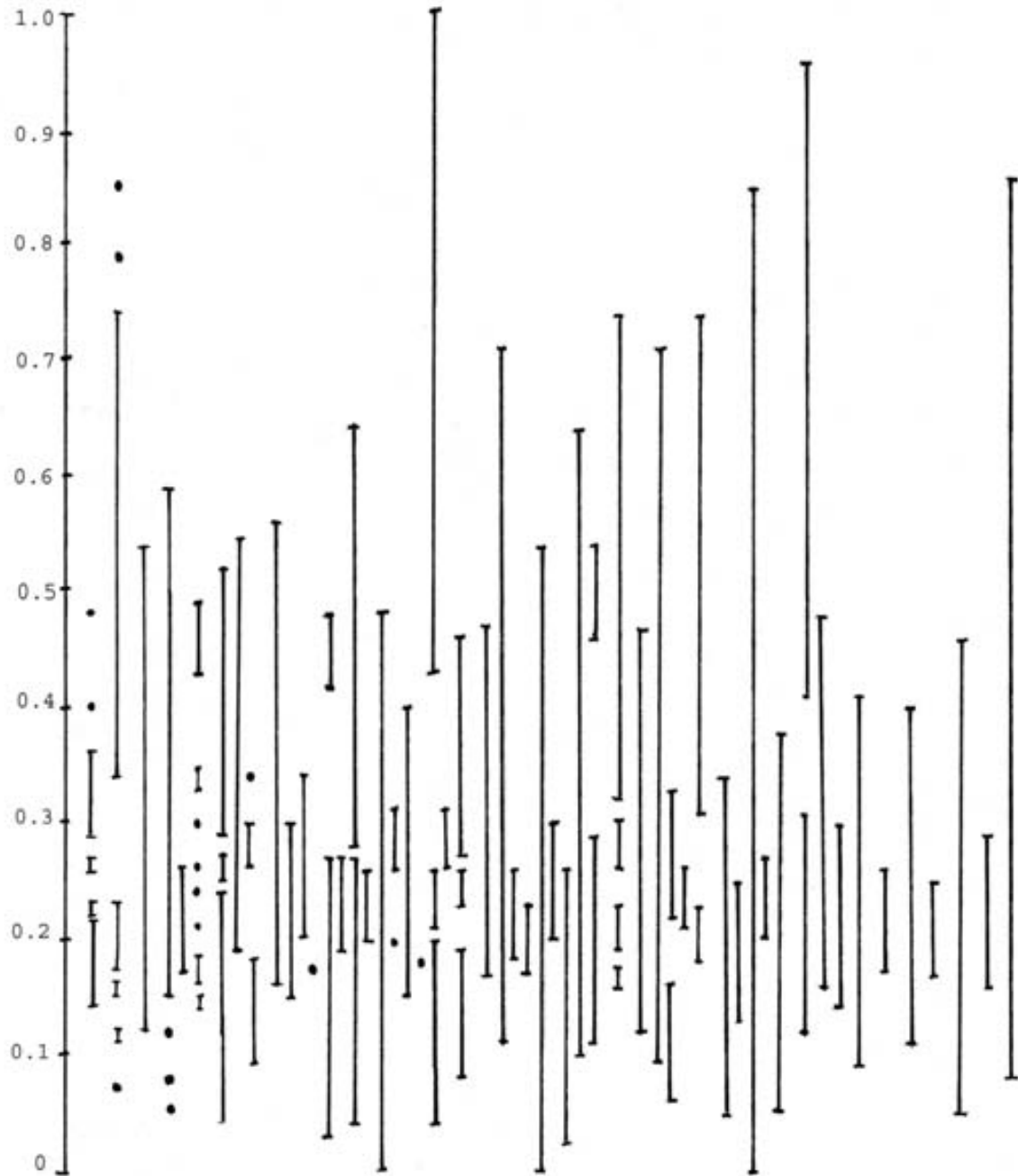


Figura 17. Extensión estandarizada de las especies, colocadas de acuerdo a su distribución empírica en el dominio longitudinal, donde se puede ver cuantas especies y cual es su extensión de distribución por cada segmento del dominio.

Los resultados de diversidad alfa muestran un punto mayor de diversidad localizado en 0.25 del dominio (Figura 18) correspondiente a -100.34° longitud W, por lo que en esta ocasión tampoco se cumple la predicción del modelo del MDE. Se puede ver un aumento significativo en la diversidad de especies, del punto 0 hasta 0.25, donde decrece hasta que en los últimos puntos, en la región oeste, es mínimo el número de especies encontradas.

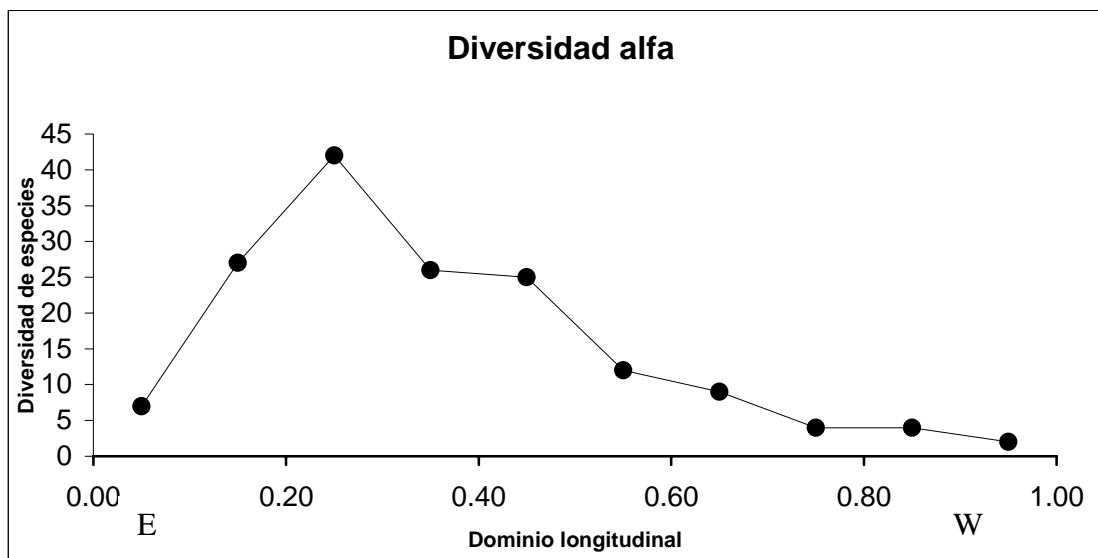


Figura 18. Diversidad alfa, diversidad de especies RDP en el dominio.

Aunque no se cumple el Modelo MDE a esta escala, en la Región del Desierto Chihuahuense, es importante rescatar en este punto, otro trabajo sobre cactáceas en esta misma región, sólo que a menor escala. Goettsch (2001) evaluó la diversidad a lo largo de un transecto longitudinal, mencionando que los valores más altos de diversidad alfa se registraron en la parte central del transecto. Esto lo explica mediante la repartición de las especies, argumentando que algunas de ambos extremos se sobreponen, favoreciendo así que los sitios más centrales del muestreo contengan mayor diversidad. Esto nos está indicando que en otra escala, sí se cumpliría el modelo MDE, reafirmando la importancia de la escala.

Regresando a los resultados de este trabajo, el punto de mayor diversidad alfa en el gradiente longitudinal, se encuentra localizado en la longitud -100.34° W, en esta longitud se encuentran zonas como El Huizache, considerada por Hernández et al. (2001) un “Hot-Spot” de cactáceas, Hernández y Gómez-Hinostrosa (2004), afirman que es aquí, donde se encuentra reportada la más alta concentración de esta familia. Así como la zona de Mier y Noriega, registrada con una alta diversidad de cactus (Gómez-Hinostrosa, 1998).

Al encontrar la mayor diversidad en el punto 0.25 del dominio, que corresponde a -100.3° longitud W, es importante mencionar que en esta longitud es donde el área de desierto abarcada, es más pequeña y sólo corresponde a la parte sureste. Por la forma que tiene el Desierto Chihuahuense con un sesgo, estando en la parte norte más hacia el Oeste y en la parte sur hacia Este. A partir del segmento 7 del dominio longitudinal, en la longitud -104.02° W, el límite sur del Desierto Chihuahuense se encuentra en Durango, en la latitud 26° N, lo que nos indica que a partir de ese segmento, es decir, desde a los -104.02° longitud W hasta los -106.48 longitud W sólo se encuentra la parte norte del Desierto. Si esto lo relacionamos a que en la parte norte las condiciones climáticas son más extremas, con presencia de heladas y nieve, lo cual dificulta el crecimiento de cactáceas, entonces se puede explicar los resultados de la gráfica de diversidad alfa (figura 18), con la tendencia de menor diversidad hacia el Oeste, en la parte más norteña del Desierto. Todo esto nos está indicando que un factor importante es el clima, ya que en la zona sureste, donde se encuentra la mayor diversidad, las condiciones climáticas son más favorables, con clima tipo Semiseco-semicálido (BS_{1hw}) y seco-semicálido (BS_{0hw}) (García, 1964), con precipitación de 200 mm hasta 500 mm y con un índice de aridez bajo que corresponde a semiárido (Medellín-Leal, 1982).

Si complementamos esta información con la distribución de los distintos tipo de especies (Figura 19), se puede decir que la zona sureste del Desierto Chihuahuense desde los puntos 0.15 a 0.45 del dominio, es donde se encuentra, no sólo la mayor diversidad alfa, sino también el mayor número de especies con distribución restringida y especies con distribución amplia. También se puede observar como todos los tipos de especies están sesgadas hacia la izquierda del dominio, es decir hacia el Este del Desierto, lo cual reafirma que es una zona importante de diversidad de cactáceas.

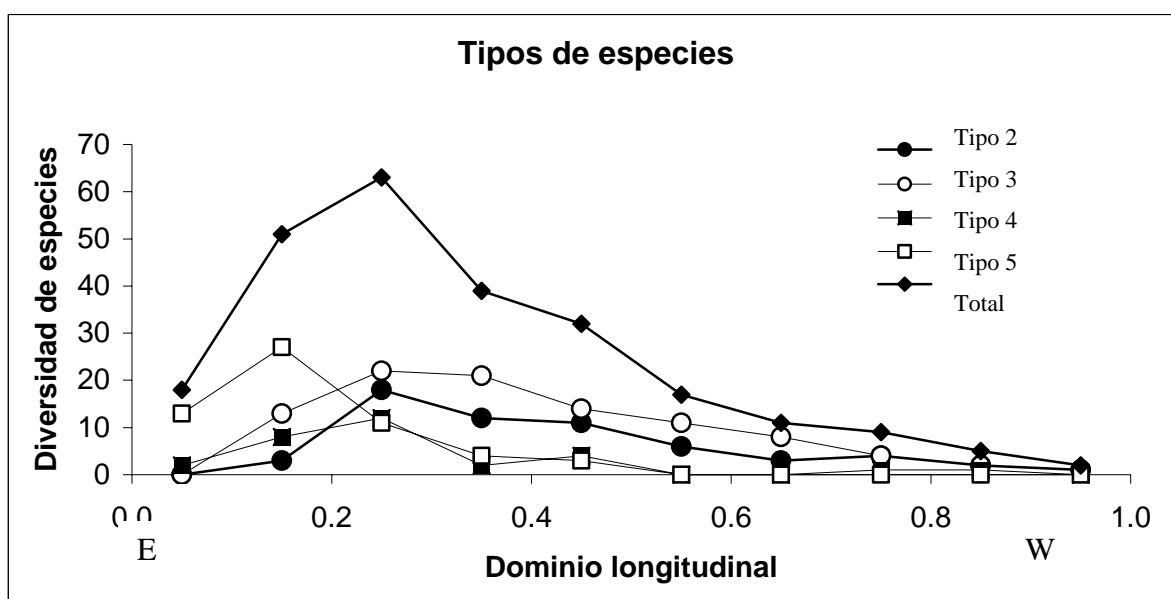


Figura 19. Tipos de especies. Como se distribuyen los distintos tipos de especies en el dominio.

Al analizar cómo se distribuyen las especies respecto a su tamaño de extensión de distribución (Figura 20), se observa hacia el oeste, es decir hacia el 1.0 del dominio, que el tamaño va en aumento, aunque en la medida de “área de distribución regional” hay una caída en el punto 0.75, la cual podría leerse como una inconsistencia por la reducción de especies en esa zona, y debido a que ésta medida es más susceptible o menos estable que la medida “área de distribución continental”. Como se puede observar esta última es más constante, aunque en los primeros puntos baja un poco, aumenta el tamaño de distribución

hacia 1.0, manteniéndose más homogéneo en los últimos puntos. A grandes rasgos, este patrón se repite con el gradiente latitudinal, puesto que donde se encuentran menos especies, éstas tienen un mayor tamaño de distribución. En este caso es hacia el Oeste donde se encuentra un menor número de especies, pero con mayor extensión longitudinal. Esto se puede relacionar directamente con los resultados de la relación diversidad-extensión (figura 21), donde se observa que considerando la medida “área de distribución continental”, un 86% de la variación del tamaño de la extensión de distribución, se explica por su relación con la diversidad, un valor muy alto. Esto se relaciona de alguna manera con la regla de Rapoport, que aunque en este caso no se trata de un gradiente latitudinal, sí hay una relación directa entre la diversidad y el tamaño de distribución de las especies.

Sin embargo, cuando se evalúa dicha relación con la medida de “área de distribución regional”, resulta que sólo el 5% se debe a la relación diversidad-extensión; esto se puede explicar debido a que esta medida es más sensible con pocos datos por lo que necesita un número de especies más alto para ser más robusta.

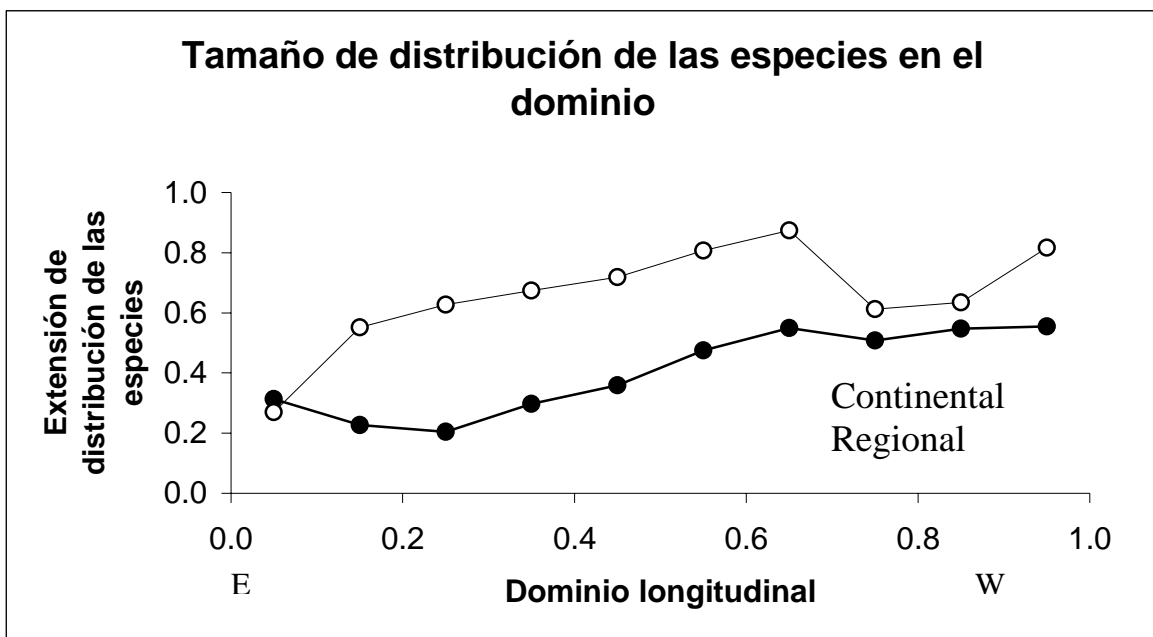


Figura 20. Tamaño de distribución de las especies dentro del dominio.

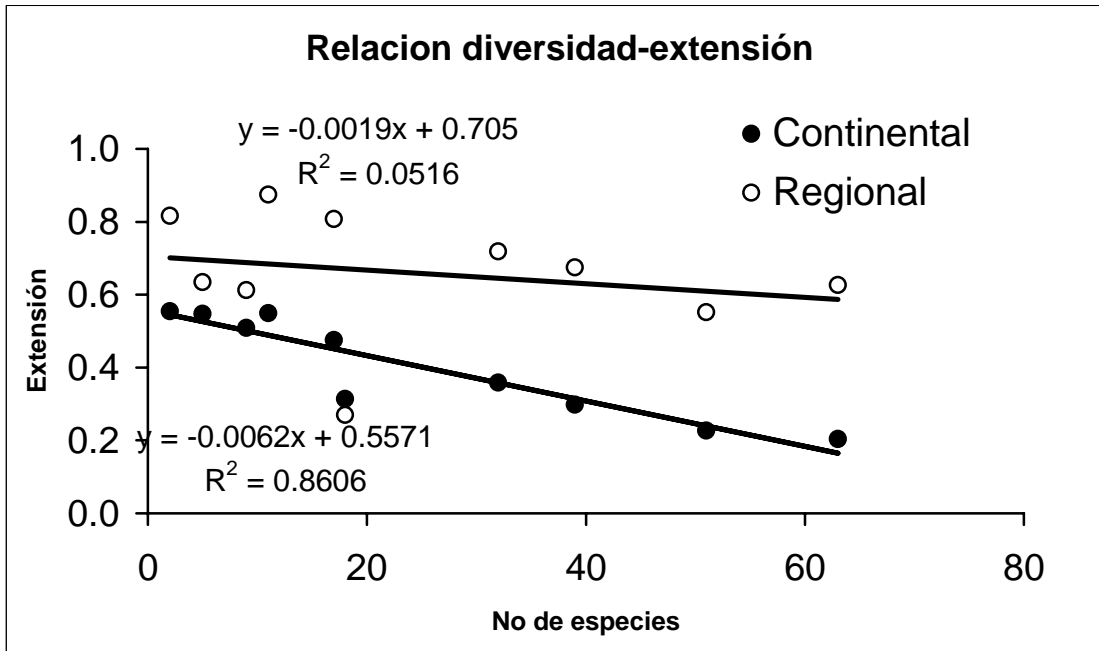


Figura 21. Coeficiente de determinación ente la diversidad y el tamaño de extensión latitudinal.

Al evaluar la diversidad beta en el gradiente longitudinal (figura 22), se observa que los puntos más altos son 0.05 y 0.75 del dominio, y los demás son muy homogéneos. En el primer punto mencionado (0.05) se puede observar en la figura 17, que hay muchas especies dentro del segmento de 0 a 0.1, pero la mayoría no cruza por el punto medio del segmento (en este caso tomado como diversidad alfa), debido a que es ahí donde inicia el dominio, y como se vio en la figura 19, el tipo de especie que predomina es la tipo 5, lo que incrementa la diversidad beta. Algo similar pasa en el otro punto alto de diversidad, el punto 0.75, efecto de que dicho segmento contiene especies cuya distribución termina ahí, y no alcanzan a pasar por el punto medio. Aunque realmente sean pocas las especies que en ese segmento se distribuyen, como se observa en la figura 18, y que además es el mismo punto donde en la medida de “área de distribución regional” el valor decae, lo que vuelve a reflejar claramente la relación de estas dos medidas.

Sería necesario para trabajos posteriores realizar más medidas enfocadas a evaluar esta diversidad, para así poder localizar claramente zonas importantes de diversidad beta, ya que como se mencionó anteriormente, la diversidad beta es muy importante y todavía se encuentra poco estudiada.

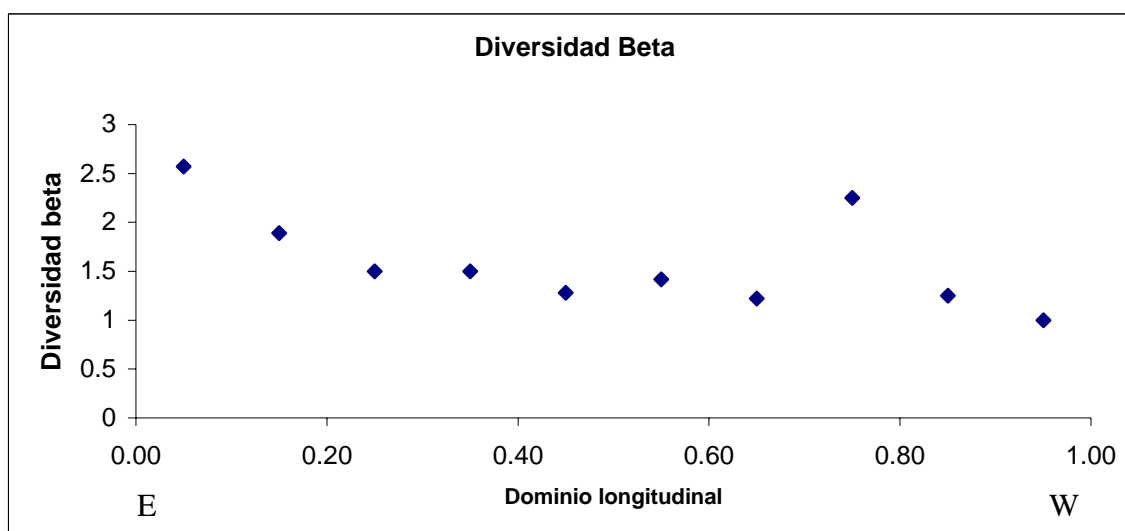


Figura 22. Diversidad beta, tomada por la relación diversidad alfa y diversidad gamma por segmento

Al igual que en el caso del análisis latitudinal, como último punto se evaluó el modelo nulo, con los datos de distribución empíricos, pero moviéndolos al azar dentro del dominio, obteniendo las correlaciones entre diversidad y “área de distribución regional” así como entre diversidad y “área de distribución continental”. Al obtener la gráfica de frecuencia (Figuras 23 y 24) dio como resultado curvas muy similares a las del caso del gradiente latitudinal.

La correlación entre “área de distribución regional” y diversidad empírica resultó de -0.2271, que como se puede ver en la figura 23, es un valor muy alejado de los obtenidos al azar. La correlación entre “área de distribución continental” y diversidad fue de -0.9276, quedando completamente fuera de la curva producida al azar (figura 24), por lo que al igual que en el caso latitudinal, en este resultado se confirma que el factor determinante en la

distribución de las especies, no se debe al azar, y más bien, está fuertemente determinado por otros factores.

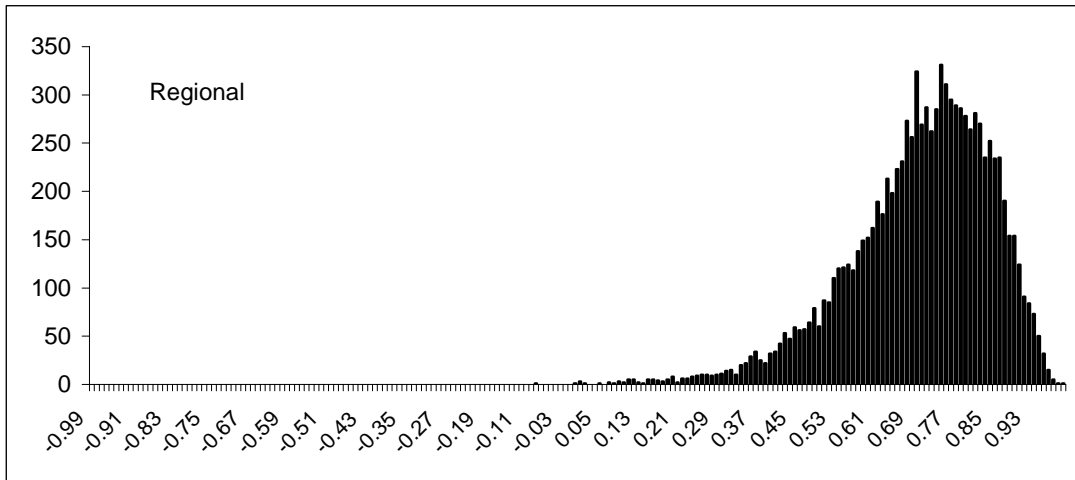


Figura 23. Frecuencia de correlación entre “área de distribución regional” y diversidad con las distribuciones al azar

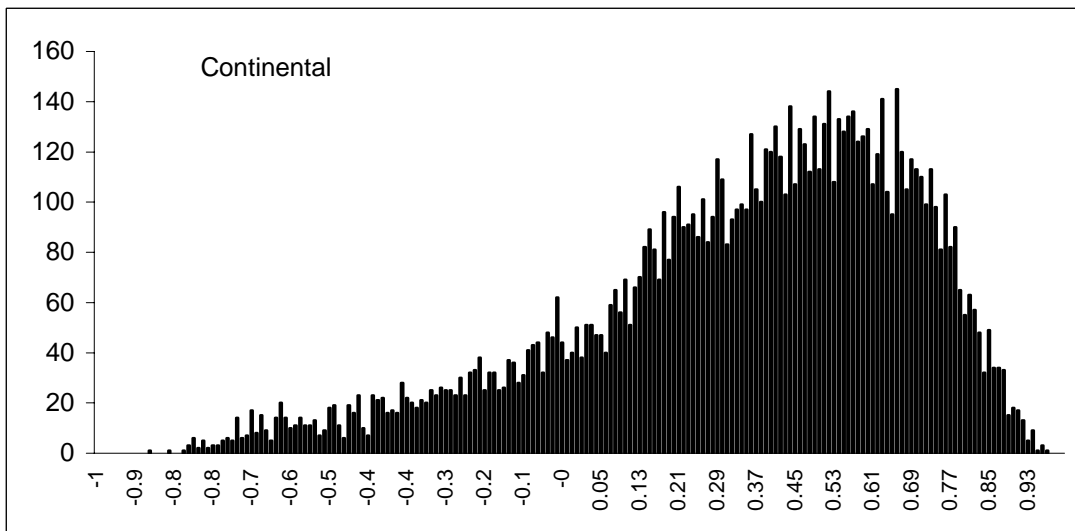


Figura 24. Frecuencia de correlación entre “área de distribución continental” y diversidad con las distribuciones al azar

5.3.-Gradiente latitudinal y longitudinal

Tomando en cuenta el análisis realizado respecto a la diversidad y distribución de las especies de cactáceas, tanto latitudinal como longitudinalmente, se discuten los factores que determinan la distribución de las especies de la familia Cactaceae.

Al observar en el mapa (figura 25), la zona donde cruza la mayor diversidad tanto latitudinal como longitudinalmente, es un cuadrante máximo de diversidad, el cual, corresponde a localidades que ya han sido estudiadas y que son consideradas de mucha importancia no sólo por su diversidad, sino también para su conservación, ya que contiene a muchas especies amenazadas o en peligro.

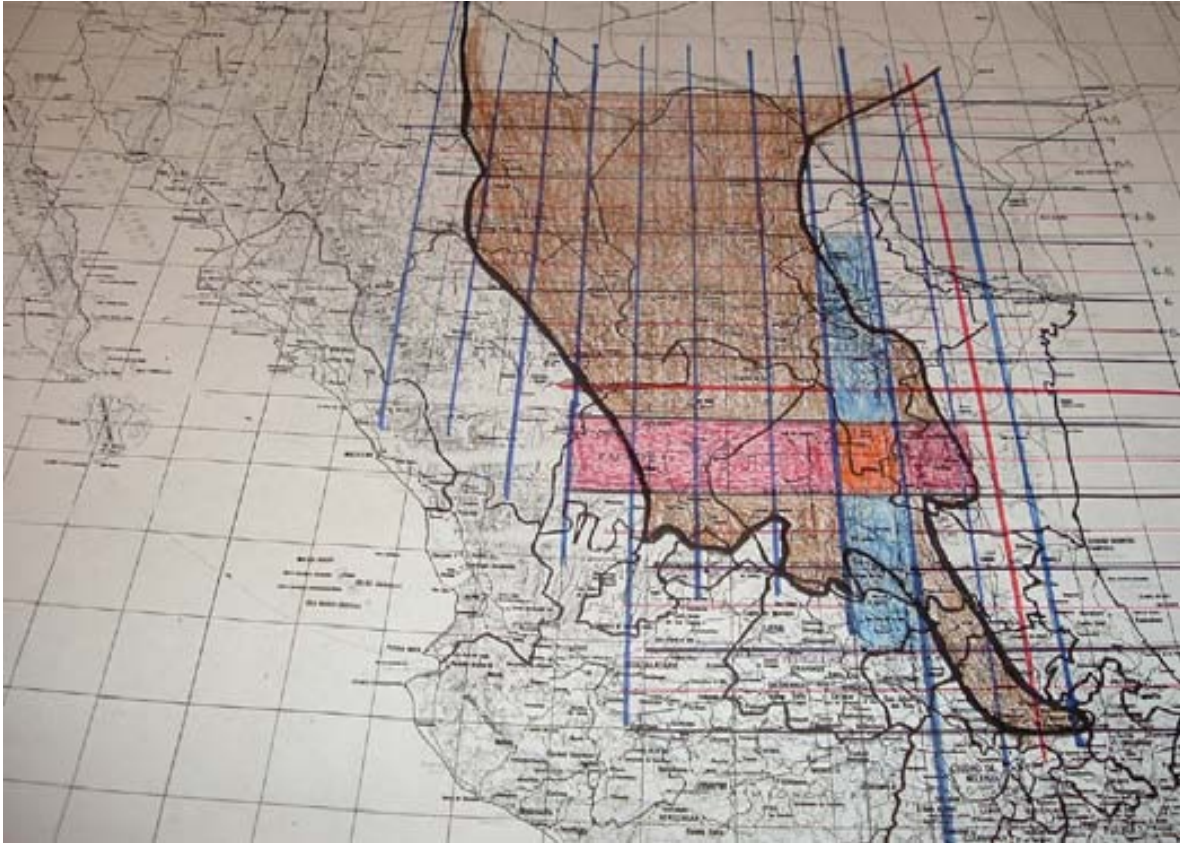


Figura 25. Mapa de la Región del Desierto Chihuahuense, donde se observa los segmentos del dominio latitudinal y longitudinal, resaltando los segmentos de mayor diversidad.

En base a los resultados obtenidos en los gradientes latitudinales y longitudinales, se realizó un mapa de riqueza de especies de la familia Cactaceae en la Región del desierto Chihuahuense (figura 26) dónde se puede visualizar donde esta la zona con mayor riqueza, además de cómo sí existe un gradiente de riqueza de noroeste a sureste del Desierto.

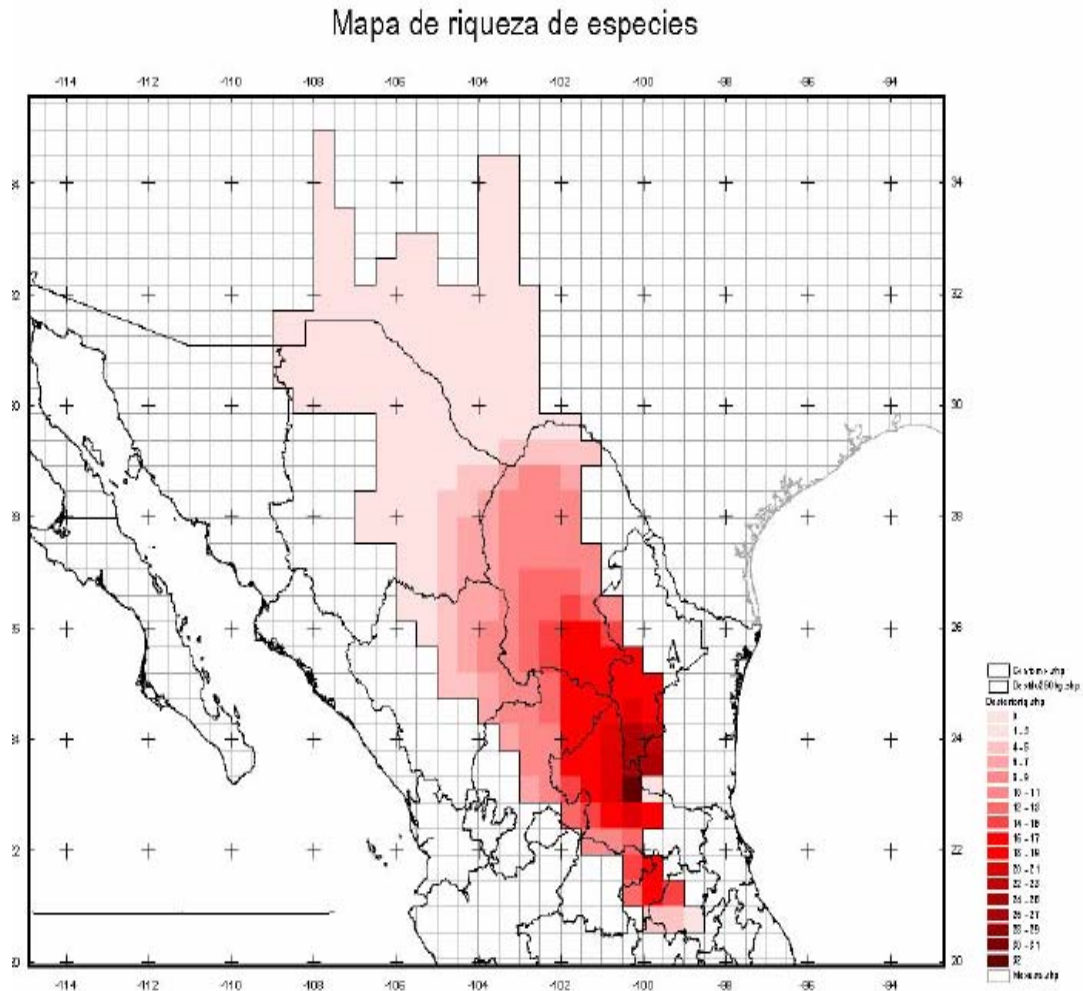


Figura 26. Mapa de riqueza de especies de cactáceas en la Región del Desierto Chihuahuense

Hernández y Bárcenas (1995) y Goettsch (2001) han observado que en la porción Este y sureste de la Región del Desierto Chihuahuense se distribuye una importante cantidad de especies de cactáceas amenazadas, estableciendo un corredor de cactáceas que se extiende hacia el noreste, hasta el paralelo 25°, donde se encuentra la Sierra de Parras, que anteriormente se mencionó podría estar funcionando como barrera, según lo observado en la figura 9, Hernández et al. (2001) la sugiere como barrera biogeográfica.

Hernández y Bárcenas (1995) mencionan que los cuadrantes El Huizache, San Luis Potosí (Capital del Estado con el mismo nombre), Matehuala, Mier y Noriega, representan

el ensamblaje más importante de especies de cactáceas en peligro, en el Desierto Chihuahuense y en todo el continente, que coincide con las zona de mayor diversidad en este trabajo como se puede observar en los mapas (figuras 25 y 26).

¿Qué es lo que esta interviniendo para que en esta área sea donde se concentra la mayoría de las especies? Rzedowski (1978) se refiere a que en las regiones de clima árido, las diferencias en las características de la topografía, del sustrato geológico y del suelo, ejercen a menudo la mayor influencia sobre la distribución de la vegetación, causado por la precipitación pluvial; inclusive afirma que el clima mantiene el papel principal como factor determinante de la distribución de la vegetación. Aunque esta afirmación actualmente es muy controvertible, se tomará en cuenta como parte de esta discusión, ya que en diversos trabajos realizados, sobretodo en el estudio de las cactáceas, uno de los principales factores a considerar es precisamente el clima. Hernández y Bárcenas (1995) mencionan que la distribución geográfica de las cactáceas es fuertemente limitada por factores climáticos. Hernández y Gómez-Hinostrosa (2004) argumentan que la riqueza de especies en la zona sureste del Desierto Chihuahuense es mayor por una mayor precipitación y mejores condiciones climáticas.

Como último ejemplo de la importancia del clima, en el caso de las cactáceas, Mourrelle (1997) concluye en su trabajo que la benignidad climática establece que los ambientes extremos sostienen menor número de especies, a diferencia de los ambientes más favorables donde el clima circunscribe o delimita cambios en la riqueza de especies y además sus formas de crecimiento.

El clima no sólo es importante por lo mencionado previamente, también lo ha sido a lo largo de la historia, como los cambios climáticos, los cuales han sido determinantes por sus repercusiones en la distribución de la vida en todo el planeta. El caso de las cactáceas,

no es la excepción, ya que estudios recientes han dado evidencias con respecto a que los cambios de vegetación ocurridos en los desiertos América del Norte, son resultado de los cambios climáticos del Pleistoceno, y aparentemente las zonas que actualmente presentan la mayor riqueza del Desierto Chihuahuense actuaron como refugio durante el último periodo glacial (Hernández y Bárcenas, 1995).

Un patrón de distribución encontrado en las cactáceas es que muchas de sus especies ocurren a elevaciones moderadas de 1200 a 1700 msnm, en los valles donde el matorral está presente, y sólo en algunas áreas como el valle de Jaumave y Cuatro Ciénegas ocurren a elevaciones bajas (Hernández y Bárcenas, 1995).

Tomando en cuenta los factores aquí considerados, se afirma que los patrones de distribución de las cactáceas se asocian a factores ambientales relativamente estables en el tiempo evolutivo, tales como el clima y la topografía (Mourrelle, 1997), lo cual se complementa con lo propuesto por Hernández y Barcenás (1995), que conjuntando el factor edáfico con el clima se crea una gran especialización de la flora del Desierto Chihuahuense.

En todo esto nos podemos basar para decir que los resultados de este estudio, en cuanto a los factores que influyen en la distribución, parecen estar regidos más fuertemente por los climáticos.

Para poder asegurar algún factor específico se tendría que realizar otro estudio, llevándolo a más detalle en cuanto a la valoración de estos otros factores, los cuales en este estudio se revisaron sólo bibliográficamente.

5.4.-Discusión global

El modelo evaluado en este trabajo, fue el Efecto del dominio medio (MDE, Colwell y Lees, 2000), los resultados no mostraron las predicciones esperadas en la hipótesis de este trabajo. Cabría preguntarse entonces ¿Por qué no se cumplió? Probablemente son varios los factores que pudieron haber influido, uno de ellos, es el tamaño del área de distribución de las especies de cactáceas aquí consideradas, hecho que como se mencionó en un principio, es un punto sensible al modelo, ya que al tener la mayoría de las especies una distribución muy pequeña pueden moverse con mucha más facilidad dentro del dominio, sin tener que pasar por el centro del mismo y evitando así un solapamiento más marcada de las especies en el medio del dominio.

Dentro de la misma naturaleza de su distribución de las especies evaluadas, otro problema, es que una característica de distribución, es ser disyunta (Bárceñas, 1999), aunque por cuestiones del modelo se uniformaron y se tomaron como continuas, sin embargo esto también acarrea problemas, ya que se pueden estar sobrerrepresentando o sobre estimando especies en un segmento dado.

Otros aspectos fuera de la naturaleza de las especies y su distribución, que pueden estar influyendo, son los factores físicos y geográficos de la Región del Desierto Chihuahuense. Aunque en un principio se planteó que era una buena zona para este estudio por su marcada delimitación, lo que complicó el análisis fue su forma irregular, con esto me refiero a que en la parte norte del Desierto el área es mucho mayor y sesgada hacia el Oeste; hacia el sur, el área se restringe mucho y se sesga hacia el Este, por lo tanto es complicado evaluarlo. Además, dentro de la misma Región se encuentran barreras internas como las sierras.

Además, otro factor que no se puede dejar de mencionar es la escala. Este modelo se ha realizado más a escalas mayores, a nivel continental, donde ha obtenido las predicciones propuestas. También se ha hecho a menor escala, como en el ejemplo mencionado sobre el estudio de un transecto longitudinal en la misma región, donde también los resultados fueron en el sentido de las predicciones del modelo MDE. Es probable entonces que la escala con la cual se trabajó, haya resultado no ser la ideal para este modelo.

Un problema que no se puede dejar de lado es la presencia de zonas menos accesibles, lo cual dificulta la colecta en esas zonas, por lo tanto son menos conocidas y puede provocar sesgos en los estudios de diversidad. En este caso, una zona menos estudiada y menos colectada de la familia Cactaceae es precisamente la parte del extremo norte del Desierto Chihuahuense, lo cual puede estar influyendo en los resultados de este trabajo. Aunque no totalmente, ya que como se ha mencionado, son diversos los factores que están contribuyendo a la baja diversidad en esas latitudes.

El hecho de que en este trabajo no se hayan obtenido los resultados esperados no quiere decir que el planteamiento del modelo MDE sea incorrecto, simplemente, en este caso específico, no se cumplió, pero cabe recordar lo hecho en otros trabajos donde se muestra como sí se cumple, inclusive en el mismo sistema aquí estudiado. Tal es el caso del trabajo de McCain (2003) que trabajó con roedores en los desiertos de Norteamérica, ahí el resultado es positivo al modelo.

Por lo que respecta a este punto, se puede concluir que todavía hay mucho por investigar, y aunque este modelo puede ser útil para ciertas escalas o ciertos taxones, no es todavía aplicable a todos los casos, por lo que se tendrá que encontrar un modelo o un método más acoplable a todos los sistemas y todas las especies.

6.-CONCLUSIONES

Los modelos nulos actualmente están en la mesa de debate, por lo que se han estado llevando a cabo muchos trabajos poniéndolos a prueba. Algunos con resultados que apoyan el modelo y otros con críticas severas. Estos últimos han puesto en evidencia fallas de los modelos, debido a que no siempre son aplicables a cualquier taxón o a cualquier escala. Esto no significa que son erróneos de principio, en todo caso, la metodología no es adecuada para todos los estudios. Se sabe que la forma de actuar de la naturaleza no es uniforme, y por tanto, los modelos tendrían que hacerse más dinámicos.

Los modelos nulos no puedan responder todas las preguntas hechas por la Biología. Tampoco lo han podido hacer todos los estudios biológicos realizados desde mucho tiempo atrás, sin embargo se sigue trabajando, y sí se han logrado responder muchas preguntas. Con esto quiero decir que aunque en este trabajo en particular no se haya cumplido el modelo nulo MDE, esto no significa que no se pueda seguir trabajando en ese sentido, y poder así contestar algunas preguntas de diversidad y distribución que aún carecen de respuestas.

A modo de conclusión se puede decir lo siguiente; sí se cumplieron los objetivos planteados en este trabajo:

- 1.-Conocer como es la diversidad de cactáceas en el la Región del Desierto Chihuahuense, lo que se complementa con otros trabajos realizados en la zona. Esto nos indica que la diversidad de cactáceas presente en esta región es muy alta, destacándose en este sentido y haciéndola muy importante no sólo para el país, sino para el continente y para la biodiversidad del mundo.

2.-Se describieron los patrones de diversidad alfa beta y gamma de manera general de las especies de cactáceas para todo lo largo y ancho de la Región del Desierto Chihuahuense.

3.-Se evaluó el efecto de la latitud sobre algunos parámetros de diversidad de cactáceas, observándose un incremento de diversidad y disminución del tamaño del área de distribución hacia el sur del Desierto.

4.-Se correlacionó, en el caso de la familia Cactaceae, los patrones de distribución con los patrones de diversidad, encontrándose que a menor diversidad mayor es el tamaño del área de distribución de las especies y viceversa, estando muy correlacionadas dichos patrones.

5.-Se puso a prueba el Modelo nulo Efecto del Dominio Medio para el caso de la familia Cactaceae en la Región del Desierto Chihuahuense, obteniendo que los resultados no coincidieron con las predicciones esperadas.

6.-Otro objetivo cumplido fue conocer cómo es el comportamiento general de la distribución de estas especies en la región, no sólo conocer cuántas especies hay en una localidad dada, sino saber y poder visualizar en sí su distribución completa; no sólo saber cuáles especies son, sino poder identificar si son endémicas a una localidad o puedan ser de amplia distribución, o se distribuye más al norte o al sur, al este o al oeste, lo que abre más la posibilidad de hacer predicciones o inferencias en los distintos tipos de estudios a realizar en un futuro.

En este trabajo se confirma que existe una zona de gran diversidad localizada entre las latitudes 23° N y 24° N y la longitud -99.93° W y -100.75° W, esta diversidad se relaciona muy fuertemente con las condiciones climáticas más favorables para las especies de cactáceas que se encuentran en esta región. Así también, se localizaron puntos

importantes de especies con distribución muy restringida en la latitud 25.25° N y 22.39° N, que siempre es importante conocerlos para mantenerlos monitoreados y así tratar de conservarlos.

Actualmente algo que nos preocupa a todos los seres humanos concientes de la importancia de la biodiversidad y los recursos naturales, es la pérdida de ellos. Por eso es importante mantener al día el tema de la conservación, manejar y apuntalar propuestas como las de destinar áreas prioritarias de conservación. Sin embargo no debemos perder de vista que para poder destinar esas áreas, se tiene primero que conocer la biodiversidad y su distribución. Por lo que este trabajo espera ser un aporte al conocimiento de nuestra biodiversidad, en este caso, de la diversidad de especies de la familia Cactaceae y de su distribución, convirtiéndose en una herramienta para tratar de conservarlas, ya que como muchas otras especies, se encuentran seriamente amenazadas y sólo conociéndolas se pueden valorar correctamente y así realizar las acciones adecuadas para su protección y conservación.

7.-REFERENCIAS

- Arita, H. T. & Rodríguez, P. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25:541-553.
- Arita, H. T. 2005. Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology*.
- Arita, H. T. & Rodríguez, P. 2004. Local-regional relationships and the geographic distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13:15-21.
- Arita, H. T. Rodríguez, P. & Vázquez E. D. 2005. Continental and Regional ranges of North American mammals: Rapoport's rule in real and null words. *Journal of Biogeography* 32:961-971.
- Balvanera, P. L. 1999. Diversidad Beta, Heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México. D.F.
- Bárceñas R. T. 1999. Patrones de distribución de cactáceas en el estado de Guanajuato. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. D.F.
- Barrthlott, W. & Hunt D. 1993. Cactaceae. Pp. 161-197 in Kubitzki, J. Rhower, & V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. II. Dicotyledons. Springer Verlag, New York.
- Bravo, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol I. UNAM, México, D.F.
- Bravo, H. & Sánchez-Mejorada H. 1991a. Las cactáceas de México. Vol II. UNAM, México, D.F.
- Bravo, H. & Sánchez-Mejorada H. 1991b. Las cactáceas de México. Vol III. UNAM, México, D.F.
- Brown, J. H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21:877-888.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Colwell, R. K. & Hunt, G. C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144:570-595.
- Colwell, R. K & Lees D. C. 2000. The Mid Domain Effect: Geometric constrains on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15:70-76.
- Colwell, R. K., Carsten R., & Gotelli N. G. 2004. The Mid Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have we Learned So Far? *American Naturalist* 163:E1-E23.

- Connell, J. H., & Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* 98:399-414.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist* 137:27-49.
- Diniz-Filho, J. A. F., de Sant'Ana, C. E. R. de Souza, M. C. & Rancel, T. F. L. V. B. 2002. Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters* 5:47-55.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Naturalist* 38:209-221.
- Findley, J. & Caire, W. The status of mammals in the Northern region of the Chihuahuan Desert. In Waver R. H. & Riskind D. H. (ed.). *Transaction of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert Region United States and Mexico*. Texas, U.S.
- Freid J. E. & Manning S. R. 1989. *Estadística*. Prentice Hall Hispanoamérica.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. México.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Goettsch, B. C. 2001. Diversidad beta e índices de similitud entre comunidades de cactáceas en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Gómez-Hinostroza, C. 1998. Diversidad, distribución y abundancia de cactáceas en la región de Mier y Noriega, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global ecology & Biogeography*, 10, 337-343.
- Gotelli, N. J. & Gravaes, G. R. 1996. *Null Models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Grenot, C. J. 1984. Desierto Chihuahuense. Fauna del Bolsón de Mapimí. Coordinación de publicaciones. Departamento de zonas áridas. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Hernández H. M & Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica mexicana* 26:33-52.
- Hernández H. M. & Bárcenas, R. T. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I Distribution patterns. *Conservation Biology* 9:1117-1188.

- Hernández H. M & Bárcenas, R. T. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. II Biogeography and conservation. *Conservation Biology* 10:1200-1204.
- Hernández, H. M. Gómez-Hinostrosa, C. & Bárcenas, R. T. 2001. Diversity, spatial arrangement and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation* 10:1097-1112.
- Hernández, H. M. & Gómez-Hinostrosa, C. 2004. Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae.
- Hubbs, C. 1974. Transacción of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Deseert Region United states and Mexico.
- Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae checklist. Royal Gardens Kew/International Organization for Succulent Plant Study, England.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage Santa Rosalia or why are there so many kind of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- Koleff, P. & Gaston, K. J. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24:341-351.
- McCain, C. M. 2003. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy* 84:967-980.
- McArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:510-533.
- McArthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. *Harper & Row*, New York
- Medellin-Leal, F. 1982. The Chihuahua Desert. Pp. 321-372 in G. L. Bender (ed.). Reference handbook on the desert of North America. Greenwood press, Westport, Connecticut.
- Morafka, D. 1977. A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna. *Biogeografica* 9:1-313.
- Packard, R. 1974. Mamals of the southerm Chihuahuan Desert: an inventory. In Waver R. H. & Riskind D. H. (ed.). Transacción of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert Region United states and Mexico. Texas, U.S.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100:33-46.
- Pimm, S. L. & Brown, J. H. 2004. Domains of diversity. *Science*, 304:831-833.

- Purvis, A. 2000. Getting the measure of diversity. *Nature* N° 405.
- Rapoport, E. 1975. *Areografía*. Fondo de cultura económica. México
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.
- Robinson E. S. 1990. *Geología física básica*. Limusa. México
- Rodríguez, P. 1999. Patrones geográficos de diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Rohde, K. 1999. Latitudinal Gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what parasites teach us about the causes of the gradient? *Ecography* 22:593-613.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*. 73:715-730.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. México, D.F.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Marzo 6, 2002.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133:240-256.
- Turner, J. R. G., Lennon, J. J. & Lawrenson, J. A. 1988. British bird species distributions and theory. *Nature* 335:539-541.
- Wittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wittaker, R. H. 1995. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250-260.
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:496-506.
- Wright, D. H., Currie, D. J. & Maurer, B. A. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. Pp. 66-74 in Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (ed.). Univ. Chicago Press, Chicago.

APENDICE

Lista de especies de la familia Cactaceae, por orden alfabético, utilizadas en el trabajo.

Ariocarpus agavoides (Castañeda) Anderson
Ariocarpus bravoanus H. M. Hern. & E. F. Anderson
Ariocarpus fisuratus (Engelm.) K. Schum
Ariocarpus kotsoubeyanus (Lem.) K. Schum
Ariocarpus retusus Scheidw
Astrophytum asterias (Karw. ex Zucc.) Lem.
Astrophytum capricorne (Dietr.) Britton & Rose
Astrophytum myriotigma Lem.
Astrophytum ornatum (DC.) Britton & Rose
Aztekium hintonii Glass & Fitz Maurice
Aztekium ritteri (Boed.) Boed.
Coryphantha clavata (Scheidw.) Backeb.
Coryphantha erecta (Pfeiff.) Lem.
Coryphantha odorata Roed.
Coryphantha pulleineana (Backeb.) Glass
Coryphantha wohlschlagerei Holzeis
Cylindropuntia anteojoensis (Pinkava) E. F. Anderson
Echinocactus grusonii Hilda.
Echinocactus platyacanthus Link & Otto
Echinocereus mapimiensis E. F. Anderson
Echinocereus nivosus Glass & R. A. Foster
Echinocereus palmeri Britton & Rose
Echinocereus parkeri N. P. Taylor
Echinocereus poselgeri Lem.
Echinocereus schmollii (Weing.) N. P. Taylor
Echinocereus waldeisii Haugg
Epithelantha micromeris (Engelm.) F. A. C. Weber
Escobaria laredoi (Glass & R. A. Foster) N. P. Taylor
Ferocactus echidne (DC.) Britton & Rose
Feocactus glaucescens (DC.) Britton & Rose
Ferocactus hamatacanthus (Muehlenpf.) Britton & Rose
Hamatocactus crassihamatus (F. A. C. Weber) Buxb.
Leuchtenbergia principis Kook.
Lophophora difusa (Croizat) Bravo
Lophophora williamsii (Lem. ex Salm-Dick) J. M. Coult.
Mammillaria albicoma Boed.
Mammillaria albiflora (Werderm.) Backeb.
Mammillaria aurelianata Backeb.
Mammillaria baumii Boed.
Mammillaria bocasana Poselg.
Mammillaria carmenae Castañeda & Nuñez
Mammillaria compressa DC.
Mammillaria elongata DC.

Mammillaria formosa Galeotti ex Scheidw.
Mammillaria hahniana Werderm.
Mammillaria herrerae Werderm.
Mammillaria humboldtii C. Ehrenb.
Mammillaria lenta K. Brandegees
Mammillaria longimamma DC.
Mammillaria mathildae Kraehenb. & Krainz
Mammillaria microthele Muehlenpf.
Mammillaria muehlenpfordtii Foerster
Mammillaria plumosa F. A. C. Weber
Mammillaria polythele Mart.
Mammillaria pottsii Scheer ex Salm-Dyck
Mammillaria sanchez-mejoradae R. González G.
Mammillaria schwarzii Shurly
Mammillaria tezontle Fitz Maurice
Mammillaria theresae Cutak
Neobuxbaumia polylopha (DC.) Backeb.
Neollydia conoidea (DC.) Britton & Rose
Obregonia denegrii Fric
Opuntia Chaffeyi Britton & Rose
Opuntia megarrhiza Rose
Opuntia microdasys (Lehm.) Pfeiff.
Opuntia pachyrrhiza H. M. Hern.
Opuntia rugida Engelm.
Opuntia stenopetala Engelm.
Opuntia xandersonii H. M. Hern.
Pelecypora aselliformis Ehrenb.
Pelecypora strobiliformis (Werderm.) Fric & Schelle ex Kreuz.
Sclerocactus unguispinus (Engelm.) N. P. Taylor.
Stenocactus coptonogonus (Lem.) A. Berger ex A. W. Hill
Strombocactus disciformis (DC.) Britton & Rose
Thelocactus bicolor (Galeotti ex Pfeiff.) Britton & Rose
Thelocactus conothelos (Regel & Klein) F. M. Knuth
Thelocactus hastifer (Werderm. &Roed.) F. M. Knuth
Thelocactus hexaedrophorus (Lem.) Britton & Rose
Thelocactus rinconensis (Poselg.) Britton & Rose
Thelocactus tulensis (Poselg.) Britton & Rose
Turbincarpus alonsoi Glass & S. Arias
Turbincarpus knuthianus (Boed.) V. John & Riha
Turbincarpus mandrágora (Fric ex A. Berger) A. D. Zimmerman
Turbincarpus pseudopectinatus (Backeb.) Glass & R. A. Foster
Turbincarpus schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb.
Turbincarpus subterraneus (Backeb.) A. D. Zimmerman
Turbincarpus valdezianus (H. Moeller) Glass & R. A. Foster
Turbincarpus viereckii (Wederm.) V. John & Riha
Turbincarpus ysabelae (Schlange) V. John & Riha