



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
Facultad de Estudios Superiores de Zaragoza



“Análisis de la Distribución Ecológica de *Bursera Jacq.*  
ex. L. (*Burseraceae*), Sección *Bullockia* en México”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

MARTHA ALICIA RESÉNDIZ LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”

México, D.F. 2009



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.

## AGRADECIMIENTOS

A la UNAM por abrirme sus puertas y darme la mejor enseñanza de la cuál estoy muy orgullosa.

Al Dr. David Nahum Espinosa Organista por darme la oportunidad de trabajar con él, por todo su apoyo, paciencia y dedicación para resolver cada una de mis dudas.

Al Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, por toda su enseñanza que fue indispensable para concluir esta tesis.

A mis sinodales Dr. Alfredo Bueno, M. en C. Sonia Rojas y el Biól. Genaro Montaña, por sus revisiones, comentarios, críticas, observaciones y sugerencias para enriquecer y pulir este trabajo.

A mis grandes amigos: Lizbeth, Diana, Edith, Rebeca, Irán, Chucho, El Oso, José Luis, Ángel, Osvaldo, La Muñeca, y todos aquellos que se me escapan en este momento, han sido una parte importante en mi vida. A Elba, Mariela, Mario, Dulce, que siempre me insistieron a no dejar mis estudios a pesar de las adversidades.

## DEDICATORIA

A mi Familia:

Aristeo Muñiz Ávila y Aristeo Muñiz Reséndiz

Por darme todo su apoyo, porque creyeron en mí, y porque a pesar que los abandone un tiempo para terminar esta tesis siempre estuvieron a mi lado, por su comprensión y por regalarme muchas sonrisas con toda la paciencia del mundo.

A mis Padres:

Jorge Reséndiz Pérez y María de los Ángeles Rosalba López Díaz

Que siempre me insistieron en estudiar y me animaron a lograr mis sueños.

A mis hermanos:

Jesús Leonardo, Francisco, Antonio, Verónica, José Manuel y Susana. Aunque no estén cerca, siempre me han sido de inspiración y me han dado fuerza para seguir luchando y superar todos los obstáculos para continuar adelante.

## Contenido

RESUMEN	7
INTRODUCCION	6
CAPITULO 1	8
EL GÉNERO <i>BURSERA</i> Jacq. ex L.	8
TAXONOMIA	9
DISTRIBUCIÓN GEOGRAFICA Y ECOLOGICA DE LA SECCION <i>BULLOCKIA</i>	11
USOS	12
CAPITULO 2	13
FACTORES DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN	13
CLIMA	14
TEMPERATURA	15
PRECIPITACIÓN	16
ALTITUD	17
VEGETACIÓN	18
GEOGRAFIA	19
EL CLIMA DEL PASADO	20
ESPECIACION VEGETAL	22
METODO DE KOLMOGOROV	23
CAPITULO 3	25
OBJETIVO GENERAL	25
OBJETIVOS PARTICULARES	25
HIPOTESIS	25
JUSTIFICACION	25
MÉTODO	26
RESULTADOS Y ANALISIS	27
GRUPO <i>COPALIFERA</i>	28
GRUPO <i>GLABRIFOLIA</i>	50
CONCLUSIONES	72
LITERATURA CITADA	73

## Contenido de Figuras

Figura 1. Especies de <i>Bursera</i> . Ilustración: Rafael Ruíz/PRBC, Conabio-----	8
Figura 2. Semilla y flor del grupo <i>Copallifera</i> . Ilustración Rafael Ruíz/PRBC, Conabio -----	9
Figura 3. Semilla y flor del grupo <i>Glabrifolia</i> . Ilustración Rafael Ruíz/PRBC, Conabio-----	9
Figura 4. Árbol más parsimonioso (Sección <i>Bullockia</i> ), donde se observa los dos grupos bien definidos por el estudio de Becerra 2003.-----	10
Figura 5. Distribución del grupo <i>copalifera</i> , cada color representa a una especies diferente. -----	11
Figura 6. Distribución del grupo <i>glabrifolia</i> , cada color representa a una especies diferente.-----	12
Figura 7. Zonas térmicas de México -----	16
Figura 8. Diferencias en las elevaciones de México-----	18
Figura 9. Bosque tropical caducifolio -----	18
Figura 10. Bosque de <i>Quercus</i> -----	18
Figura 11. Diferentes tipos de vegetación de México-----	19
Figura 12. Comparación de especies, cada color indica las especies que forman el clado .-----	27
Figura 13. Distribución de las especies que conforman el clado 1 -----	30
Figura 14. Gráficas que muestran las propiedades del clado 1. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	31
Figura 15. Distribución de las especies que conforman el clado 2-----	33
Figura 16. Gráficas que muestran las propiedades del clado 2. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	34
Figura 17. Distribución de las especies que conforman el Grupo A-----	36
Figura 18. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo A. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	37
Figura 19. Distribución de las especies que conforman el clado 3-----	38
Figura 20 .Gráficas que muestran las propiedades del clado 3. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	39
Figura 21. Distribución de las especies que conforman el clado 4-----	43
Figura 22. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 4. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	44
Figura 23. Distribución de las especies que conforman el Grupo B-----	46
Figura 24. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo B. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	47

Figura 25. Distribución de las especies que conforman la sección 1-----	48
Figura 26. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del Sección 1. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	49
Figura 27. Distribución de las especies que conforman el clado 5-----	51
Figura 28. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 5. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	52
Figura 29. Distribución de las especies que conforman el clado 6-----	54
Figura 30. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 6. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	55
Figura 31. Distribución de las especies que conforman el grupo C-----	56
Figura 32. Gráficas que muestran las propiedades del grupo C. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	57
Figura 33. Distribución de las especies que conforman el clado 7-----	58
Figura 34. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 7. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	59
Figura 35. Distribución de las especies que conforman el clado 8-----	63
Figura 36. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 8. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	64
Figura 37. Distribución de las especies que conforman el clado 9-----	66
Figura 38. Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 9. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	67
Figura 39. Distribución de las especies que conforman el Grupo D-----	68
Figura 40. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo D. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	69
Figura 41. Distribución de las especies que conforman la sección 2-----	70
Figura 42. Gráficas que muestran las propiedades del Sección 2. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.-----	71

## Contenido de Tablas

Tabla 1. Principales cambios climáticos ocurridos en México. ....	21
Tabla 2. Principales propiedades del grupo copalifera .....	28
Tabla 3. Principales propiedades del grupo glabrifolia .....	50

## RESUMEN

Encontrar las correlaciones existentes entre la distribución de una especie y sus factores ambientales no es sencillo, debido a que los diferentes factores del medio actúan conjuntamente, a menudo, unos tienen influencia sobre la actividad de algunos y otros ejercen acciones entre sí que son complementarias o antagónicas. La distribución de las especies sigue patrones que responden a diferentes variables actuales o pasadas, la distribución de cada especie está determinada por su adaptación al medio, pero también por su historia evolutiva. Con base en 2052 y 1392 registros de ejemplares del grupo *Copallifera* y *Glabrifolia* (Sección *Bullockia*) respectivamente, se estudió la distribución ecológica entre especies hermanas; se tomó en cuenta cinco factores ambientales: altitud, temperatura, precipitación, clima y vegetación. La minoría de los clados presentó semejanzas en todos los factores, que de acuerdo con el modelo de refugios pleistocénicos, se explica por la fragmentación de las áreas de distribución de las especies con la consecuente reducción del dominio climático en el que habitaban, debido a la expansión de los glaciares. Al contraerse nuevamente los glaciares, los dominios climáticos regresaron a su estado original, por lo que las especies formadas en este proceso habitan dominios climáticos semejantes. Los cambios en el relieve modifican la distribución de las lluvias espacial y temporalmente. La especiación por modificaciones del relieve se presentó en la mayoría de los clados, es decir, las especies hermanas habitan, en general dominios climáticos distintos. Algunos clados presentaron incongruencias en la distribución, diagnosticada por distribuciones multimodales de las incidencias a lo largo de gradientes ambientales (por ejemplo *B. bicolor*, *B. filicifolia* y *B. sarukhanii*), esto puede ser debido a la falta de colecta y/o mala determinación de ejemplares o bien que posiblemente el árbol filogenético realizado por Becerra, (2003) tenga errores de muestreo. Se incluye también una posible distribución ecológica de las especies ancestrales del grupo *Bullockia*, determinada por los cinco factores estudiados en la mayoría de las especies pertenecientes a cada clado.



## INTRODUCCION

Una de las preocupaciones de los que estudian la vegetación en cualquier parte del mundo es la de encontrar las correlaciones existentes entre la distribución de las especies y los factores del medio físico y biótico que determinan su presencia (o ausencia), frecuencia o abundancia (Rzedowski, 2006).

Los movimientos de las masas de la tierra y su repercusión sobre los cambios de clima han tenido impacto en gran parte de la distribución que se observa actualmente en las especies, las cuales se encuentran en fase de recuperación con respecto a desviaciones climáticas pasadas. En particular, las épocas glaciares del pleistoceno son responsables de las distribuciones actuales de muchas especies, afectadas tanto por cambios históricos del clima como por amoldamientos precisos de los organismos a su medio ambiente actual (Begon, 1987).

Bajo el concepto de especie biológica, los organismos son miembros de la misma especie si los individuos pueden cruzarse entre sí, intercambiando libremente su material genético y produciendo una descendencia fértil. Este intercambio genético suele producir la homogeneidad genética en una población. Por otro lado, el aislamiento reproductivo (como sucede, por ejemplo entre las poblaciones de una isla y las de un continente) permitirá la evolución más localizada de los ajustes entre los organismos y los ambientes. De hecho, el aislamiento reproductivo es un paso esencial en la división de una especie ancestral en dos especies (Begon, 1987).

Para entender la abundancia y distribución de las especies, en este caso las del grupo *Bursera* sección *Bullockia*, necesitamos considerar la filogenia de las especies, los recursos que necesita cada una, las condiciones en que se desarrollan (por ejemplo: temperatura, altitud, precipitación, vegetación y clima) que deben ser óptimas y en las cuales los individuos de la especie pueden dejar descendencia.

Un factor principal del ambiente físico que determina la distribución de las especies es el clima, que a su vez es el determinante último de la disponibilidad de agua y de las características térmicas del ambiente; es el determinante principal de la vegetación (Pianka, 1982). Las plantas, a su vez, ejercen cierto grado de influencia sobre el clima.

Entre los elementos del clima, el comportamiento de la temperatura en la naturaleza condiciona la respuesta de una planta a la temperatura ambiente. Sin embargo, la aclimatación necesita tiempo. Una aclimatación demasiado rápida puede ser desastrosa, un organismo que ha alterado su tolerancia a un periodo de clima cálido puede sufrir o si se presentan días fríos.

En muchos casos las variaciones de temperatura están relacionadas con variaciones de otra condición ambiental u otro recurso, de tal modo que ambos factores no pueden ser separados como la temperatura y la humedad. En la medida que la temperatura varía en función de la geografía, sus efectos pueden ser moderados por la restricción de una especie a determinados microhábitats. Las condiciones letales pueden limitar las distribuciones y cuando lo hacen, basta con que se presenten ocasionalmente (Begon, 1987)

La gran cantidad de endemismos en el centro de México se debe a las oscilaciones climáticas ocurridas durante el pleistoceno, sin embargo Luna-Vega, 2008 dice lo contrario, que el endemismo es un evento histórico (geológico) no ecológico (Lozano-García *et al.*, 2007)

El modelo de refugios ha sido muy desacreditado por Amorim, 1991, Colinvaux *et al.*, 2000, Cracraft & Prum, 1988; pero también apoyado por Mayr & O'Hara, 1986, Lynch, 1988 y Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000.

# CAPITULO 1

## EL GÉNERO *BURSERA* Jacq. ex L.

La familia Burseraceae incluye 18 géneros y centenares de especies distribuidas en los trópicos subhúmedos y secos de América, África y Asia. Los copales pertenecen al género *Bursera* y en particular a la sección *Bullockia*, en la que se encuentran las especies con mayores propiedades aromáticas (CONABIO, 2008).

Las especies del género *Bursera* Jacq. ex L. son representativas de la región neotropical (Gentry, 1996). El género está constituido por poco más de 100 especies; la mayoría de ellas son exclusivas del país, de las cuales más de 80 se han reportado en el territorio mexicano (Rzedowski et al., 2005). Su mayor diversidad se presenta en la vertiente del Pacífico mexicano, particularmente en la cuenca del río Balsas, donde alcanza una riqueza superior a 50 especies (Rzedowski & Guevara, 1992)

El género incluye árboles y arbustos dioicos (Figura 1), resinosos, de corteza a veces exfoliante en láminas papiráceas. Las hojas son caedizas, aromáticas; pueden ser simples, pinnadas, imparipinnadas o bipinnadas, con raquis a veces alado. Las flores son perfectas o unisexuales; pequeñas, solitarias o en panículas axilares (Soria, 1986); desde trímeras hasta pentámeras; los pétalos son imbricados con ovario bilocular o trilocular. La mayoría de las especies florecen al final de la estación seca, en mayo y junio. El fruto es pequeño en forma de drupa bivalvada o trivalvada tardíamente dehiscente y contiene una sola semilla (Toledo-Manzur, 1982).



**Figura 1.** Especies de *Bursera*.  
Ilustración: Rafael Ruíz/PRBC,  
Conabio

## TAXONOMIA

De acuerdo a Espinosa, 2007:

Reino Plantae Haeckel, 1866  
División Magnoliophyta Cronquist, Takht. y W. Zimmerm., 1966  
Clase Magnoliopsida Cronquist, Takht. y W. Zimmerm., 1966  
Subclase Rosidae Takht., 1966  
Orden Sapindales Benth. y Hook., 1862  
Familia Burseraceae Kunth, 1824  
Género *Bursera* Jacq. ex L., 1762

*Bursera* ha sido dividido en dos secciones por McVaugh & Rzedowski, 1965 de acuerdo con la morfología de sus especies:

- Sección *Bursera* (cuajotes). Especies que presentan corteza exfoliante, frutos trivalvados, ovario trilobular, flores trímeras y pentámeras y hojas poco aromáticas.
- Sección *Bullockia* (copales). Especies que presentan corteza lisa, no exfoliante, frutos bivalvados, ovario bilobular, flores tetrámeras o pentámeras y hojas muy aromáticas.

Dentro de la sección *Bullockia* se reconocen dos grupos bien definidos, con base en rasgos morfológicos. El primero (*Copallifera*) incluye a especies con fruto cuya semilla ovoide está casi completamente cubierta por un ariloide, los sépalos son libres (Figura 2) y frecuentemente se trata de especies cuyo exudado se endurece al contacto con el aire (Becerra, 2003).



Figura 2. Semilla y flor del grupo *Copallifera*.  
Ilustración Rafael Ruíz/PRBC, Conabio

El segundo grupo (*glabrifolia*) incluye a especies de frutos con semilla lenticular asimétrica, parcialmente cubierta por el ariloide; los sépalos son fusionados (Figura 3) y el exudado es frecuentemente aceitoso (Becerra, 2003).



Figura 3. Semilla y flor del grupo *Glabrifolia*.  
Ilustración Rafael Ruíz/PRBC, Conabio

Un estudio hecho a partir del análisis de una muestra de más de 60 de las 86 especies mexicanas de *Bursera*, con base en secuencias de DNA ribosomal con diferentes marcadores muestra que *Bursera* es un taxón monofilético (Becerra, 2003). Los grupos que se mantienen son las dos secciones, *Bursera* sect. *Bursera* y *Bursera* sect. *Bullockia*, tanto por evidencia de caracteres morfológicos, ontogenéticos, anatómicos y moleculares.

La sección *Bullockia* (Figura 4) tiene tres clados bien definidos, por un lado, *Bursera tecomaca* queda aislada como una especie de la sección *Bullockia*, pero que no se agrupa con ninguna otra especie del clado. Los otros dos clados son los ya reconocidos por Toledo-Manzur (1982) el grupo *copallifera* y *glabrifolia*.

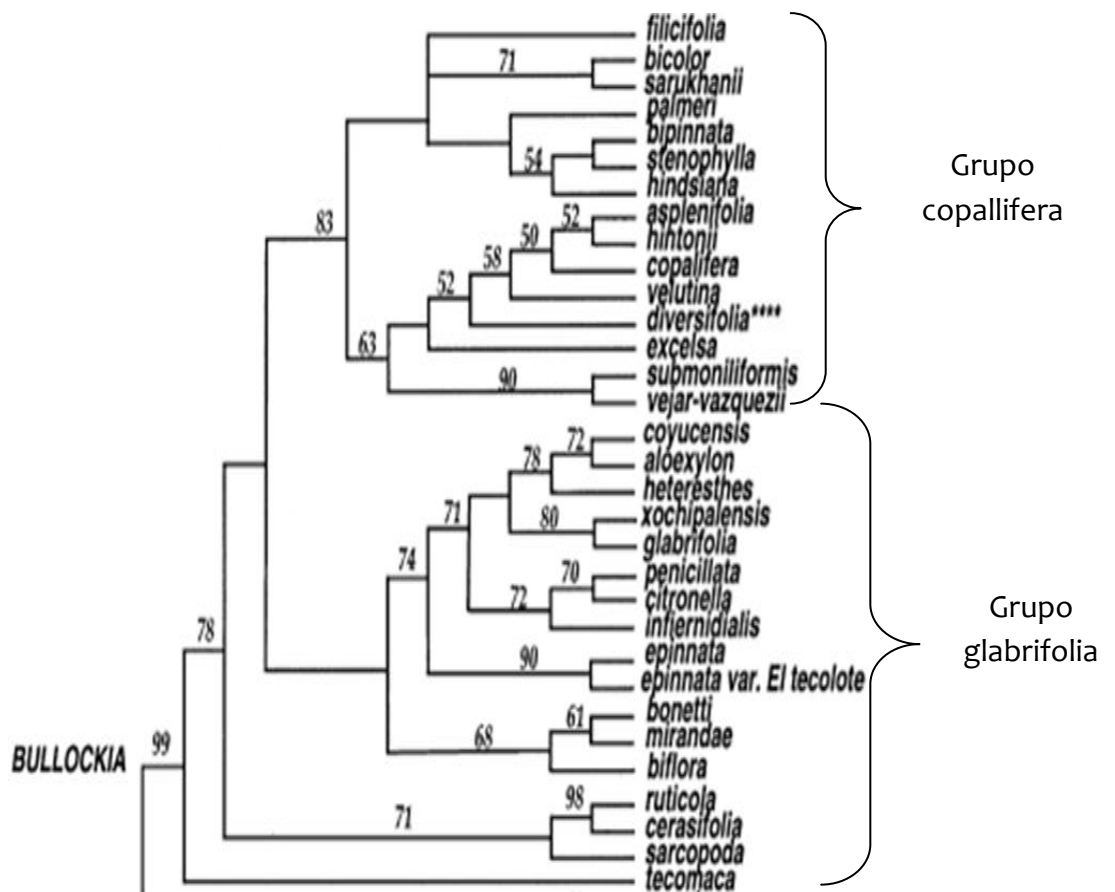


Figura 4. Árbol más parsimonioso (Sección *Bullockia*), donde se observa los dos grupos bien definidos por el estudio de Becerra 2003.

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ECOLÓGICA DE LA SECCIÓN BULLOCKIA

### *Grupo copallifera*

**Geográfica.** La distribución de las especies de este grupo muestra una tendencia a concentrarse hacia la vertiente del Pacífico. Solo una de las 16 especies que componen el grupo *copallifera* habita la península de Baja California (*Bursera hindsiana*) y la presencia del grupo en la vertiente del Atlántico es apenas marginal. No habita definitivamente la península de Yucatán (Figura 5)

**Ecológica.** Encontramos a este grupo predominantemente en bosques tropicales caducifolios y secundariamente en bosques de coníferas y encinos. Algunas especies ocupan también el matorral xerófilo (*B. asplenifolia*, *B. filicifolia*, *B. hindsiana* y *B. palmeri*); otros hábitats menos concurridos son los pastizales, el bosque tropical subcaducifolio, bosque espinoso y accidentalmente el bosque mesófilo de montaña. Habitan desde altitudes bajas hasta superiores de 2000 (*B. asplenifolia*, *B. copallifera* y *B. palmeri*), van desde zonas muy secas con 200 mm de precipitación media anual (*B. filicifolia*) y más húmedas con más de 1000 mm anuales (*B. bipinnata*) (Espinosa, D. et al., 2006).

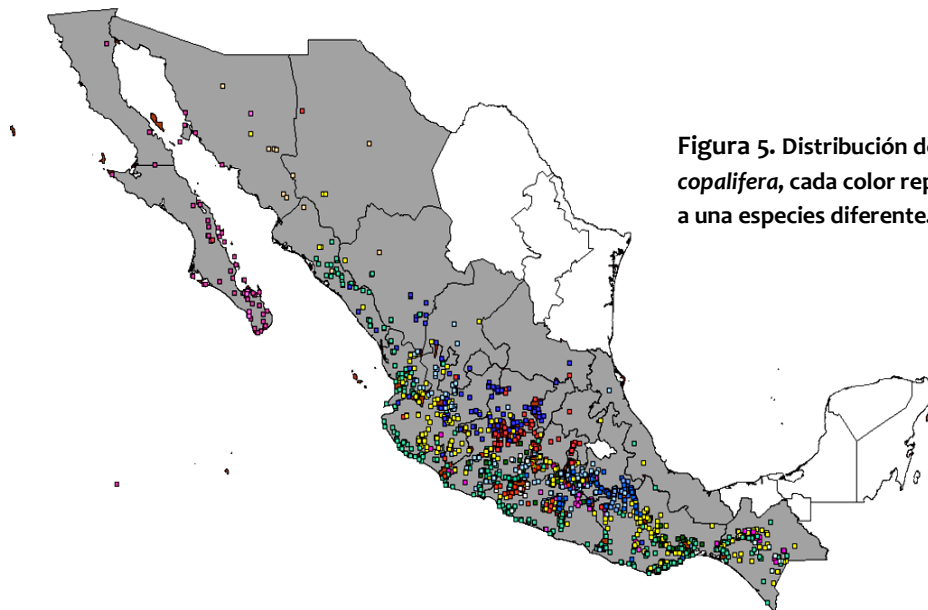
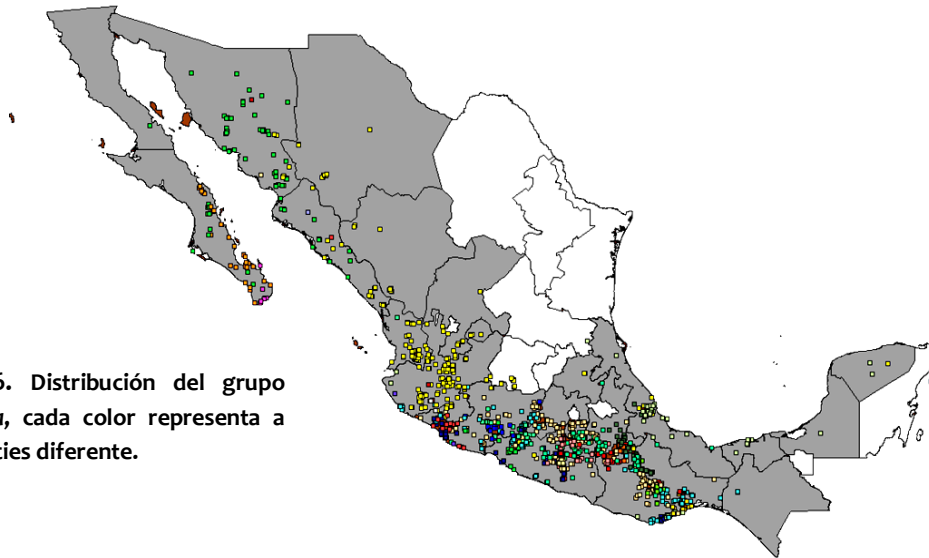


Figura 5. Distribución del grupo *copallifera*, cada color representa a una especie diferente.

### *Grupo glabrifolia*

**Geográfica.** El grupo *glabrifolia* es el linaje más diversificado y de distribución más amplia de todo el género con 26 especies. Este grupo tiene especies en todo el intervalo de distribución del género: altamente diversificado y con abundantes endemismos en las selvas bajas caducifolias de la vertiente del Pacífico, pero con presencia importante en zonas áridas (*B. epinnata*) y en selvas medianas subperennifolias (*B. graveolens*) (Figura 6). Éste es el único grupo que tiene especies que habitan los archipiélagos de las Galápagos (*B. malacophylla* = *B. glabra*) y las Revillagigedo (*B. nesopola* = *B. epinnata*) (Rzedowski et al., 2005)

*Ecológica.* Igual que el grupo copallifera, las especies del grupo glabrifolia habitan principalmente los bosques tropicales caducifolios y secundariamente los bosques de coníferas y encinos, aunque este grupo se ha visto también con frecuencia en los bosques tropicales subcaducifolios y matorrales xerófilos (*B. epinnata*, *B. linanoe*, *B. penicillata*); por lo regular, habitan en altitudes bajas, pero encontramos algunas pocas especies cerca de los 2000 m.s.n.m. (*B. biflora*, *B. mirandae*, *B. penicillata*).



**Figura 6.** Distribución del grupo *glabrifolia*, cada color representa a una especie diferente.

## USOS

La familia Burseraceae es una fuente importante de resinas, medicinas, aceites esenciales y perfumes, cuyo uso se ha documentado desde la antigüedad el incienso se obtiene de *Boswellia sacra*, y la mirra de *Commiphora myrra*. Los copales son una familia de árboles, casi todos aromáticos, y muchos de ellos productores de resina.

En Náhuatl, *copalli* se aplica a diversas plantas que desprenden aromas fuertes, ya sean árboles (copalquáhuatl) o hierbas (copaljihuatl); los copales mexicanos fueron ampliamente conocidos y aprovechados por las culturas prehispánicas para usos rituales, ceremoniales, festivos, terapéuticos, medicinales y como aglutinante. De acuerdo con Toledo–Manzur (1984) la distinción entre cuajotes y copales en la lengua náhuatl corresponde de manera congruente con las dos secciones propuestas por McVaugh & Rzedowski, 1965: *Bursera* sección *Bursera* corresponde a los cuajotes y *Bursera* sección *Bullockia* a los copales.

La resina del copal fue usada como pegamento y se mezclaba con pigmentos para elaborar pinturas utilizadas en los murales, actualmente se utiliza para reparar recipientes y como pegamento para armar instrumentos musicales de madera y en el establecimiento de cercas vivas (Rzedowski & Kruse, 1979).

Los aceites son utilizados en aromaterapia y para producir baritas cuya brasa humea y libera lentamente el aroma (Caballero, 2008)

# CAPITULO 2

## FACTORES DETERMINANTES DE LA DISTRIBUCIÓN

Encontrar las correlaciones existentes entre la distribución de una especie y sus factores ambientales no es sencillo, porque los diferentes factores del medio actúan conjuntamente. A menudo unos factores tienen influencia sobre la actividad de otros y no es raro que ejerzan entre sí acciones complementarias o antagónicas (Odum, 1985). Por ejemplo, es bien conocido el efecto que ejerce la temperatura sobre la eficiencia de la precipitación y de ciertos suelos que por sus características pueden suplir la escasez de agua, al tener mejor capacidad de almacenarla y de ponerla a disposición de las plantas.

Ya que la distribución de las especies no es azarosa, porque sigue patrones que responden a diferentes variables actuales o pasadas, la distribución de cada especie está determinada por su adaptación al medio, pero también por su historia evolutiva (Pianka, 1982). Como en otras partes del mundo, en México también se pueden observar conjuntos de especies que, aunque no tengan parentesco evolutivo cercano, muestran los mismos límites en sus distribuciones, como ocurre con *Bursera* y algunos géneros de anacardiáceas (*Spondias*), cactáceas (particularmente géneros de la tribu *Cereidae*) y fabáceas (*Lysiloma*, *Pithecellobium*). La variación temporal y espacial de las condiciones físicas para la vida hace posible la variedad entre los organismos, tanto directa como



indirectamente, por lo que los factores abióticos son considerados entre los reguladores de mayor importancia en la ecología de las comunidades Good (1953), Pianka (1982).

## CLIMA

El clima se define como la sucesión habitual del tiempo atmosférico en un lugar determinado, en otras palabras, son las condiciones atmosféricas promedio —a lo largo de al menos 30 años— de una región y se mide en términos de temperatura, presión atmosférica, dirección y velocidad de los vientos, humedad del aire, precipitación y evapotranspiración, entre otros.

Es probable que el clima sea el conjunto de factores actuales más importante que determina la distribución y abundancia de las especies (Guisan & Zimmermann, 2000, Arundel, 2004) por lo que se considera la principal fuerza que gobierna la distribución de los diferentes tipos de vegetación y la zonificación de biomas en escalas geográficas amplias, aunque con restricciones adicionales dadas por factores físicos y biológicos que operan en escalas más pequeñas (Woodward, 1987; Stephenson, 1990; Jeffrey & Jeffrey, 1994) e históricos que operan a grandes escalas tanto espaciales como temporales (Hernández, 2008).

Los regímenes climáticos influyen en la distribución de las especies a través de sus umbrales fisiológicos de tolerancia a la temperatura y precipitación, relacionados con su fenología y fisiología (Holdrige, 1971; Kleidon & Money, 2000). Tal función del clima se debe a que este elemento no solamente actúa en forma directa sobre las plantas, sino también tiene influencia, a menudo decisiva, en los procesos de la formación del suelo y del moldeamiento de la topografía; afecta la distribución de microorganismos y de animales, e interfiere en los mecanismos de competencia, con lo cual ejerce controles múltiples (Hernández, 2008).

Los elementos del clima (temperatura, presión, precipitación, viento y humedad) están interrelacionados complejamente. La energía solar incidente produce modelos térmicos que, acoplados con la rotación de la tierra y los movimientos alrededor del sol, generan los vientos dominantes y las corrientes oceánicas. Estas corrientes de aire y agua a su vez influyen fuertemente la distribución de la temperatura y precipitación, tanto en el tiempo como en el espacio (Pianka, 1982).

Las zonas con climas muy regulares y estables tienden a presentar menor variedad de tipos biológicos vegetales que las regiones con climas más irregulares. Los bosques se encuentran en climas más moderados, que proporcionan un suministro equilibrado de humedad.

De acuerdo con el sistema de (Koeppen, 1948) los climas de México corresponden a cuatro de sus cinco tipos fundamentales, a mencionar A, B, C y E. La categoría E (frío o polar) sólo se presenta en las partes más altas de algunas montañas aisladas que ocupan una superficie muy reducida.

Entre los climas de tipo A (cálidos o tropicales, húmedos y subhúmedos), los más difundidos son los del subtipo Aw (tropicales subhúmedos: con larga temporada seca y lluvias en verano), que ocupan grandes extensiones de tierras bajas a lo largo del litoral del Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas; también corresponden a la mayor parte de la Península de Yucatán, la porción sur de la Planicie Costera Nororiental, una importante área del centro de Veracruz y las depresión del Balsas y Central de Chiapas.

El subtipo Am (climas tropicales húmedos, con corta temporada seca y abundantes lluvias en verano) es propia de regiones del centro y sur de Veracruz así como de partes del norte de Oaxaca, de Chiapas y Tabasco. En cambio, los Af (climas tropicales húmedos sin temporada seca) se presentan en forma de una franja que abarca parte de Tabasco, extendiéndose a pequeñas zonas de Veracruz y Chiapas, así como otro manchón localizado en el norte de Oaxaca (Rzedowski, 2006).

Los climas de tipo B (secos, áridos y semiáridos) son los que cubren la mayor superficie en México, predominan sobre todo, en la mitad septentrional de su territorio, particularmente en el Altiplano, en las Planicies Costeras Noroccidental y Nororiental y en Baja California. También se presentan pequeños enclaves en la Depresión del Balsas, en el Valle de Tehuacan – Cuicatlán (Oaxaca – Puebla) y en el extremo noroeste de Yucatán. La categoría BW (seco desértico) predomina en la Península de Baja California, en la mitad occidental de Sonora y ocupa grandes extensiones de Chihuahua, Coahuila, Durango y Zacatecas. En el resto de su extensión, prevalece la el subtipo BS (seco estepario o semiárido) (Rzedowski, 2006).

Los climas de tipo C, o templados húmedos y subhúmedos, son característicos de las zonas montañosas de México. La categoría Cw (climas templados subhúmedos con la temporada lluviosa en verano) domina en el sector sur de la Sierra Madre Occidental, en la Sierra Madre Oriental, a lo largo del Eje Volcánico Transversal y áreas adyacentes, en la Sierra Madre del Sur, en las montañas del norte de Oaxaca, en el Macizo Central y en la Sierra Madre de Chiapas, así como en numerosas sierras y sierritas aisladas. La categoría Cf (climas templados con lluvias durante todo el año) sólo ocupa extensiones continuas de mayor importancia en algunos sectores de la Sierra Madre Oriental, en el extremo oriental del Eje Volcánico Transversal, en las sierras del norte de Oaxaca y en las de Chiapas, principalmente. La categoría Cs (con la temporada lluviosa en la época fría del año) es propia de las montañas del norte de Baja California y la Cx' (con lluvias poco frecuentes pero intensas durante todo el año) (Rzedowski, 2006).

## **TEMPERATURA**

La gran diversidad de condiciones térmicas de México se pone de manifiesto por el hecho de aunque atraviesan su territorio por un extenso tramo del ecuador térmico, en algunas de sus montañas se mantienen nieves perpetuas y glaciares (Rzedowski, 2006). Las temperaturas medias anuales más elevadas (28° — 30° C) son las que se registran en la parte baja de la Depresión del Balsas y en algunas zonas costeras adyacentes, y las más

bajas ( $-6^{\circ}\text{C}$ ) son las calculadas para la cima del Pico de Orizaba. Los valores más frecuentemente registrados en el país varían entre  $10^{\circ}$  y  $28^{\circ}\text{C}$  (Figura 7)

El principal factor determinante de este parámetro climático es la altitud y en segundo se encuentra la influencia latitudinal. En tercer término, resulta patente el efecto de elevación de la temperatura en algunas depresiones interiores, como, por ejemplo, la cuenca del Río Nazas y zonas adyacentes de Chihuahua, Durango y Coahuila, así como la ya mencionada Depresión del Balsas (Rzedowski, 2006). En cuarto lugar es notoria la influencia de la corriente marina fría que baña la costa occidental de Baja California.

El largo del periodo libre de heladas es un factor climático de fundamental importancia para la vida vegetal, pero se dispone de muy poca información fidedigna al respecto. En el centro de México, a unos 2 000 m de altitud, la duración de este lapso puede estimarse en ocho a diez meses, a unos 3 000 m de altitud de cuatro a seis meses y a unos 3 500 m prácticamente en cualquier época del año puede haber temperaturas inferiores a  $0^{\circ}\text{C}$ .

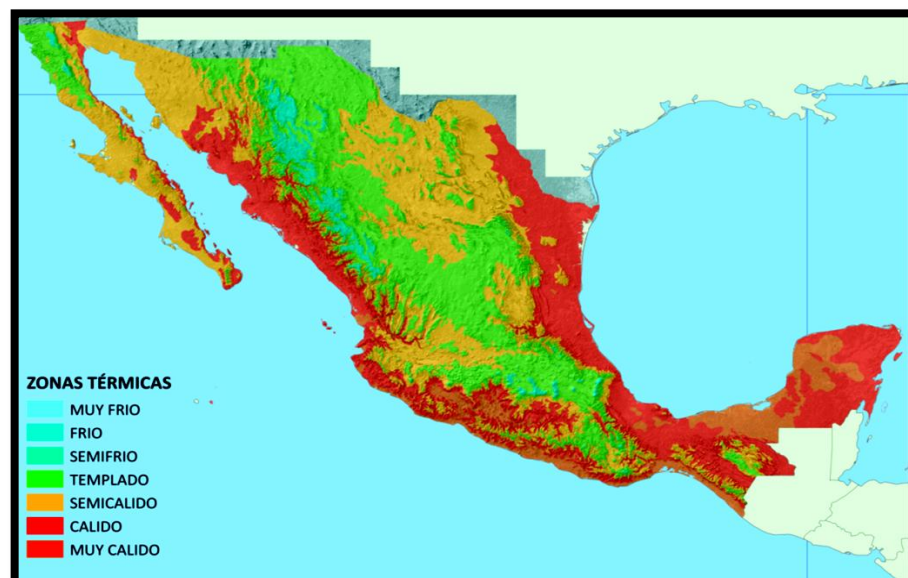


Figura 7. Zonas térmicas de México

## PRECIPITACIÓN

La distribución de la lluvia a lo largo del año constituye un factor de suma importancia para la vida vegetal, sobre todo en lugares en que la humedad no es muy abundante, como es el caso de la mayor parte del territorio del país. En el último de los casos plantas y animales deben ser capaces de sobrevivir a prolongadas sequías. De manera muy semejante a la regulación que ejercen la temperatura y la luz sobre los organismos de las zonas templadas, la precipitación pluvial tiende a estar distribuida de una manera más uniforme durante el año, con muchas excepciones (Rzedowski, 2006).

La lluvia depende en gran medida de la geografía y el patrón de grandes movimientos de aire o sistemas climáticos. Entre más elevadas son las cordilleras, mayor es el efecto

general. Conforme el aire pasa más allá de las montañas, recoge algo de humedad y es probable que vuelvan a aumentar las probabilidades de lluvia. Los desiertos suelen encontrarse por detrás de grandes cordilleras o a lo largo de costas donde los vientos soplan desde las secas tierras interiores en vez de hacerlo desde el mar.

En realidad, la presencia y abundancia de una especie no depende sólo de la precipitación pluvial, sino del equilibrio entre la precipitación y la evapotranspiración potencial, que es la pérdida del agua del ecosistema por evaporación e incluso por filtración o escurrimientos (aridez edáfica), como ocurre en los pedregales.

A semejanza de la temperatura, el panorama de la precipitación en México presenta vastos contrastes, desde cantidades inferiores a 50 mm en promedio anual y todos los meses secos, hasta más de 5 500 mm por año y todos los meses húmedos.

La parte más húmeda y continua de México se extiende desde el sureste de San Luis Potosí a través de casi todo el territorio de los estados de Veracruz y Tabasco hasta la base de la Península de Yucatán, incluye también el norte de Chiapas, así como partes de Oaxaca, Puebla e Hidalgo. En esta zona las precipitaciones más copiosas se registran en algunos declives de barlovento de la Sierra Madre Oriental, de las sierras del norte de Oaxaca y del Macizo Central de Chiapas, llegando a sobrepasar los 4 000 mm anuales (Rzedowski, 2006).

En la mayor parte de la Península de Yucatán la precipitación es del orden de 1 000 a 1 400 mm anuales, salvo en su extremo noroeste que es más seco. La Sierra Madre de Chiapas constituye otra región de humedad elevada, pues casi en toda su extensión llueve más de 1 500 mm al año y en algunos puntos al norte de Tapachula se registran más de 5 500 mm.

En ciertos tramos de la Sierra Madre del Sur, así como en algunas porciones del Eje Volcánico Transversal y de la Sierra Madre Occidental la precipitación es superior a 1 600 mm al año, pero en general estos macizos montañosos son menos húmedos, pues prevalecen promedios anuales de 800 a 1 600 mm (Rzedowski, 2006).

## **ALTITUD**

La altitud tiene una influencia indirecta por las modificaciones que ejerce sobre los factores climáticos y el régimen de vientos que condiciona la lluvia y la temperatura (Figura 8)

La temperatura decrece con la altitud, aproximadamente unos 6°C por 1,000 metros en la baja troposfera y unos 7°C en la alta. No solo la altitud afecta la temperatura si no también con la estación, latitud y otros factores. Sin embargo, ciertos procesos que ocurren en la tropósfera pueden dar a lugar al aumento de la temperatura aumente con la altitud, produciéndose una inversión de temperatura, éstas pueden ser causadas por diferentes procesos.



**Figura 8.** Diferencias en las elevaciones de México

## VEGETACIÓN

El bosque tropical caducifolio, tipo de vegetación muy extendido en México (Figura 10), parece, en general, estar limitado a laderas de cerros con suelo delgado y pedregoso y no se le ve en llanuras aluviales, donde aparentemente resulta substituido por el bosque espinoso. Tal situación se observa en diferentes partes del país, salvo el Territorio Sur de Baja California, donde el bosque tropical caducifolio prospera tanto sobre suelos profundos como en los someros de los declives.

Razones de orden histórico explican la presencia de bosques de *Quercus* (Figura 9), en altitudes cercanas al nivel del mar y en condiciones climáticas características del bosque tropical perennifolio (Sarukhán, 1968a), aunque indudablemente los factores edáficos son importantes para la existencia de estos. Por otra parte, tanto Miranda & Hernández, (1963) como Rzedowski, (1963b) interpretan la presencia de manchones relictuales del bosque tropical caducifolio en el Valle de México como resultado de cambios climáticos y fisiográficos ocurridos en el pasado en esa región.



**Figura 10.** Bosque de *Quercus*



**Figura 9.** Bosque tropical caducifolio

En general, se ha podido observar en México que los límites altitudinales superiores de la repartición de los bosques tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio coinciden



con frecuencia con la isoterma de  $0^{\circ}\text{C}$  de temperatura mínima extrema, pues a esta elevación las mencionadas comunidades a menudo ceden lugar a otros tipos de vegetación, como el bosque de *Quercus*, el bosque de *Pinus* o el bosque mesófilo de montaña, si las condiciones de humedad lo permiten. Al sur del paralelo  $22^{\circ}$  tal isoterma no desciende en México a altitudes inferiores de 600 m y en la vertiente pacífica ni siquiera a menos de 1000 m (Figura 11)



Figura 11. Diferentes tipos de vegetación de México

## GEOGRAFIA

Los distintos factores pueden incidir naturalmente en la distribución de especies sobre un área amplia geográfica característica de la especie, así como en la abundancia dentro de la comunidad local y en la forma de distribución espacial dentro de la comunidad. La escala geográfica puede estar influida por la adaptación a los factores climáticos que influyen en la reproducción y sobrevivencia de los individuos. El área geográfica de las especies que forman una comunidad suele ser generalmente mucho más amplia que la estrictas donde conviven las especies para formar la comunidad definida.

Las principales tendencias climáticas están modificadas localmente por una variedad de factores, principalmente por el tamaño y posición de masas de agua y masas de tierra cercanas y por la topografía (especialmente montañas). Las montañas usualmente son más frías y ventosas que los valles adyacentes y en general contienen comunidades de plantas y animales característicos de las zonas bajas de latitudes más altas. Además de este efecto térmico, las montañas modifican de un modo marcado la disponibilidad de agua y los patrones de precipitación. Los modelos de precipitación están así mismo directamente afectados por la presencia de montañas, al ser las pendientes expuestas al

viento relativamente húmedas y las pendientes no expuestas al viento mucho más secas. Es evidente que la topografía tiene un papel en la determinación de los tipos de vegetación.

La gran amplitud latitudinal de México, su ubicación a ambos lados del Trópico de Cáncer y la influencia oceánica debida a la estrechez de la masa continental, son quizá los factores determinantes más significativos del clima que prevalece en el país y de su diversidad.

Como factores de segundo orden y, particularmente a nivel regional, pueden considerarse: la forma misma del territorio de la República, su complicada y variada topografía, la situación de sus principales cordilleras, así como la ubicación de una gran parte de México en la porción occidental de Norteamérica.

Son bien conocidas las correlaciones que lleva la altitud con la presión atmosférica, con la cantidad de oxígeno disponible y con las temperaturas. Con menos frecuencia se advierten los efectos de las altas elevaciones en cuanto al aumento de la transparencia del aire, de la duración y de la intensidad de la insolación, de la intensidad de la irradiación, de la oscilación diurna de la temperatura y de la humedad atmosférica relativa; todos estos elementos son de suma importancia para la vida de los organismos.

El Trópico de Cáncer, además de ser una línea significativa desde el punto de vista térmico, marca también en forma aproximada la franja de transición entre el clima árido y semiárido de la zona anticiclónica de altas presiones, que se presenta hacia el norte, y el clima húmedo y semihúmedo influenciado por los vientos alisios y por los ciclones, manifiesto hacia el sur. El régimen de lluvias de verano que prevalece en la mayor parte del país está asimismo en estrecha relación con las latitudes próximas al Trópico.

## **EL CLIMA DEL PASADO**

El clima se encuentra en cambio constante desde que la Tierra se formó. Y estos cambios en el pasado han delineado el paisaje que se observa. Las evidencias del cambio climático pasado se encuentran en una amplia variedad de archivos naturales: sedimentos oceánicos y lacustres, corales, anillos de crecimiento en árboles, glaciares de montaña, entre otras.

El cambio climático se refiere a los cambios en el estado promedio del clima. Las causas fundamentales de este cambio se deben a las alteraciones regulares o cíclicas en la órbita terrestre alrededor del Sol.

Los cambios en los parámetros orbitales —precesión, excentricidad y oblicuidad— modifican el balance energético de la Tierra, causando alteraciones en el sistema climático —atmósfera, hidrosfera, biosfera, criosfera (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008).

Cada 41 000 años la inclinación del eje de la Tierra cambia de 21.39° a 24.36° y viceversa, causando una intensificación en la respuesta estacional, es decir inviernos más fríos y veranos más cálidos. El efecto combinado de los mecanismos externos o forzadores del cambio climático con los mecanismos internos del propio sistema climático —vulcanismo, cambios en la circulación oceánica, cambios en la composición atmosférica— han conducido al planeta de un estado glacial a un estado interglacial cada 100 000 años (ciclo de excentricidad). La transición de un estado a otro puede ser más o menos rápida, que afectan de manera significativa a la biota (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008)

La mitad sur del territorio mexicano se encuentra dentro de los trópicos, mientras que la mitad norte pertenece a las franjas subtropicales áridas. En cada una de estas zonas los cambios climáticos del Cuaternario operaron de diferente manera, lo cual hace de México un caso especialmente interesante y contribuye a explicar sus complejos patrones biogeográficos y su biodiversidad actual.

La distinción fundamental del territorio mexicano se plantea entre la mitad norte, hoy día semiárida y árida, y la mitad sur, hoy templado-húmeda y tropical, como consecuencia de las diferencias latitudinales, a lo largo del Cuaternario (Cuadro 1).

**Tabla 1. Principales cambios climáticos ocurridos en México.**

EPOCA	CAMBIOS GENERALES	CAMBIOS EN EL SUR DE MÉXICO	CAMBIOS EN EL NORTE DE MÉXICO
<b>Último Máximo Glacial (25000-18000 años)</b>	Todo el territorio estaba sujeto a temperaturas más bajas que las actuales con una disminución de la temperatura media anual de 6°C. La atmósfera y océanos más fríos trajeron como consecuencia menor evaporación, menos nubosidad y menor precipitación pluvial (Lachniet & Vázquez-Selem, 2005).	La lluvia anual en el centro, sur y sureste de México, que ocurre fundamentalmente en verano, debió disminuir considerablemente, hasta 40 o 50% según algunas estimaciones (Guilderson <i>et al.</i> , 1994; Caballero-Miranda <i>et al.</i> , 2002). Lo mismo ocurrió en la Península de Yucatán.	Aumento sustancial de lluvia, ya que los vientos del oeste, al desplazarse hacia el sur, penetraron profundamente en esa zona. El aumento en la lluvia aunado a temperaturas más bajas y menor evaporación, provocaron un incremento de la humedad efectiva. Por ello, extensas zonas planas y sin drenaje del Altiplano septentrional, hoy desérticas, estuvieron cubiertas por lagos, alrededor de los cuales se desarrollaba una vegetación propia de ambientes templados húmedos (Bradbury, 1997).
<b>Glacial tardío (18000-11000 años)</b>	Condiciones similares a las del Máximo Glacial, pero con un aumento gradual de la temperatura, a veces interrumpido por fases cortas de clima frío.	La lluvia en el centro y el sureste aumento gradualmente, aunque se mantuvieron en niveles inferiores a los actuales.	
<b>Holoceno (11000 años a la fecha)</b>	Las temperaturas se elevaron gradualmente. El patrón regional de lluvia adquirió su configuración actual, sobre todo durante la	Aumento en las lluvias de verano sobre gran parte del país, en especial la mitad sur.	Los vientos del oeste dejaron de alcanzar el norte de México, donde el descenso de la lluvia invernal, junto con las escasas precipitaciones de verano, no permitió mantener los altos niveles



	primera mitad del Holoceno. La atmósfera y los océanos más calientes propiciaron un mayor desplazamiento al norte de la Franja Intertropical de Convergencia.		de humedad efectiva característicos del final del Pleistoceno. El resultado fue un descenso en los niveles lacustres y, en general, condiciones de aridez que se instalaron claramente en el Altiplano septentrional y el noroeste del país (Sonora, Baja California) hacia mediados del Holoceno y que prevalecen en la actualidad.
<b>Sequía del Clásico Maya (finales del primer milenio de nuestra era)</b>	No solo abarcó la Península de Yucatán sino que se extendió en la zona central de México (Vázquez-Selem, 2000; Vázquez-Selem & Heine, 2004; Ortega Guerrero et al., 2006).	La sequía del Holoceno medio como la del Clásico maya se asocian al desplazamiento, hacia una posición más sureña, de la Zona de Convergencia Intertropical (Hodell, et al., 2005; Haug et al., 2003)	
<b>Cálido Medieval (950 a 1350 dC)</b>		Hay evidencias de un incremento de la humedad para el centro y sur de México (Vázquez et al., 2008)	
<b>Edad de Hielo (siglos XV y XIX)</b>	Produjo en México los glaciares avanzaron en los picos más altos y, en general, condiciones más frías, sobre todo en los altiplanos y las montañas (Lozano-García et al., 2007)		
<b>Megasequía (1540-1579)</b>	La peor sequía de los últimos 700 años, que, de acuerdo con documentos históricos, causó una alta mortalidad en las poblaciones del centro de México (Acuña-Soto et al., 2002)	Hubo un aumento en la precipitación invernal asociada al incremento en la intensidad de los “nortes”, evidenciando la importancia en la estacionalidad y la variabilidad climática existente en este periodo (Lozano-García et al., 2007)	

## ESPECIACION VEGETAL

La hibridación y el intercambio génico entre las especies, se impide o reduce mediante mecanismos de aislamiento de muchas clases. Dichos mecanismos se pueden agrupar en tres clases principales: espaciales, ambientales y reproductivos

El aislamiento espacial o geográfico existe entre dos especies vegetales alopátricas, cualesquiera cuyas respectivas áreas geográficas están separadas por distancias más grandes que el radio normal de dispersión del polen o de la semilla (Verne, 1989).

El aislamiento ambiental o ecológico es el resultado de las diferentes preferencias ecológicas entre las especies. Esta diferenciación lleva a que las especies ocupen diferentes hábitats donde coexisten en la misma área geográfica (Verne, 1989). Si las especies se cruzan para producir híbridos y si sus respectivos hábitats son distintos, la mayor parte de su progenie híbrida será incapaz de sobrevivir a causa de la falta de ambientes intermedios o del tipo combinado (Verne, 1989).

El aislamiento reproductivo consiste en obstrucciones del intercambio génico entre poblaciones: obstrucciones que provienen de diferencias genotípicamente controladas en sus órganos reproductores, hábitos reproductores o relaciones de fertilidad. Estas obstrucciones pueden ser externas, es decir, que actúan antes de la polinización cruzada, como en el caso del aislamiento temporal, mecánico y etológico. O bien, los obstáculos pueden ser internos, es decir, que operan después de la polinización cruzada, como en la incompatibilidad, inviabilidad, esterilidad y deterioro de los híbridos. El aislamiento reproductivo puede subdividirse también en barreras de prefertilización y postfertilización entre las especies progenitas. Esta división pasa a través de la incompatibilidad cruzada (Verne, 1989).

Es obvio que en casos verdaderos las tres formas principales de aislamiento pueden combinarse de varias maneras. Las diversas clases de mecanismos de aislamiento reproductivo por lo general también funcionan en combinación.

### Especiación Alopátrica

Es la evolución de poblaciones geográficamente aisladas en especies diferentes. El flujo puede también limitarse por las barreras geográficas, e incluye la distancia, que debido a ello conduce a la especiación alopátrica: la divergencia específica en poblaciones geográficamente aisladas (McNaughton & Wolf, 1984)

Las barreras frente a genes externos aceleran la diferenciación en distintos hábitats, y por tanto aceleran los procesos de especiación. El aislamiento espacial de las poblaciones reduce el flujo génico lo suficiente como para permitir que diverjan genéticamente. En las poblaciones existe una inmensa variedad de posibles mecanismos aislantes. En contraste con el aislamiento geográfico postulado para la especiación de los animales, la especiación en las plantas producida por los cambios en el número de cromosomas puede ocurrir en poblaciones simpátricas donde los individuos se entrecruzan normalmente.

### **METODO DE KOLMOGOROV**

La prueba de Kolmogorov-Smirnov se interesa en el grado de acuerdo a la distribución de un conjunto de valores de la muestra y alguna distribución teórica específica. Determina si

razonablemente puede pensarse que las mediciones muestrales provengan de una población que tenga esa distribución teórica. En la prueba se compara la distribución de frecuencia acumulativa de la distribución teórica con la distribución de frecuencia acumulativa observada. Se determina el punto en el que estas dos distribuciones muestran la mayor divergencia.

Es válida únicamente para variables continuas, compara la función de distribución (probabilidad acumulada) teórica con la observada, y calcula un valor de discrepancia, representado habitualmente como  $D$ , que corresponde a la discrepancia máxima en valor absoluto entre la distribución observada y la distribución teórica, proporcionando asimismo un valor de probabilidad  $P$ , que corresponde, si se verifica su ajuste a la distribución normal, a la probabilidad de obtener una distribución que discrepe tanto como la observada si verdaderamente se hubiera obtenido una muestra aleatoria, de tamaño  $n$ , de una distribución normal.

La única premisa que se necesita es que las mediciones se encuentren al menos en una escala de intervalo. Se necesita que la medición considerada sea básicamente continua. Además dicha prueba es aplicable cualquiera sea el tamaño de la muestra.

La prueba de Kolmogorov-Smirnov está construida, con base en las discrepancias existentes entre las frecuencias relativas acumuladas de las dos muestras objeto de estudio. Lo anterior propicia que esta pueda advertir diferencias no tan solo entre los promedios, sino que éstas sean debidas a la dispersión, simetría u oblicuidad. Esta característica la hace distintiva de aquellas en que solamente se ocupan de analizar las diferencias entre los promedios.

# CAPITULO 3

## OBJETIVO GENERAL

Analizar la distribución ecológica de las especies del género *Bursera* sección *Bullockia*, al comparar entre pares de especies hermanas para establecer las variables que se modificaron durante la especiación.

## OBJETIVOS PARTICULARES

Comparar la distribución ecológica de *Bullockia* entre especies hermanas y las especies más cercanas a éstas.

Comparar distribución ecológica entre los clados de la sección *Bullockia*.

Determinar las posibles condiciones ambientales de los ancestros para las especies hermanas, clados y grupos.

## HIPOTESIS

El modelo de refugios pleistocénicos, supone que la fragmentación de las áreas de distribución de las especies se debe a la reducción del dominio climático en el que habitaban, debido a la expansión de los glaciares. Al contraerse nuevamente los glaciares, los dominios climáticos regresan a su estado original, por lo tanto, se esperaría que las especies formadas en este proceso habitarán dominios climáticos semejantes. En cambio, si la fragmentación se debe a modificaciones del relieve resultado de eventos tectónicos, la alopatría de las especies hermanas estaría asociada con diferenciación climática, es decir, las especies formadas habitarían dominios climáticos significativamente distintos, si uno supone que los cambios en el relieve modifican la distribución de las lluvias espacial y temporalmente.

## JUSTIFICACION

En el trópico los copales se encuentran amenazados igual que la vegetación que los rodea, ya que en estas regiones la ganadería se ha extendido durante décadas y ha impedido la regeneración de la vegetación y la reforestación de algunas especies de copales ha sido insuficiente para recuperar las poblaciones (*Bursera bipinnata*, *B. glabrifolia*, *B. linanoe*). Es necesario hacer un plan de manejo y observar cuidadosamente la respuesta de los árboles a la extracción, esto requiere conocimiento ecológico y tradicional sobre el manejo de los copales. Por lo anterior, se plantó un estudio sobre la distribución ecológica y factores ambientales determinantes de cada especie, aportando el conocimiento para el desarrollo de estrategias de aprovechamiento adecuadas para cada especie, así la extracción genera ingresos y conserva los recursos.

## MÉTODO

Se obtuvieron los datos de una consulta al Sistema Nacional de Información sobre biodiversidad (SNIB), se seleccionaron 2052 y 1392 registros de ejemplares del grupo *Copallifera* y *Glabrifolia* (sección *Bullockia*) respectivamente del género *Bursera*, y su distribución fue reducida con base en la bibliografía (Kohlmann & Sánchez-Colón, 1984), eliminando los registros que no se encontraban dentro de la distribución mencionada en la literatura. Para eliminar los casos extraordinarios generaron trazos (para limitar y eliminar duplicados de la distribución geográfica). Esto se realizó en ARC VEIW 3.2. (ESRI, 1999), mediante la extensión trazos 2004 (Rojas-Parra). Se asignaron las propiedades (altitud, temperatura, precipitación, vegetación y clima) a cada registro de de las 28 especies de la sección *Bullockia* con la extensión GEOPROCESIGN WIZARD de Arc View 3.2. Las fuentes de las propiedades son las siguientes:

a) Vegetación. Los datos cartográficos se obtuvieron a partir de la digitalización del mapa impreso de (Rzedowski, 1990) extraído del Atlas Nacional de México.

b) Clima. De acuerdo con la clasificación de Koeppen, (1948) modificada por (García, 1998) escala 1:1 000000. Para la elaboración del mapa se tomaron datos del Sistema Meteorológico Nacional, Comisión Federal de Electricidad y Comisión Nacional del Agua. Se contó con un total de 3037 estaciones climatológicas.

c) Temperatura. García E.-CONABIO (1998) calcularon gradientes térmicos según las diferentes vertientes de las sierras, así mismo se calcularon las altitudes a las que pasan las isotermas y se procedió a su trazo. La equidistancia de isotermas es cada dos grados y de acuerdo a la temperatura se presentan las siguientes zonas térmicas: muy cálida (26°-30°), cálida (22°-26°), semicálida (18°-22°), templada (14°-18°) se consideran en su trazo valles, mesetas, llanuras y sierras.

d) Precipitación. García E.-CONABIO, (1998) realizó el trazo de isoyetas tomando en cuenta el relieve, la dirección principal del viento y los efectos de barrera montañosa como son: el efecto de sombra pluviométrica, el de embalse y el descenso y ascenso orográfico. En la construcción de las isoyetas quedaron como líneas maestras las de 50, 100, 200, 400, 600, 1000, 1500, 2000, 3000 y 4000 mm y como intermedias las de 300, 500, 800, 1200, 1800, 2500, 3500, y 4500 mm anuales. Lo anterior considerando que la precipitación aumenta en proporción geométrica.

e) Altitud. CONABIO, (1998) realizó un mapa que presenta las curvas de nivel del país, cada 200 metros; el dato fue extraído del Modelo Digital del Terreno escala 1:250000 de INEGI.

Las especies fueron agrupadas de acuerdo a los clados y parejas de especies hermanas, que están basados en la filogenia de Becerra, (2003) se organizaron los registros y obtuvieron las frecuencia de las 5 propiedades de las especies que se compararon (14 del

grupo *copalifera* y 14 de *glabrifolia*) en Excel 2007, con lo cual se obtuvo una matriz para el análisis estadístico. Se aplicó el método de Kolmogorov (utilizado para la comparación de distribuciones por medio de frecuencias entre dos muestras de datos), con los resultados y ayuda de las gráficas se comparó la distribución con base en la similitud de la frecuencia de cada una de las propiedades a evaluar en cada clado. Con base en lo anterior se diagnosticaron las variables que se modificaron durante la especiación, así como las condiciones del hábitat de los ancestros.

## RESULTADOS Y ANALISIS

El análisis se presenta en dos grandes secciones, siendo la sección 1 el grupo *copallifera* y la 2 el grupo *glabrifolia* (Figura 12). Las especies que no se encuentran dentro de ningún clado (*B. epinnata* var. *El tecolote*, *B. diversifolia*, *B. ruticola* y *B. tecomaca*) no se incluyeron en el estudio por carecer de registros. El clado 7 quedó excluido de la comparación del grupo C debido a que no era necesario compararlas ya que son las especies más lejanas del clado 5. *Bursera aloexylon* es actualmente llamada *Bursera linanoe*, así que la mencionaremos por su nombre actual.

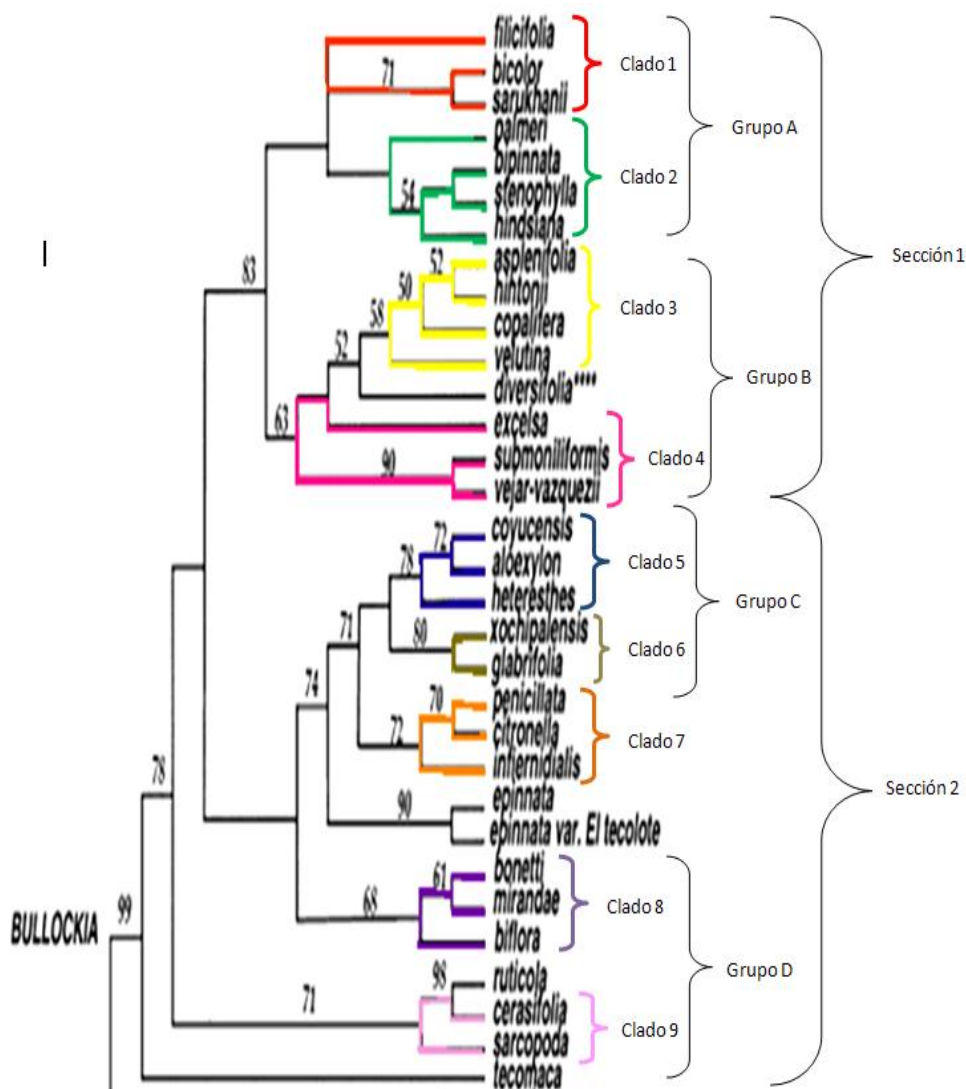


Figura 12. Comparación de especies, cada color indica las especies que forman el clado .

Los resultados se muestran a través de gráficas de dispersión, obtenidas por la suma de las frecuencias de su distribución, al depender de cada uno de los factores estudiados. Se destacó si es una distribución diferente o semejante según el método de Kolmogorov-Smirnov (Robert & Rohlf, 1995). Se realizó una gráfica por factor, dando un total de 15 por un clado de tres especies. Se comparó primero a las dos especies hermanas, luego cada una de ellas con las especies más cercana a éstas. En las gráficas de precipitación y temperatura se manejan los datos por categorías, cada categoría es igual a un intervalo determinado de cada especie, cada categoría varía según las especies en comparación, y entre más alto sea el número de la categoría, mayor será la temperatura o la precipitación.

Los cuadros 2 y 3 nos describe en general las características que presentaron la mayoría de los registros en los cinco factores, está incluida información adicional como nombres comunes.

Dentro de las especies del grupo *copallifera*, se encuentran especies con una distribución alejada de las demás, es el caso de *B. aspleniifolia* que se localiza en altitudes mayores a los 1200 m lo que la lleva a tener temperaturas que van de templadas a semicálidas.

Las especies con mayor distribución geográfica y que presentan mayor variabilidad ecológica son *B. bipinnata*, *B. copallifera* y *B. excelsa*. Únicamente *B. filicifolia* y *B. hindsiana* se distribuyen en Baja California. Las especies endémicas involucradas son: *B. sarukhanii* y *B. velutina* en el Balsas Occidental, *B. vejar-vazquezii* (Balsas Oriental) y *B. submoniliformis* (Provincia del Balsas).

Para el grupo *glabrifolia*, todas las especies están a temperaturas más bajas que en el grupo *copallifera*. Las especies que presentan alta diversificación en su distribución son las que habitan en un área geográfica mayor como *B. glabrifolia* y *B. penicillata*. En el grupo *glabrifolia* se encontró la mayor cantidad de endemismos. En el Balsas Oriental se tiene a *B. mirandae* y *B. xochipalensis*; del Balsas Occidental está *B. coyucensis* y *B. infernidialis*; de la Provincia del Cabo está *B. cerasifolia*.

## GRUPO COPALIFERA

Tabla 2. Principales propiedades del grupo copalifera

No. Reg.	Especie	Vegetación	Altitud (m.s.n.m.)	Precipitación Anual Media (mm)	Temperatura Anual Media (°C)	Clima	Distribución
23	<i>B. aspleniifolia</i> (copal, copalillo)	BTC, BCE, MX	1201 a 2201	400 a 1000 (600-800)	16 a 22 (20-22)	(A)C	Pue. y Oax.
151	<i>B. bicolor</i> (copal, copali, mulatillo)	BTC, BCE (BTC)	201 a 1801 (1001)	500 a 1500 (800-1000)	18 a 28 (24-26)	Aw	Gro., Edo.Méx., Mich., Mor., Oax., Pue



	amarillo)						
492	<b>B. bipinnata</b> (copal, copal negro, copal virgen, copalillo, copal amargo, copal chino, copal santo, incienso, copal blanco)	BTC, BCE, BTSC, BTP, BMM, PTZ (BTC)	201 a 2201 (1401-1601)	500 a 2200 (800-1000)	14 a 28 (20-22)	(A)C (A)C	Ags., Chis., Col., Dgo., Gto., Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue., Ver., Zac.
330	<b>B. copallifera</b> (copal santo)	BTC, BCE, BE, MX (BTC)	401 a 2201 (1401)	500 a 1800 (800-1000)	16 a 30 (22-24)	Aw	Dgo., Col., Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue., Zac.
485	<b>B. excelsa</b>	BTC, BTP, BTSC, BCE, BE (BTC)	201 a 1801 (201)	400 a 2000 (800-1000)	18 a 30 (26-28)	Aw	Chis., Col., Dgo., Gro., Jal., Mich., Nay., Oax., Sin.
11	<b>B. filicifolia</b>	MX	201	100 a 300 (200-300)	20 a 24 (22-24)	Bw	B.C.S.
56	<b>B. hindsiana</b> (copal blanco)	MX, BTC (MX)	201	50 a 400	18 a 24 (22-24)	Bw	B.C., B.C.S., Son.
46	<b>B. hintonii</b> (copal, copal manso)	BTC, BCE (BTC)	601 a 1401 (1201)	600 a 1800 (1000-1200)	18 a 28 (24-26)	Aw	Mich., Edo. de Méx y Gro.
147	<b>B. palmeri</b>	BTC, BCE, BE, MX, PTZ. (BTC)	1401 a 2401 (2001)	400 a 1200 (600-800)	14 a 26 (16-20)	(A)C	Ags., Dgo., Gto., Jal., Mich., Qro., Zac.
47	<b>B. sarukhanii</b>	BTC, BCE (BTC)	201 a 600 (201)	600 a 1200 (600-800)	22 a 30 (28-30)	Bs	Gro., Mich.
11	<b>B. stenophylla</b>	BTC, BE, PTZ (BE)	201 a 801	600 a 800	16 a 26 (22-24)	Bs	Chih., Dgo., Sin., Son.
170	<b>B. submoniliformis</b> (copal, copalillo, copalillo blanco, tecomaca)	BTC, BCE, MX (BTC)	601 a 2201 (1401)	300 1000 (600-800)	16 A 28 (22-24)	Bs	Mich., Edo. de Méx., Gro., Mor., Pue. y Oax.
52	<b>B. vejar-vazquezii</b>	BTC, BCE (BTC)	801 a 1401 (1401)	500 a 800	18 a 26 (20-22)	Bs, (A)C	Gro., Mor., Oax., Pue.
31	<b>B. velutina</b>	BTC	401 a 601 (401)	800 a 1200	24 a 28 (26-28)	Aw	Gro., Méx., Mich.

A continuación se describen cada uno de los clados del grupo *copallifera* generados por Becerra (2003), (Figura 12) con base en sus propiedades.

#### **Clado 1 (formado por *Bursera sarukhani*, *Bursera bicolor* y *Bursera filicifolia*)**

Entre las especies hermanas de este clado (*B. sarukhani*, *B. bicolor*) hubo diferencias en cuatro de los cinco factores altitud, precipitación, temperatura y clima. Como se observa en la Figura 13, *B. sarukhanii* es endémica del infiernillo en la provincia occidental del Balsas, donde habita en altitudes no mayores a 600 m en un clima más seco y cálido que el de *B. bicolor*. Las diferencias entre ellas radican en su distribución geográfica, *B. bicolor* tiene una distribución más amplia que abarca el sur de Oaxaca y Michoacán, al norte de Guerrero y gran parte de Morelos e incluye los estados de México y Puebla. Se esperaba que tuvieran distribuciones ambientales semejantes ya que el área de infiernillo



(desembocadura del Balsas) fungió como refugio durante las glaciaciones del pleistoceno (Toledo, 1982). Al tener diferencias ecológicas significativas, suponemos que la especiación se debió a una diferenciación climática producto de modificaciones del relieve.

Al comparar *B. sarukhanii* con *B. filicifolia* sólo coinciden en altitud. Esto se debe a que las dos especies se localizan en tierras bajas. Sin embargo, *B. filicifolia* ocupa áreas con climas más secos y temperaturas más altas (Figura 14). Es obvia la diferencia geográfica que tienen estas dos especies lo que indica dos posibles respuestas: errores de muestreo en la estimación de la filogenia en el estudio de Becerra (2003), donde debe considerarse que el estudio solo incluyó 64 de 90 especies, o bien que la especiación ocurrió cuando la península de Baja California se separó de la parte continental de México, durante la apertura del golfo de California hace casi seis millones de años.

El dominio climático común estimado para las dos especies hermanas se asemejó únicamente a *B. filicifolia* en el intervalo de temperaturas (22-26°C). En los demás factores, las distribuciones de frecuencias fueron diferentes, debido a las diferencias geográficas. La amplia disyunción latitudinal entre las áreas correspondió con diferencias en el dominio climático.

El dominio climático para todo el clado, se estimó con mediante la unión de todas sus localidades. Esta caracterizado por un intervalo de altitud desde el nivel del mar hasta los 1000 m; precipitación en el límite entre los climas semiáridos y los subhúmedos (800 a 1000 mm) y temperaturas cálidas (de 22-26°C); la vegetación donde habitan estas especies es principalmente el Bosque tropical caducifolio, aunque marginalmente pueden encontrarse en matorrales xerófilos.

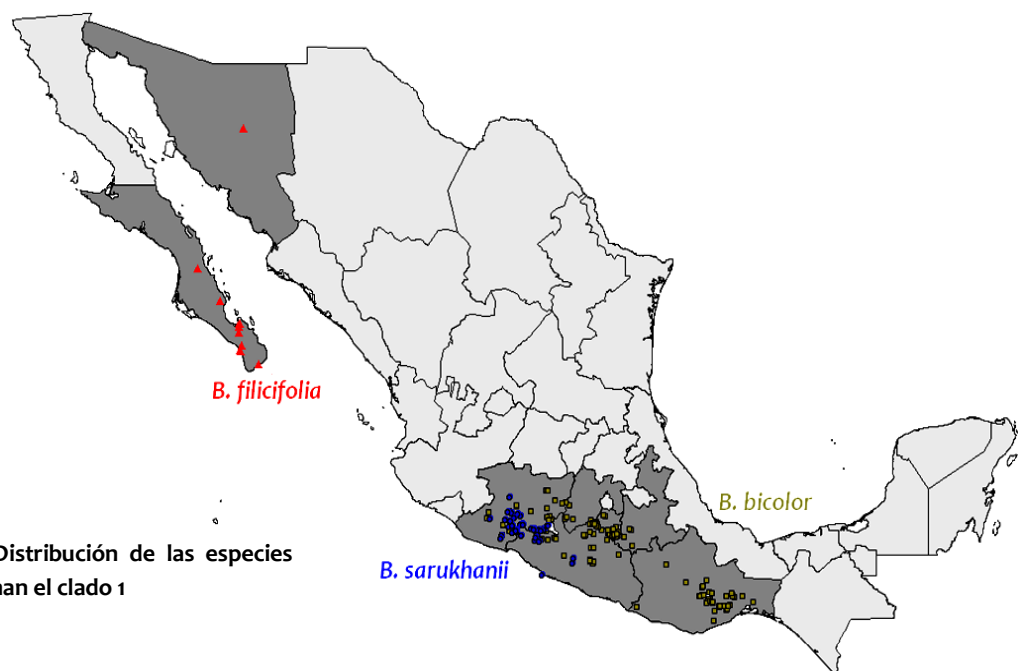


Figura 13. Distribución de las especies que conforman el clado 1

Figura 14. Gráficas que muestran las propiedades del clado 1. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

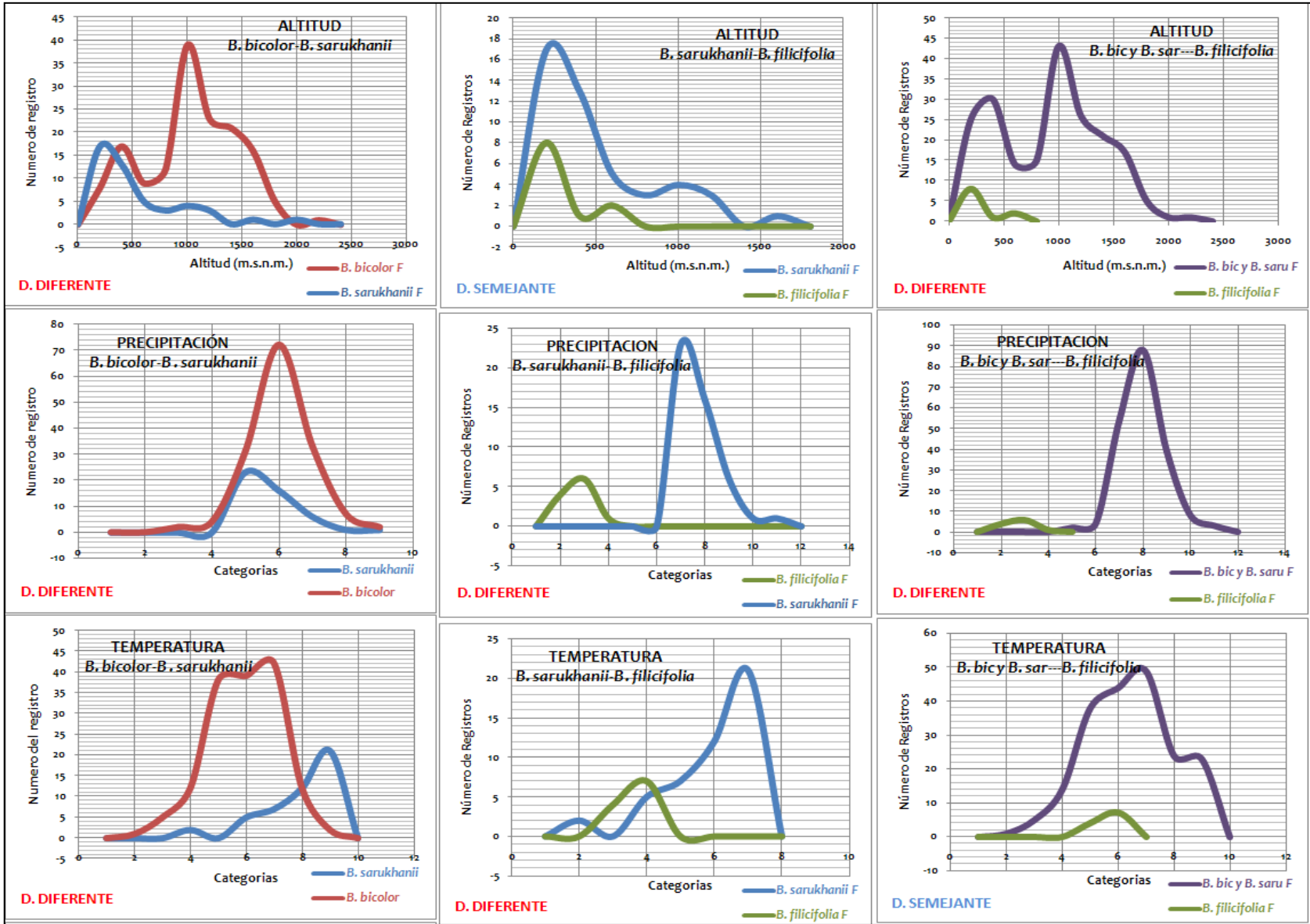
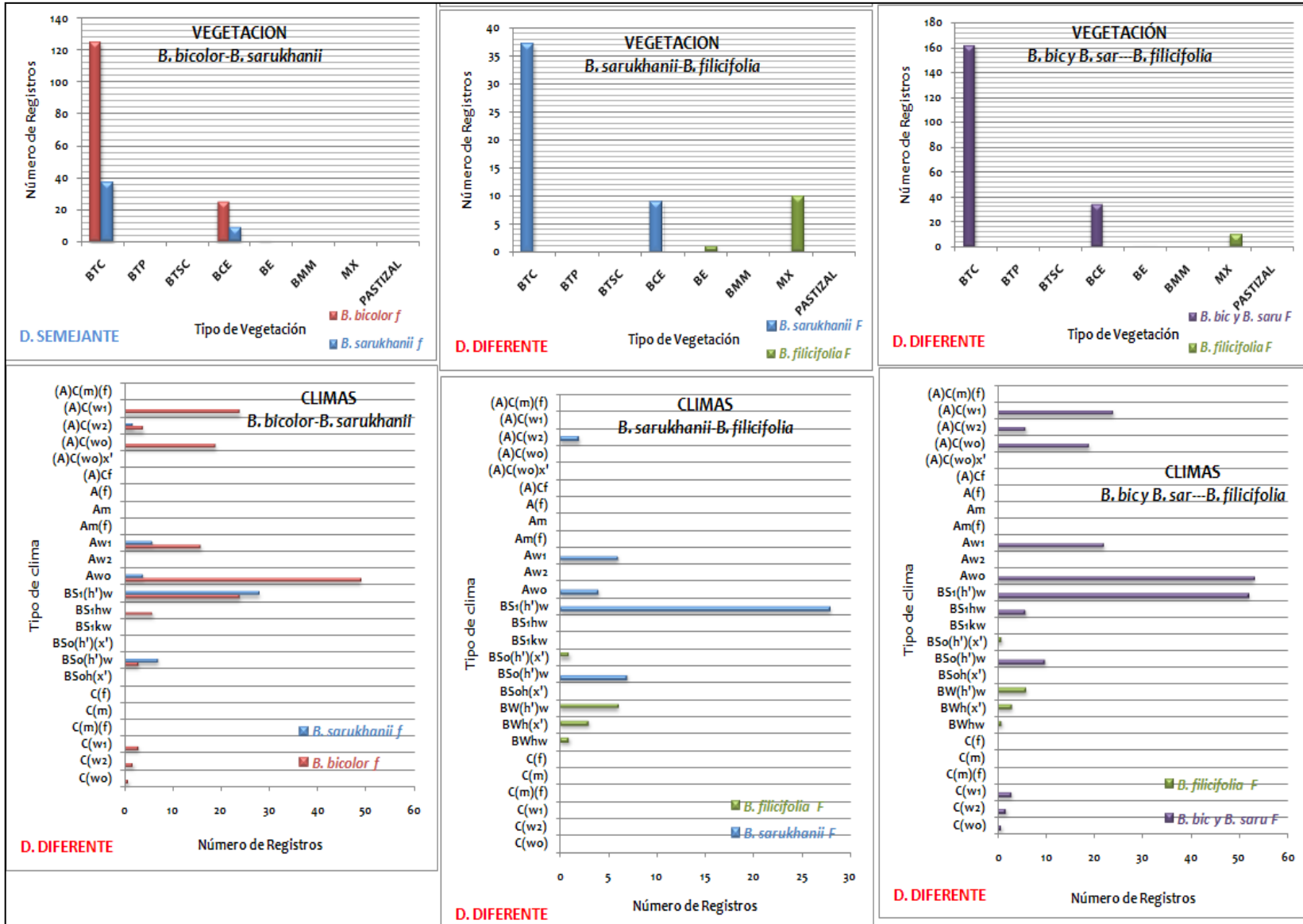


Figura 14 (Continuación)

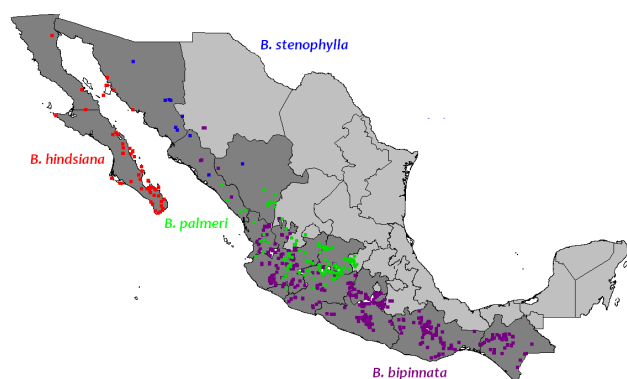


### **Clado 2 (formado por *Bursera bipinnata*, *B. hindsiana*, *B. palmeri* y *B. stenophylla*)**

Las especies hermanas *Bursera bipinnata* y *B. stenophylla* presentaron diferencias en tipo climático y vegetación, y comparten distribuciones semejantes en cuanto a altitud, temperatura y precipitación. *B. bipinnata* tiende a habitar un área amplia de la costa del Pacífico, desde Sinaloa hasta la depresión central de Chiapas (marginalmente en Guatemala). Mientras la distribución de *B. stenophylla* se ubica exclusivamente en la costa vecina a la Sierra Madre Occidental, la cual está orientada hacia el Golfo de California, aunque se traslapan ligeramente en su distribución geográfica (Figura 15). Esto indica que hay también una semejanza en su distribución ecológica. *B. bipinnata* es la especie con distribución más amplia en toda la sección *Bullockia*, tanto geográfica como ecológicamente, desde selvas bajas hasta encinares y bosques templados mixtos (Figura 16). Es posible que el uso de la especie por el hombre sea un factor en la distribución de esta especie, debido a que es fuente del copal blanco, la resina más utilizada por los pueblos tanto de Mesoamérica, como del sur de Aridoamérica. Las distribuciones de esas especies hermanas con *B. hindsiana* no presentan ninguna distribución parecida en ninguno de los factores estudiados, ya que al igual que *B. filicifolia*, *B. hindsiana* habita también en la península de Baja California. Una explicación es que, puede deberse a un error de muestreo en los estudios de Becerra (2003) o bien que la especiación fue dada por la separación de la península de Baja California.

Al comparar la distribución ecológica del clado conformado por las tres primeras especies emparentadas (*B. bipinnata*, *B. stenophylla* y *B. hindsiana*) con *B. palmeri* se observa que su precipitación, altitud y temperatura son diferentes. Sin embargo, presentan un clima y vegetación semejantes debido a que *B. palmeri* ocupa parte de la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y el Altiplano Norte, traslapándose con *B. bipinnata* y *B. stenophylla*. Al tener semejanzas parciales en la distribución, tanto geográfica como ecológica, se puede inferir que su separación filogenética se debió tanto a cambios climáticos como a eventos tectónicos.

La distribución ecológica estimada para este clado mediante la unión de sus localidades, está en un intervalo de altitud de 1600 a 2000 m, la precipitación más frecuente oscila de 800 a 1000 mm, con temperatura semicálidas de 18°-20°C. En esas áreas predomina los bosques tropicales caducifolios, pero pueden encontrarse también en matorrales xerófilos y pastizales, con climas cálidos y templados.



**Figura 15.** Distribución de las especies que conforman el clado 2

Figura 16. Gráficas que muestran las propiedades del clado 2. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

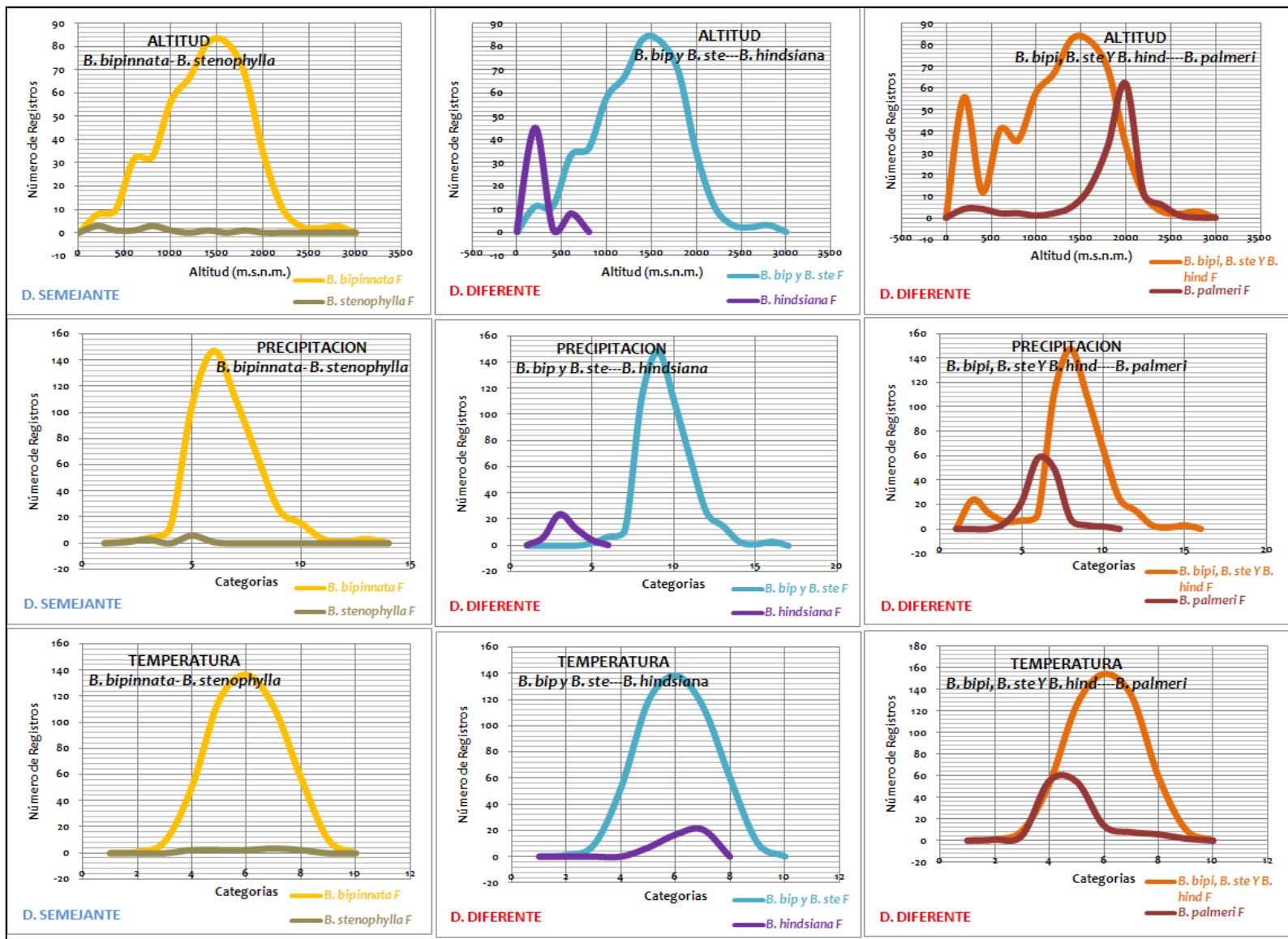


Figura 16 (Continuación)



### Grupo A.

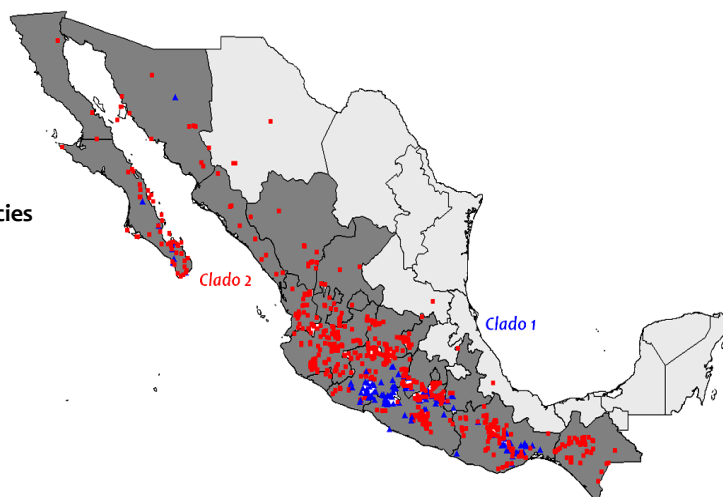
#### Comparación de las especies del clado 1 (*B. bicolor*, *B. filicifolia* y *B. sarukhanii*) y el clado 2 (*B. bipinnata* y *B. hindsiana*, *B. palmeri*, *B. stenophylla*)

La unión de las localidades de todas las especies que conforman el clado 1 comparada con las localidades de las especies del clado 2 presentaron diferencias en sus distribuciones de acuerdo con cuatro de los cinco factores altitud, temperatura, precipitación y clima (Figura 18). La distribución del clado 2 es mucho más amplia y abarca gran parte del territorio mexicano occidental. Esto es porque tiene a dos especies con gran distribución geográfica (Figura 17), *B. palmeri* y *B. bipinnata*, mientras que el clado 1 restringe su distribución a la cuenca del río Balsas, excepto por *B. filicifolia*. Esto explica la gran diferencia que hay entre sus distribuciones ecológicas.

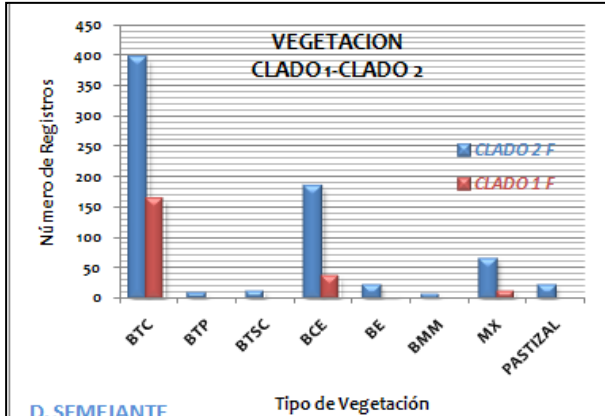
En general, el clado 1 se encuentra en altitudes inferiores a los 1600 m y el clado 2 ocupa altitudes que alcanzan los 2200 m, que corresponde al límite superior de la distribución altitudinal del género. En cuanto a precipitación, ambos clados se distribuyen predominantemente entre 800-1000 mm de lluvia promedio anual. Sin embargo, las especies del clado 2 llegan a superar los 1800 mm de precipitación, cantidad que divide a los climas húmedos de los subhúmedos; cuando eso ocurre, la presencia de especies de *Bursera*, en general, está determinada por la estacionalidad de las lluvias (como climas cálidos húmedos con lluvias de verano y de seis a ocho meses de sequía) y la aridez edáfica. En cambio, el clado 1 tiende a habitar áreas con temperaturas más altas (22-26°C en zonas térmicas cálidas y muy cálidas) que el clado 2 con 18 a 20°C: zona térmica semicálida).

Para el Grupo A (*B. sarukhanii*, *B. bicolor*, *B. filicifolia*, *B. palmeri*, *B. stenophylla*, *B. bipinnata* y *B. hindsiana*), el dominio climático estimado mediante la unión de sus localidades está ubicado a una altitud alejada del nivel del mar (1400 a 1600 m), con precipitaciones anuales totales promedio de 800 a 1000 mm y temperaturas cálidas (20-22°C); se distribuye sobre una gama de vegetación variada que abarca bosques tropicales caducifolios y encinares en su mayoría, pero también matorrales xerófilos, pastizales y bosques espinosos, que crecen en climas cálidos desde húmedos hasta secos.

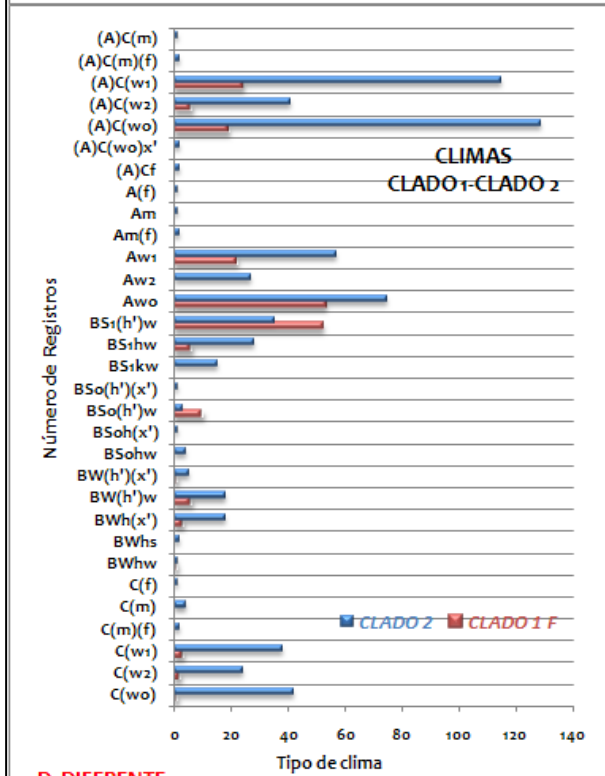
Figura 17. Distribución de las especies que conforman el Grupo A



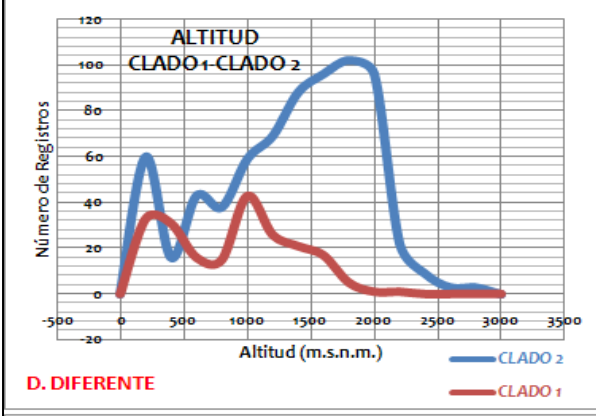




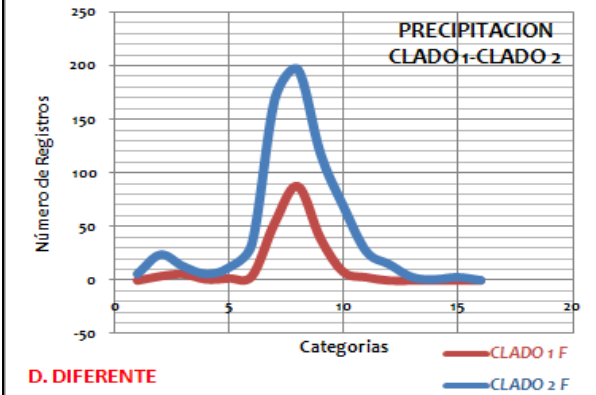
D. SEMEJANTE



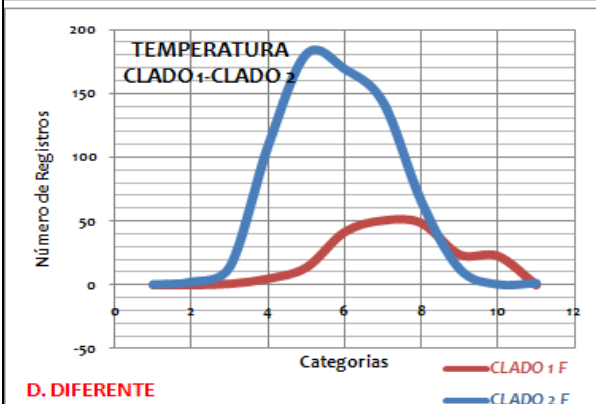
D. DIFERENTE



D. DIFERENTE



D. DIFERENTE



D. DIFERENTE

Figura 18. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo A. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.



### Clado 3 (formado por *Bursera asplenifolia*, *B. copallifera*, *B. hintonii* y *B. velutina*)

*Bursera hintonii* y *B. asplenifolia* tienen distribuciones diferentes en cuatro de los cinco factores precipitación, temperatura, clima y vegetación (Figura 20). Las dos especies habitan en la Depresión del Balsas, en altitudes semejantes (1200 m), mientras que *B. hintonii* se distribuye la porción occidental de la cuenca del río Balsas, en los estados de Michoacán, México y Guerrero (Figura 19), en temperaturas cálidas y muy cálidas de 24°-26°, mientras *B. asplenifolia* habita la porción oriental de la misma cuenca, en Oaxaca y Puebla, en temperaturas cálidas y semicálidas de 20°-22°, por lo que la separación geográfica de la dos porciones de la cuenca a partir de la Sierra de Taxco, es el principal rasgo geográfico que explicaría el aislamiento genético entre las dos subpoblaciones que dieron lugar a la formación de estas especies hermanas.

En el caso particular de *B. hintonii*, la distribución de frecuencias sobre las diferentes variables ecológicas es bimodal (Figura 20). Esto coincide con la distribución geográfica de sus localidades de registro. Por lo anterior, la revisión minuciosa de los especímenes asociados con ambas modas debe ser realizada para discernir si se trata de la misma especie. El caso de *B. asplenifolia* es aun más complejo, pues sus distribuciones de frecuencias fueron en más de un caso multimodales (Figura 20). Al comparar las distribuciones ecológicas de *B. hintonii* y *B. asplenifolia* con *B. copallifera*, la distribución de ésta última presentó diferencias en precipitación con *B. hintonii* y en clima con *B. asplenifolia*. Las especies hermanas presentan más diferencias entre ellas dos que con *B. copallifera*. Esto puede deberse a que la distribución geográfica de *B. asplenifolia* y *B. hintonii* es endopátrica con *B. copallifera* que tiene una distribución amplia que incluye a toda la cuenca del Balsas y a las cuencas vecinas. Igual que en el caso de *B. bipinnata*, *B. copallifera* es una de las dos especies de *Bursera* que más se utilizaron en el México prehispánico. Por lo que su amplia distribución se puede deber a un proceso de domesticación e introducción en áreas originalmente no habitadas. Al comparar las especies anteriores con *B. velutina* se encontraron diferencias en cuatro de los cinco factores analizados, con excepción de la precipitación, aunque *B. hintonii* y *B. velutina* aparentemente comparten una distribución geográfica similar, *B. velutina* es endémica de la parte occidental del balsas, pero en la parte más calientes y seca.

La distribución ecológica estimada para este clado se caracterizó por una altitud de 1200 a 1400 m, precipitación en el límite entre los climas semiáridos y los subhúmedos (800 a 1000 mm) y temperaturas semicálidas (20-22°C). La vegetación donde habitan es principalmente el bosque tropical caducifolio, aunque se puede encontrar en bosque de coníferas y encinos, y matorral xerófilo.

Figura 19. Distribución de las especies que conforman el clado 3

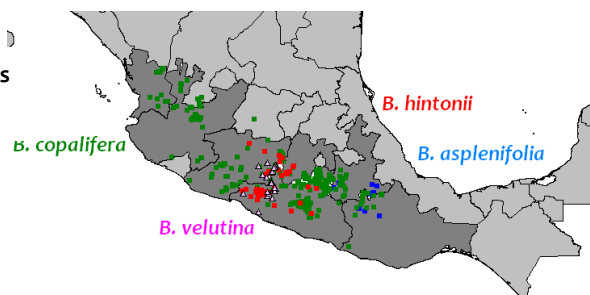


Figura 20. Gráficas que muestran las propiedades del clado 3. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

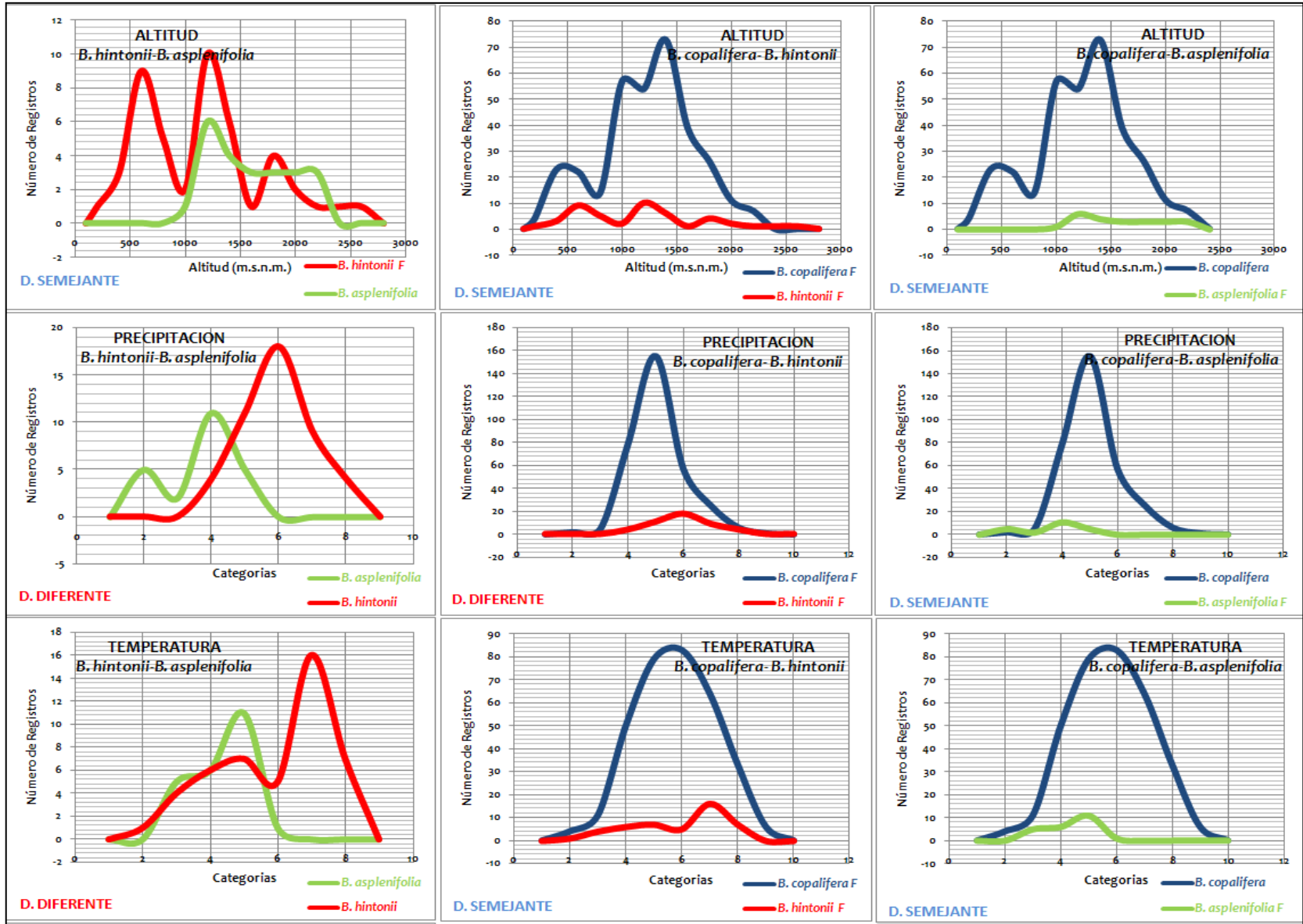


Figura 20 (Continuación)

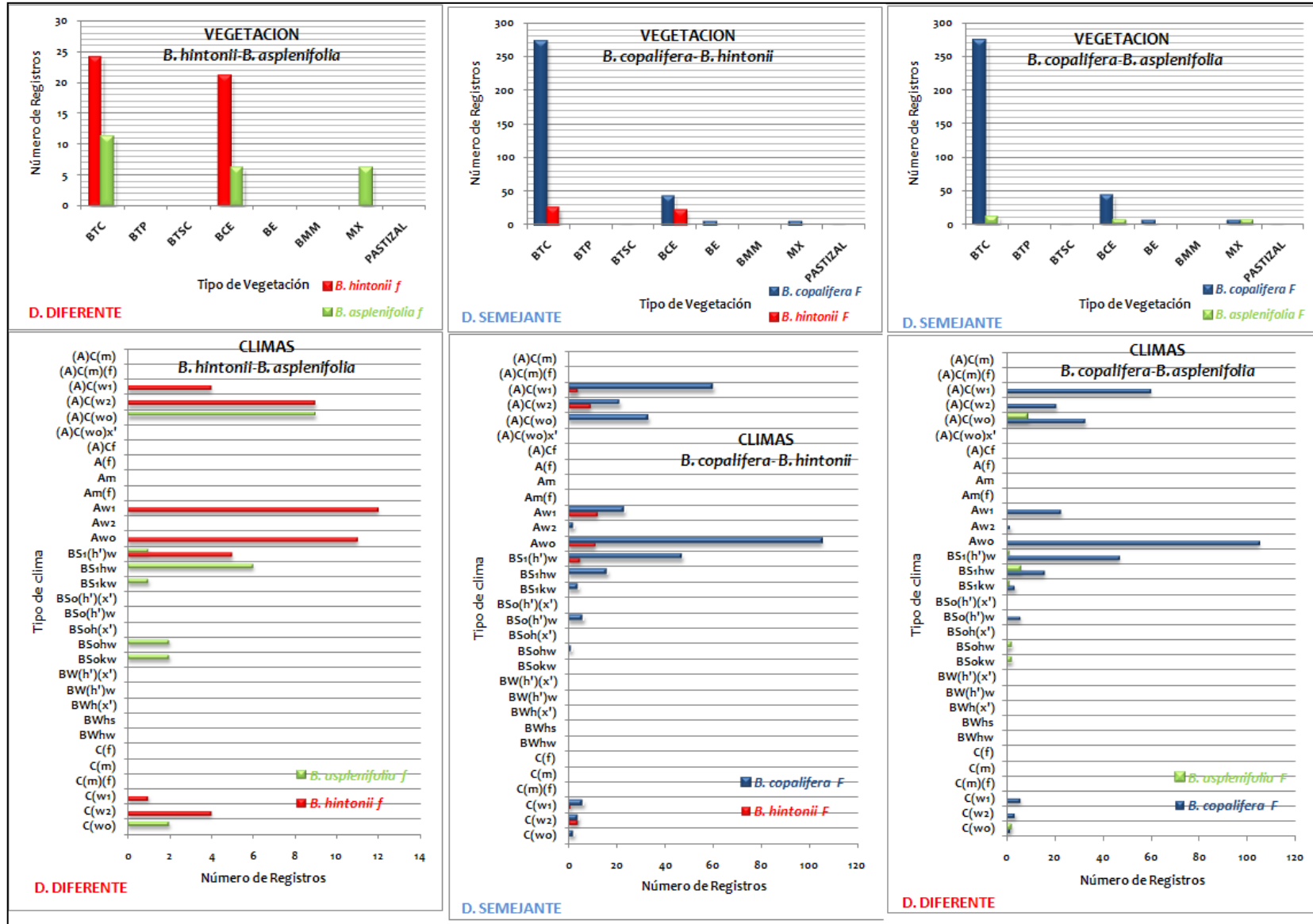


Figura 20 (Continuación)

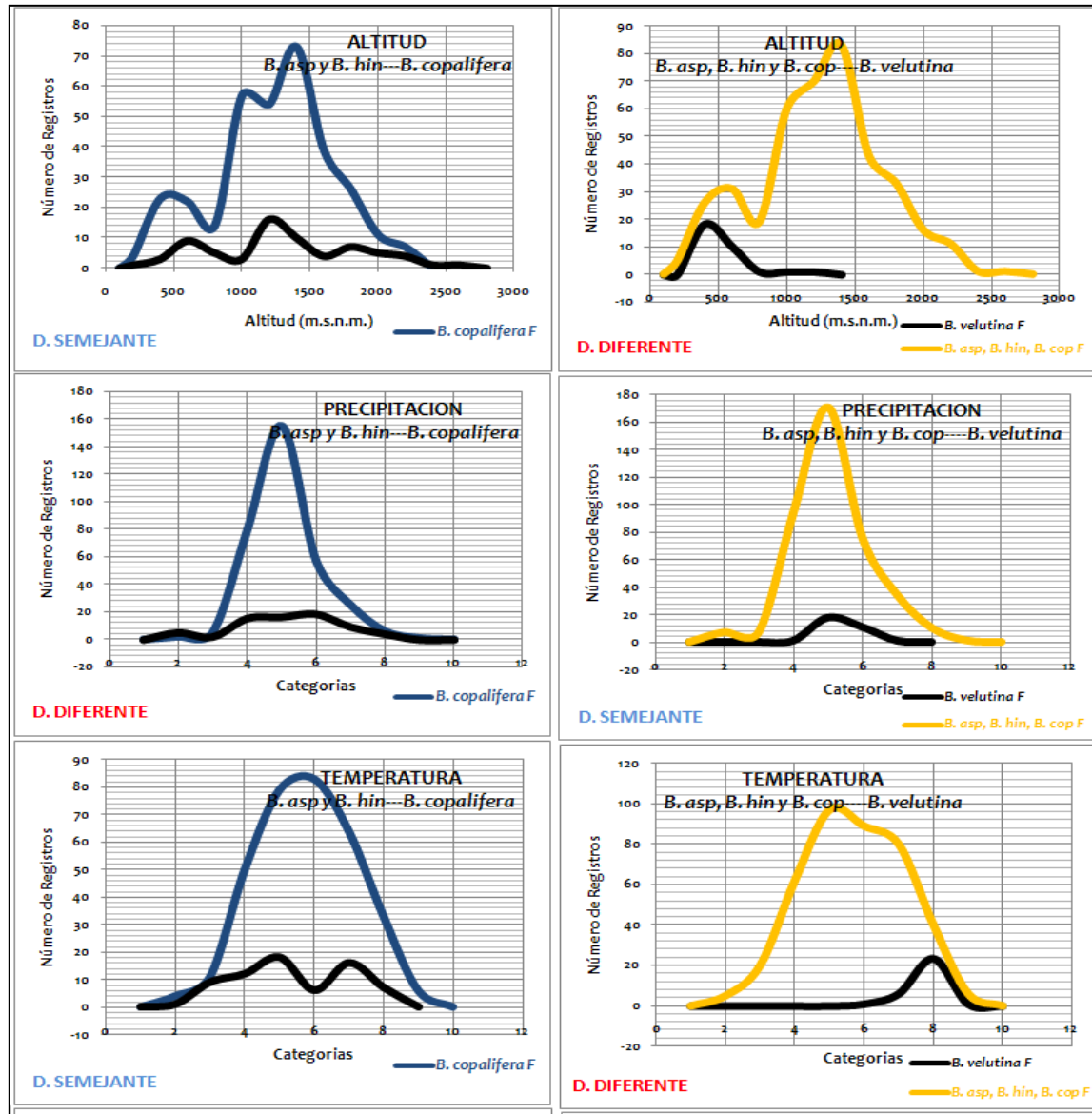
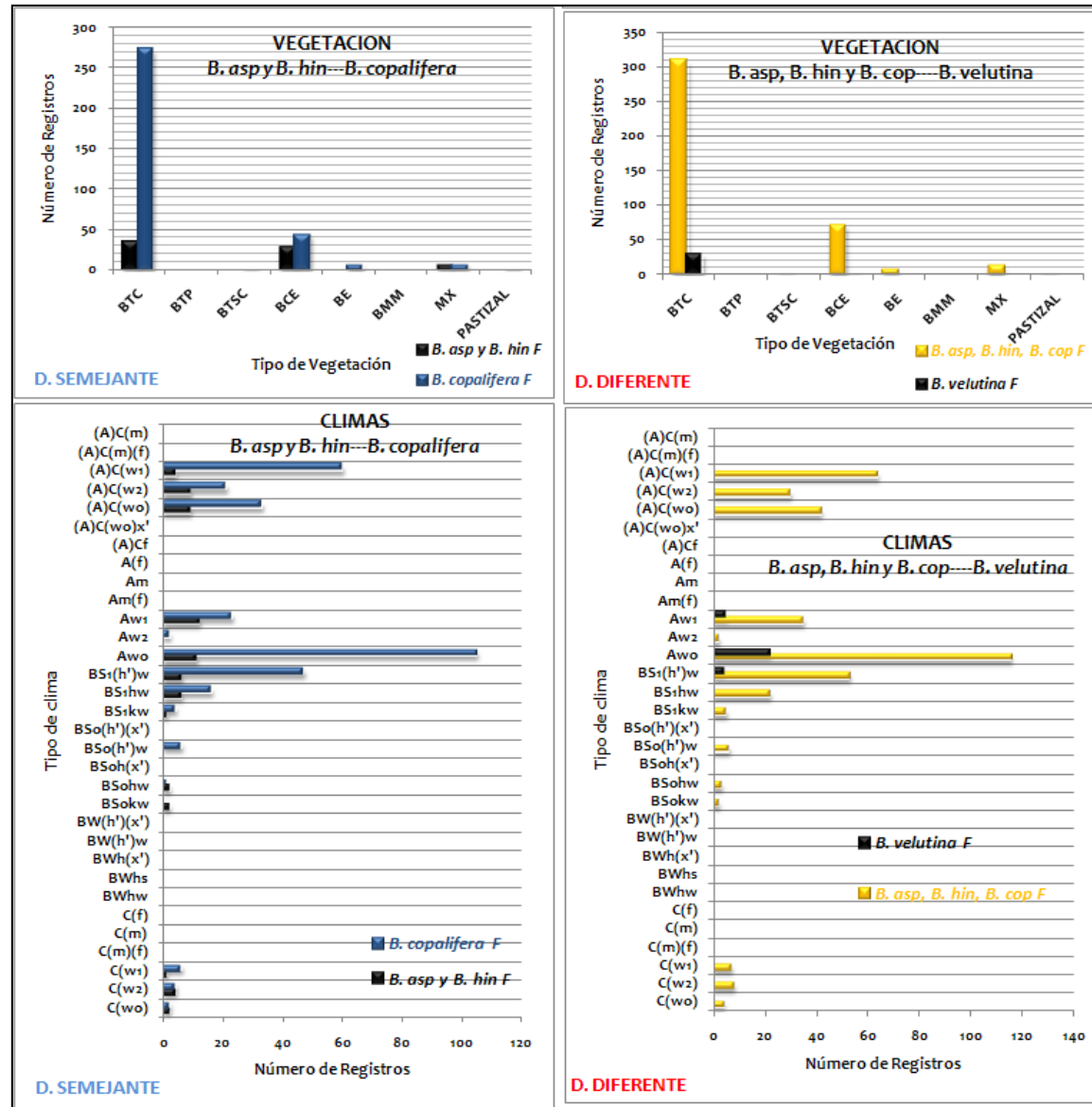


Figura 20 (Continuación)



#### *Clado 4 (formado por *Bursera excelsa*, *B. submoniliformis* y *B. vejar-vazquezii*)*

Las especies hermanas *Bursera submoniliformis* y *B. vejar-vazquezii* tuvieron una distribución ecológica diferente en tres de los cinco factores precipitación, clima y vegetación (Figura 22). Las dos especies son endémicas de Provincia del Balsas, pero su distribución geográfica es casi endopátrica. *B. vejar-vazquezii* únicamente ocupa la parte oriental del Balsas, mientras *B. submoniliformis* abarca la totalidad de la cuenca. En la filogenia de (Becerra, 2003) la relación de parentesco entre ambas especies está sustentada en una gran cantidad de bases de DNA. Sin embargo, la especiación fue muy efectiva, ya que no hay evidencia de hibridación entre individuos de estas especies a pesar de habitar parcialmente las mismas áreas (Figura 21). La mayor área de distribución *B. submoniliformis* puede explicarse entonces por su mayor potencial de dispersión. Ambas especies presentaron dos modas para precipitación y temperatura y tres para altitud. Esto indicaría, errores determinación de las colecciones actuales. Sin embargo, estas especies están fuertemente diferenciadas en su morfología, incluso con respecto a cualquier otra especie de *Bursera*. *B. submoniliformis* es la única especie de la sección *Bullockia* con fruto cubierto por indumento, mientras *B. vejar-vazquezii* tiene grandes folíolos tomentosos en haz y envés. Por lo anterior, una explicación a este hecho puede deberse a la falta de muestreo dentro del espectro ecológico intermedio.

La distribución ecológica de estas especies en relación con la de *B. excelsa* presenta diferencias en todos los factores. Esto se debe a que *B. submoniliformis* y *B. vejar-vazquezii* habitan restringidamente en la depresión del Balsas y la segunda habita principalmente la costa del Pacífico por debajo de los 700 m de altitud, con una distribución mucho más amplia. Dentro de la filogenia de Becerra (2003), la relación entre *B. excelsa* y las otras dos especies está pobremente sustentada.

La distribución ecológica estimada para este clado se caracteriza por precipitaciones entre los 800 y 1000 mm, con temperaturas cálidas a muy cálidas de 24°-26°C, y habitan principalmente en bosques tropicales caducifolios y secundariamente en bosques de coníferas y encinos, con mayor frecuencia en áreas con climas cálidos subhúmedos y secos.



**Figura 21. Distribución de las especies que conforman el clado 4**

Figura 22. Gráficas que muestran las propiedades del dato 4. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

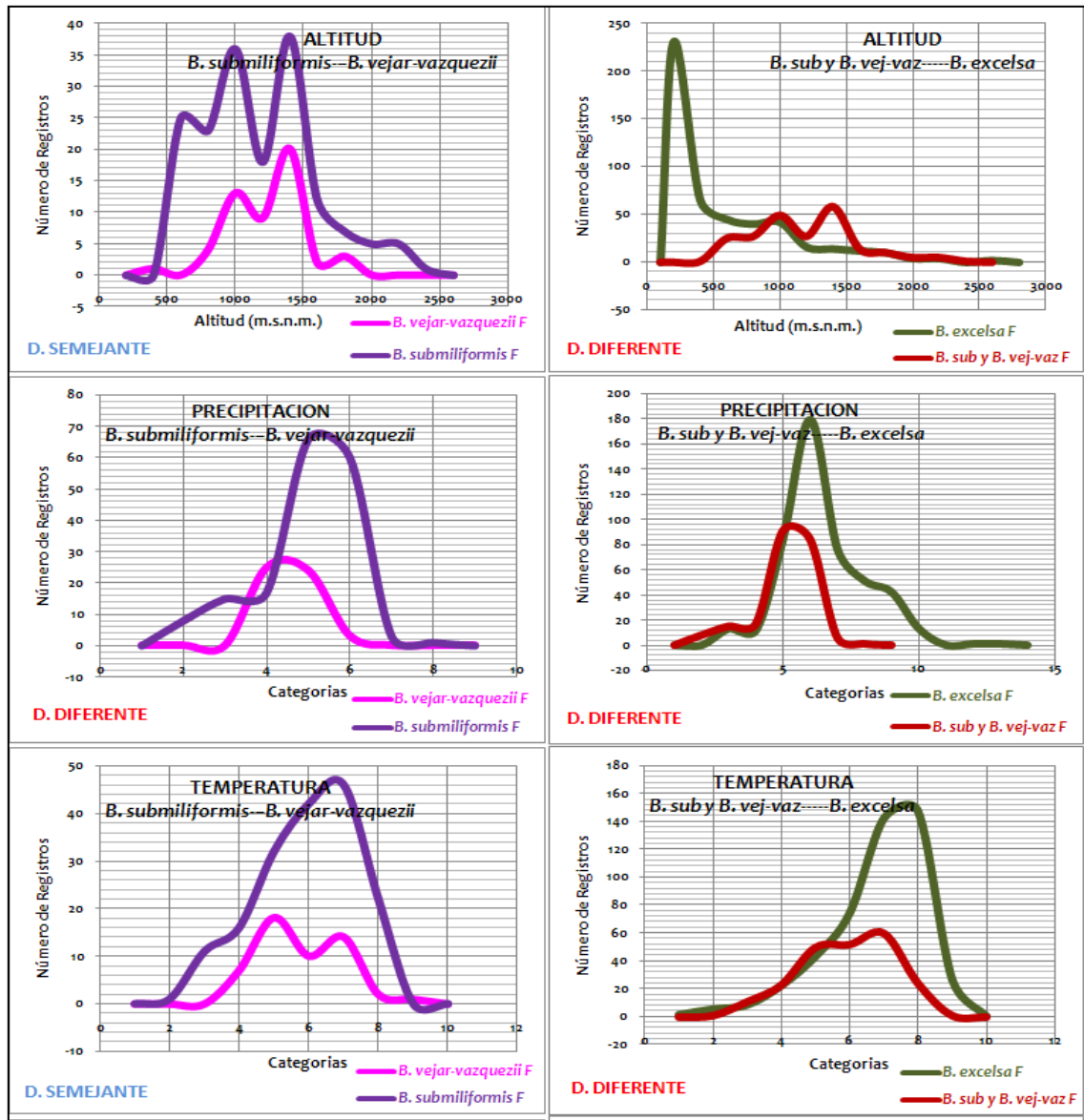
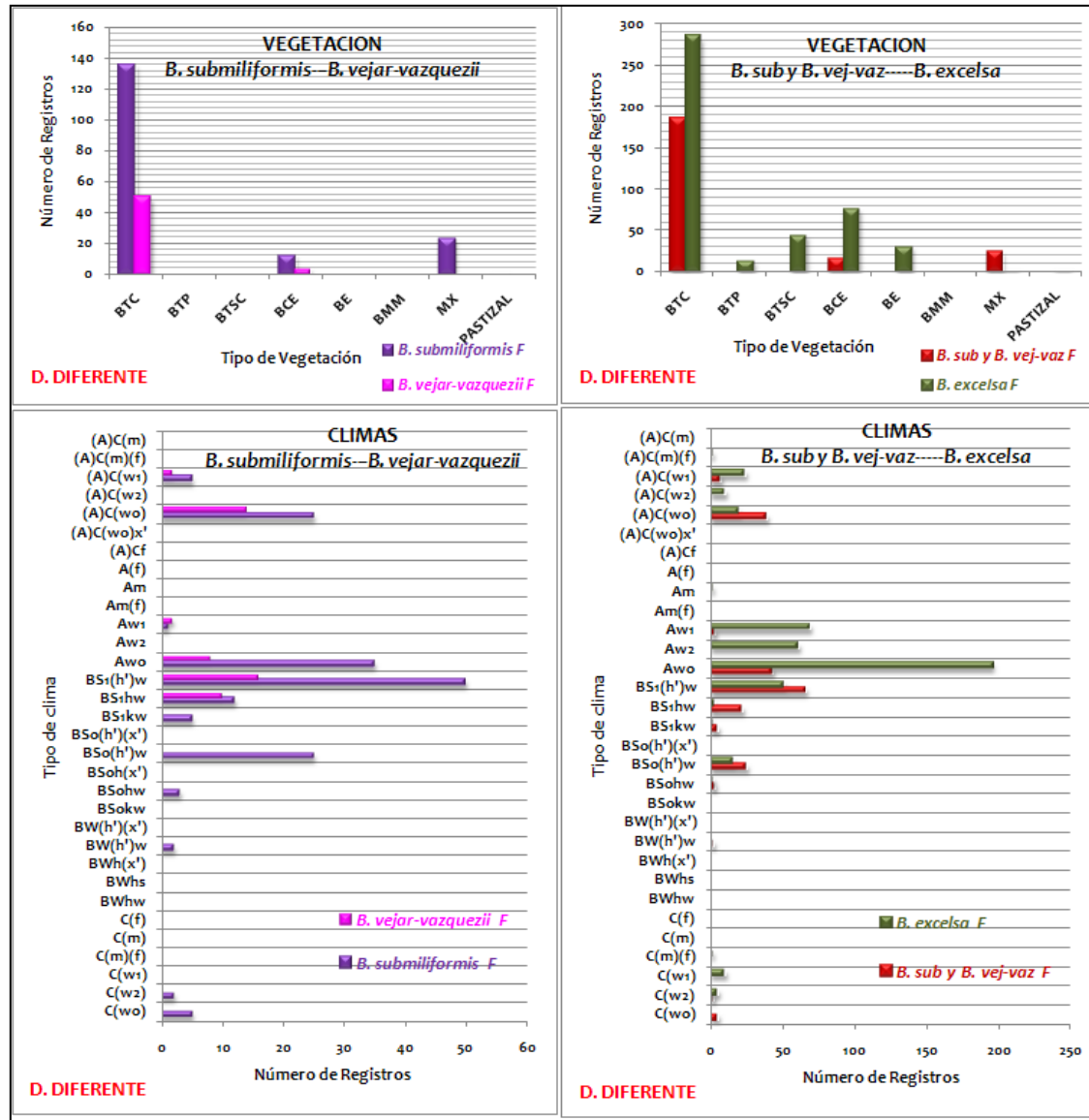




Figura 22 (Continuación)





## Grupo B

### Comparación de las especies del clado 3 (*Bursera asplenifolia*, *B. copallifera*, *B. hintonii* y *B. velutina*) y clado 4 (*Bursera excelsa*, *B. submoniliformis* y *B. vejar-vazquezii*)

La unión de las localidades de todas las especies del clado 3 comparada con las localidades de las especies del clado 4 presentaron diferencias de sus distribuciones en dos de los cinco factores altitud y temperatura (Figura 24). Mientras la mayoría de las especies del clado 4 se distribuyen sobre la costa del Pacífico (Figura 23), en altitudes muy cercanas al nivel del mar, concentrándose la mayoría a no más de 200 m de elevación en temperaturas cálidas de 24° a 26°C, y con menor precipitación; las especies del clado 3 lo hacen a mayor elevación alrededor de los 1400 m y en climas cálidos y semicálidos 20° a 22°C, con precipitaciones mayores, concentrándose más en la depresión del Balsas.

El dominio climático estimado para este grupo mediante la unión de sus localidades, está a una altitud cercana del nivel del mar a 200 m, en intervalos de precipitación entre 800 y 1000 mm con temperaturas cálidas de 24°-26°C, donde predomina una vegetación conformada por bosques tropicales caducifolios y encinares, en su mayoría y secundariamente en matorrales xerófilos; generalmente, las especies de este clado habitan en áreas con climas cálidos y semicálidos subhúmedos (Aw y A(C)w).



Figura 23. Distribución de las especies que conforman el Grupo B

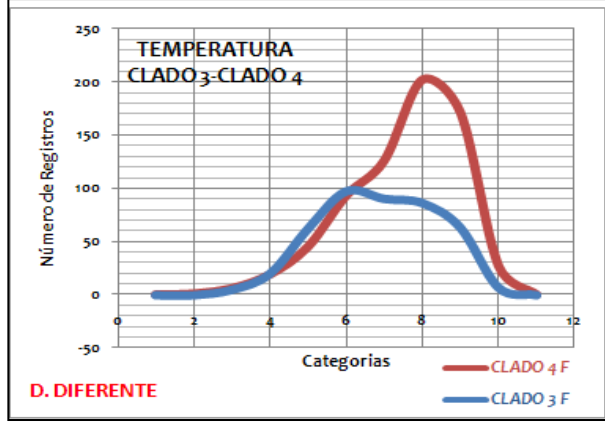
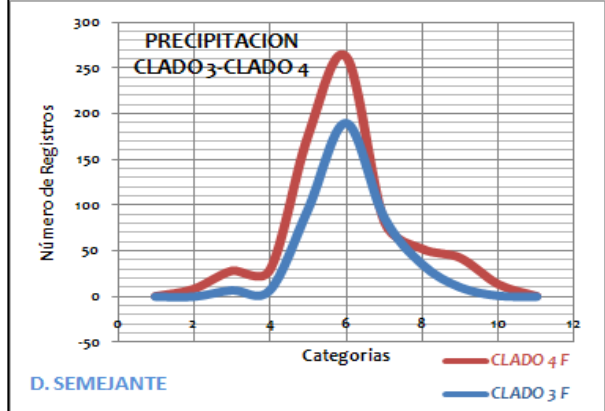
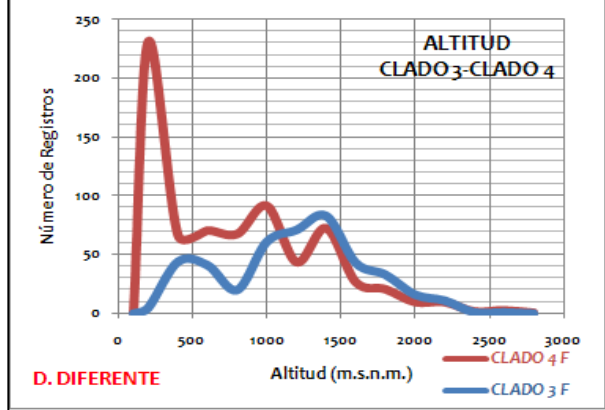
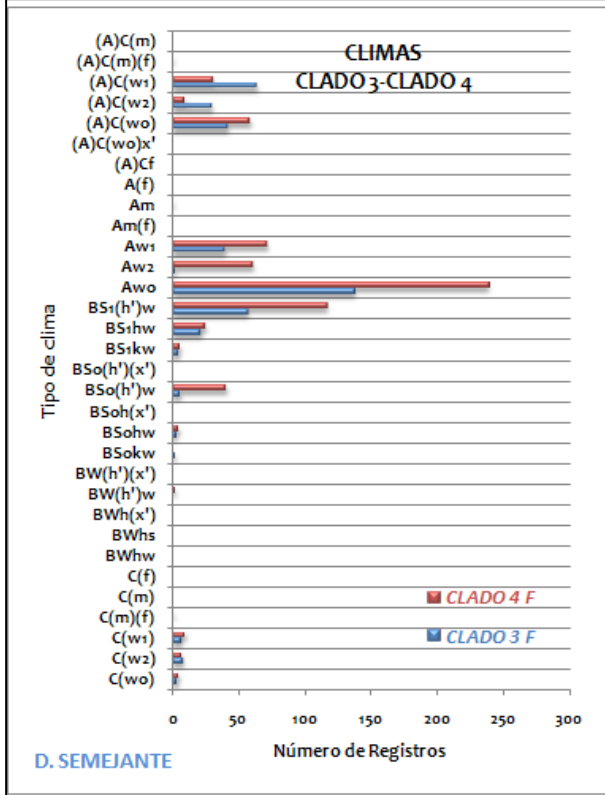
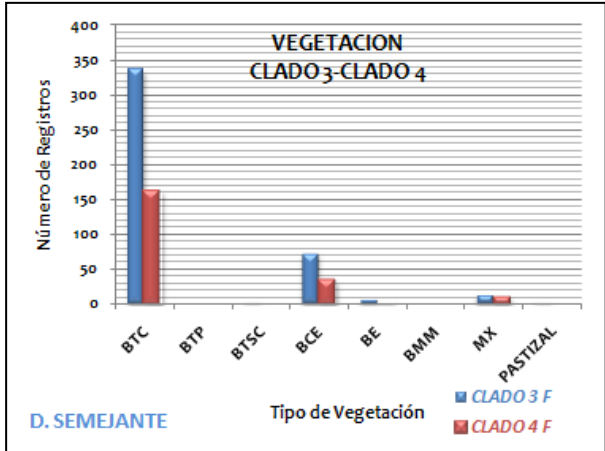


Figura 24. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo B. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

## Sección 1

Comparación de las especies del Grupo A (*Bursera sarukhanii*, *B. bicolor*, *B. filicifolia*, *B. palmeri*, *B. stenophylla*, *B. bipinnata* y *B. hindsiana*) y el Grupo B (*B. asplenifolia*, *B. hintonii*, *B. copallifera*, *B. velutina*, *B. submiformis*, *B. vejar-vazquezii* y *B. excelsa*)

Tienen distribuciones ecológicas diferentes en cuatro de los cinco factores estudiados: altitud, temperatura, precipitación y clima (Figura 26). La mayoría de las especies del grupo A (Figura 25) se distribuyen en altitudes alrededor de los 1600 m, en tanto que las del grupo B lo hacen cerca de los 200 m. La mayoría de las especies de ambos clados habitan dentro de un intervalo de precipitación entre 800 y 1000 mm anuales totales promedio, aunque el grupo A tiene varios registros de lluvia muy bajos. Las localidades de registro de las especies del grupo A caen en la zona térmica semicálida a cálida de 20° a 22°C, mientras las del B lo hacen en la zona cálida a muy cálida de 24° a 26°C. Las especies del grupo B habitan áreas donde predominan los bosques tropicales caducifolios y marginalmente en bosques de coníferas y encinos, mientras el conjunto de especies del A muestran un patrón inverso a éste, abarcan incluso áreas más secas con matorrales xerófilos. Las distribuciones ecológica y geográfica de ambos grupos es mutuamente excluyente y sólo en raros casos la distribución de algunas especies se superponen.

El dominio climático estimado para esta sección abarca una altitud desde cerca del nivel del mar de 200 m hasta un poco más de los 1600 m de elevación, precipitaciones entre 800 y 1000 mm, temperaturas de semicálidas a muy cálidas de 20°-26°C, vegetación que incluye al bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y subtropicales espinosos, así como bosques templados de coníferas y encinos y matorrales xerófilos habita en climas cálidos y semicálidos subhúmedos, en su mayoría.

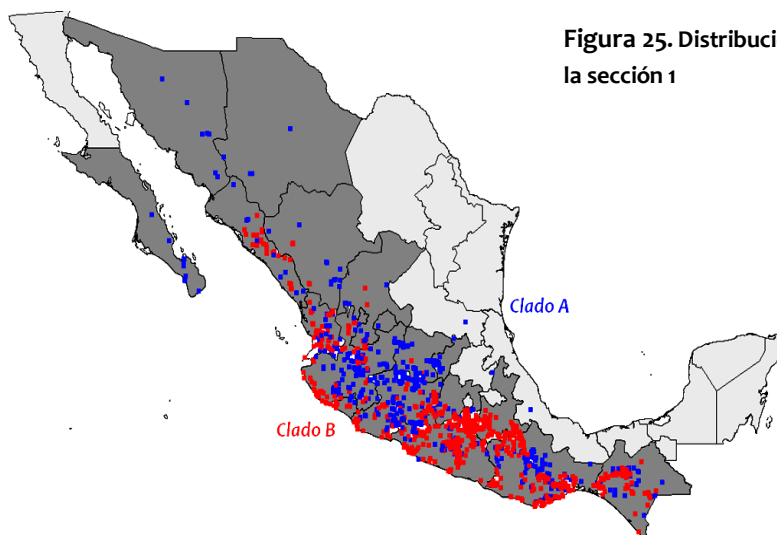


Figura 25. Distribución de las especies que conforman la sección 1

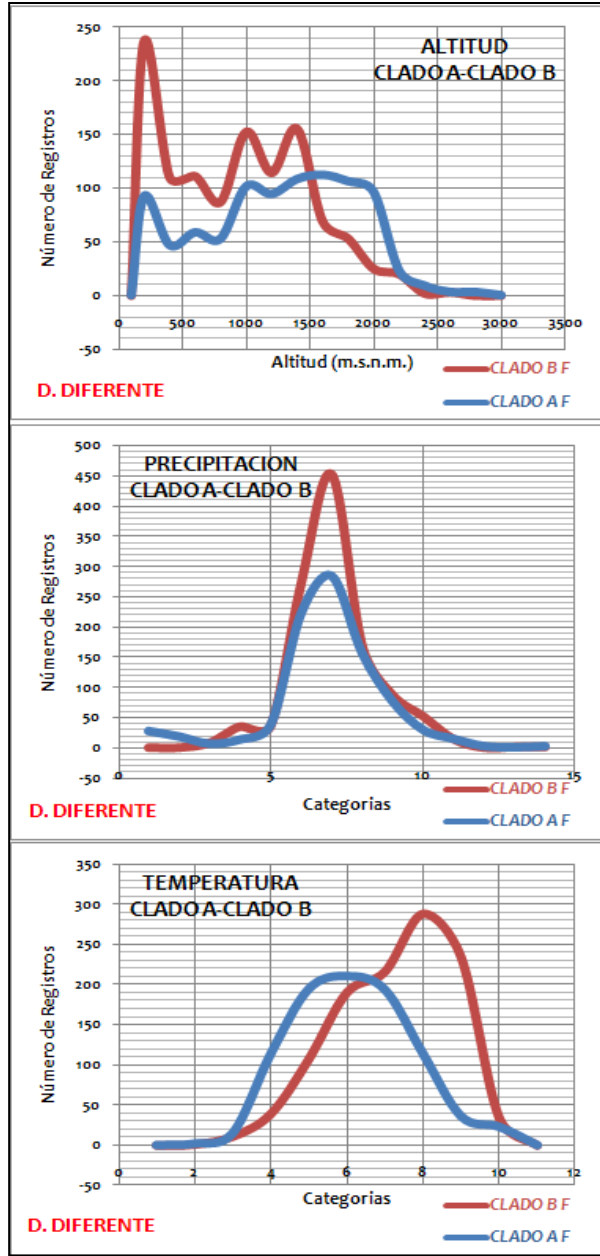
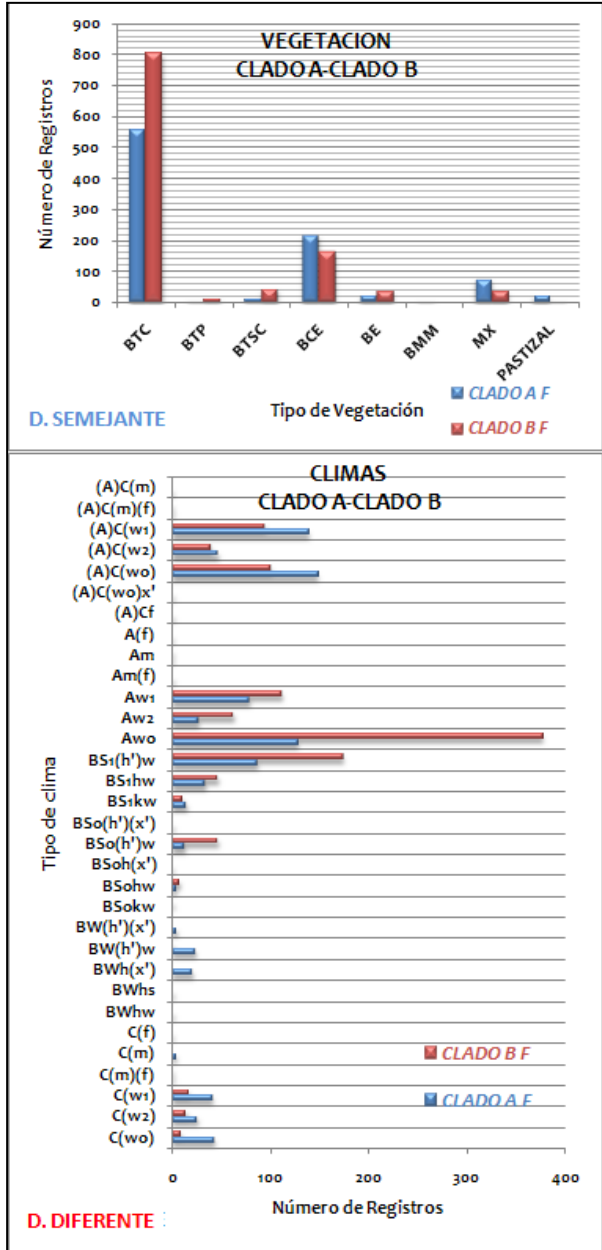


Figura 26. Gráficas que muestran las propiedades del Sección 1. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

## GRUPO GLABRIFOLIA

Tabla 3. Principales propiedades del grupo glabrifolia

No. Ind.	Especie	Vegetación	Altitud (M)	Precipitación Media Anual (Mm)	Temperatura Media Anual (°C)	Clima	Distribución
80	<b>B. biflora</b> (copal, copali, mulatillo amarillo)	BTC, BCE, MX (MX)	601 a 2201 (1401)	400 a 800 (400-500)	14 a 26 (18-20)	Bs	Pue. y Oax.
53	<b>B. bonetii</b>	BTC, BCE (BTC)	1201 a 1601 (1401)	600 a 1000 (800-1000)	18 a 24 (20-22)	(A)C	Gro.
8	<b>B. cerasifolia</b>	MX	201	200 a 300	22 a 24	Bw	B.C.S.
31	<b>B. citronella</b> (almáciga)	BTC, BTSC, BCE (BTC)	201 a 801 (401)	800 a 1200 (1000-1200)	22 a 28 (24-26)	Aw	Col., Gro., Jal., Mich.
53	<b>B. coyucensis</b> (copal)	BTC	201 a 601 (401)	600 a 1200 (800-1000)	26 a 30 (26-28)	Aw, Bs	Gro., Mich.
35	<b>B. epinnata</b>	MX	201 a 601 (201)	100 a 300 (100-200)	18 a 24 (22-24)	Bw	B.C., B.C.S., Col.
298	<b>B. glabrifolia</b> (copal, copalillo, copal blanco, copal hembra)	BTC, BCE, BE, MX, BMM (BTC)	201 a 2201 (1601)	500 a 2000 (1000-1200)	16 a 28 (18-20)	(A)C	Gro., Méx., Mich., Mor., Oax., Pue.
193	<b>B. heteresthes</b>	BTC, BCE, MX (BTC)	201 a 1201 (1001)	400 a 1800 (800-1000)	16 a 28 (24-26)	Aw	Chis., Col., Gro., Jal., Méx., Mich., Oax.
30	<b>B. infernidialis</b>	BTC	201 a 601 (201)	600 a 1000 (600-800)	24 a 28 (26-28)	Bs	Gro., Jal., Mich.
136	<b>B. linanoe</b> (copalillo, linaloé, ulinoé, linaloe, xochicopal)	BTC, BCE, MX (BTC)	601 a 1601 (1201)	300 a 1200 (800-1000)	16 a 28 (22-24)	Aw	Mor., Pue., Gro. y Oax.
58	<b>B. Mirandae</b> (copal, copal santo)	BTC, BCE (BTC)	601 a 2001 (801)	600 a 800	16 a 28 (24-26)	Bs	Pue., Gro. y Oax.
279	<b>B. penicillata</b>	BTC, BTSC, BCE, BE, MX, PTZ (BTC)	201 a 2201 (1601)	400 a 1800 (800-1000)	16 a 28 (20-22)	(A)C	Ags., Chih., Col., Dgo., Gto., Jal., Mich., Nay., Sin., Son., Zac.
45	<b>B. sarcopoda</b>	BTC, BTSC, BCE (BTC)	201 a 1201 (201)	600 a 1200 (800-1000)	22 a 28 (26-28)	Aw	Col., Gro., Jal., Mich., Oax.
93	<b>B. xochipalensis</b>	BTC, BCE (BTC)	601 a 1401 (601)	600 a 1200 (600-800)	18 a 28 (24-26)	Bs	Gro., Oax., Pue.

### *Clado 5 (formado por *Bursera coyucensis*, *B. linanoe* y *B. heteresthes*)*

Las especies hermanas (*B. coyucensis* y *Bursera linanoe*) presentan gran diferencia en factores como altitud, temperatura y clima (Figura 28). Tienen una distribución alopatrica, *B. coyucensis* es endémica de occidente del Balsas a altitudes bajas alrededor de 400 m y una temperatura media anual cálida de 26°-28°C. Por otro lado, al este de la Sierra de Taxco, *B. linanoe* tienen una distribución geográfica y ecológica mayor dentro de un intervalo de temperaturas mayor, pero con valores promedio menores, en la zona térmica cálida de 24°-26°C. *B. lináloe* habita áreas generalmente por arriba de los 800 m de altitud, abarcando tanto la porción oriental de Balsas (alto Balsas), los lomeríos adyacentes al Valle de Tehuacán – Cuicatlán y la parte alta de la cuenca de los ríos Tehuantepec y Verde (Valles Centrales de Oaxaca) (Figura 27). Las diferencias y semejanzas de sus dominios climáticos son posiblemente producto de eventos tectónicos y cambios en el clima que hicieron posible la especiación.

*B. coyucensis* y *B. heteresthes* tuvieron cuatro factores distintos de los cinco altitud, temperatura, clima y vegetación. A pesar de ocupar ambas especies el Balsas occidental, su distribución es alelopátrica. *B. heteresthes* ocupa las elevaciones mayores dentro de la cuenca, además otra área por fuera del Balsas, en la costa de Oaxaca. En el análisis realizado por Becerra (2003) se tomo muestras de la parte norte, por lo que hay una fuerte relación de parentesco con *B. coyucensis* y *B. linanoe*, con quienes no comparte claramente el dominio climático. El aislamiento geográfico explica porque los dominios climáticos de estas tres especies son diferentes: la unión de localidades de las dos especies hermanas comparada con *B. heteresthes* muestra que tienen solo dos factores diferentes de los cinco estudiados altitud y temperatura.

La distribución ecológica estimada para las especies de este clado muestra una elevación media muy cerca del nivel del mar 201 m, precipitación de 800 a 1000 mm, temperaturas cálidas de 24°-26°C, y una vegetación compuesta principalmente de bosques tropicales caducifolios, y marginalmente en matorrales xerófilos y bosques tropicales subcaducifolios, en climas cálidos subhúmedos y secos en su mayoría.



Figura 28. Gráficas que muestran las propiedades del clado 5. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

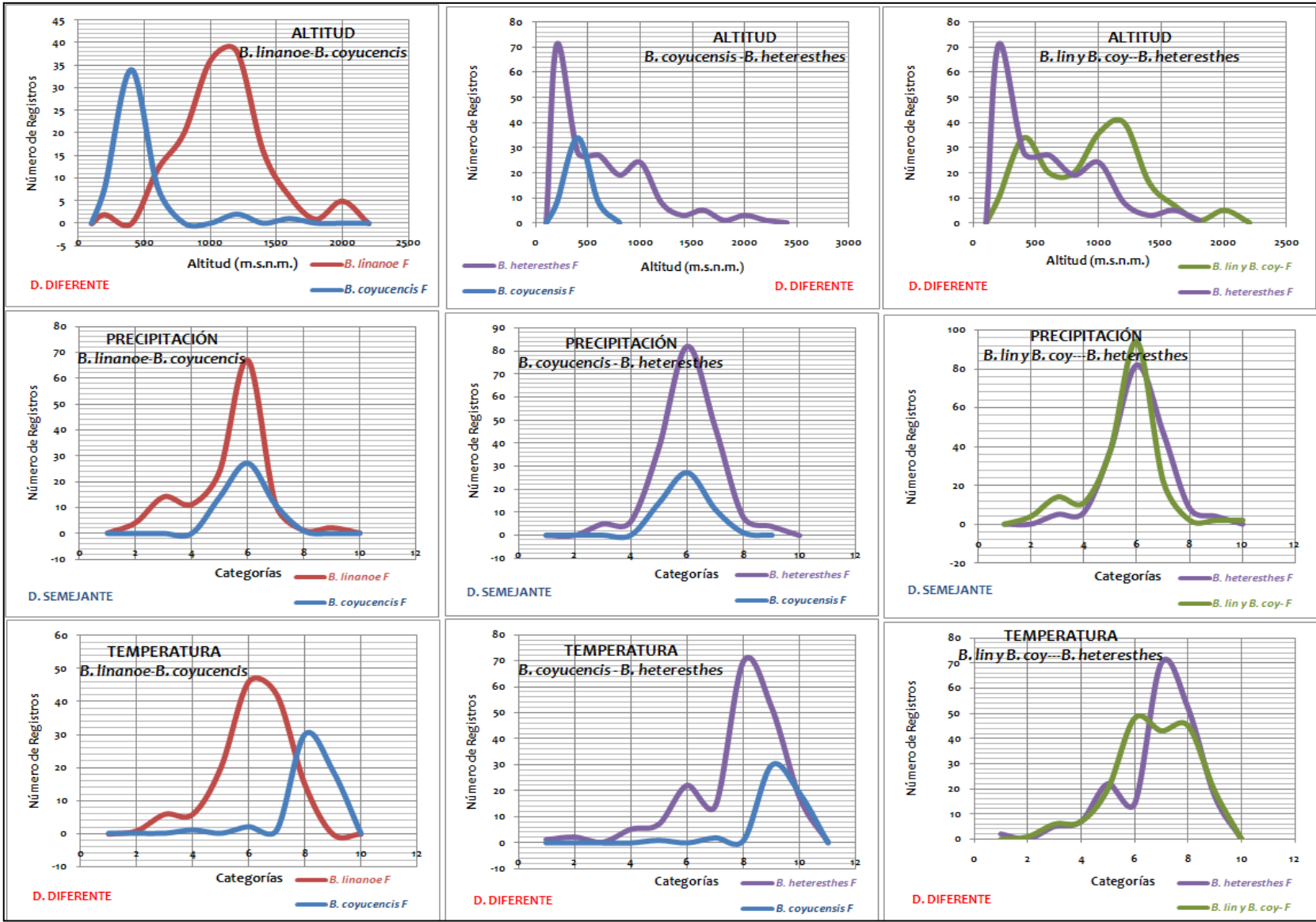




Figura 28 (Continuación)





### Clado 6 (formado por *Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis*)

Este clado está formado solo por dos especies, *Bursera xochipalensis* y *B. glabrifolia*, entre las cuales hubieron diferencias en todas las variables del dominio climático (Figura 30), aunque su distribución pareciera ser endopátria. En un análisis más reciente (Espinosa O. D., 2009) se mostró que *B. xochipalensis* y *B. glabrifolia* solo tienen un contacto marginal, ya que la distribución de *B. glabrifolia* circunda el área de distribución de *B. xochipalensis*. Por lo tanto, la relación entre las dos áreas es de alelopatría.

*B. xochipalensis* es endémica del la cuenca oriental del Balsas y ocupa la parte más caliente entre 24-26°C y en una región seca de 600-800 mm de ella, mientras la distribución de *B. glabrifolia* es mucho más amplia, abarcando la totalidad del Balsas, además del Valle de Tehuacán – Cuicatlán y los Valles Centrales de Oaxaca (parte alta de las cuencas de los ríos Tehuatepec y Verde) (Figura 29). Las distribuciones ecológicas de ambas especies son significativamente diferentes y muestran una marcada diferenciación altitudinal entre ellas que repercutió en la diferenciación de las temperaturas e incluso en la distribución anual de lluvias.

La distribución ecológica estimada para todo este clado esta caracterizada por una altitud media de alrededor de los 1400 m, precipitación media anual total de entre 600 y 1000 mm, temperaturas semicálidas de 18-24°C y habitan principalmente en bosques tropicales caducifolios con climas cálidos, secos y templados en su mayoría.



Figura 29. Distribución de las especies que conforman el clado 6

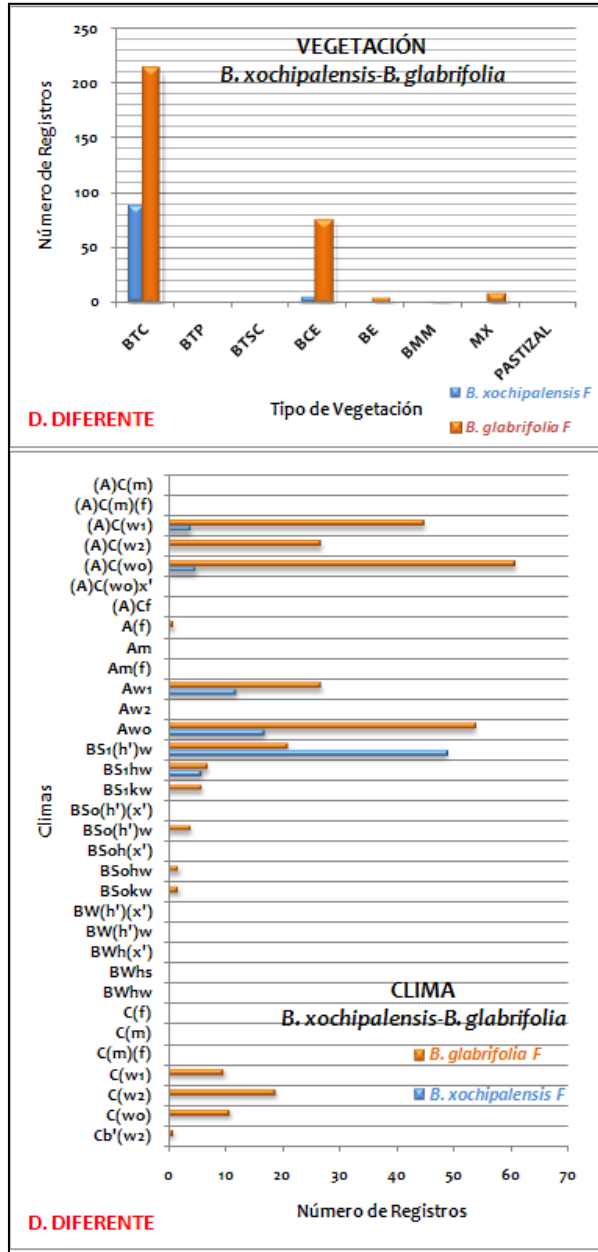
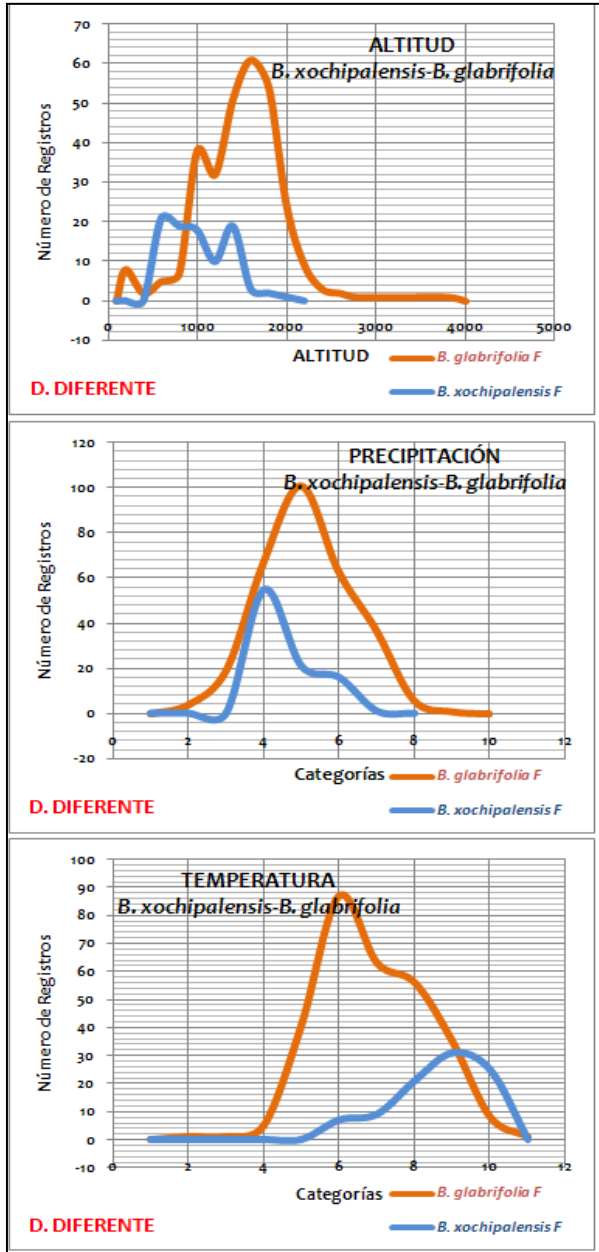


Figura 30. Gráficas que muestran las propiedades del clado 6. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

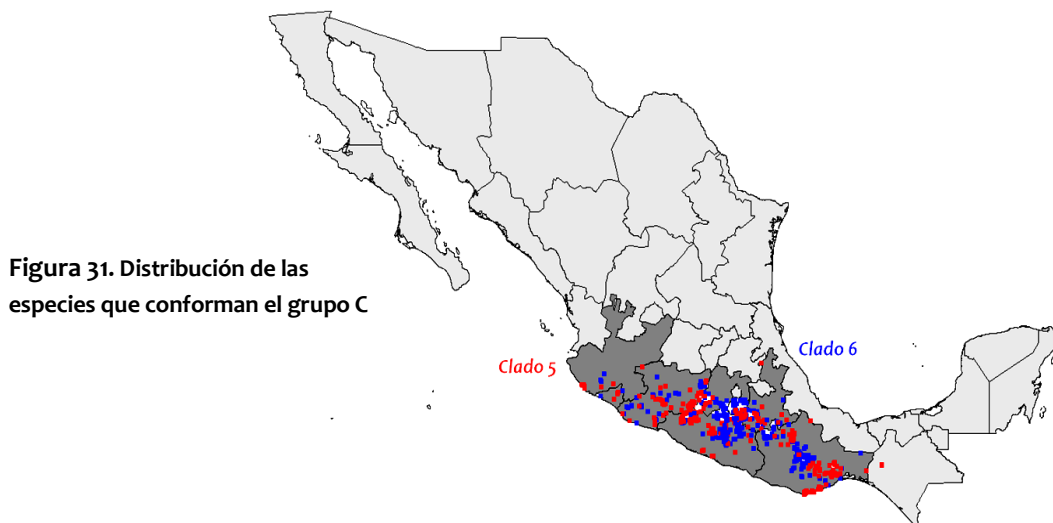
### Grupo C

#### Comparación de las especies del clado 5 (*Bursera coyucencis*, *B. linanoe* y *B. heteresthes*) y clado 6 (*Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis*)

El clado 5 y el clado 6 tienen distribuciones diferentes en tres de los cinco factores estudiados: altitud, temperatura y precipitación (Figura 32). La distribución de los dos conjuntos de especies son aparentemente homopátricas (Figura 31). Sin embargo, sus distribuciones ecológicas son consistentemente excluyentes. Las especies del clado 5 ocupan elevaciones más bajas de hasta 200 m con menor precipitación entre 800 y 1000 mm anuales, y temperaturas de 24° a 26°C, la vegetación predominante abarcan principalmente los bosques tropicales caducifolios de la cuenca del Balsas y la costa sur del pacífico mexicano, secundariamente ocupan los bosques tropicales subcaducifolios (*B. heteresthes*) y los matorrales xerófilos (*B. coyucencis*) y marginalmente pueden habitar los bosques templados de coníferas y encinos y el clima que van desde cálidos a semicálidos, y secos a subhúmedos.

Por el contrario, el clado 6 (*B. xochipalensis* y *B. glabrifolia*) habita en altitudes mayores (hasta 1400 m) dentro de un intervalo de precipitación media anual total de 600 a 1000 mm y temperaturas de 18 a 20°C. La vegetación donde habitan es con mayor frecuencia el bosque tropical caducifolio y secundariamente los bosques de coníferas y encinos y el matorral xerófilo, en climas cálidos, secos y templados.

El dominio climático estimado para la unión de localidades este grupo ocupa una área extensa ubicada entre el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur (cuenca del Balsas, Valle de Tehuacán – Cuicatlán y Valles Centrales de Oaxaca). Sólo *B. heteresthes* tienen registros sobre la costa sur del Pacífico mexicano. La altitud se encuentra alrededor de los 1000 m, precipitaciones de 800 a 1000 mm, temperaturas de cálidas a muy cálidas de 24°-26°C), y en una vegetación de bosque tropical caducifolio, bosques de coníferas y encinos, bosque espinoso y matorral xerófilo y habita climas cálidos, secos y templados.



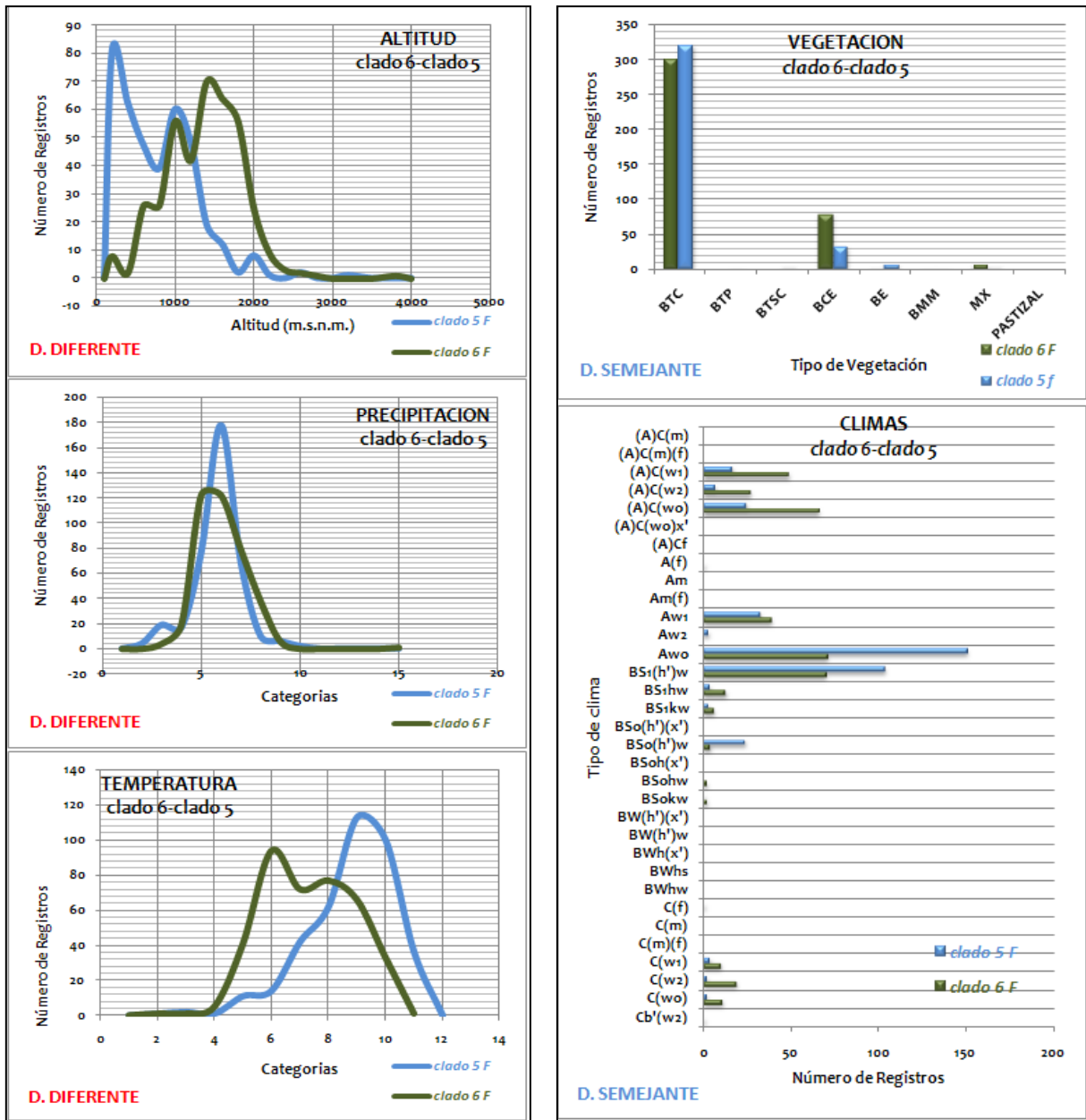


Figura 32. Gráficas que muestran las propiedades del grupo C. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

**Clado 7 (formado por *Bursera citronella*, *B. epinnata*, *B. infernidualis* y *B. penicillata*)**

*Bursera penicillata* y *B. citronella* forman un clado, cuyas áreas de distribución no alcanza a penetrar la cuenca del Balsas. Sin embargo, entre ellas hay claras diferencias en su distribución geográfica, que las distingue como especies hermanas con distribuciones alopátricas. Esto a su vez repercute en las diferencias que muestran en los cinco factores estudiados (Figura 34). *B. penicillata* ocupa la parte del centro y norte del Eje Neovolcánico, especialmente las partes semicálidas de las cuencas de los ríos Santiago y Lerma, y las áreas semicálidas al sur de la Sierra Madre del Sur, sobre la vertiente del

Pacífico. La segunda habita la costa de Michoacán, Colima y Jalisco (cuencas de los ríos Armería y Coahuayana), pero en su parte más cercana a la costa, donde el clima es mucho más cálido (Figura 33). Las diferencias en el dominio climático indican que las barreras geográficas provocaron el aislamiento reproductivo.

Por otra parte, a pesar que *B. citronella* y *B. infernidalis* son especies de distribución costera, existen entre las distribuciones de ambas, diferencias en tres factores ecológicos precipitación, clima y vegetación. *B. citronella* habita en regiones donde dominan los climas más húmedos de la costa, mientras *B. infernidalis* solo se distribuye en una pequeña área muy cerca de la desembocadura del Balsas, en un ambiente más seco. El área del Infiernillo ha sido citado como posible refugio para especies de distribución tropical durante la glaciación del pleistoceno. Sin embargo, esta especie y las otras dos especies más cercanamente emparentadas con ella (*B. citronella* y *B. penicillata*) son mutuamente alopátricas, en tanto que el modelo de refugios pleistocénicos presupone distribuciones concéntricas con otras especies del mismo linaje. Al unir las localidades de las especies hermanas en una comunidad única y compararla con *B. infernidalis* tenemos diferencias en todos sus dominios climáticos. Lo mismo ocurrió al unir las tres especies más cercanas *B. citronella*, *B. infernidalis* y *B. penicillata* en relación con *B. epinnata*. Este último hecho es evidente, debido a que esta especie está ampliamente separada del resto de las especies del clado al norte del Trópico de Cáncer, circundes parcialmente el Golfo de California (en la península de Baja California y norte de Sonora) el cual se separó del Pacífico mexicano hace apenas 6 millones de años.

La distribución ecológica estimada para este clado mediante la unión de sus localidades que se ubica a una altitud media de 1600 m, precipitación media anual total entre 800 y 1000 mm, temperaturas de 20° a 24°C, habitan principalmente en el Bosque tropical caducifolio tocando marginalmente el matorral xerófilo y en climas cálidos, secos y templados en su mayoría.

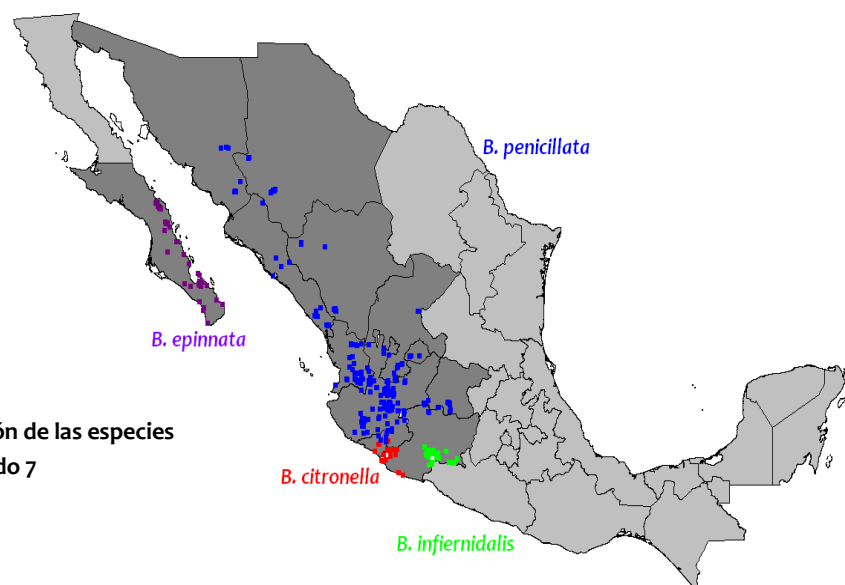


Figura 33. Distribución de las especies que conforman el clado 7

Figura 34. Gráficas que muestran las propiedades del clado 7. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

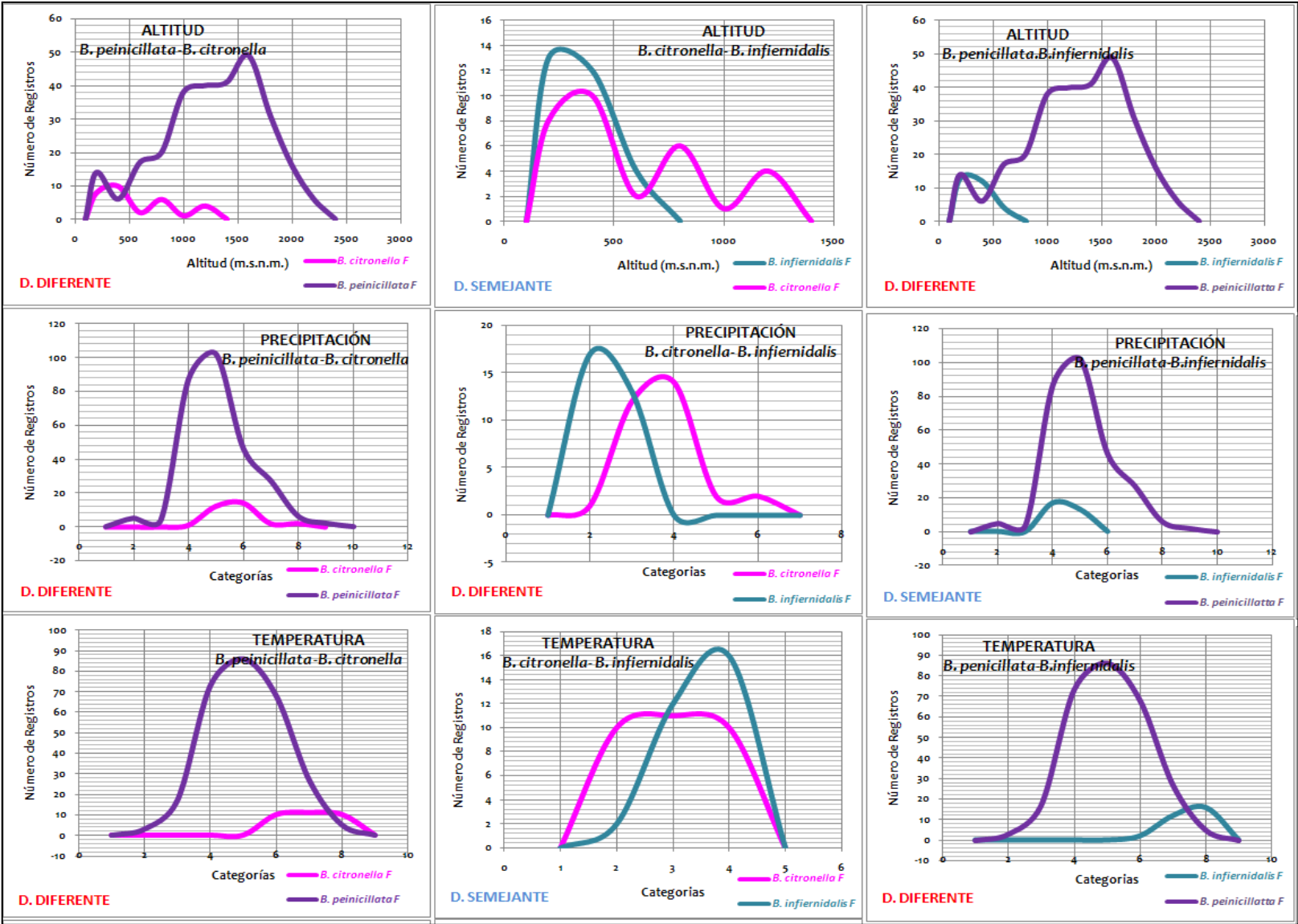


Figura 34 (Continuación)

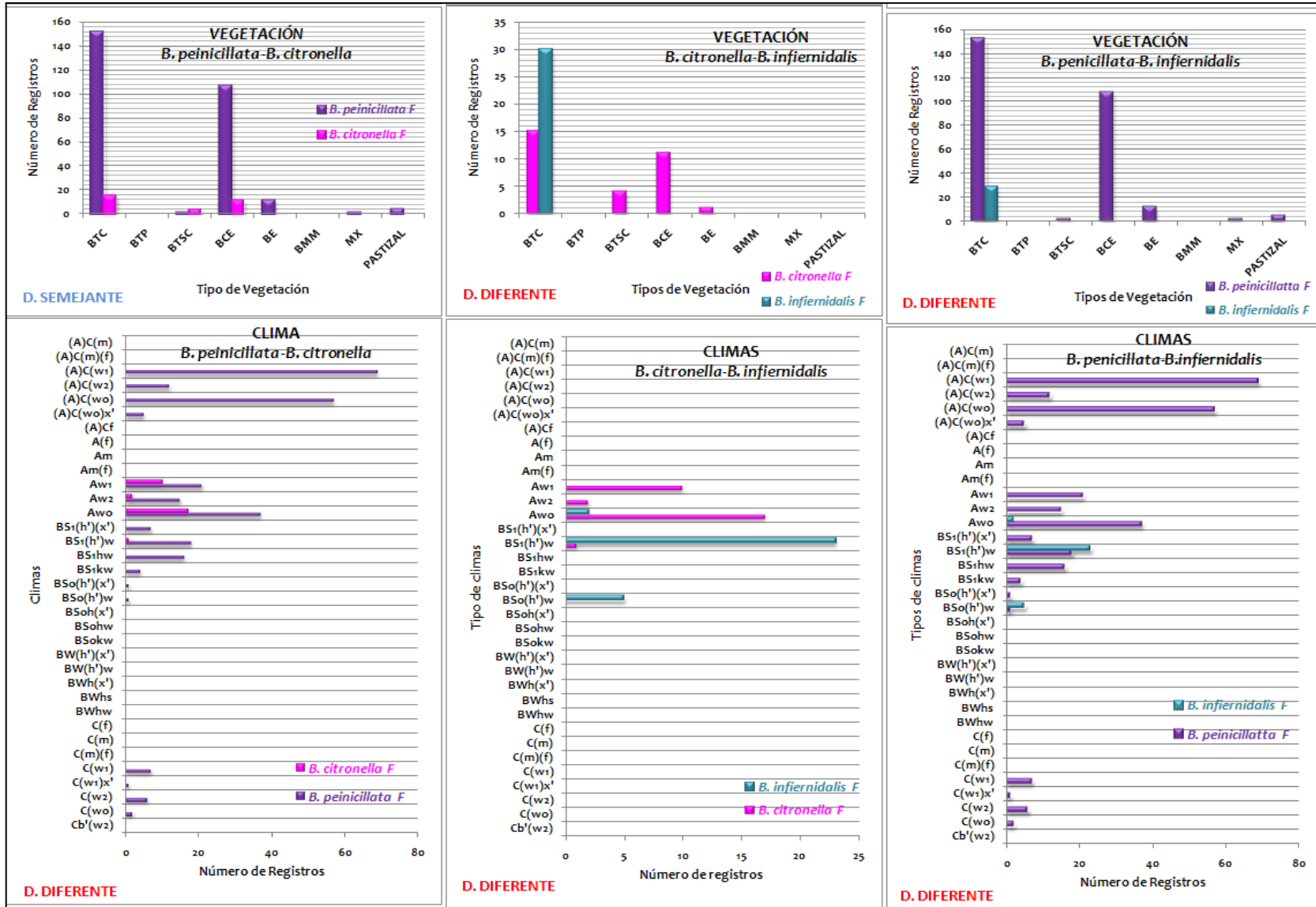




Figura 34 (Continuación)

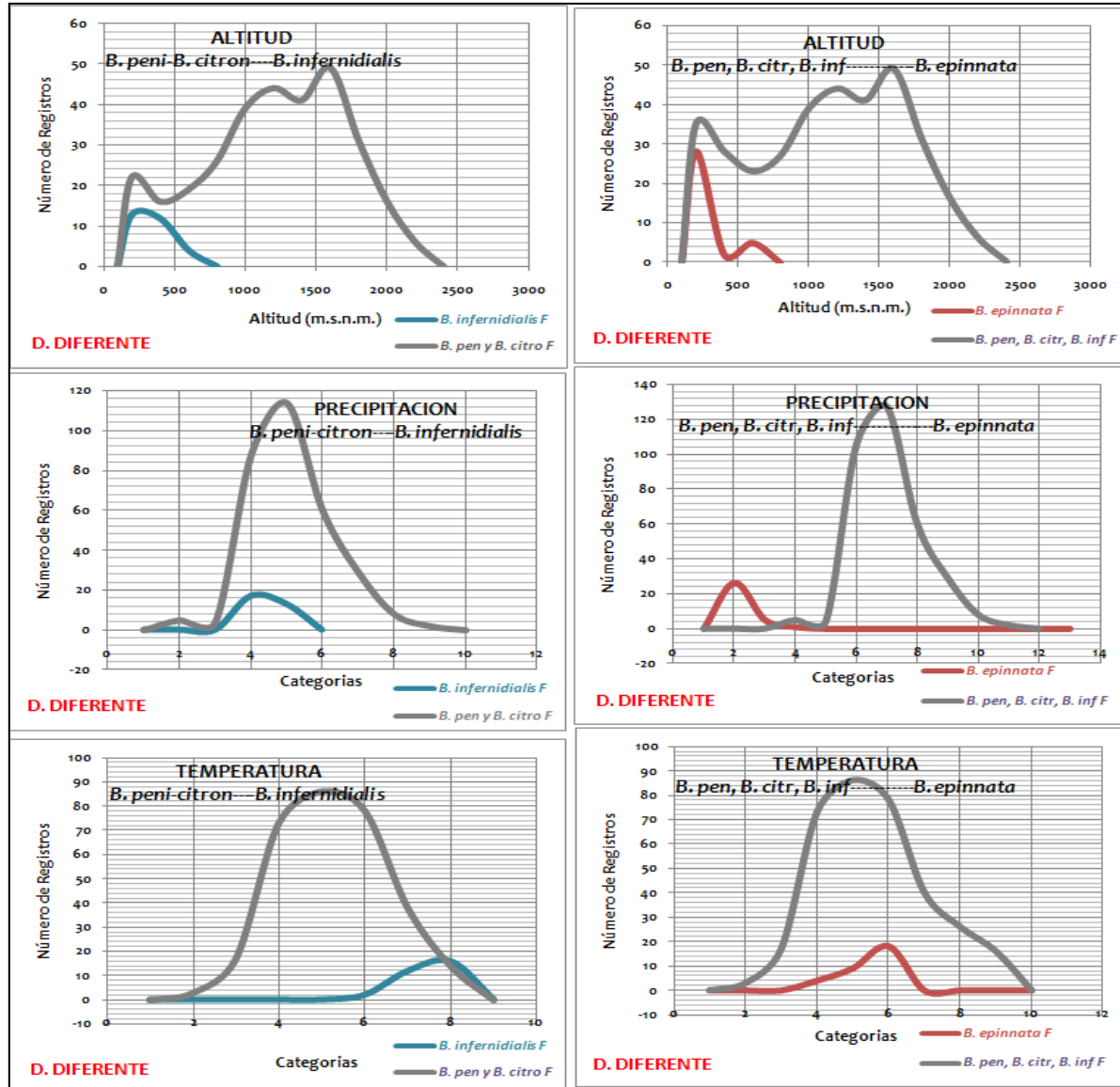
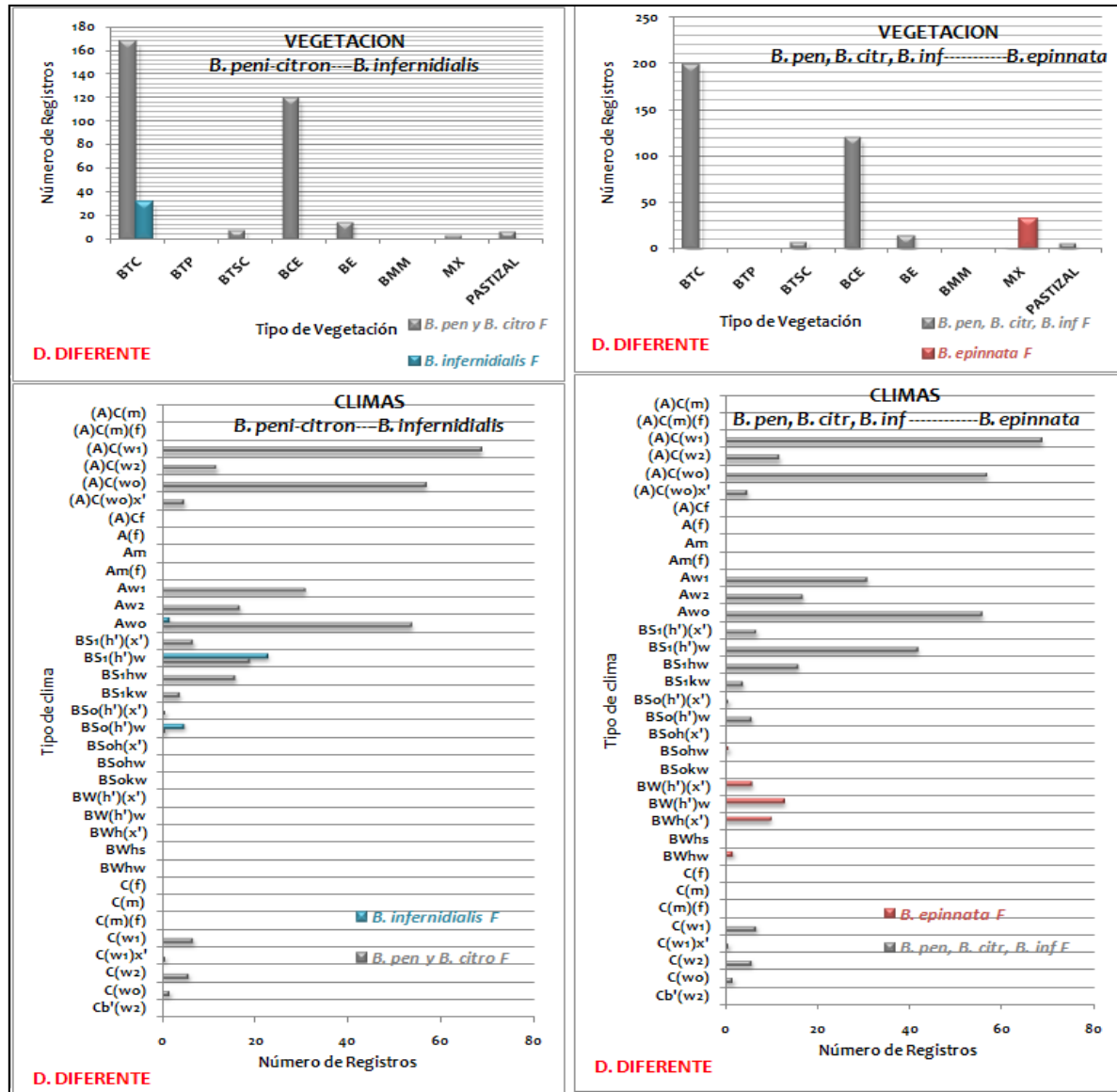




Figura 34 (Continuación)



### Clado 8 (formado por *Bursera biflora*, *B. bonetii* y *B. mirandae*)

*Bursera bonetii* y *B. mirandae* tienen distribuciones ecológicas mutuamente discriminantes (Figura 36). A pesar de que ambas especies comparten una distribución aparentemente homopátrica, las dos se distribuyen en la cuenca oriental del Balsas, sus distribuciones están separadas por la orografía. Una es endémica de la parte más elevada y sureña Cañón del Zopilote (*B. bonetii*), asociada a palmares de *Brahea dulcis* que crecen en suelos altamente alcalinos sobre rocas calizas, en tanto que *B. mirandae* se encuentra en la parte baja y alrededores del mismo cañón en suelos someros más calientes y secos. Las diferencias en sus condiciones climáticas coinciden con la alopatría entre sus distribuciones, lo cual pudo haber sido el factor que aisló genética y reproductivamente a las subpoblaciones ancestrales. El Cañón del Zopilote también ha sido citado como refugio pleistocénico (Toledo – Manzur, 1984) por lo que se esperaría que las especies de este clado tuviesen distribuciones ecológicas semejantes, una vez que el clima volvió a su estado tropical subhúmedo.

Al comparar *B. mirandae* con *B. biflora* se obtuvieron diferencias en cuatro de los cinco factores ecológicos considerados precipitación, temperatura, clima y vegetación. Ya que *B. biflora* es endémica del Valle del Tehuacán, la cual es un área muy árida en relación con la cuenca del Balsas, separada de ella por la Sierra Mixteca (Figura 35). La separación de la cuenca del Balsas del actual Valle de Tehuacán – Cuicatlán fue propuesto por Miranda (1942) como la explicación de la presencia de especies hermanas separadas por la misma sierra. Por lo tanto, esta explicación puede extrapolarse a la alopatría entre *B. biflora* y el ancestro de *B. bonetii* y *B. mirandae*. Como era de esperarse, las distribuciones ecológicas de las especies hermanas *B. bonetii* y *B. mirandae* en relación con la de *B. biflora* son mutuamente discriminantes.

La distribución ecológica estimada para este clado mediante la unión de sus localidades muestra una altitud media de 1400 m, precipitación de 600 a 800 mm, temperaturas medias entre 18° y 20°C, vegetación compuesta principalmente de bosques tropicales caducifolios, marginalmente matorral xerófilo en climas cálidos y templados y subhúmedos a secos en su mayoría.



Figura 36. Gráficas que muestran las propiedades del clado 8. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

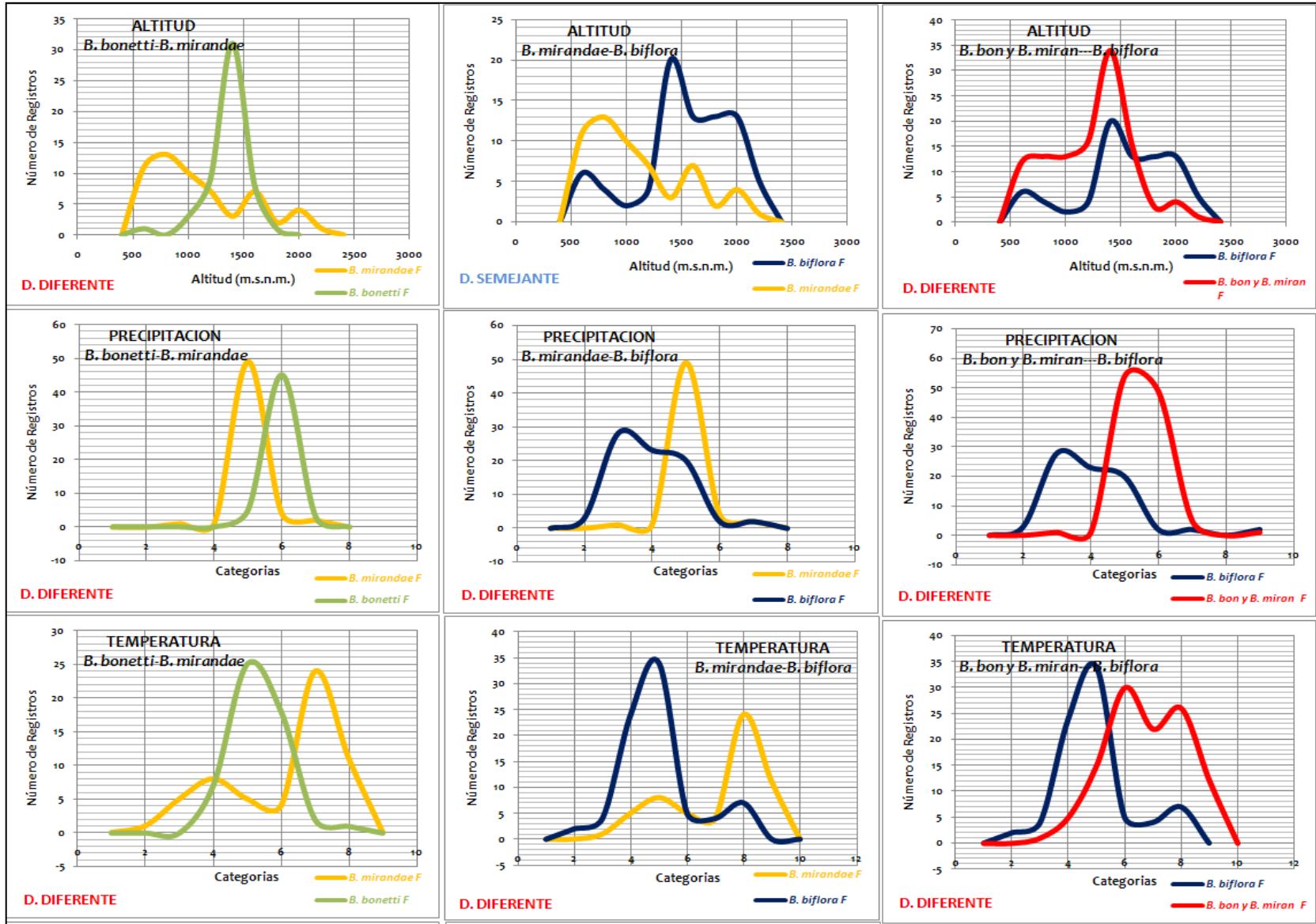


Figura 36 (Continuación)



### **Clado 9 (formado por *Bursera cerasifolia* y *B. sarcopoda*)**

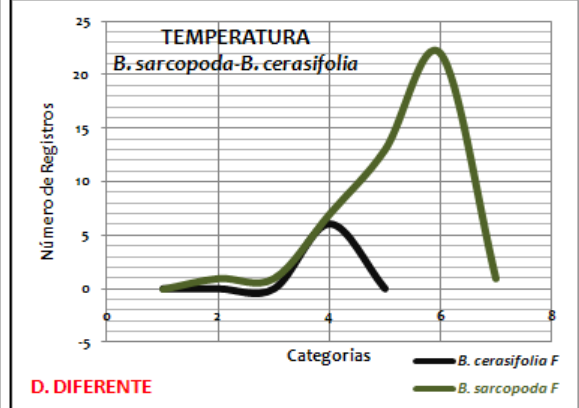
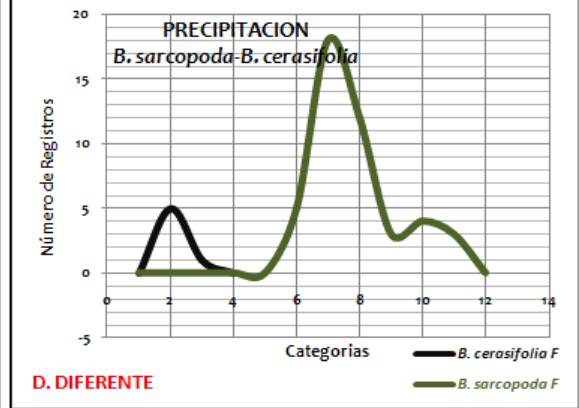
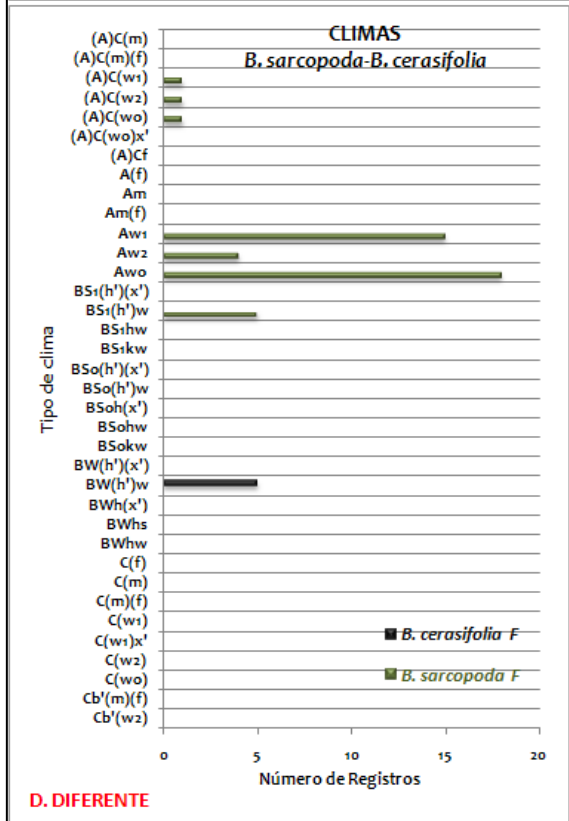
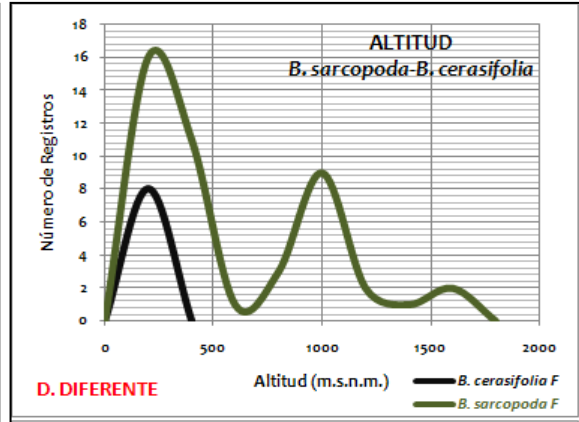
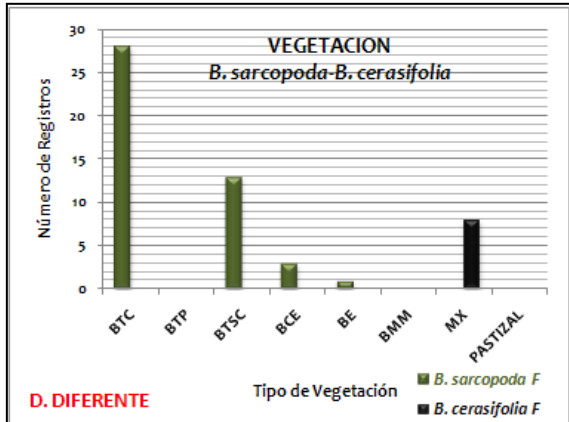
Las especies presentaron diferencias marcadas en sus distribuciones tanto geográficas como ecológicas (Figura 38). *B. sarcopoda* ocupa parte de la costa del pacífico sur de México (Costa Chica de Guerrero y Oaxaca) y la parte del Balsas más cercana a la costa, mientras que *Bursera cerasifolia* es endémica de la Provincia del Cabo, en la Península de Baja California (Figura 37).

La hermandad de que estas especies es dudosa, tanto por la consistencia del clado en la filogenia molecular (Becerra, 2003), como por el hecho de que hay otra especie, nombrada provisional como *B. ruticola*, que se relaciona estrechamente con *B. cerasifolia*, pero de la cual se desconocen sus localidades de registro. Ambas son endémicas de la misma región del Cabo y sólo las separa la Sierra de la Laguna. Por ello se decidió comparar a *B. cerasifolia* con la siguiente especie más cercana *B. sarcopoda*. Los dominios climáticos diferentes indican que el aislamiento geográfico fue la principal causa de aislamiento reproductivo entre *B. sarcopoda* y el ancestro de *B. cerasifolia* y *B. ruticola*. Esto posiblemente se dio cuando se separó la costa del Pacífico de la Península de Baja California. La distribución ecológica estimada para el clado *B. sarcopoda* y *B. cerasifolia* mediante la unión de sus localidades es que se centra en una altitud media cercana al nivel del mar de 200 m, precipitaciones anuales totales medias entre 800 y 1000 mm, temperaturas generalmente muy cálidas de 26°-28°C, con distribución en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos y en climas cálidos y secos semiáridos.



Figura 37. Distribución de las especies que conforman el clado 9

Figura 38. Gráficas que muestran las propiedades del clado 9. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.



### Grupo D

#### Comparación de las especies del clado 8 (*Bursera biflora*, *B. bonetii* y *B. mirandae*) y clado 9 (*Bursera cerasifolia* y *B. sarcopoda*)

El clado 8 y el clado 9 tienen diferente distribución en los cinco factores estudiados (Figura 40). Estos clados tienen una distribución claramente alopatrica. El clado 9 domina en altitudes muy bajas y, por lo mismo, en temperaturas altas de 26°-28°C, en un régimen de lluvia subhúmedo de 800-1000 mm, superior al clado 8 de 600-800 mm, el cual puede superar los 2000 m, y habitar en temperaturas bajas de 18°-20°C (Figura 39).

Los dos clados predominan en bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, aunque en el clado 9 se inclina en el bosque tropical subcaducifolio y en climas cálido tropical y secos, mientras que el clado 8 se inclina hacia una distribución en bosques de coníferas y encinos y en climas cálidos y secos.

El dominio climático estimado para el grupo D mediante la unión de sus localidades, está a una altitud media de 1400 m, precipitación de 600 a 800 mm, temperaturas semicálidas de 18°-20°C, donde predominan los bosques tropicales caducifolios, y secundariamente los bosques de coníferas y encinos, bosques espinosos y matorrales xerófilos; y habitan en climas cálido tropical y secos.

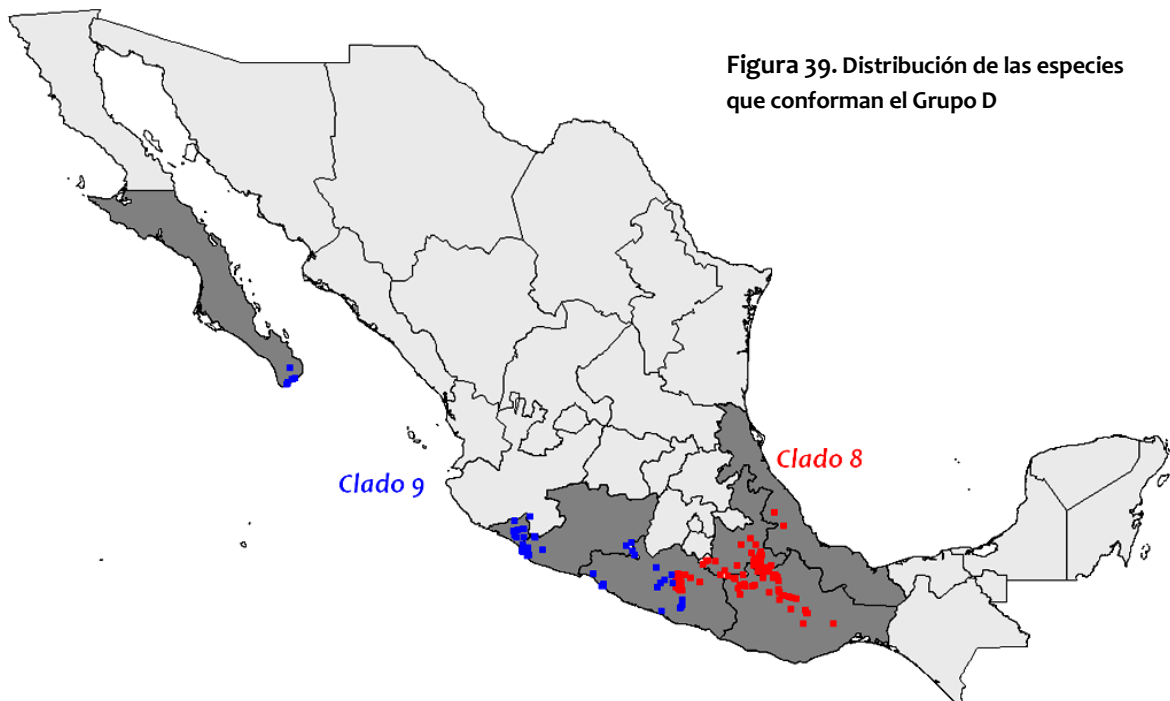
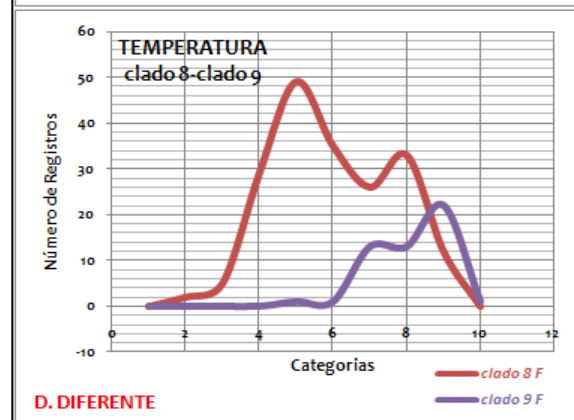
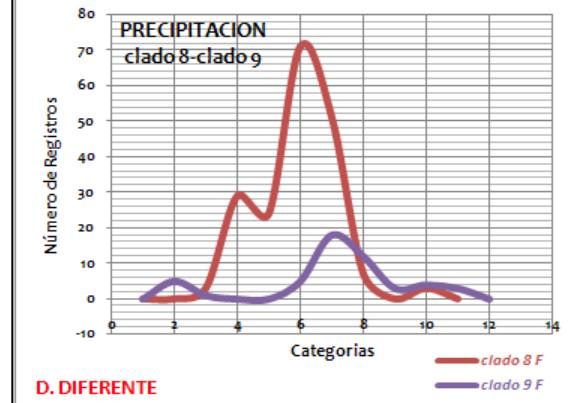
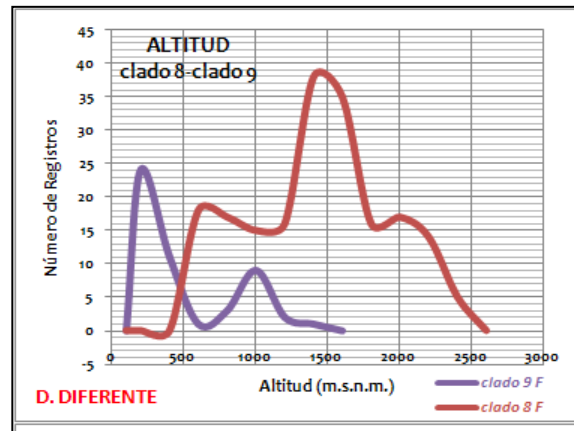
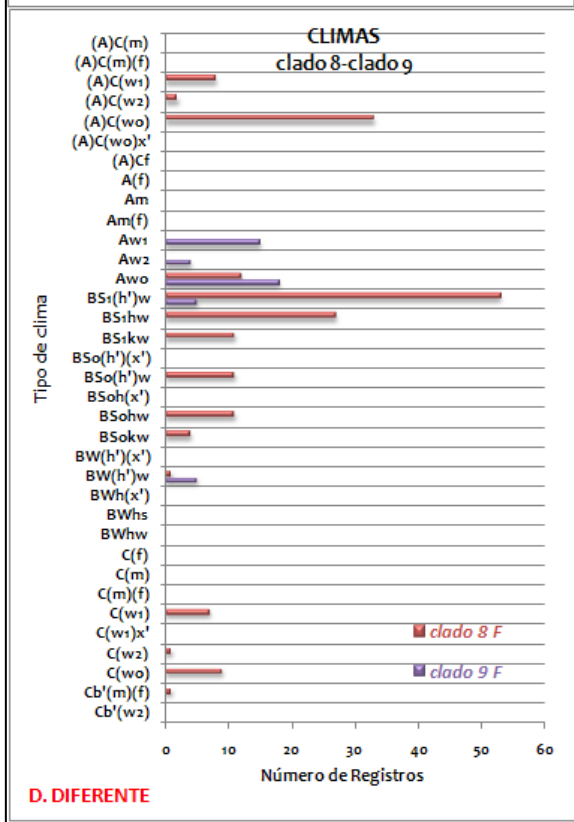
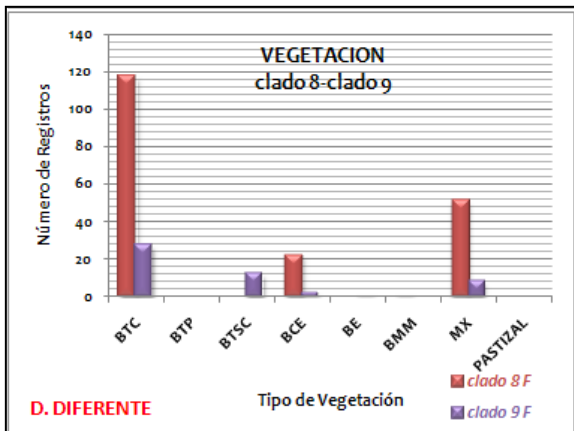




Figura 40. Gráficas que muestran las propiedades del Grupo D. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semeiante o diferente.



## Sección 2

Comparación de las especies del Grupo C (*Bursera coyucencis*, *B. linanoe*, *B. heteresthes*, *B. xochipalensis* y *B. glabrifolia*) y el Grupo D (*B. sarcopoda*, *B. cerasifolia*, *B. bonetii*, *B. mirandae* y *B. biflora*)

Tienen diferente distribución en sólo un factor precipitación de los cinco estudiados (Figura 42). Se observa que la mayoría de las especies comparten una distribución geográfica endopátrica, donde las especies del grupo D quedan anidadas en la distribución de del grupo C, la cual es más amplia. Así, al superponerse sus distribuciones geográficas (Figura 41), sus distribuciones ecológicas son también muy semejantes en clima y vegetación al unir todas las localidades.

El grupo C se distribuye alrededor de los 1000 m de altura, en temperaturas cálidas de 22 a 24°C, en climas cálido tropicales, subhúmedos y secos, y menos frecuentemente en climas templados semicálidos; el grupo D en promedio habita a 1400 m de altitud y en una temperatura de 18 a 20°C y se distribuye en climas semejantes al grupo C. Hay mas semejanza entre las distribuciones de estos dos grupos que cualquiera de ellos con la del grupo copallifera, aunque este último tenga una distribución más restringida.

El dominio climático estimado para la sección 2 mediante la unión de sus localidades, en promedio está alejada del nivel del mar de 1400 a 1600 m, con precipitaciones claramente subhúmedas de 800 a 1000 mm, en temperaturas típicamente cálidas de 22°-24°C, y con predominio de bosques tropicales caducifolios y su transición hacia los encinares, aunque algunas especies llegan a invadir los matorrales xerófilos y los bosques tropicales subcaducifolios y el clima típico para el grupo copallifera es cálido subhúmedo y secos semiáridos cálidos, en su mayoría, rara vez se habitan en climas templados.

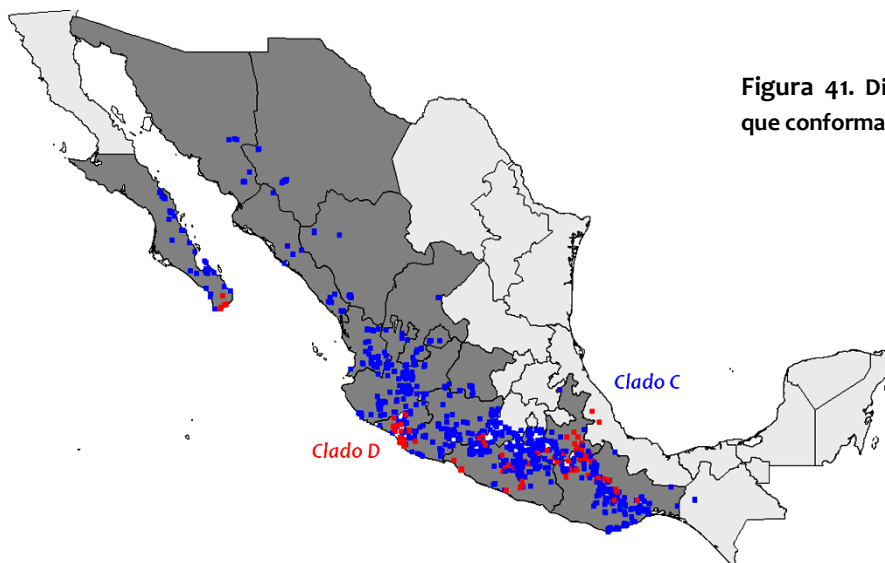


Figura 41. Distribución de las especies que conforman la sección 2

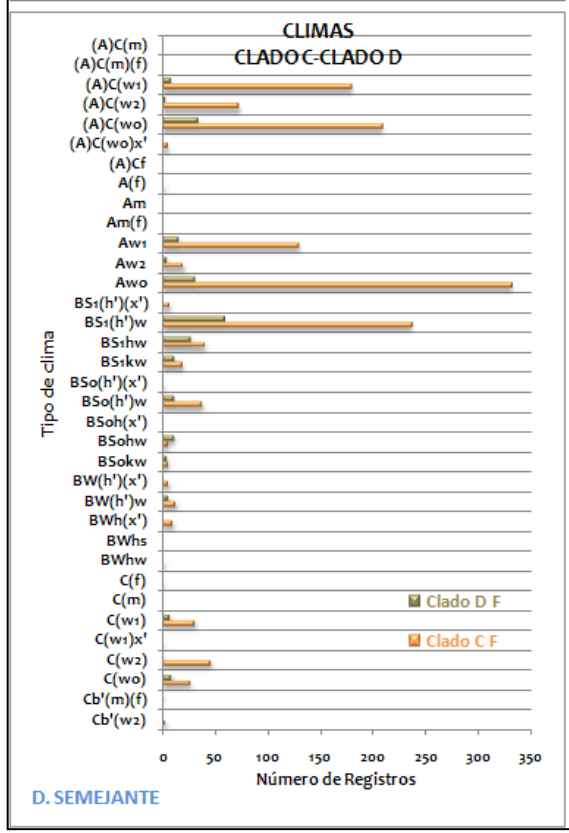
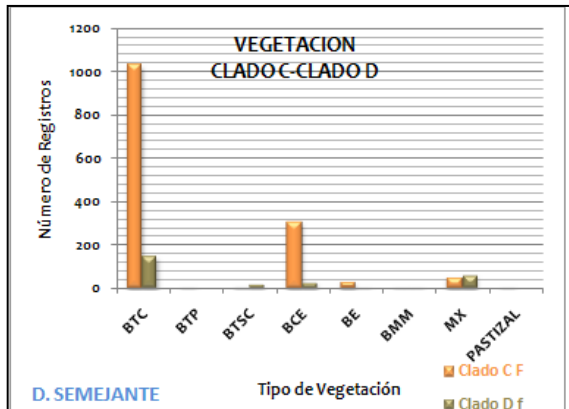
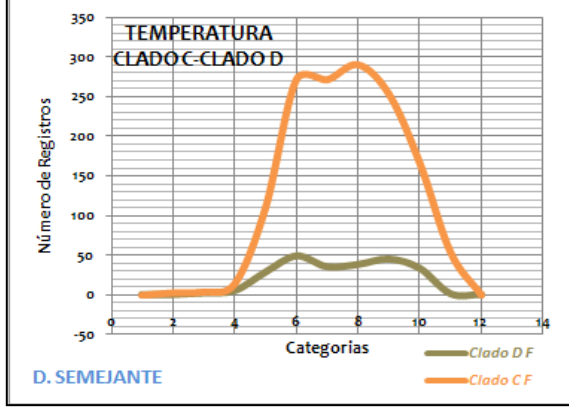
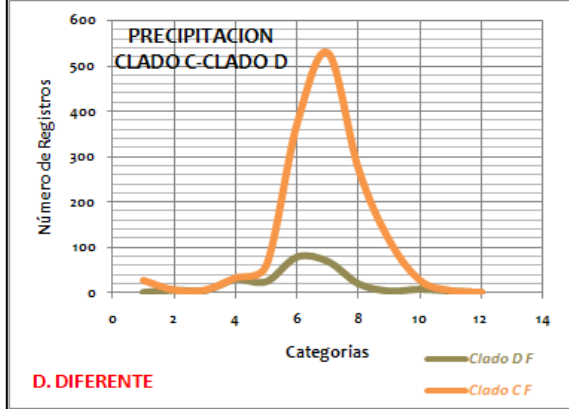
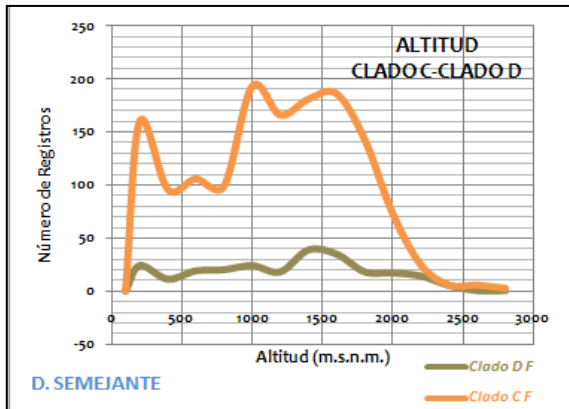


Figura 42. Gráficas que muestran las propiedades del Sección 2. La frase en color rojo y azul muestra si en una distribución semejante o diferente.

## CONCLUSIONES

Los registros de los datos de todas las 28 especies datan de colecciones de 1980 aproximadamente, esto nos pone en una serie de errores que hay que tomar en cuenta, uno de ellos es que estos datos no están actualizados y algunos ejemplares probablemente estén mal determinados debido a que se han encontrado especies nuevas en parte de esos ejemplares y han sido colocados en otra especie. Tal vez por esta razón varíen algunas distribuciones con más de 2 modas.

También existen errores en la asignación de coordenadas de una localidad que derivan en imprecisiones en la asignación de su tipo de vegetación, suelo y clima entre otras. Están son el dato básico para la modelación de áreas de distribución.

La mayoría de los clados no se asemejan en sus distribuciones, esto confirma que el aislamiento reproductivo se da a través de la presencia de barreras geográficas, cambios en el relieve entre otros.

Solo en el clado 2 se puede afirmar que se trato de un aislamiento climático, y en pocos casos cuando se presentaron diferencias y semejanzas en los patrones de distribución se asumió que fue debido a la combinación del cambio climático y eventos tectónicos.

Las especies hermanas presentaron distribuciones alopátricas y otras que no están emparentadas o son lejanamente emparentadas mostraron una distribución homopátrica. Para el caso de las especies endémicas del balsas es difícil dar una respuesta ya que esta área ha tenido una evolución tectónica y climática muy compleja.

En algunos otros casos como en los clados 1, 2, 7 y 9 que tienen alguna especie emparentada con distribución en la Península de Baja California, esto se puede explicar debido a que falte muestreo en toda la zona del sur del país, o al hecho de que se haya dado en la separación de la península y el pacífico.

El análisis indico un modelo vicariante de especiación y no un modelo de refugios pleistocénicos. El primer modelo concuerda mas la historia tectónica de México, la neártica, neotropical y transpacífica que produjeron una fragmentación en la biota.

Esto no quiere decir que los cambios climáticos no hayan tenido importancia en la especiación del género *Bursera*, si no que hubo un aislamiento geográfico previo que las glaciaciones aceleraron o acentuaron.

México tiene una historia geológica compleja, que aunado a los eventos climáticos que acontecieron dan como resultado las distribuciones del género *Bursera* que hoy se observa.

## LITERATURA CITADA

- Acuña-Soto, R., Sthale, D., M.K. Cleaveland, M., & Therrell, M. (2002). Megadrought and megadeath in 16th century Mexico. *Emerging Infections Diseases* , 8 : 360-362.
- Amorim, D. (1991). Refuge model simulations. Testings the theory. *Revista Brasileira de Entomología* , 35, 803-812.
- Arroyo-Cabrales, J., Carreño, A., Lozano-García, S., & Montellano-Ballesteros, M. (2008). La diversidad en el pasado. En J. Soberón, G. Halffter, & J. (. Llorente-Bousquets, *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (págs. 227-262). México: Conabio.
- Arundel, C. (2004). Using spatial models to establish climatic limiters of plants species' distributions. *Ecological Modelling* , 30:1-23.
- Becerra, J. X. (2003). Evolution of Mexican *Bursera* (*Burseraceae*) inferred from ITS, ETS and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* , 26: 304-306.
- Begon, M. (1987). *Ecología, Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega S.A.
- Bradbury, J. (1997). Source of full and glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* , 43/44 : 97-110.
- Caballero, J. (2008). *Análisis de la distribución de Bursera linanoe (Llave) Rzed, Calderón & Medina (Burseraceae) en el sureste del Estado de Puebla como base para su manejo*. Tesis de Mestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Facultad de Estudios Superiores de Zaragoza, UNAM, México D.F.
- Caballero-Miranda, M., Ortega-Guerrero, B., Valadez, F., Metcalfe, S., Macías, J., & Sugiura, Y. (2002). Sta. Cruz Atizapán: a 22-ka lake level record and climatic implications for the late Holocene human occupation in the upper Lerma basin, central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* , 186:217-235.
- Colinvaux, P. A., Oliveira, P., & Bush, M. B. (2000). Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* (19), 141-169.
- CONABIO. (1998). *Curvas de nivel para la República Mexicana. Escala 1:250 000. Extraído del Modelo Digital del Terreno*. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI).
- CONABIO. (2008). *Copales, diversidad y cultura*. México: Comisión Nacional para el manejo y uso de la Biodiversidad.
- Cracraft, J., & Prum, R. (1988). Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* , 42:603-620.
- Espinosa, D. (2007). *Catálogo de autoridades taxonómicas de las burseráceas (Burseraceae: Magnoliopsida) de México*. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto BS001, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México.
- Espinosa, D. (2009). *Áreas de endemismo del Trópico Mexicano*. Tesis, Facultad de Estudios Superiores de Zaragoza, UNAM, México, D.F.
- Espinosa, D., Lorente, J., & Morrone, J. (2006). *Historical biogeographical patterns of the species of Bursera (Burseraceae) and their taxonomic implications*. México D.F.: Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
- ESRI. (1999). *ArcView 3.2 User's manual*. Redlands, California: Environmental System Research Institute.
- García, E.-CONABIO. (1998). *Climas (Clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1 000 000*. México.
- García, E.-CONABIO. (1998). *Precipitación Total Anual. Escala 1: 1 000 000*. México.
- García, E.-CONABIO. (1998). *Isotermas Medias Anuales. Escala 1:1 000 000*. México.
- Gentry, A. H. (1996). *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America*. Chicago: University of Chicago Press.
- Good, R. (1953). *The geography of flowering plants* (2da edición ed.). London: Longmans, Green & Co.
- Guilderson, T., Fairbanks, R., & Rubenstone, J. (1994). Tropical temperatures variations since 20 000 years ago: Modulating interhemispheric climate change. *Science* , 263 : 663-665.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* , 135:147-186.
- Haug, G., Günther, D., Peterson, L., Sigman, D., Hughen, K., & Aeschlimann, B. (2003). Climate and the collapse of Maya civilization. *Science* , 299 : 1731-1735.
- Hernández, P. (2008). *Distribución del género Bursera en el Estado de Morelos y su relación con el clima*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Ambiental), UNAM, México.
- Hodell, D., Brenner, M., Curtis, J., Medina-González, R., Ildelfonso-Chan Can, E., Albornaz-Pat, A., y otros. (2005). Climate change on the Yucatán Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Research* , 63 : 109-121.
- Holdrige, L. (1971). *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Oxford & New York: Pergamon Press.
- Jeffree, E., & Jeffree, C. (1994). *Temperature and the biogeographical distributions of species*.

- Kleidon, A., & Money, H. (2000). A global distribution of diversity inferred from climatic constraints: results from a process based modeling study. *Global Change Biology*, 6:507-515.
- Koeppen, W. (1948). *Climatología*. México D.F.: Fondo de cultura económica.
- Kohlmann, B., & Sánchez-Colón, S. (1984). Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq ex L. (Burseraceae) en México. Una síntesis de métodos. En M. E.-C. E. Ezcurra, *Métodos cuantitativos en la biogeografía* (págs. 41-120). México, D.F.
- Lachniet, M., & Vázquez-Selem, L. (2005). Last glacial equilibrium lines altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International*, 138-139 : 129-144.
- Lozano-García, M., Caballero-Miranda, M., Ortega- Guerrero, G., & Sosa-Rodríguez, S. (2007). Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of eastern Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 : 16200-16203.
- Lozano-García, M., Caballero-Miranda, M., Ortega-Guerrero, G., & Sosa-Rodríguez, S. (2007). Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of eastern Mesoamerica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (16200-16203), 104.
- Lynch, L. (1988). *Refugia*. In *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. (A. M. Giller, Ed.) London: Chapman and Hall.
- Mayr, E., & O'Hara, R. (1986). The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40:55-67.
- McNaughton, S., & Wolf, L. (1984). *Ecología General*. Barcelona: Universidad de Siracusa, Omega, S.A. de C.V.
- McVaugh, R., & Rzedowski, J. (1965). Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé and Mociño. *Kew Bulletin*, 18: 317-382.
- Miranda, F., & Hernández, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 28:29-179.
- Odum, P. (1985). *Fundamentos de Ecología* (Primera Edición ed.). México: Interamericana.
- Ortega Guerrero, B., Caballero-Miranda, M., Lozano- García, S., Vilaclara, G., & Rodríguez, A. (2006). Rock magnetic and geochemical form iron mineral diagenesis in a tropical lake, Lago Verde, Los Tuxtlas, east-central Mexico. *Earth Planetary Scientific Letters*, 250:444-458.
- Pianka, R. (1982). *Ecología Evolutiva*. Universidad de Texas, S.A., Barcelona: Omega.
- Robert, R. S., & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman.
- Rzedowski, J. (1963b). *Comentario: In: Mesas redondas sobre problemas del Valle de México*. México D.F.: Edic. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov.
- Rzedowski, J. (1990). *Vegetación Potencial 1:4000 000, IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol.II*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ra. Edición digital ed.). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rzedowski, J., & Guevara, F. F. (1992). *Familia Burseraceae (fascículo 3 de Flora del Bajío y de regiones adyacentes)*. México: Instituto de Ecología de la UNAM/ Conacyt/ SEP.
- Rzedowski, J., & Kruse, H. (1979). Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*, 28: 103-116.
- Rzedowski, J., Medina, R., & Calderón de Rzedowski, G. (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*.
- Sarukhán, K. (1968a). *Análisis sinécológico de las selvas de Terminalia amazonia en la Planicie Costera del Golfo de México*. Tesis, Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Méx.
- Soria Rocha, G. (1986). *Flora de Morelos. Descripción de especies vegetales de la selva baja caducifolia del Cañón de Los Lobos, Mpio. de Yautepec*. Cuernavaca: Universidad Autónoma de Morelos.
- Stephenson, N. (1990). Climatic control of vegetation distribution: The role of the water balance. *American Naturalist*, 135:649-670.
- Toledo-Manzur, C. (1984). Contribuciones a la flora de Guerrero: tres especies nuevas del género *Bursera* (Burseraceae). *Biotica*, 9 (4): 441-449.
- Toledo-Manzur, C. (1982). *El Género Bursera (Burseraceae) en Guerrero (México)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Van der Hammen, T., & Hooghiemstra, J. (2000). Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19:725-742.
- Vázquez, G., Ortega, B., Rodríguez, A., Caballero, M., & Lozano, S. (2008). Mineralogía magnética como indicador de sequía en los sedimentos lacustres de los últimos ca. 2 600 años de Santa María del Oro, occidente de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25:21-38.

Vázquez-Selem, L. (2000). *Late Quaternary glacial chronology of Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. A record of environmental change in the border of the tropics*. Arizona State University: Unpublished Ph.D. dissertation.

Vázquez-Selem, L., & Heine, K. (2004). Late Quaternary glaciations of Mexico. En J. E. Gibbard, *Quaternary Glaciations Extent and Chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica* (págs. 233-242). Amsterdam: Elsevier.

Verne, G. (1989). *Especiación Vegetal* (2da Edición ed.). (N. Editores, Ed.) México, Limusa.

Woodward, F. (1987). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press