



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

**Diversidad, distribución y Exploración
de mecanismos de especiación de *Bursera*
afines al “linaloe”, *Bursera linanoe* (Llave)
Rzed., Calderón y Medina (Burseraceae), en
México**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

GENARO MONTAÑO ARIAS

TUTOR PRINCIPAL DE LA TESIS: Dr. David Nahum Espinosa Organista
FES Zaragoza, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Mercedes Isolda Luna Vega
Facultad de Ciencias, UNAM
Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders
Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE DE 2012



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de junio de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (la) alumno (a) **MONTAÑO ARIAS GENARO** con número de cuenta **98550368** con la tesis titulada "**Diversidad, distribución y exploración de mecanismos de especiación de *Bursera* afines al "linaloe", *Bursera linanoe* (Llave) Rzed., Calderon y Medina (Burseraceae), en México**". realizada bajo la dirección del **DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**:

Presidente: DR. JERZY RZEDOWSKI ROTTER
Vocal: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Secretario: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Suplente: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Suplente: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 24 de julio de 2012.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM, al Programa de Apoyo de Estudios del Posgrado (PAEP-UNAM), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT; beca No. 189004) y la Coordinación de Estudios de Posgrado (CEP) por el apoyo económico que me otorgaron durante la realización de mis estudios de maestría.

Agradezco el apoyo de los proyectos de investigación:

Taxonomía y distribución del linaloe (*Bursera linanoe* Rzed. Calderón y Medina (Llave). DGAPA PAPIIT (IN221204). Y Taxonomía y prospección del hábitat de las poblaciones de *Bursera* sect. *Bullockia* (Burseraceae), afines al linaloe (*Bursera linanoe* (Llave) Rzed. Calderón y Medina. Proyecto CONABIO BS001.

La presente tesis se desarrollo en la Unidad Multidisciplinaria de Investigación Experimental Zaragoza (UMIEZ), Laboratorio de Biogeografía Histórica, Sistemática y Conservación bajo la tutoría de:

Dr. David Nahum Espinosa Organista (director de la tesis, FES Zaragoza, UNAM)

Dra. Mercedes Isolda Luna Vega (asesora, Facultad de Ciencias, UNAM)

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders (asesora, Facultad de Ciencias, UNAM)

Agradezco a cada uno de los miembros del comité tutorial sus comentarios y sugerencias en el desarrollo de esta tesis.

Agradecimientos a título personal

A mis padres **Genaro Montaña Quezada y Esperanza Arias Garibay** y mis hermanos **Noé, Ana y Susana** por sus consejos, motivación y apoyo en todo momento. No hay palabras que abarquen todo lo que tengo que agradecerles.

A la **Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM**; por la formación profesional y el apoyo que de ella he recibido.

Al **Dr. David Nahum Espinosa Organista** por su apoyo, tanto intelectual como material para la realización de este trabajo, su asesoría, su confianza pero, especialmente por su amistad.

A los miembros del comité tutorial **Dra. Dra. Mercedes Isolda Luna Vega y Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders** por su apoyo, sus comentarios, sus múltiples correcciones y sus valiosas aportaciones que enriquecieron mi trabajo de investigación.

A los doctores **Jerzy Rzedowski Rotter, Oswaldo Téllez Valdez y A. Alfredo Bueno Hernández** por su participación como sinodales de mi examen, su tiempo, sus valiosos comentarios y aportaciones que sin duda alguna enriquecieron y mejoraron este trabajo.

A TODOS aquellos que de una u otra forma me apoyaron e hicieron que este trabajo finalizara de la mejor manera.

Gracias!

ÍNDICE GENERAL

	Páginas
Resumen	1
Abstrac	2
Introducción	3
Contexto teórico	5
Taxonomía del género <i>Bursera</i>	5
Distribución de especies de género	6
Herramientas para predecir áreas de distribución de especies	8
Sistemas de Información Geográfica (SIG)	8
Modelos de predicción	8
La panbiogeografía y sus herramientas	12
Modelos de relación de áreas de distribución	14
Objetivos generales y específicos	15
Método y zona de estudio	16
Revisión de bibliografía, ejemplares de herbario y trabajo de campo	16
Base de datos	17
Elaboración de mapas de distribución potencial	18
Uso del modelo BIOCLIM	19
Algoritmo genético GARP	21
Evaluación de los modelos de predicción	23
Edición de mapas de distribución potencial	25
Análisis biogeográfico	26
Resultados y Discusión	28
Base de datos	28
Nomenclátor geográfico	29
Riqueza de especies	29

Mapas de distribución potencial de nicho ecológico	31
Evaluación de los modelos de predicción	34
Mapas de distribución potencial histórica	39
Relación de las áreas de distribución	50
Análisis de conglomerados	51
Análisis de Componentes Principales	53
Clado 1. Distribución: Balsas oriental- Papaloapan	57
Clado 2. Distribución: Pacífico W y Papaloapan– Tehuantepec - Costa de Oaxaca	60
Clado 3. Distribución: Balsas–Papaloapan	62
Clado 4. Papaloapan–Tehuantepec -Costa de Oaxaca; Pacífico W; Balsas -Papaloapan	75
Clado 5. Balsas oriental- Papaloapan; Papaloapan– Tehuantepec-Costa de Oaxaca Pacífico W Balsas - Papaloapan	77
Clado 6. Balsas oriental- Papaloapan; Papaloapan – Tehuantepec– Costa de Oaxaca; Pacífico W; Balsas – Papaloapan y Balsas W	78
Mecanismos de especiación de las especies en estudio.....	83
Conclusiones	97
Referencias	99



RESUMEN

El género *Bursera* está constituido por cerca de cien especies. De ellas, 84 habitan naturalmente en México, y al menos 70 habitan exclusivamente las selvas mexicanas. Este trabajo estudia la distribución y comportamiento de 10 especies mexicanas de *Bursera* afines al 'linaloe' (*Bursera linanoe*), determinada por patrones climáticos, geológicos y biológicos, que son objeto de gran controversia y de múltiples propuestas de hipótesis biogeográficas. Se utilizaron herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG) y de biogeografía histórica, para generar información biogeográfica de las especies de *Bursera*. Mediante el análisis geográfico se identificaron áreas de endemismo de *Bursera*, entre las cuales destacan: Armería-Coahuayana, Depresión del Balsas, con dos subáreas Balsas oriental y occidental, además se incluyen otras sub-áreas dentro del Balsas consideradas como áreas de microendemismos, como el cañón del Zopilote y Yextla; además del Valle de Tehuacán–Cuicatlán, (parte superior de la cuenca del Papaloapan) y Tehuantepec. Se estimaron las distribuciones de 11 especies, a partir de los modelos BIOCLIM y GARP, para detectar áreas de máxima superposición de las distribuciones. La distribución endémica parece encontrar su explicación en la fragmentación de áreas, a partir de oscilaciones de temperatura, tal como fue propuesto en el modelo de refugios pleistocénicos, el cual invoca cambios climáticos durante el pleistoceno que provocaron la fragmentación reversible de los bosques tropicales y proporcionaron los mecanismos de aislamiento necesarios para explicar la distribución de especies endémicas en distintas áreas cubiertas por selvas tropicales de la vertiente del Pacífico. Sin embargo, existen elementos para suponer que la distribución de las especies está influenciada por la acción actual del clima.

Se discuten las implicaciones de estos resultados en la historia biogeográfica de México y se presentan las hipótesis y clasificaciones expuestas que han ido conformando el conocimiento sobre el origen y evolución del género *Bursera*.

Palabras clave: *Bursera*, distribución, endemismos, cambio climático, Evolución.

ABSTRAC

The genus *Bursera* comprises nearly a hundred species. Of them, 84 live naturally in Mexico, and at least 70 live exclusively in the Mexican dry tropical forests. Here, I studied the distribution and behavior of 10 species related to Mexican *Bursera linaloe* (*Bursera linanoe*), determined by climate patterns, geological and biological, which are the subject of great controversy and multiple biogeographic hypotheses proposed. Tools here used are Geographic Information Systems (GIS) and historical biogeography criteria, to generate information on geographical distribution of *Bursera* species. By mean of a geographical analysis some areas of endemism of *Bursera* were identified. Among them are Armería-Coahuayana, Balsas Depression, with two subareas, Balsas East and West. Other two subareas nested within the Eastern Balsas were recognized and considered as areas of microendemisms, 'Cañón del Zopilote' and 'Barranca de Yextla', respectively; in addition of Tehuacán-Cuicatlán, (top of the Papaloapan basin) and Tehuantepec. The areas of distributions of 11 species were estimated using BIOCLIM models and GARP. Then, the areas of maximum overlap among all areas were obtained. The congruent distribution of endemics can be explained by the fragmentation of areas, generated from temperature fluctuations, as it is proposed by the refugia model, which enunciates that climate changes caused reversible fragmentation of tropical forests and provided isolating mechanisms necessary as the main explanation of the current distribution of endemic species among the different areas covered by rainforests of the Pacific slope. However, there are enough evidence to support that both the distribution of species as the current climate were produced by historical common events. Here, the implications of these results on the biogeographic history of Mexico are exposed, like their assumptions and classifications that have shaped the understanding of the origin and evolution of the genus *Bursera*.

Keywords: *Bursera*, distribution, endemism, climate change, evolution.

INTRODUCCIÓN Y CONTEXTO TEÓRICO

Introducción

Tenemos la oportunidad de vivir en un país que cuenta con una alta diversidad ecosistémica, la cual está formada por alrededor del 8 % de zonas en donde la lluvia es escasa o poco predecible, habitada principalmente por especies arbustivas y arborescentes comúnmente menores de 10 m, que pierden sus hojas en la época seca del año durante un lapso variable. Estas zonas se conocen como selvas bajas caducifolias que generalmente se encuentran en regiones de clima cálido y se desarrolla entre 0 y 1500 msnm.

Las selvas caducifolias albergan una gran parte de la biodiversidad florística del país, en ellas sobresalen especies como el tepehuaje (*Lysiloma* spp), el cazahuate (*Ipomoea* spp.) y el colorín (*Erythrina* spp.). Uno de los árboles característicos de las selvas caducifolias mexicanas son los llamados cuajotes, copales, torotes y palos mulatos, que son especies pertenecientes al género *Bursera*.

En México, la familia Burseraceae está representada por tres géneros, *Beiselia*, *Protium* y particularmente por el género *Bursera*, con más de 80 especies, en casi todos los estados de la República, sobre todo en la vertiente del Pacífico (Rzedowski y Kruse, 1979; Rzedowski *et al.*, 2005). Su máxima diversidad se presenta en la cuenca del Río Balsas, con cerca de 50 especies (Miranda, 1947; Toledo-Manzur, 1982 y Rzedowski *et al.*, 2005).

A medida que avanza el conocimiento acerca de la diversidad de este género, se hace evidente la necesidad de realizar un análisis exhaustivo que permita describir y entender las causas de su distribución espacio-temporal.

El estudio y planteamiento de hipótesis respecto a la distribución geográfica de las especies es una tarea de la *biogeografía* (Zunino y Zullini, 2003). Ésta se caracteriza por ser una disciplina que permite la descripción y análisis de la *distribución* de los seres vivos, en términos causales, tanto en su dimensión actual como en el transcurso histórico. El objeto de estudio es el área de distribución, definida como la región total dentro de la cual se distribuye o se presenta una unidad taxonómica cualquiera (Cain, 1944).

Generalmente los métodos para delimitar las áreas de distribución son simplificaciones de la distribución de los organismos en la naturaleza, y no representan el área de distribución 'real' de los mismos (Crisci *et al.*, 2000).

Las tareas que desempeña la biogeografía requieren de nuevas tecnologías, más rápidas y efectivas, que permitan tener mayor ventaja para el conocimiento de la distribución de los taxones (Feria, 2001).

En la actualidad, los sistemas computarizados son una tecnología relativamente nueva y representan, asimismo, una poderosa herramienta de análisis y modelado de patrones, procesos y problemas ecológicos que tienen en común el manifestarse espacialmente. La tarea esencial de la *bioinformática* ha sido incorporar, en diferentes áreas de la ciencia, modernas tecnologías tal como los *Sistemas de Información Geográfica* (SIG), los cuales son instrumentos comúnmente usados en la biogeografía.

Los SIG permiten integrar eficientemente información e interpretar mapas provenientes de diferentes fuentes capturadas en diferentes tiempos, en un solo sistema para su análisis (Soria *et al.*, 1998). Los SIG son una tecnología basada en el uso de computadoras. La capacidad de éstas para almacenar y procesar datos son aportes básicos para el desarrollo de esta tecnología. El avance de tecnología de graficación ha sido fundamental para que los SIG adquirieran el nivel que tienen en la actualidad. Uno de sus grandes atractivos, es su gran capacidad para desplegar mapas complicados con rapidez y alta resolución. El avance en el manejo de bases de datos es otro gran aporte de la ciencia de la computación para el desarrollo de los SIG (Soria *et al.*, 1998).

Las nuevas tecnologías han enfrentado a los biólogos con el problema de representar en un mapa los patrones espacio-temporales de la biodiversidad para inferir los patrones de variación de la misma, en función de sus adaptaciones a las condiciones actuales del medio, relacionados esencialmente con un gradiente ambiental (Morrone, 2000; Tikunov, 2002).

En un panorama general, la revisión de la literatura acerca de los trabajos de distribución potencial del género *Bursera* es escasa, por lo que este trabajo busca contribuir al conocimiento de la distribución espacial de este grupo. En particular, en este trabajo se pretende explorar la distribución potencial de 10 especies de *Bursera* afines al linaloe (*Bursera linanoe* (Llave) Rzed., Calderón y Medina), utilizando un conjunto de herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG) modelos de predicción y Panbiogeografía, con la finalidad de predecir las áreas de distribución potencial y generar información biogeográfica (espacio-temporal), así como explorar la relación entre áreas cercanamente emparentadas y reconocer los rasgos geográficos que explican la distribución de las poblaciones de *Bursera*.

En este trabajo se usaron dos métodos: BIOCLIM (Nix 1986) y GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) (Holland, 1975; Stockwell y Noble 1992), para obtener los modelos de predicción de 10 especies mexicanas de *Bursera*, con el fin de definir los posibles límites de su distribución geográfica. Cada método realiza predicciones con sólo la presencia de datos, los cuales son alimentados a partir de información obtenida de Colecciones Biológicas, mediante bases de datos taxonómicas, de distribución, de información ambiental y de datos ecológicos, entre las principales fuentes. Los Modelos de Predicción y los SIG pueden analizar grandes cantidades de información y permiten la inclusión de información histórica con el fin de producir modelos predictivos sobre los patrones de distribución de las especies a grandes escalas.

De esta forma, mediante la combinación de herramientas (SIG, modelos de predicción y panbiogeografía) podremos obtener respuesta a una pregunta general que se plantea de la siguiente manera: ¿Qué sucesos históricos explican la distribución geográfica actual de las especies de *Bursera*?

Contexto teórico

Taxonomía del género *Bursera*

El género *Bursera* fue estudiado por Engler (1883), Standley (1923), Bullock, (1936), McVaugh y Rzedowski (1965), Rzedowski y Kruse (1979), Toledo–Manzur (1982) y Andrés y Espinosa (2002), con base en la distribución de caracteres morfológicos, mientras que Becerra y Venable (1999), Becerra, (2003 y 2005) y Weeks *et al.*, (2005) propusieron filogenias con base en secuencias de diferentes marcadores moleculares de DNA nuclear ribosomal (Fig. 1). En general, la mayoría de los estudios coinciden en la existencia de dos grupos monofiléticos que corresponden a dos secciones: *Bursera* sect. *Bursera* y *Bursera* sec. *Bullockia*, propuestas por McVaugh y Rzedowski (1965). La sección *Bursera* tiene dos grupos importantes los “cuajotes” y los “mulatos” (Toledo–Manzur, 1982). El grupo de los “cuajotes” incluye los complejos de *B. fragilis*, *B. fagaroides* y *B. microphylla*. El grupo de los “mulatos” está constituido por el complejo de *Bursera simaruba sensu* Daly (1993). La sección *Bullockia* se integra por dos grupos bien definidos, el grupo *Copallifera* y el grupo *Glabrifolia*, al cual pertenece el linaloe (*Bursera linanoe*) y otras 21 especies entre las que están *B. bonetii*, *B. citronella*, *B. coyucensis*, *B. glabrifolia*, *B. penicillata* y *B. xochipalensis*.

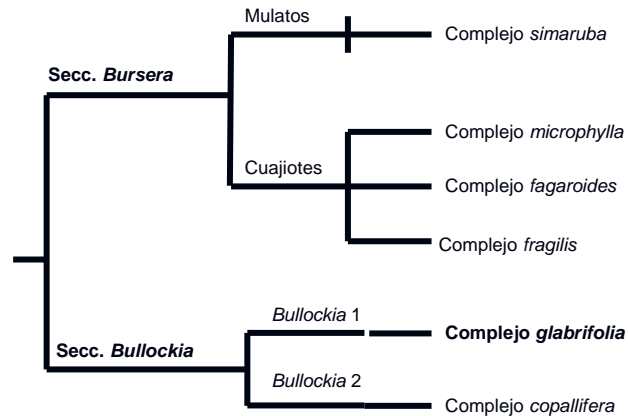


Figura 1. Estructura taxonómica del género *Bursera* (Becerra, 2003).

Distribución de especies

La familia Burseraceae incluye cerca de 20 géneros y 600 especies de árboles y arbustos que se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales de África, Asia y América (Fig. 2) (Standley, 1923; Gillett, 1991; Rzedowski y Guevara-Féfer, 1992). Su distribución geográfica en el continente Americano se extiende desde el extremo sur de los Estados Unidos de América hasta Perú, el sur de Brasil, incluyendo también áreas insulares de las Antillas, Galápagos y Revillagigedo y parece haber una disyunción en el extremo noreste de Brasil (Fig. 2) (Rzedowski y Kruse, 1979). Las especies del noreste de Brasil han sido asignadas al género *Commiphora* (Gillett, 1980).

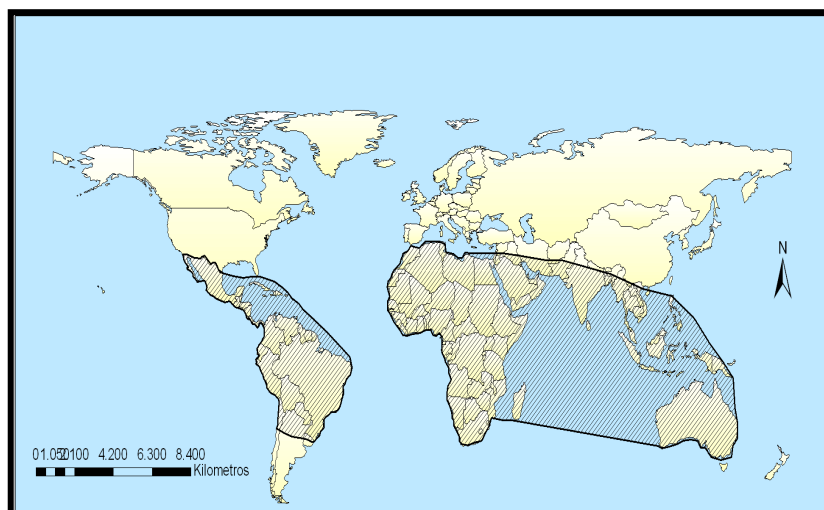


Figura 2. Distribución de la familia Burseraceae.

La diversidad del género *Bursera* se concentra en México (Fig. 3), en donde se han registrado más de 80 especies distribuidas a lo largo de casi todos los estados de la República sobre todo en la vertiente del Pacífico (Rzedowski y Kruse, 1979; Rzedowski *et al.*,

2004, 2005). El único estado en el que *Bursera* no se encuentra es Tlaxcala, debido a la elevación de su territorio, y parece faltar por completo en amplias extensiones de la Altiplanicie y del NE del país.



Figura 3. Distribución geográfica del género *Bursera* en México (elaborado a partir de Rzedowski y Kruse, 1979 y Rzedowski *et al.*, 2004 y 2005).

La depresión del Balsas es la región más rica en especies de *Bursera* con al menos 50 especies (Miranda, 1947; Toledo–Manzur, 1982; Rzedowski, 1994; Rzedowski *et al.*, 2005). Se puede pensar que las características de la configuración particular y la ubicación del área, así como su historia geológica y climática son los factores que permiten la existencia de esa diversidad.

Diversos estudios han discutido aspectos generales de la distribución de conjuntos de *taxa* de la familia Burseraceae por los tipos de vegetación o sus afinidades geográficas (Kohlmann y Sánchez, 1984; Rzedowski y Guevara Féfer, 1992; Rzedowski *et al.*, 2004; 2005); igualmente, se han registrado patrones de riqueza local o regional a partir de estudios florísticos. Sin embargo, poco se ha hecho para documentar estos patrones a partir del área total que cada especie ocupa.

Los escasos esfuerzos en esta dirección han dado como resultado mapas de distribución, en los cuales las especies se representan como una nube de puntos, cada punto representando una localidad de recolecta. Al unir los puntos periféricos, se circunscribe un área que representa la distribución geográfica de la especie. Lo anterior se hace sin un marco teórico formal y solo se define con base en la experiencia del taxónomo (Rapoport, 1982; Skov, 2000). Otras formas de representar la distribución geográfica de las especies han sido el registro dentro de límites políticos (estados, municipios, etc.), o bien, dentro de cuadros de superficie definida (grados o minutos de latitud y longitud, hectáreas o kilómetros cuadrados).

Herramientas para predecir áreas de distribución de especies

Sistemas de Información Geográfica (SIG)

A nivel mundial los severos problemas de pérdida de recursos naturales se agudizan ante la falta de conocimientos que permitan abordarlos adecuadamente. Esta situación requiere del desarrollo de metodologías y estrategias para conocer los procesos de deterioro y las alternativas para su solución, por lo que los estudios de inventario y evaluación de los recursos naturales a diferentes escalas de espacio y tiempo son indispensables (González *et al.*, 1997).

El concepto de Sistemas de Información Geográfica (SIG) y la comprensión de su uso radica en entender que son mucho más que programas de cómputo para realizar mapas estáticos; son herramientas que facilitan la captura, almacenamiento, manipulación, análisis y presentación de datos referenciados geográficamente (Soria, 1998).

Las perspectivas de la aplicación de los SIG son prácticamente ilimitadas y en la actualidad se están incorporando a diversos campos de estudio (Eustaquio y Quispe, 1995). La conservación de la biodiversidad se ha considerado una prioridad para las aplicaciones de estos sistemas, enfocándose en el desarrollo de algoritmos para caracterizar la distribución geográfica de las especies y priorizar áreas para la conservación (Peterson *et al.*, 2000).

Modelos de predicción

En las últimas décadas han surgido algoritmos evolutivos para predecir la distribución potencial de las especies, entre ellos los algoritmos genéticos, como los *modelos de predicción* de patrones espaciales de la biodiversidad (Nix, 1986; Carpenter *et al.*, 1993; Abaira y Pérez, 1996; Kleinbaum *et al.*, 1998; Sánchez-Cordero *et al.*, 2001; Anderson *et al.*, 2003; Phillips & Dudík, 2008; Peterson *et al.*, 2011).

Un modelo de predicción es una simplificación teórica de la realidad, que pretende estimar lo mejor posible una variable dependiente desconocida, a partir de variables independientes conocidas. Por otra parte un *modelo de estimación* es aquél en el que el interés se centra en dar valor a la relación de una o más variables independientes con la variable dependiente (Kleinbaum *et al.*, 1998; Abaira y Pérez, 1996)

Los modelos para predecir la distribución geográfica de las especies han sido aplicados a un gran número de problemas biológicos, y numerosos ejemplos pueden encontrarse en publicaciones recientes (Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; Feria y Peterson, 2002; Robertson *et al.*, 2003; Skov y Svenning, 2004; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005; Soberón & Peterson, 2005; Pearson *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Stockwell *et al.*, 2006; Rissler *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2008).

Estos modelos tienen como funciones: a) probar hipótesis biogeográficas, b) mejorar atlas faunísticos y florísticos, y c) definir áreas prioritarias para la conservación (Mourell y Ezcurra, 1996; Peterson *et al.*, 2000 Graham *et al.*, 2004). La mayoría de estos modelos se basan en el análisis de la relación especies-ambiente, asunto central de la biogeografía y la ecología (McArthur, 1972; Espinosa y Llorente, 1993; Arita y Rodríguez, 2002; Llorente *et al.*, 2002).

Los modelos ayudan a determinar dónde se encuentran las condiciones ambientales más adecuadas para que la especie prospere, en función de parámetros obtenidos de recolectas previas. Dichos modelos han demostrado su utilidad en estudios que evalúan patrones de distribución de organismos, como algunos análisis biogeográficos, ecológicos o de conservación (Anderson *et al.*, 2003).

Existen muchos métodos para crear modelos de distribución de presencia de especies, sin embargo, sólo ha habido pocos estudios que han realizado comparaciones rigurosas entre los métodos (Elith, 2000; 2002; Parra *et al.*, 2004; Elith *et al.*, 2006; Tsoar *et al.*, 2007; García, 2008).

Entre algunos de los modelos que se han usado para caracterizar la distribución de las especies como un área geográfica predicha se encuentran: BIOCLIM (Nix, 1986), HABITAT (Walker y Cocks 1991), DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993), GARP (Stockwell y Noble, 1991), COVER (Macur, 1985) y MAXENT (Phillips *et al.*, 2004), entre otros, los cuales permiten pronosticar la organización o el ordenamiento espacial de los individuos y ayuda a tener mayores parámetros para el conocimiento de la *biodiversidad* (Feria, 2001; Rojas, 2005).

Algunos modelos utilizan métodos estadísticos, siendo los más comunes los de regresión múltiple o los multivariados (por ejemplo, Austin, 1998 o Guisan *et al.*, 1999). Otros hacen uso de los Sistemas de Información Geográfica, como son los análisis de discrepancias (*gap analysis*, Scott y Csuti, 1997) y otros utilizan los registros de presencia de las especies y la información ambiental para generar perfiles bioclimáticos, por ejemplo BIOCLIM (Nix, 1986; Lindenmayer *et al.*, 1991; Fischer *et al.*, 2001) o GARP (Anderson *et al.*, 2003).

Los modelos que predicen la presencia probable de una especie en un sitio no explorado, generalmente correlacionan los sitios ya conocidos donde la especie prospera con un conjunto de factores ambientales, especialmente climáticos (Chapman y Busby, 1994; Sillero *et al.*, 2010).

Hacer una revisión detallada de los modelos expuestos anteriormente está fuera de los alcances y objetivos de este trabajo. Se hace énfasis en el GARP y BIOCLIM, ya que son los dos algoritmos que se utilizaron en el presente trabajo.

En los años 70 se desarrolló el algoritmo genético llamado GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) (Holland, 1975; Stockwell y Noble 1992). Es un algoritmo que retoma el concepto de *nicho ecológico* para identificar las áreas del paisaje que se encuentran dentro o fuera del nicho de la especie estudiada y evalúa las correlaciones entre la distribución de la especies, obtenida a partir de datos puntuales referidos a un sistema de coordenadas espaciales de la misma y una serie de características ambientales (Stockwell, 1999; Colchero, 2001; Navarro *et al.*, 2003).

El nicho ecológico es un concepto abstracto que no sólo comprende el espacio físico ocupado por un organismo, sino también su papel funcional dentro de la comunidad y su posición en los gradientes ambientales de temperatura, humedad, pH, características del suelo y otras condiciones de existencia. En consecuencia, el nicho ecológico de un organismo no sólo depende de donde viva, sino además de la suma total de sus necesidades ambientales (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957; MacArthur, 1972; Holt & Gaines, 1992), aunque no es posible registrar todas ellas en una base de datos.

El GARP funciona a partir de una serie de reglas que incluyen (Colchero, 2001): 1) variables puntuales en las que se encuentra la especie; 2) intervalos que definen la presencia de la especie; 3) intervalos en los cuales no se encuentra la especie y 4) regresiones logísticas en las que se evalúa la significancia de la probabilidad de presencia de la especie. GARP identifica las relaciones entre datos de distribución conocida para la especie estudiada y las características del hábitat en que vive (Sánchez-Cordero y Martínez-Meyer, 2000).

Los mapas de distribución generados con este modelo describen la probabilidad de hallar a una especie en un área determinada. Este modelo incorpora variables climáticas así como topografía, geología y tipos de vegetación y reduce dos tipos de errores: a) predecir ausencia en donde la especie realmente está (error de omisión) y b) predecir presencia donde la especie está ausente (error de comisión) (Stockwell y Peters, 1999).

Los modelos generados por el GARP han sido usados en diversos estudios, por ejemplo: estudios de selección de hábitat para especies migratorias (Joseph y Stockwell, 2002); estudios de distribución de especies basadas en modelos de nicho ecológico (Peterson *et al.*, 2001; Martínez-Meyer, 2002; Pennington y Sarukhán, 2005); patrones de distribución de especies (Rojas-Soto *et al.*, 2003); estudios sobre especiación y nichos ecológicos (Peterson *et al.*, 1999); estudios de invasión de especies (Peterson, 2003); y de cambio climático y su relación con la distribución de las especies (Martínez-Meyer y Ballesteros, 2005), entre otros.

Diversos trabajos documentan la importancia de estimar el área de distribución potencial mediante el modelado de variables climáticas (Lindenmayer *et al.*, 2000; Fischer *et al.*, 2001). Tal información se ha utilizado para contestar preguntas de índole biogeográfica

(Nix, 1986), ecológica (Lindenmayer *et al.*, 1991), taxonómica (Fischer *et al.*, 2001), de conservación (Téllez y Dávila, 2003) o de aprovechamiento sustentable (Lindenmayer *et al.*, 1996).

El clima es un factor importante que afecta o determina la distribución de los organismos; por tal motivo, los análisis de las variables climáticas ayudan a entender por qué una especie crece en un determinado sitio y no en otro (Lindenmayer *et al.*, 1991). Cada especie tiene su propio perfil bioclimático, por lo que el análisis de las variables que determinan dicho perfil puede servir para cuantificar las diferencias en los dominios climáticos (es decir, el nicho climático o espacio en el cual se considera que una especie vegetal sobrevive bajo condiciones naturales) que tienen diferentes especies (Fischer *et al.*, 2001).

El BIOCLIM, desarrollado en la Universidad Nacional Australiana, es un paquete del modelado de datos que predice la distribución de flora y fauna con base en las situaciones de especies conocidas. Es una valiosa herramienta cuando los datos de la especie son inexistentes o difíciles de encontrar. Identifica las regiones con las mismas condiciones ambientales (por ejemplo el clima y topografía) como las situaciones que se reportan para los registros de las especies conocidas. BIOCLIM puede predecir la presencia de estas especies en áreas inexploradas (Nix *et al.*, 2000).

Los métodos del BIOCLIM han sido descritos con detalle por Nix (1986). Por medio del análisis de perfiles bioclimáticos, BIOCLIM determina teóricamente los límites probables de la distribución de una especie (Lindenmayer *et al.*, 1991). La distribución de un organismo designado se predice caracterizando sus tolerancias respecto a un número de parámetros climáticos, para producir un perfil climático para ese organismo (Busby, 1991). Los parámetros (las variables) proporcionan una caracterización de las variaciones anuales en la temperatura y niveles de disponibilidad de humedad (Nix, 1986).

En los trabajos que han utilizado BIOCLIM para generar áreas potenciales de distribución, se han definido dos tamaños principales de áreas: una denominada dominio central (*core domain*) y otra dominio extenso (*range domain*). Aun cuando estos dominios pueden ser diferentes para cada especie, el dominio central generalmente estará definido por un conjunto de celdas que registran 'homoclimas' dentro de valores porcentuales que caen en el intervalo de 5-95%, mientras que el dominio extenso incluirá celdas que caen dentro de valores que van de 0-100% del área total estimada.

Por su alto poder predictivo de las áreas de distribución potencial de las especies y todas las ventajas que presenta, el BIOCLIM es una buena herramienta en la toma de decisiones para elegir las áreas de conservación más apropiadas y evaluar las propuestas en un menor tiempo y considerando los recursos ya obtenidos de esfuerzos de inventarios previos. En el cuadro 1 se hace una comparación entre estos dos modelos con el fin de

ilustrar las ventajas relativas de cada uno para representar la distribución potencial de las especies.

Cuadro 1. Ventajas y desventajas de los modelos GARP y BIOCLIM para predecir la distribución de las especies.

Método	Datos requeridos	Ventajas	Desventajas
Algoritmos genéticos (GARP)	Presencia (usa pseudo - ausencias)	<ul style="list-style-type: none"> • Relativamente fácil de generar. • Realiza el empleo de aplicaciones individuales de los algoritmos, busca y aplica sólo el más apropiado (Peterson et al., 2002). • No requiere que los datos cumplan con supuestos estadísticos. • No supone una relación lineal entre variables explicativas y distribución de las especies. 	<ul style="list-style-type: none"> • No se interpreta fácilmente • La predicción no es total, los rendimientos serán diferentes entre los análisis al usar los mismos datos de ocurrencia. • Tendencia a generar errores de comisión. • Ningún procedimiento para la selección inconstante. • Problemas con la escala, ya que depende de esta el éxito de la predicción
Análisis bioclimáticos (BIOCLIM)	Presencia	<ul style="list-style-type: none"> • Modelo que se interpreta fácilmente y se representa como un mapa de la distribución predicha. • No es sensible a los sesgos en los datos de colecta • Repetible y explícito. • Buen predictor cuando la distribución de las especies está relacionada con factores climáticos. 	<ul style="list-style-type: none"> • No considera correlaciones potenciales e interacciones entre las variables medioambientales (Farber y Kadmon, 2003). • Asigna igual peso a todas las variables ambientales (Parra et al., 2004). • Todas las combinaciones ambientales dentro del intervalo se considera igualmente convenientes para la ocupación de la especie (Farber y Kadmon, 2003). • Problemas con la escala, ya que depende de esta el éxito de la predicción

Los resultados de predicción son muy interesantes, sobre todo si tomamos en cuenta que generalmente los trabajos más recientes en biogeografía han explorado la posibilidad de predecir las distribuciones geográficas de especies con base en puntos de ocurrencia conocida y los modelos se han comprobado estadísticamente para especies individuales.

La Panbiogeografía y sus herramientas

El inicio de cualquier estudio biogeográfico parte del análisis de la distribución geográfica de los taxones. Este análisis espacial consiste en la formación de modelos de organización espacial y asume un conocimiento de las distribuciones en el espacio y de los procesos en espacio-tiempo.

A pesar del papel tan relevante que tiene para la biogeografía la distribución de los organismos en el espacio, desafortunadamente la mayoría de la literatura enfatiza el concepto de ecosistema y no el de espacio. *Craw et al.* (1999) destacan la importancia de la dimensión geográfica para la comprensión de los patrones y procesos evolutivos, basados

en el enfoque panbiogeográfico, el cual reafirma la importancia de la distribución en el espacio para la comprensión de la historia de la vida sobre la tierra.

La panbiogeografía tiene dos puntos importantes para la biogeografía: 1) enfatiza la importancia del papel de la localidad, y 2) la comprensión de la localidad es una condición fundamental para cualquier análisis adecuado de biogeografía histórica (Crisci *et al.*, 2000).

La *Panbiogeografía* es un herramienta de análisis propuesta por el botánico italiano *Léon Croizat* (1964), quien visualizó la diversidad biológica como un hecho histórico que transcurre en tres dimensiones: forma, espacio y tiempo, e involucra el *aspecto* geográfico dentro del análisis de la evolución (Bueno, 1997; Crisci *et al.*, 2000). La panbiogeografía es un enfoque de la biogeografía histórica que enfatiza el papel de la localidad y del lugar en la historia de la vida y como el eje fundamental de la biogeografía.

Los conceptos y métodos de la Panbiogeografía pueden ser aplicados a problemas de conservación, ya que proveen criterios útiles para la documentación, mapeo y reconocimiento de las características espaciales naturales de la biodiversidad (Craw *et al.*, 1999).

La Panbiogeografía se basa en el principio de vicarianza, el cual supone una correspondencia entre eventos de especiación y eventos geológicos: “tierra y vida evolucionan juntas” (Morrone y Crisci, 1995; Morrone, 2000). Para los panbiogeógrafos la evolución en el espacio y el tiempo resulta de la formación de patrones de distribución, y el estudio de estos patrones es el objeto central de estudio de la biogeografía (Llorente y Espinosa, 1991).

Los tres conceptos básicos en la panbiogeografía son el trazo individual, el trazo generalizado y el nodo (Craw, 1979). Básicamente el método de la Panbiogeografía consiste en marcar en un mapa las localidades en donde se distribuye un taxón determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. El espacio donde se superponen dos o más trazos individuales constituye un trazo generalizado, el cual indica una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado y posteriormente fragmentada por eventos físicos. Si dos o más trazos generalizados convergen en una misma área, ésta se identifica como un nodo, es decir, un área compleja, donde convergen distintas historias geológicas y bióticas.

La panbiogeografía permite generar modelos de predicción en los que se pueden determinar homologías espaciales, documentando y representando la estructura evolutiva de la biodiversidad, a través de un sistema de clasificación natural (Morrone, 2000).

Modelos de relación de áreas de distribución

Por distribución en el espacio se entiende el patrón de localización de los objetos en estudio. El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad, entre otros atributos. Cuando se intenta describir el área de distribución de una especie, generalmente sólo se adoptan dos alternativas, 1) las áreas son simpátridas o 2) son alopátridas. La alopatría supone una disyunción total entre las dos áreas de distribución, la simpatría en cambio implica un solapamiento entre las áreas de distribución, pero este solapamiento muestra una gama continua de variación. Papavero *et al.* (1994) y Papavero y Llorente (2006) distinguen tres tipos de distribución simpátrida. El primer tipo se denomina homopatría y consiste en el solapamiento total de un par de áreas. El segundo tipo, llamado endopatría consiste en la relación entre dos áreas de forma tal que una es un subconjunto propio de la otra. El tercer tipo de simpatría es la alelopatría, que significa que dos áreas sean diferentes y muestren intersección. De acuerdo con Papavero, la alelopatría seguramente significa que las dos áreas involucradas fueron originalmente alopátridas y que el estado de alelopatría es apomórfico, es decir, un estado de aparición reciente. En su primera etapa, la biogeografía histórica debe descubrir las áreas de distribución, y en una segunda etapa reconocer la relación espacial entre las áreas de distribución que muestren disyunción real (alopatría) o virtual (simpatría) con respecto a otras áreas. Los patrones de homopatría son considerados como áreas endemismo y posteriormente se evalúa la relación histórica entre ellos.

Diversos estudios han sugerido que la combinación de información ambiental y la distribución geográfica de las especies, dan como resultado dos modelos generales de relación de áreas (Espinosa *et al.*, 2005; Ruiz, 1999; Graham *et al.*, 2004) (Fig. 4). Estas categorías representan la variación de la distribución de las especies en un tiempo y espacio dado.

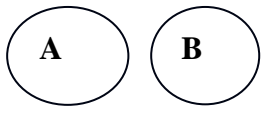
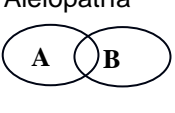
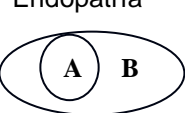
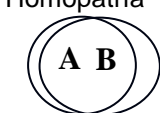
Modelo	Alopatría	Simpatría		
Descripción	Divergencia por barreras extrínsecas de aislamiento Supone una disyunción total	Divergencia de selección sobre hábitats múltiples sin aislamiento por distancia Implica un solapamiento entre las áreas de distribución		
Representación		Alelopatría 	Endopatría 	Homopatría 

Figura 4. Modelos de relaciones espaciales entre áreas de distribución

OBJETIVOS

Objetivo general

- Estudiar los patrones de distribución de especies del género *Bursera* grupo *glabrifolia* (*sensu* Becerra, 2003), afines al linaloe, con el fin de evaluar la relación espacial (particularmente alopatría) entre especies hermanas y cercanamente relacionadas.

Objetivos específicos

- Elaborar una base de datos que contenga toda la información disponible de los especímenes de las colecciones revisadas y colectas de campo de las especies del género *Bursera* grupo *glabrifolia* y determinar la diversidad de este grupo.
- Determinar la distribución de las especies del género *Bursera* afines a *Bursera linanoe*, mediante técnicas de georreferenciación y modelos de predicción.
- Establecer la relación entre áreas y diagnosticar las barreras que explican la distribución alopatrida mediante un análisis biogeográfico.

MÉTODO Y ZONA DE ESTUDIO

MÉTODO

Revisión de bibliografía, ejemplares de herbario y trabajo de campo

Se recopiló información bibliográfica correspondiente, incluyendo revisiones taxonómicas, floras y publicaciones de nuevas taxa y consultas a expertos para elaborar el diccionario de autoridades. Se realizaron consultas en los herbarios Nacional de México (MEXU), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), del Instituto de Ecología del Bajío (IEB), de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FEZA) y de la Facultad de Ciencias UNAM (FCME), de todo el material disponible de especies de 'linaloe' y afines (Fig. 5).

De todos los registros, aquellos ejemplares que tenían una validación de la determinación confirmada por el Dr. Jerzy Rzedowski, taxónomo especialista del género *Bursera*, fueron calificados como taxonómicamente válidos.

Se hicieron recolectas en localidades de clima tropical distribuidas en las cuencas de los ríos Balsas, Coahuayana, Papagayo, Salado (Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Cuenca alta del Papaloapan) y Tehuantepec.

Para tal efecto se establecieron cuatro rutas de recolecta: 1) Cuencas del Armería-Coahuayana y el W del Balsas (Tepalcatepec-Infiernillo), 2) Cuencas del Papagayo, y centro-W del Balsas (Cañón del Zopilote y Cutzamala), 3) Cuenca E del Balsas (Atoyac, Mixteco, Tlapaneco y Amacuzac), y 4) cuencas de Tehuantepec, Copalita y Salado.

El material de campo se revisó mediante la utilización de claves taxonómicas (Toledo-Manzur, 1982), para determinar y separar todas las unidades distinguibles con morfología similar. Así, se buscó precisar los límites y establecer los extremos de variación morfológica de las especies y se estableció la distribución real de las especies en el área.

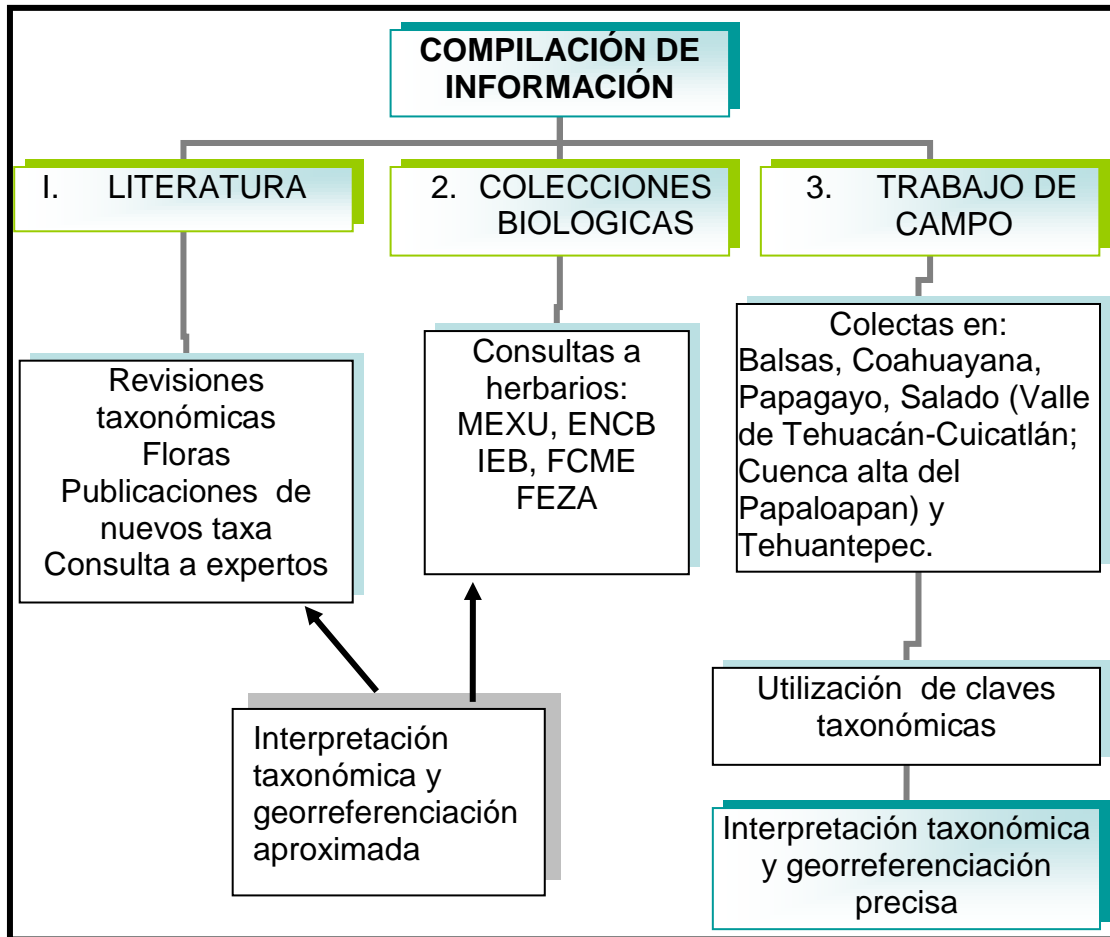


Figura 5. Proceso de revisión de bibliografía, ejemplares de herbario y trabajo de campo para la integración de información

Base de datos

El diseño de la estructura de la base de datos se organizó de acuerdo con los datos de los ejemplares de herbarios y recolectas de campo, utilizando el sistema de información BIOTICA 4.1 (CONABIO, 2003). De esta fuente se extrajo información taxonómica de los especímenes, la localidad de registro, altitud y sus coordenadas geográficas (georreferencia) para elaborar el *nomenclator geográfico* con base en el cual se relacionan los registros de ejemplares, se elaboró integrando cuatro campos (Fig. 6):

- a. En el campo *Nombre de la localidad*: Se estableció un sistema para estandarizar el nombre de la localidad, el cual se compuso de un identificador que abrevia el nombre del estado, una localidad de referencia, en relación con la cual se ubicó cada localidad por distancia en kilómetros y orientación según los puntos cardinales.
- b. En el campo de *nombre en extenso* se capturó el nombre de la localidad tal como aparece en la etiqueta del ejemplar.

- c. En el campo de *nombre longitud latitud y altitud* se capturaron estos datos tal como aparecen en la etiqueta y de no ser así
- d. Se realizó una georreferenciación aproximada mediante el gacetero de INEGI.
- e. En el campo de nombre Regiones Terrestres Prioritarias (*RTPs*) se capturó cada ejemplar según correspondiera a una RTP.

La base de datos fue depurada y estandarizada de acuerdo con las especificaciones de referencia del modelo. La información taxonómica y geográfica fue validada de acuerdo con literatura taxonómica y con el gacetero geográfico INEGI, sobre ArcView 3.2. (ESRI, 2000). Los estados municipios y RTPs se validaron con base en la cartografía de Biotica 4.1.

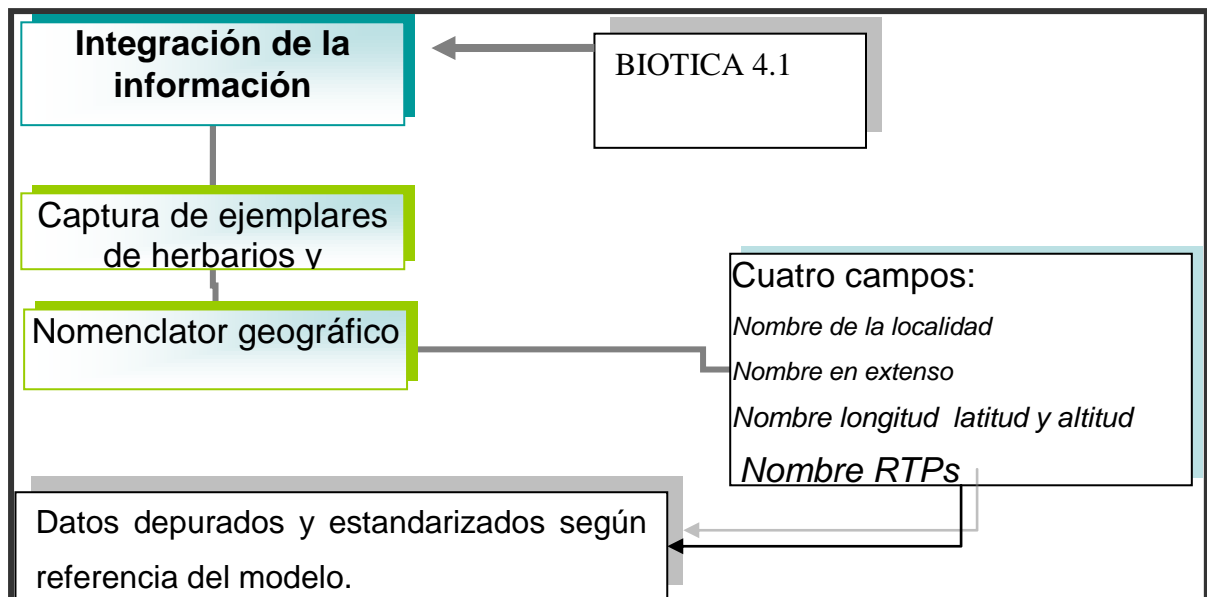


Figura 6. Diseño de la estructura de la base de datos y proceso de almacenamiento.

Elaboración de mapas de distribución potencial

A partir del sistema Biótica 4.1 se realizó una consulta para análisis geográfico, de acuerdo con el siguiente protocolo: (a) descripción de las localidades de recolecta para determinar coordenadas geográficas y los atributos de hábitat de cada especie (elevación, exposición, pendiente, suelo, precipitación y clima) que fue analizada mediante el sistema ArcView 3.2, (b) se exploraron dos métodos para crear modelos para la determinación de áreas de distribución potencial con BIOCLIM (Nix 1986) y algoritmos genéticos (GARP) (Stockwell y Noble 1992). Ambos realizan predicciones con sólo la presencia de datos, (c) los datos resultantes de la predicción se desplegaron en ArcView 3.2 utilizando el módulo de análisis espacial para su posterior análisis.

De las 22 especies del género *Bursera* sección *Bullockia* grupo *Glabrifolia* (Burseraceae), se seleccionaron solo 10, debido a que han sido cercanamente relacionadas filogenéticamente (Becerra y Venable, 1999; Becerra, 2003 y 2005), y contienen un mayor número de registros. En el cuadro 2 se presentan dichas especies, el número de registros, de localidades por especie y el intervalo altitudinal donde se les encuentra.

Cuadro 2. Datos generales sobre las especies de *Bursera* utilizadas en este trabajo.

Especies	No. de registros	No. de localidades	Intervalo altitudinal (msnm)
<i>Bursera bonetii</i>	25	20	1087 - 1658
<i>Bursera biflora</i>	25	18	1700 - 2188
<i>Bursera penicillata</i>	110	107	94 - 2000
<i>Bursera citronella</i>	30	16	100 - 1000
<i>Bursera xochipalensis</i>	52	44	400 - 1600
<i>Bursera glabrifolia</i>	90	82	800 - 2300
<i>Bursera linanoe</i>	124	82	589 - 1500
<i>Bursera heteresthes</i>	56	45	13 - 1500
<i>Bursera coyucensis</i>	25	19	200 - 1180
<i>Bursera sarcopoda</i>	38	19	10 - 800

Uso del modelo BIOCLIM

Para generar el perfil bioclimático, BIOCLIM requirió de un modelo digital de elevación (MDE) del área de estudio y de un conjunto de puntos georreferenciados (latitud, longitud) que representaron sitios donde la especie fue recolectada (Busby 1991; Lindenmayer *et al.*, 1991; Robertson *et al.*, 2003). Con ellos se generó un perfil bioclimático que sintetizó las condiciones climáticas de los sitios y se compararon con los atributos climáticos de un conjunto de celdas, generados en un archivo denominado BCP (archivo de parámetros bioclimáticos) con el MDE y las coberturas climáticas (Fischer *et al.*, 2001; Villaseñor y Téllez, 2004) (Fig. 7).

El perfil bioclimático de cada especie fue generado utilizando 19 variables que proporcionan una caracterización de las variaciones anuales en la temperatura y niveles de humedad (Cuadro 3). Para cada situación del análisis bioclimático el BIOCLIM calculó los valores mínimos y máximos de cada atributo, así como su promedio y su desviación estándar. Los modelos de distribución potencial de cada especie, se generaron como archivos en formato ASCII GRID ARC/INFO, utilizando el programa BIOMAP del paquete ANUCLIM (incluido en BIOCLIM) y el modelo digital de elevación (MDE).

En este trabajo se hizo una búsqueda homoclimática evaluando todos los intervalos porcentuales del perfil bioclimático (*dominio extenso*). Se identificaron así todas aquellas celdas, de un mapa de celdas (*raster*) de México, donde las condiciones climáticas adecuadas para la presencia de la especie se ubicaron en el intervalo máximo de tolerancia (valores extremos).

Cuadro 3. Variables utilizadas por el BIOCLIM y GARP para generar los mapas de distribución potencial de las once especies de *Bursera*

1	Temperatura promedio anual (°C)
2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
3	Oscilación anual de la temperatura (°C) (cociente entre parámetros 4 y 5)
4	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
5	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
6	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
7	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)
8	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
9	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
10	Isotermalidad (°C) (cociente entre parámetros 2 y 7)
11	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %)
12	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %)
13	Precipitación anual (mm)
14	Precipitación promedio del periodo más lluvioso (mm)
15	Precipitación promedio del periodo más seco (mm)
16	Precipitación promedio del cuatrimestre más lluvioso (mm)
17	Precipitación promedio del cuatrimestre más seco (mm)
18	Precipitación promedio del cuatrimestre más cálido (mm)
19	Precipitación promedio del cuatrimestre más frío (mm)

El MDE utilizado en este trabajo consistió de celdas de 30 segundos (aproximadamente 0.00833333 km² de superficie) de resolución espacial.

Las áreas definidas por el sistema y que representan los ambientes climáticos adecuados donde pudieran prosperar las especies, fueron representadas en mapas de distribución potencial generados con el programa ArcView 3.2 (ESRI, 2000).

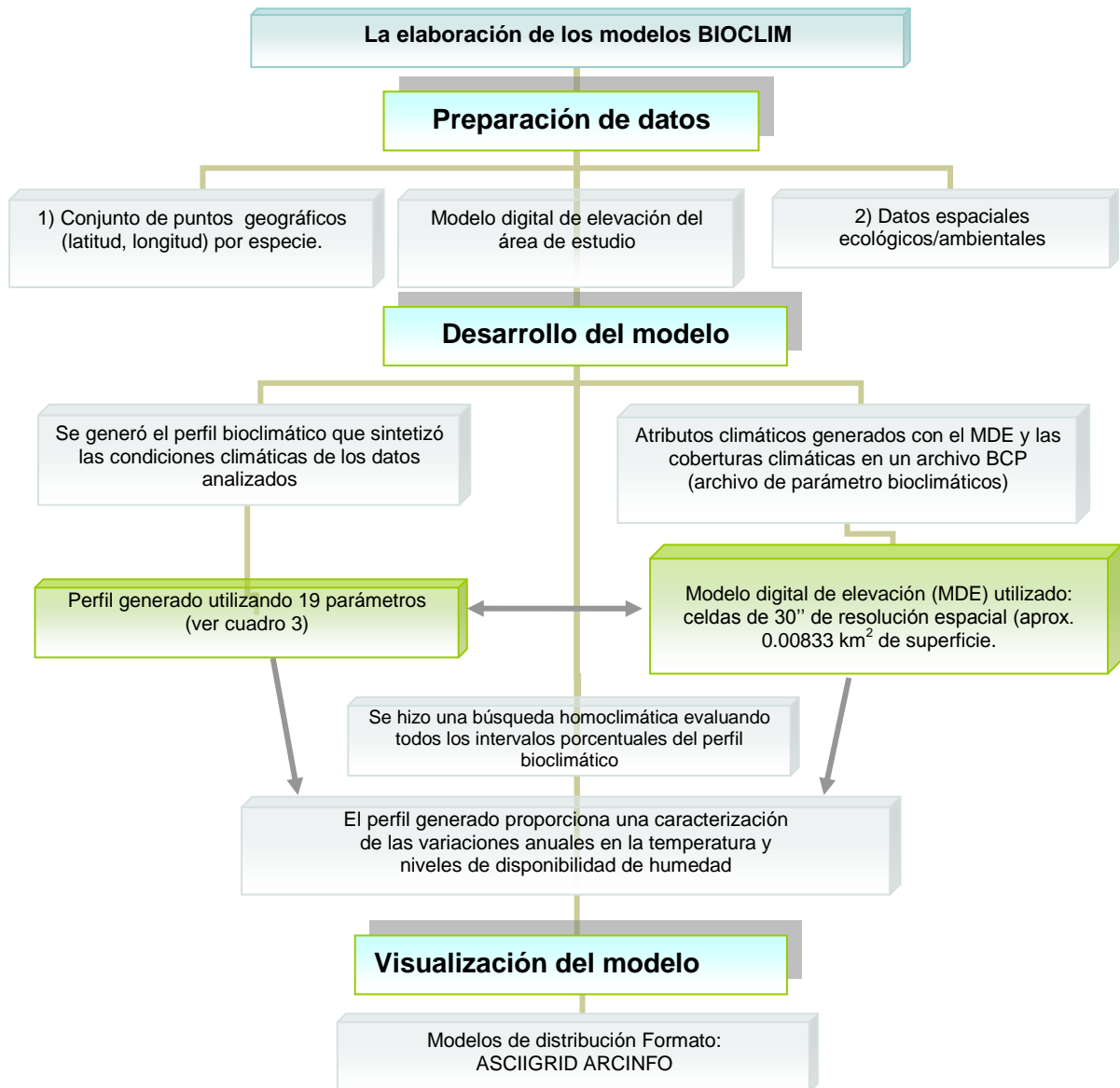


Figura 7. Esquema del funcionamiento del BIOCLIM y diseño de la elaboración de modelos por este método.

Algoritmo genético GARP

Para la elaboración de los mapas de distribución potencial se usó el sistema GARP (Scachetti-Pereira, 2002) (Fig. 8). La elaboración de los modelos comprendió los siguientes pasos:

- Para generar los mapas, el GARP requirió de un conjunto de puntos georreferenciados (latitud, longitud) que representaron sitios donde la especie fue recolectada.
- Las áreas de distribución potencial de cada especie fueron generadas a partir de 19 variables que proporcionan una caracterización de las variaciones anuales en la temperatura y niveles de disponibilidad de humedad (Cuadro 3).

- c) Se usaron 50% de las localidades de recolecta como puntos de entrenamiento y 50% como puntos de prueba.
- d) Se ejecutaron análisis consecutivos con un máximo de 1000 repeticiones, se estableció un límite de convergencia de 0.001 por especie. Estos parámetros son valores establecidos en el programa y controlan el comportamiento del algoritmo genético.
- e) En la mayoría de los casos se generaron 100 modelos por especies, sin embargo en algunas fue necesario generar hasta 200 modelos para poder tener un mínimo de mapas significativos considerando el umbral del error de comisión propuesto.
- f) Los modelos resultantes de la predicción se exportaron en formato ASCII *grid* para ser representados en el programa ArcView 3.2 (ESRI, 2000) utilizando el módulo de análisis espacial para su posterior análisis.
- g) De los 100 (o en su caso 200) mapas resultantes se eligieron aquéllos que tenían menos del 5% de error en omisión externa y comisión cercana al promedio del error de comisión de todos los mapas. Esto se obtuvo a partir de los valores de error de omisión y de comisión generados por el modelo, mediante una prueba de independencia (χ^2), para determinar si los mapas eran estadísticamente diferentes a un mapa que se obtendría por una distribución de puntos al azar.
- h) De los mapas resultantes se eligieron un máximo de cuatro mapas por especie. Usando el programa ArcView 3.2 (ESRI, 2000) se sobrepusieron cada conjunto de mapas usando la función "*map calculator*" de modo que mediante la suma de los mejores mapas (seleccionados en el paso g) se obtuvieron los mapas finales de áreas potenciales de distribución del nicho ecológico.

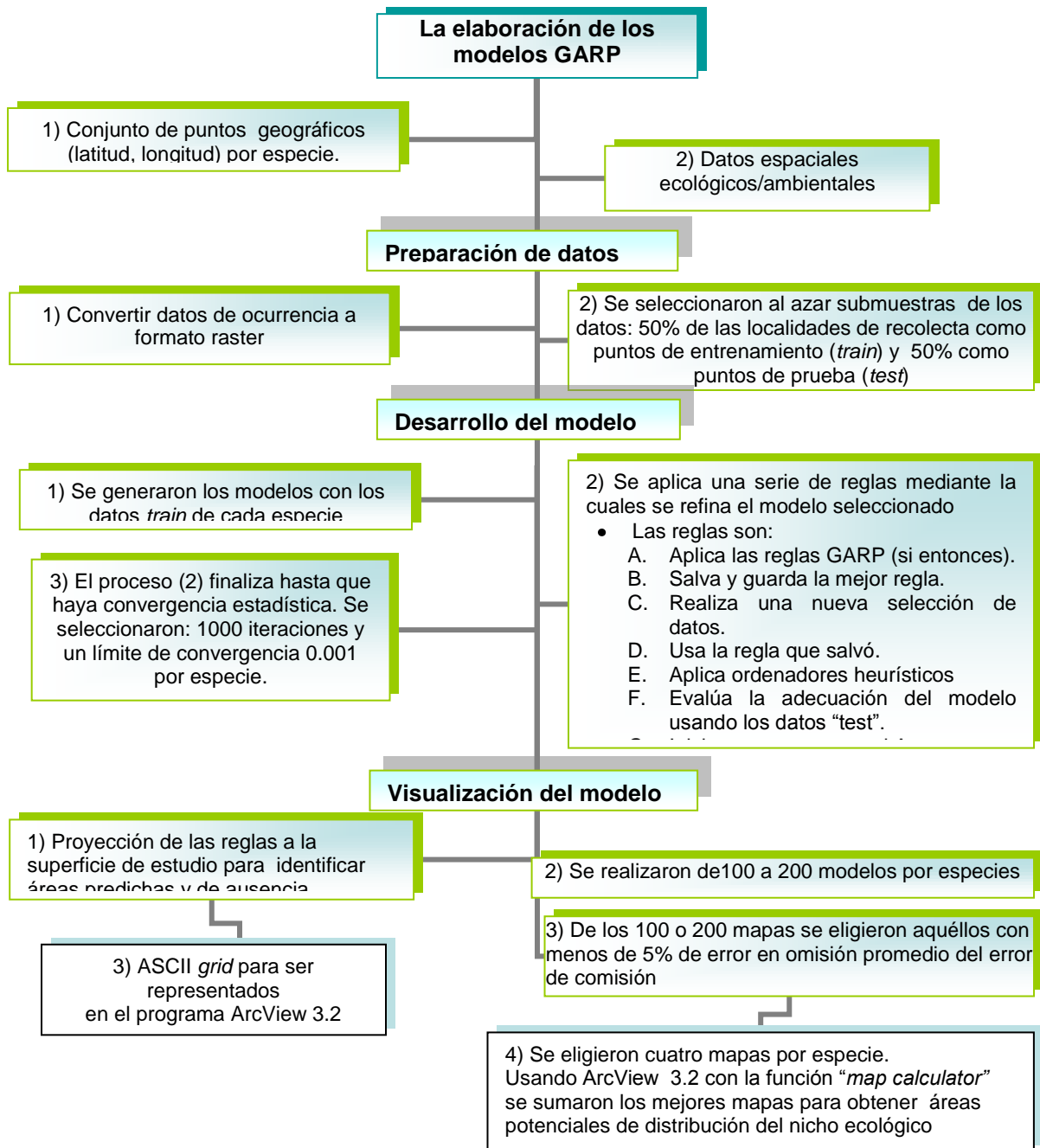


Figura 8. Esquema del funcionamiento del GARP y diseño de la elaboración de los modelos por este método.

Evaluación de los modelos de predicción

La evaluación de los modelos se realizó mediante un análisis en ArcView 3.2 (ESRI, 2000) utilizando la extensión *geoprocessing wizard* con el apartado de *asignación de datos por localización*, el cual permite juntar datos de diferentes temas en uno solo para su posterior análisis. En este caso esa opción se utilizó para identificar el valor asignado de la predicción de los dos modelos con respecto a las localidades de evaluación.

La evaluación del área potencial de distribución de las especies se realizó mediante el análisis resultante de los modelos y tomando en cuenta los datos de salidas a campo realizadas durante el desarrollo de este proyecto.

Una forma global de conocer la calidad de los datos en el espectro completo de puntos de corte es mediante el uso de curvas ROC (Receiver Operating Characteristics) que constituyen una herramienta fundamental y unificadora en el proceso de evaluación.

En las curvas ROC se observan todos los pares de intervalos de confianza de sensibilidad/especificidad resultantes de la variación continua de los puntos de corte en todo el intervalo de resultados observados. El área bajo la curva (ABC) ROC es una medida global de la exactitud de esta prueba diagnóstica (Burgueño *et al.*, 1995; Elith *et al.*, 2006 y Stockman *et al.*, 2006).

Para esta evaluación de los modelos, la *sensibilidad* de la prueba es la probabilidad de que el modelo produzca un resultado positivo en una localidad positiva, la *especificidad* indica la probabilidad de obtener un resultado negativo en una localidad negativa (Burgueño *et al.*, 1995).

Las curvas ROC se realizan trazando un diagrama en el que la ordenada es la sensibilidad y la abscisa la especificidad. Cuanto más sensible y específica sea la prueba (representación: puntos más hacia arriba y más hacia la izquierda más se alejará de la diagonal, el mejor punto de corte es el que más se aleja de la diagonal. También nos permite comparar dos pruebas.

Los resultados fueron ordenados en tablas de presencia/ausencia (ver cuadro 4), en los cuales se consideraron cinco umbrales de predicción; éstos se graficaron con el programa SPSS 8.0.0 para obtener el área bajo la curva de *curvas roc*, las cuales permitieron observar todos los pares de sensibilidad/especificidad resultantes de la variación continua de los puntos en todo el intervalo de resultados observados. Así, los modelos se evaluaron de forma estadística para elegir aquél que representó la mejor predicción del área potencial de distribución de las especies en estudio.

Cuadro 4. Tablas de presencia/ausencia (por especie)					
Nombre de la especie					
# De localidad	Presencia/ausencia	Longitud (x)	Latitud (y)	BIOCLIM	GARP
1	Si fue recolectada es 1 si no fue recolectada es 0	Datos de las localidades de validación		0, 1, 2, 3 o 4 según sea el caso, es decir, el valor 0 representa ausencia total y 1 a 4, frecuencia en los mapas o intervalos de la predicción en que se registró o no la especie.	
2					
3					
4					
5					
Hasta 45					

Edición de mapas de distribución potencial de las especies

Los mapas de distribución producto del BIOCLIM y el GARP, no reflejan la distribución de las especies ya que algunas partes de las áreas predichas pueden no estar ocupadas por la especie debido a factores históricos. En este sentido, fue necesario editar los mapas obtenidos para obtener mapas de distribución potencial de las especies en estudio (Fig. 9).

Este proceso se llevó a cabo tomando los siguientes criterios:

1. En el caso de las áreas obtenidas por el GARP, se realizó una multiplicación de mapas, con el fin de eliminar todas aquellas zonas donde no coinciden más de dos celdas de los modelos empleados para generar el mapa (eliminar error de comisión).
2. En el caso del BIOCLIM se tomó en cuenta el *dominio extenso*, es decir aquellas celdas del mapa donde las condiciones climáticas para la especie se ubicaron en el intervalo máximo de tolerancia.
3. Posteriormente, de los mapas obtenidos en los puntos anteriores se eliminaron zonas de sobrepredicción usando como base mapas de cuencas hidrológicas, que pueden determinar un aspecto histórico (barreras geográficas) para limitar las áreas de distribución. Esta parte se elaboró como sigue:
 - a. Se superpusieron las capas de cuencas hidrológicas de la Comisión Nacional del Agua (publicadas por CONABIO, 2000), tomando en cuenta descripciones previas donde se reportan la existencia de la especie (Toledo-Manzur, 1982; Rzedowski y Guevara-Féfer, 1992; Rzedowski *et al.*, 2004 y 2005), y la capa del mapa de predicción potencial del nicho ecológico según sea el caso (modelo y/o especie).
 - b. Se hizo la intersección de temas en ArcView 3.2 (ESRI, 2000) utilizando la extensión *geoprocessing wizard*.
 - c. Los mapas resultantes de distribución potencial se comprobaron con literatura específica y la opinión de expertos.
4. Las áreas ya editadas se consideran *áreas de distribución geográfica potenciales* de mayor probabilidad de presencia de las especies en sentido biogeográfico histórico.

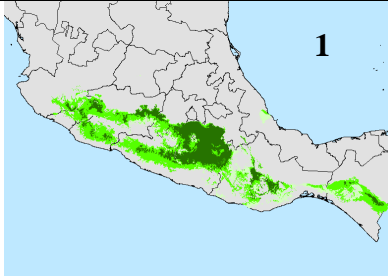
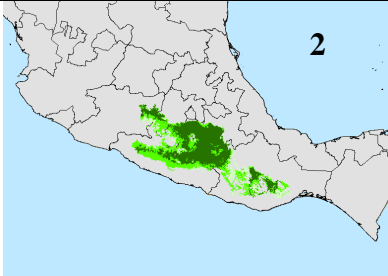
ESPECIE: <i>Bursera glabrifolia</i>	DISTRIBUCIÓN POTENCIAL	DISTRIBUCIÓN POTENCIAL EDITADA
MODELO	 <p>1</p>	 <p>2</p>

Figura 9. Ejemplo de los dos mapas que se obtienen por especie 1 muestra el mapa sin editar producto de los dos modelos utilizados; 2 muestra el mapa editado por recorte con base en cuencas hidrológicas.

Análisis biogeográfico

Para identificar el patrón de distribución más frecuente entre las especies en estudio se realizó la superposición de las áreas la cual se planteó de la siguiente manera: a) superponer áreas de especies que están cercanamente emparentadas; b) superposición de áreas de especies lejanamente emparentadas, con base en la filogenia molecular del grupo (Becerra, 2003 y 2005).

La relación de áreas se llevó a cabo de tres formas diferentes:

1. Una primera aproximación del análisis se realizó mediante el sistema ArcView 3.2, en el cual se hizo la combinación de áreas potenciales de distribución para establecer la relación entre áreas de distribución.
2. La segunda aproximación se llevó a cabo por el método de la Panbiogeografía. El procedimiento se analizó mediante la extensión *trazos 2004* del sistema ArcView 3.2 (Rojas-Parra, 2005) que consiste en representar las distribuciones de las diferentes especies en un mapa en el que se marcaron las áreas donde dichas especies fueron recolectadas a través de puntos que se conectaron entre sí por líneas conocidas como:
 - *Trazos individuales* (líneas que conectaron las localidades o áreas de distribución de las especies) de acuerdo con su proximidad biogeográfica. Éstos representan el sector del espacio en el cual un taxón ha evolucionado.
 - *Trazos generalizados*: conjunto de dos o más trazos individuales que son compatibles o congruentes de acuerdo con un criterio específico, ejemplo: Trazos geométricos compartidos que indicaron una superposición en las áreas de distribución de diferentes especies.

- Los trazos resultantes se superpusieron sobre las áreas potenciales de distribución para analizarlos conjuntamente, lo cual permitió identificar qué barreras están asociadas con las disyunciones de las especies en estudio.
3. La tercera aproximación se realizó mediante el análisis de similitud de los datos que se generaron en los perfiles climáticos del BIOCLIM. Con ellos se elaboró una matriz que permitió determinar qué especies se relacionan ecológicamente.
- Para determinar las características climáticas de las áreas de distribución potencial se realizó una evaluación en la cual los resultados se presentan en una matriz $r \times c$ en donde: **Filas (r)** = corresponden a los parámetros evaluados que se mencionan en el cuadro 3 y **Columnas (c)** = a las especies en estudio.
 - Las localidades se clasificaron de acuerdo con la semejanza climática por medio de un análisis de conglomerados.
 - Para determinar qué variables explicaron la varianza se aplicó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el programa NTSYSpc 2.11T, (C) 2000-2004.
 - Se analizaron las características ecológicas (tipo de vegetación, suelo, precipitación, etc.) de cada especie para determinar casos especiales de la distribución potencial de las especies.
 - Se seleccionaron diferentes mapas temáticos (humedad, temperatura, tipos de vegetación y suelo).
 - Las localidades de cada especie se cruzaron con los mapas temáticos para generar una tabla de atributos de hábitat para cada localidad/especie. Luego se generó una tabla y gráficos dinámicos en *Excel* 2003. Con base en ellos se obtuvieron las frecuencias de cada especie en cada intervalo de elevación, precipitación, temperatura, clima y tipo de suelo.
 - Los datos obtenidos se relacionaron con los análisis anteriores (superposición de áreas y trazos).

Estas aproximaciones de la superposición de las áreas definidas permitieron generar modelos de predicción en los que se pudieron determinar homologías espaciales documentando y representando la estructura evolutiva de la especies.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Base de datos

Se recopilaron 700 registros de especies de *Bursera* sección *Bullockia* (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número de registros capturados en la base de datos del género *Bursera* sección *Bullockia*.

Especies	No. de registros
<i>Bursera altijuga</i> Rzed., Calderón & Medina	13
<i>Bursera biflora</i> (Rose) Standl.	25
<i>Bursera bonetii</i> Rzed.	25
<i>Bursera cerasifolia</i> Brandegees	5
<i>Bursera citronella</i> Mc Vaugh & Rzed.	30
<i>Bursera coyucensis</i> Bullock	25
<i>Bursera epinnata</i> (Rose) Engl.	7
<i>Bursera fragrantissima</i> Bullock	8
<i>Bursera glabrifolia</i> (Kuhn) Engl.	90
<i>Bursera graveolens</i> (Kuhn) Triana & Planch.	32
<i>Bursera heliae</i> Rzed. & Calderón	6
<i>Bursera heteresthes</i> Bullock	56
<i>Bursera infernidialis</i> Guevara & Rzed.	14
<i>Bursera isthmica</i> Calderon & Rzed.	8
<i>Bursera linanoe</i> (La llave) Rzed., Calderón & Medina	124
<i>Bursera mirandae</i> C. A. Toledo	18
<i>Bursera penicillata</i> (DC.) Engl.	110
<i>Bursera pontiveteris</i> Rzed., Calderón & Medina.	6
<i>Bursera ribana</i> Rzed. & Calderón	8
<i>Bursera sarcopoda</i> P. G. Wilson.	38
<i>Bursera xochipalensis</i> Rzed.	52

Los registros fueron incorporados en una base de datos sobre el modelo Biotica versión 4.1 (CONABIO), donde fueron depurados y su información taxonómica y geográfica fue validada de acuerdo con la literatura taxonómica y con el gacetero geográfico del INEGI, sobre Arcview 3.2. Los estados, municipios y RTPs se validaron con base en la cartografía de Biotica 4.1.

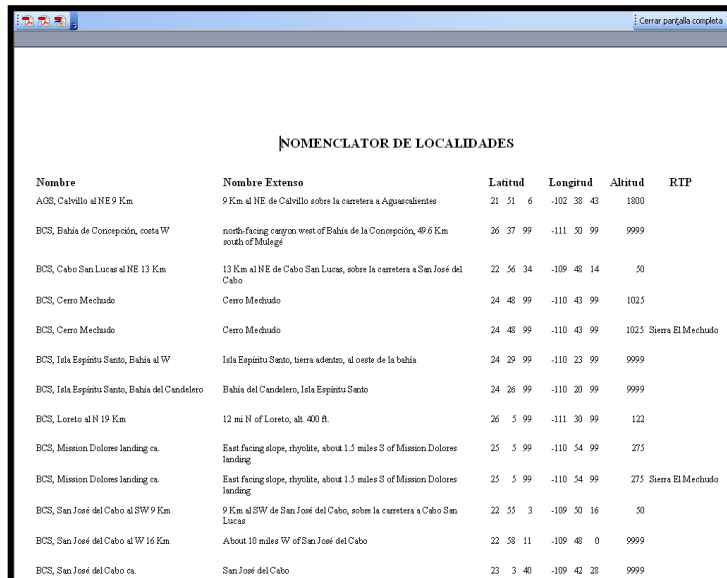
La información integrada a la base de datos es confiable debido a que se realizó una revisión de cada especie, a fin de detectar posibles inconsistencias en los datos. Esto se realizó mediante la revisión de literatura especializada así como con algunas consultas a expertos.

Nomenclátor geográfico

El nomenclátor contiene el nombre de 464 localidades asociadas con 455 sitios distribuidos en 20 estados y 21 RTPs. Todos los sitios y sus localidades fueron asociados con un municipio. El nombre de la localidad, se compuso de tres a cuatro letras mayúsculas que abrevian el nombre del estado, una localidad de referencia, siguiendo la ortografía del nomenclátor de INEGI, en relación con la cual se ubicó cada localidad por distancia en kilómetros y orientación según los puntos cardinales, sobre carreteras y caminos secundarios (Fig. 10). En el campo de nombre en extenso se capturó el nombre de la localidad tal como aparece en la etiqueta del ejemplar. Por ejemplo:

Nombre_de_la_localidad: GRO, Mexcaltepec

Nombre_extenso: Mezcaltepec, 10 Km después de Taxco, carretera Taxco–Iguala.



Nombre	Nombre Extenso	Latitud	Longitud	Altitud	RTP
AOS, Caballo al NE 9 Km	9 Km al NE de Caballo sobre la carretera a Aguascalientes	21 51 6	-102 38 43	1800	
BCS, Bahía de Concepción, costa W	north-facing cays west of Bahía de la Concepción, 49.6 Km south of Mátlegu	26 37 99	-111 50 99	9999	
BCS, Cabo San Lucas al NE 13 Km	13 Km al NE de Cabo San Lucas, sobre la carretera a San José del Cabo	22 56 34	-109 48 14	50	
BCS, Cerro Meduado	Cerro Meduado	24 48 99	-110 43 99	1025	
BCS, Cerro Meduado	Cerro Meduado	24 48 99	-110 43 99	1025	Sierra El Meduado
BCS, Isla Espiritu Santo, Bahía al W	Isla Espiritu Santo, tierra adentro, al oeste de la bahía	24 29 99	-110 23 99	9999	
BCS, Isla Espiritu Santo, Bahía del Candelero	Bahía del Candelero, Isla Espiritu Santo	24 26 99	-110 20 99	9999	
BCS, Loreto al N 19 Km	12 mi N of Loreto, alt. 400 ft.	26 5 99	-111 30 99	122	
BCS, Mission Dolores landing ca.	East facing slope, rhyolite, about 1.5 miles S of Mission Dolores landing	25 5 99	-110 54 99	275	
BCS, Mission Dolores landing ca.	East facing slope, rhyolite, about 1.5 miles S of Mission Dolores landing	25 5 99	-110 54 99	275	Sierra El Meduado
BCS, San José del Cabo al SW 9 Km	9 Km al SW de San José del Cabo, sobre la carretera a Cabo San Lucas	22 55 3	-109 50 16	50	
BCS, San José del Cabo al W 16 Km	About 10 miles W of San José del Cabo	22 58 11	-109 48 0	9999	
BCS, San José del Cabo ca.	San José del Cabo	23 3 40	-109 42 28	9999	

Figura 10. Ejemplo de la organización del nomenclátor geográfico para las localidades de las especies en estudio.

Riqueza de especies

De los datos obtenidos de la distribución geográfica de las especies incluidos en la base de datos se elaboró un grafico (Fig. 11) en el cual se define la riqueza de especies por cuenca hidrológica.

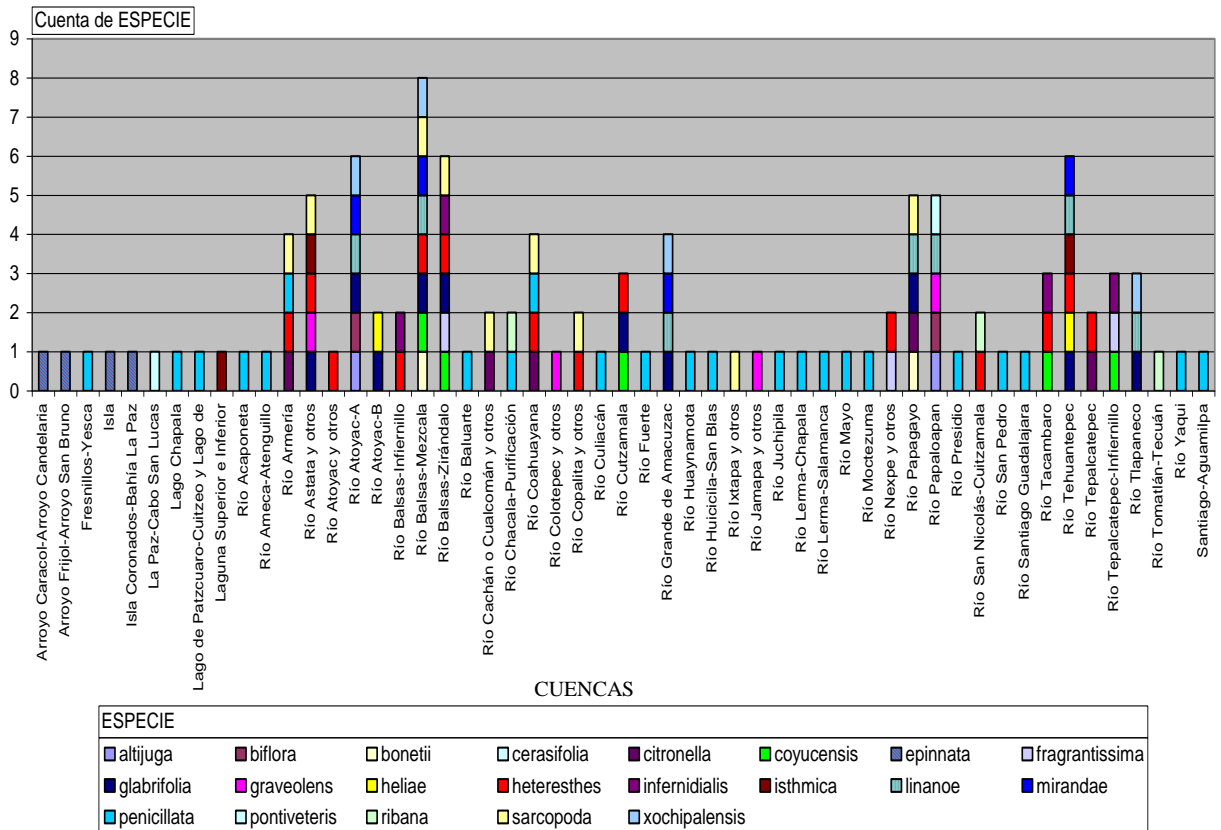


Figura 11. Riqueza de especies conocida para *Bursera* sección *Bullockia* grupo *Glabrifolia* por cuencas hidrológicas.

De los datos relativos a la distribución geográfica se pueden confirmar hechos importantes conocidos en trabajos previos (Toledo-Manzur, 1982; Kohlmann y Sánchez, 1984; Rzedowski *et al.*, 2004, 2005) sólo que en este trabajo la discusión de la distribución de las especies de este grupo se analizó con respecto a las cuencas hidrológicas, ya que son un espacio geográfico histórico que delimita la distribución de las especies.

Se obtuvo un mapa (Fig. 12) de riqueza de especies a partir de los registros de las áreas de distribución real de especies, del cual se puede apreciar que la máxima concentración de especies de este conjunto se localiza en la vertiente del Pacífico mexicano y en su mayoría en la región del Balsas. Varios autores (Toledo-Manzur, 1982; Kohlmann y Sánchez, 1984; Rzedowski *et al.*, 2004, 2005) han enfatizado la diversidad conocida de los componentes de *Bursera* en la Depresión del Balsas, indicando que los estados con mayor diversidad son Guerrero Michoacán y Oaxaca. Los resultados de este trabajo se suman a dichas conclusiones.

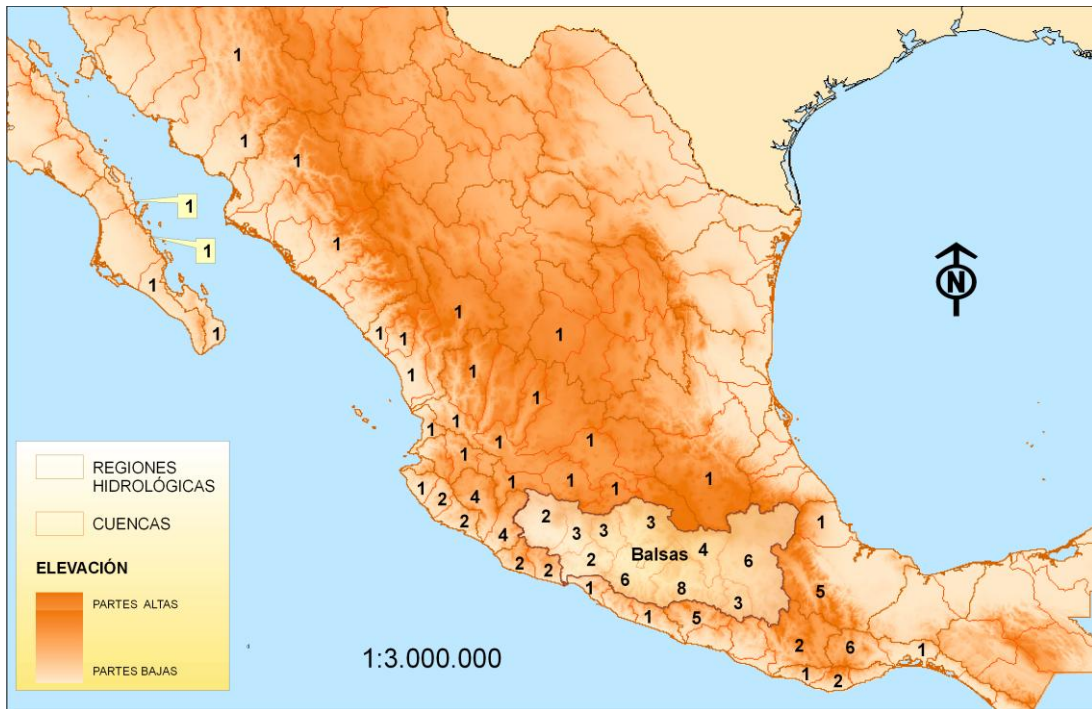


Figura. 12. Diversidad conocida de *Bursera* sección *Bullockia* grupo glabrifolia por cuencas hidrológicas en México.

Mapas de distribución potencial del nicho ecológico

Los mapas obtenidos del nicho ecológico se muestran en las figuras 13 a 22, en los que destacan dos aspectos relevantes: a) hay una alta similitud entre los mapas obtenidos por ambos modelos y b) hay una mayor cantidad de celdas que describen la potencialidad de encontrar las especies con el GARP

En diversos trabajos donde se evalúa la sensibilidad de las predicciones de las áreas se indica que la eficiencia en tales predicciones tiende a estabilizarse en relación con el número de coberturas usadas (Peterson y Cohoon, 1999). Sin embargo, es posible generar modelos significativamente robustos usando tan solo cinco coberturas. En este sentido, se esperaría que el número de coberturas usadas en el presente trabajo no fuesen un problema, en términos de robustez de los modelos obtenidos.

Sin importar las ventajas o desventajas que presenten, los resultados de la predicción de los modelos utilizados dependen de la calidad de los datos con los que se trabaja, llámese así al número de localidades de recolecta y a las coberturas usadas.

La confiabilidad de los mapas de distribución usando los modelos de predicción depende en gran medida de las localidades de recolecta. Diversos estudios sugieren el uso de un mínimo de 50 localidades con sus coordenadas geográficas bien determinadas para efectuar un análisis como el que se realiza en este trabajo (Lindenmayer *et al.*, 1996; Peterson y Cohoon, 1999 y Peterson *et al.*, 2000).

Para mejorar la precisión de los mapas elaborados es necesario contar con un alto número de recolectas de muestra, que aporten información espacial de los especímenes, lo cual se puede realizar tomando en cuenta no solo los datos de colecciones científicas sino también listas de otros estudios previos, además de considerar grupos ambientales y gubernamentales que aporten información a través de una amplia variedad de medios. Esto ha sido considerado por varios autores como Bojórquez-Tapia *et al.* (1994), Sánchez-Cordero (1998), Feria (2001), Villaseñor y Téllez-Valdés (2004), Carton de Grammont (2005) y Cirelli (2005).

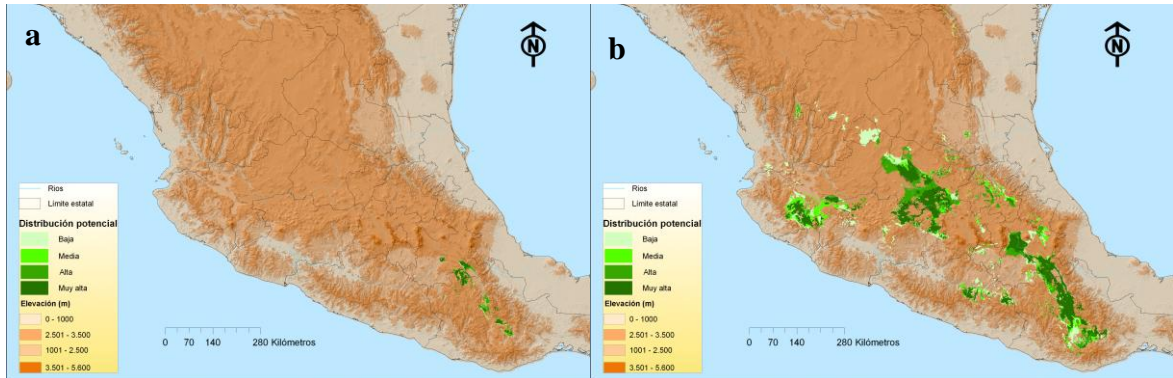


Figura 13. Distribución potencial de *B. biflora*. a) BIOCLIM y b) GARP.

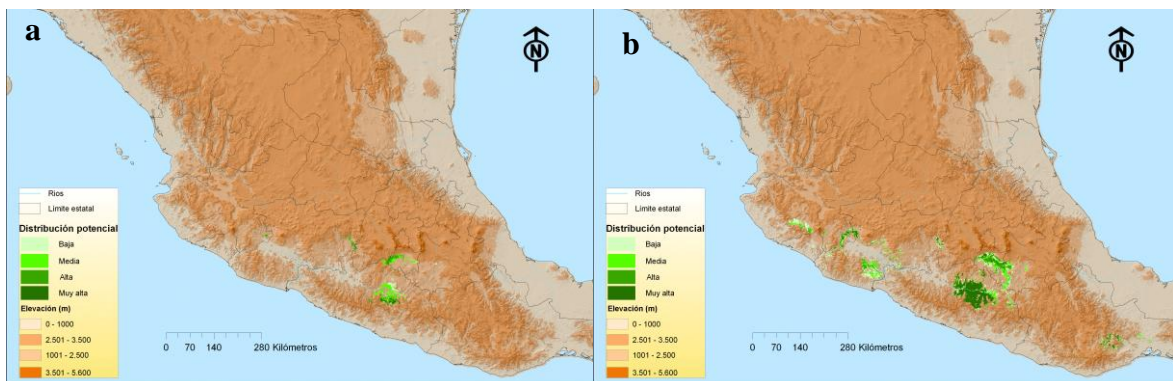


Figura 14. Distribución potencial de *B. bonetii*. a) BIOCLIM y b) GARP.

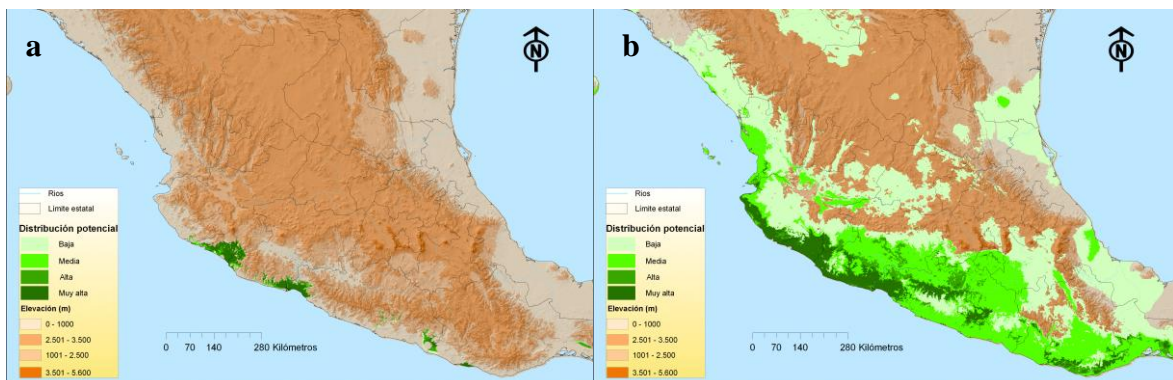


Figura 15. Distribución potencial de *B. citronella*. a) BIOCLIM y b) GARP.

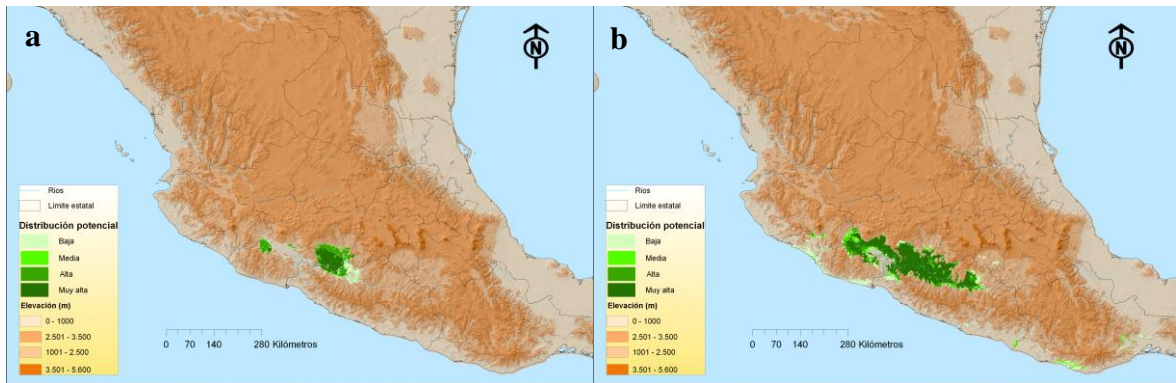


Figura 16. Distribución potencial de *B. coyucensis* a) BIOCLIM y b) GARP.

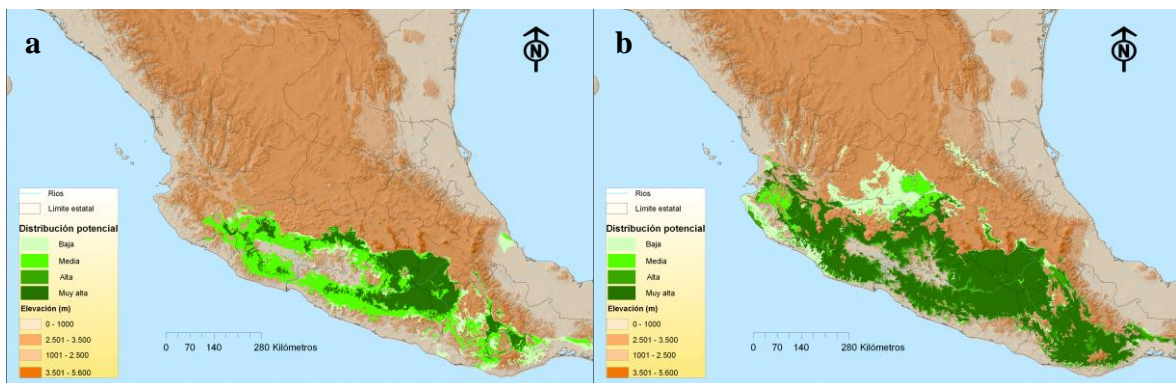


Figura 17. Distribución potencial de *B. glabrifolia*. a) BIOCLIM y b) GARP.

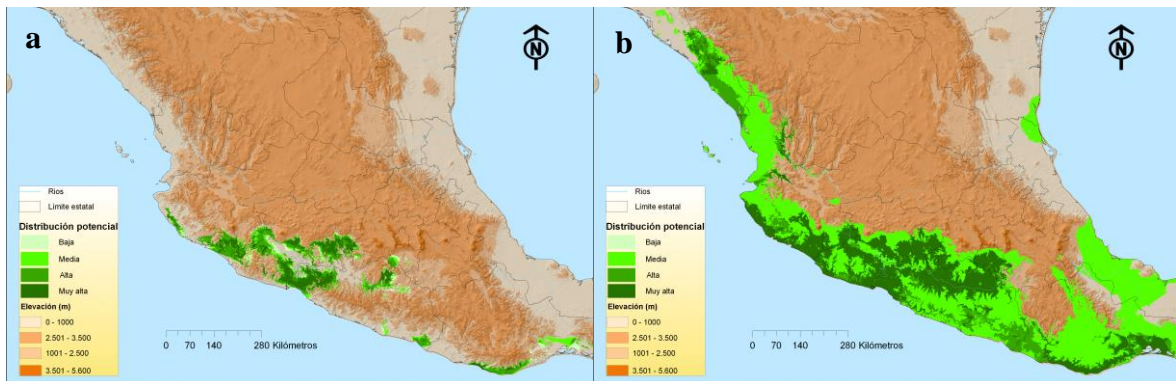


Figura 18. Distribución potencial de *B. heteresthes*. a) BIOCLIM y b) GARP.

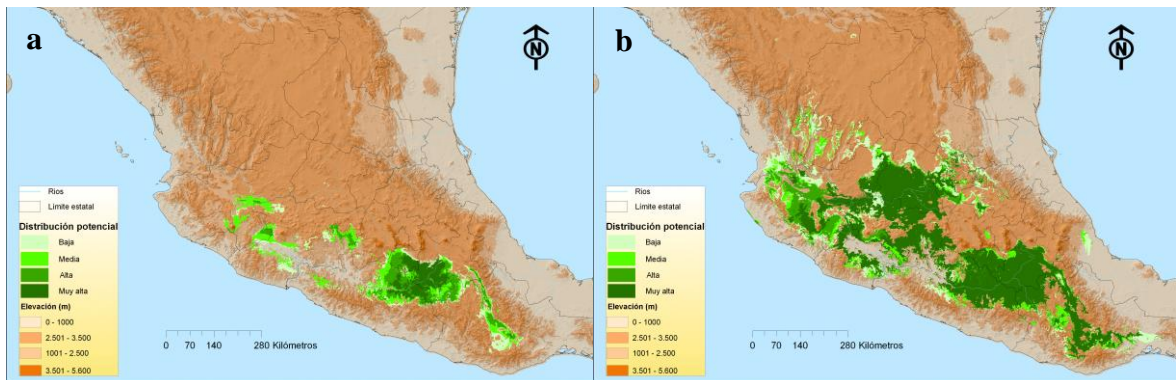


Figura 19. Distribución potencial de *B. linanoe*. a) BIOCLIM y b) GARP.

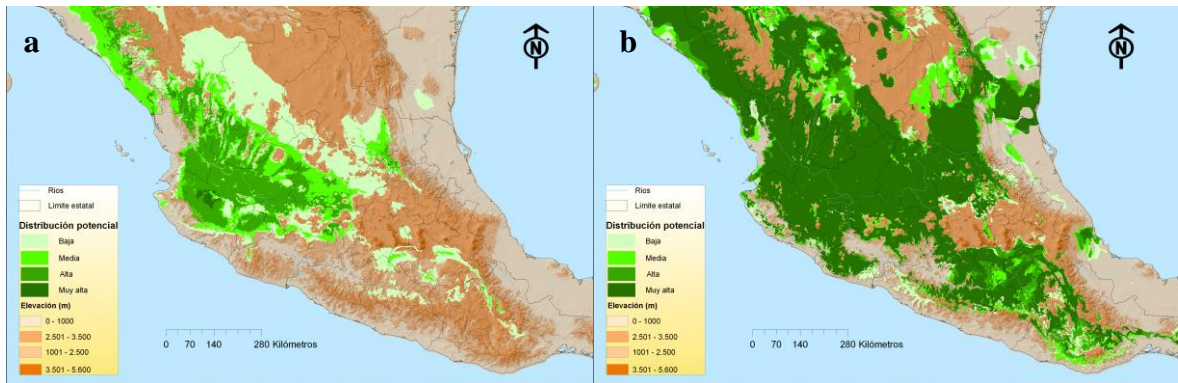


Figura 20. Distribución potencial de *B. penicillata*. a) BIOCLIM y b) GARP.

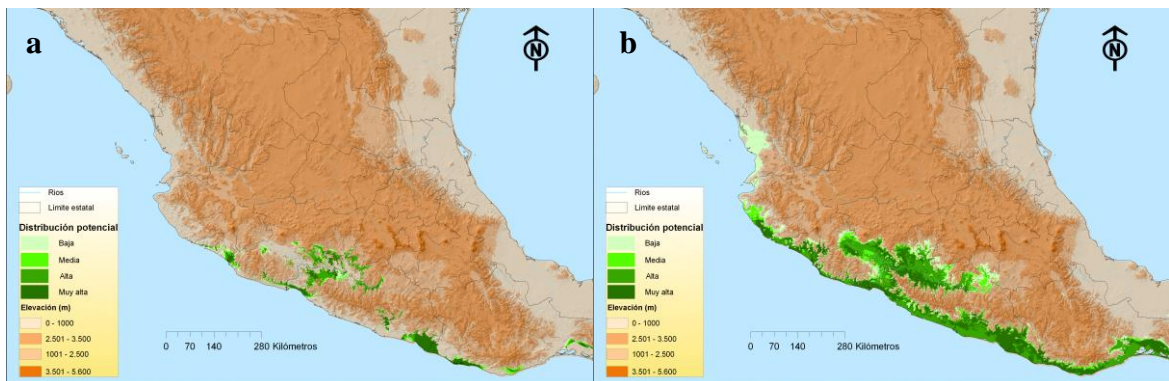


Figura 21. Distribución potencial de *B. sarcopoda*. a) BIOCLIM y b) GARP.

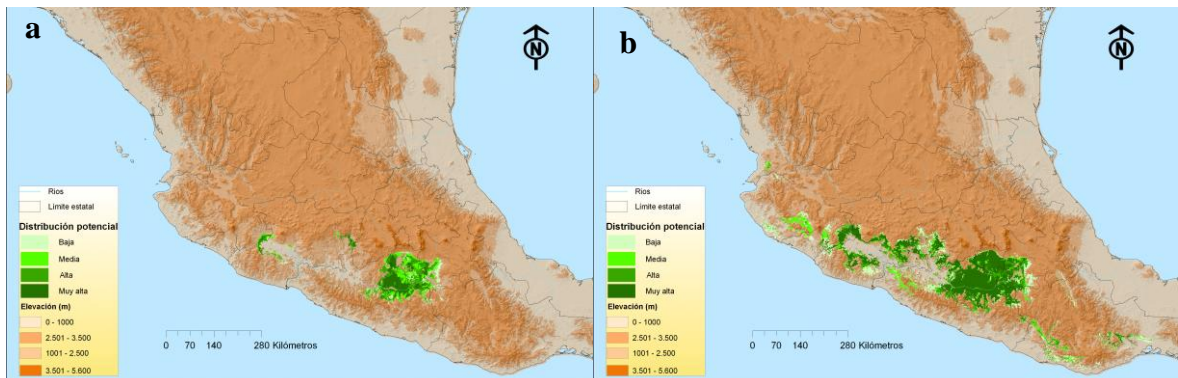


Figura 22. Distribución potencial de *B. xochipalensis*. a) BIOCLIM y b) GARP.

Evaluación de los modelos de nicho ecológico

Para elegir el mejor modelo se determinó la magnitud en que cada uno de ellos sobreestimó u omitió las áreas de distribución potencial. Esto se realizó mediante una evaluación con registros de herbario que no fueron incluidos en el análisis de modelación y que fueron representados en gráficos conocidos como curvas ROC (receiver operating characteristics), que se han utilizado para comparar diferentes métodos de modelado de datos espaciales (Drake *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006; Stockman, *et al.*, 2006; Lobo *et al.*, 2007).

La interpretación de las curvas ROC obtenidas se realizó tomando en cuenta que: cuanto más sensible y específica sea la prueba, más se alejará de la diagonal (Burgueño *et al.*, 1995). Considerando la representación de la prueba ROC, el área bajo la curva (AUC)

fue interpretada de acuerdo con las medidas que proporcionó el análisis y esto determinó las diferencias entre los modelos de predicción de especies. El resultado teóricamente perfecto es un $AUC = 1$, y un resultado no satisfactorio tendría un $AUC \leq 0.5$.

En las curvas ROC de las figuras 23 a 32 se presenta el área bajo la curva (AUC) de cada especie para los modelos explorados. Estas mostraron que, aún teniendo valores diferentes, ambos modelos presentaron un $AUC > 0.60$, lo que sugiere que caracterizan la distribución geográfica de las especies permitiendo el análisis de las áreas potenciales de distribución.

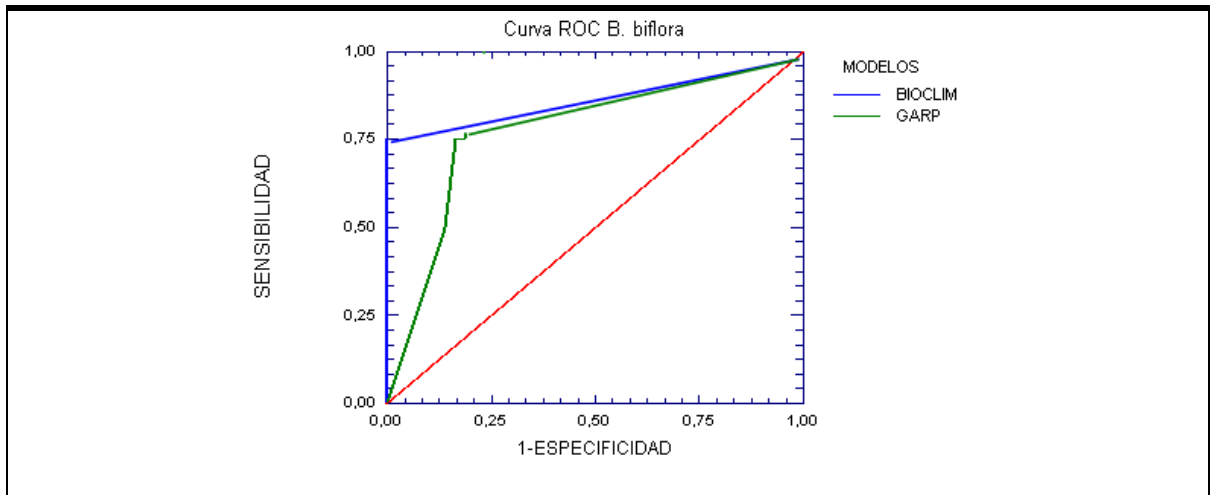
De acuerdo con los valores AUC, no existen pruebas contundentes para determinar cuál de los dos modelos predice mejor las áreas potenciales de distribución, ya que ambos proporcionaron resultados alentadores para diferentes especies. Lo que queda claro es que GARP proporciona información del nicho ecológico que no necesariamente ocupa una especie, sino la que puede ocupar ésta y otras especies filogenéticamente relacionadas con ella. En cambio, BIOCLIM enfatiza más en el hábitat climático al que responden de manera individual las especies.

De la interpretación de las curvas, se pueden rescatar dos aspectos importantes: a) cuando tienden hacia el extremo superior derecho, indican que existe un mayor número de datos que predicen la presencia de las especies en lugares donde se tiene documentado que no existen (error de comisión) y esto representaría un problema para el análisis de relación de las áreas de distribución que pretende este trabajo. b) Por otro lado, aquellas curvas que se detienen en un punto en el cual no llegan a uno en sensibilidad, representa que los modelos tienen problemas para la predicción de datos, es decir omiten celdas en donde se ha reportado la especie (error de omisión).

No es posible determinar con exactitud cuánto sobreestiman u omiten los modelos las áreas de distribución potencial; solamente con trabajo de campo y/o el análisis a mayor escala se podrá determinar qué tanto la distribución de cada especie se extiende más allá de sus límites reales.

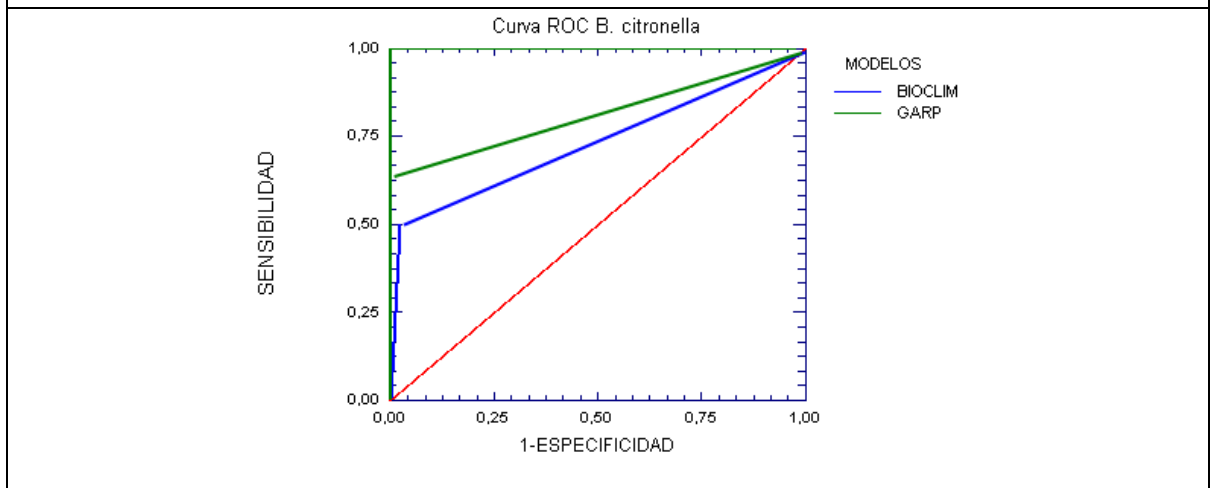
Aparentemente ambos modelos (BIOCLIM y GARP) reportaron una distribución similar, solo que para poder tomar en cuenta la predicción del GARP se tendría que realizar un mapa de consenso estricto de los mejores mapas elaborados por el modelo para eliminar todas las zonas de sobrepredicción, y de esto resultaría un modelo similar al de BIOCLIM, considerando sus cuatro intervalos de predicción (ver figuras 13-22). Si se toma en cuenta esta consideración, la elección de cualquiera de los dos modelos explorados no afectaría las conclusiones alcanzadas en el análisis biogeográfico de este trabajo.

Se eligió el método de BIOCLIM porque fue el más cercano a la distribución reportada de los taxones estudiados, cuya validación fue determinada por expertos del grupo (Rzedowski *et al.*, 2005; Espinosa *et al.*, 2006).



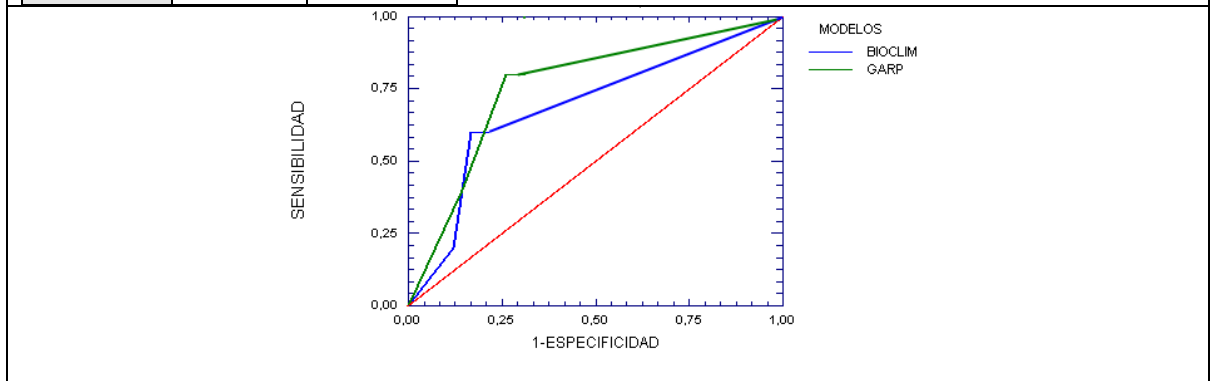
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,8750	0,1153
GARP	0,8450	0,1103

Figura 23. Curvas ROC para *B. biflora*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo BIOCLIM el más robusto.



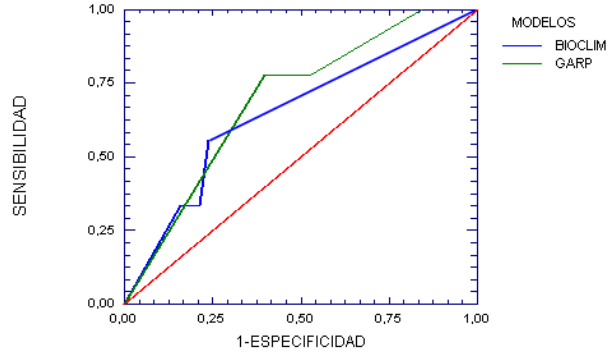
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,7383	0,1478
GARP	0,83000	0,0920

Figura 24. Curvas ROC para *B. citronella*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo GARP el más robusto.



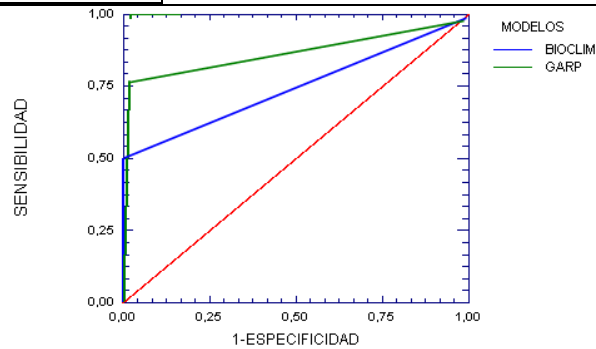
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,6880	0,1381
GARP	0,8285	0,1167

Figura 25. Curvas ROC para *B. xochipalensis*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo GARP el más robusto.



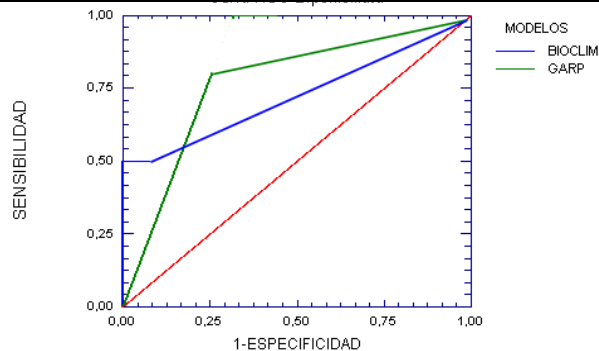
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,6491	0,1083
GARP	0,6944	0,1057

Figura 26. Curvas ROC para *B. heteresthes*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo GARP el más robusto.



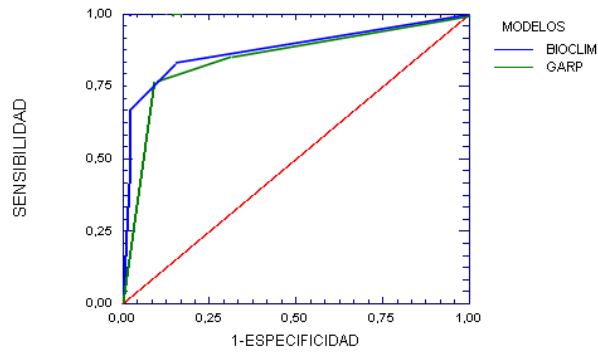
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,7500	0,1461
GARP	0,9883	0,0382

Figura 27. Curvas ROC para *B. coyucensis*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo GARP el más robusto.



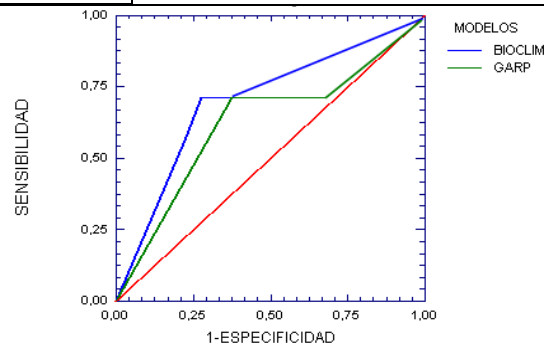
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,7317	0,1230
GARP	0,8414	0,1040

Figura 28. Curvas ROC para *B. penicillata*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo GARP el más robusto.



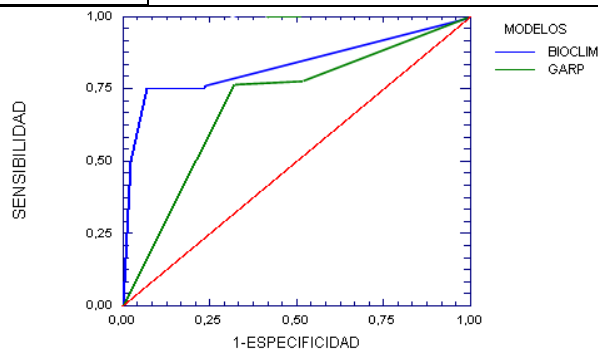
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,9817	0,0390
GARP	0,9390	0,0693

Figura 29. Curvas ROC para *B. bonetii*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo BIOCLIM el más robusto.



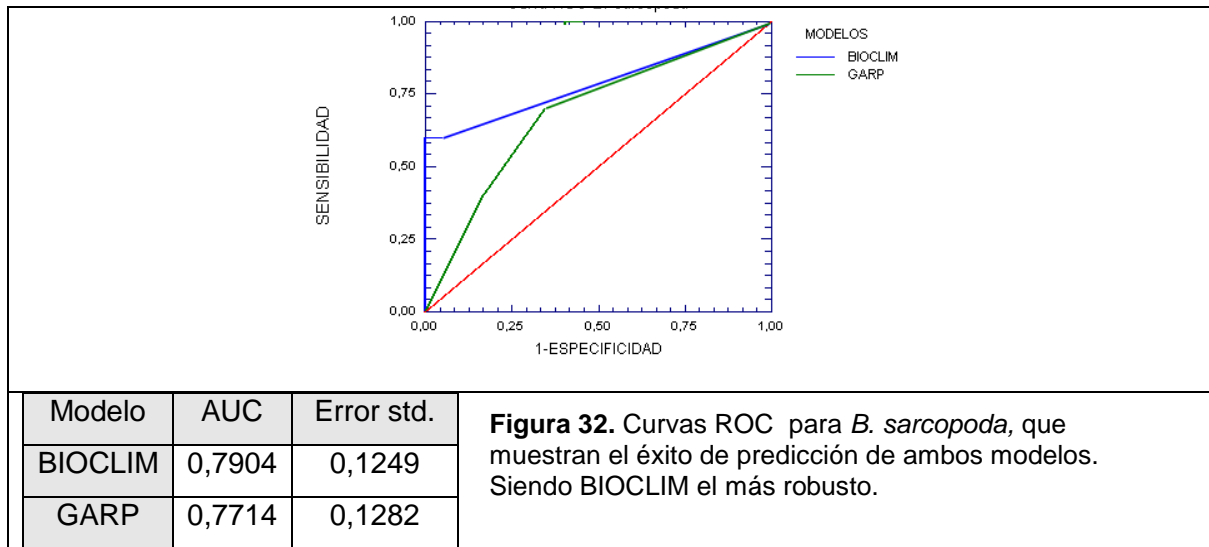
Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,7000	0,1176
GARP	0,6267	0,1214

Figura 30. Curvas ROC para *B. glabrifolia*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo BIOCLIM el más robusto.



Modelo	AUC	Error std.
BIOCLIM	0,9127	0,0992
GARP	0,7906	0,1389

Figura 31. Curvas ROC para *B. linanoe*, que muestran el éxito de predicción de ambos modelos. Siendo BIOCLIM el más robusto.



Finalmente resulta de gran importancia aclarar que para evaluar de manera precisa los modelos, será necesario incrementar las observaciones en campo, que en un futuro próximo ayuden a determinar qué tan robustos fueron los modelos aquí utilizados.

Edición de los mapas de distribución potencial

Las especies se presentan en el espacio de tres formas: 1) *el área* determinada por su distribución geográfica cartografiable, 2) *el hábitat*, es decir, el ambiente en que se encuentran las especies y que tiende a definirse por el tipo de comunidad biótica y 3) *el nicho ecológico*, que incluye la posición espacio-temporal y la función de la especie en un hábitat particular (Whittaker, 1975; Fera, 2001).

Los factores que determinan las áreas que ocupan las especies son variados, por ejemplo factores históricos como eventos tectónicos, la invasión y recesión de glaciares (cambios en el clima), los cambios en la vegetación; algunos otros pueden ser actuales como las condiciones climáticas (temperatura del aire, luz solar y los vientos) y las interacciones entre las especies.

El tamaño y forma del área de distribución varía en orden y magnitud. Esta variación está asociada con factores como la densidad de la población, el modo de dispersión, la latitud y altitud (Brown *et al.*, 1996; Brown y Lomolino 1998), la amplitud del nicho y los procesos de especiación y extinción (Gaston y Blackburn, 2000), así como la existencia de barreras geográficas. Así, uno de los problemas centrales es establecer las causas de la distribución histórica de las especies.

Los modelos que se generaron han mostrado ser robustos, por lo que se consideran una herramienta adecuada para determinar las áreas de distribución de las especies. Para ello, es necesario editar los mapas eliminando las zonas de sobrepredicción, es decir, zonas en donde la especie no se distribuye en realidad, lo que puede estar determinado por

factores biogeográficos (presencia de barreras geográficas) o ecológicos (como la presencia de una especie hermana con la cual existe una fuerte competencia) (Peterson *et al.*, 1999).

Esta edición se realizó con base en la consulta a expertos y revisión bibliográfica, ya que se consideró que la opinión del experto juega un papel fundamental para delimitar las áreas de distribución potencial de las especies.

Las distribuciones potenciales de estas 10 especies abarcan regiones en las cuales no han sido registradas hasta la fecha. Además, las áreas estimadas concuerdan con algunos accidentes orográficos o con propuestas de distribución ecológica (Rzedowski *et al.*, 2005; Espinosa *et al.*, 2006).

Los mapas editados de los modelos BIOCLIM y GARP reportaron una distribución similar aunque el GARP tiende a sobreestimar el área de distribución, es decir, predice una área mayor a la real; por ello, las conclusiones alcanzadas en este trabajo serían menos robustas si se utilizara este método (ver figuras 33-42).

Los resultados sugieren que el BIOCLIM predice mejor la distribución potencial de las especies, es decir, permite caracterizar su distribución geográfica y obtener un mejor análisis de las áreas potenciales de distribución. Por lo tanto, los mapas obtenidos pueden servir de guía para dirigir el trabajo y explorar mecanismos de especiación de los taxones (Graham *et al.*, 2004).

En BIOCLIM la abundancia de las especies está determinada por límites climáticos, lo que permite tener áreas mejor definidas y pronosticar la organización o el ordenamiento espacial de los individuos y ayuda a tener parámetros para el conocimiento biogeográfico de las especies.

Los resultados de predicción de la presencia-ausencia de las especies en este estudio fueron satisfactorios, a pesar de que la capacidad de los modelos para predecir no fue tan alta. Estos resultados son alentadores para impulsar otras exploraciones biogeográficas.

Para la distribución potencial de cada especie se presenta una breve descripción de su distribución geográfica conocida tomando en cuenta la literatura reciente (Rzedowski *et al.*, 2004 y 2005). Las figuras 33-42 presentan los cuatro umbrales de BIOCLIM y del GARP el resultado de un consenso estricto, ambos fueron recortados por cuencas hidrológicas, ya que se consideró que pueden representar barreras geográficas para la distribución de las especies.

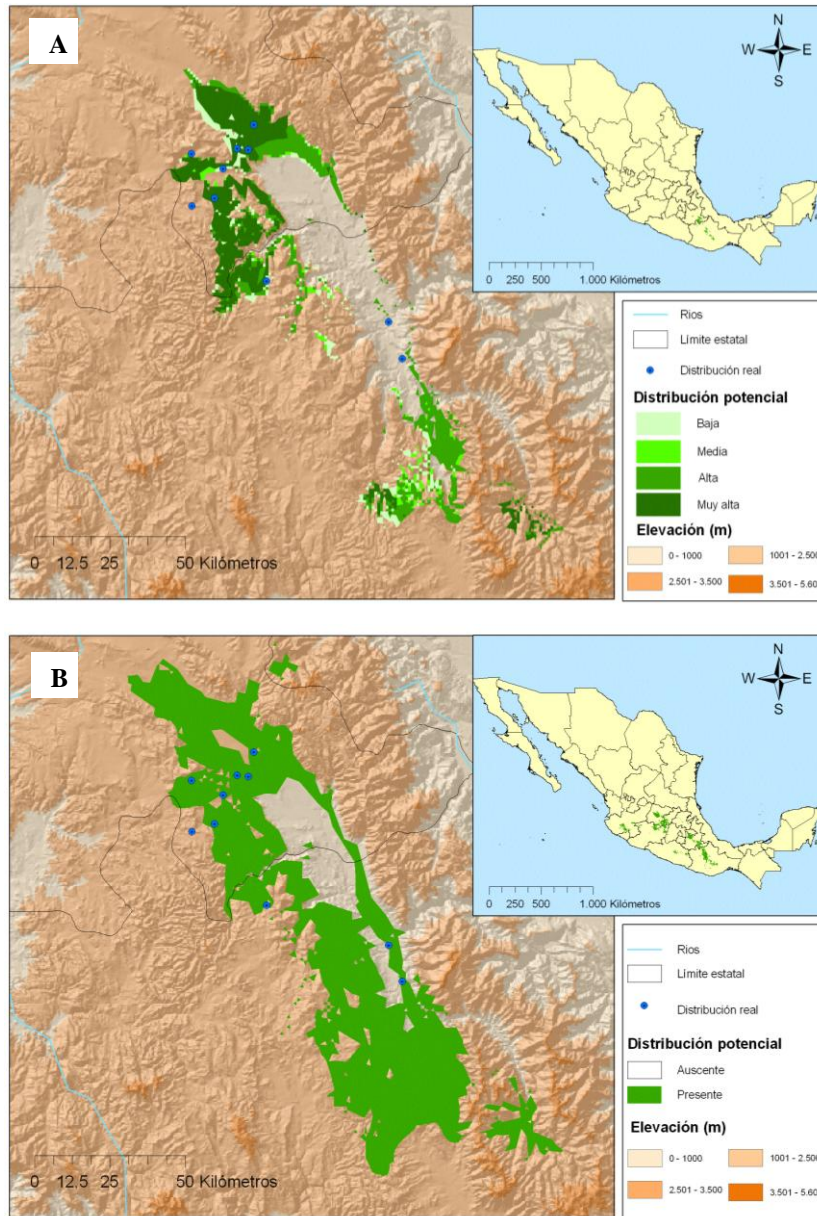


Figura 33. Distribución potencial histórica de *B. biflora* a) BIOCLIM y b) GARP.

Endemismo del norte de Oaxaca y del sur de Puebla, donde es habitante frecuente del bosque tropical caducifolio y del matorral xerófilo. Distribución geográfica conocida: Oax, Pue.

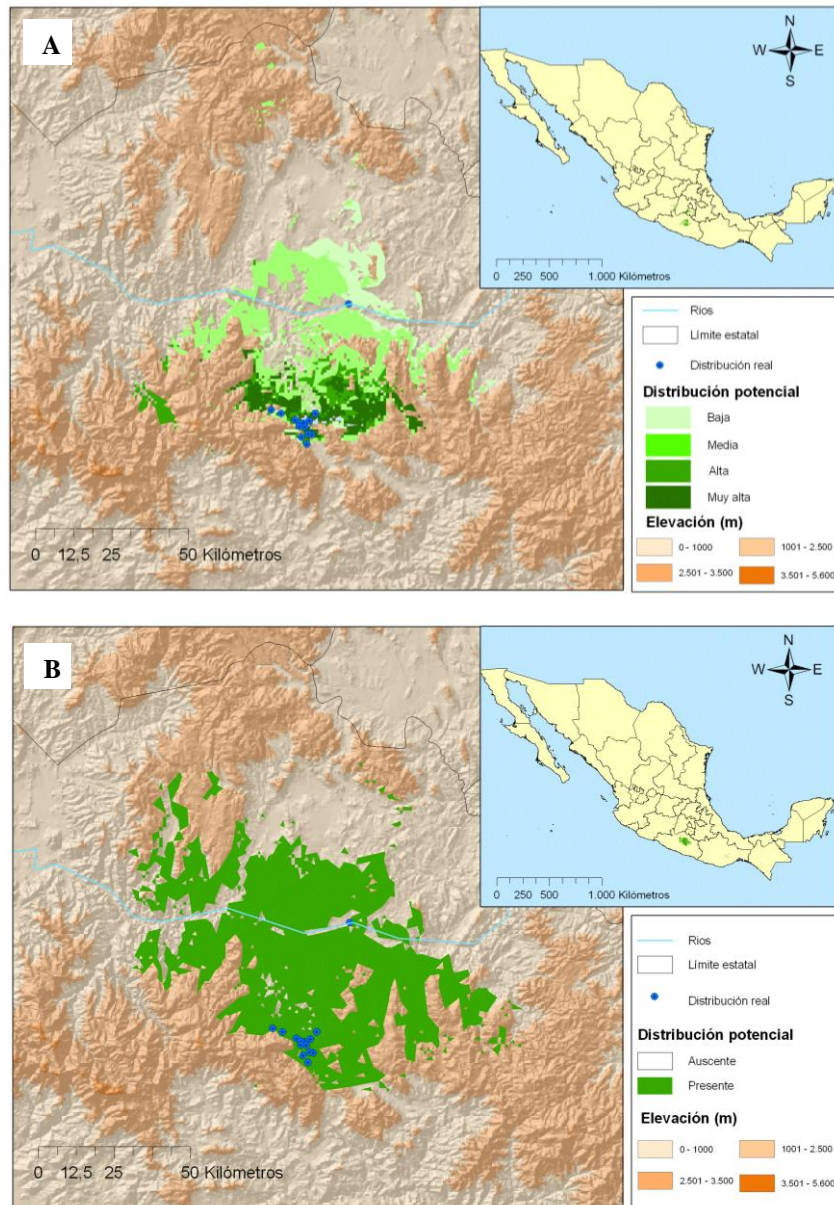


Figura 34. Distribución potencial histórica de *B. bonetii* a) BIOCLIM y b) GARP.

Endemismo de la parte central de Guerrero. Distribución geográfica conocida: Gro.

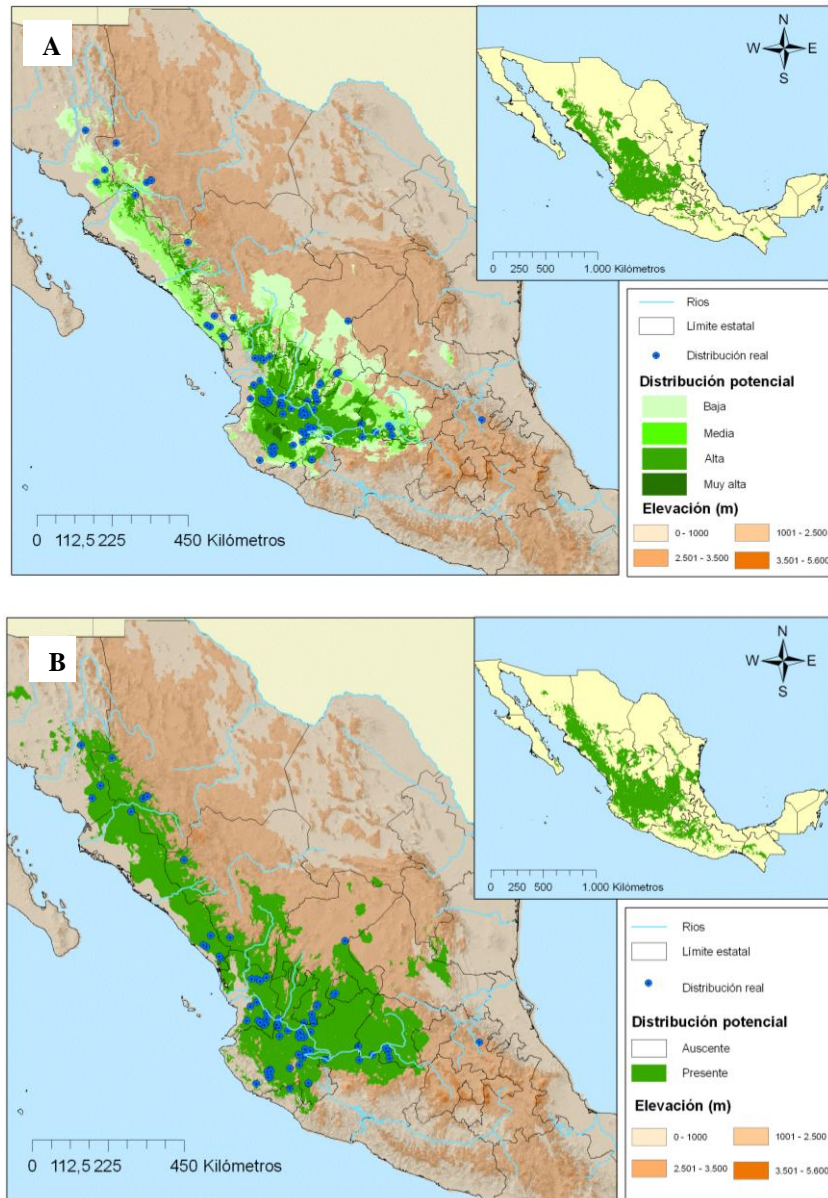


Figura 35. Distribución potencial histórica de *B. penicillata* a) BIOCLIM y b) GARP.

Elemento frecuente en el occidente de México, se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Occidental desde Sonora y Chihuahua hasta Michoacán. Distribución geográfica conocida: Ags., Chih., Col., Dgo., Gto., Jal., Mich., Nay., Sin., Son., Zac.

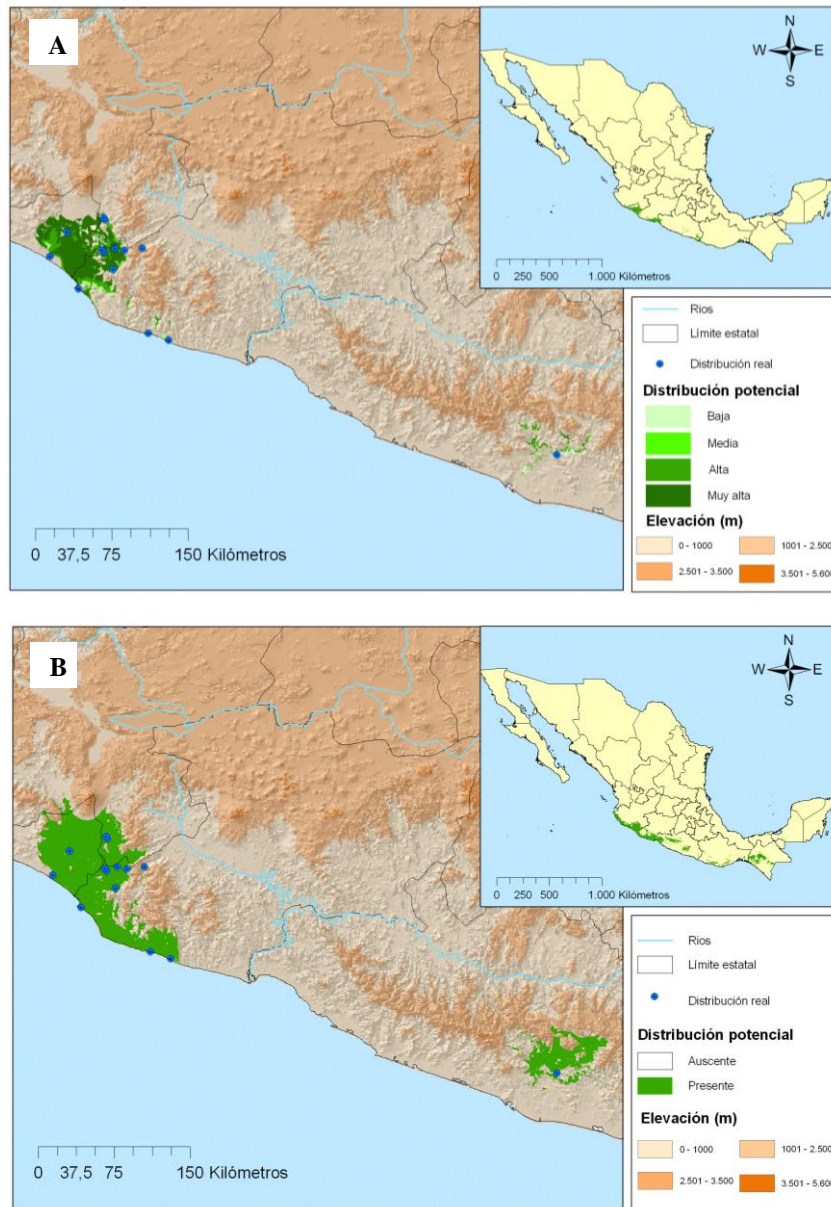


Figura 36. Distribución potencial histórica de *B. citronella* a) BIOCLIM y b) GARP.

Elemento del sector occidental de la Sierra Madre del Sur, en altitudes inferiores a 1100 msnm. Distribución geográfica conocida: Col., Gro., Jal., Mich.

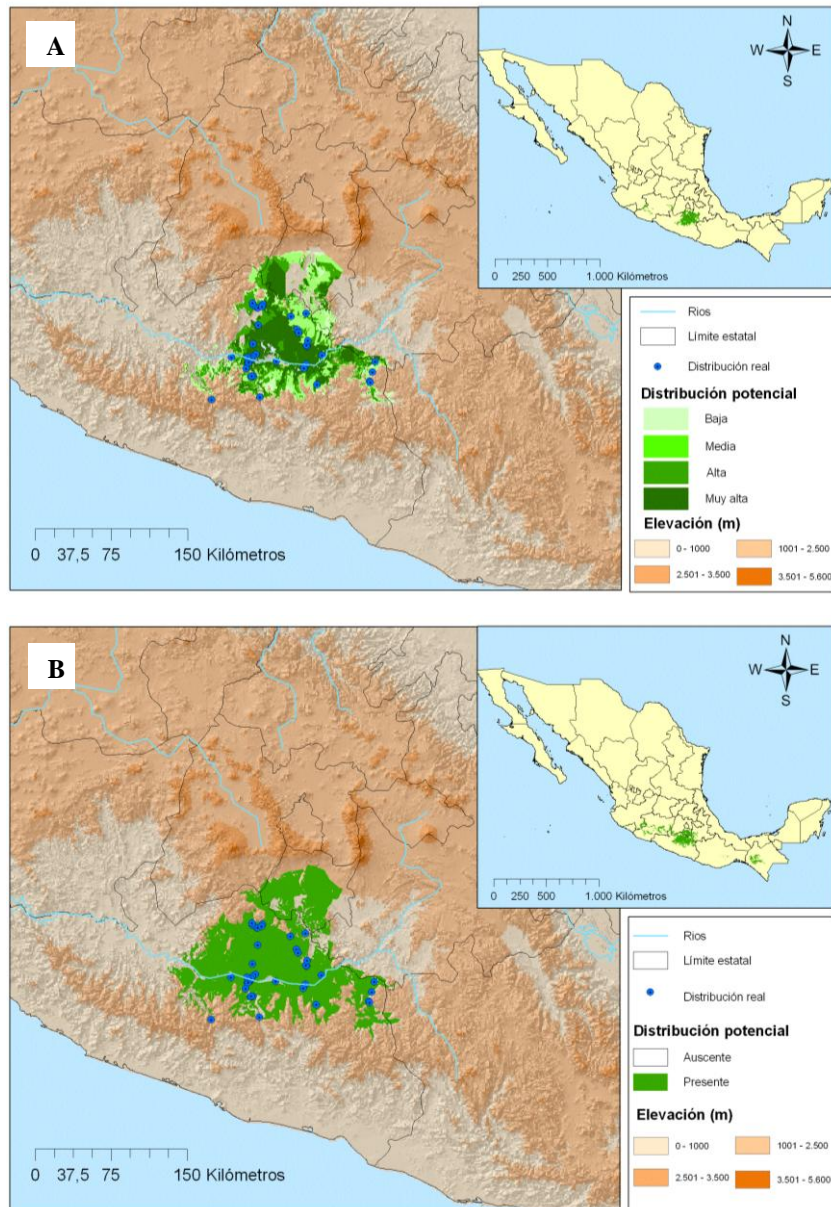


Figura 37. Distribución potencial histórica de *B. xochipalensis* a) BIOCLIM y b) GARP.

Especie endémica del sector central y oriental de la depresión del Balsas.
Distribución geográfica conocida: Gro., Pue., Oax.

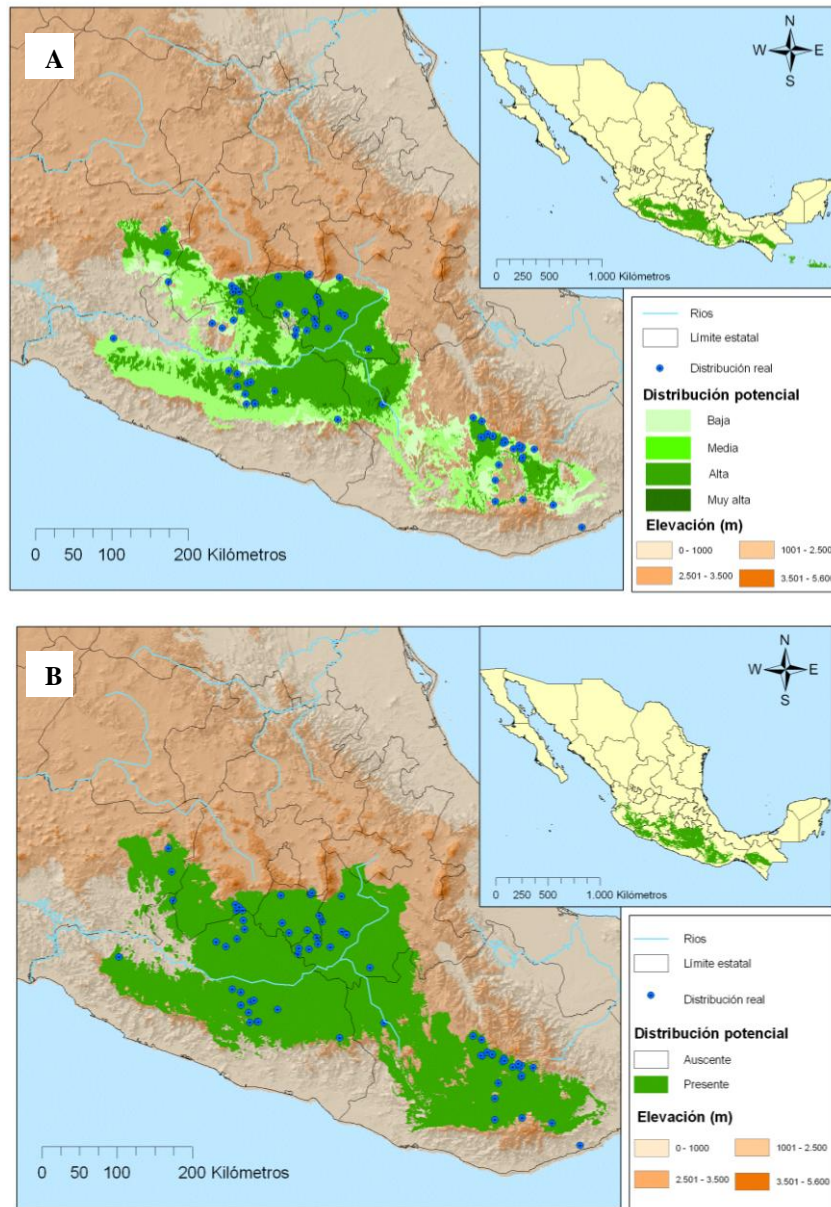


Figura 38. Distribución potencial histórica de *B. glabrifolia* a) BIOCLIM y b) GARP.

Elemento frecuente en la Cuenca del Balsas, pero se extiende también a las del Papaloapan y del río Tehuantepec. Prospera en altitudes superiores a los 800 msnm. Distribución geográfica conocida: Gro., Mich., Mor., Oax., Pue.

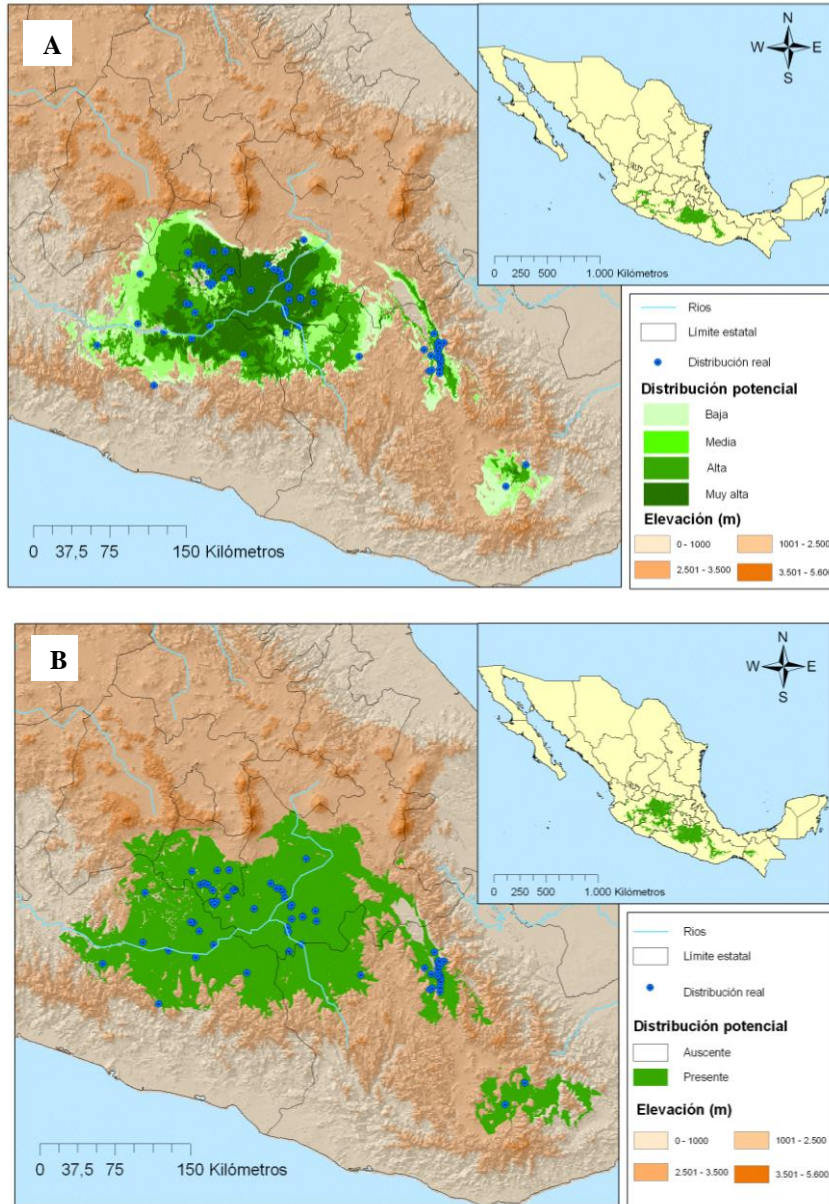


Figura 39. Distribución potencial histórica de *B. linanoe* a) BIOCLIM y b) GARP.

Especie propia del sector oriental de la depresión del Balsas y también de las cuencas del Papaloapan y del río Tehuantepec, donde prospera en altitudes inferiores a 1400 msnm. Distribución geográfica conocida: Gro., Mor., Oax., Pue.

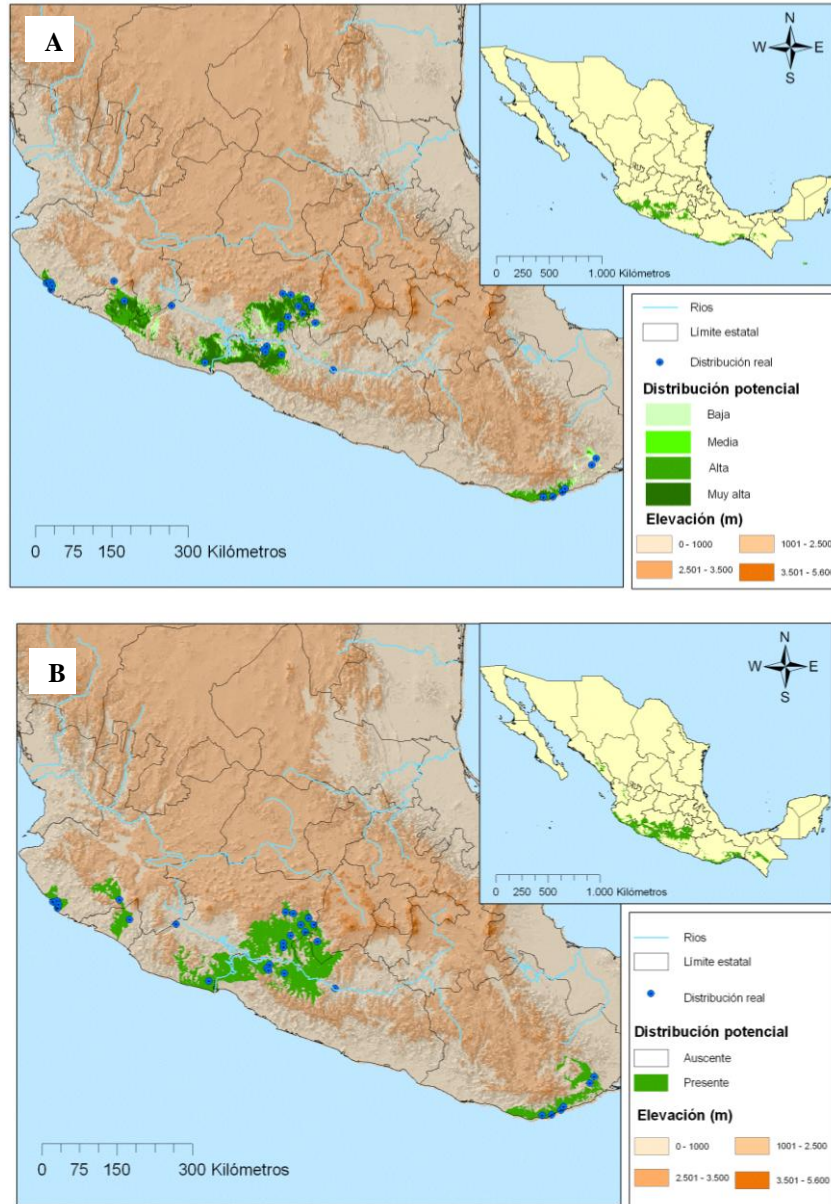


Figura 40. Distribución potencial histórica de *B. heteresthes* a) BIOCLIM y b) GARP.

Especie distribuida desde el sur de Jalisco hasta la Depresión Central de Chiapas, pero al parecer en forma disyunta, pues no se ha recolectado en amplios sectores del este de Guerrero y del oeste de Oaxaca. Distribución geográfica conocida: Chis., Col., Gro., Jal., Méx., Mich., Oax.

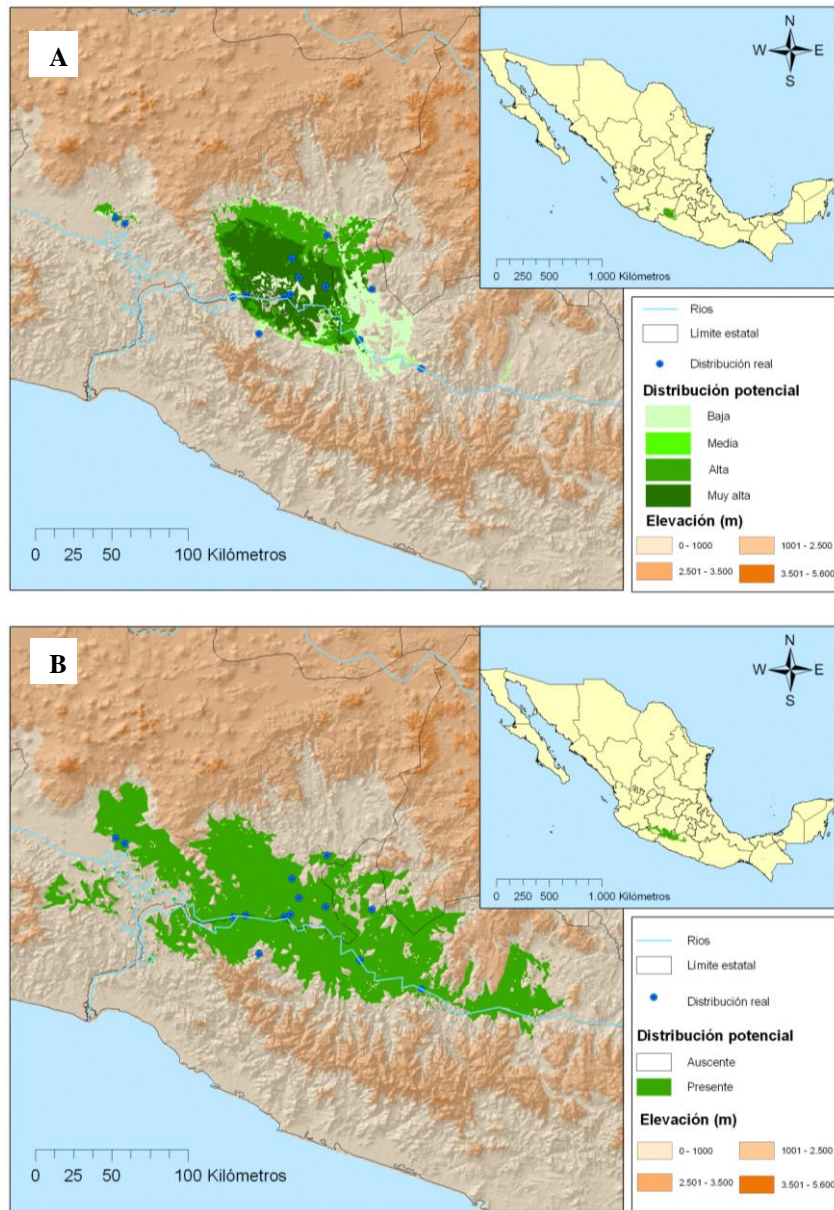


Figura 41. Distribución potencial histórica de *B. coyucensis* a) BIOCLIM y b) GARP.

Especie endémica de la parte occidental de la Depresión del Balsas, donde prospera en altitudes inferiores a 500 msnm. Distribución geográfica conocida: Gro., Mich.

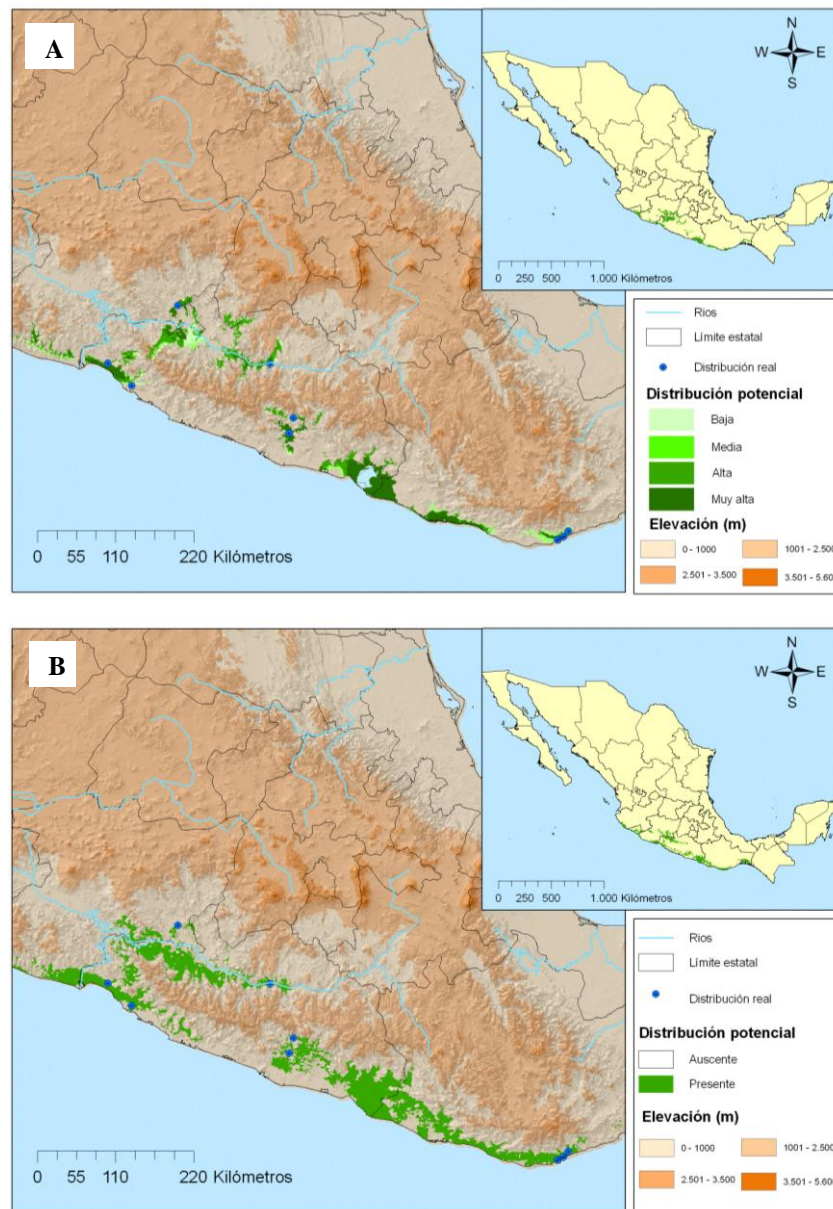


Figura 42. Distribución potencial histórica de *B. sarcopoda* a) BIOCLIM y b) GARP.

Especie esencialmente distribuida a lo largo de la Sierra Madre del Sur, desde el sur de Jalisco hasta Oaxaca. Distribución geográfica conocida: Col., Gro., Jal., Mich., Oax.

Relación entre las áreas de distribución

Se exploraron las relaciones de las áreas de distribución de las especies de *Bursera*, identificando las barreras que limitan la distribución de éstas. Autores como Croizat (1958, 1964), Rosen (1978), Luna *et al.* (1999), Ruiz (1999) y Crisci *et al.* (2000), indican que la especiación se debe a una estrecha relación entre los procesos *geológicos* que dan como resultado la formación de barreras geográficas (una montaña, una depresión, etc.) y procesos *climáticos* que originan diferentes condiciones ecológicas que pueden separar

poblaciones radicalmente sin que exista en sentido estricto una barrera geográfica. En este último caso es necesario tomar en cuenta las características de las especies, ya que una baja plasticidad o una alta competencia pueden impedir que poblaciones de las especies compartan un mismo espacio en un tiempo dado.

En este trabajo se utilizaron los resultados de los modelos de predicción. Se consideró el modelo BIOCLIM porque fue el más robusto para predecir la distribución de las especies. Éste permitió extraer los valores máximos, mínimos y promedio de las variables utilizadas para cada especie. Estas variables que fueron utilizadas en el análisis de conglomerados para encontrar las distancias entre las especies y en el Análisis de Componentes Principales (ACP) para saber qué variables ecológicas determinan el establecimiento de las especies de estudio.

Análisis de conglomerados

Los resultados del análisis de conglomerados, que agrupan a las especies de *Bursera* en función de su dominio climático; se obtuvieron aplicando el coeficiente de distancia euclidiana (D_E) generando como resultado un dendograma que muestra el arreglo de las especies con respecto a las variables climáticas que se analizaron (Fig. 43, cuadro 7).

El análisis se realizó con el programa NTSYSpc 2.11T, (C) 2000-2004, a partir de una matriz de distancia Euclidiana y mediante agrupamiento promedio. El dendograma resultante tuvo una robustez del 0.85, lo que indica que las variables se ajustan al patrón de agrupamiento de los dominios climáticos en 85%.

Las distancias entre los grupos corresponden a las diferencias entre las condiciones ambientales entre las especies. En el dendograma de la figura 43 se destaca la formación de dos grandes grupos: el primero formado por *B. bonetii*, *B. xochipalensis*, *B. coyucensis*, *B. heteresthes* y *B. sarcopoda* y el segundo formado por *B. biflora*, *B. linanoe*, *B. glabrifolia*, y *B. penicillata*. En el diagrama también se puede observar a *B. citronella* que se ubica de forma individual, esta especie se distribuyen en el extremo más húmedo del clado. La especie que se encuentra con la mayor distancia ($D_E=8.14$) es *Bursera citronella*, que se ha caracterizado por establecerse en lugares subhúmedos (w_1) y húmedos (w_2). Sin embargo, otra característica que influye su presencia de esta especie en ciertos lugares es su asociación a condiciones de aridez edáfica, es decir, se encuentra en lugares muy rocosos (litosoles) principalmente en peñascos con poca formación de suelo, siendo esta la diferencia ecológica de *B. citronella* con respecto a las especies que conforman el grupo más cercano.

El primer grupo formado por cuatro especies, dos de ellas -*B. penicillata* ($D_E=4.74$) y *B. glabrifolia* ($D_E=4.29$)- se encuentran relativamente cercanas entre sí, por sus requerimientos climáticos. Estas dos especies, se distribuyen en lugares con diferentes niveles de humedad, pueden encontrarse desde climas subhúmedos (w_0) y particularmente en húmedos (w_2).

Las dos especies restantes que forman el primer grupo son *B. biflora* y *B. linanoe*, ($D_E=2.86$) son muy similares y conforman un grupo bien establecido, debido a sus requerimientos climáticos ya que se distribuyen en lugares semiáridos (BS_1).

La distancia es mayor entre *B. penicillata* y *B. glabrifolia* con respecto a *B. biflora* y *B. linanoe* ya que está determinada por las diferentes condiciones climáticas en las que se distribuyen estas especies, en particular, las condiciones de humedad determinan la disimilitud.

El siguiente grupo está formado por *Bursera sarcopoda*, *B. heteresthes*, *Bursera coyucensis*, *B. xochipalensis* y *B. bonetii* (fig. 43). Las dos primeras especies están muy cercanas entre sí ($D_E=2.30$), esta relación indica que la distribución ecológica de estas especies está restringida a climas subhúmedos (w_1) y la distancia que se marca con el grupo anterior (en particular con *B. biflora* y *B. linanoe* las cuales se encuentran en el margen entre w_0 y BS_1) son las diferentes condiciones de temperatura en las que se establecen las especies.

Finalmente, *Bursera coyucensis*, *B. xochipalensis* y *B. bonetii*, son especies que distribuyen en zonas con poca humedad (w_0). *Bursera coyucensis* tiene una distancia ($D_E=3.02$) con respecto a *B. xochipalensis* y *B. bonetii* ($D_E=2.44$) debido a que estas dos últimas especies se distribuyen en climas cálidos y en su mayoría semicálidos y *B. coyucensis* es más frecuentemente en lugares cálidos.

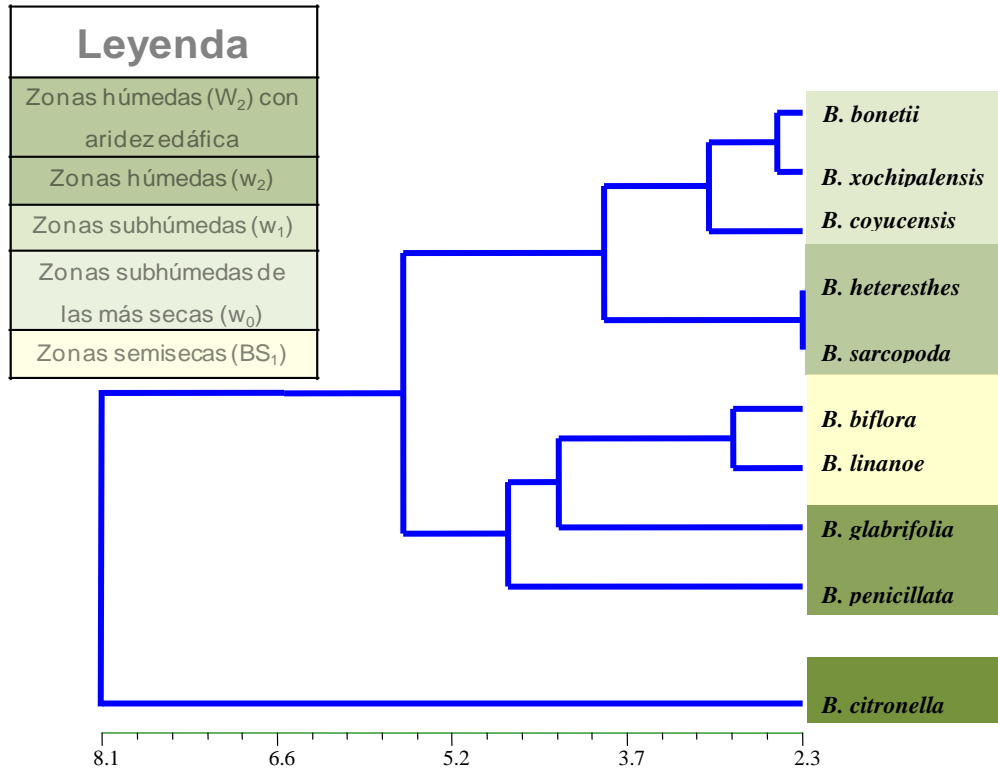


Figura 43. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies en estudio.

Análisis de Componentes Principales

El Análisis de Componentes Principales (ACP) determinó la combinación de las variables climáticas que mejor explican la distribución de las especies.

De acuerdo con los resultados obtenidos en ACP analizando 19 variables ambientales (cuadro 7 fig. 44), parece razonable quedarse con los tres primeros componentes principales (CP), ya que con ellos se explica el 82.85% de la varianza acumulada (cuadro 6), con el 44.81, 20.36 y 17.68% respectivamente.

Cuadro 6. Porcentaje de variación explicada por los tres primeros componentes principales.

Componentes	Valor característico	Porcentaje	Varianza acumulada
1	8.066	44.81	44.81
2	3.666	20.36	65.17
3	3.182	17.68	82.85

Los datos de varianza explicada acumulada son muy importantes para saber cuántos componentes vamos a utilizar en nuestro análisis. No hay una regla definida sobre el número que se debe utilizar, por lo cual debemos decidir en función del número de variables iniciales y de la proporción de varianza explicada acumulada.

Finalmente, las correlaciones de cada componente principal con cada variable se pueden observar en el cuadro 7, estos valores se utilizaron para interpretar las variables.

Cuadro 7. Valores del análisis de la matriz de correlación del análisis de componentes principales. Se muestra para cada componente las variables con mayores valores en negritas.

ID	Variables	Componentes		
		1	2	3
Tpa	Temperatura promedio anual (°C)	0.887	0.217	0.469
Odt	Oscilación diurna de la temperatura (°C)	-0.497	0.770	0.167
Oat	Oscilación anual de la temperatura (°C)	0.695	-0.368	0.330
Tmpp+c	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)	-0.201	0.416	-0.778
Tmpp+f	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	0.613	0.360	0.568
Tpc+ll	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)	0.852	-0.124	0.422
Tpc+s	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)	0.393	0.606	-0.668
Tpc+c	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)	0.662	-0.185	-0.326
Tpc+f	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	0.819	0.372	-0.370
I	Isotermalidad (°C)	0.783	0.352	-0.444
Et	Estacionalidad de la temperatura	0.834	0.298	-0.338
Ep	Estacionalidad de la precipitación	0.812	-0.451	0.238
Pa	Precipitación anual (mm)	0.856	-0.280	-0.507
Pp+s	Precipitación del periodo más seco (mm)	0.827	0.267	0.355
Pc+ll	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)	0.872	-0.280	-0.823
Pc+s	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)	-0.337	-0.796	-0.395
Pc+c	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)	0.500	-0.260	-0.588
Pc+f	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)	-0.143	-0.825	-0.284

El primer componente principal (con el 44.81 de la varianza) tiene una correlación positiva y muy alta con las variables Tpa, Tpc+ll, Tpc+f, I, Et, Ep, Pa, Pp+s, Pc+ll, lo que indica una relación directa entre las variables y el componente. En este sentido, podrían asociarse con gradientes de precipitación (humedad), la temperatura, es decir, representan

sitios con mayor temperatura media anual y mayor precipitación anual total, que se concentra también en los cuatro meses más lluviosos del año.

Es común que los componentes presenten tanto valores negativos como positivos, como el segundo componente. Este componente relaciona gradientes de temperatura y precipitación; tiene una correlación negativa muy alta con la variables Pc+f y Pc+s, y una correlación positiva con la variable Odt, los valores altos de temperatura (oscilación diurna) se asocian con la baja precipitación en épocas frías y secas o bien, sitios menos fríos en invierno, con altas oscilaciones de temperatura y sequía

En las correlaciones también podemos observar solo valores negativos que indican una relación inversa entre las variables y el componente (los valores altos de las variables están asociados con los valores negativos del componente y viceversa). El tercer componente, tiene una correlación negativa muy alta con Pc+ll y Tmpp+f.

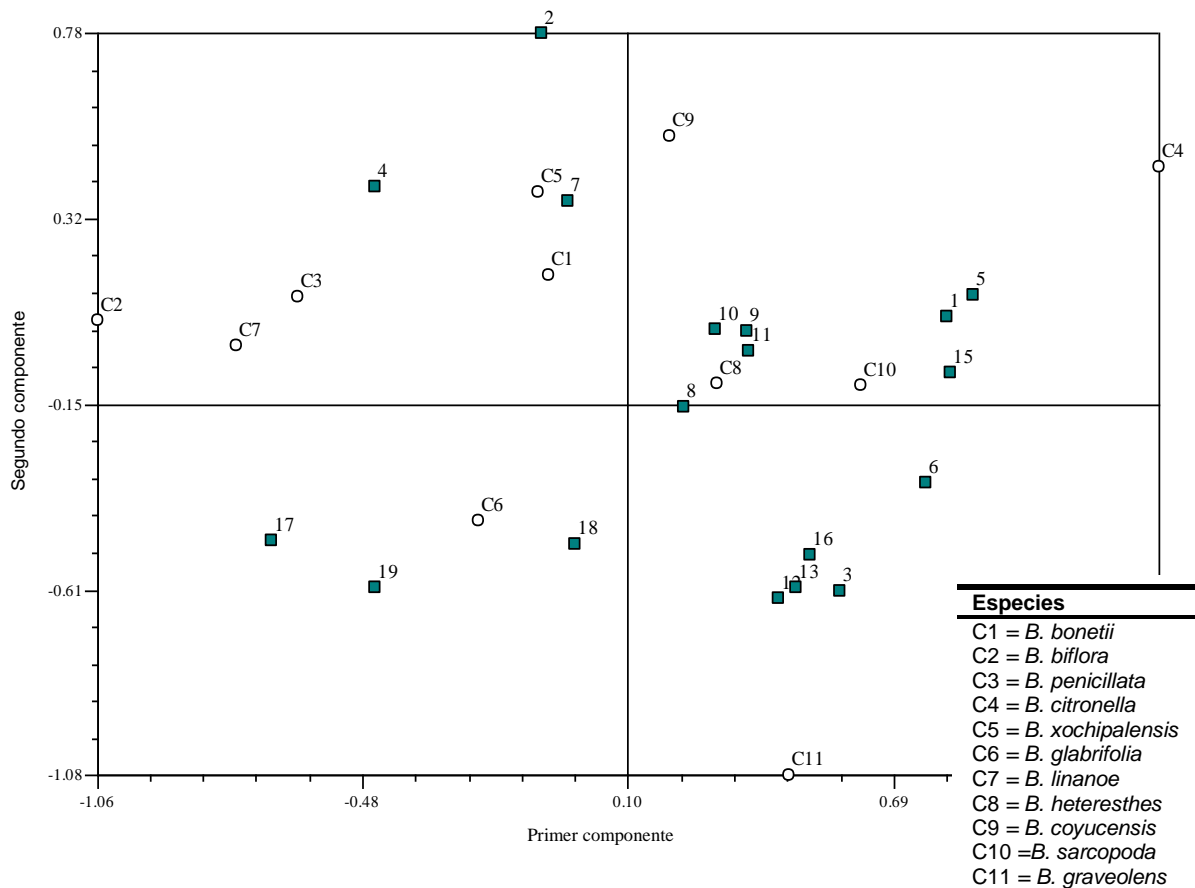


Figura 44. Análisis de componentes principales para determinar que variables (números) influyen en la distribución de las especies en estudio (c). Para la lectura de esta figura ver el cuadro 9.

En el esquema de la figura 45 se presenta un análisis de las áreas de distribución de las especies, tomando en cuenta aspectos geográficos y ecológicos, para determinar la relación entre las áreas de distribución de este grupo de especies de *Bursera*.

La exploración biogeográfica se realizó tomando en cuenta la filogenia molecular del grupo propuesta por Becerra (2003 y 2005). Con base en caracteres moleculares, las especies en estudio presentan cuatro clados importantes, que se pueden caracterizar por el patrón de distribución geográfica (Fig. 45). La relación entre las áreas de distribución se realizó con respecto a los clados que se forman en el arreglo filogenético del grupo.

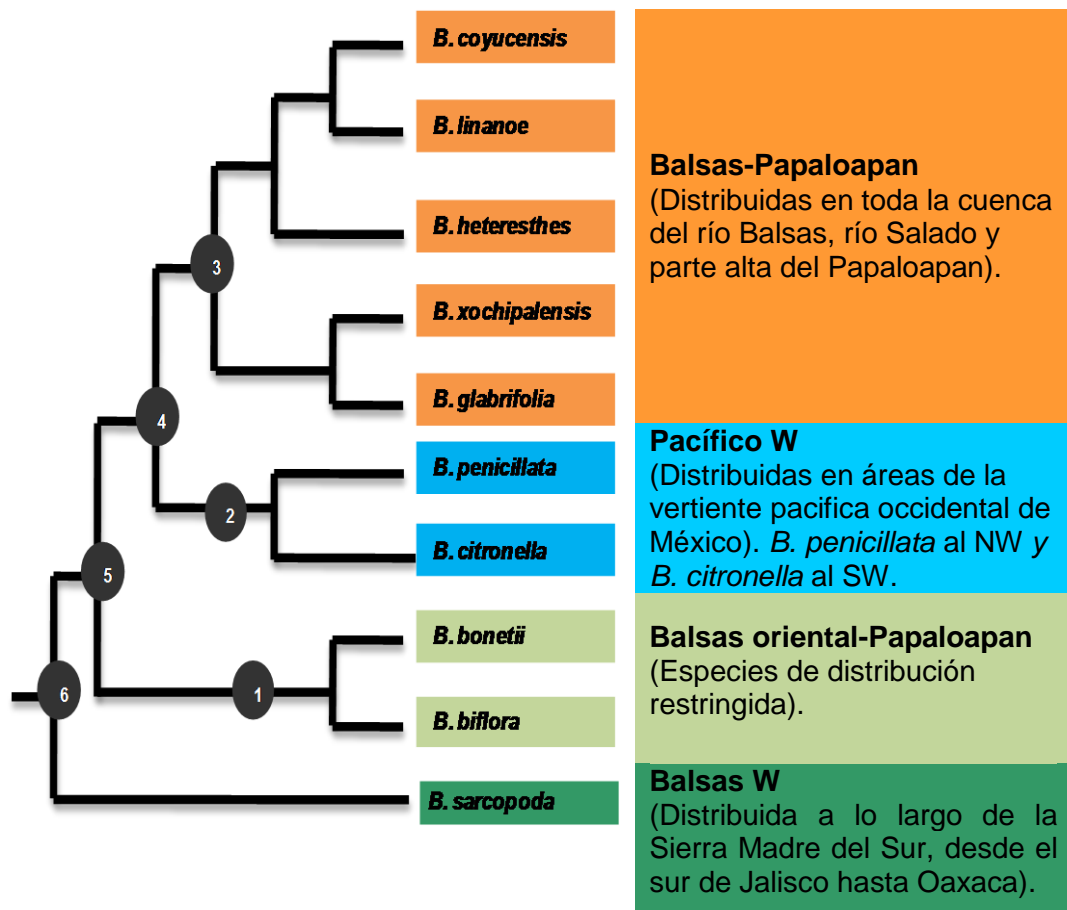


Figura 45. Hipótesis filogenética (Becerra, 2005) y distribución geográfica de las especies en estudio

Para cada clado se describió: (1) la caracterización geográfica de las especies (tomando en cuenta literatura existente), y observaciones de campo), (2) la superposición de la distribución potencial de los modelos resultantes del BIOCLIM, (3) la interpretación biogeográfica mediante el método de la panbiogeografía con el fin de identificar barreras geográficas, (4) la *caracterización ecológica* de cada especie para identificar casos especiales de distribución y (5) en algunos casos se integró un análisis de conglomerados

con el fin de encontrar patrones de similitud entre sitios, y/o detectar barreras ecológicas que determinen la distribución y comportamiento de las especies.

Clado 1. Distribución: Balsas oriental-Papaloapan

Caracterización geográfica

El clado está constituido por dos especies de distribución restringida, *Bursera bonetti* y *B. biflora* (Fig. 45). *Bursera bonetti* tiene una distribución sumamente restringida de la parte central de Guerrero, en las cuencas de Balsas-Mezcala en el límite con la cuenca del Papagayo. Su distribución real corresponde sólo a la vertiente norte de la Sierra Madre del Sur, en altitudes de 1080-1650 msnm. Sin embargo, existe una baja probabilidad de encontrarla en la vertiente sur de esta misma sierra, de acuerdo con la distribución potencial de la especie. En el extremo occidental de Oaxaca se han recolectado muestras de una planta similar, pero está pendiente la decisión de si realmente pertenece a la misma especie (Rezdowski, *et al.*, 2005). *Bursera biflora* es endémica del norte de Oaxaca y sur de Puebla, se presenta en la cuenca alta del Papaloapan (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) en altitudes de 1700 – 2050 msnm.

Caracterización ecológica

Bursera bonetti se encuentra habitando frecuentemente en bosque tropical caducifolio con poca penetración hacia el bosque de coníferas y encinos. Se encuentra en zonas subhúmedas (w_0) con temperatura semicálida (Fig. 46).

B. biflora habita sobre todo en el matorral xerófilo, frecuente se encuentra en las áreas de bosque tropical caducifolio y algunos de sus registros concuerdan con la transición hacia el bosque de coníferas (Rezdowski, *et al.*, 2004). Se encuentra en zonas semiáridas (BS_1) con una temperatura preferentemente semicálida, con variantes temperaturas cálidas y templadas (Fig. 46). El tipo de suelo en que se encuentran ambas especies es de amplia elección pero en su mayoría son litosoles, aunque *B. biflora* tiende a establecerse en rendzinas.

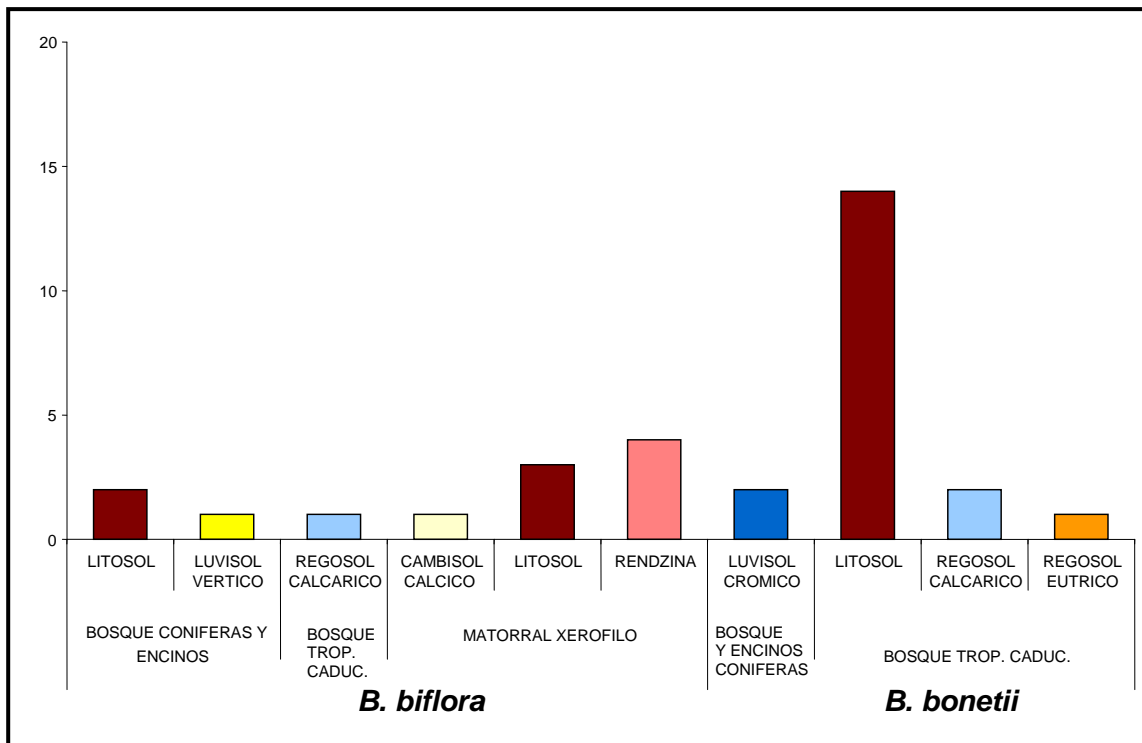
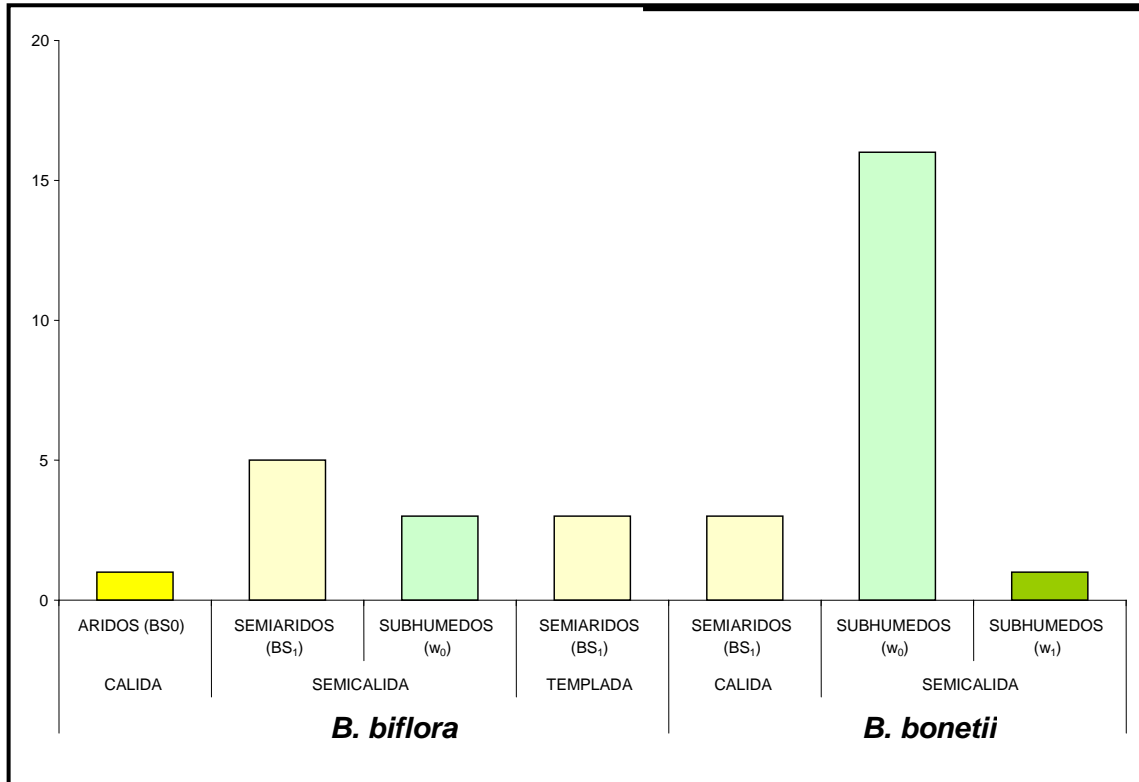


Figura 46. Variables ecológicas en que se presentan *Bursera biflora* y *B. bonetii*

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

El análisis respecto a las cuencas hidrológicas muestra que las especies pertenecen a la porción oriental del río Balsas y su vecina en el Valle de Tehuacan–Cuicatlán.

La hipótesis filogenética relaciona a *B. bonetii* y *B. biflora* como especies cercanamente emparentadas. Los resultados sugieren que estas dos especies presentan intervalos de distribución mutuamente excluyentes es decir, alopatría, ya que las áreas de distribución real y potencial presentan una disyunción debida a dos barreras geográficas que son: la porción mas cálida de la depresión del Balsas y la Sierra Mixteca, las cuales se identificaron por medio del método panbiogeográfico (Fig. 47).

Las diferentes condiciones geográficas sitúan a *B. bonetii* y *B. biflora* como dos especies con características ecológicas y geográficas diferentes que determinan que dichas especies se encuentren aisladas en su distribución.

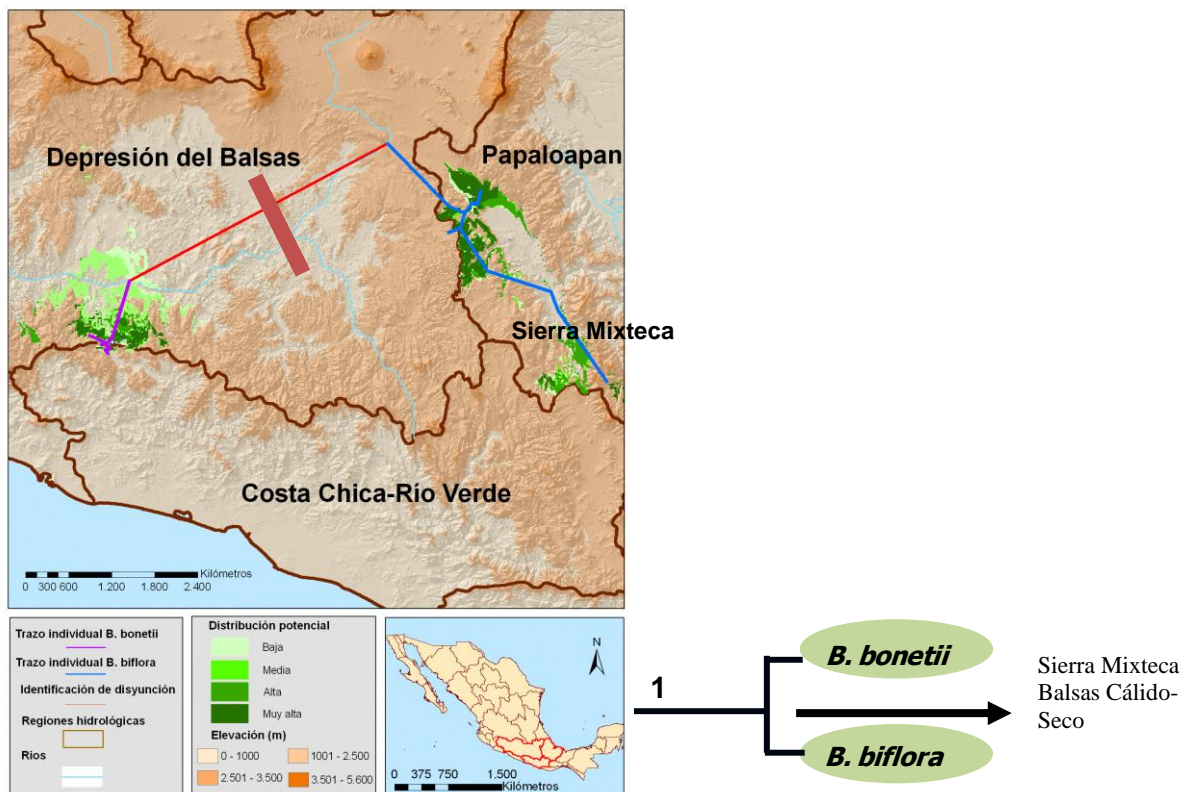


Figura 47. Relación de áreas de distribución del clado uno que comprende a las especies *B. biflora* y *B. bonetii*, obtenida mediante la distribución potencial, distribución real y análisis panbiogeográfico. La disyunción se ilustra en rojo.

Clado 2. Distribución: Pacífico W y Papaloapan–Tehuantepec-Costa de Oaxaca

Caracterización geográfica

El clado está constituido por tres especies, una de distribución restringida *Bursera citronella* y una con distribución amplia, *B. penicillata*, esta última es un elemento frecuente en el occidente de México que se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Occidental desde Sonora y Chihuahua, hasta el margen occidental del Armería en Colima; penetra por toda la cuenca del río Grande de Santiago, sin llegar completamente a la cuenca del río Lerma; su presencia en el altiplano Chihuahuense es potencialmente marginal. Su distribución real corresponde a altitudes de 100 - 2000 msnm. Ninguna especie de este clado está presente en el Balsas y en tierras áridas.

Bursera citronella es habitante del sector occidental de la Sierra Madre del Sur, en altitudes inferiores a 1100 msnm. La distribución de esta especie parece ser la continuación de la de *B. penicillata* sobre la costa del Pacífico al sur de la Sierra Madre del Sur. La mayoría de las localidades se concentran en la cuenca del río Coahuayana e invaden las cuencas vecinas de Armería (costa de Colima) y Coalcomán (costa de Michoacán). La presencia de *B. citronella* en la cuenca del río Papagayo es incierta; todos los ejemplares proceden de una misma localidad y es todavía necesario un análisis riguroso de la morfología y anatomía de estas poblaciones para saber si en realidad pertenecen a esa especie.

Caracterización ecológica

La caracterización ecológica permitió identificar los siguientes aspectos: *B. penicillata* se encuentra habitando frecuentemente en bosque tropical caducifolio, subcaducifolio y marginalmente en el bosque de coníferas y encinos. Se le encuentra en climas subhúmedos (w_0 , w_1 y w_2) con presencia menos frecuente en zonas semiáridas (BS_1), se le encuentra en temperaturas de cálidas a templadas. Aparentemente la distribución de *B. penicillata* no se limita por cierto tipo de suelo ya que se ha registrado en una amplia variedad. Sin embargo, la mayoría de los registros coinciden en que la especie se distribuyen mejor en suelos de tipo feozem, vertisoles, litosoles y regosoles (Fig. 48).

Bursera citronella frecuente se encuentra en bosque tropical caducifolio, y algunos de sus registros concuerdan con el bosque tropical subcaducifolio (Toledo-Manzur, 1982). Se encuentra en zonas subhúmedas (w_0 , w_1 y w_2) con algunas variantes en zonas semiáridas (BS_1), aunque, la mayoría de los registros corresponde a ambientes subhúmedos (w_1), frecuentemente se encuentra en temperaturas de cálidas (Fig. 48). Se encuentra preferentemente en litosoles, con algunas variantes a regosoles, rendzinas y feozem (Fig. 48).

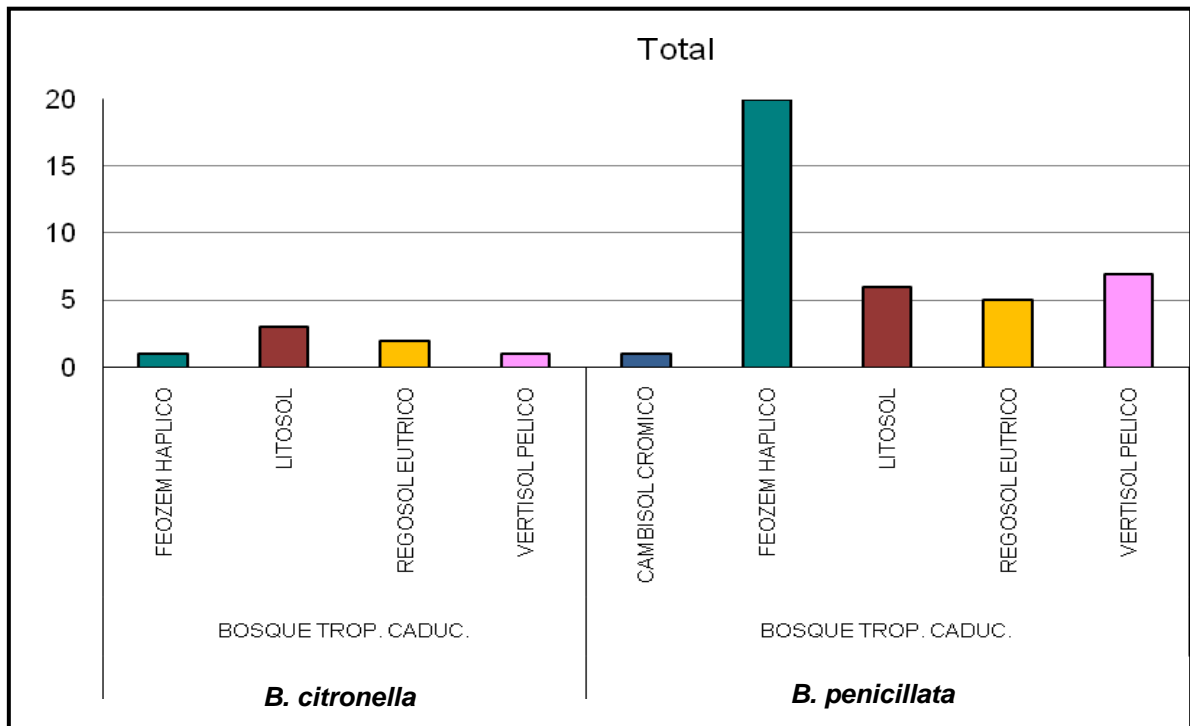
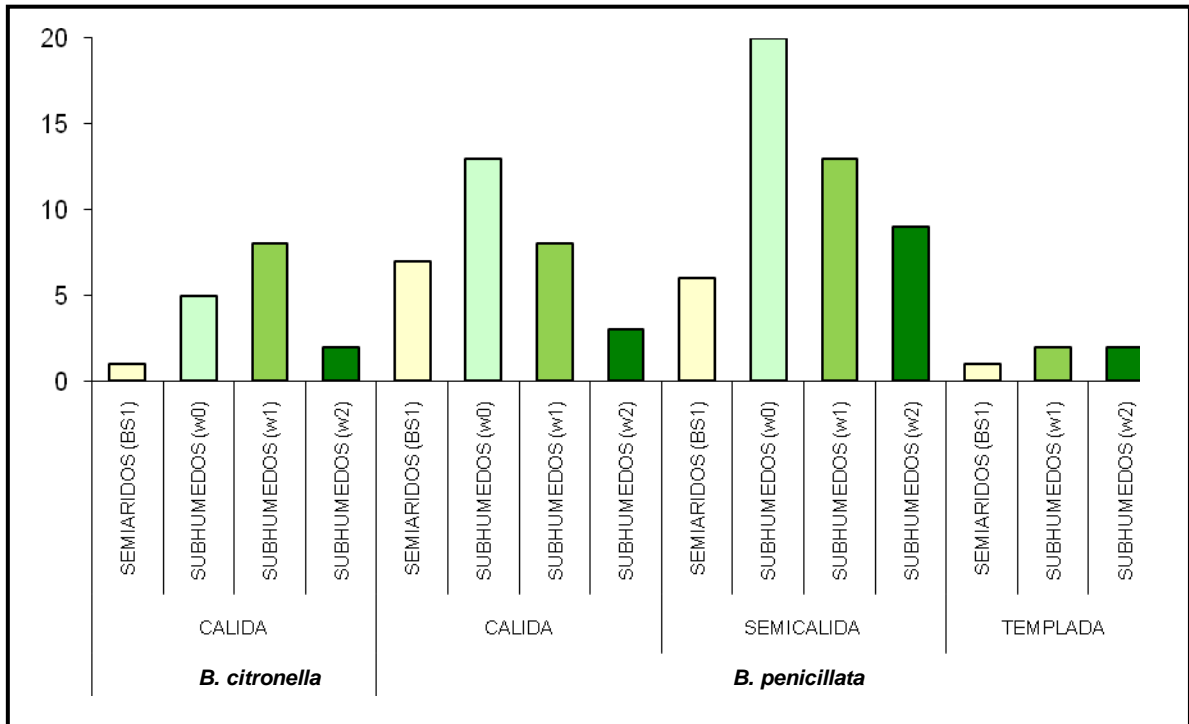


Figura 48. Variables ecológicas en que se presentan *Bursera citronella* y *B. penicillata*

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

Las especies se distribuyen en la Costa del Pacífico, desde Sonora hasta Oaxaca, en un patrón exclusivamente continental. Este clado se ha caracterizado como alopátrico con respecto a los clados Balsas- Tehuantepec.

La hipótesis filogenética sitúa a *B. penicillata* y *B. citronella* como especies cercanamente emparentadas. Los resultados del análisis panbiogeográfico sugieren que la relación de las áreas de distribución entre estas tres especies parece ser la alopatria, ya que las áreas de distribución real y potencial presentan disyunciones por barreras geográficas como la Sierra Madre del Sur que separa a *B. penicillata* de *B. citronella* (Fig. 49). Un rasgo muy especial de esta clado es su ausencia en la cuenca del Balsas.

Las condiciones climáticas sitúan a *B. penicillata* y *B. citronella* como especies con dominios climáticos diferentes. Sin embargo, la causa principal de la disyunción entre sus distribuciones son las características geográficas.

Clado 3. Distribución: Balsas–Papaloapan

Caracterización geográfica

El clado está constituido por cinco especies, *Bursera xochipalensis*, *B. glabrifolia*, *B. heteresthes*, *B. coyucensis* y *Bursera linanoe*.

Bursera xochipalensis es un elemento endémico del sector central y oriental de la depresión del Balsas, en las cuencas de los ríos Balsas-Mezcala, Grande Amacuzac y Tlapaneco y muy raramente en la cuenca del río Atoyac. Su distribución real corresponde a altitudes de 400 - 1600 msnm.

Bursera glabrifolia es frecuente en los bordes de la Depresión del Balsas en las cuencas de los ríos Balsas-Zirándaro, Balsas-Mezcala, Tlapaneco, Grande Amacuzac, y Cutzamala; pero se extiende también a las cuencas del Papaloapan y del río Tehuantepec, donde prospera en altitudes superiores a los 800 hasta los 2300 msnm.

Bursera heteresthes está distribuida desde el sur de Jalisco hasta la Depresión Central de Chiapas, pero al parecer en forma disyunta, pues no se ha recolectado en amplios sectores del este de Guerrero y del oeste de Oaxaca (Toledo Manzur, 1982 y Rzedowski, *et. al*, 2005). Se distribuye en la porción occidental del Balsas en las cuencas de los ríos Cutzamala, Balsas-Zirándaro, Tacámbar y Balsas-Infiernillo, así como en la región costera de Michoacán y Jalisco en las cuencas de los ríos San Nicolás-Cuitzamala, Armería, Coahuayana, Coalcoman y Nexpe; en Oaxaca, en las cuencas los ríos Copalita, Astata y Tehuantepec. Los registros indican que su amplitud altitudinal es desde casi el nivel del mar hasta los 1250 msnm.

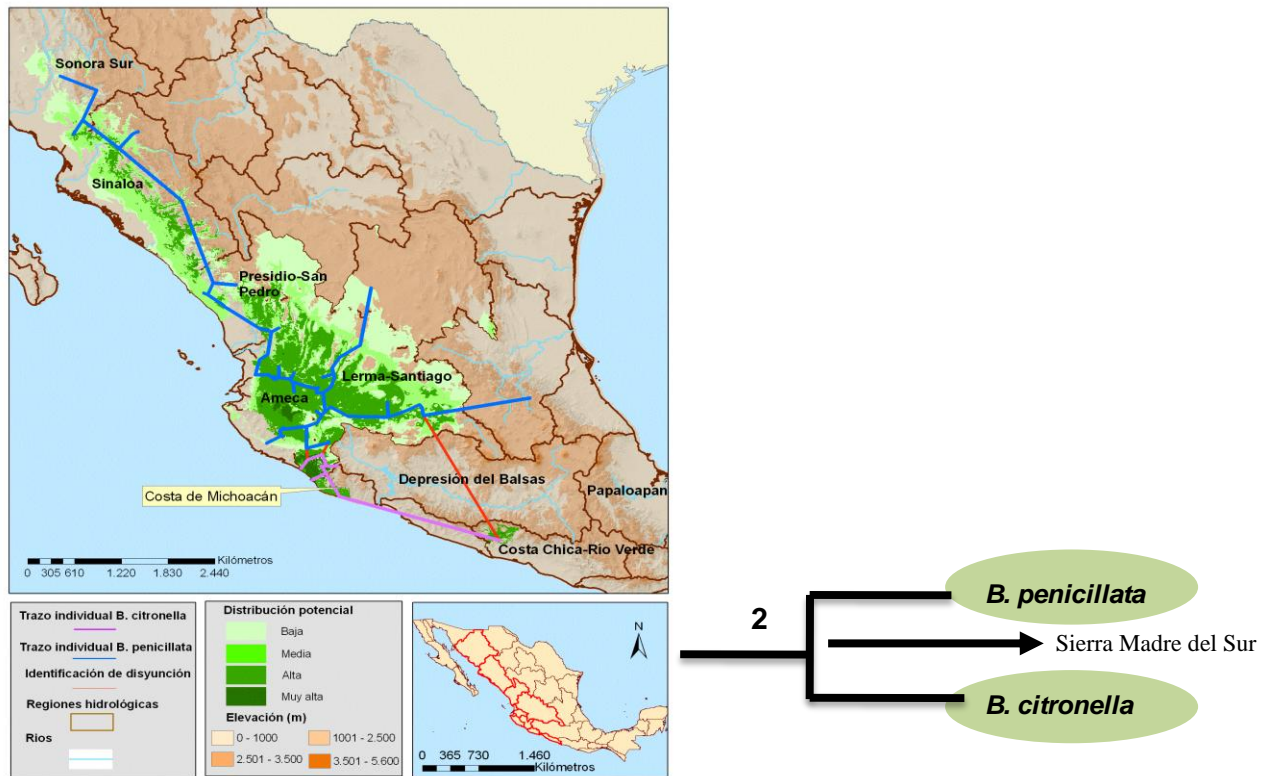


Figura 49. Relación de áreas de distribución del clado dos que comprende a las especies de *B. citronella* y *B. penicillata*, obtenida mediante la distribución potencial, distribución real y análisis panbiogeográfico.

Bursera coyucensis aparentemente sólo se encuentra en la depresión occidental del Balsas, tanto en Guerrero como en Michoacán. La distribución potencial de la especie indica que se le puede encontrar en las cuencas de río Tacámbaro, y Balsas-Zirándaro, en la parte E de la cuenca del río Balsas-Infiernillo y en la parte N del la cuenca del río Cutzamala. Se ha colectado entre los 200 y 400 msnm.

Bursera linanoe es una especie propia del sector oriental de la depresión del Balsas, en las cuencas de los ríos Tlapaneco, Atoyac, Balsas-Mezcala y Grande de Amacuzac; en la región de Tehuacán-Cuicatlán parte alta de la cuenca del Papaloapan y Valles centrales (parte alta de la cuenca del Tehuantepec), donde prospera en altitudes de 500 a 1400 msnm.

Caracterización ecológica

Bursera xochipalensis es habitante frecuente del bosque tropical caducifolio y en ocasiones llega a pertenecer a las especies dominantes. Se encuentra en zonas semiáridas (BS_1) con algunas variantes hacia regiones relativamente subhúmedas (w_0 , w_1 y w_2), estableciéndose en hábitats donde la humedad es mínima. En su mayoría *B. xochipalensis* habita en temperaturas cálidas. Sin embargo, algunas poblaciones se encuentran en temperaturas

semicálidas; su distribución no se asocia con un tipo de suelo en específico, preferentemente, se establece en rendzinas, regosoles calcáricos y litosoles (Fig. 50).

Bursera glabrifolia es un componente más o menos abundante del bosque tropical caducifolio, así como de áreas transicionales con el encinar. Se le encuentra en zonas subhúmedas (w_0 , w_1 y w_2) con temperatura de cálida a semicálida. Es una especie con una amplia variedad en cuanto a la elección edáfica, la mayoría de los individuos se encuentran habitando en, regosoles, vertisoles, litosoles y feozem (Fig. 50). Se ha reportado en un intervalo altitudinal amplio entre 900 y 2500 msnm en el estado de Morelos (Hernández, 2008).

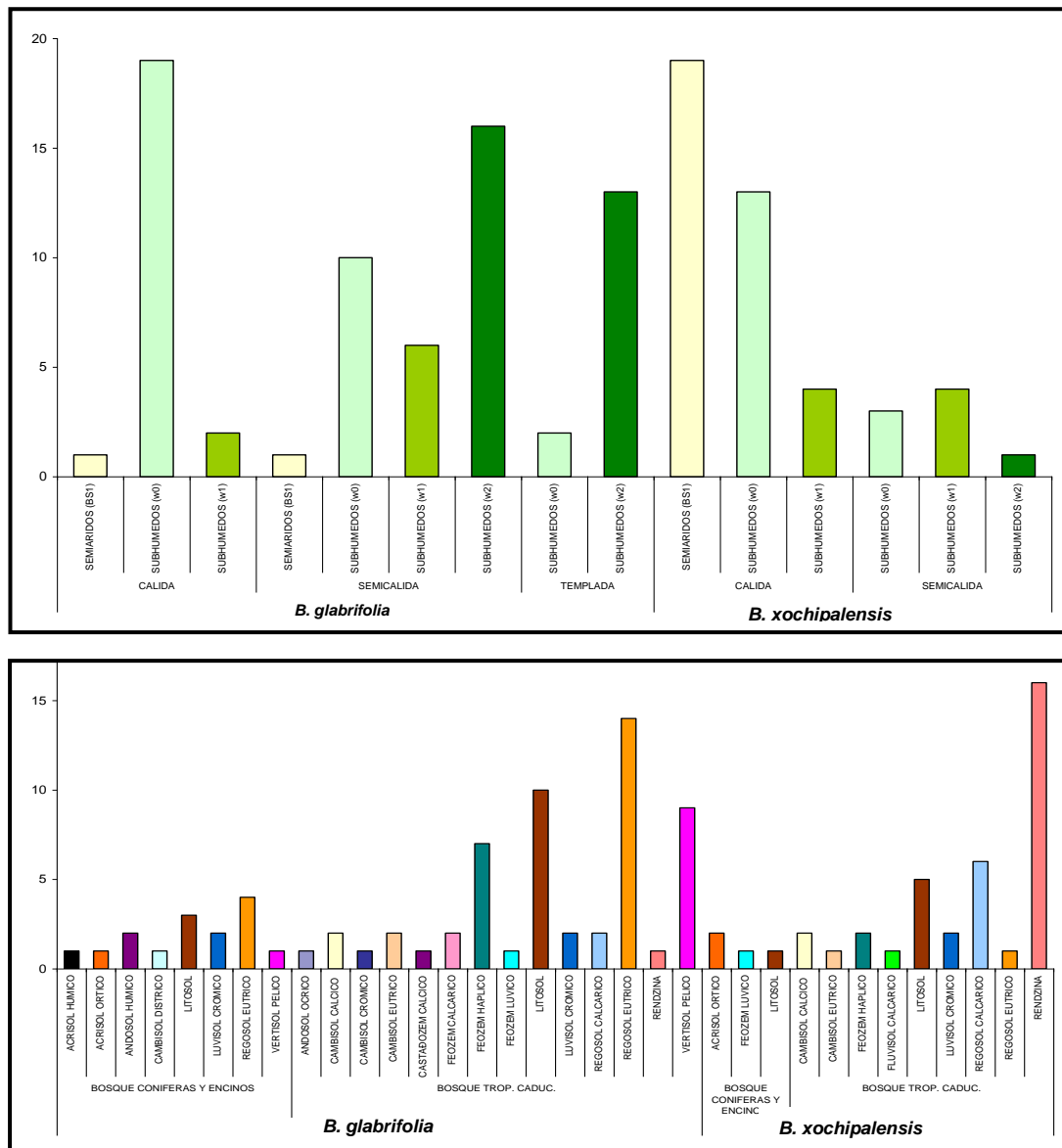


Figura 50. Variables ecológicas en que se presentan *Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis*

Bursera heteresthes habita en el bosque tropical caducifolio y algunos de sus registros concuerdan con la transición hacia el de bosque de coníferas. Se encuentra en

zonas subhúmedas (w_0 y w_1) con una temperatura que en su mayoría es cálida, con sus variantes a semicálida (Fig. 51). El tipo de suelo en que se encuentra es variable, pero en su mayoría son regosoles, cambisoles y litoles.

Bursera coyucensis frecuentemente se encuentra dominando el bosque tropical caducifolio y en ocasiones en áreas de transición con el bosque de coníferas. Se encuentra en zonas subhúmedas (w_0) y semiáridas (BS_1); algunos registros concuerdan con regiones menos secas como las w_1 ; la temperatura es cálida. La elección edáfica de esta especie no es clarapues se encuentra en regosoles, litoles y feozem (Fig. 51).

Bursera linanoe es habitante del bosque tropical caducifolio y en ocasiones llega a pertenecer a las especies dominantes. Se encuentra en zonas subhúmedas (w_0 y w_1) con alguna presencia hacia regiones semiáridas como las BS_0 y BS_1 ; habita en temperaturas cálidas y semicálidas. En cuanto a la elección edáfica parece tener preferencia por las rocas volcánicas (litoles) o sedimentarias de origen volcánico (regosoles) que se encuentran en el complejo del Balsas. (Fig. 51).

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

Es un grupo distribuido y diferenciado en toda la cuenca del río Balsas y en las cuencas vecinas de los ríos Salado (o Valle de Tehuacán–Cuicatlán parte alta del Papaloapan), y en el margen superior del Tehuantepec.

La hipótesis filogenética sitúa a *B. xochipalensis* y *B. glabrifolia* como especies cercanamente emparentadas con *B. linanoe*, *B. coyucensis* y *B. heteresthes*.

((*glabrifolia*, *xochipalensis*) ((*linanoe*, *coyucensis*) *heteresthes*))

Bursera glabrifolia abarca todo el intervalo de distribución del clado, desde el Balsas hasta toda la parte alta del Tehuantepec (Valles Centrales de Oaxaca), mientras que *B. xochipalensis* se distribuye sólo en la porción oriental del río Balsas.

El análisis de distribución potencial sugiere que las áreas de distribución entre *B. glabrifolia* y *B. xochipalensis* son simpátricas, es decir, los dos taxones ocupan parcialmente la misma área de distribución, específicamente hay endopatría (relación entre dos áreas tal que *B. xochipalensis* es un subconjunto propio de *B. glabrifolia*). Sin embargo, mediante el análisis panbiogeográfico se detectó que las áreas de distribución real y potencial presentan disyunciones que no son causadas por barreras geográficas sino por barreras ecológicas dando como resultado que no existe superposición total de las áreas sino que son alelopátricas, es decir, sus áreas de distribución están aisladas por la altitud y sólo superponen marginalmente sus distribuciones pero rara vez coexisten, ya que son alotópicas. .

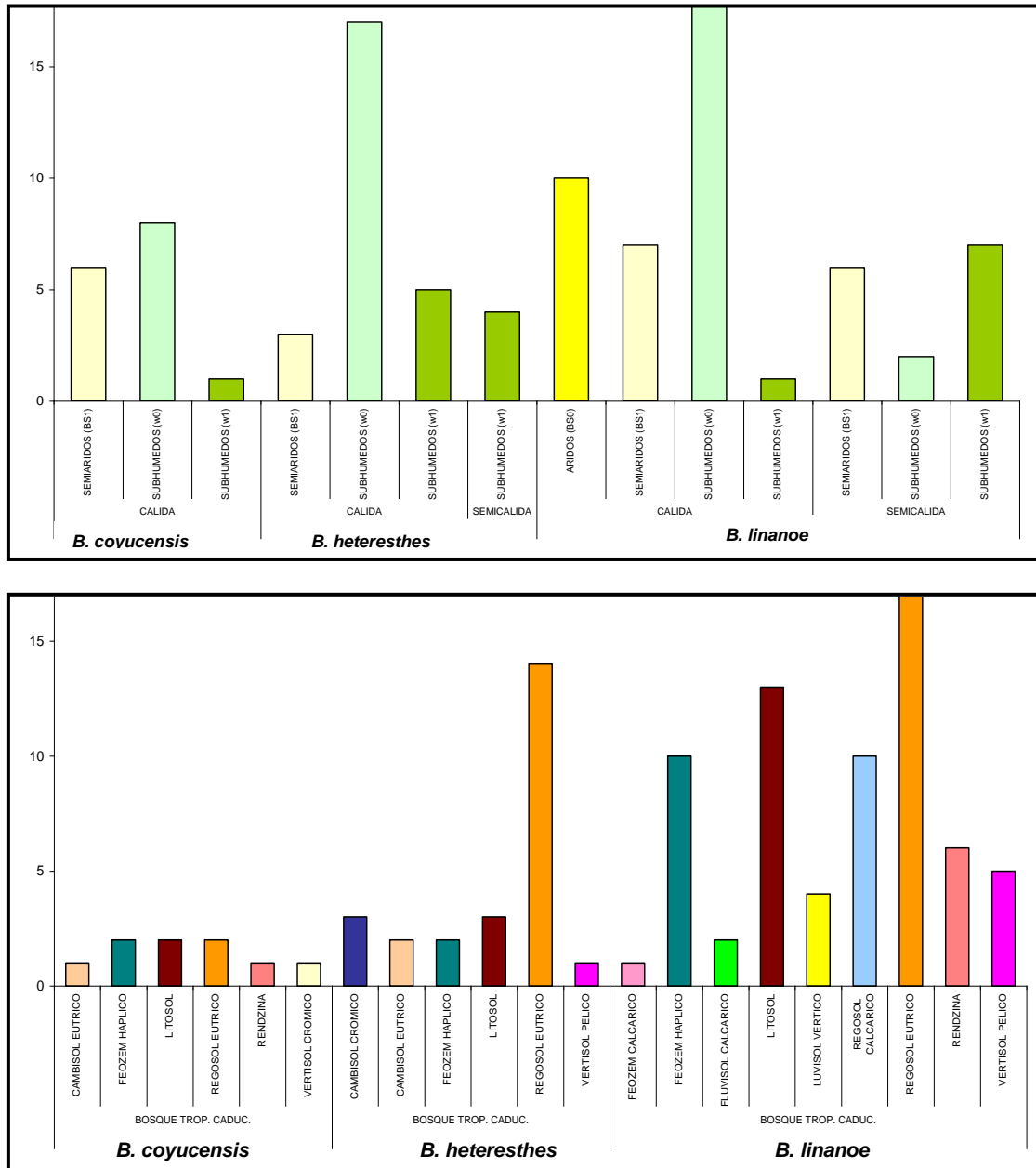


Figura 51. Variables ecológicas en que se presentan *Bursera coyucensis*, *B. linanoe*, y *B. heteresthes*.

Las diferencias ecológicas entre *B. grabrifolia* y *B. xochipalensis* se representaron mediante un análisis de similitud el cual mostró que existe una distancia ecológica considerable entre las especies (Fig. 52).

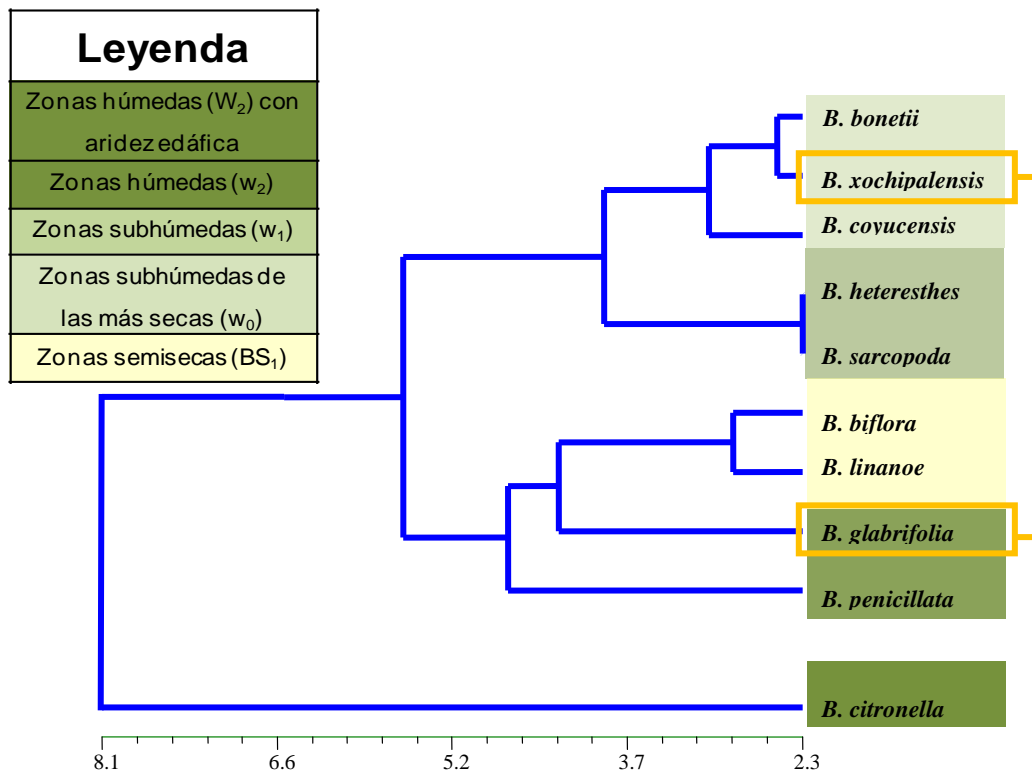


Figura 52. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. El recuadro hace referencia a la distancia entre *Bursera xochipalensis* y *Bursera glabrifolia*.

Este aislamiento se origina por las diferentes capacidades ecológicas de las especies para establecerse en ciertos lugares, es decir, mientras *B. glabrifolia* se distribuye en los bordes de la Depresión Balsas, en lugares más húmedos con temperaturas de cálidas a templadas, *B. xochipalensis* se encuentra en lugares con menos humedad y temperaturas en su mayoría cálidas (Fig. 53).

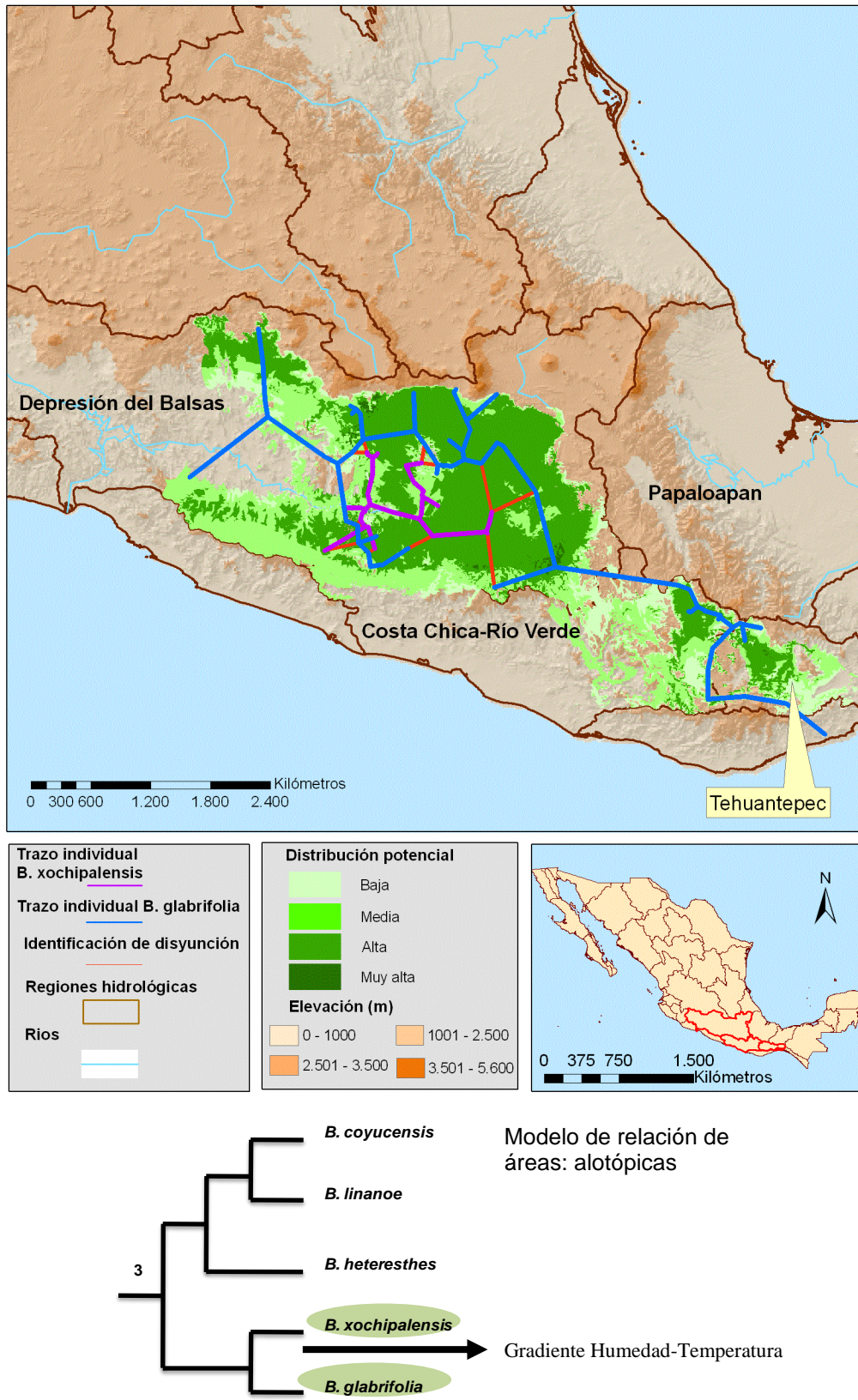


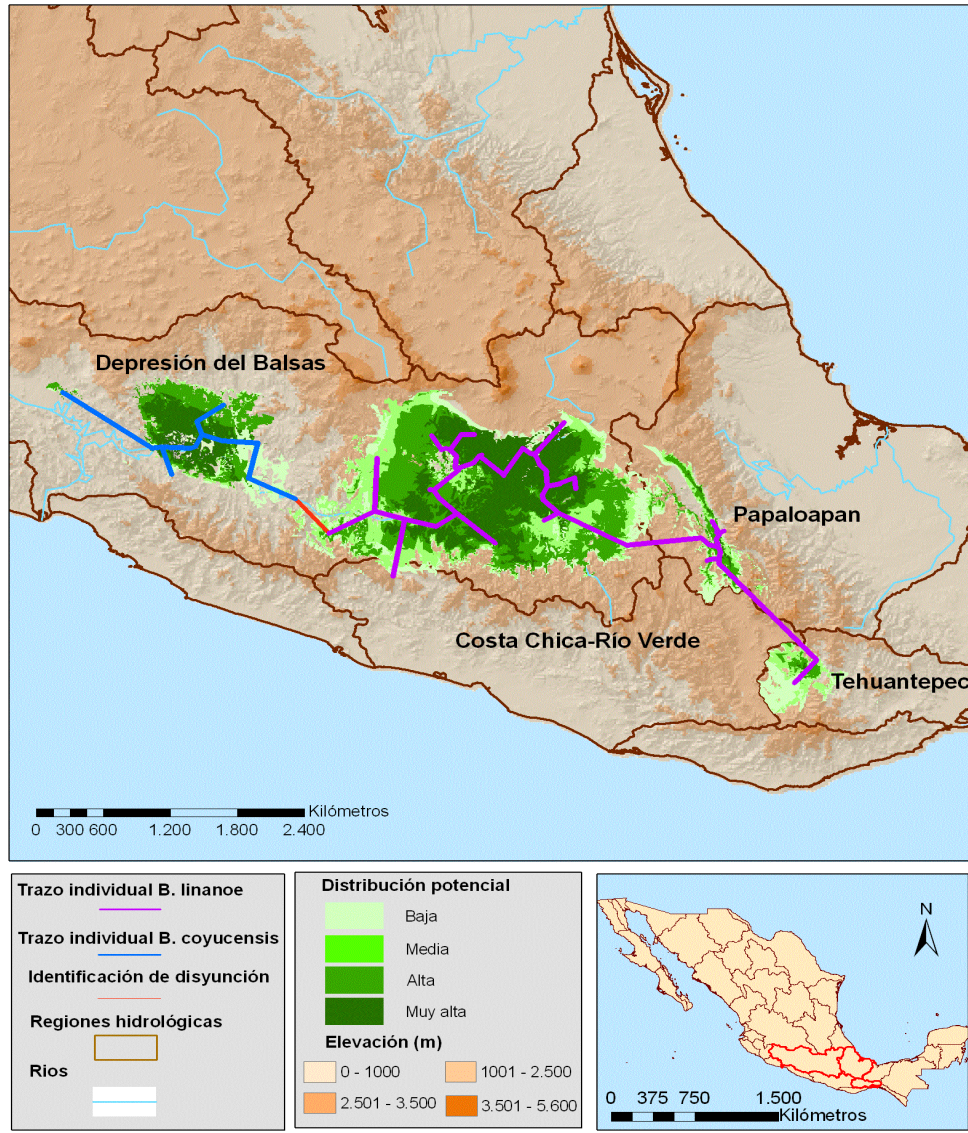
Figura 53. Relación de áreas de distribución entre las especies *Bursera xochipalensis* y *B. glabrifolia*. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico y panbiogeográfico.

La relación de las áreas de distribución de *Bursera heteresthes*, *B. linanoe* y *B. coyucensis*, está determinada por características tanto ecológicas como geográficas. La hipótesis filogenética relaciona a *B. linanoe* y *B. coyucensis*, como especies hermanas (fig. 45). Los resultados sugieren que estas dos especies presentan distribuciones mutuamente excluyentes es decir, una relación de áreas de tipo alopátrida. Tanto las áreas de distribución real como potencial se encuentran interrumpidas por una barrera geográfica, la Sierra de Taxco, la cual se identificó mediante el análisis panbiogeográfico (Fig. 54).

Es así como *B. linanoe* se encuentra distribuida en el alto Balsas (porción oriental) y *B. coyucensis* en el bajo Balsas (porción occidental). Aun cuando comparten características ecológicas, la temperatura determina un papel importante en su distribución. En Morelos *B. linanoe* se encuentra en un intervalo de temperatura media anual de entre 20 y 23.6 °C (Hernández, 2008). Ambas especies se desarrollan en ambientes desde cálidos (Aw_0 y Aw_1) hasta semiáridos (Bs_1), e incluso invaden marginalmente ambientes más húmedos (Aw_1 y Aw_2).

Por otro lado, el análisis geográfico sugiere que *Bursera heteresthes* y *B. coyucensis* tienen una relación de áreas de tipo alotópica, ya que sus áreas de distribución no están en contacto debido a sus diferentes distribuciones ecológicas, es decir, se encuentran distribuidas en diferentes gradientes altitudinales, de humedad y temperatura (Fig. 55).

El análisis de similitud ecológica mostró que existe una distancia ecológica considerable entre dichas especies (Fig. 56).



Modelo de relación de áreas: alopatria

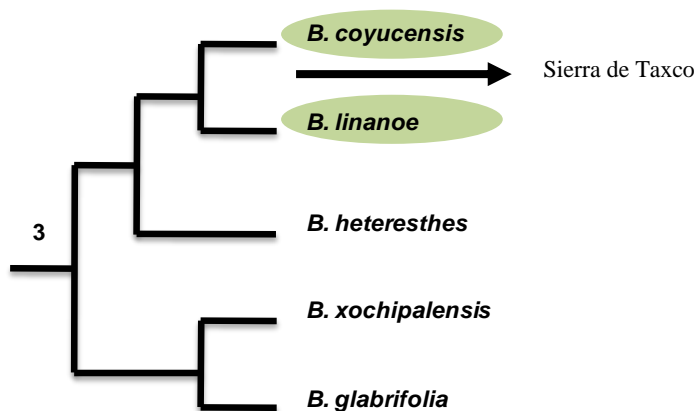


Figura 54. Relación de áreas de distribución entre las especies *Bursera linanoe* y *B. coyucensis*. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico y panbiogeográfico.



Figura 55. Relación de áreas de distribución entre las especies *Bursera heteresthes* y *B. coyucensis*, obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico y panbiogeográfico.

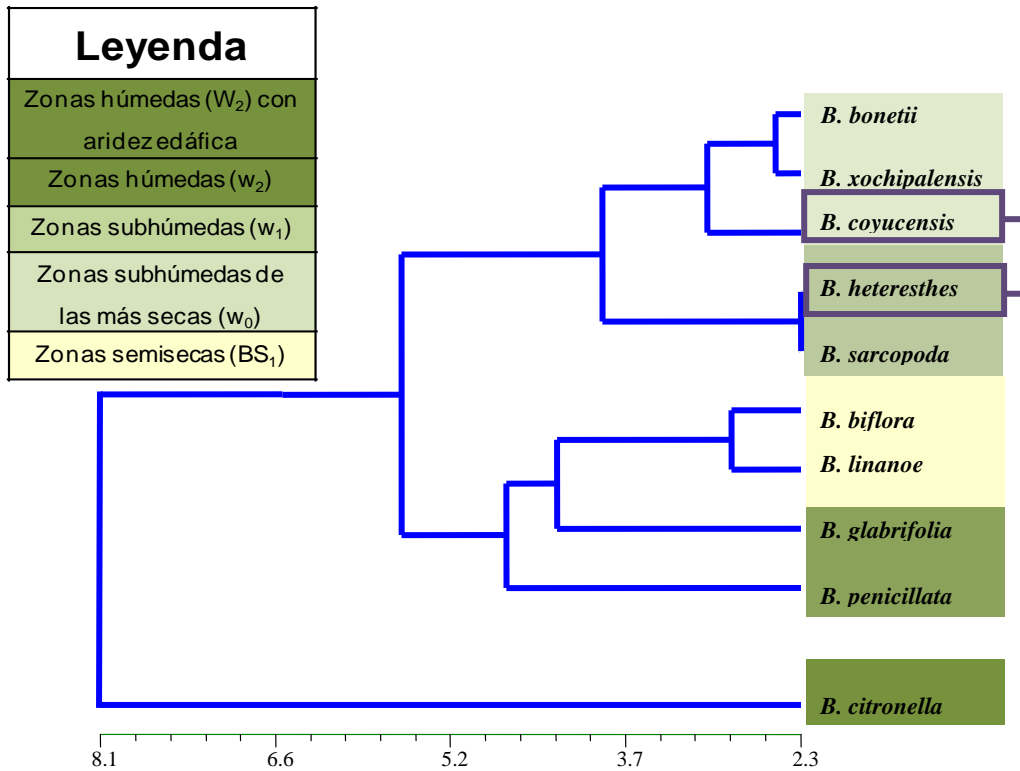


Figura 56. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. El recuadro hace referencia a la distancia entre *Bursera coyucensis* y *B. heteresthes*.

El análisis geográfico del área de distribución de *Bursera heteresthes* confirma la idea que ya varios autores han mencionado (Toledo Manzur, 1982 y Rzedowski *et al.*, 2005) acerca de la disyunción que existe en la distribución de esta especie. Con la información obtenida se plantea además que la especie que se encuentra en la costa de Oaxaca en las cuencas de los ríos Copalita, Astatá y Tehuantepec probablemente no es *Bursera heteresthes* sino una especie distinta. Sin embargo, es necesario un análisis riguroso de la morfología, anatomía y biología molecular de estas poblaciones para saber si en realidad pertenecen a otra especie. Otros modelos de relación de áreas de distribución de las especies de este clado (3) se pueden observar en la figura 58.

La relación de las áreas de distribución de estas especies se explica principalmente por medio de las condiciones ecológicas, es decir, la interacción de las especies está marcada por la transición de ciertas variables ambientales como lo señala la figura 57.

Bursera xochipalensis y *B. linanoe* tienen una relación de áreas de tipo simpátrida, ya que sus áreas de distribución están en contacto e interactúan ecológicamente en algunas zonas. En este sentido, los resultados sugieren que la relación de las áreas de distribución

es de tipo endopátrida (Fig. 58a), y el área de distribución de *B. xochipalensis* esta anidada en la de *B. linanoe*.

El análisis de similitud ecológica mostró que existe una distancia considerable entre las especies (Fig. 57), que está marcada principalmente por la temperatura y la humedad; sin embargo, muchos valores de las variables ambientales analizadas se comparten por ambas especies. Esto indica que espacialmente algunas poblaciones se encuentran en contacto, inclusive se ha llegado a detectar que estas dos especies originan híbridos.

En cambio *Bursera glabrifolia* y *B. heteresthes* tienen una distribución alotópica (Fig. 58b), producto de diferencias altitudinales y ecológicas; las variables que marcan esta diferencia son la humedad y la temperatura. *Bursera heteresthes* se distribuye en regiones cálido subhúmedas (Aw_1) y *Bursera glabrifolia* en las partes altas de la depresión del Balsas, ligeramente más las cuales son húmedas (Aw_2) con una temperatura de semicálida a templada.

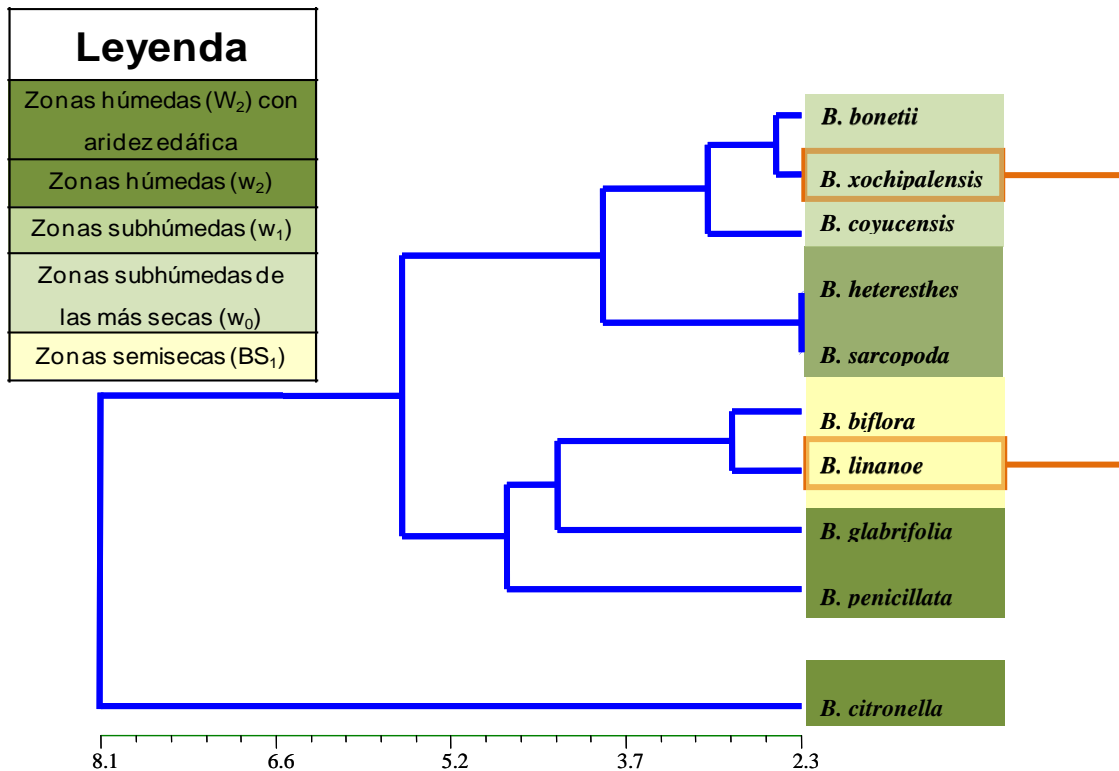


Figura 57. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. Los recuadros hacen referencia a la distancia entre *Bursera glabrifolia*, *B. heteresthes*, *B. linanoe* y *B. xochipalensis*.

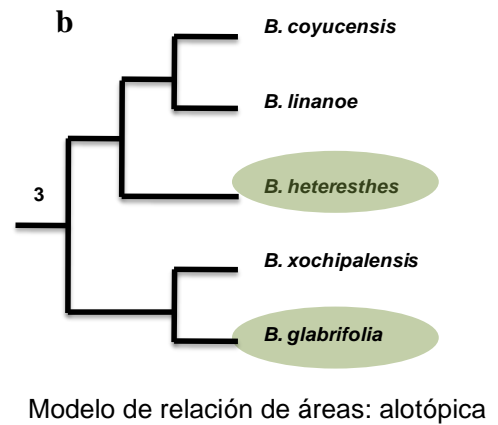
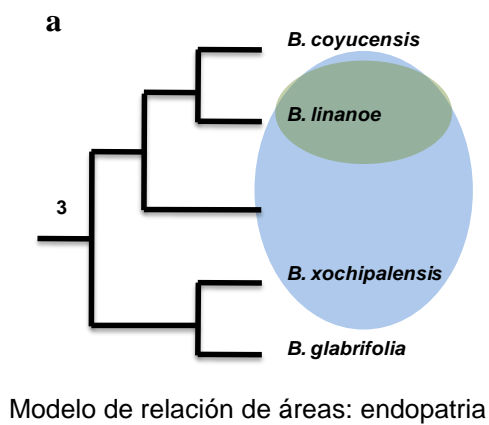
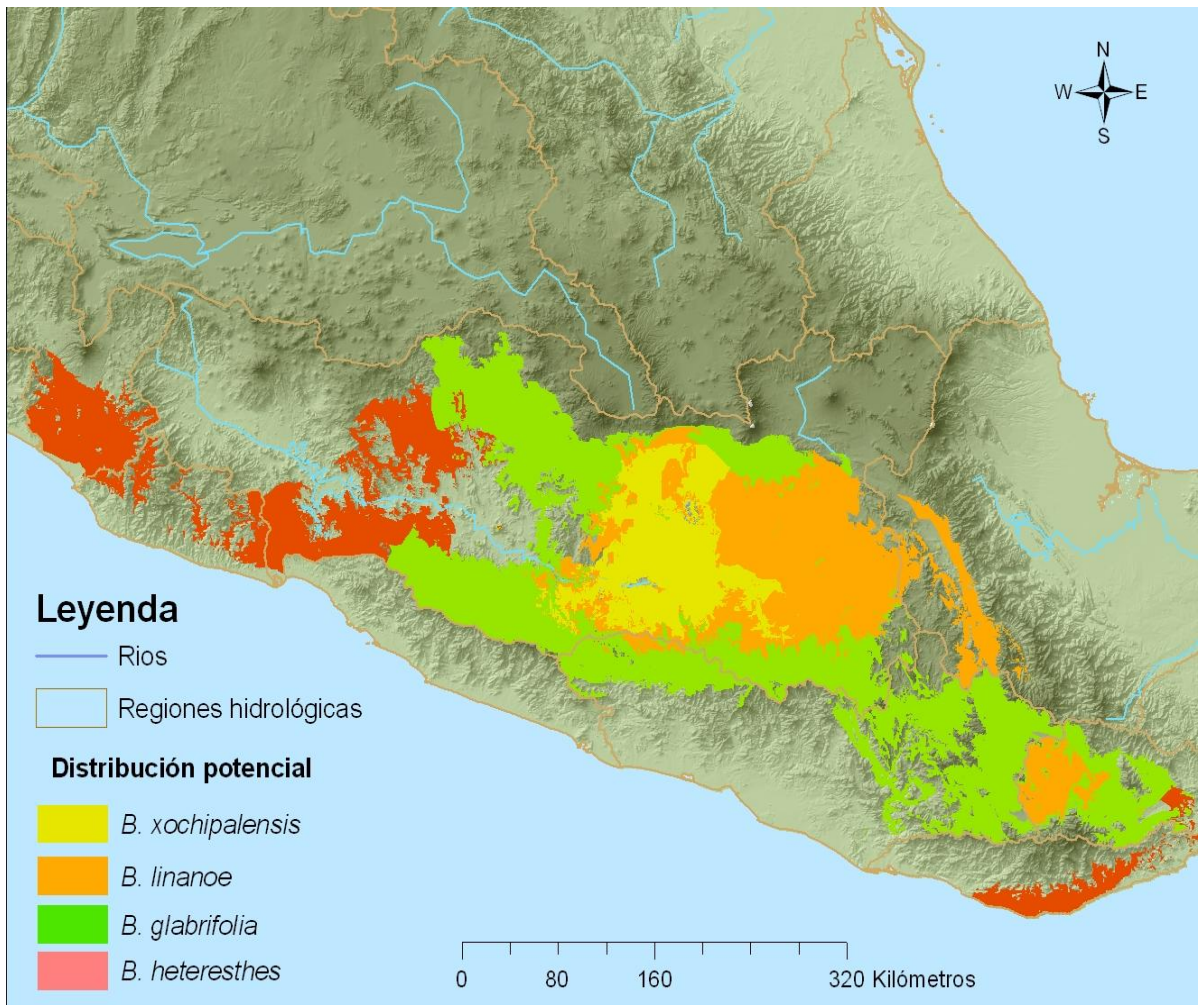


Figura 58. Relación de áreas de distribución entre las especies *Bursera glabrifolia* y *B. heteresthes*, *B. linanoe* y *B. xochipalensis*. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico.

Clado 4. Papaloapan–Tehuantepec-Costa de Oaxaca; Pacífico W; Balsas-Papaloapan

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

Se analizaron comparativamente las distribuciones de las siguientes especies: *B. penicillata*, *B. citronella*, *B. xochipalensis*, *B. glabrifolia*, *B. linanoe*, *B. coyucensis* y *B. heteresthes* (Fig. 45). En todos los casos las áreas de distribución presentan disyunciones geográficas y ecológicas, las cuales se han discutido anteriormente (Clados 2 y 3). Falta analizar la relación de áreas de distribución entre tres especies: *B. citronella* y *B. heteresthes*. La filogenia indica que son especies lejanamente emparentadas (Fig. 45), y geográficamente ocupan espacios diferentes.

El análisis de las áreas de distribución sugiere que *Bursera heteresthes* y *B. citronella* tienen una relación alotópica; además son también alopátridas (Fig. 60a), es decir, *Bursera heteresthes* se encuentra en lugares subhúmedos (w_1) al igual que *Bursera citronella* (Fig. 59 y 60a). Esta última especie tiene características ecológicas que la hacen particular, ya que se establece en lugares donde existe poca formación de suelo y en rocas donde la oscilación diurna de la temperatura puede ser muy grande.

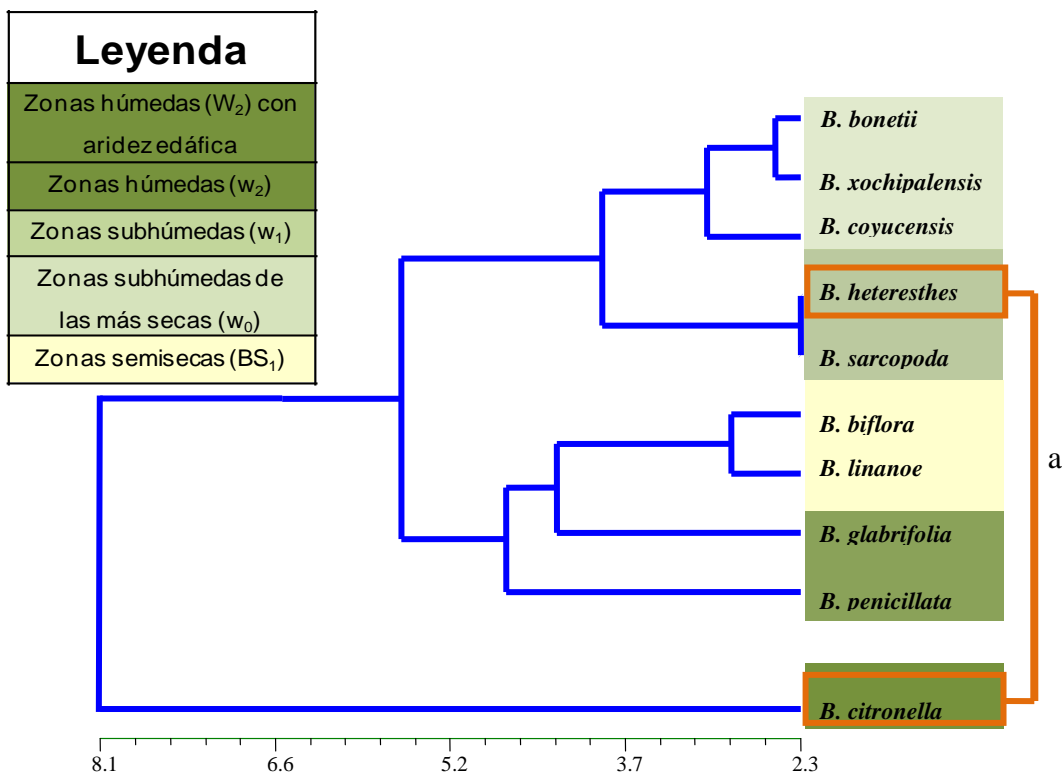


Figura 59. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. Los recuadros hacen referencia a la distancia entre *Bursera heteresthes* y *B. citronella*.

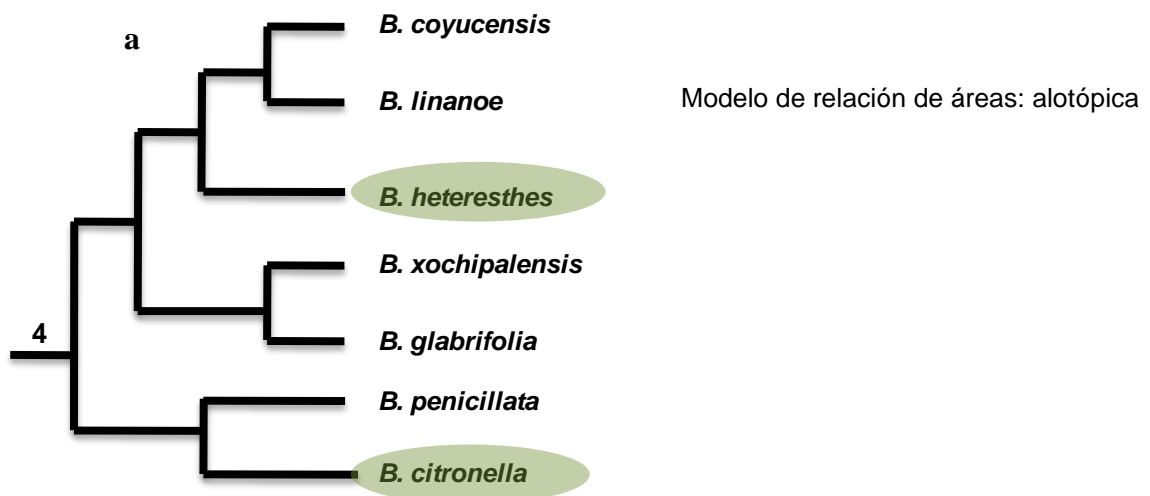
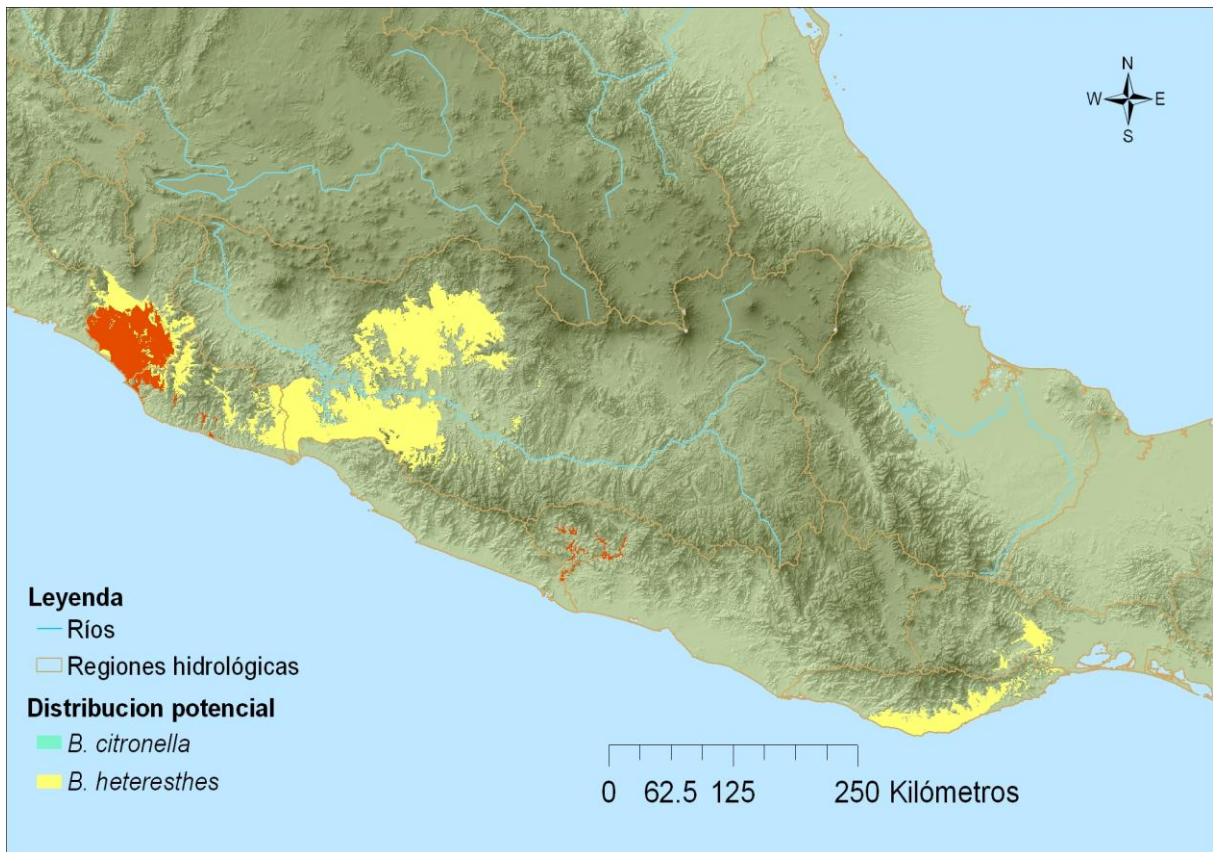


Figura 60. Relación de áreas de distribución entre las especies *Bursera heteresthes* y *B. citronella*. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico.

Clado 5. Balsas oriental–Papaloapan; Papaloapan–Tehuantepec–Costa de Oaxaca Pacífico W Balsas-Papaloapan

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

La hipótesis filogenética de este grupo, muestra que las especies del clado cinco están lejanamente emparentadas, (Fig. 45). *Bursera biflora*, *B. bonetii*, *B. xochipalensis* y *B. linanoe* presentan un contacto marginal entre sus áreas de distribución, que se caracterizó como alelopátrido (Figs. 63 y 64a, b, c). De acuerdo con el análisis de similitud la distribución de *Bursera biflora* y *B. linanoe* está determinada por las mismas variables ecológicas y se distribuyen en regiones semiáridas (BS_1) y subhúmedas (w_0). Por otra parte, *Bursera bonneti* y *B. xochipalensis* se encuentran en una situación semejante pero solo se distribuyen en lugares subhúmedos (w_0) principalmente en la parte oriental del Balsas (Fig. 61).

Bursera bonetii y *B. glabrifolia* presentan una distribución alotópica (figura 61 y 62d), la primera se encuentra en lugares subhúmedos (w_1) y la segunda en lugares relativamente más húmedos (w_2).

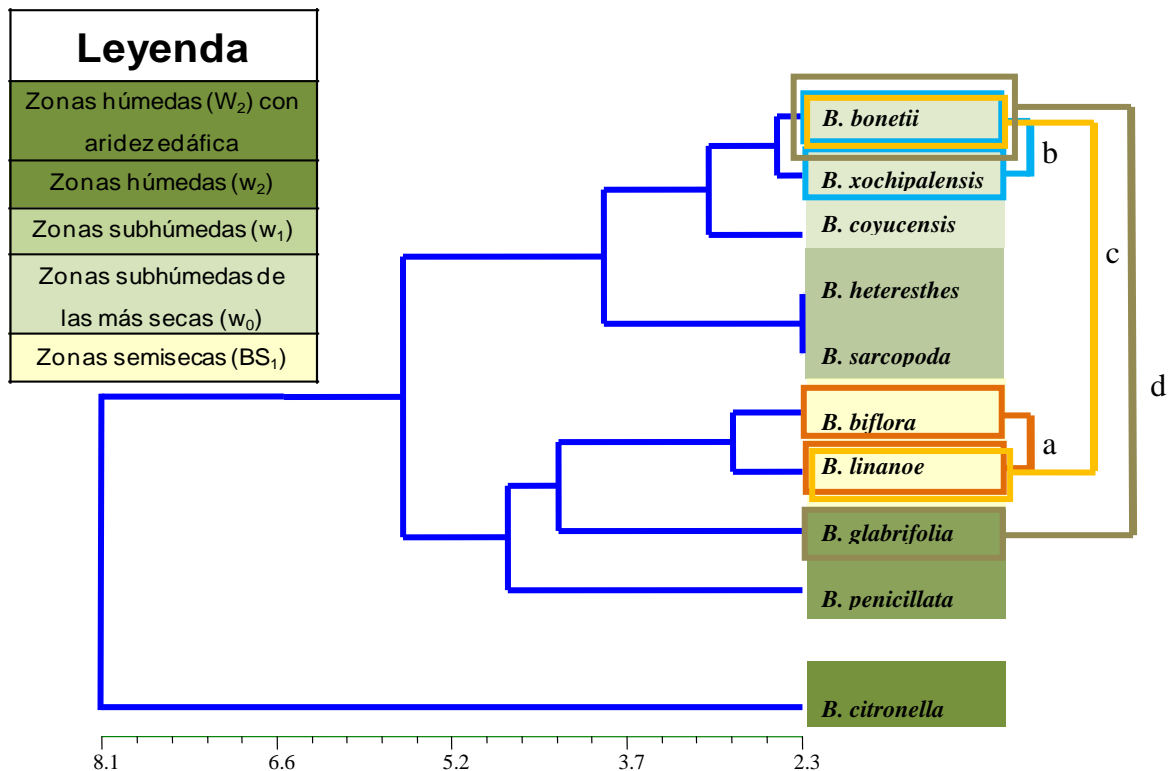


Figura 61. Análisis de similitud basado en las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. Los recuadros hacen referencia a la distancia entre *Bursera bonetii*, *B. biflora*, *B. linanoe*, *B. xochipalensis* y *B. glabrifolia*.

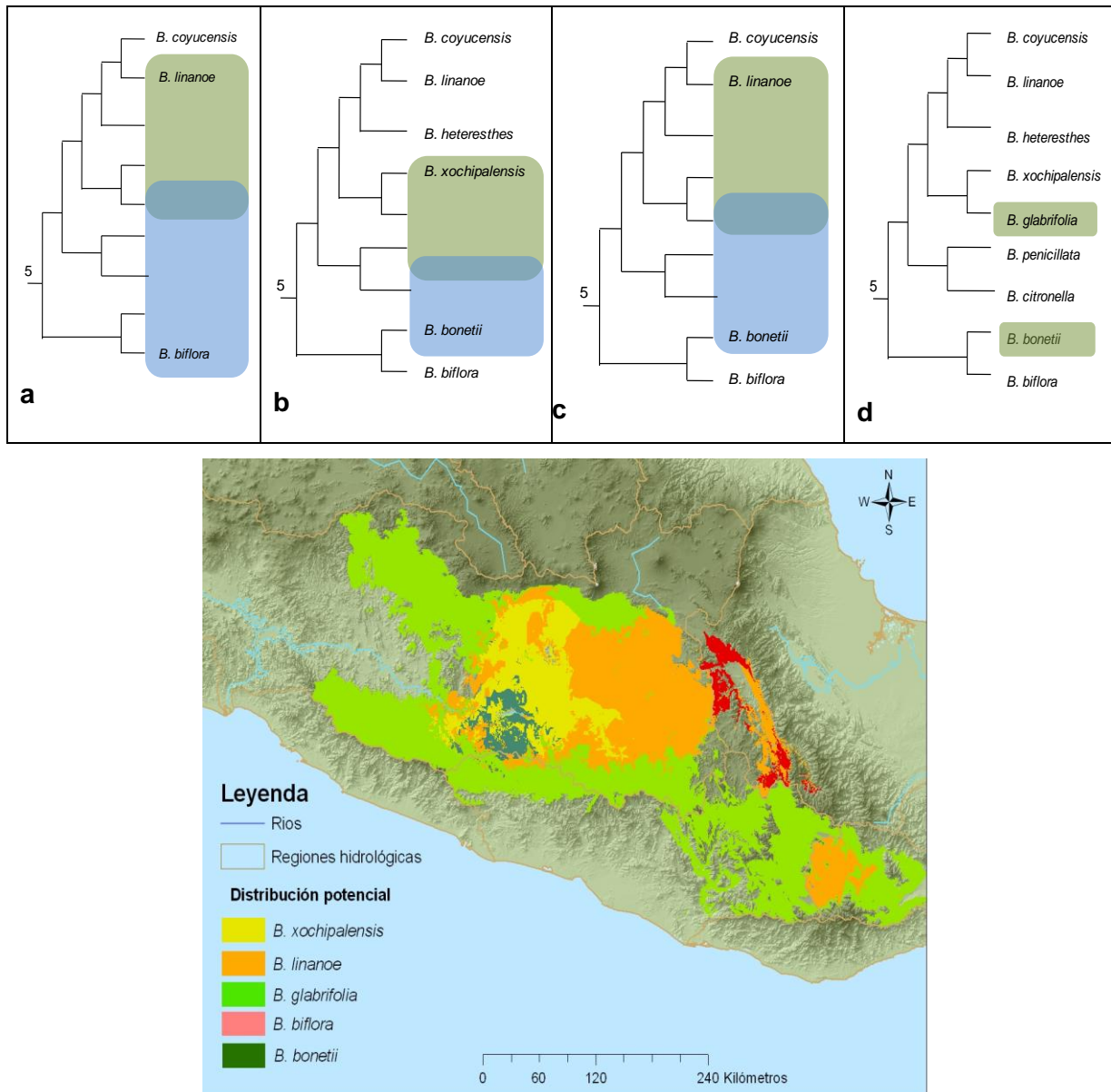


Figura 62. Relación de áreas de distribución *Bursera glabrifolia* y *B. heteresthes*, *B. linanoe* y *B. xochipalensis*, obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico.

Las especies restantes que conforman este clado 5 (*B. penicillata*, *B. citronella*, *B. coyucensis* y *B. heteresthes*) ya se han descrito anteriormente (clados 2 y 3) tienen relaciones alopátridas y alotópicas (Figs. 49 y 55).

Clado 6. Balsas oriental-Papaloapan; Papaloapan–Tehuantepec– Costa de Oaxaca; Pacífico W; Balsas–Papaloapan y Balsas W

Caracterización geográfica

Para la interpretación de este clado es necesario describir la situación geográfica y ecológica de *Bursera sarcopoda*. Esta especie se encuentra distribuida en la región de la costa pacífica, desde el sur de Jalisco, Colima, Guerrero, hacia las regiones de mayor

humedad de la depresión del Balsas a lo largo de la Sierra Madre del Sur, hasta Oaxaca (Fig. 64).

Los registros indican que su distribución altitudinal abarca desde cerca del nivel del mar hasta los 1800 msnm (Toledo-Manzur, 1982).

Caracterización ecológica

Bursera sarcopoda habita frecuentemente en el estrato bajo de los bosques tropicales caducifolios más húmedos y los subcaducifolios más secos. Se encuentra en climas cálidos subhúmedos ($w_0 - w_2$) (Fig. 63). El tipo de suelo en que se encuentra distribuida son regosoles. Aunque se encuentra en cambisoles, fluvisoles, litosoles y feozem.

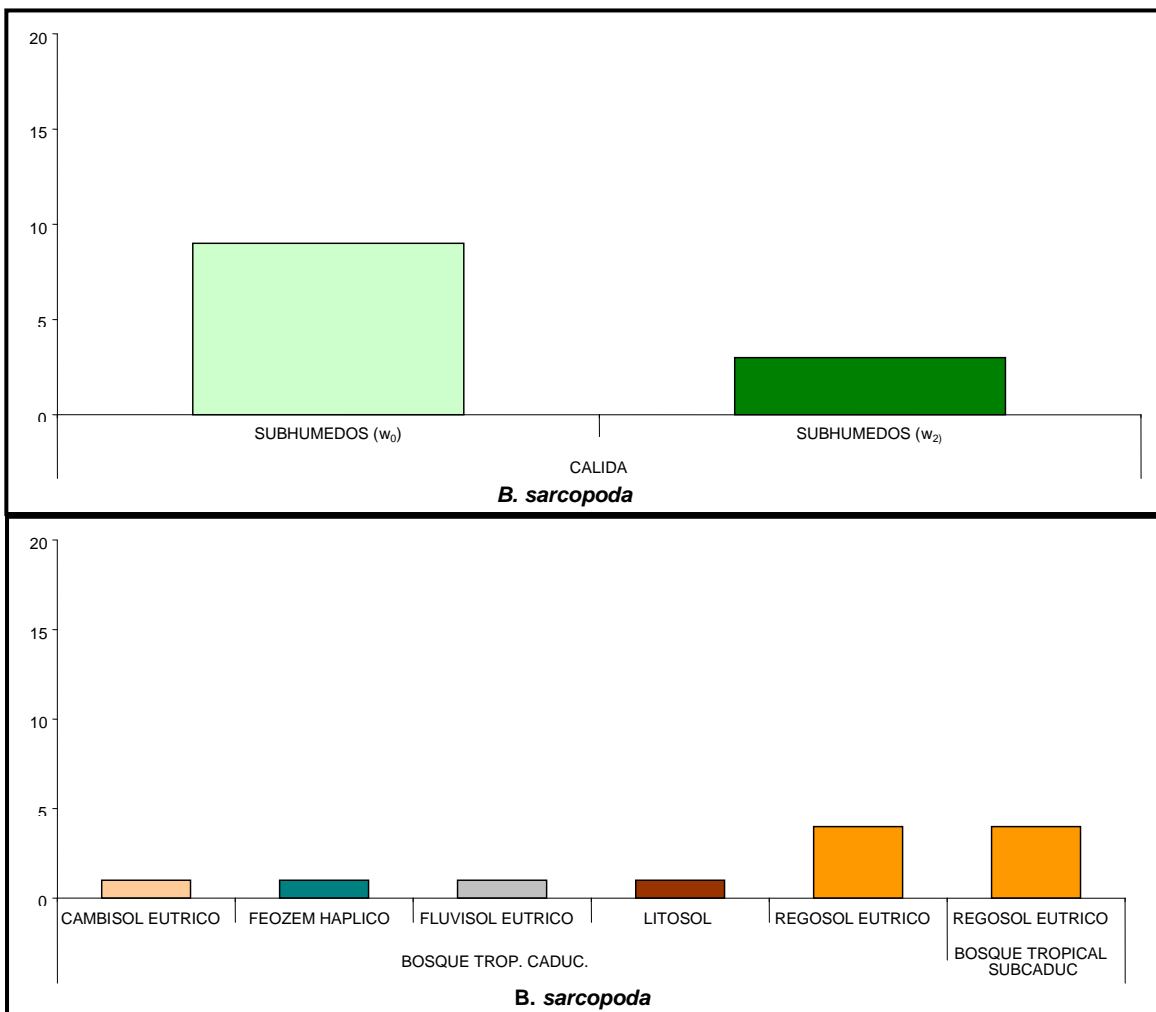


Figura 63. Variables ecológicas en que se presenta *Bursera sarcopoda*.

Relación de áreas de distribución de las especies del clado

El clado seis incluye a todas las especies en estudio (Fig. 45) que son prácticamente la mitad de todas las que conforman el grupo *glabrifolia* del género *Bursera*. Se puede observar que las especies lejanamente emparentadas tienden a compartir su área de distribución.

El análisis geográfico sugiere que *Bursera sarcopoda* tiene una relación alopatrica con respecto a *Bursera biflora* y *B. penicillata*, debido a que *Bursera sarcopoda*, se distribuye en la región de la costa pacífica desde el sur de Jalisco, Colima, Guerrero, y en algunas regiones de mayor humedad de la depresión del Balsas a lo largo de la Sierra Madre del Sur, hasta Oaxaca. Las áreas de distribución presentan disyunciones por barreras geográficas como el cinturón volcánico Trans-mexicano, que separa a *B. penicillata* y la depresión del Balsas y la Sierra Mixteca a *B. biflora* (Fig. 64).

Bursera glabrifolia y *B. bonetii* presentan una relación de áreas de tipo alotópica ya que no están aisladas geográfica sino ecológicamente. clado cinco, fig. 62d).

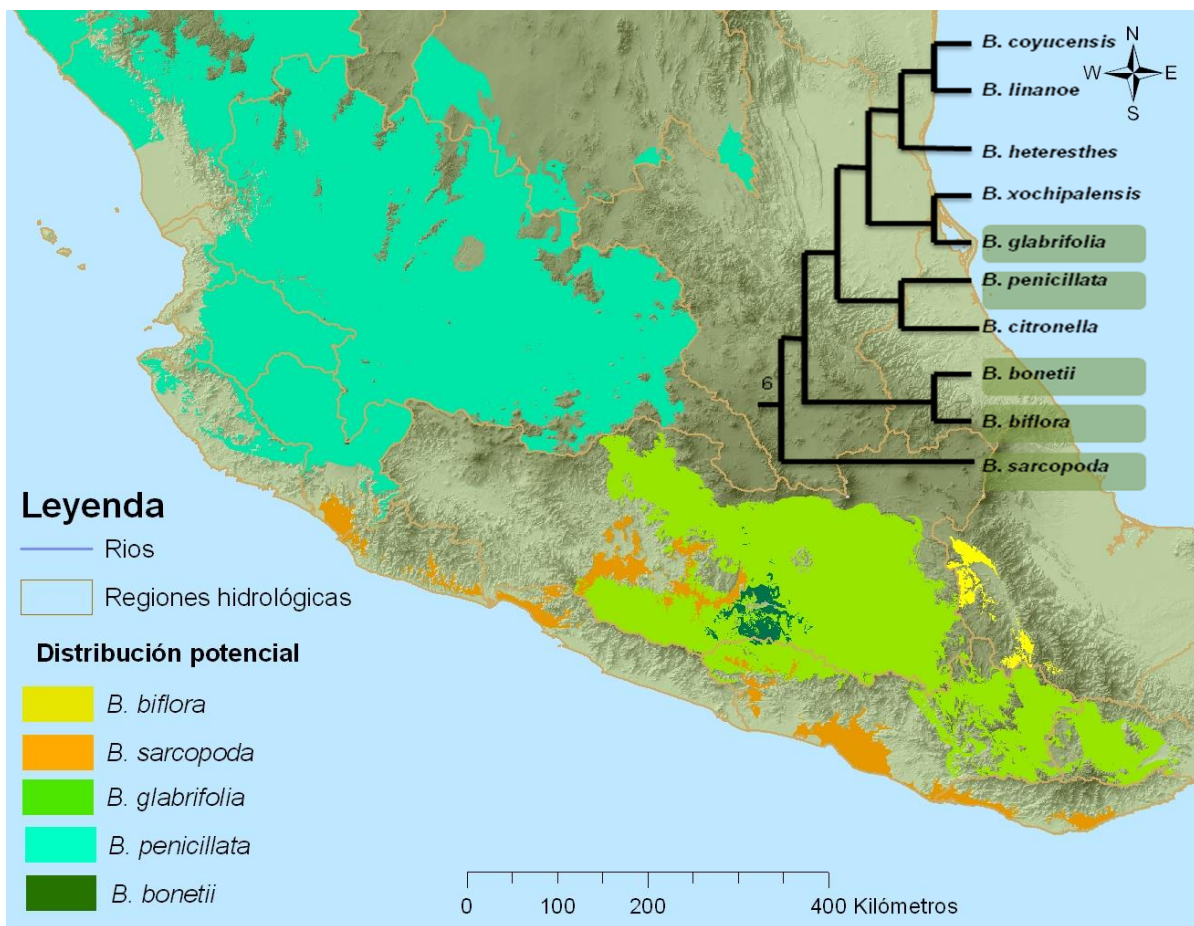


Figura 64. Relación de áreas de distribución entre las especies del clado siete que son alopatricas y alotópicas. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico.

Por otro lado, especies como *Bursera xochipalensis*, *B. citronella*, *B. linanoe*, *B. coyucensis* y *B. heteresthes* presentan áreas de distribución de tipo aleopatrica, es decir simpatria parcial, ya que muchas comparten parcialmente condiciones ecológicas que hacen que sus distribuciones tengan una superposición marginal con *Bursera sarcopoda*.

Los modelos de relación de áreas de distribución de las especies de este clado se pueden observar en la figuras 65 y 67.

Bursera sarcopoda se distribuye en un intervalo altitudinal muy amplio que va desde los 10-1800 msnm. Sin embargo, en este trabajo se detectó que prefiere lugares con climas cálidos subhúmedos (w_1) a húmedos (w_2). Las especies con las que se relaciona geográficamente se distribuyen en las mismas condiciones ecológicas (Fig. 66).

La única especie que no se establece en lugares húmedos es *Bursera linanoe*. Sin embargo, las zonas geográficas en donde ésta interactúa con *Bursera sarcopoda* se determinan por ciertas condiciones ambientales relacionadas con la humedad, esto es en el límite entre los ambientes subhúmedos (w_0) y los semiáridos (Bs_1).

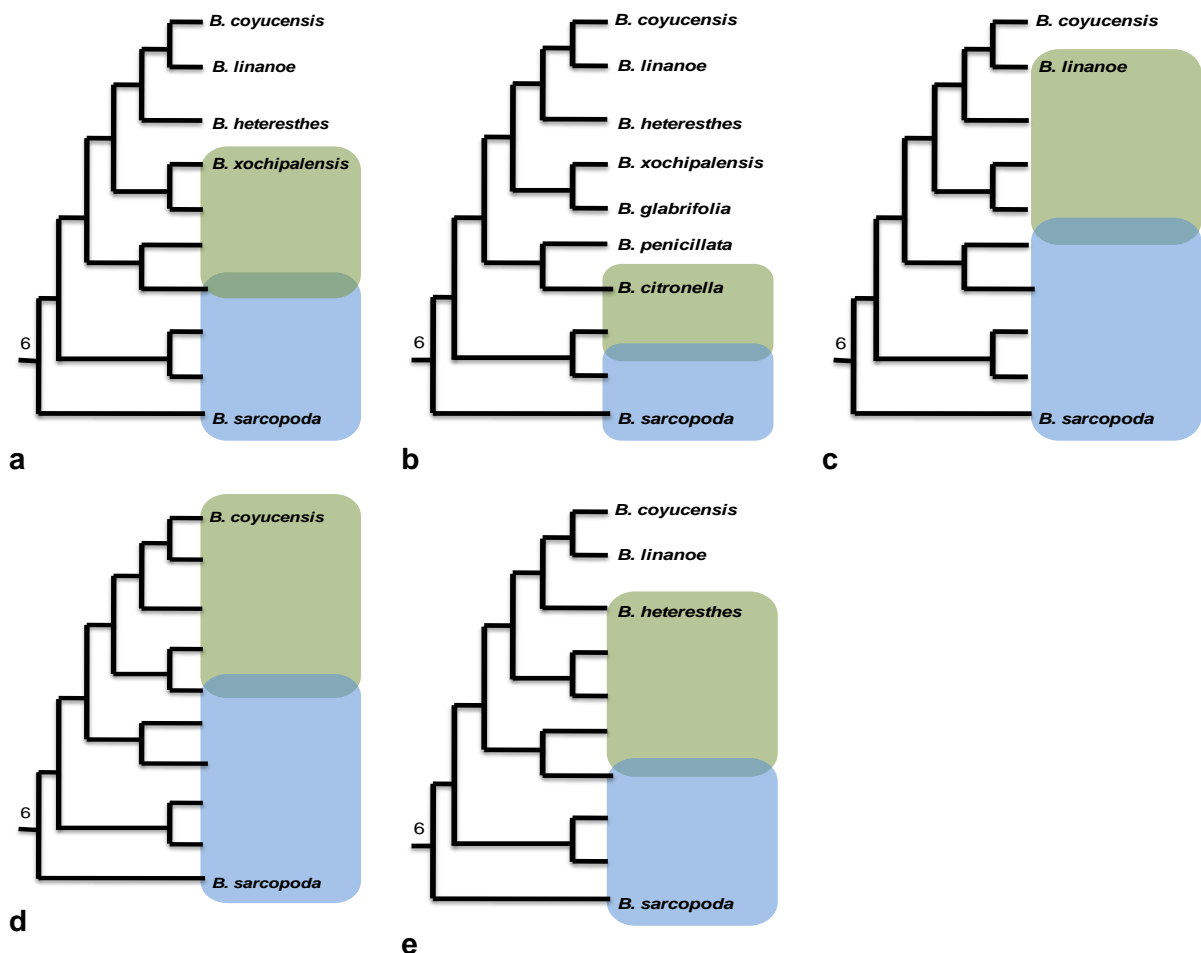


Figura 65. Relación de áreas de distribución de las especies que conforman el clado siete.

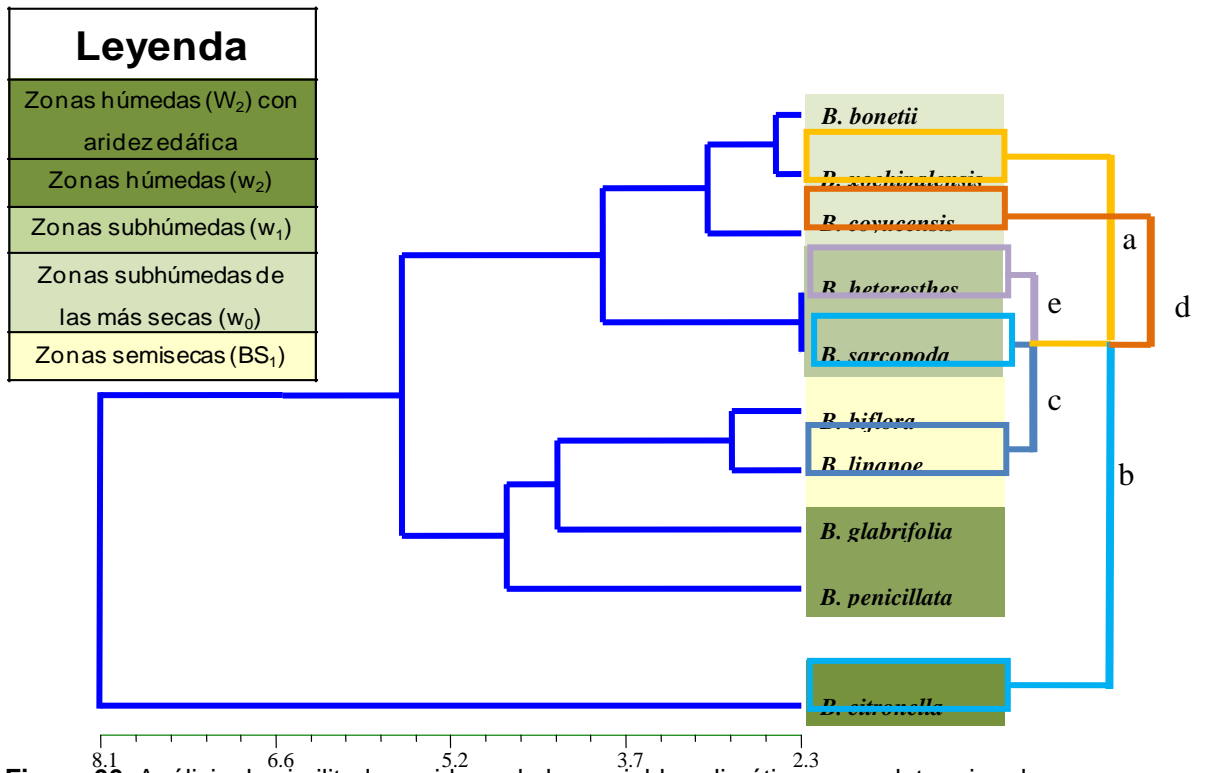


Figura 66. Análisis de similitud considerando las variables climáticas para determinar las distancias ecológicas de las especies. Los recuadros hacen referencia a la distancia entre especies del clado siete.

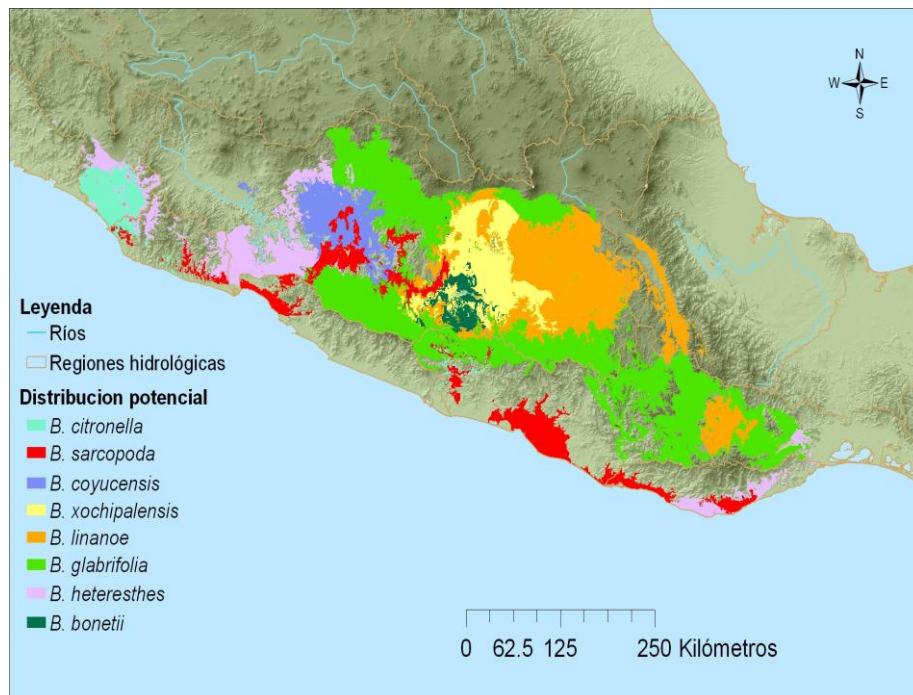


Figura 67. Relación de áreas de distribución entre las especies del clado siete. Obtenida mediante la distribución potencial, distribución real, análisis ecológico.

Mecanismos de especiación de las especies en estudio

Mediante la integración de variables ecológicas y geográficas se pretende ofrecer posibilidades para la búsqueda de explicaciones que contribuyan al esclarecimiento de algunos problemas de distribución de las especies de *Bursera*, y sugerir algunas consideraciones hipotéticas de tipo biogeográfico.

El esclarecimiento de los factores que han determinado la existencia de un alto número de especies de *Bursera* en México, particularmente en la Depresión del Balsas, es un problema que aun se encuentra por discutir, aun cuando diversos autores como Rzedowski y Kruse (1979), Toledo-Manzur (1982) Becerra (2005) han sugerido algunas propuestas acerca de la evolución del género *Bursera*.

Para ubicar los resultados obtenidos, es necesario partir de dos ideas que revolucionaron el concepto de la transformación y diversificación de las especies. Unos de los primeros trabajos al respecto realizado en 1836 por Leopold von Buch quien destacó la importancia del aislamiento geográfico en la especiación (Fig. 68). En este modelo, la riqueza de especies es resultado del la historia geológica, con varios eventos de fragmentación y de convergencia (Morrone y Márquez, 2001). Otra explicación es el modelo de refugios (Fig. 69). Este modelo considera que el cambio climático, particularmente en los últimos 10 millones de años, fue el factor causal de la riqueza y endemismos (Toledo, 1981). Uno de los primeros autores que dio importancia biogeográfica a estos cambios climáticos fue R. E. Moreau (1963), quien propuso que los bosques de África central se expandieron y contrajeron durante el Pleistoceno, sugiriendo que la fragmentación reversible de los bosques africanos proporcionó los mecanismos de aislamiento necesarios para explicar la distribución de especies endémicas en muchos, ahora, bosques aislados del este africano. La propuesta fue adoptada por Haffer (1969), quien simplificó este modelo como un interacción entre la fragmentación de la especies producida por los cambios climáticos, seguida por un prolongado aislamiento geográfico y reproductivo, y finalmente la especiación. Este modelo puede ser considerado como un caso particular de vicarianza en el cual evento de fragmentación del área y el aislamiento de las subáreas son derivadas de la acción del clima (Espinosa *et al.*, 2006).

Se generaron dos modelos en los que se sintetizan los diferentes tipos de especiación que se describe mas adelante en este trabajo, los cuales se pueden observar en las figuras 68 y 69.

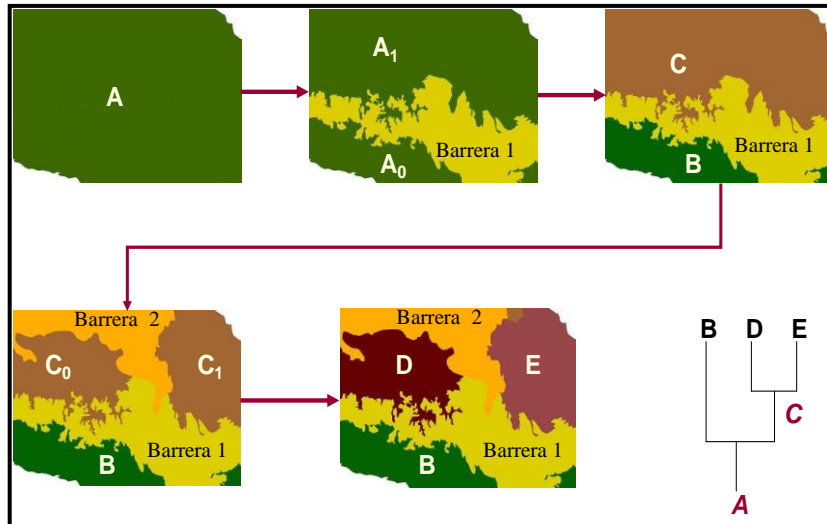


Figura 68. Modelo de especiación por aislamiento geográfico resultado de la historia geológica, con varios eventos de fragmentación y de convergencia.

La figura muestra como a partir de una población ancestral (A) se pueden diferenciar dos poblaciones (A_0 y A_1) hasta formar dos poblaciones nuevas (B y C) debido a la fragmentación originada por una barrera geográfica (barrera 1) posteriormente la población C es nuevamente fragmentada por otra barrera (barrera 2) originando dos nuevas poblaciones (D y E). Finalmente la relación de las áreas queda expresada en el cladograma el cual indica cuáles son las áreas de reciente formación y cuáles son las ancestrales.

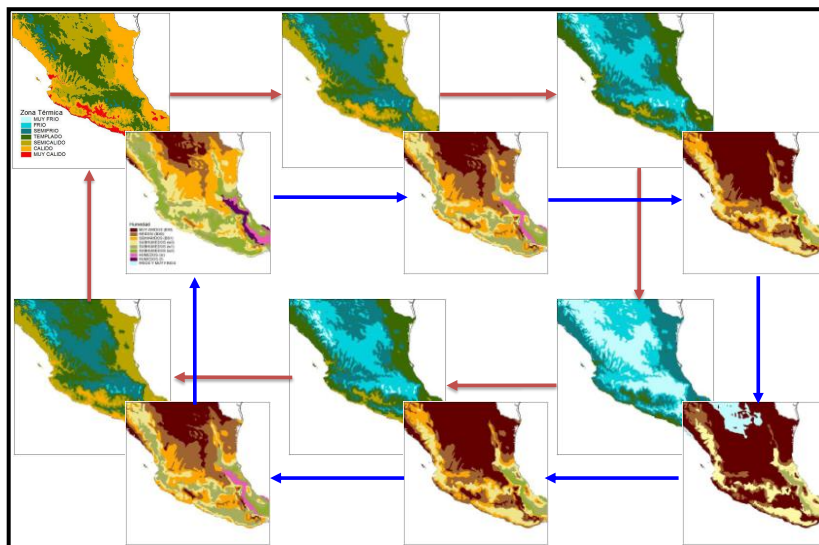


Figura 69. Modelo de especiación por vicarianza basado en el modelo de refugios determinado por el cambio climático.

La figura muestra hipotéticamente las fluctuaciones climáticas durante el pleistoceno y sus efectos en la distribución de las especies. Los mapas unidos flechas rojas se refieren a las fluctuaciones térmicas. Los mapas unidos por flechas azules se refieren a las fluctuaciones de la humedad.

En todos los casos puede observarse que la depresión del Balsas actúa como un refugio ya que las condiciones se conservan casi sin modificación.

Este modelo puede simplificarse como una interacción entre la fragmentación de las especies producidas por tres razones: a) cambios climáticos, b) aislamiento geográfico c) aislamiento reproductivo y finalmente la especiación.

Dentro de la diversidad ecológica de México, el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1994) o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X., 1963; Gómez-Pompa, 1965) se encuentra en regiones de clima cálido y con especies arbustivas o arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año durante un lapso variable, que oscila alrededor de seis meses (Rzedowski, 1994). La distribución de las especies que habitan estas zonas se debe en gran parte a las condiciones climáticas, ya que la precipitación total anual va de 800 a 1000 mm y la temperatura media anual es mayor de 22°C. Esto propicia un alto índice de evapotranspiración y disminuye la humedad ambiental (Trejo, 1999; Trejo, 2005).

La selva baja caducifolia de la Depresión del Balsas tiene una alta concentración de especies de *Bursera* con diferentes niveles de parentesco y variados patrones ecológico-geográficos, por lo que ofrece buenas posibilidades para la búsqueda de explicaciones generales de eventos evolutivos y del establecimiento de las especies, así como el esclarecimiento de los factores que han determinado la existencia de su elevada riqueza de especies (Toledo-Manzur, 1982).

En el Balsas, mediante la suma de los mapas de distribución potencial, se identificaron áreas de alta concentración de especies, la cual está correlacionada con un alto porcentaje de taxones endémicos a esta cuenca (Fig. 70). Estas especies no tienen una distribución similar ya que se establecen en diferentes condiciones de humedad y temperatura.

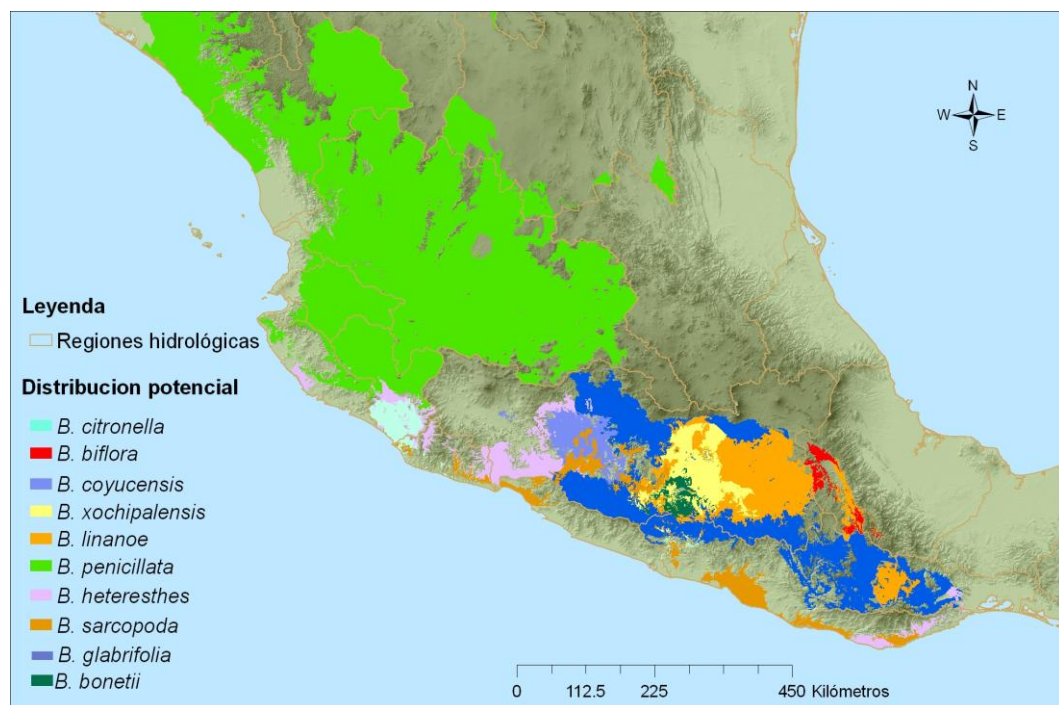


Figura 70. Distribución potencial de las especies en estudio. Obsérvese que la mayor concentración de éstas encuentra en la Depresión del Balsas.

El análisis que se realizó en el apartado 6.4 permitió la exploración de los mecanismos de especiación. La mayoría de las especies se distribuyen en la parte central de la Depresión, sugiriendo la existencia de dos unidades fitogeográficas: la Depresión Oriental y la Occidental, tal y como lo señalaba Toledo-Manzur (1982).

El aislamiento geográfico sólo explica la distribución de las especies que se encuentran dentro y fuera de la Depresión del Balsas y no la de aquéllas que se encuentran únicamente en la Depresión ocupando biotopos distintos.

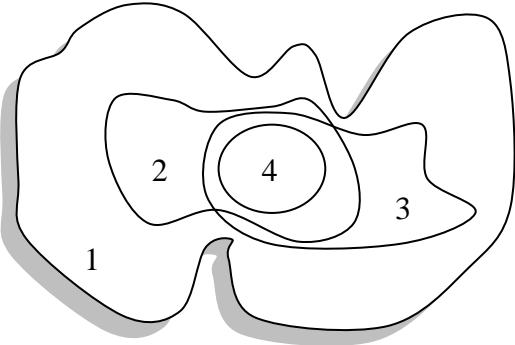
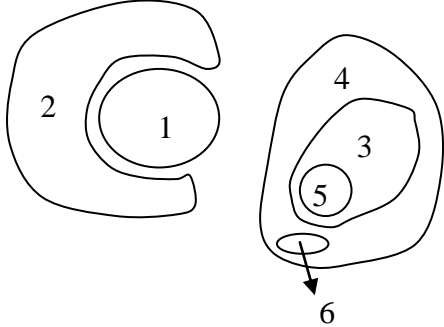
La hipótesis del aislamiento geográfico ha sido mencionada en un trabajo relativamente reciente. Domínguez (2008) señala que la historia evolutiva de algunas especies del género *Bursera*, en especial del linaloe (*B. linanoe*), debe estar relacionada con la evolución paleoclimática y morfotectónica de la Depresión del Balsas. La historia de esta área está relacionada estrechamente con la evolución geológica de la Faja Volcánica Transmexicana, la cual provocó tanto su aislamiento como su diferenciación climática, confinando a las especies en diferentes áreas. Este aislamiento geográfico explica el porqué la Depresión del Balsas es una zona de alta diversidad de especies de *Bursera*.

Hay tres aspectos útiles para interpretar los resultados alcanzados en este trabajo.

- a) Las especies de estudio mostraron tres patrones de distribución, los cuales están representados en la filogenia del grupo. Estos patrones se pueden sintetizar en la identificación de microendemismos de las especies que se distribuyen fuera de la depresión del Balsas y las que se encuentran distribuidas dentro de la misma tanto en sus porciones oriental como occidental.
- b) La distribución producida por efecto de refugios, debería mostrar un patrón endopátrico con tendencia concéntrica de dos o más especies; los refugios hipotéticos serían detectables a partir de la máxima superposición entre las especies de linajes distintos. Sin embargo esto no sucede con las especies de *Bursera*.

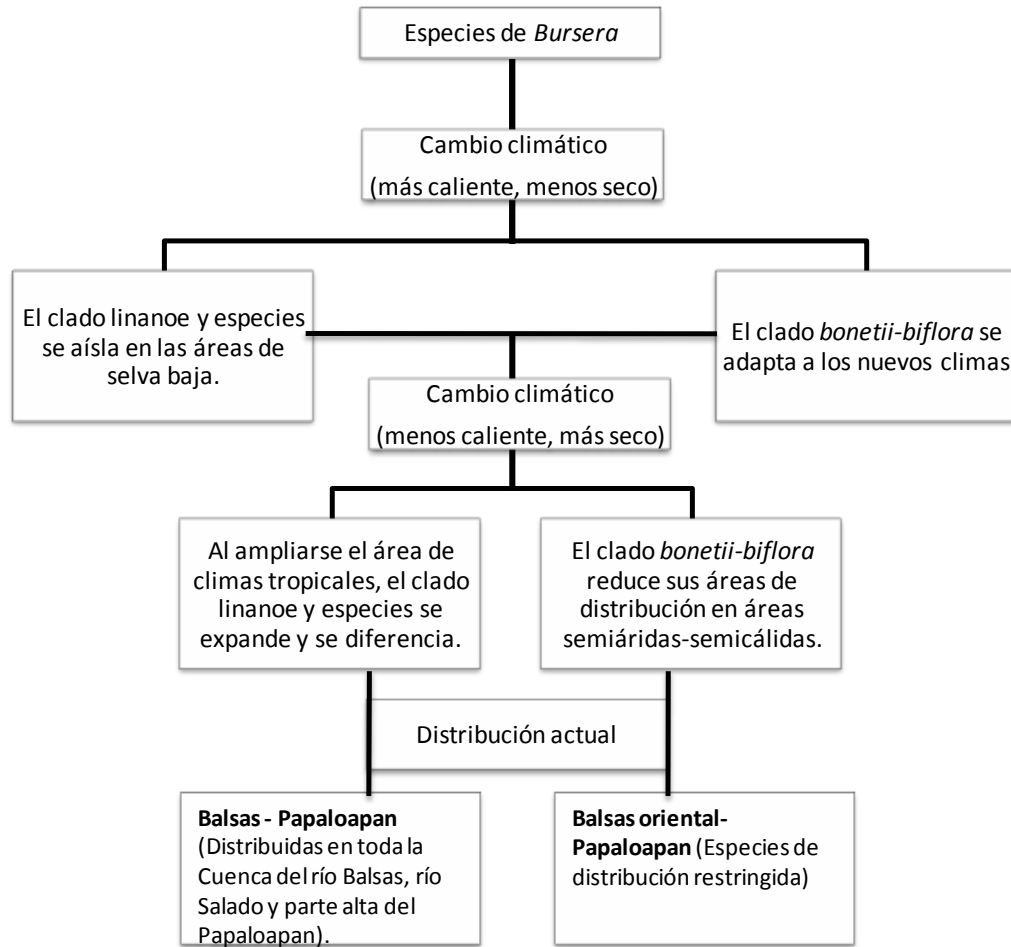
La diversificación de las especies no es producto de los refugios pleistocénicos como propuso Toledo-Manzur (1982), sino que se infiere que son producto de la diferenciación o deriva climática que se ha originado por las condiciones geomorfológicas de la depresión del Balsas (ver cuadro 8).

Cuadro 8. Diferencia entre el modelo de refugios pleistocénicos y el modelo de deriva climática propuesto en este trabajo.

Modelo	Explicación
	<p>El modelo de refugios pleistocénicos se representa por la superposición de las áreas de distribución de la especie. En el esquema aparecen cuatro especies, donde la especie 4 está anidada en varias especies de distribuciones diferentes.</p>
	<p>El modelo de 'deriva climática' indica que las especies se establecen por factores climático-geográficos, los cuales originan un proceso de vicarianza, ya sea de tipo alopátrida (por barrera geográfica) o alotópica (por altitud).</p>

- a) El último aspecto fue destacado anteriormente por Becerra (2005) quien señaló que los linajes de *Bursera* más antiguos se encuentran en el Noroeste del país, mientras que los más jóvenes están en la región sureste, lo que interpreta como el establecimiento primario de la selva baja caducifolia en el oeste y su posterior expansión hacia el sureste de México. Estos sucesos están directamente relacionados con la formación de la Sierra Madre Occidental y de la Faja Volcánica Transmexicana.

Una hipótesis general de los cambios que explican el aislamiento de las especies que se discuten en el siguiente esquema:



Mediante el análisis ecológico-geográfico, en el presente estudio se detectaron dos tipos de aislamiento: el primero es de tipo geográfico, y está determinado por la interposición de cordilleras montañosas, entre las que encontramos la Sierra Madre del Sur, la Mixteca, la de Taxco y la Faja Volcánica Transmexicana (Fig. 71). Estas barreras han impedido el paso de las poblaciones de una región a otra.

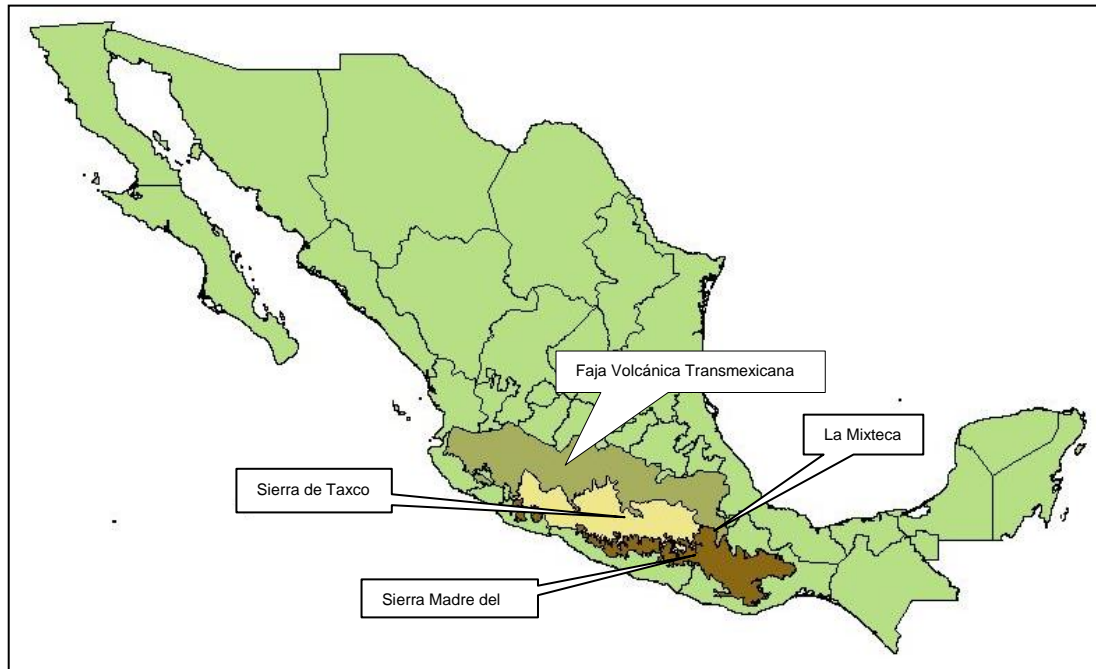


Figura 71. Identificación de las principales barreras geográficas para las especies de *Bursera*.

Especies microendémicas. El primer caso que se analizó involucra dos especies de distribución microendémica con aislamiento geográfico: *B. biflora* y *B. bonetii* (Fig. 72). Se encuentran aisladas por la Sierra de la Mixteca, además, las diferentes condiciones geomorfológicas determinan diferentes condiciones ecológicas; *B. bonetii* se distribuye en zonas cálido-subhúmedas, donde los niveles de precipitación son mayores que en las zonas en que se encuentra *B. biflora*, que corresponden a lugares semiáridos. Las dos especies mencionadas anteriormente son consideradas como microendémicas, *B. biflora* de la cuenca alta del Papaloapan (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) y *B. bonetii* del límite entre las Cuenca de Balsas-Mezcala y el Papagayo (Rzedowski *et al.*, 2005).

El aislamiento geográfico no explica la totalidad de la distribución de especies hermanas. Un factor especial que pudo determinar este proceso fueron las diferentes condiciones climáticas del lugar en donde se distribuyen.

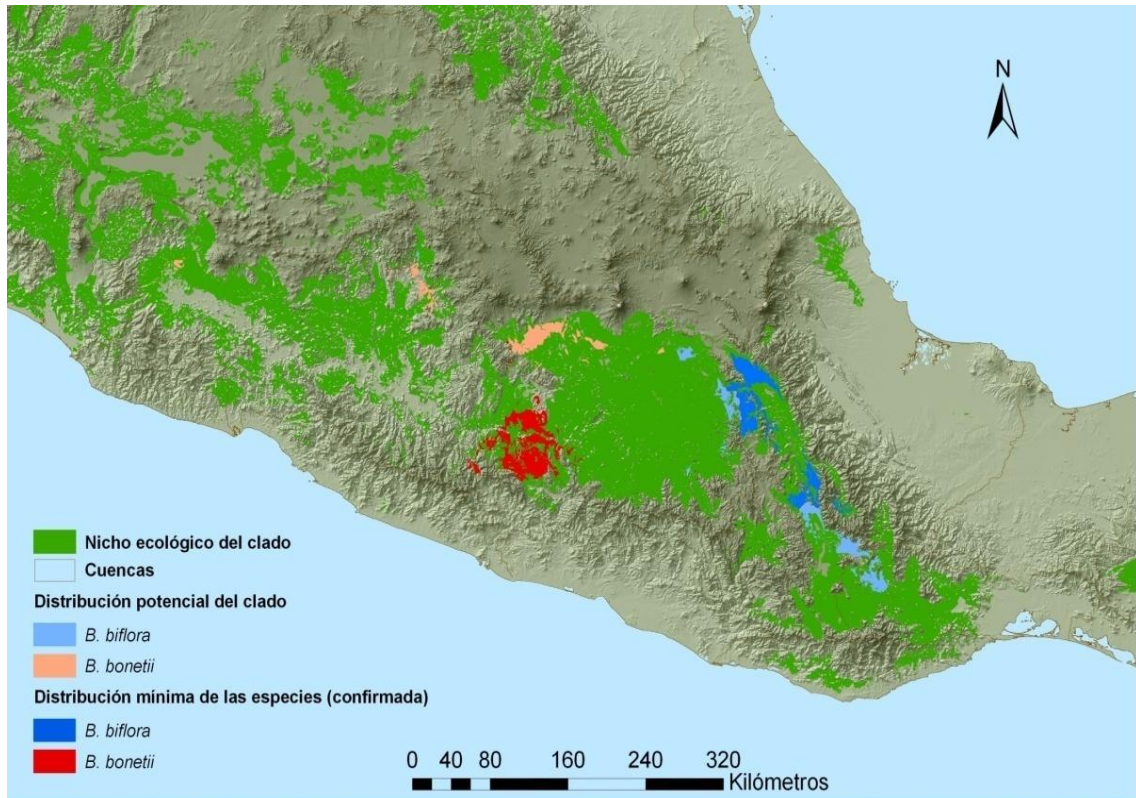


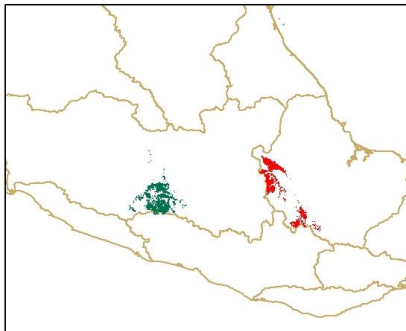
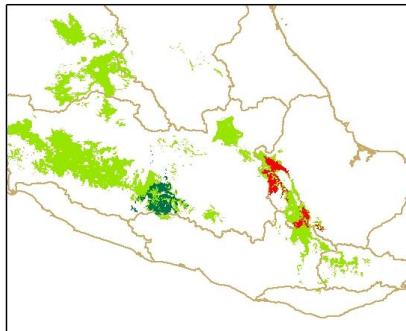
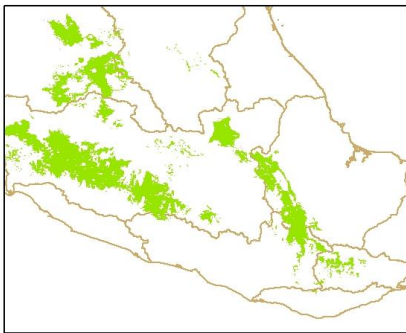
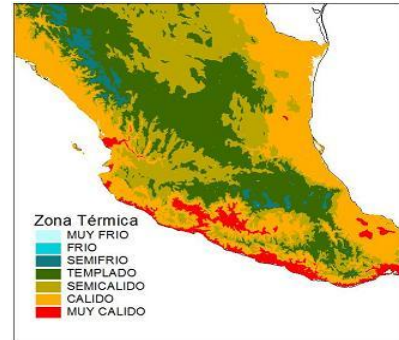
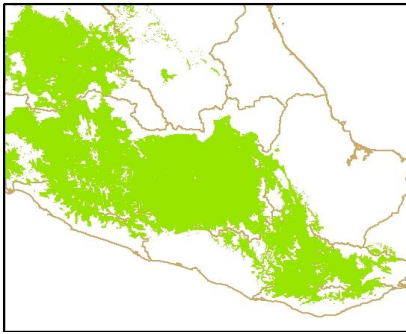
Figura 72. Distribución potencial de *B. biflora* y *B. bonetii*, dos especies cercanamente emparentadas según la filogenia del grupo (Becerra, 2005).

El análisis indica que los microendemismos de *B. bonetii* y *biflora* están determinados por las variaciones climáticas de tiempos pasados. Analizando el nicho ecológico de las especies de *Bursera* y el cambio climático, se pueden inferir las hipótesis de la formación de las especies endémicas y microendémicas.

La Depresión del Balsas es considerada como un mosaico ambiental complejo que genera muchas barreras para las especies que se distribuyen en ella. Especies como *B. bonetti* y *biflora* son producto de diversos factores como por ejemplo diferencias de clima, humedad, composición del suelo, etc. En especial la humedad y la temperatura se consideran factores importantes para limitar el área que ocupan las especies de *Bursera*.

Los microendemismos pueden explicarse por variaciones climáticas como se describe a continuación:

Modelo de especiación



Expansión de área. Distribución potencial del nicho ecológico del clado. Por medio de la predicción se pueden rescatar las áreas donde la especie ancestral del clado se distribuía, es decir, se rescatan las condiciones ecológicas y geográficas donde se pudo haber distribuido.

Cambio climático. Los cambios climáticos durante el Pleistoceno debieron producir expansiones y contracciones de los ambientes, con influencia sobre los procesos de especiación. Tales cambios se producen a muy diversas escalas de tiempo y sobre todos los parámetros climáticos.

Fragmentación del área. Una especie cuya área de distribución estuviera reducida a las regiones con clima Aw_0 tendería a fragmentarse en la medida que el clima pasara de mayor a menor humedad.

Cladogénesis (especiación). Una especie que se encuentra en regiones de poca humedad, al pasar el clima de Aw_0 a BS_1 y fragmentarse, daría lugar a que sus poblaciones aisladas evolucionaran independientemente, con la posibilidad de convertirse con el tiempo, en dos especies distintas.

Distribución alopátrida. Distribución potencial de la especies de este clado. Su distribución comprende Balsas oriental-Papaloapan y son especies de distribución restringida.

El efecto de la expansión y contracción de las áreas de distribución de las especies hace pensar que las especies microendémicas como *B. bonetti* y *biflora* no son especies

jóvenes de origen local, sino que son relictos de tipos ancestrales que anteriormente tenían una distribución mucho más amplia y que ahora viven solo en regiones muy particulares.

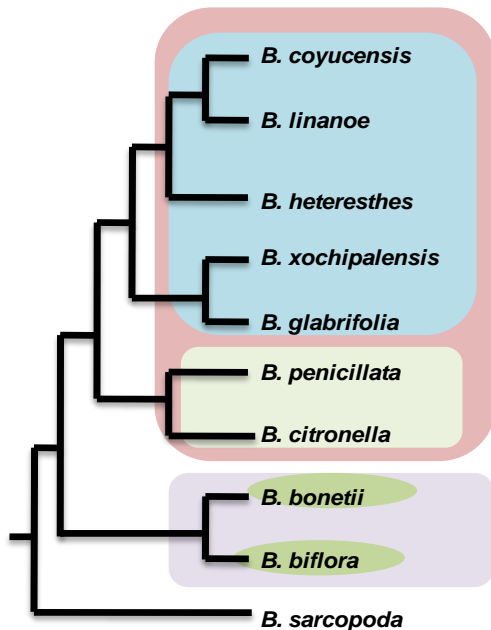


Figura 73. Cladograma tomado y modificado de Becerra 2005, las modificaciones se realizaron para mostrar únicamente las especies de este trabajo el arreglo filogenético no fue modificado.

B. bonetii y *biflora* son especies microendémicas caracterizadas como altamente especializadas, y su distribución solo ocupa un 'nicho ecológico' relativamente estrecho, lo cual indicaría que son especies de reciente formación. Sin embargo, son en realidad mucho más antiguas que las especies filogenéticamente cercanas a *B. linanoe*, las cuales tienen una mayor adaptabilidad y son capaces de prosperar en áreas más amplias.

El hecho de que a *B. bonetii* y *biflora* se consideren como especies relictas y no de reciente formación está apoyada por un estudio efectuado por Becerra (2005), en el que indica por medio de la filogenia con datos moleculares y su calibración temporal basada en registro fósil, que el tiempo de formación de *B. bonetii* y *biflora* se estima en cerca de 10 m.a. y que las especies del clado del linaloe son más recientes (Fig. 73).

Especies con distribución fuera del Balsas. El clado de *B. penicillata* y *B. citronella* muestran un patrón de distribución singular, ya que no tienen representantes en el Balsas (Fig. 74), aún en su concepción más amplia, que incluye a *B. infernidialis*. La distribución de las especies está determinada por la Faja Volcánica Transmexicana, la cual limita la distribución de las dos especies. Aunque ambas especies se encuentren en condiciones climáticas similares, el aislamiento geográfico es contundente y es el factor que muy probablemente determinó la especiación.

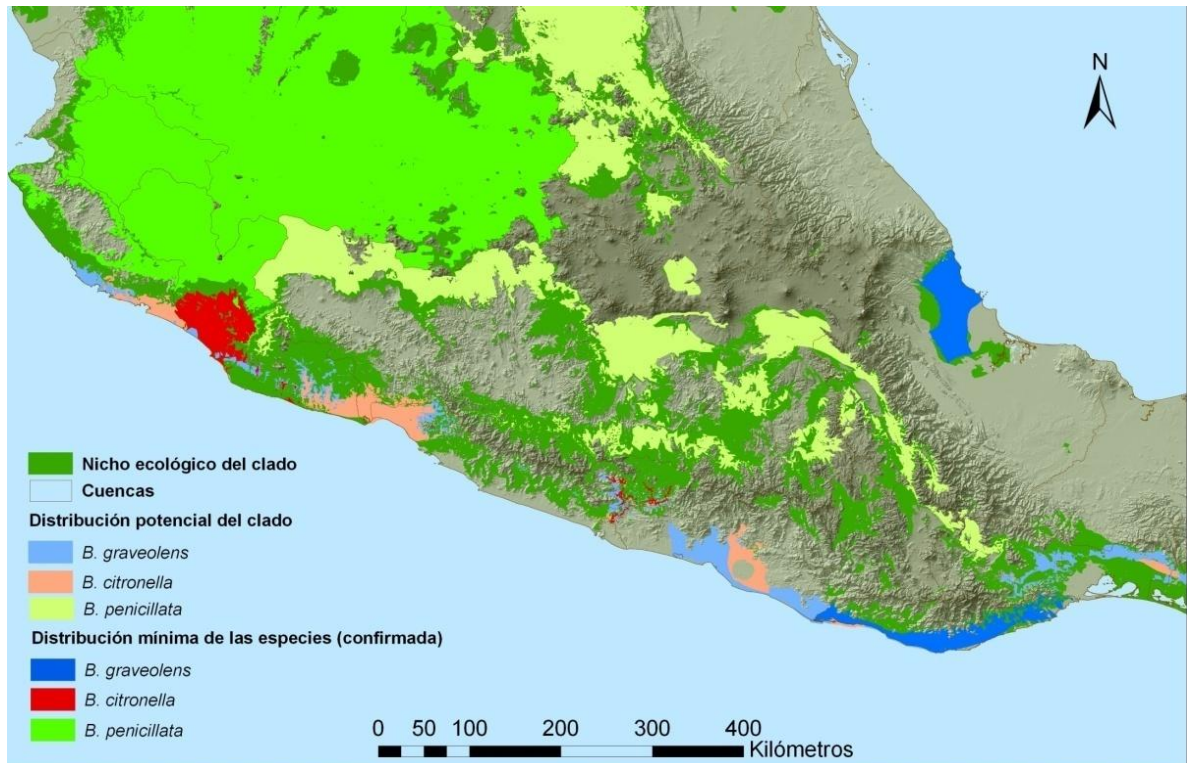


Figura 74. Distribución potencial de *B. graveolens*, *B. penicillata* y *B. citronella*, tres especies cercanamente emparentadas según la filogenia del grupo (Becerra, 2005).

Especies con distribución dentro del Balsas. Otro tipo de aislamiento es el generado por el desnivel abrupto, de casi 500 m, entre las porciones Occidental y Oriental del Balsas, dos grandes porciones con diferentes condiciones climáticas. La porción Occidental tiene altitudes menores y en ella el clima es más cálido y seco que en la porción oriental. En ambas regiones existen áreas considerables con ambientes similares que son habitadas por diferentes especies.

Otras explicaciones que se han propuesto para comprender el aislamiento de las especies están basadas en diferencias edafológicas y litológicas. Sin embargo, como se observó en la caracterización ecológica de las especies (apartado 6.4) la distribución de *Bursera* no parece estar limitada por el tipo de roca o de suelo, salvo en casos muy particulares.

La barrera natural del Balsas oriental y occidental es la Sierra de Taxco (Fig. 75) con condiciones de humedad mayores que en el Balsas lo que probablemente ha impedido la mezcla de las especies de uno y otro lado de la cuenca.

Toledo-Manzur (1982) señalaba que los cambios climáticos del Pleistoceno se realizaron en varios sentidos. En la Depresión del Balsas debieron haber producido

expansiones y contracciones de los ambientes con la consiguiente influencia sobre los procesos de especiación.

Se puede decir que la Depresión del Balsas ha operado como un “superrefugio” que ha permitido la permanencia, seguramente durante mucho tiempo, de las especies de *Bursera* (Fig. 69).

Tanto en la porción Oriental como en la Occidental del Balsas hay especies de *Bursera* que presentan distribuciones con diferente grado de amplitud. En ambas partes, pero en la parte occidental con mayor claridad, las regiones más calurosas y secas alojan especies con áreas geográficas pequeñas.

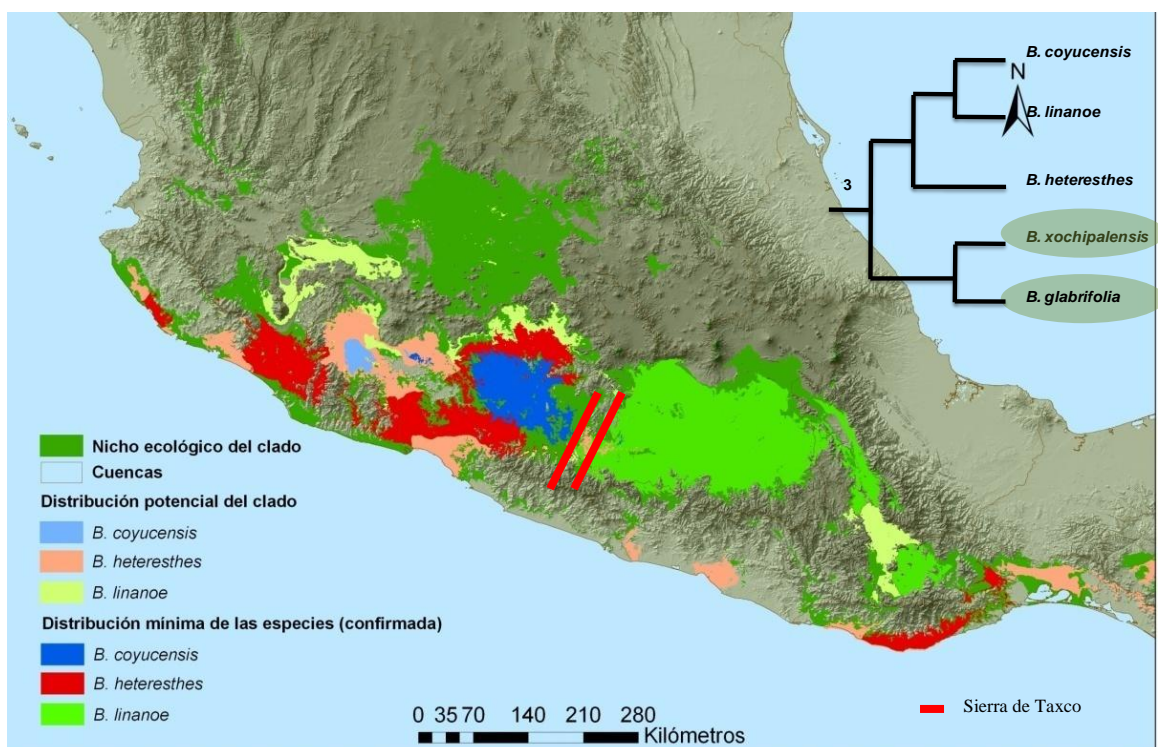


Figura 75. A) Distribución potencial de las especies de *Bursera* cercanamente emparentadas al linaloe (*B. linanoe*).

En la figura 45 se muestra la filogenia molecular de algunas especies de *Bursera*, de acuerdo a Becerra, (2005). Las especies de este clado tienen una distribución alopátrica y se deduce que la especiación es reciente. Lo anterior se basa en que la distribución real y potencial explorada para las especies de este clado sugiere que se encuentran distribuidas en diferentes biotopos y en ningún caso existe una superposición de las áreas de distribución. En el aislamiento no sólo han participado rasgos geográficos (salvo en el caso entre *B. linanoe* y *B. coyucensis* que se encuentran aisladas por la Sierra de Taxco). Por ejemplo, *B. coyucensis* y *B. heteresthes* aparentemente comparten la distribución, sin

embargo *B. coyucensis* se distribuye en lugares más cálidos que *B. heteresthes*, por lo que estas especies se han aislado por diferencias climáticas.

Otro caso en donde ha actuado el aislamiento climático se observa en la figura 76. En este caso, la distribución de las especies está determinada por el grado de humedad en el ambiente. Ambas especies se distribuyen en la depresión oriental del Balsas, solo que en diferentes altitudes, *B. glabrifolia* se encuentra en las partes altas del Balsas y *B. xochipalensis* en lugares más cálidos.

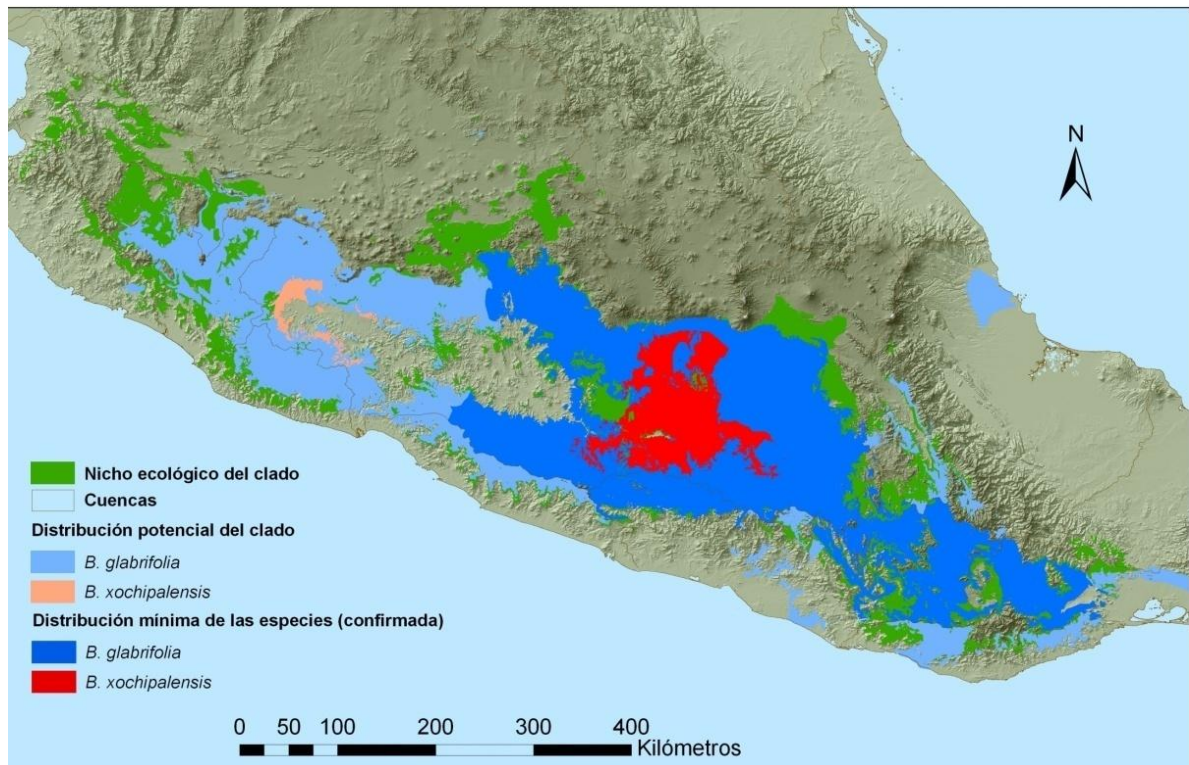
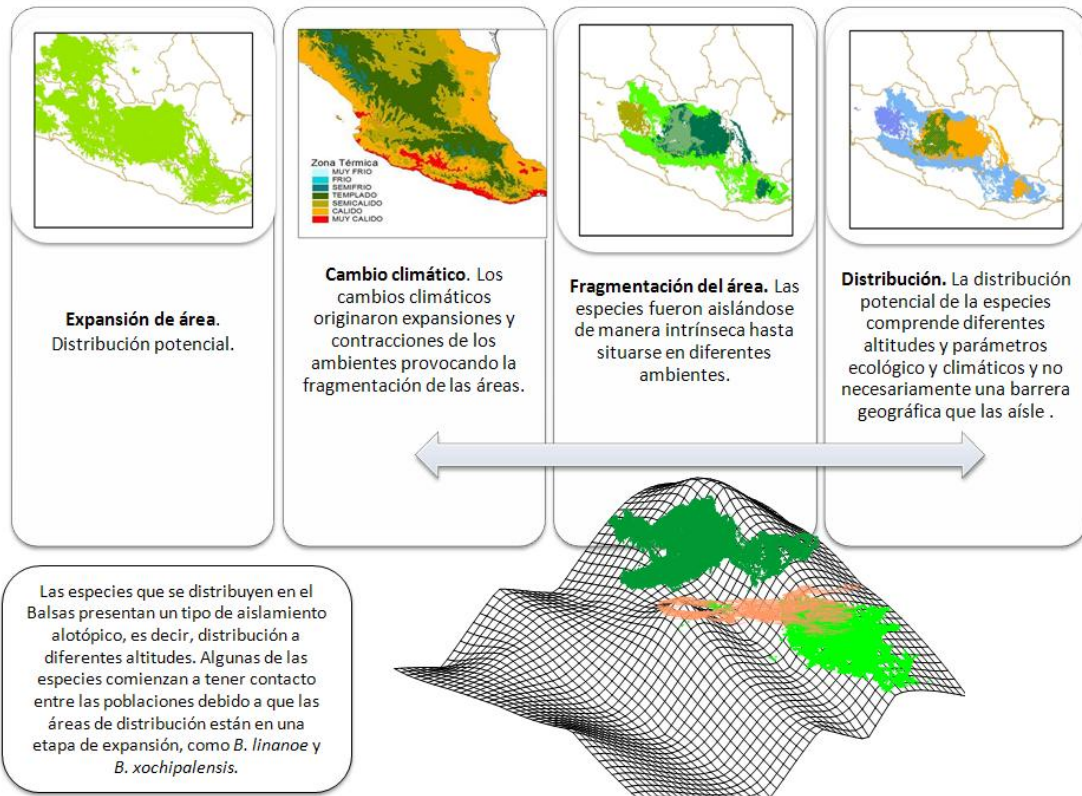


Figura 76. Distribución potencial de las especies de *Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis*.

Existen elementos para suponer que la distribución de las especies está influenciada por la acción actual del clima.

La explicación de la diversidad de especies con distribución en el Balsas está determinada por variaciones climáticas, como se explica a continuación:



La distribución endémica parece encontrar su explicación en la fragmentación de áreas, a partir de oscilaciones de temperatura. La invoca cambios climáticos durante el Pleistoceno que provocaron la fragmentación reversible de los bosques tropicales y proporcionaron los mecanismos de aislamiento necesarios para explicar la distribución de especies endémicas en distintas áreas.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

La información contenida en las bases de datos permitió realizar un análisis que confirma la máxima concentración de especies de *Bursera* en la depresión del Balsas.

La distribución del conjunto de las especies de *Bursera* muestra una complejidad considerable ya que muchas de ellas tienen hábitats similares o ligeramente desfasados, lo cual hace que no sea fácil ubicarlas dentro de pocos u sencillos patrones de distribución.

Tanto el BIOCLIM y GARP reportaron una distribución similar, solo que el GARP tiene un mayor error de comisión, es decir, un área de predicción mayor a la normal. Se eligió el método de BIOCLIM porque dio mejor ajuste para determinar la distribución actual y potencial de las especies en estudio. Utilizar BIOCLIM determina que las conclusiones alcanzadas en este trabajo sean robustas si se utiliza este modelo.

El uso de BIOCLIM para este estudio tuvo varias ventajas ya que la abundancia de las especies está determinada por límites climáticos, lo que permite tener áreas mejor definidas y pronosticar la organización o el ordenamiento espacial de los individuos y ayuda a tener mayores parámetros para el conocimiento sobre la biodiversidad.

Los mapas obtenidos muestran los siguientes aspectos: a) la mayoría de las especies pertenecen a la vertiente del pacífico b) la cuenca del Balsas presenta la mayor concentración de las especies y está directamente relacionada con un alto porcentaje de endémicos en esa unidad y c) los modelos se apegan a la distribución real de las especies.

Las aproximaciones de la superposición de las áreas definidas permitieron generar modelos de exploración de mecanismos de especiación en los que se pudieron determinar homologías espaciales documentando y representando hipótesis de la estructura evolutiva de las especies.

Se debe reconocer que del pleistoceno a la actualidad la diferenciación climática ha provocado la fragmentación reversible de los bosques tropicales y contribuyendo a mecanismos de aislamiento que explican la distribución de especies endémicas en distintas

áreas cubiertas por bosques de la vertiente del pacífico. La distribución de las especies endémicas de *Bursera* parece encontrar su explicación en la fragmentación de áreas, originada por las oscilaciones de temperatura.

Los factores que probablemente influyeron para producir una riqueza considerable de especies del género *Bursera* en la Depresión del Balsas pueden ser los siguientes: a) existe una variedad de climas que representa un factor importante para el establecimiento favorable de las especies de *Bursera*, b) El relieve de la Depresión del Balsas es considerado un factor importante ya que está directamente relacionado con las diferentes condiciones climáticas y ecológicas presentes en la región, c) El efecto de los cambios climáticos sobre las especies o también reconocido como una deriva climática que ha generado un complejo mosaico de regiones ambientales y d) La existencia de regiones fitogeográficas como lo son la porción Oriental y occidental del Balsas con características ecológicas particulares que han originado que dentro de cada porción se encuentren pequeñas zonas de microendemismos, determinadas por las diferentes condiciones climáticas y ecológicas del lugar.

REFERENCIAS

- Abraira, V. y A. Pérez de V.** (1996) *Métodos Multivariantes en Bioestadísticas*. Centro de Estudios Ramón Areces.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson.** (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211-232.
- Andrés H. A. R. y D. Espinosa** (2002) Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. Ex. L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Bol. Soc. Bot. México*. 70: 5-2.
- Arita, H. y P. Rodríguez.** (2002) Ecología, Geográfica y Macroecología. en: J. Llorente-B. y J. J. Morrone (eds.). Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. *Las prensas de Ciencias*, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Austin, M. P.** (1998) An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian eucalypts forests. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 2-17.
- Austin, M. P. A., O. Nicholls y C. R. Margules.** (1990) Measurement of the realized qualitative niche: Environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecol. Monogr.* 60: 161–177.
- Becerra J. X, Venable D. L.** (2008) Sources and Sinks of Diversification and Conservation Priorities for the Mexican Tropical Dry Forest. PLoS ONE 3(10):e3436. doi:10.1371/journal.pone.0003436
- Becerra, J y L. Venable.** (1999) Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae) *American Journal of Botany* 86(7): 1047 – 1057.
- Becerra, J.** (2003) Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 300 – 309.
- Becerra, J.** (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102 (31): 10919-10923.
- BIOCLIM 3.18** - Generate bioclimatic parameters or profile.
- Bojórquez-Tapia, L. A., P. Balvanera y A. D. Cuarón.** (1994) Biological inventories and computer data base: their role in environmental assessments. *Environmental Management* 18: 775-785.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino.** (1998) Biogeography. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachussets.
-

- Brown, J. H.; G. C. Stevens y D. M. Kaufman.** (1996) The geographic range: size, shape, boundaries and Internal Structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 597-623.
- Bueno, H. A. A.** (1997) Del centro de origen a las áreas recurrentes de endemismo: desarrollo conceptual de la biogeografía histórica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bullock, A. A.** (1936) Contributions to the Flora of Tropical America: xxxvii. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. *Kew Bull.* 346-387
- Burgueño, M. J., J. L. García-Bastos y J. M. González-Buitrago.** (1995) Las curvas ROC en la evaluación de pruebas diagnósticas. *Med. Clin (Barc)* 104: 661-670.
- Busby, J. R.** (1991) BIOCLIM A bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C. R. and Austin, M. P. (eds), Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis. CSIRO, pp. 64-68.
- Cain, S. A.** (1944) Foundations of plant geography. Harper & Brohters, New York.
- Carpenter, G., A. N. Gillison y J. Winter.** (1993) DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potencial distributions of plants and animals. *Biodiv. An Conservation* 2: 667 – 680.
- Carton De Grammont, L. P. M.** (2005) Aplicación del sistema de categorización de la UICN en condiciones de poca información: una propuesta metodológica. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM. México.
- Chapman, A. D. y J. R. Busby.** (1994). Linking plant species information to continental biodiversity inventory, climate modeling and environmental monitoring. In: R. I. Miller (ed.). *Mapping the diversity of nature*. Chapman & Hall, London, pp. 179-195.
- Cirelli, V. V.** (2005) Restauración ecológica en la Cuenca Apatlaco -Tembembe. Estudio de caso: Modelado de la distribución de la nutria de río, *Lontra longicaudis annectens* Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Colchero A., F. C. (2001)** *Análisis de la distribución del Berrendo (Antilocarpa americana) en México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- CONABIO** (2000) Cuencas hidrológicas de la CNA. Mapa digital escala 1:250,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- CONABIO** (2003) Sistema de Información Biótica 4.1. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- CONABIO** (2006) Consulta de la **HYPERLINK:** http://www.conabio.gob.mx/informacion/catalogo_autoridades/doctos/acerca.html Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Craw, R., J. R. Grehan y M. J. Heads.** (1999) Panbiogeography: tracking the history of

life. Oxford University Press, New York.

Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. (2000) Introducción a la teoría y práctica de la Biogeografía Histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

Croizat, L. (1958) Panbiogeography. Published by the author, Caracas.

Croizat, L. (1964) Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author, Caracas.

Domínguez C. I. (2008). Distribución geográfica y ecológica de *Bursera linanoe* (Llave) Rzed., Calderón & Medina. Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza, UNAM. p.p. 66.

Drake, J. M., C. Randin and A. Guisan. (2006). Modelling ecological niches with support vector machines. *Journal of Applied Ecology* 43: 424–432

Elith, J. (2000) Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. p.p. 39–58 En S. Ferson and M.A. Bergman, eds. Quantitative methods in conservation biology. Springer, New York.

Elith, J., C. H. Gram., R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz and N. E. Zimmermann. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data *Ecohyphy* 29: 129- 151

Engler, A. (1883). Burseraceae. En: A. C. De Candolle (de) Monographiae Phanerogamarum. IV. Parisiis, Sumptibus G. Masson, Géniva. 1-169.

Escalante, E. T., J. Llorente B., D. N. Espinosa O. y J. Soberón M. (2000) Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Coloma. Cienc.* 24(92): 325-341.

Escalante, T. y G. Rodríguez. (1998) Diccionario computarizado de nombres e taxones de plantas vasculares y vertebrados para bases de datos de colecciones biológicas. Tesis. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM. México.

Espinosa, D. J. Llorente and J. J. Morrone. (2006) Historical Biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33: 1945–1958.

Espinosa, D. y J. Llorente. (1993) Fundamentos de biogeografías filogenéticas. CONABIO. UNAM. México.

Espinosa, J. J. Morrone, J. Llorente & O. Flores. (2005) Introducción al análisis de los patrones biogeográficos históricos. *Las prensas de Ciencias-FES Zaragoza*, UNAM.

ESRI (Environmental Scientific Research Institute) (2000) *ArcView* 3.2. ESRI, Redlands, California.

- ESRI** (Environmental Scientific Research Institute) (2004) *ArcGis 9.0*. ESRI, Redlands, California.
- ESRI**, (2003) *History*. Environmental Systems Research Institute. Redlans, California, EEUU. <http://www.esri.com/company/about/history.html>
- Eustaquio, C. E. y J. L. Quispe.** (1995) Uso de la percepción remota y los sistemas de información geográfica en la determinación de áreas vulnerables a riesgos naturales. *Selper-México*. 30: 37-43
- Farber, O. and R. Kadmon** (2003) Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling* Vol. 160 (1-2): 115-130.
- Feria, A. T. P.** (2001) Patrones de distribución de las aves residentes de la cuenca del Balsas. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Feria, T. P., & A. T. Peterson.** (2002) Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, 8: 49-56.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer, H. A. Nix, J. L. Stein Y J. A. Stein.** (2001) Climate and animal distribution: a climatic analysis of the Australian marsupial *Trichosurus caninus*. *Journal of Biogeography* 28: 293-304.
- Franklin J.** (1995) Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 4: 474-499.
- Frost, R.** (1989) Beses de datos y sistemas expertos. Edic. Díaz de Santos. Madrid. pp 717.
- García, M. M. R.** (2008). Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. comparación y optimización de métodos de modelado ecológico. Tesis Doctoral Madrid España. p.p 187
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** (2000) Pattern and Process in Macroecology. *Blackwell Science*. USA.
- Gillett, J. B.** (1980) *Comiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to Bursera. *Kew Bull.* 34: 569-587.
- Gillett, J. B.** (1991) Burseraceae. In R. M. Polhill (ed.), *Flora of East Africa*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Gómez-Pompa, A. (1965).** la Vegetación de México *Bol. Soc. Bot. Méx.* 76-120.
- González, C., P. Mur y R. Landa.** (1997) Tendencias del deterioro ambiental por medio de sensores remotos en comunidades rurales en la montaña de Guerrero, México. *Selper- México* 42: 6 -25.

- Graham, C. H., S. R. Ron., J.C. Santos, C. J. Schneider & Moritz, C.** (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58: 1781–1793.
- Grinnell, J.** (1917) Field tests of theories concerning distributional control. *Am. Nat.* 51: 115–128.
- Guisan, A. and N. E. Zimmermann.** (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135: 147-186.
- Guisan, A., S. B. Weiss y A. D. Weiss.** (1999) GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143: 107-122.
- Haffer, J. (1969)** Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Hernández, P. E.** (2008). Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos y su relación con el clima. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp.111.
- Holland, J. H.** (1975) Adaptation in natural and artificial systems, Ann Arbor, Mi The University of Michigan Press.
- Holt, R. D. & M. S. Gaines.** (1992) Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evol. Ecol.* 6: 433–447.
- Hutchinson, G.E.** (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Joseph, L. and Stockwell, D.** (2002) Climatic modeling of the distribution of some *Pyrrhura* parakeets of Northwestern South America with notes on their systematics and special reference to *Pyrrhura caeruleiceps* Todd, 1947. *Ornitol. Neotrop.* 13:1-8.
- Juárez, C. L. F.** (2008) Análisis de la distribución de *Bursera linanoe* (la Lave) rzed, Calderon y Medina (Burseraceae) en el sureste del Estado de Puebla como base para su manejo. Tesis de maestria. FES Zaragoza, UNAM. p.p. 76
- Kleinbaum, D. G., L.L. Kupper y K. E. Muller,** (1998) *Applied Regression Analysis and Other Multivariables Methods*. PWS-KENT Publishing Company.
- Kohlmann, B. y S. Sánchez** (1984) Estudio aerográfico del genero *Bursera* Jacq ex L. (Burseraceae) en México. Una síntesis de métodos. En: E. Ezcurra, M. Equihua, B. Kolmann and S. Sánchez-Colón (eds.). *Métodos cuantitativos en la biogeografía*, pp. 41–120. Publicación No. 12. Instituto de Ecología A.C., México, D.F.
- Lindenmayer, D. B., B. G. Mackey Y H. A. Nix.** (1996) The bioclimatic domains of four species of commercially important eucalypts from south-eastern Australia. *Australian Forestry* 59: 74-89.
- Lindenmayer, D. B., B. G. Mackey, R. B. Cunningham, C. F. Donnelly, I. C. Mullen, M. A. Mccarthy Y A. M. Gill.** (2000) Factors affecting the presence of the cool temperate rain forest tree myrtle beech (*Nothofagus cunninghamii*) in southern Australia: integrating

climatic, terrain and disturbance predictors of distribution patterns. *Journal of Biogeography* 27: 1001-1010.

Lindenmayer, D. B., H. A. Nix, J. P. McMahon, M. F. Hutchinson Y M. T. Tanton. (1991) The conservation of Leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri* (McCoy): a case study of the use of bioclimatic modeling. *Journal of Biogeography* 18: 371-383.

Llorente B., J. E., N. Papavero y A. Bueno. (2002) Síntesis histórica de la biogeografía. En: J. Llorente-B. y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, Facultades de Ciencias, UNAM, México.

Llorente J. y D. Espinosa. (1991) Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia* 42: 295 – 312.

Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2007). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17 145–151.

Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa, & J.J. Morrone. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist*, 44: 507–514.

Macur, M. (1985) COVER: A User's Guide to the CANOPY and SHRUBS Extensions of the Stand Prognosis Model. General Technical Report INT-190. Ogden, UT: U.S Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station.

Marble, D. F. (1987) Geographic Information System: an overview. In: Ripple, W. J. (ed). *Geographic Information System for resource management: A compendium*. ASP and RS. p.p. 2 – 9.

Martínez-Meyer E. (2002) Evolutionary trends in ecological niches of species [PhD dissertation]. Lawrence (KS): University of Kansas.

Martínez-Meyer E. y C. Ballesteros. (2005) Cambio climático y distribución geográfica de las especies. *Scientific American* 2(23): 30-31.

McArthur, R. H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper and Row, New York.

McVaugh, R., J. Rzedowski. (1965) Synopsis of the genus *Bursera* L. In western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sesse. Mosiño. *Kew Bull.* 18: 317-382.

Miranda, F. & E. Hernández X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28:179-219.

Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México V. rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* 8: 95 –114.

- Morrone J.** (2000) Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 1(25): 41 – 47.
- Morrone, J. J. y J. Crisci V.** (1995) El cladismo y la transformación de las estrategias biogeográficas históricas. *Innovación y Ciencia* 1(IV): 88 – 94.
- Mourell, C. y E. Ezcurra,** (1996) Species richness of Argentine cacti: a test of biogeographic hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 7: 667-680.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, Y. J. Nakazawa U. E I. Liebig-Fossas.** (2003) Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En J. J. Morrone y J. Llorente B. (eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografía*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Nix H.A., D.P. Faith, M.F. Hutchinson, C.R. Margules, J. West, A. Allison, J. Kesteven, G. Natera, W. Spater, J.L. Steinand P. Walker.** (2000). *The BioRap Toolbox: A National Study of Biodiversity Assessment and Planning for Papua NewGuinea*. Centre for Resource and Environmental Studies, Australian National University, Canberra, Australia.
- Nix, H. A.** (1986) A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En: *Atlas of elapid snakes of Australia*. R. Longmore (ed.) Australia Government Publishing Service.
- Norton, P.** (1995) Introducción a la computación. Ed. Mc Graw-Hill. México. p.p. 567.
- NTSYSpc** version 211T (2000-2004) Applied Biostatitics.
- Papavero, N. y J. Llorente-Bousquets.** (2006) Una introducción a los fundamentos logísticos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. *Las prensas de Ciencias. Serie: Principia Taxonómica*. Volumen IX, p.p. 120.
- Papavero, N., J. Llorente-Bousquets y J. M. Abe.** (1994) Formal definitions of some new biological and geological terms for use in biogeography. *Biogeographica* 70(4): 193-203.
- Parra, J. L., C. C. Graham y J. F. Freile.** (2004) Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* 27: 350-360.
- Parra, J. L., Graham, C. C. and Freile, J. F.** 2004. Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* 27: 350_ 360.
- Pearson, R. G. y T. P. Dawson.** (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Pearson, R. G., W. Thuiller, M. B. Araújo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson and D. C. Lees.** (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704–1711
- Pennigton, T. D. y J. Sarukhán.** (2005). Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies. *Universidad Nacional Autónoma de México –*

Fondo de Cultura Económica. p.p. 523.

Peterson, A. T. y D. Vieglais. (2001) Predicting species invasions using ecological niche modeling: New approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *BioScience*. 51 (5): 363-371.

Peterson, A. T., & K. P. Cohoon. (1999) Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*. 117(1):159-164.

Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier & D. R. B. Stockwell (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios *Nature* 416: 626-629

Peterson, A. T., S. L. Egbert, V. Sanchez-Cordero y K. P. Price. (2000) Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz. México. *Biological Conservation*. 93: 85 – 94.

Peterson, A.T., Papes, M. & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008:

Peterson, A.T., Soberón J., & V. Sánchez-Cordero. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 285: 1265-1267.

Peterson, A.T., Soberón J., Pearson R. G, Anderson R. P., Martinez-Meyer E., Nakamura M. y Bastos A. M. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. p.p. 313

Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York, pp. 655–662.

Phillips, S. J., R. P. Anderson and R. E. Schapire. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259

Phillips, S.J. & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.

Ponder, W. F., G. A. Carter, P. Flemons y R. R. Chapman. (2001) Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648-657.

Rapoport, E. H. (1982) *Areography. Geographical strategies of species*. Pergamon, Oxford.

Rissler, L.J., Hijmans, R.J., Graham, C.H., Moritz, C. & Wake, D.B. (2006). Phylogeographic Lineages and Species Comparisons in Conservation Analyses: A Case Study of California Herpetofauna. *The American Naturalist* 167: 655–666.

- Robertson, M.P., Peter, C., Villet, M.H. & Ripley, B.S.** (2003) Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling*, 164: 153–167.
- Rojas-Parra C. A.** (2005) Automatización del método de la panbiogeografía: identificación de centros de diversidad del parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatépetl, Zoquiapan y anexas. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro.** (2003) Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461.
- Rosen, D. E.** (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159–188.
- Ruiz, R. G.** (1999) Especiación: teorías, modelos y polémicas. En: Núñez-Farfan, J. y L. Eguiarte (comps.). *La Evolución Biológica*. pp: 203-229. Facultad de Ciencias e Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Rzedowski J., R. L. Medina, G. Calderón.** (2005) Inventario del conocimiento taxonómico de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, 70, 85.
- Rzedowski, J & H, Kruse.** (1979) Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae) *Taxon*. 28 (1,2/3): 103-116.
- Rzedowski, J. (1994).** *Vegetación de México*. ed. Limusa pp. 431.
- Rzedowski, J., Medina, R. & Calderón de Rzedowski, G.** (2004) Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*. 66: 23-151.
- Rzedowski, J., y F. Guevara-Féfer.** (1992) Burseraceae. In J. Rzedowski and G. Calderón de Rzedowski (eds.), *Flora del bajío de regiones adyacentes*. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Sánchez-Cordero, V.** (1998) Biological surveys and conservación in Mexico. *ASC Newsletter* 21: 53-59.
- Sánchez-Cordero, V. and Martínez-Meyer, E.** (2000) Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proc. Natl. Acad. USA* 97: 7074-7077.
- Sánchez-Cordero, V., P. Illoldi-Rangel, M. Linaje, S. Sarkar, A. Townsend Peterson.** (2005) Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals, *Biological Conservation* 126: 465–473.
- Sánchez-Cordero, V., Peterson A.T., & P. Escalante-Pliego.** (2001) El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica, en: Hernández

- H.M., García A.N., Alvarez F., & M. Ulloa (comps.), 2001. Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad, Pp: 359-379. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Scachetti P. R. y D. Stockwell.** GARP 1.1.6 University of Kansas Biodiversity Research Center
- Scachetti-Pereira R.** (2002) Desktop GARP. <http://beta.lifemapper.org/desktopgarp/> University of Kansas Biodiversity Research Center, USA.
- Scott, J. M. Y B. Csuti.** (1997) Gap analysis for biodiversity survey and maintenance. En: M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson y E. O. Wilson (eds.) *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry, Washington, D. C., pp. 321-340.
- Sillero N., A. M. Barbosa, F. Martínez-Freiría & R. Real.** (2010) Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 21: 2-24
- Skov F.** (2000) Potential plant distribution mapping based on climatic similarity. *Taxon* 49: 503–515.
- Skov, F. and Svenning, J. C.** (2004) Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography* 27: 366-380.
- Soberón, J. & Peterson, A.T.** (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10.
- Soberón, J. y P. Koleff.** (1998) The national biodiversity information system of Mexico. En *Contribution to the second national forum on biodiversity and human society: the Quest for a Sustainable Future*. National Academic Press.
- Soberón, J., Llorente, J. B. and Onate, L.** (2000) The use of specimen _ label databases for conservation purposes: an example using Mexican papilionid and pierid butterflies. *Biodiv. Conserv.* 9: 1441-1466.
- Soberón. J., J. Llorente y H. Benítez.** (1996) An internacional view of Nacional Biological surveys. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 83: 562-573.
- Soria, R. J., C. A. Ortiz, F. Islas y V. Volke.** (1998) Sensores Remotos. Principios y aplicaciones en la evaluación de los recursos naturales. Experiencias en México. CONACyT, Colegio de Posgraduados. México. p.p. 61-62
- Standley, P. C.** (1923) Trees and Shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 23(3): 542-552.
- Stockman, A. K., D. A. Beamer and J. E. Bond.** (2006) An evaluation of a GARP model as an approach to predicting the spatial distribution of non-vagile invertebrate species *Diversity and Distributions*, 12: 81–89.
- Stockwell D. R.B.** (2006) Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models *Ecological Modelling* 192: 188–196
- Stockwell, D. R. B.** (1999) Genetic Algorithms II: Species Distribution Modelling. en: A.

- H. Fielding (ed.). Machine learning methods for ecological applications. Kluwer Academic Publishers. Massachusetts. 124-144 pp.
- Stockwell, D. R. B. and Noble, I. R.** (1991) Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Math. Comp. Sim.* 32: 249-254.
- Stockwell, D. R. B. y D. Peters.** (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geographical Information Science.* 13: 143-158.
- Stockwell, D. R. B., and I. R. Noble.** (1992) Induction of sets of rules from animal distribution data a robust and informative method of data-analysis. *Math. Comput. Simulat.* 33: 385–390.
- Téllez V., O. Y P. Dávila A.** (2003) Protected areas and climatic change: a case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Conservation Biology* 17: 846-853.
- Tikunov, V. S.** (2002) La revolución de la información en geografía. Traducido del uso – HYPERLINK <http://www.unesco.org/issj/rics150/tikunov150.htm>"
- Toledo, V.M.** (1981) Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico. Biological diversification in the tropics (ed. by G. Prance), pp. 93–111. Columbia University Press, New York.
- Toledo-Manzur, C. A.** (1982) El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp.182.
- Trejo, V. I.** (1999) El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas Boletín*, 39: 39-52.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D. & Kadmon, R.** (2007). A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and distributions* 13: 397-405.
- Villaseñor, J. L.** (1992) El papel de la computadora en el Herbario Nacional MEXU. Memorias del primer seminario "la computadora en el herbario". México.
- Villaseñor, J.L y O. Tellez-Valdez.** (2004) Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75(2): 205-220.
- Walker, P. A. y K. D. Cocks.** (1991) HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecol. Biogeo. Letters* 1: 108-118.
- Waterman, M. S.** (1995) Introduction to computational biology. Chapman & Hall.

Weeks, A., Daly, D.C. & Simpson, B. B. (2005) The phylogenetic history and biogeography of frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35: 85–101.

Weiser, M. (1993) *Some Computer Science Problems in Ubiquitous Computing*, Communications of the ACM.

Withtaker, R. H. (1975) *Communities and ecosystems*. New York: MacMillan.

Zunino, M. y A. Zullini. (2003) *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.