



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Análisis de la distribución de las especies endémicas de
cactáceas de la Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

GIBRÁN HOFFMANN BONILLA

TUTOR: DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS



2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Análisis de la distribución de las especies endémicas de
cactáceas de la sub-región meridional del Desierto Chihuahuense"

realizado por Gibrán Hoffmann Bonilla

con número de cuenta 09653243-2, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente.

Director de Tesis
Propietario Dr. Héctor Manuel Hernández Macías
Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdés
Propietario Dr. Enrique Martínez Meyer
Suplente Dra. Mercedes Isolda Luna Vega
Suplente Dr. Oscar Alberto Flores Villela

J. Manuel Hernández Macías
Dr. María Teresa Valverde Valdés
Enrique Martínez Meyer
Mercedes Isolda Luna Vega
Oscar Alberto Flores Villela

Consejo Departamental de Biología

Juan Manuel Rodríguez Chávez
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento al Dr. Héctor Hernández Macías por compartir su conocimiento y pasión por las cactáceas, por su amistad y paciencia infinita.

A Bárbara Goettch por compartir este camino.

A Carlos Gómez Hinostrosa y Angélica Cervantes Maldonado por todo su apoyo y ayuda.

Al Dr. Juan José Morrone por sus interesantes observaciones.

Al Dr. Jean François Parrot por su valiosa contribución a este estudio.

A Verónica Ochoa por su gran ayuda y disposición.

A mi gran amigo Juan Pablo Abascal Aguirre por compartir esta senda, una fuerte conexión y entrañables fracciones del tiempo.

DEDICATORIA

A la vida.

A mi amada madre Maria Antonieta Bonilla Herrera
por darme la vida y apoyarme siempre en todo.

A mis tres queridas hermanas, Frida, Denisse y Huguette por
saber ser hermanas y estar siempre conmigo.

Al maravilloso Desierto Chihuahuense por sus duras y mágicas lecciones,
y por la nueva oportunidad de seguir conociéndolo.

A Dolores, Alejandra, Xavier, Pablo y Nicolás,
apreciados colegas, amigos y hermanos de vida.

Al universo.

A la impermanencia.....

ÍNDICE

Página

1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 La Familia Cactaceae	1
1.1.1 <i>Distribución y diversidad general</i>	1
1.1.2 <i>El caso de México</i>	1
1.2 La Región del Desierto Chihuahuense	3
1.2.1 <i>Generalidades</i>	3
1.2.2 <i>Estudios de abundancia y distribución de cactáceas en la RDCh</i>	3
1.2.3 <i>Regionalización</i>	8
1.2.4 <i>La Subregión Meridional</i>	9
1.3 Estudio de Áreas de Distribución	10
1.3.1 <i>Generalidades</i>	10
1.3.2 <i>Enfoques para el estudio de las áreas de distribución</i>	13
1.4 Áreas de Endemismo	17
1.4.1 <i>Generalidades</i>	17
1.4.2 <i>Enfoques para el estudio de las áreas de endemismo</i>	22
1.5 Objetivos	25
2 MÉTODOS	25
2.1 Listado de Especies	25
2.2 Trabajo de Campo	26
2.3 Fuentes de Información	26
2.4 Estimación de Áreas de Distribución	27
2.5 Determinación de Áreas de Endemismo	30
2.6 Determinación de Áreas de Endemismo del Género <i>Mammillaria</i>	32
3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	33
3.1 Registros y Distribución Altitudinal	33
3.2 Endemismo Estatal	36
3.3 Áreas de Distribución	38
3.4 Áreas de Endemismo	52
3.5 Áreas de Endemismo del Género <i>Mammillaria</i>	64
3.6 Implicaciones para la Conservación	68
4 CONCLUSIONES	75
5 LITERATURA CITADA	78

1 INTRODUCCIÓN

1.1 La Familia Cactaceae

1.1.1 *Distribución y diversidad general*

La familia Cactaceae es originaria del Continente Americano y sus miembros se distribuyen desde Columbia Británica y Alberta, Canadá, hasta la Patagonia, Argentina, cerca del extremo sur de Sudamérica. La única excepción corresponde a la epífita *Rhipsalis baccifera*, la cual extiende su distribución natural a África tropical, Madagascar, Seychelles, Mauricio y Sri Lanka (Anderson, 2001; Hernández y Bárcenas, 1995). Las especies de esta familia se encuentran distribuidas principalmente en zonas áridas y semiáridas, pero también se distribuyen en regiones más húmedas como bosques tropicales caducifolios y perennifolios, bosques de pino y encino, así como en bosques mesófilos de montaña (Rzedowski, 1991; Barthlott y Hunt, 1993).

La familia comprende cerca de 100 géneros y 1,500 especies (Hunt, 1999). Existen dos centros principales de diversidad de especies, uno en Norteamérica, ubicado en la región centro-norte de México, extendiéndose hasta el suroeste de los Estados Unidos de América, y el centro de diversidad sudamericano, que se encuentra en la zona árida y semiárida del suroeste andino de Bolivia, Perú, Chile y Argentina. Otros centros de concentración de cactáceas están en el este de Brasil (Taylor, 2004) y en la región de Centroamérica, incluyendo algunas porciones del sureste mexicano, en donde se distribuye un importante grupo de especies epífitas y arbustos escandentes de zonas húmedas (Barthlott y Hunt, 1993; Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995, 1996).

1.1.2 *El caso de México*

México es el centro de diversidad más importante de la familia Cactaceae. Este país cuenta con 550 especies de cactáceas distribuidas en 50 géneros

(Hunt, 1999), por lo que poco más de una tercera parte del total de las especies de la familia se encuentran en el territorio, la mayoría de las cuales se concentran en los desiertos Chihuahuense, Sonorense y en el Valle de Tehuacán (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005). Hernández y Godínez (1994), Hernández y Bárcenas (1995, 1996) y Hernández et al. (2004b) han confirmado que el principal centro de distribución de cactáceas en México es la Región del Desierto Chihuahuense. Los centros secundarios se encuentran en el Desierto de Sonora (Sonora, Baja California y Baja California Sur), en los Valles de Tehuacán y Cuicatlán (Puebla y Oaxaca) y, en menor medida, en la Región Mixteca (Puebla, Oaxaca y Guerrero), en el extremo sur del Istmo de Tehuantepec (Oaxaca) y en la Cuenca del Balsas (Guerrero y Michoacán; Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2000).

Un gran número de cactáceas mexicanas se encuentran amenazadas y es necesario implementar medidas para conservarlas. A continuación se detalla el estado actual de conservación de las cactáceas mexicanas, según tres diferentes organizaciones dedicadas a la conservación de las especies. La Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2001) incluye en su Lista Oficial Mexicana de Especies en Riesgo de Extinción, un total de 285 especies de cactáceas y más de la mitad de éstas se encuentran sujetas a protección especial, la cual representa una categoría de menor riesgo. La Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN, 2002) registra 137 especies de cactáceas, de las cuales 66 son endémicas de México. Por último, la Convención Internacional para el Tráfico de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES, 1990), incluye 79 especies de cactáceas en el Apéndice I, en el cual se enumeran las especies que se consideran en inminente peligro de extinción y que no está permitida la recolecta de plantas y semillas. Además, debido a su importancia comercial, la familia entera está incluida en el Apéndice II, que incluye a las especies cuyo comercio internacional está sujeto a un permiso de exportación que debe otorgar la Semarnat, tanto para material silvestre (plantas y semillas) como para plantas propagadas en viveros.

1.2 La Región del Desierto Chihuahuense

1.2.1 Generalidades

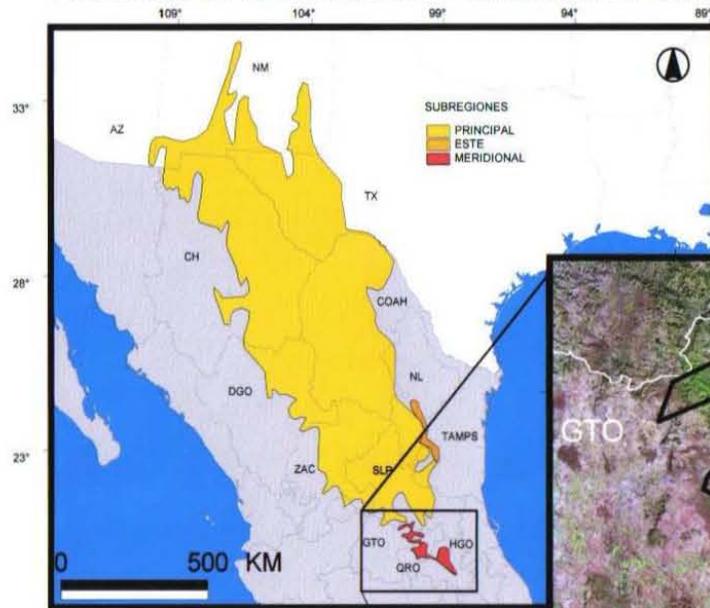
La Región del Desierto Chihuahuense (RDCh) es una de las regiones áridas con más diversidad biológica en el mundo (Hernández et al., 2001). Se encuentra situada dentro de las 10 ecorregiones más notables de Norte América por su alta biodiversidad y por la existencia de numerosas especies endémicas de flora y fauna. Asimismo, es considerada una de las tres ecorregiones desérticas más importantes del mundo en cuanto a su biodiversidad, la cual se compara únicamente con el desierto de Namibia-Karoo en el sur de África y con el Gran Desierto de Arena de Australia (Dinerstein et al., 1999).

Se ha estimado que la RDCh abarca un área aproximada de 507,000 km². Generalmente se consideran sus límites desde la porción sur de San Luis Potosí, hasta el sur de Texas, Nuevo México y Arizona, en los Estados Unidos de Norteamérica (Henrickson y Straw, 1976). Recientemente, Hernández y Gómez-Hinostrosa (2005) propusieron una nueva delimitación de la RDCh (Figura 1a), basada en los límites de la distribución de las especies de cactáceas endémicas de la región, dividiendo la región en tres subregiones: Subregión Principal, Subregión Meridional y Subregión Este. La RDCh se encuentra ubicada entre los 35° 01' latitud N, 109° 25' longitud O en su extremo noroeste (Arizona) y los 20° 9' latitud N, 98° 40' longitud O en su extremo sureste (Hidalgo).

1.2.2 Estudios de abundancia y distribución de cactáceas en la RDCh

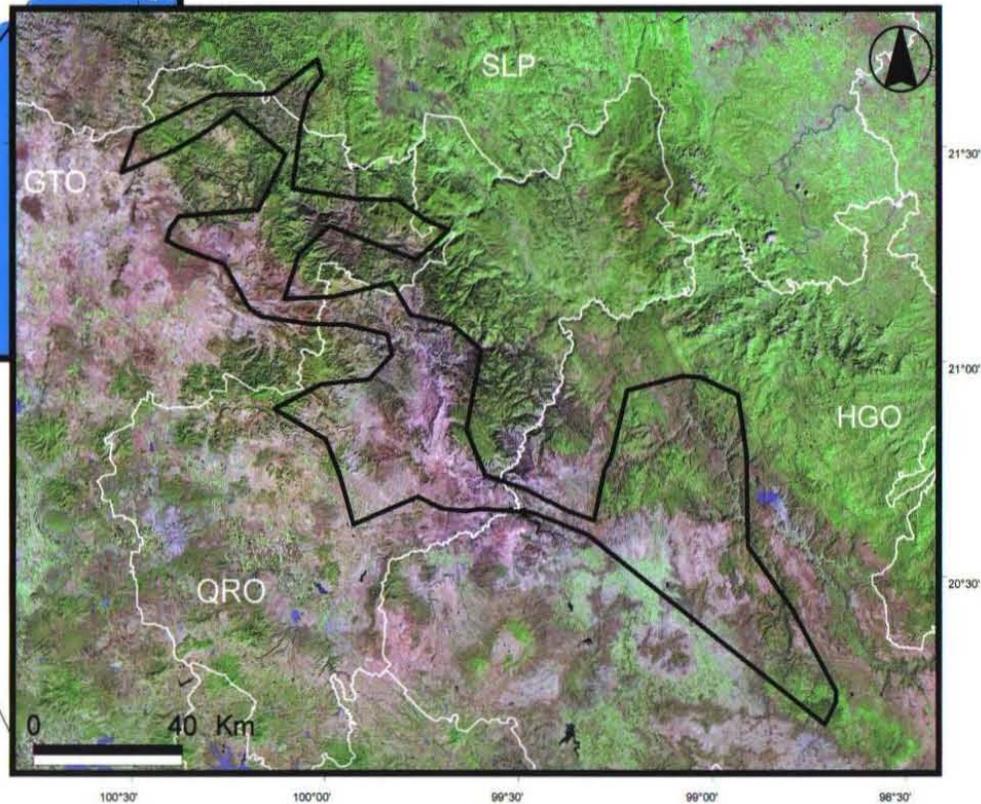
El conocimiento de la diversidad de cactáceas en la RDCh se ha incrementado de manera notable en los últimos años gracias a los trabajos florísticos realizados en áreas particulares de la región. Desafortunadamente, los patrones de distribución de las especies de cactáceas no se conocen con precisión. Sin embargo, se han venido realizando estudios que han contribuido a incrementar el conocimiento biogeográfico de estas especies mexicanas.

REGIÓN DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE



A

SUBREGIÓN MERIDIONAL



B

Figura 1. Mapa de la Región del Desierto Chihuahuense (A) y detalle de la Subregión Meridional (B). Tomado de Hernández y Gómez-Hinostrosa (2005).

El objetivo principal de estos estudios ha sido comprender la diversidad, riqueza y los patrones de distribución y endemismo de cactáceas tanto a escala local como regional, así como contribuir a la conservación de estas especies.

Hernández y Godínez (1994) estimaron que aproximadamente 73% de los géneros y 78% de las especies distribuidas en México, son endémicas del país. También estimaron que un 35% del total de las especies mexicanas se encuentran amenazadas. Según el criterio adoptado por estos autores, se aplica el término de amenazada para “cualquier especie o entidad infraespecífica cuya sobrevivencia está real o potencialmente en peligro, debido a que, por factores naturales o antropogénicos, su área de distribución sea muy restringida, o bien porque, independientemente de la extensión de su distribución, los individuos se presentan en densidades relativamente bajas en la mayoría de sus poblaciones” (Hernández y Godínez, 1994). En este estudio se menciona la gran importancia que tiene la porción sureste del Desierto Chihuahuense, debido a la alta concurrencia de especies de cactáceas mexicanas amenazadas en esta zona. También se hace referencia a la zona árida Queretano-Hidalguense, junto con algunas zonas del estado de Guanajuato, como otra región importante donde confluyen un gran número de cactáceas amenazadas.

En 1995, Hernández y Bárcenas publicaron un estudio sobre patrones de distribución de cactáceas amenazadas en el Desierto Chihuahuense, integrando la distribución geográfica de 93 especies de cactáceas amenazadas. La región se dividió en 255 cuadrantes de 30 minutos de latitud por 30 minutos de longitud y se calcularon las frecuencias de especies por cuadrante, utilizando la información de la Base de Datos de Colecciones de Cactáceas de Norte y Centroamérica (Hernández et al., 1993), para ubicar los cuadrantes con mayores niveles de riqueza de especies. Estos cuadrantes resultaron estar agregados en áreas de altitud moderada, ubicados particularmente hacia los márgenes sureste y, en menor medida, el extremo este de la RDCh, en el norte de San Luis Potosí, y en el sur de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas. Esta vasta área constituye el núcleo de concentración de especies de cactáceas amenazadas más importante del

continente. Además, en la zona árida Queretano-Hidalguense, considerada una disyunción del Desierto Chihuahuense, se localizan varios cuadrantes con un importante número de especies amenazadas (Hernández y Bárcenas, 1995).

Posteriormente, Hernández y Bárcenas (1996), utilizando los mismos datos de las 93 especies de cactáceas amenazadas (Hernández y Bárcenas, 1995), realizaron un estudio sobre biogeografía y conservación, en el cual evaluaron 37 áreas ricas en especies dentro de la RDCh, a través del uso de tres criterios: riqueza de especies, valores de conservación y complementariedad. La evaluación de estos tres parámetros cuantitativos de manera combinada les permitió establecer que siete de estas áreas son prioritarias para la conservación (Huizache, Tolimán, Ciudad Victoria, Metztitlán, Cuatro Ciénegas, Jaumave y Xichú), debido a que albergan la colección más significativa de especies de cactáceas, presentando un gran número de especies amenazadas y, consecuentemente, un alto valor de conservación. Estas áreas críticas se localizan dentro de la zona árida Queretano-Hidalguense (en los estados de Querétaro, Hidalgo y Guanajuato), en el Valle de Jaumave (Tamaulipas) y en dos áreas disyuntas (San Luis Potosí y Coahuila) dentro del cuerpo principal de la RDCh. Las áreas de distribución de la gran mayoría de las especies amenazadas en la RDCh se concentran hacia sus porciones sureste y este, en donde es notable la predominancia de endemismos restringidos (Hernández y Bárcenas, 1996).

La ecorregión mexicana con mayor diversidad de especies y endemismos de cactáceas es la RDCh, destacando tanto a nivel nacional como global (Hernández et al., 2004a). Recientemente, Hernández et al. (2004b) presentaron el primer catálogo completo de las especies de cactáceas registradas para la RDCh. La lista contiene los nombres de las especies, información sobre su distribución geográfica a nivel de estados y países, y ejemplares de referencia. Además, se presenta una categorización de su estado de conservación. En este trabajo se menciona la importancia de la Subregión Meridional, por el alto grado de endemismos que presenta.

Hernández et al. (2004b) citan para la RDCh un total de 329 especies nativas, distribuidas en 39 géneros. Esta diversidad de especies representa el 60% del número total de especies en el país (550 spp.) y el 78% de los géneros. Cuatro de los 39 géneros reportados se consideran de gran importancia por su alta diversidad: *Mammillaria* (79 spp.), *Opuntia s. str.* (46 spp.), *Coryphantha* (36 spp.) y *Echinocereus* (30 spp.); éstos suman 191 especies, representando el 58% del total de las especies de la región (Hernández et al., 2004b). La región posee una alta tasa de endemismos, siendo que 17 (43.6%) de los 39 géneros registrados, se encuentran restringidos a ésta. De igual manera, de un total de 329 especies, 229 (69.8%) son estrictamente endémicas de la región. Las cactáceas de la RDCh tienden a ser geográficamente raras y con tamaños poblacionales relativamente bajos, como es el caso de muchas especies mexicanas (Hernández et al., 2004b).

La familia Cactaceae es uno de los grupos de plantas más amenazados de la RDCh. Muchas especies son especialmente vulnerables a la alteración de su hábitat y a la colecta ilegal de plantas y semillas. La colecta para uso ornamental y la demanda de coleccionistas han afectado de forma considerable a las poblaciones naturales (Hernández y Bárcenas, 1995, 1996; Hernández et al., 2004b). Posteriormente a un evento de perturbación como el pastoreo de ganado caprino, el aclareo de las tierras para agricultura, el saqueo o los desastres naturales, las poblaciones se restablecen de manera muy lenta. Algunas características que poseen estas plantas son: bajas tasas de crecimiento, ciclos de vida muy largos, bajo reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones, rareza, bajas densidades poblacionales, baja tasa reproductiva, áreas de distribución restringidas y en algunos casos la alta especificidad edáfica (Gómez-Hinostrosa, 1999).

El estado actual de conservación en el que se encuentran las especies de cactáceas de la RDCh, según tres diferentes organizaciones dedicadas a la conservación de las especies, es el siguiente: 1) De un total de 329 especies de cactáceas citadas para la RDCh (Hernández et al., 2004b), 136 especies se

encuentran incluidas en la Norma Oficial Mexicana de especies en riesgo de extinción (SEMARNAT, 2001). 2) Por otra parte, 63 especies están incluidas en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN, 2002). 3) Y en el Apéndice I de la Convención Internacional para el Comercio de Especies Amenazadas (CITES, 1990), se encuentran incluidas 40 especies (Hernández et al., 2004b).

1.2.3 *Regionalización*

Hernández y Gómez-Hinostrosa (2005) realizaron un análisis global sobre la diversidad y endemismo de las cactáceas de la Región del Desierto Chihuahuense. Estos autores presentan los patrones de diversidad y endemismo para toda la región y hacen una propuesta de subdivisión regional, en donde proponen tres subregiones definidas esencialmente por la presencia de especies endémicas restringidas en cada una de ellas: Subregión Principal, Subregión Meridional y Subregión Este (Figura 1a). Además, ofrecieron estadísticas sobre la diversidad total, por estado y a escala subregional, donde se observa que la Subregión Principal y la Subregión Meridional poseen gran importancia por su diversidad y alto número de especies endémicas.

La Subregión Principal corresponde a la gran área definida por Henrickson y Straw (1976). Esta es la de mayor tamaño y se encuentra delimitada por la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental, al oeste y al este, respectivamente, desde el sur de San Luis Potosí, hasta el sur de Texas y Nuevo México, en el Río Grande y Río Pecos, y una pequeña porción de Arizona, en los Estados Unidos de Norteamérica. Esta subregión es heterogénea, con numerosos ecotonos y áreas no desérticas entremezcladas, típicamente altas elevaciones montañosas sujetas a una fuerte influencia de las zonas desérticas más cercanas, como asociaciones xerofíticas entremezcladas con pastizales o bosques de pino, encino y junípero.

La Subregión Meridional, que se describe en mayor detalle más adelante, abarca las zonas áridas y semiáridas de los estados de Guanajuato, Querétaro, Hidalgo y una porción del sur de San Luis Potosí.

La Subregión Este abarca los valles, cañones y depresiones áridos intermontanos localizados al este de la Subregión Principal, en la Sierra Madre Oriental, en una pequeña porción de los estados de Tamaulipas y Nuevo León (ej., Rayones, Jaumave y Aramberri), donde son visibles los elementos florísticos típicos de la RDCh.

Esta subdivisión de la RDCh está basada en la idea de que la biota de la Subregión Meridional y Subregión Este (consideradas disyunciones) comparten un origen evolutivo con la Subregión Principal, además de que existe una notable similitud climática y biótica. Hernández y Gómez-Hinostrosa (2005) sugirieron que el endemismo de los taxa en las áreas de disyunción, son probablemente el resultado de un largo período de aislamiento geográfico.

En lo que se refiere a los endemismos a escala subregional, se reporta que 152 especies se encuentran restringidas a la Subregión Principal, representando el 46.3% de la diversidad total de cactáceas en la región. Son endémicas de la Subregión Meridional 41 especies (12.5%), y 13 especies (4%) se comparten entre estas dos subregiones. Y por último, 23 (7%) especies son endémicas de la Subregión Este que, aunque es un área relativamente pequeña, alberga tres géneros endémicos: *Aztekium*, *Geohintonia* y *Obregonia* (Hernández et al., 2004a; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005).

1.2.4 *La Subregión Meridional*

La Subregión Meridional (Figura 1b), es en la que se llevó a cabo este estudio, se encuentra ubicada entre los 21° 44' latitud N, 100° 33' longitud O y los 20° 9' latitud N, 98° 40' longitud O. La subregión comprende las zonas áridas y semiáridas de los estados de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo principalmente, y

una pequeña porción de San Luis Potosí. Incluye la región conocida como zona árida Queretano-Hidalguesa, formada por varios valles y depresiones áridos y semiáridos, localizados en Querétaro e Hidalgo, y aislados geográfica y climáticamente; como la Barranca de Metztitlán, los valles del Mezquital y Actopan, en Hidalgo, y la cuenca del Río Extórax y el valle de Vizarrón, en Querétaro. También se incluyen porciones secas de Guanajuato, como Xichú y Atarjea, así como una pequeña región localizada al extremo sureste de San Luis Potosí.

La Subregión Meridional concuerda con la provincia fisiográfica Mesa Central (Tierras Altas Centrales), donde pequeñas porciones de suelos sedimentarios en su mayoría, se encuentran aisladas por montañas de altitud media de origen calcáreo. La zona central del estado de Hidalgo presenta una temperatura media anual de 18° C y una precipitación de 400 mm. La litología superficial es del Cretácico y la vegetación que predomina es el matorral micrófilo desértico rodeado por matorral rosetófilo y, hacia la porción sureste, matorral crasicaule. En la parte central de Querétaro y noreste de Guanajuato, la temperatura media anual es de 22° C y la precipitación es de 300 mm. La litología superficial es del Jurásico y la vegetación que predomina es el matorral micrófilo desértico (Medellín-Leal, 1982). La vegetación existente en los bordes de las áreas desérticas de esta subregión incluye bosque tropical caducifolio y bosque de encino y pino-encino (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005).

1.3 Estudio de Áreas de Distribución

1.3.1 Generalidades

La distribución espacial de los seres vivos es el objeto de estudio de la biogeografía y el área de distribución de los organismos es el elemento fundamental en todo estudio biogeográfico (Zunino y Zullini, 2003). La distribución geográfica conocida de una especie se reconoce como el conjunto de localidades donde ésta ha sido registrada, ya sea mediante la recolecta de especímenes o la

observación. Con base en estos registros (coordenadas geográficas) de las localidades de recolecta, la descripción de la localidad y los atributos del hábitat, se delimitan las áreas de distribución. En toda investigación biogeográfica, la etapa inicial consiste en el análisis y la transcripción en un mapa de las áreas de distribución de las especies. En un mapa, se reconoce el área de distribución como la superficie que encierra el conjunto de las localidades donde la especie ha sido recolectada (Espinosa et al., 2003). El área de distribución de una especie, es una expresión compleja de su ecología e historia evolutiva (Brown, 2003). Para Zunino y Zullini (2003), el área de distribución de una especie se define como aquella fracción del espacio geográfico donde tal especie está presente e interactúa de forma no efímera con el ecosistema. Este concepto integra los aspectos relacionados con el espacio físico, con los que se refieren a las relaciones, siendo estas verdaderas interacciones. Zunino (2005) considera que el área de distribución (específica) es la máxima secuencia de nemofrontes = portadores de lugares, que mantienen entre sí relaciones exclusivas de ancestro-descendiente. Es decir que entre los mismos nemofrontes (etapas de la existencia de un área de distribución) de una misma área de distribución se darían nexos que no son de pura contingencia espacio-temporal, sino también de orden causal.

El trazado del área de distribución de una especie a escala macrogeográfica es relativamente simple, pero pueden cometerse errores serios si no se logran delinear con detalle los límites de la misma. A medida que se estudia la distribución de la especie con mayor cuidado, es común encontrar que las poblaciones no se distribuyen continuamente, sino que se presentan en manchones. Se trata de verdaderas "islas", separadas por amplias zonas vacías o semivacías. Existen porciones del área de distribución donde los individuos varían en gran medida en su densidad, lo que dificulta cualquier intento de delimitar su área con precisión. En varios sentidos, las áreas de distribución se muestran como fractales, ya que a microescala se repiten algunos rasgos observables a macroescala (Rapoport y Monjeau, 2001). El área de distribución puede ampliarse, reducirse, desplazarse, fragmentarse y sufrir otras modificaciones a

través del tiempo, así como desaparecer con la extinción de su ocupante (Zunino y Zullini, 2003).

El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad. La continuidad o discontinuidad de un área de distribución es generalmente un efecto de la escala de estudio. Al realizar un acercamiento del área de trabajo, el área de distribución de una especie consistirá de un conjunto de parches determinados por la heterogeneidad del ambiente. Se considera que, si existe una discontinuidad del área, pero ésta no implica la interrupción del intercambio genético, entonces deducimos que la distribución es discontinua pero no disyunta. Una disyunción real requiere del reconocimiento de una barrera real a la dispersión de los organismos pertenecientes a poblaciones separadas por dicha barrera (Espinosa et al., 2003). Sin embargo, determinar una verdadera disyunción no es fácil, pues requiere de un amplio conocimiento sobre la biología de la especie en cuestión.

Los límites de las distribuciones geográficas de las especies son fijados por factores ecológicos, donde una o más variables del nicho reducen tanto la sobrevivencia y la reproducción que evitan la presencia de individuos y la persistencia de las poblaciones. Estos límites varían en el tiempo como respuesta a los cambios ambientales o a los cambios evolutivos en los requerimientos ambientales de las especies. Las interacciones bióticas (competencia, depredación y mutualismo) pueden ser factores limitantes al estímulo de la actividad biológica, pero definitivamente es la variación en el ambiente abiótico o físico (geología, clima, orografía) lo que determina la distribución de la vida en la tierra (Brown, 2003). Para autores como Soberón y Peterson (2005), son cuatro clases de factores los que determinan las áreas en las cuales una especie se encuentra:

- 1) Las condiciones abióticas, incluyen aspectos relacionados con el clima, el medio ambiente físico, condiciones edáficas, entre otros; que imponen límites fisiológicos a las especies que tienen la habilidad de persistir en un área.

2) Los factores bióticos como lo son las interacciones con otras especies que modifican la habilidad de la especie de mantener sus poblaciones.

3) Las regiones accesibles para que las especies se dispersen desde algunas áreas originales es un factor extremadamente útil para distinguir la distribución actual de una especie de la distribución potencial, basada en la configuración del paisaje y las habilidades de dispersión de las especies.

4) Y la capacidad evolutiva de las poblaciones de las especies a adaptarse a nuevas condiciones, que es una consideración adicional importante en la delimitación de la distribución de especies.

Estos factores interactúan de manera dramática y con diferentes intensidades a diferentes escalas para producir la compleja y fluida entidad que llamamos la distribución geográfica de una especie (Soberón y Peterson, 2005).

1.3.2 *Enfoques para el estudio de las áreas de distribución*

Al estudio de la forma, tamaño y distribución espacial de las áreas donde habitan las especies y otros taxones de jerarquía menor (subespecies) o mayor (géneros, familias y otros grupos supraespecíficos) se le llama areografía. También se ha utilizado el termino corología (del griego *chóros*: lugar, región) como sinónimo de areografía (Rapoport y Monjeau, 2001). Para determinar el área de distribución de una especie, anteriormente se utilizaban métodos subjetivos. El método de ajuste a "ojo", el cual es sumamente ambiguo, dependía del criterio del biogeógrafo para determinar si el área final era compacta (continua) o fragmentada. Con base en la misma información, no había dos biogeógrafos que coincidieran en sus figuras. Otros métodos que se han utilizado son el del círculo mínimo, del radio medio a partir del centro geométrico, el de Calhoun y Crasby, y del mínimo polígono convexo (Rapoport, 1975). Aunque algunos autores han considerado estos métodos como obsoletos (Rapoport y Monjeau, 2001; Zunino y Zullini, 2003) porque pasan por alto que los datos que se utilizan no son puntos

geométricos, sino muestras aleatorias de unidades poblacionales, en realidad algunos de éstos han demostrado generar resultados satisfactorios para algunos fines prácticos, como es el caso del método del mínimo polígono convexo, el cual adoptó la UICN para determinar la “extensión de ocurrencia” de las especies.

Actualmente son comunes dos métodos informatizados para estimar el área de distribución de una especie: el método cartográfico y el método de la propinuidad media (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001). El método cartográfico consiste en colocar una cuadrícula de dimensiones variables (5x5 m, 50x50 m, 1x1 km, 5x5 km, 10x10 km, 50x50 km, 1° lat. x 1° long. ó 1° lat. x 1.5° long., etc.), sobre un mapa base elaborado mediante la proyección Universal Transversal de Mercator (UTM). Generalmente se utilizan cuadrículas en las que cada cuadro mide 10 km por lado (National Grid), medida comúnmente usada en Europa. El hallazgo de por lo menos un solo ejemplar de la especie en uno de los cuadros hace que se le considere positivo y todo el cuadro es considerado parte del área de distribución; la suma de éstos da como resultado el área de distribución (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001; Zunino y Zullini, 2003). Este método es objetivo y sencillo, pero tiene sus problemas, ya que el tamaño de la retícula es arbitrario y conforme varíe, el área de distribución cambiará sustancialmente de forma y tamaño. Otro problema es que si un hallazgo se encuentra sobre una línea o en una esquina de la cuadrícula generada, se deberán considerar dos o cuatro cuadros, respectivamente (Rapoport y Monjeau, 2001).

Willis et al. (2003) proponen una modificación al método cartográfico, la cual consiste en ubicar los dos puntos de recolecta más alejados de entre sí, unirlos trazando una línea y medir su distancia. El diez por ciento de esta distancia será el tamaño de cada lado de los cuadros utilizados para formar la cuadrícula. Con esto se puede obtener un tamaño de cuadrícula para cada especie según su distribución espacial.

El Método de la Propincuidad Media (MPM) está basado en el concepto de distancia al vecino más cercano o árbol de máxima conectividad y en la teoría de grafos (Rapoport y Monjeau, 2001; Zunino y Zullini, 2003). Consiste en unir los puntos de distribución (nodos, puntos o localidades) más cercanos mediante líneas, formando un árbol de distancias mínimas entre localidades. Se miden todas las líneas del árbol y se calcula la media aritmética (X), que se utiliza como radio para trazar un contorno alrededor del árbol y de cada punto, delimitando sus bordes. Los nodos o subconjuntos de nodos distanciados más de dos medias aritméticas ($2X$), quedan automáticamente segregados y constituyen áreas aisladas o disyuntas. El MPM puede completarse agregándole una medida de dispersión como la varianza (s^2), desviación estándar (s) o error estándar (ES), de la distancia (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001; Zunino y Zullini, 2003).

El MPM se puede ajustar con base en los registros de ausencias, que son las localidades donde no se ha encontrado o recolectado la especie. Recortando estas zonas del área de distribución donde no esté presente o sea muy poco probable que se encuentre, se obtiene un área de distribución más compacta, aunque hay que considerar que estas ausencias podrían esconder problemas de muestreo (Rapoport y Monjeau, 2001).

El MPM utiliza las nubes de puntos, suponiendo que al marcar un punto en un mapa con el mayor cuidado posible, permite evitar el error de atribuirle una dimensión arbitraria, cosa que sí ocurre con el método cartográfico. Una parte importante de la areografía, es que supone que un hallazgo representa una unidad poblacional y que, por ende, forzosamente tendrá que ser transformado en una unidad espacial. La extensión de tal unidad es función de algunas variables subjetivas relacionadas con las características del muestreo y de las propiedades intrínsecas de la población. En el caso del MPM, el círculo trazado alrededor de cada punto de recolecta, representa la unidad elemental del área de distribución, tal como la malla para el retículo en el método cartográfico; sin embargo, en la areografía su tamaño se ajusta a las características de cada especie. De la unión de estas unidades elementales resulta el perfil del área de distribución (Zunino y

Zullini, 2003). El rendimiento del método areográfico es mejor cuando se tienen muestreos aleatorios y también cuando la nube de puntos no es particularmente densa. El método areográfico, con sus bases estadísticas, puede otorgar criterios para determinar posibles disyunciones. Es evidente que las representaciones de las áreas de distribución con estos dos métodos (cartográfico y areográfico), son sólo intentos imperfectos de transcribir sobre una superficie plana una realidad que se distribuye en una superficie convexa. Generalmente no es considerado el relieve, lo que a gran escala puede ser irrelevante, pero cuando se trabaja con escalas más finas, los puntos distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal pueden aparecer más cercanos de lo que realmente están y provocar una deformación de la imagen final del área de distribución (Zunino y Zullini, 2003).

Existen métodos para predecir las áreas de distribución de especies basados en asociaciones de las localidades de colecta con las condiciones ambientales del área de estudio, conocidos como Modelado de Nichos Ecológicos o Modelado Bioclimático. En años recientes, los modelos predictivos de distribución de especies han sido una herramienta importante de investigación en ecología, biogeografía, evolución, biología de la conservación y cambio climático (Guisan y Thuiller, 2005; Martínez-Meyer et al., 2004; Sánchez-Cordero et al., 2005). También se han utilizado para estimar el tamaño poblacional, así como para la identificación del impacto potencial de cambios en el hábitat (Fieldind y Bell, 1997). El interés en los modelos de distribución de especies de plantas y animales ha crecido de manera dramática, así como las técnicas matemáticas diseñadas para estimar la extensión geográfica del nicho fundamental ecológico (Soberón y Peterson, 2005). Los modelos de distribución potencial de especies, son modelos empíricos relacionados con el campo de las observaciones, para predecir variables ambientales, basados en aspectos estadísticos y teóricos (Guisan y Thuiller, 2005).

El nicho fundamental ecológico se puede estimar mediante modelos biofísicos o medición directa de respuestas de los individuos a temperatura, humedad y otros parámetros físicos, e infiriendo a partir de estos, los valores

correspondientes de diferentes combinaciones de variables físicas. Así, usando tecnología GIS, pueden ser proyectadas las regiones geográficas de correspondencia positiva. Esta línea de trabajo ha sido referida como la aproximación mecanicista al modelado del nicho (Soberón y Peterson, 2005). La otra manera en la que pueden ser reconstruidos los nichos, es relacionando los datos de ocurrencia de especies con una serie de datos climáticos, topográficos, edáficos y otras dimensiones ecológicas integradas en forma de capas en un GIS; la combinación de las variables ambientales más cercanamente asociadas con las presencias observadas de especies, puede ser entonces identificada y proyectada sobre mapas cartográficos para identificar regiones de manera más apropiada (Soberón y Peterson, 2005).

Se pueden obtener áreas de distribución potencial usando diversos algoritmos, incluyendo regla de rangos, algoritmos extrapolares como, GARP, BIOCLIM, DOMAIN, FloraMap; regresión múltiple y otros modelos lineales y aditivos generalizados, así como redes neurales, algoritmos genéticos y muchos otros. Esencialmente, todos exploran las asociaciones entre los puntos de ocurrencia y una serie de datos ambientales para identificar áreas de predicción de presencia en un mapa. Estas áreas son ecológicamente similares a aquellas donde es conocido que se encuentra la especie y este procedimiento puede ser calificado como la aproximación correlativa al modelado del nicho ecológico (Soberón y Peterson, 2005).

1.4 Áreas de Endemismo

1.4.1 Generalidades

Los conceptos modernos de endemismo y región se atribuyen a Agustín Pyramus De Candolle, el cual reconoció que la distribución de las especies no es azarosa, pues muchas de ellas coinciden en las mismas áreas, conformando regiones botánicas que tienen una identidad dada por las especies endémicas o aborígenes. Región biogeográfica y especie o grupo endémico son conceptos

inseparables y se entienden simplemente como patrones reconocibles entre el universo de especies de animales y plantas que cubren la tierra. Una región biogeográfica está definida por la superposición de la distribución de un gran número de especies (Espinosa et al., 2003). Existe comúnmente una confusión conceptual que se da cuando se asocia el concepto de endemismo con un área de distribución pequeña (Rapoport, 1975). Un taxón es considerado endémico de un área en particular, si este se distribuye sólo en esa área. El término endémico significa que el taxón no se encuentra en ningún otro lugar y los organismos pueden ser endémicos a una región geográfica en una variedad de escalas espaciales y a diferentes niveles taxonómicos (Crisp et al., 2001; Brown y Lomolino, 1998). El criterio de definición de endemismo no es el tamaño del área de distribución de la especie, sino su pertenencia exclusiva a cierto territorio geográfico que se toma como referencia (Zunino y Zullini, 2003). Las especies endémicas son aquellas restringidas a un área específica y pueden ser definidas como biodiversidad exclusiva de una región (Caviaras, 2002). El endemismo es sensible a los cambios de escala y a la selección de taxones (Espinosa et al., 2003). Lo contrario al endemismo es el cosmopolitismo, que se refiere a organismos que se encuentran ampliamente distribuidos en todo el mundo.

Varias especies suelen mostrar correspondencia en sus distribuciones, lo cual implica que haya homología biogeográfica desde un punto de vista meramente topológico. Pero también son homólogos evolutivos en tanto que esa correspondencia en sus distribuciones implica una sola historia evolutiva. Si se compara la distribución de dos especies, estas pueden guardar entre sí cuatro tipos básicos de relación espacial: Homopatría- superposición total de las áreas de distribución. Endopatría- si un área de distribución queda anidada en otra de mayor tamaño. Alelopatría- si las dos áreas tienen solapamiento sólo parcial. Alopatria- cuando ambas áreas son completamente excluyentes (Espinosa et al., 2003).

Un organismo puede ser endémico de un lugar por dos razones: porque se originó en ese lugar y nunca se dispersó, o porque ahora sobrevive solamente en

una pequeña parte de su distribución original (Brown y Lomolino, 1998). Se han propuesto dos hipótesis para intentar explicar la distribución de los seres vivos en la tierra, así como el origen de las áreas de endemismo, la dispersalista y la vicariancista. Se considera que la hipótesis dispersalista se originó a partir de las ideas de Darwin y Wallace a mediados del siglo XIX (Contreras et al., 2001). El dispersalismo tiene como base los centros de origen, a partir de los cuales se diseminan las especies. Darwin (1859) se refirió a estos centros como “centros singulares de supuesta creación”, regiones cautivas en las cuales cada especie se produjo al principio y de la cual se dispersó hacia otras regiones según sus capacidades migratorias y habilidades para permanecer en los nuevos lugares colonizados, con las nuevas condiciones (Darwin, 1859; Ochoa, 2003). En 1902 Adams los llama “centros de dispersión” y estos se encontraban donde existiera la mayor diferenciación del tipo de un taxón dado y enlista diez criterios que podrían ayudar en la identificación de estos centros (Brown y Lomolino, 1998; Ochoa, 2003). Es Matthew en 1915, quien propone que los “centros de origen” se sitúan donde las especies más evolucionadas (apomórficas) del taxón residieran (Morrone, 2002; Ochoa, 2003). Otra concepción de los centros de origen es derivada de los principios de la sistemática filogenética de Hennig (1950), el cual los sitúa donde se encuentran las especies más primitivas y las formas derivadas o avanzadas se producen por especiación alopátrica en la periferia (Brown y Lomolino, 1998; Morrone, 2002; Ochoa, 2003).

Básicamente, el dispersalismo supone que las especies se originan en centros de origen, en general de extensión limitada, a partir de los cuales se dispersan al azar, atraviesan barreras preexistentes y colonizan nuevas áreas, es posible que lleguen a prosperar como una población independiente que, con el paso del tiempo, podrá divergir hasta convertirse en una especie diferente (Espinosa et al., 2003; Morrone, 2002; Morrone, 2004). El objetivo básico de la biogeografía dispersalista es descubrir la historia biogeográfica de un taxón, a través de la dispersión a partir de un centro de origen. Las premisas básicas del dispersalismo son las siguientes:

1) Cada taxón se origina en un área restringida, denominada centro de origen.

2) Existe una tendencia general de los organismos a dispersarse a partir del centro de origen, atravesando barreras, hasta poblar áreas nuevas.

3) La dispersión de cada taxón depende del azar y de sus medios de dispersión, por lo cual no existen patrones generales de distribución (Morrone, 2002).

Bajo la idea del dispersalismo, la conformación de regiones se debe a que las barreras operan de igual forma para la mayoría de los grupos, confinándolos a la misma área (Espinosa et al., 2003).

La mayoría de los trabajos publicados hasta la década de los 70's asumían que los ancestros de las especies se dispersaron a través de barreras preexistentes, quedando aislados y evolucionando en nuevas especies. Es a finales de ésta década cuando surgieron una serie de publicaciones en las cuales avanzaba un nuevo paradigma, la escuela de la vicarianza (Zink et al., 2000). Fueron en especial G. Nelson, N. Platnick y D. Rosen quienes llevaron la biogeografía histórica a otra etapa, combinando la aproximación de Hennig a la sistemática filogenética y la aproximación de Ciozot al análisis de patrones de endemismo en múltiples taxa, así como el comienzo del desarrollo de métodos rigurosos para reconstruir la biogeografía histórica de los linajes (Brown y Lomolino, 1998). Esta propuesta a la cual se llamó biogeografía de la vicarianza, estuvo cercanamente relacionada a métodos cladísticos de reconstrucción filogenética y fue formada básicamente bajo las mismas premisas (Brown y Lomolino, 1998). Uno de los principios que sientan las bases de la biogeografía de la vicarianza, establecido por Willey (1988) es que, la congruencia observada entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de los miembros de dos o más grupos monofiléticos es una evidencia para hipotetizar que ellos comparten una historia en común (Ochoa, 2003). En la hipótesis de la vicarianza, a diferencia que

el la dispersalista, no se consideran centros de origen, sino centros de endemismo (Ochoa, 2003).

Esta hipótesis propone que a partir de una rara pero extensiva dispersión (rango de expansión), la biodiversidad y las áreas de endemismo se formaron mediante la fragmentación de las áreas de distribución de los ancestros por eventos de aislamiento alopatrico. Al aparecer a partir del surgimiento de una barrera intermedia, como son las elevaciones de cadenas montañosas, se separan subpoblaciones de una biota cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Posteriormente, cada subpoblación diverge durante el aislamiento a través del tiempo, hasta formar nuevas especies. Por lo tanto, la dispersión ocurre antes de la presencia de la barrera y no después como se postula en la hipótesis dispersalista (Espinosa et al., 2003; Zink et al., 2000).

Los análisis biogeográficos de ambas escuelas coinciden con que la especiación alopatrica es predominante, pero difieren en cómo interpretar la interacción entre la dispersión y la alopatría. Recientemente han sido propuestos métodos para la reconstrucción de la historia biogeográfica, en donde ambas escuelas (dispersalismo y vicarianza) son aceptadas como válidas (Zink et al., 2000).

Los enfoques históricos de la biogeografía proponen que la evolución ha producido tanto a los taxones como a las áreas de endemismo definidas por su distribución; por lo tanto, la unidad básica de clasificación en la biogeografía es el área de endemismo (Espinosa et al., 2003; Ochoa, 2003). Un área de endemismo contiene taxones que no se encuentran en ningún otro lado y pueden ser catalogada como irremplazable y de alta prioridad para su conservación (Caviaraes, 2002). En este trabajo ha sido difícil adoptar una definición estricta de área de endemismo, pues ésta varía según el criterio del autor (Platnik, 1991; Harold y Mooi, 1994; Morrone, 1994; Hausdorf, 2002; Zunino y Zullini, 2003; Espinosa et al., 2003; Flores-Villela, 1991).

En el presente estudio adoptamos el criterio propuesto por Platnik (1991), en donde un área de endemismo es definida por la congruencia de los límites de la distribución de dos o más especies, donde la congruencia no tiene que ser total, pero la existencia de una relativamente amplia simpatria es un requisito.

La superposición de las áreas de distribución raramente o nunca es total, por lo que la identificación de las áreas de endemismo es de algún modo un proceso subjetivo, por lo cual se aplican métodos cuantitativos para identificarlas de manera objetiva (Espinosa et al., 2003). El criterio para decir si dos especies superponen sus distribuciones o no, dependerá de la escala del mapa que se use (Rapoport, 1975). Es frecuente observar dos o más áreas de endemismo contenidas en una de mayor tamaño, a lo que se le llama endemismo sucesivamente anidado (Espinosa et al., 2003). Para delimitar efectiva y consistentemente las zonas se requiere un esclarecimiento conciso del criterio de área de endemismo, además de un protocolo operativo para encontrar dichos sitios (Linder, 2001).

1.4.2 Enfoques para el estudio de las áreas de endemismo

Se han desarrollado diversos métodos mediante los cuales se pueden determinar las áreas de endemismo. La metodología desarrollada por la biogeografía de la vicarianza se basa en la idea de que existe un patrón general de áreas, llamado cladograma de áreas fundamental, el cual puede inferirse con la ayuda de la sistemática filogenética (Espinosa et al., 2003). El análisis de componentes, análisis de parsimonia de Brooks y análisis de enunciados de tres áreas, entre otros métodos descritos, se pueden utilizar para encontrar cladogramas de áreas (Espinosa et al., 2003). Para esto se requiere suponer que los cladogramas de los taxones de los que se va a disponer son representaciones correctas de la verdadera filogenia, que existe una correcta estimación de las áreas de distribución, que toda especiación ocurre por alopatria y no ocurre dispersión o extinción; por lo que el cladograma de esas filogenias representará la relación entre áreas. Si no se cuenta con árboles de los grupos monofiléticos que

pueden verter información sobre las áreas de endemismo, se puede recurrir a otro tipo de métodos.

En 1973, Muller (en Morrone, 1994) sugirió un protocolo para identificar áreas de endemismo mediante el mapeo del área de distribución de las especies, donde:

1) Las distribuciones de las especies deben ser relativamente menores en comparación con el área de estudio.

2) Sus límites distribucionales deben ser apropiadamente conocidos.

3) La validez taxonómica de las especies no debe estar en disputa.

Las áreas de endemismo se hallan simplemente superponiendo las áreas de distribución analizadas y determinando su congruencia. En los estudios biogeográficos, las áreas de endemismo de especies y taxones superiores constituyen las unidades básicas y conducen a la regionalización a distintas escalas, al distinguir regiones, provincias y distritos (Morrone, 1994; Espinosa et al., 2003).

Empleando técnicas de análisis de grupos de especies que ocupan diferentes celdas en el mapa, se pueden identificar áreas de endemismo de la manera siguiente:

1) Se construye una matriz de datos de especies (renglones) por localidades, celdas o cuadrantes (columnas) para obtener una matriz de asociación entre columnas (técnica r) empleando coeficientes que no consideren la relación basada en ausencias compartidas, por ejemplo, los coeficientes de Dice o Jaccard.

2) Posteriormente se aplica el procedimiento de ligamiento promedio, no ponderado (UPGMA), para obtener un fenograma que agrupe las especies, de acuerdo a su co-ocurrencia en los distintos sitios de recolecta.

3) Y, por último, se definen las áreas de endemismo de acuerdo con las celdas donde se hallen distribuidas las especies de cada grupo (Espinosa et al., 2003).

El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) o análisis de parsimonia de endemismos fue propuesto por Rosen en 1988 (en Morrone, 1994) y modificado por Morrone (1994), es otro método utilizado para identificar áreas de endemismo, comúnmente empleado. Este método emplea conjuntos de celdas para elegir las especies que van a ser superpuestas al determinar áreas de endemismo y consiste en:

1) Dibujar una cuadrícula en el mapa de la región a analizar.

2) Construir una matriz de datos $r \times c$, donde r (renglones) representen las celdas que contengan al menos una localidad de una especie y c (columnas) las especies. Se registra como 1 si la especie está presente y 0 si está ausente. Se emplea un área hipotética codificada con ceros para determinar la raíz del cladograma.

3) Se aplica a la matriz un programa de simplicidad.

4) Se delimitan los grupos de celdas definidos por al menos dos especies cada uno.

5) Se superponen las distribuciones de las especies asignadas a cada grupo en el cladograma sobre el mapa, para delinear los límites de cada área de endemismo (Morrone, 1994).

El método del PAE permite obtener un agrupamiento jerárquico de cuadrantes, que eventualmente pueden ser interpretados como regiones, dominios, provincias o distritos biogeográficos (Espinosa et al., 2003).

1.5 OBJETIVOS

Este estudio representa el primer intento para determinar el tamaño de las áreas de distribución y las áreas de endemismo, de las especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense. Con esto se pretende contribuir al conocimiento de la distribución de las especies endémicas de la Subregión Meridional y de las áreas de mayor prioridad para su conservación. Los objetivos centrales de enuncian a continuación:

- *Determinar el tamaño del área de distribución de 37 especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense, con base en el Método de la Propinuidad Media (MPM).*
- *Encontrar las áreas de endemismo, determinando dónde confluyen el mayor número de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense.*

2 MÉTODOS

2.1 Listado de Especies

Para generar la lista de las especies a estudiar se consultó el "Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae" (Hernández et al., 2004b). De las 229 especies de cactáceas registradas como endémicas de la RDCh por estos autores, se incluyeron en el listado 36 de las 41 especies endémicas de la Subregión Meridional. Las cinco especies restantes (*Coryphanta glassii*, *Mammillaria macrosii*, *Opuntia elizondoana*, *Stenocactus vaupelianus*, *Turbincarpus*

rioverdensis) no pudieron ser incorporadas debido a la falta de datos o por la poca confiabilidad en los mismos. También se incluyó a *Mammillaria erythrosperma* no considerada previamente como endémica a la subregión por Hernández et al. (2004b). Esta lista sigue los criterios taxonómicos del "CITES Cactaceae Checklist" (Hunt, 1999).

2.2 Trabajo de Campo

Se realizaron dos salidas prospectivas al campo, con el objetivo de conocer en estado silvestre el mayor número posible de las especies endémicas aquí estudiadas. La primera salida se realizó a Hidalgo visitando dos localidades, el Valle de Metztitlán y Río Venados. En la segunda salida se visitaron también dos localidades, una en Hidalgo cerca de la presa de Zimapán, junto al límite con Querétaro y la otra cerca de Vizarrón, en Querétaro. Estas zonas pertenecen a la Subregión Meridional de la RDCh y poseen gran importancia en cuanto a número de endemismos se refiere.

2.3 Fuentes de Información

Se utilizó la información de la Base de Datos de la Colección de Cactáceas del Norte y Centroamérica (Hernández et al., 1993). Esta base cuenta hasta la fecha (03/11/05) con más de 24,000 registros de especímenes de 35 herbarios nacionales y extranjeros, y se encuentra en constante actualización. Se extrajo la información de todos los especímenes existentes de las 37 especies de cactáceas endémicas que componen la lista, para formar una base de datos que está integrada por el código del ejemplar (iniciales del recolector y número de recolecta), género, especie, estado, municipio, localidad, coordenadas geográficas (latitud y longitud), elevación, tipo de suelo, tipo de vegetación y altitud. Se hizo una revisión de esta información para determinar los registros que no contenían coordenadas y así poder georreferirlos, con el fin de ampliar la base de datos. Se obtuvieron 469 registros en total, de los cuales 301 ya tenían coordenadas de origen y para los 168 registros faltantes, las coordenadas se obtuvieron

directamente de los mapas (SCT, 1990). Los registros georreferidos se integraron a la Base de Datos de la Colección de Cactáceas del Norte y Centroamérica. Toda la información recopilada es original y no fue modificada, a excepción de la adición de las coordenadas.

2.4 Estimación de Áreas de Distribución

Para generar los mapas de las áreas de distribución de las 37 especies, se utilizó el Sistema de Información Geográfica (SIG) Arc View. 3.2 (ESRI, 1999). La cartografía base (División Política, 1:250,000) fue obtenida de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2005).

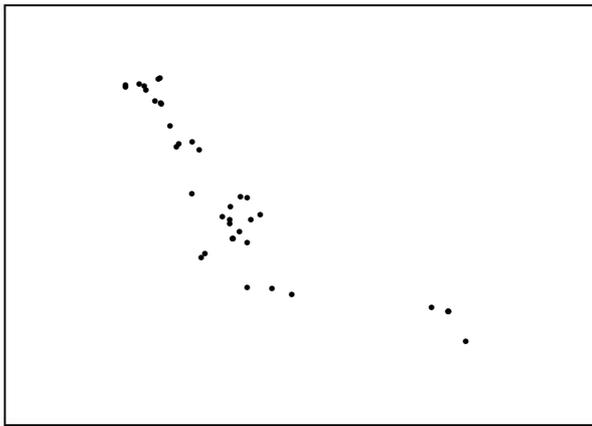
Para la estimación del tamaño de las áreas de distribución, se aplicó el Método Areográfico de la Propinquidad Media (MPM; Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001). El método aplicado consistió de los siguientes pasos:

a) Se proyectó sobre la cartografía base, el mapa de la distribución geográfica (puntos georreferidos) de cada una de las especies (Figura 2a).

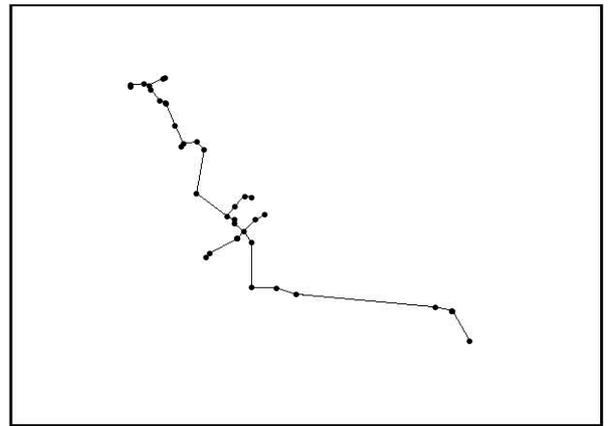
b) Se trazó un árbol de distancias mínimas entre las localidades, uniendo los puntos más cercanos por medio de líneas, sin formar circuitos, a una escala de 1:1 (Figura 2b).

c) Se midieron todas las líneas en kilómetros y se calculó la media aritmética (\bar{x}) de las distancias.

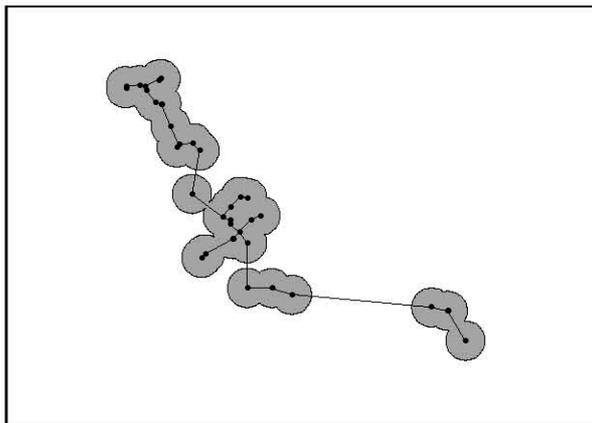
d) Se utilizó la media aritmética como medida para trazar el radio alrededor de cada punto (Figura 2c). Este procedimiento se aplicó a las especies con al menos tres puntos gráficos. Para las especies que no cumplieron con esta condición (por ej., *Mammillaria humboldtii*, *Turbincarpus horripilus*, *Echinocereus schmollii*), se calculó el promedio de los promedios de todas las especies con árboles de distancia mínima y este dato se utilizó para delimitar el radio (15.5 km). Este mismo criterio se aplicó a *Mammillaria*



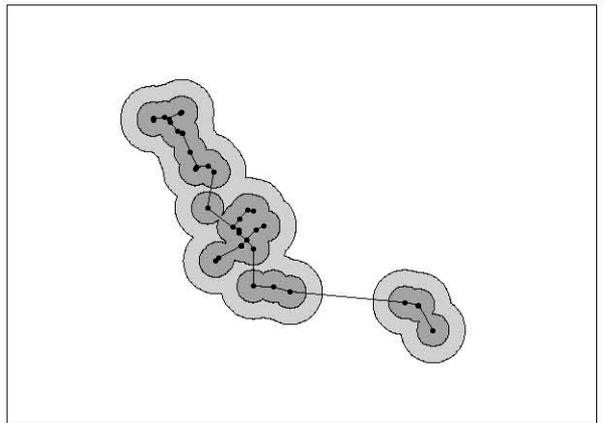
A



B



C



D

Figura 2. Método Areográfico de la Propincuidad Media (MPM; Rapoport, 1975) para la estimación del tamaño de las áreas de distribución (ej. *Astrophytum ornatum*).

(A) Distribución geográfica, (B) Árbol de distancias mínimas, (C) Área de distribución (x de las distancias entre puntos), (D) Contorno para determinar posibles áreas disyuntas ($2x$ de las distancias entre puntos). En este ejemplo particular existen dos áreas disyuntas.

albiflora, que sí contaba con un mínimo de tres puntos gráficos para formar el árbol, pero uno de éstos se encontraba muy alejado. Esto evitó en algún grado sobreestimar el área de distribución de esta especie.

e) Con base en el contorno trazado para cada especie, se calculó su área de distribución en km^2 . El SIG Arc View deduce automáticamente las áreas yuxtapuestas. Este cálculo se obtuvo con la ayuda de la extensión “calculahectarea” (Villegas, 2003), compatible con Arc View. Esta extensión es un programa que calcula área y perímetro de los polígonos, que deben estar proyectados en metros (UTM o Lambert).

f) Se trazó un contorno de dos medias aritméticas = dos veces el radio ($2r$), alrededor de cada punto (Figura 2d), para detectar posibles áreas disyuntas en cada especie.

La proyección geográfica de los puntos, los trazos y mediciones de las líneas, la creación gráfica de las áreas y los cálculos de las mismas, así como la proyección de la cartografía base (División Política), se realizaron en Universal Transverse Mercator (UTM) Zona -14/ World Geodetic System 1983 (WGS83), correspondiente con el área de estudio.

Como se mencionó con anterioridad, existen otros métodos para determinar el área de distribución de una especie, pero consideramos utilizar éste como punto de partida para una posible comparación posterior con otros métodos. En teoría, este método permite obtener áreas más asociadas a las localidades de recolecta, ya que a partir de éstas radia el área de distribución. También permite obtener una unidad básica para cada especie, a partir de la cual se determina el área de distribución, a diferencia del método cartográfico, en el que todas las especies poseen la misma unidad básica (tamaño de cuadrícula). Además, es la primera vez que se utiliza este método aplicado a estas especies y en esta zona.

2.5 Determinación de Áreas de Endemismo

Mediante la sobreposición de las áreas de distribución de las 37 especies estudiadas, se determinaron las áreas de endemismo para la Subregión Meridional de la RDCh. Para esto, se utilizó un programa de cómputo llamado “Crossings” (Parrott, inédito1). Este programa inédito permite ubicar las áreas de sobreposición de hasta 26 especies diferentes. Se pueden realizar análisis selectivos y buscar áreas con un número determinado de especies (como en este estudio) o por el número de píxeles de la imagen. Las áreas donde concurren el mayor número de especies corresponden a las áreas de endemismo.

Para lograr lo anterior, las imágenes de las áreas de distribución, que se encontraban en formato Shapefile (.shp.), fueron transformadas a formato Bitmap (.bmp.), a una escala 1:2,500,000, para convertirlas en una malla de 817 columnas y 1056 líneas. Posteriormente se transformaron a formato Raw (.raw.), lo cual permitió binarizarlas mediante el programa de cómputo “Binar3” (Parrot, inédito2), dándole a cada imagen el valor de 1 y a su fondo 0. Para cada imagen (especie) se formó una hoja de texto, la cual contiene información sobre el número de líneas, número de columnas, valor de la imagen, valor del fondo de la imagen y el tamaño del píxel en metros. También se realizó un listado con los nombres de las imágenes a analizar. Esta lista, la hoja y la imagen, son lo que el programa “Crossings” utiliza para formar una matriz que nos permite identificar las áreas donde está presente el mayor número de especies.

Ya que el programa “Crossings” tiene la limitación de analizar un máximo de 26 imágenes, se desarrolló un procedimiento para incorporar al análisis las 37 especies estudiadas. Se crearon cinco diferentes listados de especies para correr en el programa, con el fin de encontrar las áreas donde concurren el mayor número de especies. Los cinco listados se formaron en orden decreciente con respecto al tamaño del área de distribución.

Los dos primeros listados se determinaron mediante la observación directa de las áreas de distribución de todas las especies, proyectadas cartográficamente en el SIG Arc View. Se colocaron las áreas de distribución de todas las especies una sobre la otra, a manera de capas, ubicando las áreas más pequeñas por encima de las más grandes, para que no fueran cubiertas por estas. Con esto se infirieron de manera visual los núcleos de mayor concurrencia de especies, así como las especies que los conforman, determinando así estos listados. En el primero se incorporaron 26 especies y en el segundo 16. Estos dos listados se corrieron una sola vez.

El tercer listado se determinó incorporando las 37 especies, de manera que al correrlo una vez se obtuvieron solamente los cruzamientos de las primeras 26 especies. Se eliminaron las especies que no intervinieran en ningún cruzamiento y se sustituyeron con las especies restantes (número equivalente a especies eliminadas), volviendo a correr la lista modificada, y así hasta incorporar a las 37 especies al análisis.

El cuarto listado se determinó de manera que quedaran contenidas en un análisis sólo las especies de los extremos, incorporando a las 15 especies con el área de distribución más grande, que sabemos concuerdan en gran medida y las 11 especies con el área más pequeña, que se encuentran en mayor riesgo y presentan gran prioridad. Este listado se corrió una sola vez.

El quinto listado se determinó integrando a todas las especies que se eliminaron del tercer listado por no estar contenidas en ningún cruzamiento. A este listado se le dio el mismo tratamiento que al tercer listado, eliminando las que no intervinieran en ningún cruzamiento y se sustituyéndolas por las especies restantes para incorporar a todas las especies.

Las áreas consideradas de mayor importancia por su alto número de especies endémicas, se integraron con el programa de computo "Superpos" (Parrot, inédito3) el cual permite sobreponer las imágenes de las áreas obtenidas

de los análisis de los diferentes listados. Para georreferenciar las imágenes obtenidas, se utilizó el programa de cómputo “Transf-ASCII-Ilwis” (Parrot, inédito4), que transforma las imágenes de las áreas por medio de puntos geográficos dados en UTM a formato raster (mpr.), compatible con el Sistema de Información Geográfica (SIG) Ilwis 3.0 Academic (ITC, 2001), desde donde las imágenes se exportaron en formato raster (ASCII), para hacerlas compatibles con Arc View y así generar los mapas de las áreas de endemismo.

Para representar cartográficamente las áreas de endemismo, se utilizó como base una imagen LANDSAT satelital del área de estudio, con resolución de 14.5 m (Geocover, 1993). También se utilizó la cartografía de la División Política de México, Cabeceras Municipales y Carreteras, a escala 1:250,000 (CONABIO, 2005).

2.6 Determinación de Áreas de Endemismo del Género *Mammillaria*

Las especies del género *Mammillaria* (20 spp.) aquí estudiadas, representan el 54% de las especies endémicas de la Subregión Meridional de la RDCh, por lo que se consideró de gran importancia realizar un análisis integrando solamente a las especies de este género. Anteriormente, Bárcenas (1999) registró que la Subregión Meridional y en especial el estado de Guanajuato, se considera como el centro de distribución del género *Mammillaria* más importante a nivel global.

Para realizar el análisis de los cruzamientos de las áreas de distribución, se formó una lista con las 20 especies en orden decreciente con respecto al tamaño del área. La lista se corrió una sola vez mediante el programa “Crossings” para encontrar todos los posibles cruzamientos entre las especies y determinar las áreas endemismo para este género. La imagen de las áreas obtenidas también fue georreferida con el programa de cómputo “Trans-ASCII-Ilwis”, de la misma manera antes mencionada para el análisis de todas las especies endémicas de la

Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense. De la misma forma se realizó la exportación de las imágenes en formato raster (ASCII), para hacerlas compatibles con Arc View, así como la edición de los mapas de las áreas de endemismo.

3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Registros y Distribución Altitudinal

En el Cuadro 1 se muestran los nombres de cada una de las especies estudiadas, así como datos relevantes sobre los registros de cada una, donde se observa que de los 468 registros utilizados para determinar las áreas de distribución, 210 (44.9%) corresponden al estado de Querétaro, siguiendo Guanajuato con 137 (29.3%), Hidalgo con 87 (18.6%), San Luis Potosí con 29 (6.2%) y Veracruz con 5 (1%). Las concentraciones más importantes de registros se encuentran en los municipios de Pinal de Amoles, Cadereyta, Tolimán, Peñamiller (Querétaro); San Luis de la Paz, Doctor Mora, Victoria, Xichú, Atarjea (Guanajuato), e Ixmiquilpan, Cardonal, Metztlán y Metzquitlán (Hidalgo). Es necesario hacer recolectas en las zonas no exploradas para obtener una mejor representación de la distribución geográfica de estas especies. La mayoría de los registros se encuentran en la cercanía de caminos o poblados, zonas de fácil acceso que han determinado los lugares de recolecta.

Con respecto a la distribución altitudinal, el intervalo máximo obtenido con las 35 especies que poseen registro altitudinal, fue de 480 a 2860 msnm (Cuadro 1). En la Figura 3 se muestra la distribución altitudinal de cada especie, donde se observa que muchas de éstas poseen un intervalo relativamente restringido. Los intervalos en donde se distribuyen la mayoría de las especies (32 spp.) se encuentran entre los 1201 y los 2000 m de altitud. De estos, el intervalo donde confluye el mayor número de especies (25 spp.) es de 1801 a 2000 m (Cuadro 2 y

Figura 3), por lo que puede decirse que la mayoría de las especies se distribuyen

Cuadro 1. Distribución estatal, número de registros e intervalo altitudinal de las especies estudiadas.

Especies	Estados	Registros	Registros para cada Estado					Intervalo Altitudinal (m)
			QRO	GTO	HGO	S.L.P.	VER	
<i>Astrophytum ornatum</i> (DC.) Britton & Rose	Qro., Gto., Hgo., SLP	39	17	13	7	2	-	850 - 2130
<i>Cephalocereus senilis</i> (Haw.) Pfeiff.	Hgo., Ver.	17	-	-	14	-	3	1000 - 1525
<i>Coryphantha erecta</i> (Pfeiff.) Lem.	Qro., Gto., Hgo., SLP	61	22	33	4	2	-	1020 - 2260
<i>C. jalpanensis</i> Buchenau	Qro., Gto., SLP	11	7	1	-	3	-	600 - 1450
<i>C. octacantha</i> (DC.) Britton & Rose	Qro., Gto., Hgo.	12	2	1	9	-	-	1680 - 2600
<i>Echinocactus grusonii</i> Hildm.	Qro.	4	4	-	-	-	-	1500 - 2000
<i>Echinocereus schmollii</i> (Weing.) N.P. Taylor	Qro.	3	3	-	-	-	-	957 - 960
<i>Ferocactus glaucescens</i> (DC.) Britton & Rose	Qro., Gto., Hgo.	15	6	3	6	-	-	480 - 2060
<i>Hamatocactus crassihamatus</i> (F. A. C. Weber) Buxb.	Gto.	9	-	9	-	-	-	1070 - 2150
<i>Lophophora diffusa</i> (Croizat) Bravo	Qro.	17	17	-	-	-	-	1220 - 1900
<i>Mammillaria albiflora</i> (Werderm.) Backeb.	Gto.	3	-	3	-	-	-	1400 - 2000
<i>M. decipiens</i> Scheidw.	Gto., SLP.	15	-	4	-	11	-	1680 - 2210
<i>M. elongata</i> DC.	Qro., Gto., Hgo.	29	17	4	8	-	-	920 - 2130
<i>M. erythrosperma</i> Boed.	Qro., Gto., SLP	10	1	2	-	7	-	940 - 2860
<i>M. gigantea</i> Hildm. ex K. Schum.	Qro., Gto., SLP	15	1	13	-	1	-	920 - 2180
<i>M. hahniana</i> Werderm.	Qro., Gto.	13	7	6	-	-	-	500 - 1380
<i>M. herrerae</i> Werderm.	Qro., Gto.	3	2	1	-	-	-	1850 - 2000
<i>M. humboldtii</i> C. Ehrenb.	Hgo.	1	-	-	1	-	-	1360
<i>M. longimamma</i> DC.	Qro., Gto., Hgo., Ver.	25	12	2	9	-	2	940 - 2100
<i>M. mathildae</i> Kraehenb. & Krainz	Qro.	4	4	-	-	-	-	1800 - 1970
<i>M. microhelia</i> Werderm.	Qro.	2	2	-	-	-	-	-
<i>M. muehlenpfordtii</i> Foerster	Gto., SLP	17	-	14	-	3	-	1090 - 2300
<i>M. parkinsonii</i> C. Ehrenb.	Qro.	17	17	-	-	-	-	500 - 2026
<i>M. perbella</i> Hildm. ex Schum.	Qro., Gto., Hgo.	10	6	3	1	-	-	1090 - 2200
<i>M. polythele</i> Mart.	Qro., Gto., Hgo.	18	3	9	6	-	-	1610 - 2250
<i>M. rettigiana</i> Boed.	Gto.	10	-	10	-	-	-	1700 - 2300
<i>M. schwarzii</i> Shurly	Gto.	1	-	1	-	-	-	2025
<i>M. vetula</i> Mart.	Qro., Hgo.	2	1	-	1	-	-	1600 - 1800
<i>M. wiesingeri</i> Boed.	Hgo.	1	-	-	1	-	-	2000
<i>M. zeilmanniana</i> Boed.	Gto.	1	-	1	-	-	-	-
<i>Neobuxbaumia polylopha</i> (DC.) Backeb.	Qro., Gto., Hgo.	9	5	1	3	-	-	920 - 1250
<i>Strombocactus disciformis</i> (DC.) Britton & Rose	Qro., Gto., Hgo.	27	25	1	1	-	-	1020 - 1950
<i>Thelocactus hastifer</i> (Werderm. & Boed.)	Qro.	8	8	-	-	-	-	1700 - 1950
<i>T. leucacanthus</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	Qro., Gto., Hgo.	28	16	1	11	-	-	1020 - 2210
<i>Turbinicarpus alonsoi</i> Glass & S. Arias	Gto.	1	-	1	-	-	-	2080
<i>T. horripilus</i> (Lem.) V. John & Riha	Hgo.	5	-	-	5	-	-	1340 - 1490
<i>T. pseudomacrolele</i> (Backeb.) Buxb. & Backeb.	Qro.	5	5	-	-	-	-	1700 - 1900
		Total	Total para cada estado					Intervalo máximo
		468	210	137	87	29	5	480 - 2860

Cuadro 2. Número de especies por intervalo altitudinal de 200 m.

INTERVALO ALTITUDINAL (m)	# ESPECIES
0 - 200	0
201 - 400	0
401 - 600	4
601 - 800	4
801 - 1000	12
1001 - 1200	17
1201 - 1400	21
1401 - 1600	20
1601 - 1800	24
1801 - 2000	25
2001 - 2200	18
2201 - 2400	8
2401 - 2600	2
2601 - 2800	2
2801 - 3000	1

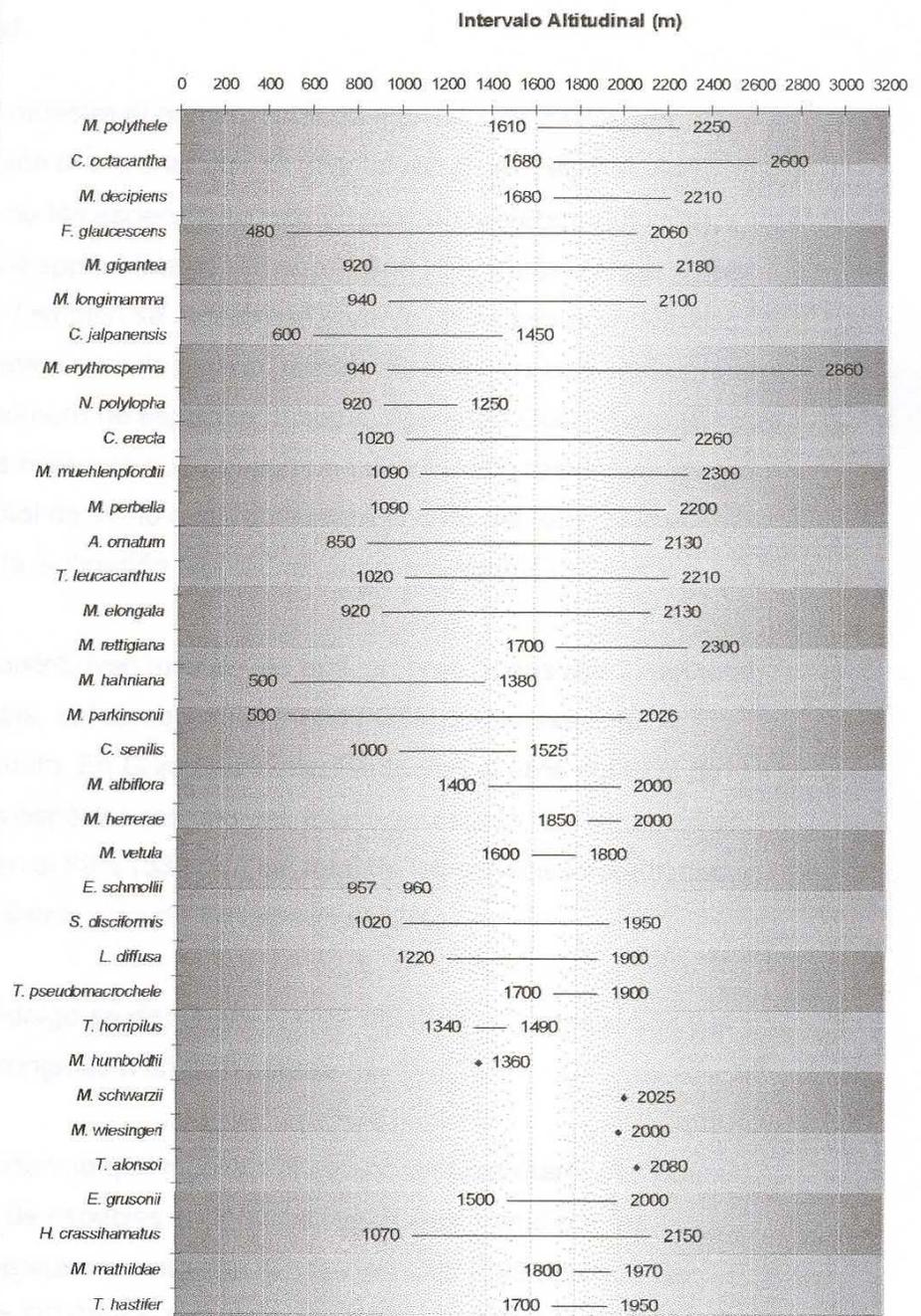


Figura 3. Distribución altitudinal y registros de las especies de cactáceas en estudio. Las divisiones blancas representan intervalos altitudinales de 200 m cada uno.

en áreas de altitud moderada. Esto concuerda con lo encontrado en un estudio sobre patrones de distribución de cactáceas amenazadas en la RDCh (Hernández y Bárcenas, 1995).

3.2 Endemismo Estatal

En la Figura 4 se muestra el número total de especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional que se distribuyen a nivel estatal. Se observa que la mayoría de las especies se distribuyen en Querétaro (25 spp.), siguiendo Guanajuato (24 spp.), Hidalgo (16 spp.), San Luis Potosí (7 spp.) y por último Veracruz (2 spp.). También se muestra el número de especies endémicas con distribución restringida a un solo estado, donde observamos que en Querétaro se encuentra el mayor número de especies (8 spp.), siguiendo Guanajuato (6 spp.) e Hidalgo (3 spp.). Estas especies que poseen una distribución restringida a un solo estado suman un total de 17, lo cual representa el 46% del total de las especies endémicas de la Subregión Meridional, aquí estudiadas (37 spp.).

En Querétaro se distribuyen más de las dos terceras partes (68%) del total de las especies estudiadas, así como casi la mitad (47%) de las especies restringidas a un solo estado. En Guanajuato se distribuyen el 65% del total de especies y el 35% de las especies restringidas a un solo estado. En suma, sólo éstos dos estados poseen el 89% (33 spp.) del total de las especies estudiadas y comparten en común la distribución de 14 especies (42%).

En el estado de Hidalgo se distribuye el 43% del total de las especies y el 19% de las especies restringidas a un solo estado.

Es notable la importancia que muestra el estado de Querétaro, destacando tanto por el número total de especies endémicas regionales, como por las endémicas estatales. Querétaro cuenta con el 11% del total (229 spp.) de las especies endémicas de la RDCh y el 9 % del total (85 spp.) de las especies de la RDCh con distribución restringida a un solo estado.

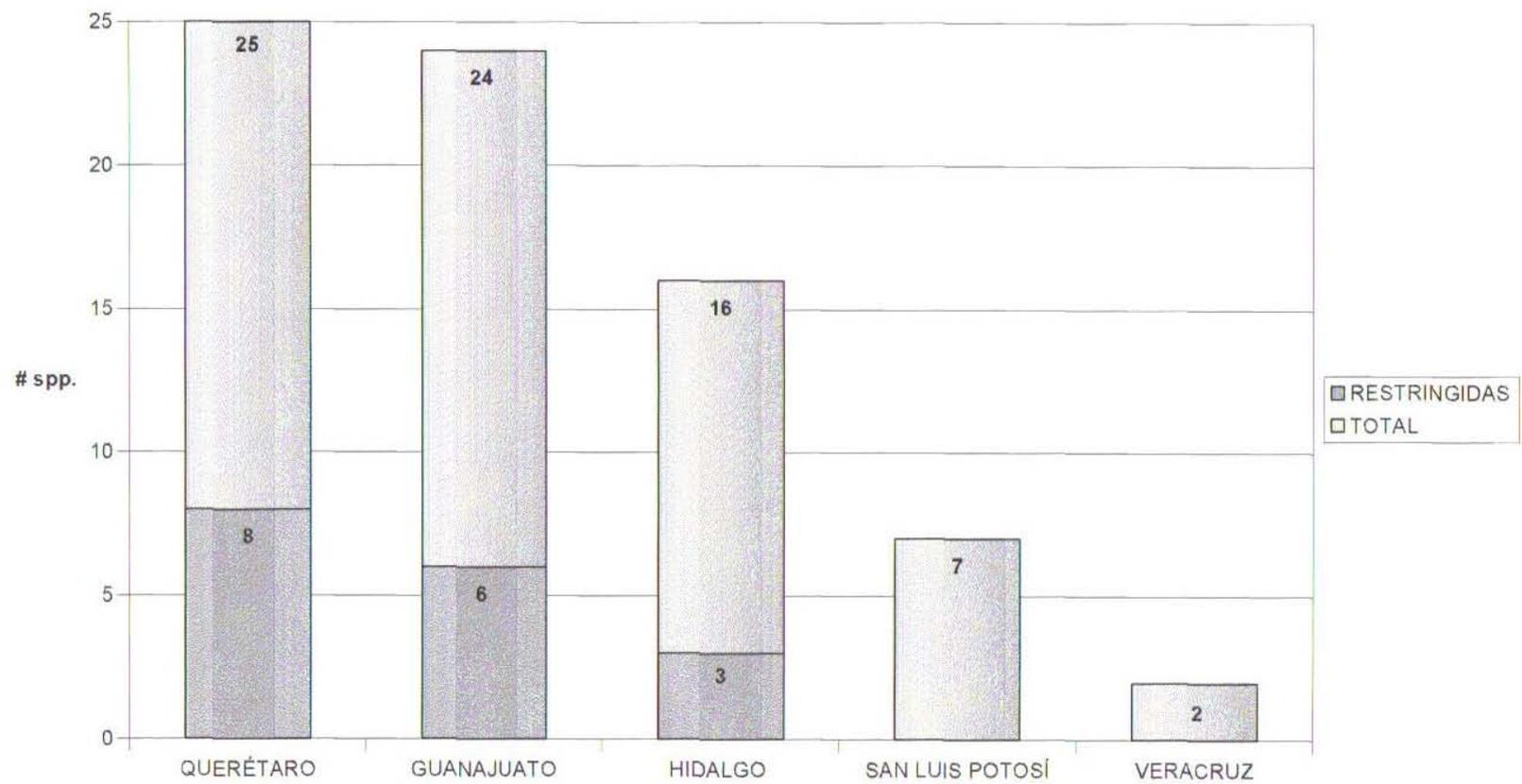


Figura 4. Total de especies que se distribuyen en cada estado (□) y número de especies con distribución restringida a un solo estado (■).

3.3 Áreas de Distribución

En el Cuadro 3 se muestran los tamaños de las áreas de distribución de las 37 especies de cactáceas estudiadas, donde se observa que la especie con el área de distribución más grande es *Mammillaria polythele* (34,417.3 km²) y la más pequeña *Thelocactus hastifer* (132.1 km²). La integración de las áreas de distribución de las 37 especies se representa cartográficamente en la Figura 5 y las áreas de distribución de cada una de estas especies, en las Figuras 6 a la 22.

Las áreas de distribución determinadas en este estudio son solamente una aproximación. El método areográfico utilizado (MPM) tiene algunas ventajas teóricas, ya que “posee un fundamento estadístico y toma en cuenta que un hallazgo representa una unidad poblacional, que al ser transformado en una unidad espacial, su extensión se establece en función de algunas variables subjetivas relacionadas con las características del muestreo y sobre todo de las características propias de cada población. Cada especie posee su propia unidad elemental (distancia media entre puntos) del área de distribución” (Rapoport, 1975).

Sin embargo consideramos que todas las áreas de distribución obtenidas en este estudio se encuentran en mayor o menor grado sobreestimadas, ya que al analizar detenidamente los mapas de las áreas, consideramos que las especies no se distribuyen en toda su extensión. Estimamos que las áreas de aproximadamente la mitad de las especies están considerablemente sobreestimadas. El nivel de sobreestimación se incrementa en aquellas especies que presentan puntos más dispersos (*F. glaucescens*, *M. decipiens*, *C. octacantha*) y en menor grado en las que presentan puntos más agregados (*L. diffusa*, *E. grusonii*, *S. disciformis*, *H. crassihamatus*). Un patrón que se observa con frecuencia en este método (MPM) es que si la nube de puntos es más compacta, el método funciona de manera más adecuada, tendiendo a sobreestimar menos.

Cuadro 3. Número de puntos gráficos utilizados para construir los árboles de distancia mínima, distancia media entre puntos, tamaño del área de distribución y número de áreas disyuntas.

ESPECIE	Puntos gráficos	Distancia media entre puntos (km)	Área de distribución (km²)	Áreas disyuntas
<i>M. polythele</i>	15	36.231	34417.3	-
<i>C. octacantha</i>	11	35.586	24917.6	-
<i>M. decipiens</i>	9	33.969	19919.6	-
<i>F. glaucescens</i>	15	21.574	12408.0	-
<i>M. gigantea</i>	15	19.536	10136.3	-
<i>M. longimamma</i>	20	17.072	9808.6	-
<i>C. jalpanensis</i>	10	23.268	9637.7	-
<i>M. erythrosperma</i>	10	26.918	9305.2	2
<i>N. polylopha</i>	8	24.232	8941.5	-
<i>C. erecta</i>	57	9.932	7942.1	2
<i>M. muehlenpfordtii</i>	16	14.646	6154.5	-
<i>M. perbella</i>	10	17.707	4772.8	-
<i>A. ornatum</i>	34	9.625	4611.2	2
<i>T. leucacanthus</i>	22	11.098	4521.3	-
<i>M. elongata</i>	28	9.328	3931.2	-
<i>M. rettigiana</i>	10	14.602	3534.8	-
<i>M. hahniana</i>	12	11.762	2783.5	-
<i>M. parkinsonii</i>	14	10.817	2557.6	2
<i>C. senilis</i>	8	11.790	2142.1	-
<i>M. albiflora</i>	3	*	1702.3	2
<i>M. herrerae</i>	2	*	1498.7	2
<i>M. vetula</i>	2	*	1498.7	2
<i>E. schmollii</i>	2	*	1299.0	-
<i>S. disciformis</i>	19	7.260	1222.7	2
<i>M. microhelia</i>	2	*	963.7	-
<i>L. diffusa</i>	14	6.281	855.1	-
<i>T. pseudomacrochele</i>	2	*	827.5	-
<i>T. horripilus</i>	2	*	803.0	-
<i>M. humboldtii</i>	1	*	749.4	-
<i>M. schwarzii</i>	1	*	749.4	-
<i>M. wiesingeri</i>	1	*	749.4	-
<i>M. zeilmanniana</i>	1	*	749.4	-
<i>T. alonsoi</i>	1	*	749.4	-
<i>E. grusonii</i>	3	5.446	200.0	-
<i>H. crassihamatus</i>	8	3.681	184.9	-
<i>M. mathildae</i>	3	4.452	135.1	-
<i>T. hastifer</i>	4	3.959	132.1	-

* El área de distribución de estas especies se calculó utilizando como radio el promedio de los promedios (15.484 km) de las demás especies con árbol de distancia mínima.

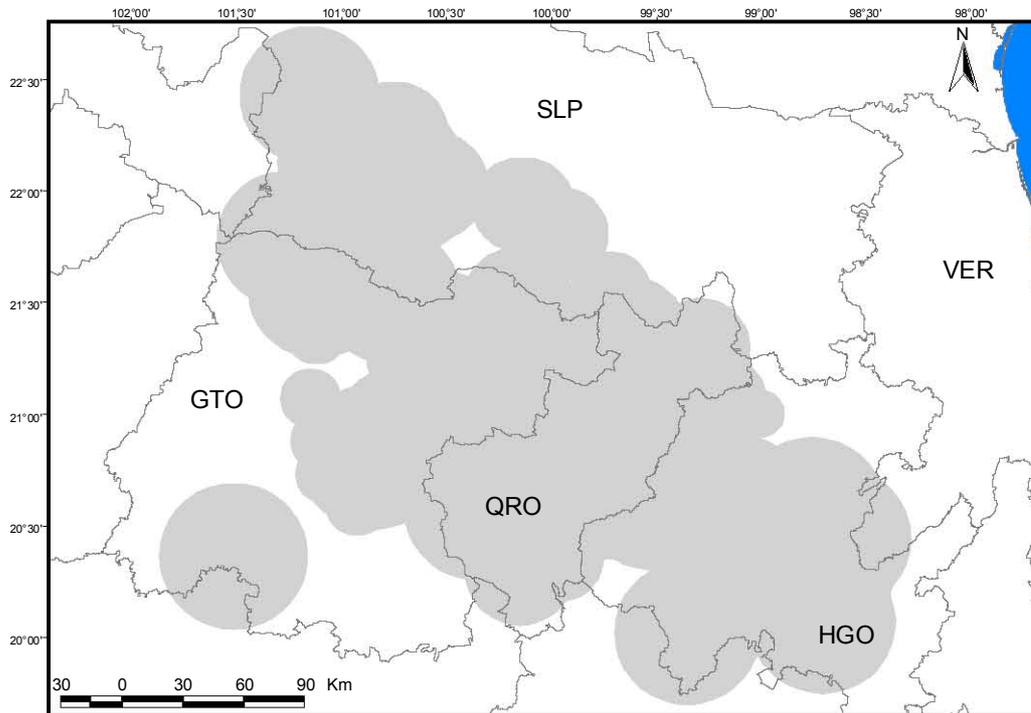


Figura 5. Integración de las áreas de distribución de las 37 especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional de la RDCH.

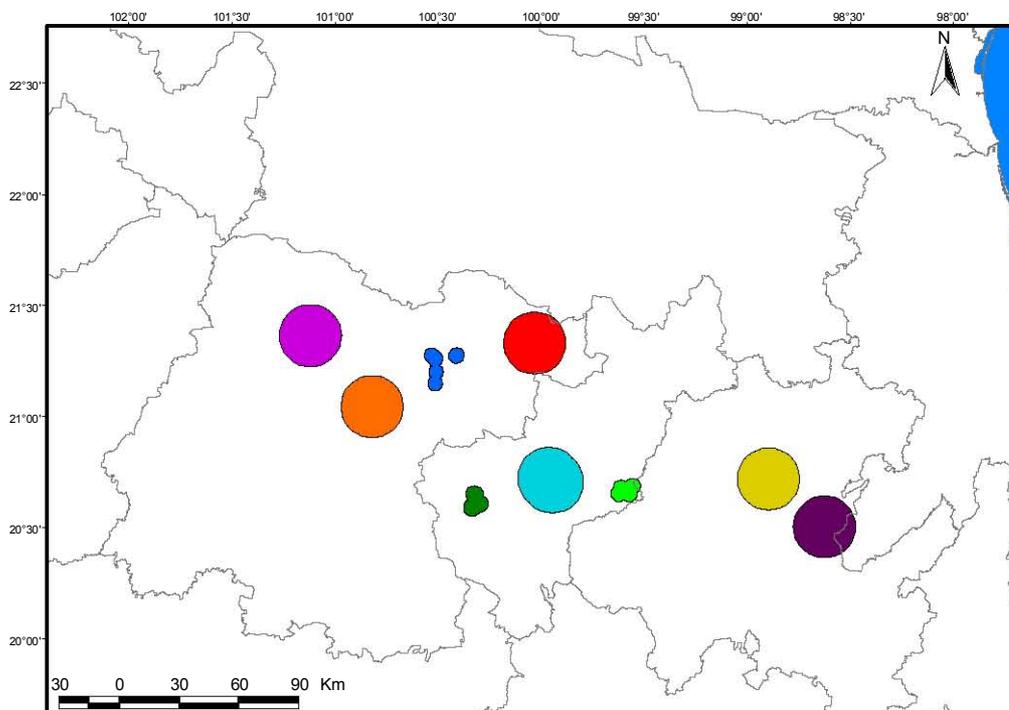


Figura 6. Áreas de distribución de *Mammillaria schwarzii*, *Mammillaria zeilmanniana*, *Mammillaria mathildae*, *Hamatocactus crassihamatus*, *Turbinicarpus alonsoi*, *Thelocactus hastifer*, *Turbinicarpus pseudomacrolele*, *Mammillaria humboldtii* y *Mammillaria wiesingeri*.

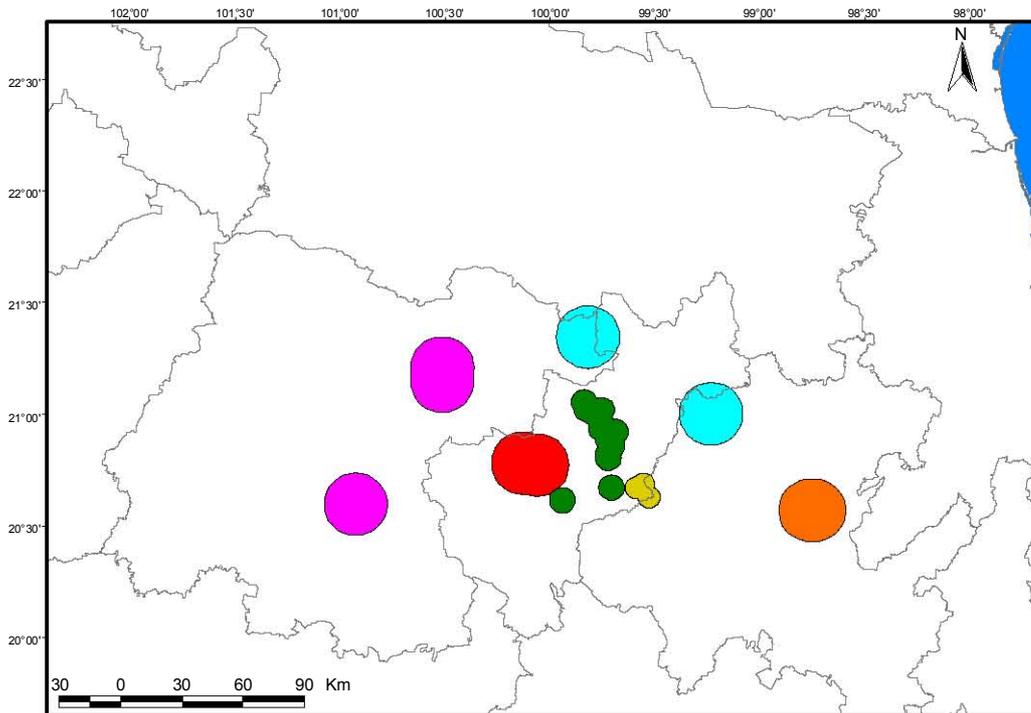


Figura 7. Áreas de distribución de *Mammillaria albiflora*, *Mammillaria microhelia*, *Lophophora diffusa*, *Echinocactus grusonii*, *Mammillaria vetula* y *Turbinicarpus horripilus*.

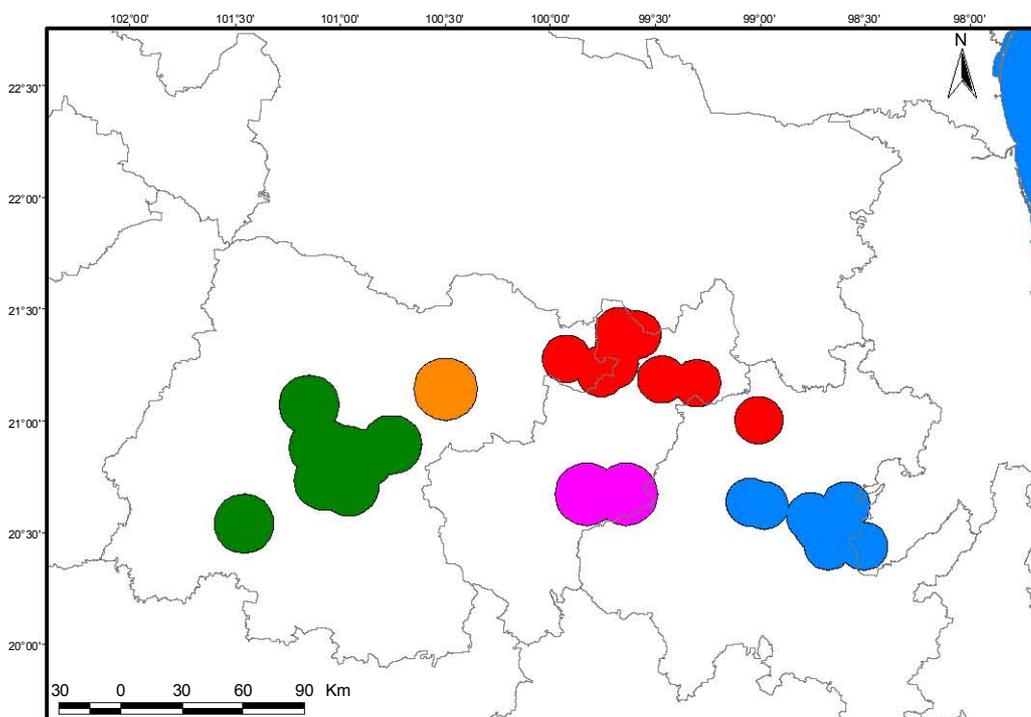


Figura 8. Áreas de distribución de *Mammillaria rettigiana*, *Mammillaria herrerae*, *Echinocereus schmollii*, *Mammillaria hahniana* y *Cephalocereus senilis*.

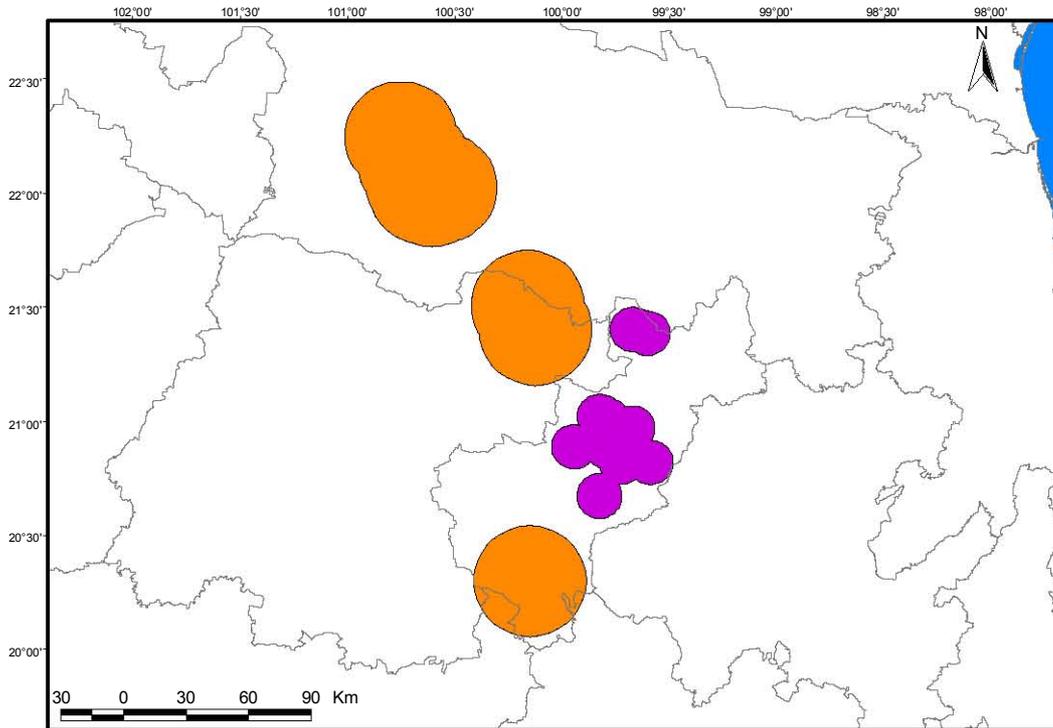


Figura 9. Áreas de distribución de ■ *Mammillaria erythrosperma* y ■ *Mammillaria parkinsonii*.

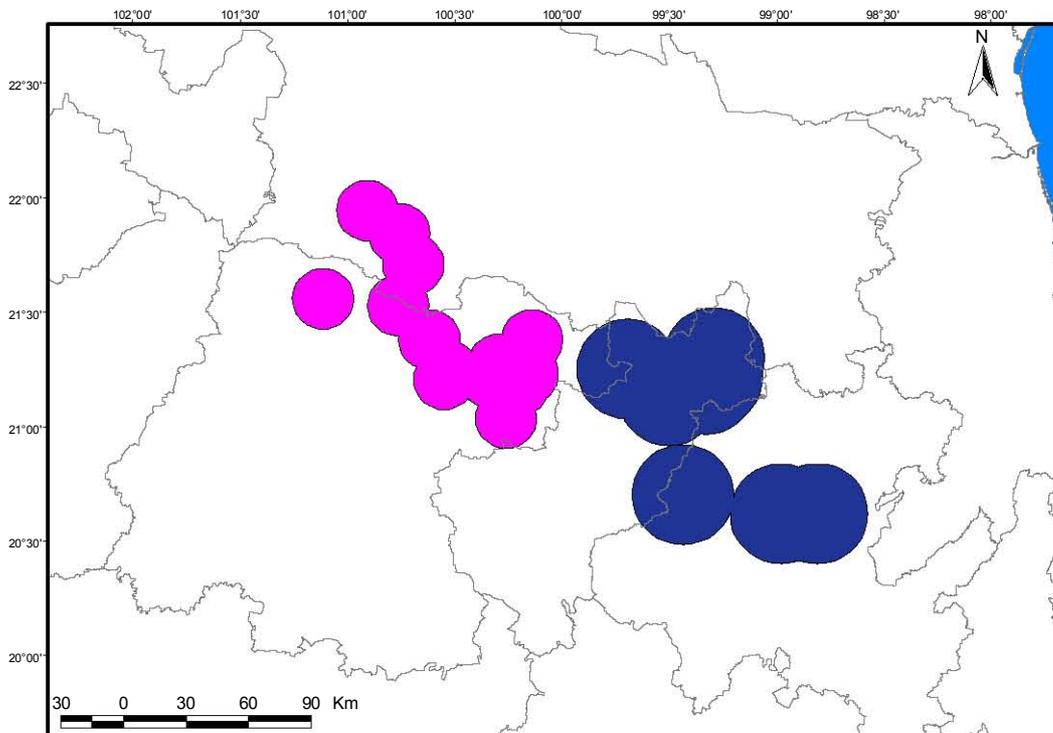


Figura 10. Áreas de distribución de ■ *Mammillaria muehlenpfordtii* y ■ *Neobuxbaumia polylopha*.

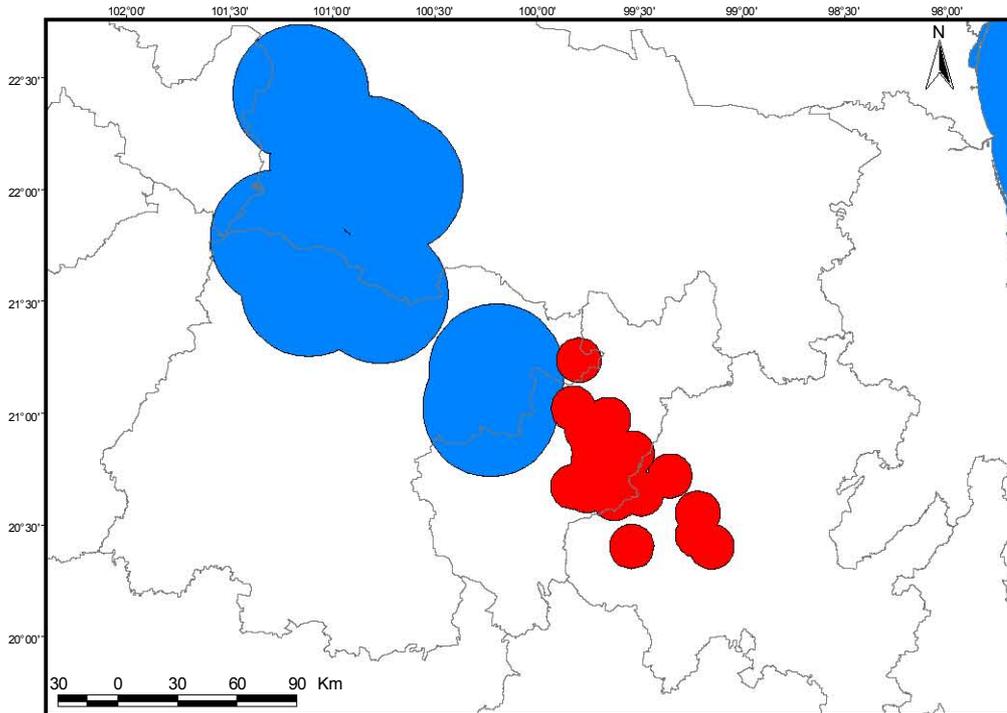


Figura 11. Áreas de distribución de ■ *Mammillaria decipiens* ■ *Thelocactus leucacanthus*

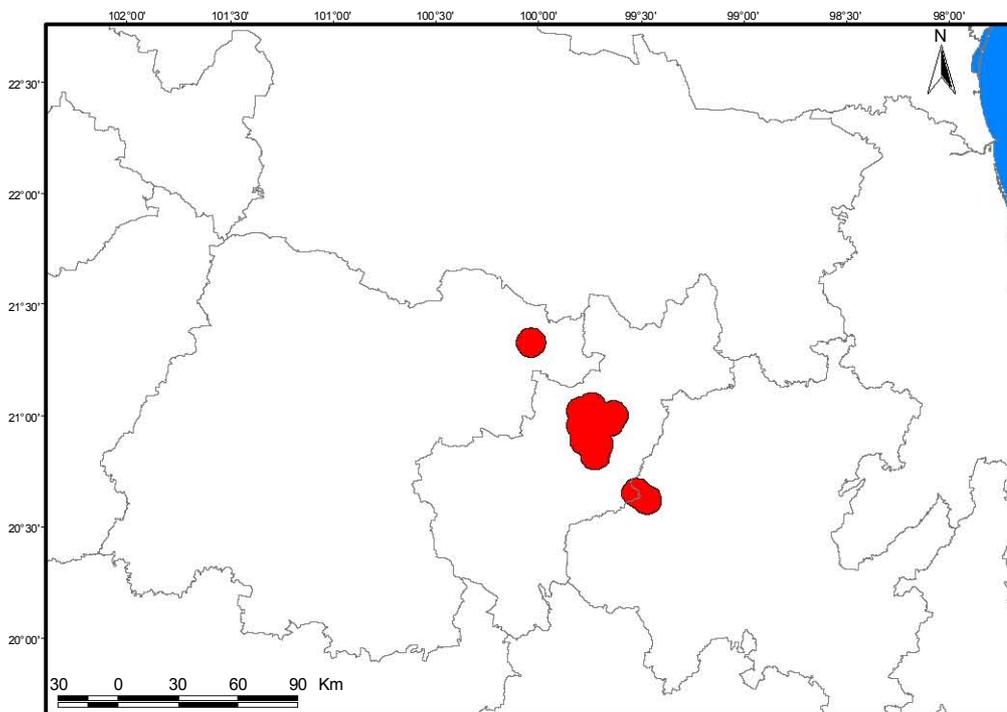


Figura 12. Área de distribución de *Strombocactus disciformis*.

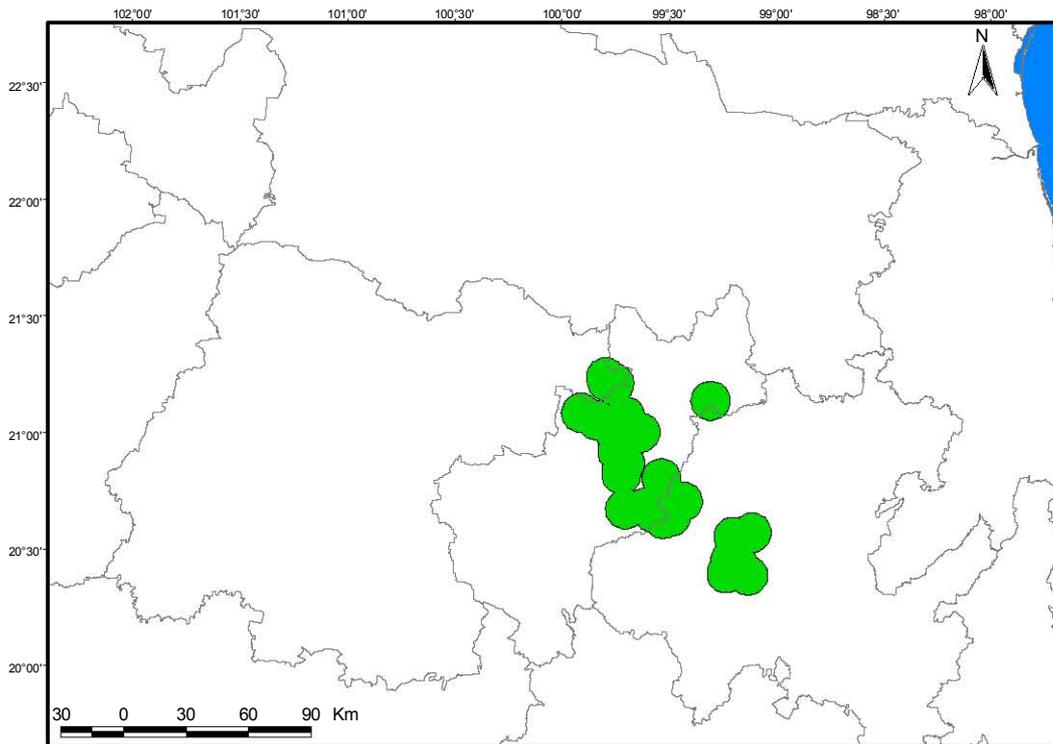


Figura 13. Área de distribución de *Mammillaria elongata*.

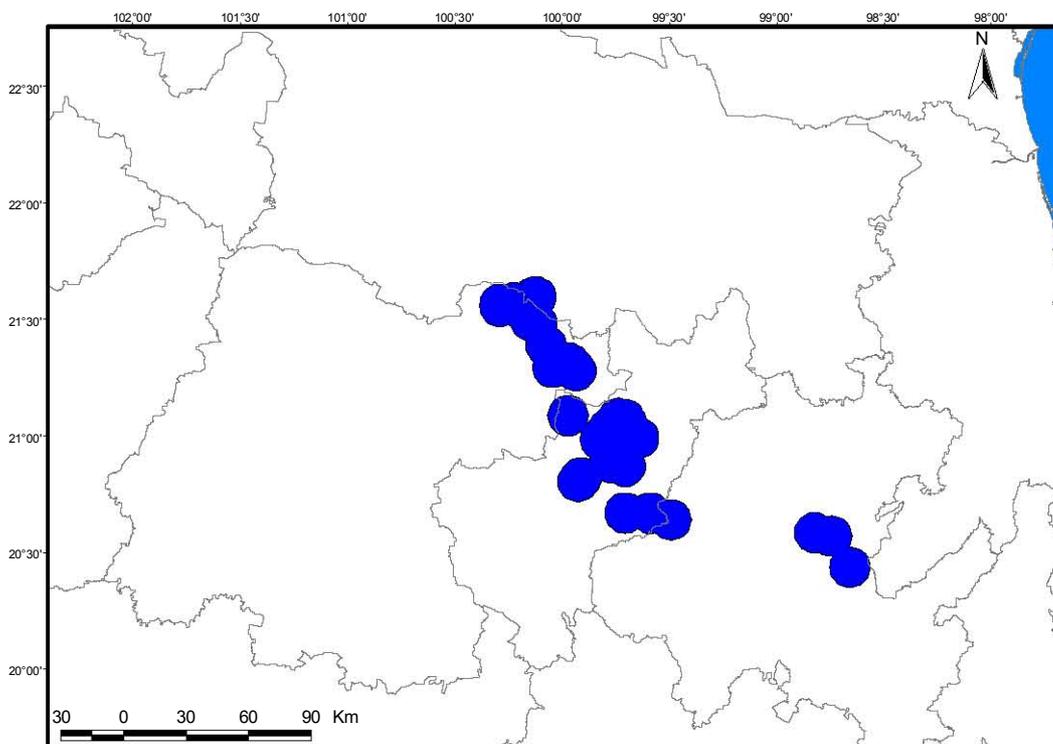


Figura 14. Área de distribución de *Astrophytum ornatum*.

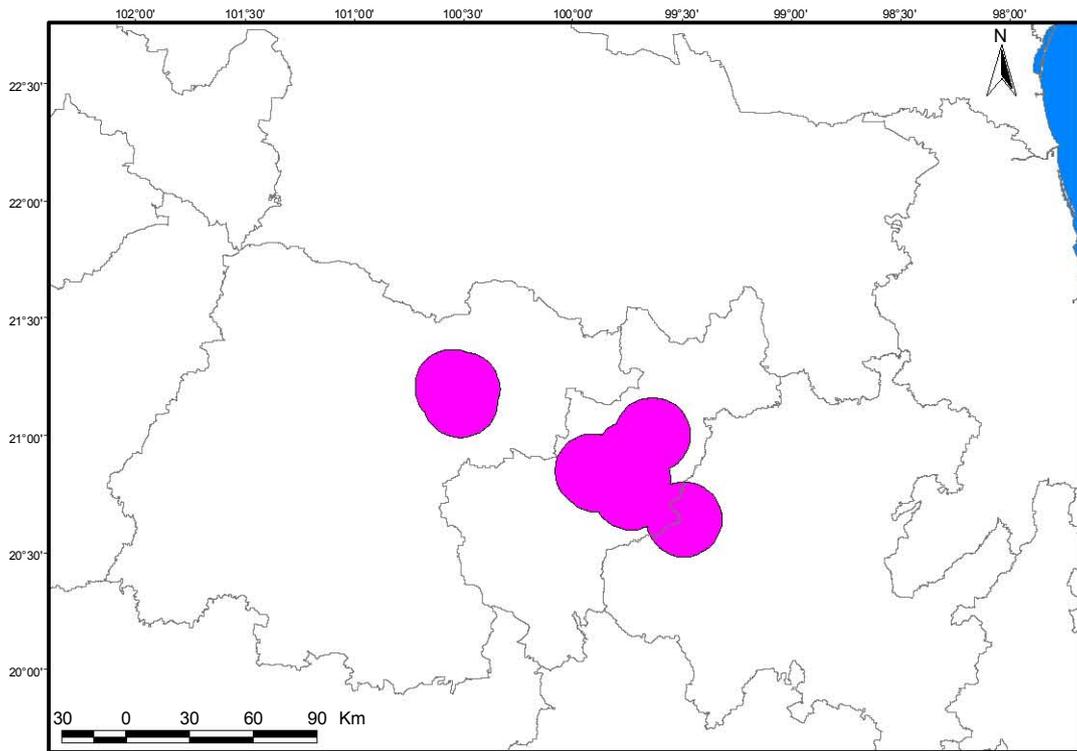


Figura 15. Área de distribución de *Mammillaria perbella*.

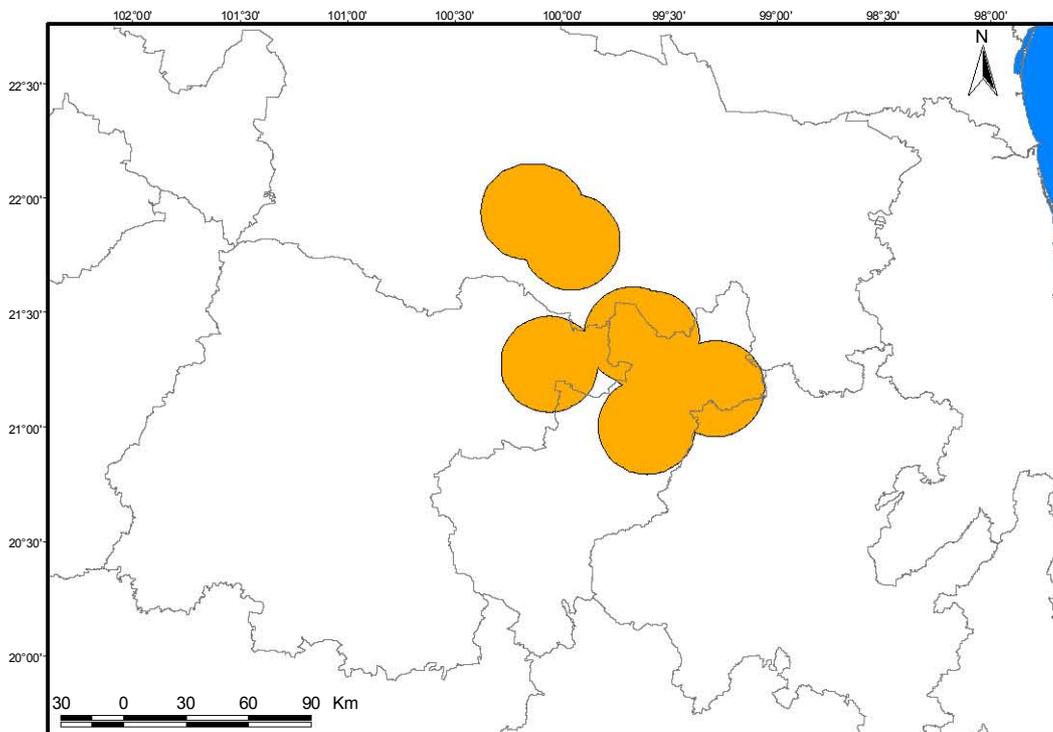


Figura 16. Área de distribución de *Coryphantha jalpanensis*.

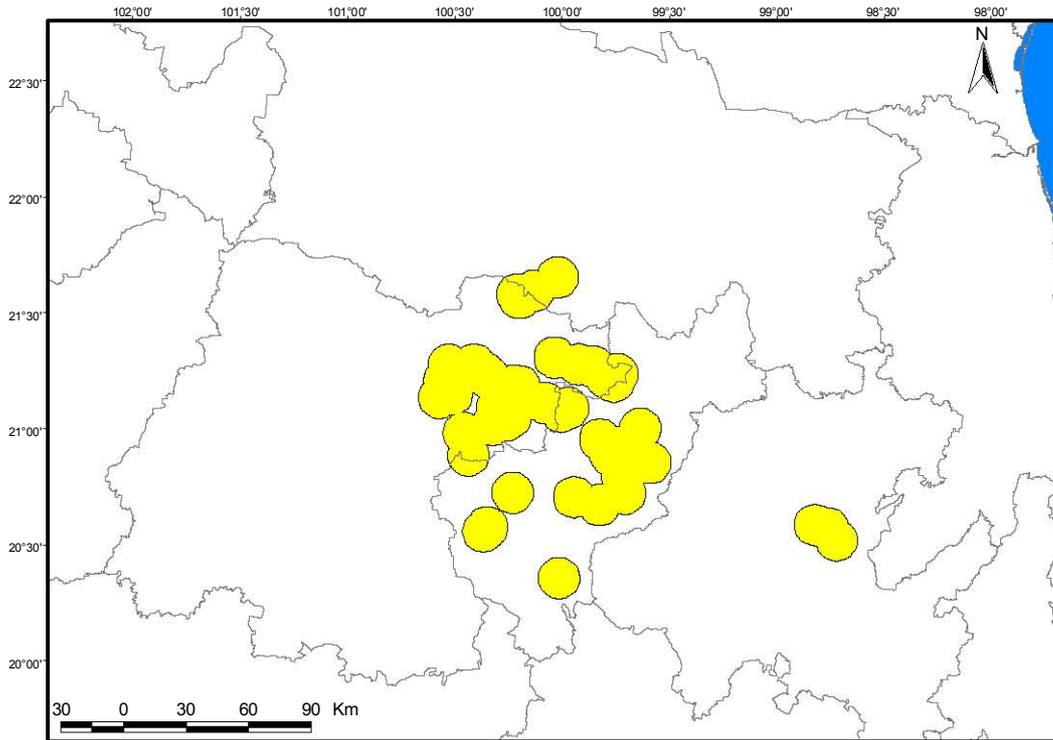


Figura 17. Área de distribución de *Coryphantha erecta*.

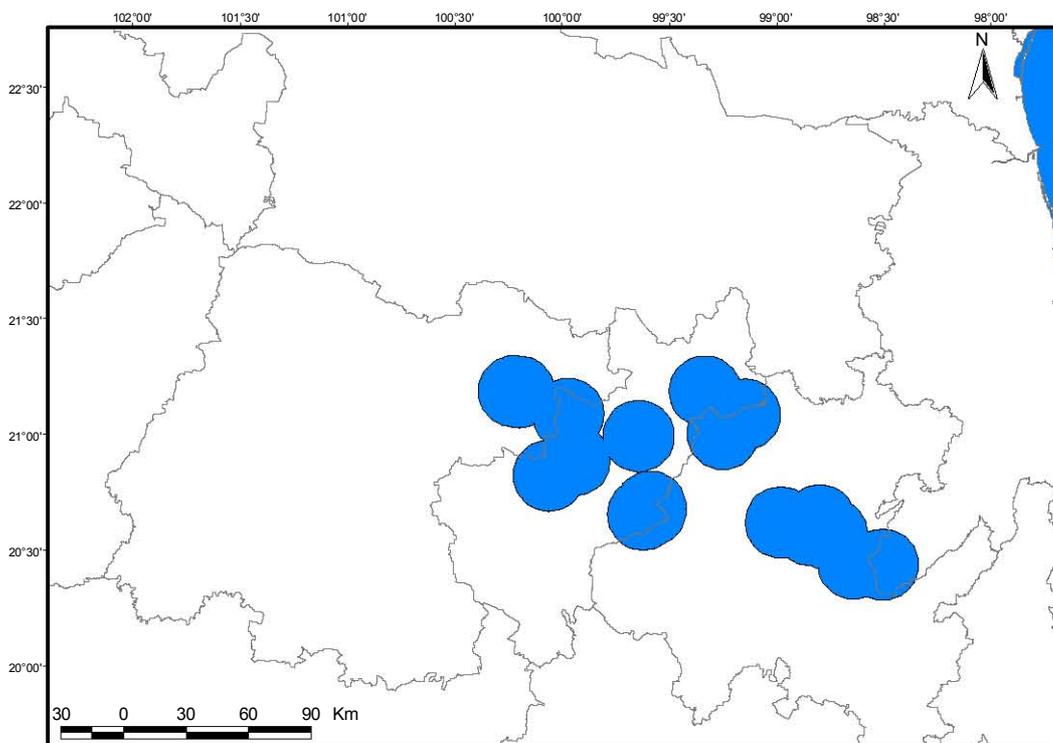


Figura 18. Área de distribución de *Mammillaria longimamma*.

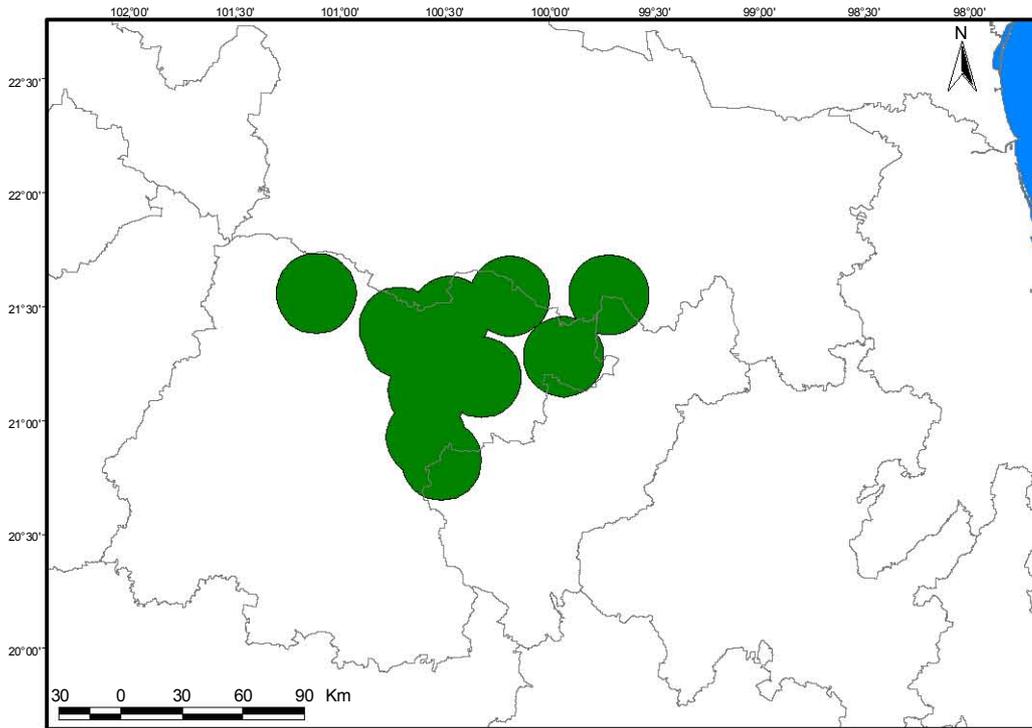


Figura 19. Área de distribución de *Mammillaria gigantea*.

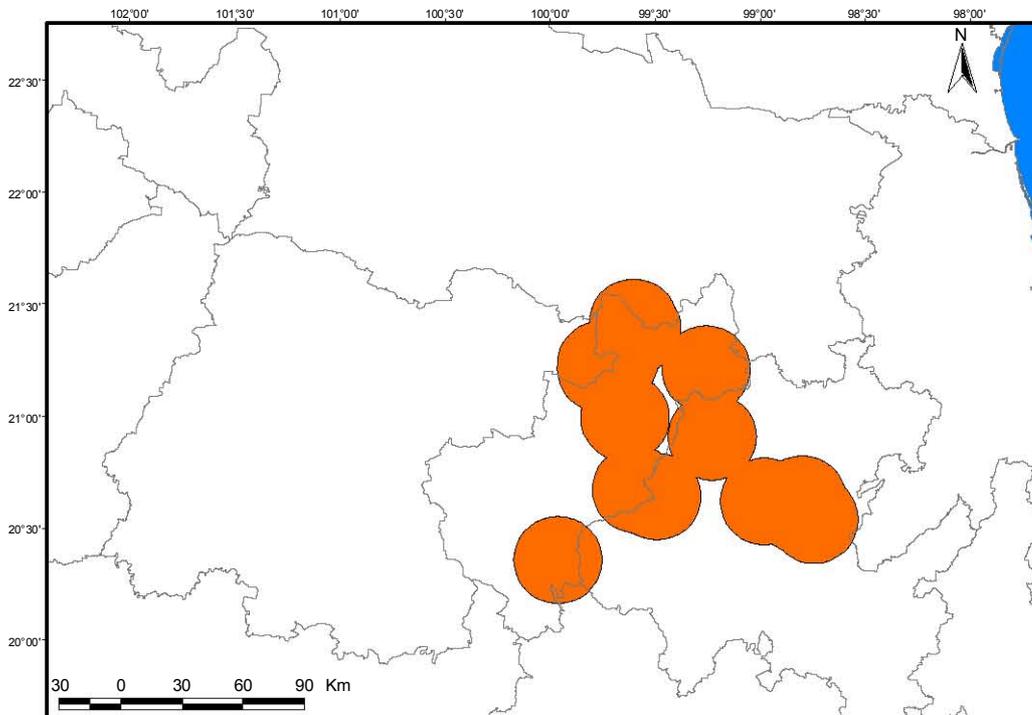


Figura 20. Área de distribución de *Ferocactus glaucescens*.

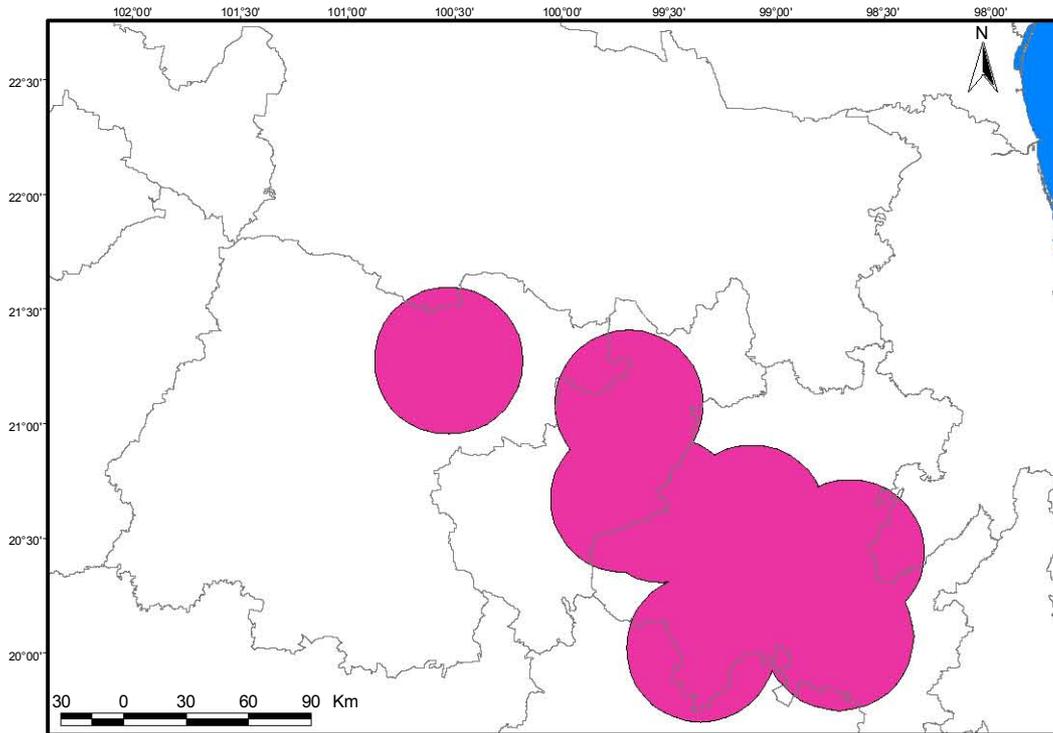


Figura 21. Área de distribución de *Coryphantha octacantha*.

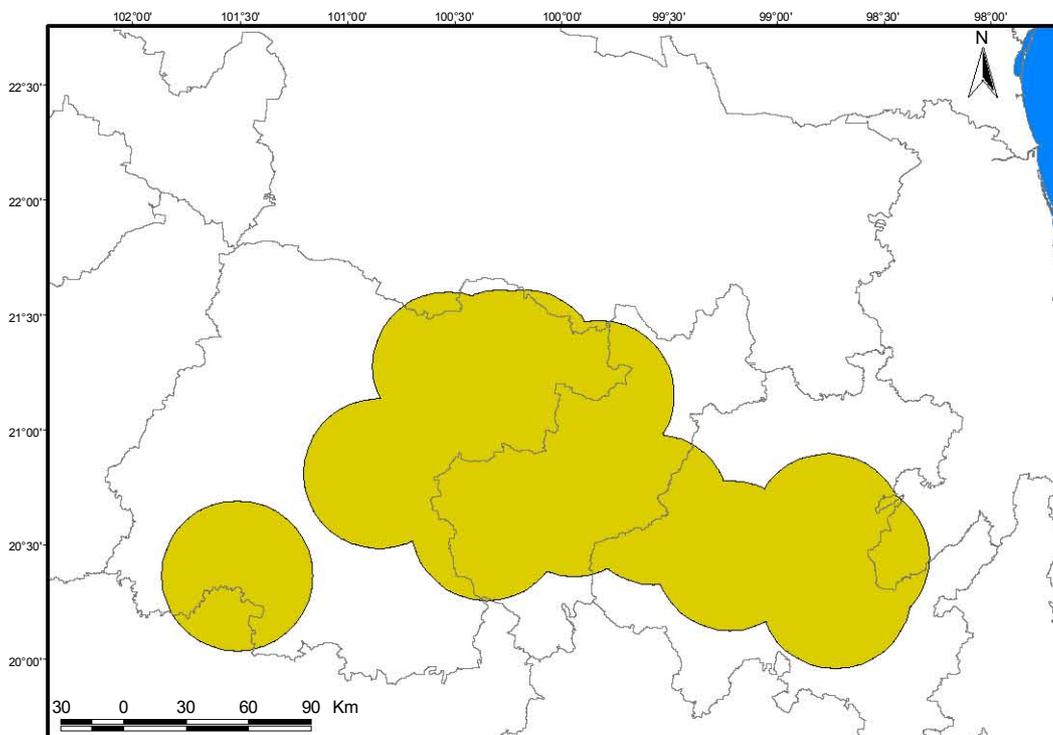


Figura 22. Área de distribución de *Mammillaria polythele*.

La sobreestimación en las especies que presentan pocos puntos está dada por la gran distancia que existe entre estos. También habría que considerar en algunos casos una posible subestimación dada por un submuestreo en el área de estudio, especialmente en algunas zonas de difícil acceso, donde es necesario realizar un mayor esfuerzo de recolecta. Consideramos que el MPM de Rappoport no tiene un uso tan generalizado, debido a que tiende a sobrestimar las áreas.

En la Figura 6 y Cuadro 3, observamos que en las especies que no poseen los tres puntos mínimos necesarios para formar el árbol de distancia mínima (p. ej., *Mammillaria schwarzii*, *M. zeilmanniana*, *Turbinicarpus alonsoi*), también se hace evidente que las áreas están sobreestimadas, considerando que son especies con sólo una o dos localidades y que su área es mayor que algunas otras que tienen más puntos o localidades (p. ej., *Hamatocactus crassihamatus*, *Thelocactus hastifer*). Es posible obtener tamaños de áreas más pequeños y así ubicar a las especies en una categoría de conservación más adecuada, si en lugar de utilizar el promedio de los promedios (15.484 km) de todas las especies como radio, se usara sólo el de las especies con distancias medias más pequeñas, tal vez la primera mitad, una tercera parte o la de menor tamaño. El promedio de los promedios es una medida arbitraria que utilizamos con el fin de integrar al análisis a estas especies más amenazadas, que tienen prioridad para su conservación.

La distancia entre los puntos determina el tamaño de las áreas, como se observa al comparar dos especies que poseen la misma cantidad de registros para formar sus árboles de distancia mínima; los tamaños de sus áreas son diferentes debido a que las distancias medias entre sus puntos son distintas, como es el caso de *Coryphantha jalpanensis* y *Mammillaria rettigiana* (Cuadro 3).

La confiabilidad en la determinación del tamaño de las áreas de distribución y la de las áreas disyuntas, tiene que ver en gran medida con dos factores importantes: la escala utilizada y el esfuerzo de recolecta. Hay que considerar que en este sentido la región estudiada ha sido relativamente bien explorada, como lo demuestra el número de registros existentes (Cuadro 1).

Es común observar un patrón frecuente en las gráficas de distribuciones, en el que las especies con distribución estrictamente restringida conforman la mayoría y especies con distribución menos restringida la minoría (Wiley, 1988). Esto se cumple para las especies aquí estudiadas.

Las especies más importantes desde la perspectiva de su conservación son las que presentan tamaños de áreas de distribución pequeños. La media aritmética del tamaño de las áreas de distribución es un factor que se utiliza como criterio discriminador para dividir a las especies en endémicas (macroendémicas) y endémicas restringidas (microendémicas). Este criterio fue utilizado por Rappoport (1975) para determinar las especies microendémicas de los mamíferos de Norteamérica y por Flores-Villela (1991) para los anfibios y reptiles de México (Flores-Villela, 1996). En el presente estudio también se utilizó este mismo criterio para diferenciar a las especies de cactáceas microendémicas de las macroendémicas. En la Figura 23 se muestra la media aritmética del tamaño de las áreas de distribución de las especies de cactáceas, la cual es de 5338 km². Podemos observar que 26 especies se encuentran por debajo de la media, por lo que el 70.3% de las especies endémicas de la Subregión Meridional aquí estudiadas son consideradas como microendémicas, según este criterio.

Por otra parte, como se mencionó en los métodos, las áreas disyuntas se definen por la presencia de localidades específicas, separadas del resto por una distancia mayor a cuatro veces el radio. En el Cuadro 3 se muestra que ocho de las especies estudiadas presentan discontinuidades en sus áreas de distribución.

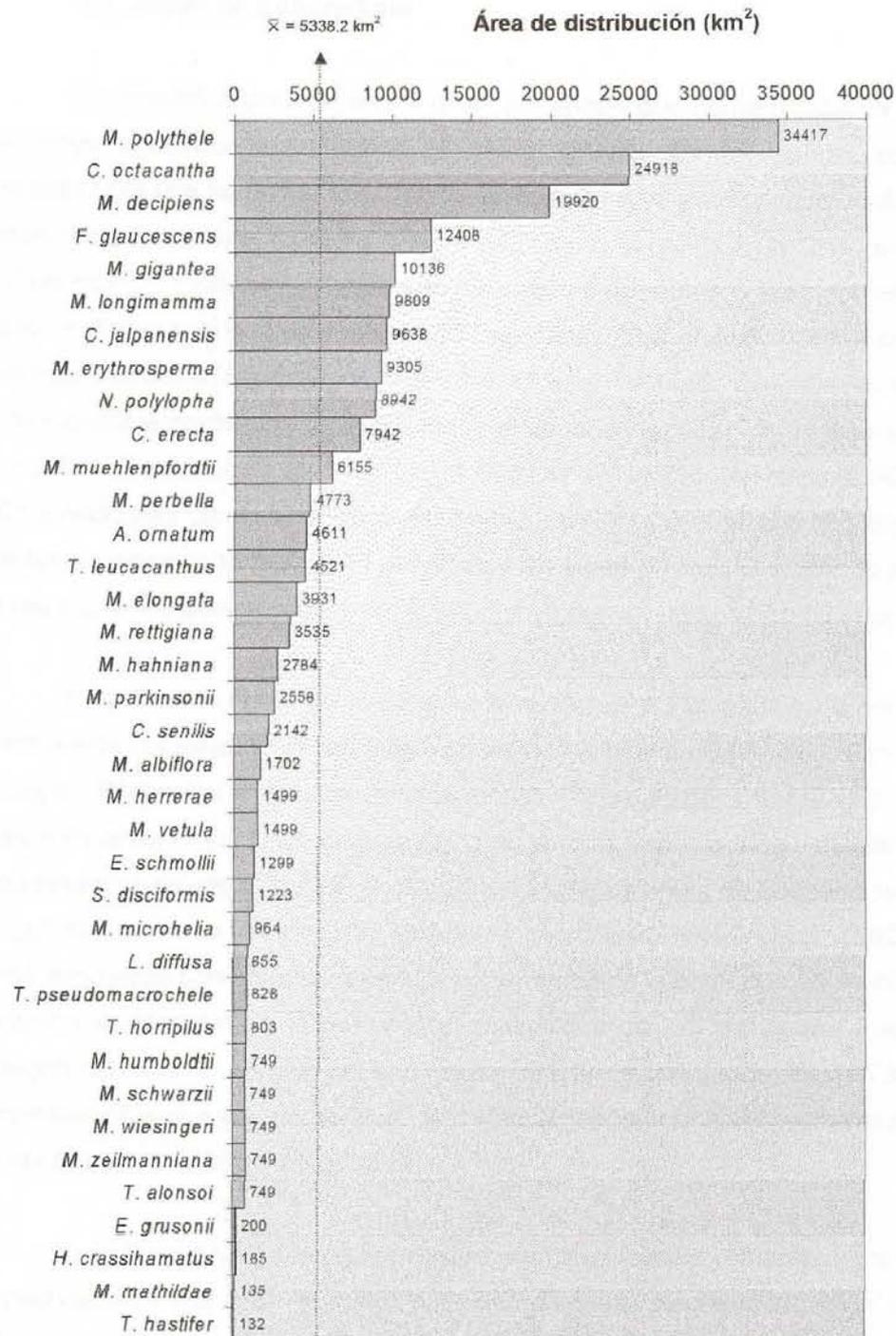


Figura 23. Tamaños relativos de las áreas de distribución de las especies en estudio. La media aritmética (\bar{x}) del tamaño de las áreas de distribución se muestra con la línea punteada (5338.2 km²).

3.4 Áreas de Endemismo

Se detectó el área de endemismo que contiene el número máximo de especies, por lo que se considera la más importante. Son 16 especies contenidas en esta área que se encuentra dividida en cuatro fragmentos, donde confluyen 14 especies en cada uno de estos (Figura 24). Como se indica en el Cuadro 4, de las 16 especies, 11 existen en común en los cuatro fragmentos, y las cinco restantes sólo se distribuyen en tres o menos. El fragmento C, es el único que contiene una especie exclusiva (*Mammillaria herrerae*). El área detectada ocupa en su totalidad una superficie aproximada de 15.4 km² y el tamaño de cada uno de los fragmentos en orden creciente es: 0.599 km² (A), 1.598 km² (B), 4.795 km² (C) y 8.392 km² (D), siendo este último el único dividido en 2 secciones, en las que la composición de las especies es la misma. El tamaño de las áreas se calculó sumando los píxeles que componen cada área, los cuales miden 447m x 447m cada uno.

Esta área de endemismo detectada, se encuentra ubicada en la porción centro-este del estado de Querétaro, en los municipios de Cadereyta, San Joaquín, Peñamiller y Pinal de Amoles, en los márgenes de la Sierra el Doctor y Sierra Pinal de Amoles. Se encuentra en zonas con climas áridos o semiáridos, con temperatura media de 22° C, precipitación media anual de 300 mm, suelos de origen sedimentario y matorrales xerófilos y micrófilos (Medellín-Leal, 1982). El área concuerda con algunos asentamientos humanos, siendo que en su interior existen tres asentamientos con un total aproximado de 145 habitantes. Fuera del margen del área, a una distancia no mayor de 3 km a la redonda, existen 33 asentamientos que van desde 3 a 1,411 habitantes, con un total aproximado de 5,444 habitantes (CONABIO, 2005).

Consideramos que esta área es de gran importancia y prioritaria para su conservación. Pese a su extensión considerablemente pequeña (15.4 km²), alberga el 43.2% de las especies estudiadas y se encuentra sujeta a una gran presión derivada de la intensa actividad antropogénica en la zona.

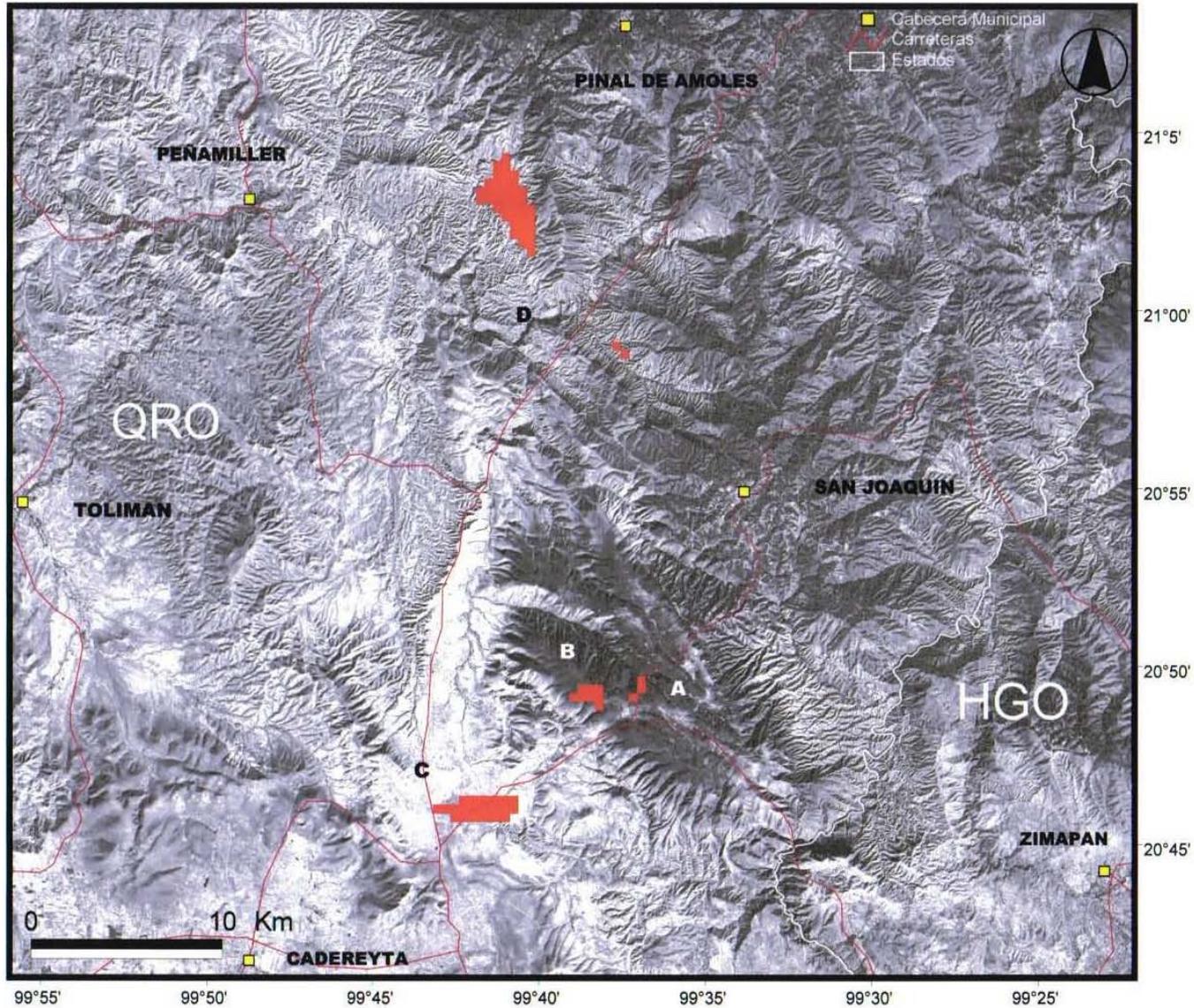


Figura 24. Área de endemismo con 16 especies. Cada fragmento del área está identificado por una letra.

Cuadro 4. Composición de especies de cada uno de los cuatro fragmentos que conforman el área de endemismo encontrada en el presente estudio, donde confluyen el mayor número de especies (16 spp.). Cada fragmento está compuesto por 14 especies y esta identificado por una letra en la Figura 24. Las especies que comparten entre sí estos cuatro fragmentos se encuentran marcadas con un asterisco (*).

ESPECIES	FRAGMENTOS			
	A	B	C	D
<i>M. polythele</i> *	+	+	+	+
<i>C. octacantha</i> *	+	+	+	+
<i>F. glaucescens</i> *	+	+	+	+
<i>M. longimamma</i> *	+	+	+	+
<i>C. jalpanensis</i>	+	+	-	+
<i>N. polylopha</i>	+	-	-	+
<i>C. erecta</i> *	+	+	+	+
<i>M. perbella</i> *	+	+	+	+
<i>A. ornatum</i> *	+	+	+	+
<i>T. leucacanthus</i> *	+	+	+	+
<i>M. elongata</i> *	+	+	+	+
<i>M. parkinsonii</i> *	+	+	+	+
<i>S. disciformis</i> *	+	+	+	+
<i>M. herrerae</i>	-	-	+	-
<i>E. schmollii</i>	+	+	+	-
<i>L. diffusa</i>	-	+	+	+

PRESENCIA	+
AUSENCIA	-

Los fragmentos A y B se encuentran en los cañones semiáridos, ubicados en el margen de la Sierra del Doctor. Al parecer concuerdan con zonas conservadas, sin una gran influencia aparente de cultivos y con algunos asentamientos cercanos, pero sin ninguno en su interior. El fragmento C está muy cerca de los anteriores, como a 9 km al suroeste, pero se ubica en una zona más árida y plana, aparentemente bastante perturbada; existen zonas agrícolas de temporal y un asentamiento de 10 habitantes en su interior, con algunos asentamientos cercanos. El fragmento D se encuentra ubicado en los cañones cercanos al margen de la Sierra Pinal de Amoles, como a 25 o 30 km aproximadamente al norte del fragmento anterior, en una zona aparentemente bien conservada. En el interior de la sección de mayor tamaño existen dos asentamientos, uno con 25 y otro con 110 habitantes. Existen algunos poblados próximos, pero no parece haber actividad agrícola.

Además detectamos las áreas de riqueza y endemismo donde de confluyen 13, 12, 11 y 10 especies. Las áreas que contienen el mismo número de especies se integraron para formar los grupos respectivos. Se detectó un grupo de 18 áreas donde confluyen 13 especies en cada una (Figura 25). En suma son 24 especies que están contenidas en este grupo de áreas, el cual ocupa una superficie de 709.1 km² en total. Una porción de estas áreas se encuentra ubicada al centro-este del estado de Querétaro, entre Peñamiller y San Joaquín, bordeando la Sierra del Doctor, hacia Pinal de Amoles. Otra porción se ubica entre Cadereyta (Qro.) y la presa de Zimapán (Hgo.); y por último otra porción aislada, de gran importancia, ubicada al noreste de Guanajuato, entre Xichú y Atarjea. Siguiendo el mismo patrón de análisis, se encontraron múltiples áreas donde confluyen 12 especies (Figura 26). En total son 25 especies contenidas en este grupo que ocupa una superficie de 917.3 km². También se encontraron múltiples áreas donde confluyen 11 especies en cada una (Figura 27), y en total son 26 especies contenidas en este grupo, que ocupa una superficie de 1,665 km². Y por último se encontraron múltiples áreas donde confluyen 10 especies en cada una (Figura 28), en total son 32 especies contenidas en este grupo, que ocupa una superficie de 2,727.8 km².

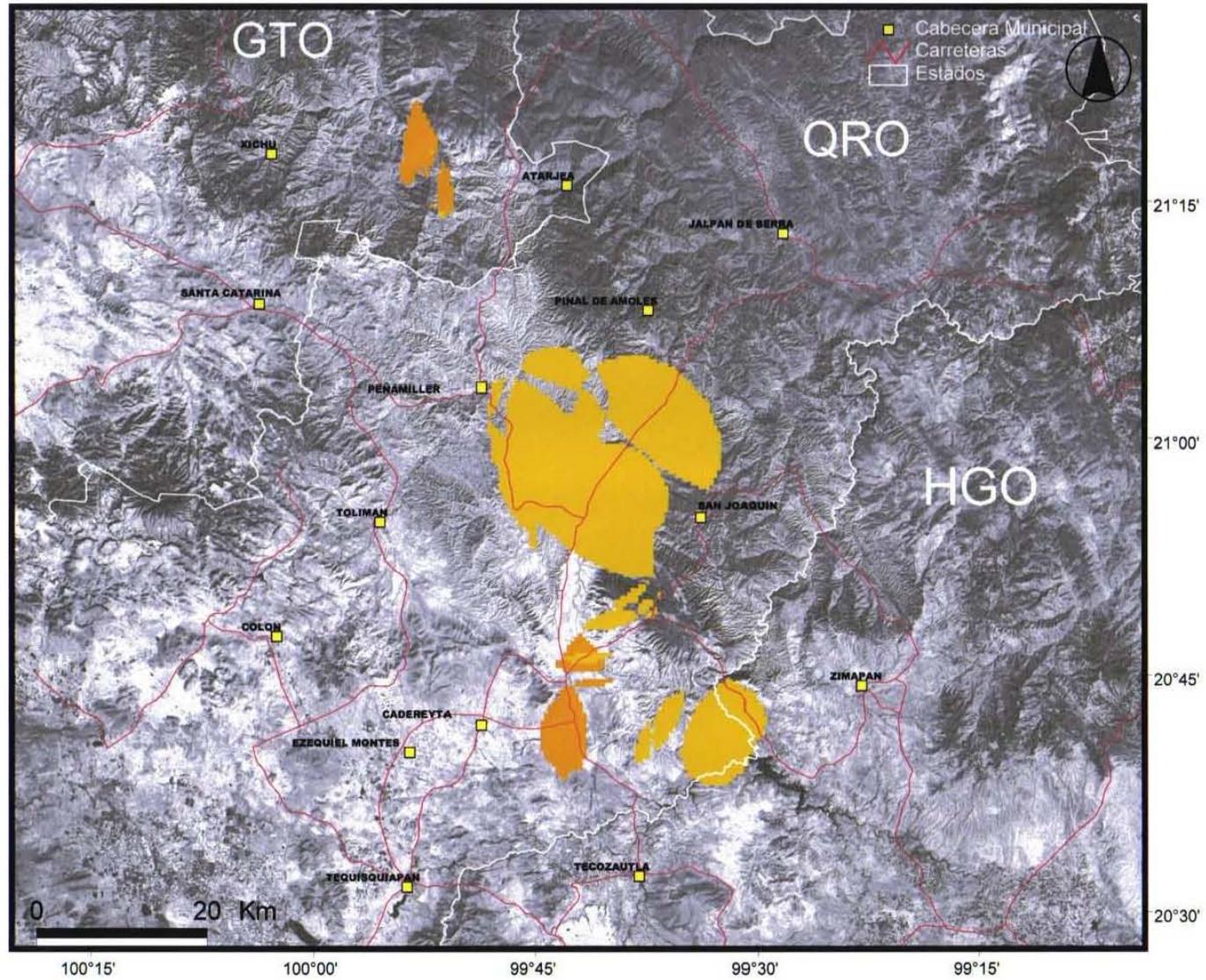


Figura 25. Grupo que contiene 24 especies, conformado por el conjunto de áreas donde confluyen 13 especies. Cada tono (2) representa un conjunto de áreas obtenidas de un listado diferente.

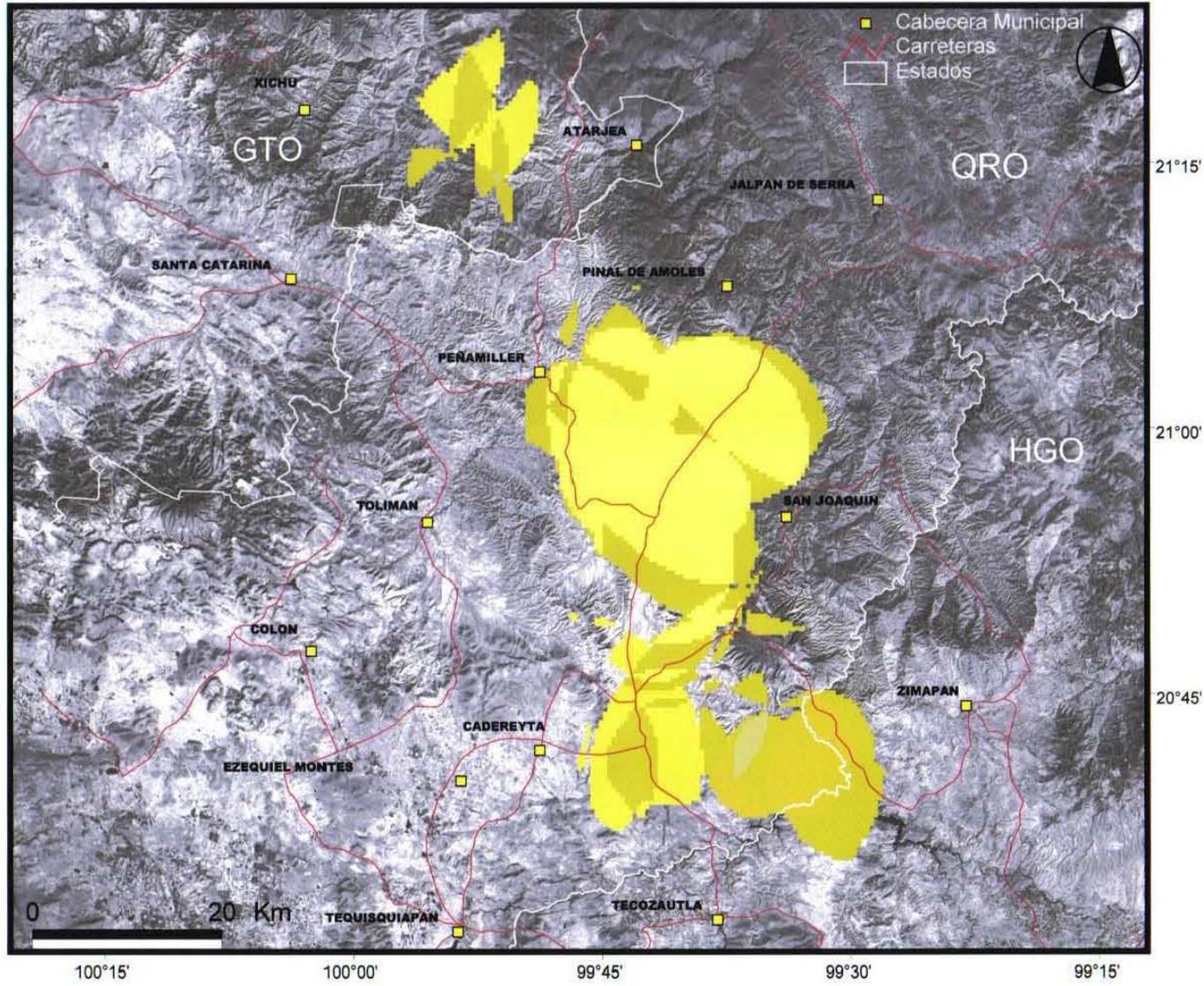


Figura 26. Grupo que contiene 25 especies, conformado por el conjunto de áreas donde confluyen 12 especies. Cada tono (5) representa un conjunto de áreas obtenidas de un listado diferente.

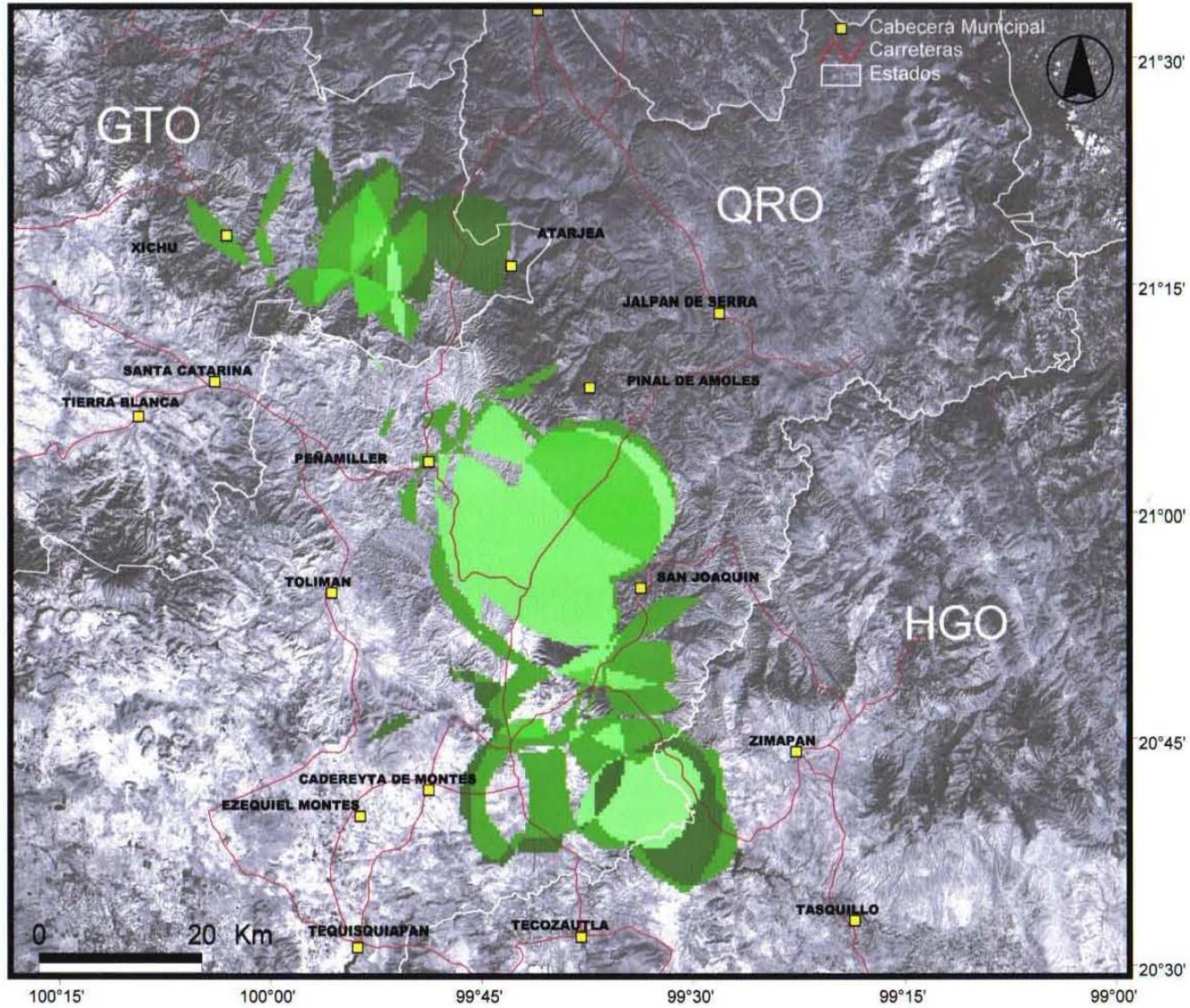


Figura 27. Grupo que contiene 26 especies, conformado por el conjunto de áreas donde confluyen 11 especies. Cada tono (5) representa un conjunto de áreas obtenidas de un listado diferente.

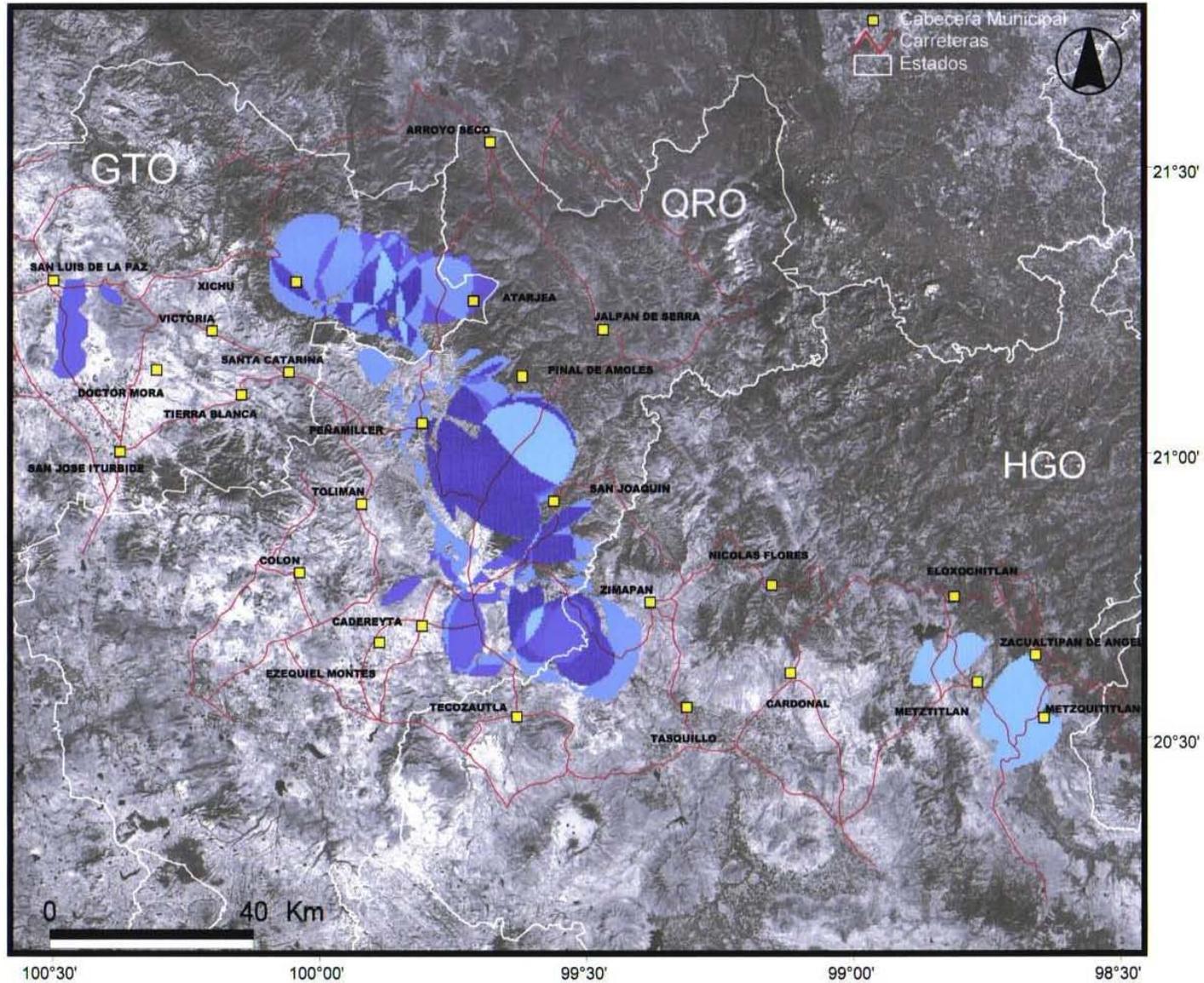


Figura 28. Grupo que contiene 32 especies, conformado por el conjunto de áreas donde confluyen 10 especies. Cada tono (5) representa un conjunto de áreas obtenidas de un listado diferente.

Las mayoría de las áreas donde confluyen 12, 11 y 10 especies se encuentran también en la porción central y centro-este del estado de Querétaro, entre los municipios de Pinal de Amoles, Peñamiller, San Joaquín y Tolimán; así como entre Cadereyta (Qro.) y Zimapán (Hgo.), y un grupo ubicado en la porción noreste de Guanajuato, entre los municipios de Xichú y Atarjea. El núcleo de áreas ubicado entre Cadereyta (Qro.) y Zimapán (Hgo.) es de gran importancia, ya que contiene cuatro especies exclusivas (*Echinocereus schmollii*, *Echinocactus grusonii*, *Thelocactus hastifer*, *Turbinicarpus pseudomacrocchelle*). De igual forma, el núcleo de áreas ubicado entre Xichú y Atarjea, en Guanajuato, contiene cuatro especies exclusivas (*Mammillaria erythrosperma*, *M. hahniana*, *M. vetula*, *Turbinicarpus alonsoi*).

Para el grupo de áreas compuestas por 10 especies, existen tres áreas de gran importancia aisladas del resto. Dos de éstas se encuentran en Hidalgo, donde la de menor tamaño se ubica en el municipio de Metztitlán y cuenta con una superficie de 93.5 km², siendo *Mammillaria humboldtii* una especie exclusiva de esta área. La de mayor tamaño se ubica en el municipio de San Agustín Metzquititlán y cuenta con una superficie de 237.6 km², siendo *Mammillaria wiesingeri* una especie exclusiva de esta área (Figura 28). Además, estas dos áreas comparten exclusivamente entre sí las especies *Turbinicarpus horripilus* y *Cephalocereus senilis*. La tercer área se encuentra en Guanajuato, en el municipio de San Luis de la Paz; ésta tiene una superficie de 108.7 km² y está dividida en dos fragmentos que contienen la misma composición de especies (Figura 28), siendo *Mammillaria albiflora* y *Hamatocactus crassihamatus* especies exclusivas de ésta área. Estas tres áreas aisladas son de gran importancia para su conservación, ya que son núcleos de especies diferentes a las encontradas en la mayoría de las áreas detectadas.

Cinco especies (*Mammillaria mathildae*, *M. microhelix*, *M. rettigiana*, *M. schwarzii* y *M. zeilmanniana*) no quedaron integradas en ninguna de las áreas detectadas. Éstas se distribuyen al oeste de los núcleos de mayor concentración de especies, las dos primeras en Querétaro y el resto en Guanajuato. Se

encuentran aisladas de la mayoría de las especies, en áreas periféricas de las zonas áridas y semiáridas propiamente dichas, en zonas más húmedas y climáticamente diferentes ubicadas en la transición entre matorrales y bosques de junípero y encino. Consideramos que aunque las áreas de distribución de estas especies no concuerdan con las áreas de endemismo de mayor concentración de especies, son prioritarias para su conservación, ya que son especies que poseen un área de distribución estrictamente restringida.

En el Cuadro 5, se muestran las especies contenidas en cada uno de los grupos de áreas de riqueza y endemismo (16, 24, 25, 26, 32 spp.) conformados por el conjunto de áreas donde confluyen 14, 13, 12, 11 y 10 spp. respectivamente, así como las especies que comparten entre sí (16 spp.).

En la Figura 29 se muestra cartográficamente la integración de los grupos de áreas, donde se observa que están sucesivamente anidados, pero no en toda la extensión de las áreas. También se muestra una comparación con la delimitación actual de la Subregión Meridional, la cual se realizó con la distribución geográfica de las especies endémicas a ésta. La mayoría de las áreas de riqueza y endemismo incluyendo las de mayor importancia, se encuentran dentro de los límites de la Subregión. Las tres áreas aisladas donde confluyen 10 especies (San Luis de la Paz, Metztitlán y Metzquititlán), los fragmentos B y C del área de endemismo del género *Mammillaria*, así como cuatro de las cinco especies que quedaron fuera de estas áreas, con excepción de *Mammillaria microhelia*, se encuentran fuera de la delimitación de la Subregión Meridional.

Como se mencionó anteriormente, consideramos que esta delimitación de la Subregión Meridional podría ser actualizada y así posiblemente quedarán integradas las zonas antes mencionadas. Además, con esto se podrían decretar zonas de conservación basadas en la delimitación de la Subregión Meridional para proteger a las especies que se distribuyen dentro de ésta, ya que la mayoría se encuentran bajo una gran presión debido a la intensa actividad antropogénica.

Cuadro 5. Especies de cactáceas contenidas en cada grupo de áreas de riqueza y endemismo de la Subregión Meridional. Las especies que comparten entre sí todos los grupos se encuentran marcadas con un asterisco (*).

	ESPECIE	# Especies				
		10	11	12	13	14
1	<i>M. polythele</i> *	+	+	+	+	+
2	<i>C. octacantha</i> *	+	+	+	+	+
3	<i>M. decipiens</i>	+	+	+	+	-
4	<i>F. glaucescens</i> *	+	+	+	+	+
5	<i>M. gigantea</i>	+	+	+	+	-
6	<i>M. longimamma</i> *	+	+	+	+	+
7	<i>C. jalpanensis</i> *	+	+	+	+	+
8	<i>M. erythrosperma</i>	+	+	+	+	-
9	<i>N. polylopha</i> *	+	+	+	+	+
10	<i>C. erecta</i> *	+	+	+	+	+
11	<i>M. muehlenpfordtii</i>	+	+	-	-	-
12	<i>M. prebella</i> *	+	+	+	+	+
13	<i>A. ornatum</i> *	+	+	+	+	+
14	<i>T. leucacanthus</i> *	+	+	+	+	+
15	<i>M. elongata</i> *	+	+	+	+	+
16	<i>M. hahniana</i>	+	+	+	+	-
17	<i>M. parkinsonii</i> *	+	+	+	+	+
18	<i>C. senilis</i>	+	-	-	-	-
19	<i>S. disciformis</i> *	+	+	+	+	+
20	<i>M. albiflora</i>	+	-	-	-	-
21	<i>M. herrerae</i> *	+	+	+	+	+
22	<i>M. vetula</i>	+	+	+	+	-
23	<i>E. schmollii</i> *	+	+	+	+	+
24	<i>L. diffusa</i> *	+	+	+	+	+
25	<i>T. pseudomacrochele</i>	+	+	+	-	-
26	<i>T. horripilus</i>	+	-	-	-	-
27	<i>M. humboldtii</i>	+	-	-	-	-
28	<i>M. wiesingeri</i>	+	-	-	-	-
29	<i>T. alonsoi</i>	+	+	+	+	-
30	<i>E. grusonii</i>	+	+	+	+	-
31	<i>H. crassihamatus</i>	+	-	-	-	-
32	<i>T. hastifer</i>	+	+	+	+	-
		MAX				MIN
		32	26	25	24	16

PRESENCIA	+
AUSENCIA	-

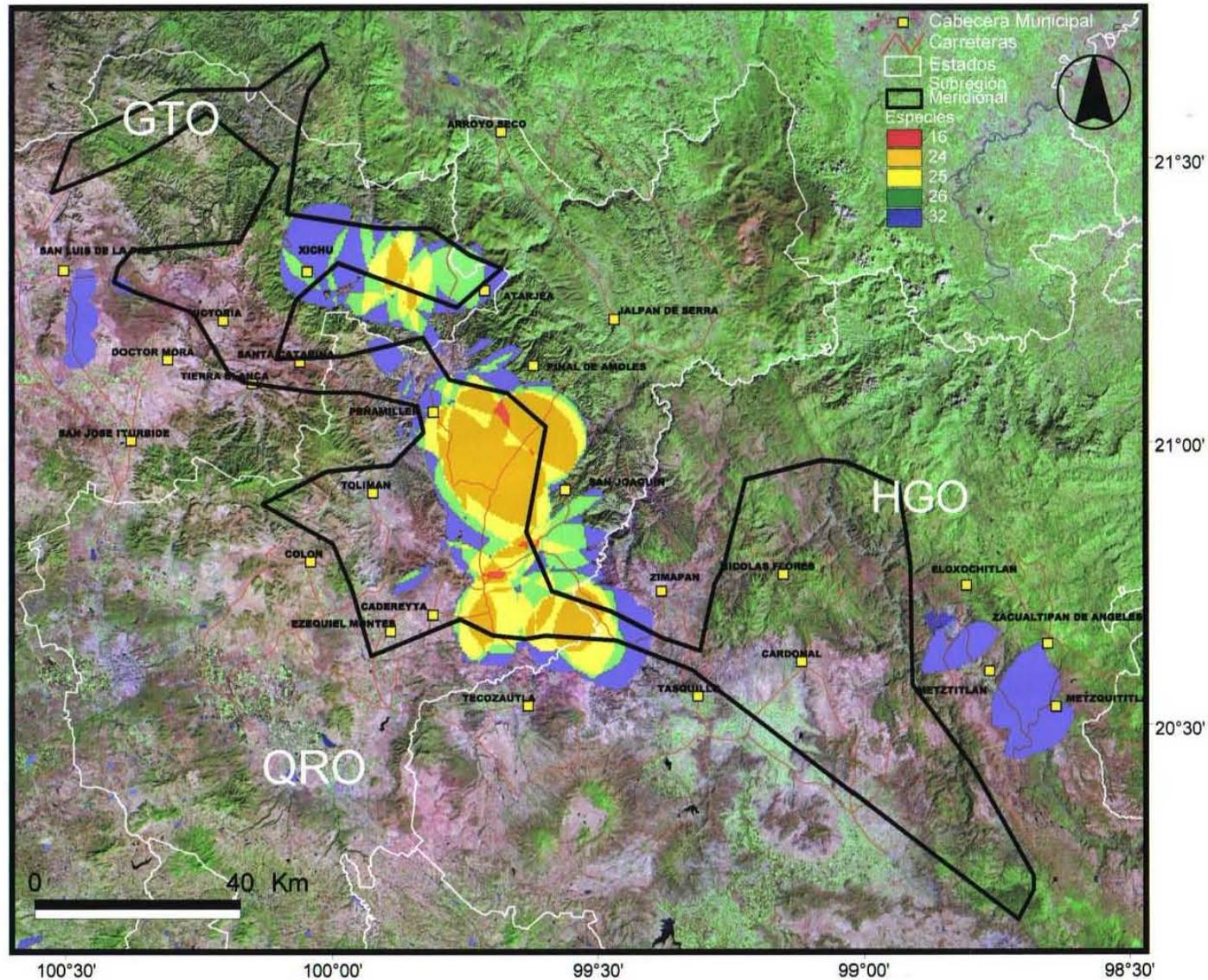


Figura 29. Sobreposición de los grupos de áreas de riqueza y endemismo (16, 24, 25, 26, 32 spp.) y la delimitación actual de la Subregión Meridional del Desierto Chihuahuense, tomado de Hernández y Gómez - Hinostroza (2005) .

3.5 Áreas de Endemismo del Género *Mammillaria*

En el análisis que se realizó específicamente para encontrar las áreas de endemismo, con las 20 especies exclusivas del género *Mammillaria*, se detectó un área de endemismo, la cual contiene el número máximo de especies y se considera la más importante. Son 10 especies contenidas en esta área que se encuentra dividida en tres fragmentos, donde confluyen 7 especies en cada uno de estos (Figura 30), lo cual representa el 50% de las especies del género. Las especies que están presentes en estos fragmentos se muestran en el Cuadro 6. De las 10 especies, cuatro existen en común en los tres fragmentos, y las seis restantes se distribuyen en dos o uno. Sólo dos fragmentos contienen especies exclusivas, el fragmento A contiene a *Mammillaria erythrosperma* y *Mammillaria hahniana*, y el fragmento C contiene a *Mammillaria albiflora*. Esta área detectada ocupa en total una superficie aproximada de 328.9 km² y el tamaño de cada uno de los fragmentos en orden creciente es: 1.4 km² (A), 51.2 km² (B) y 276.3 km² (C).

Podemos observar que esta área de endemismo de especies del género *Mammillaria*, se encuentra, como esperábamos, en la porción noreste del estado de Guanajuato. El fragmento A se ubica cerca de Xichú, rumbo a Atarjea. Hacia el oeste, ubicadas entre los municipios de Doctor Mora y San Luis de la Paz, se encuentran los fragmentos B y C, los cuales están muy cercanos entre sí.

Esta área de endemismo detectada, está ubicada en las zonas con los climas más áridos, con la temperatura media más alta (23° C), una precipitación media anual menor (250 mm), suelos de origen sedimentario y presencia de matorrales xerófilos y micrófilos (Medellín-Leal, 1982). El área coincide con algunos asentamientos humanos, existiendo en el interior de ésta 88 asentamientos con un total de 24,442 habitantes aproximadamente. Fuera del margen del área, a una distancia no mayor de 3 km a la redonda, existen 92 asentamientos que van desde 5 a 42,588 habitantes, con un total aproximado de

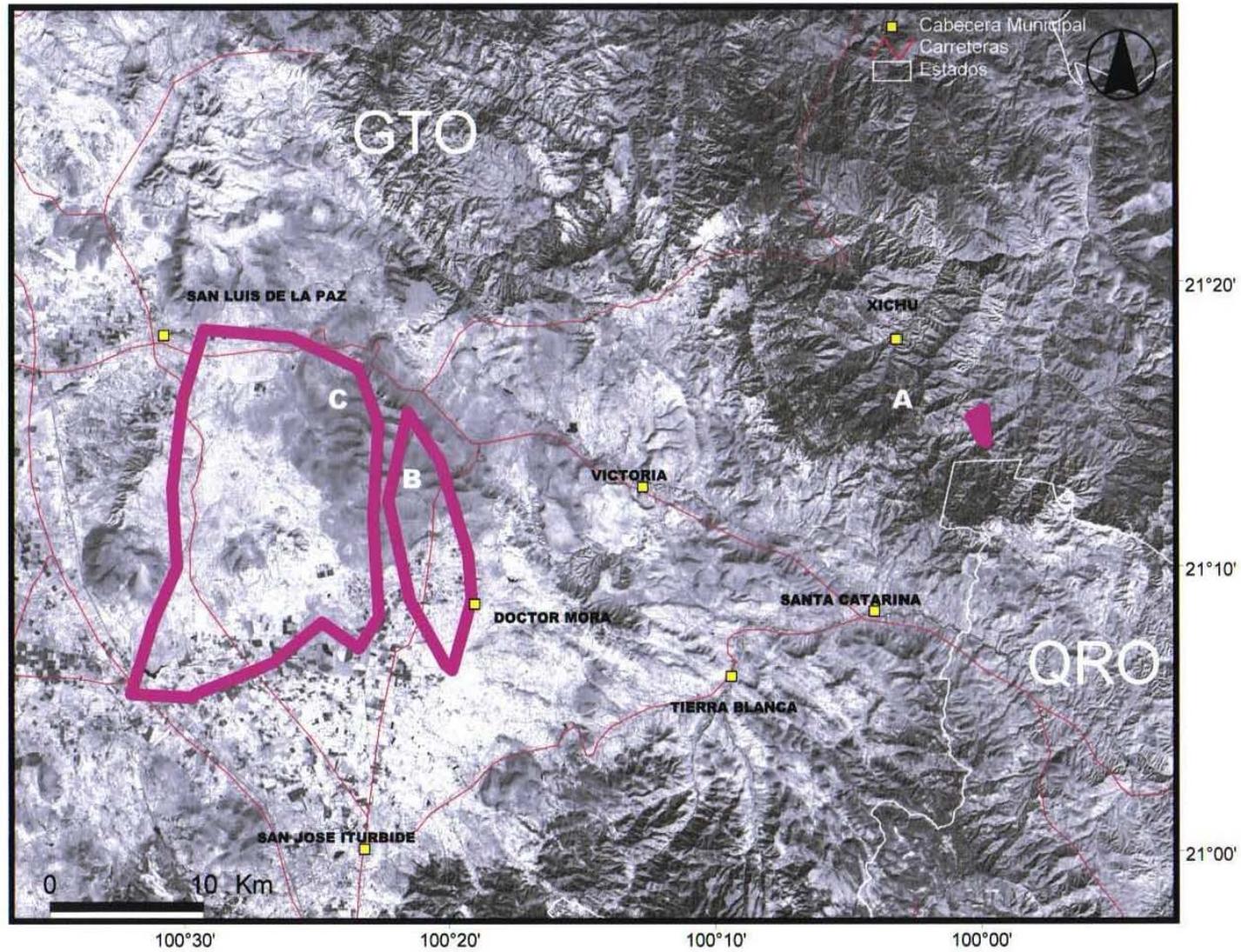


Figura 30. Área de endemismo del género *Mammillaria*, con 10 especies. Cada fragmento del área está identificado por una letra.

Cuadro 6. Composición de especies de cada uno de los tres fragmentos que conforman el área de endemismo exclusiva del género *Mammillaria*, encontrada en el presente estudio, donde confluyen el mayor número de especies (10 spp.). Cada fragmento está compuesto por 7 especies y está identificado por una letra en la Figura 30. Las especies que comparten entre sí estos tres fragmentos se encuentran marcadas con un asterisco (*).

ESPECIES	ÁREAS		
	A	B	C
<i>M. herrerae</i>	-	+	+
<i>M. albiflora</i>	-	-	+
<i>M. perbella</i>	-	+	+
<i>M. muehlenpfordtii*</i>	+	+	+
<i>M. gigantea*</i>	+	+	+
<i>M. decipiens*</i>	+	+	+
<i>M. polythele*</i>	+	+	+
<i>M. longimamma</i>	+	+	-
<i>M. erythrosperma</i>	+	-	-
<i>M. hahniana</i>	+	-	-

PRESENCIA	+
AUSENCIA	-

63,077 habitantes. En total son por lo menos 87,519 habitantes con influencia en esta área (CONABIO, 2005), por lo que se encuentran sujetas a una gran presión derivada de la intensa actividad antropogénica en la zona.

El fragmento A está ubicado en la zona más conservada, sin influencia agrícola y con un asentamiento de 131 habitantes en su interior. Por su parte, el fragmento B está ubicado en una zona bastante perturbada, pues la mitad consiste de zonas agrícolas y la otra mitad corresponde a una zona aparentemente menos perturbada de matorral xerófilo, compuesta por cerros con bastante influencia agrícola en las zonas bajas. Existen 14 asentamientos en su interior, con un total de 2,915 habitantes. Por último, el fragmento C es el que se encuentra en la zona de mayor perturbación antropogénica, la mayor parte de su superficie consiste de zonas agrícolas y existen 74 asentamientos en su interior, con un total de 21,396 habitantes. Sólo una parte del fragmento se encuentra en zonas menos perturbadas, en cerros con vegetación aparentemente más conservada con influencia agrícola en las partes más bajas.

Al igual que en el análisis realizado para las 37 especies endémicas de la Subregión Meridional, resultaron ser las mismas cinco especies (*Mammillaria rettigiana*, *M. microhelia*, *M. schwarzii*, *M. zeilmanniana* y *M. mathildae*) las que no quedaron integradas en ninguna de las áreas de endemismo identificadas. Estas cinco especies se distribuyen al oeste, suroeste y sureste con respecto a los núcleos de mayor concentración de especies del género, en áreas climáticamente diferentes. Consideramos importante realizar un estudio detallado de la distribución de todas las especies del género en la región, para conocer más a fondo este centro de distribución.

El área de endemismo encontrada para el género *Mammillaria* se ubica en una zona conocida por la abundancia de especies del género. El análisis de estas especies es muy interesante, debido a que refuerza la propuesta de Bárcenas (1999), que considera a la Subregión Meridional y, en especial el estado de Guanajuato, como el posible centro de distribución más importante del género

Mammillaria a nivel global. Claramente el área antes citada es la de mayor importancia para el género y es prioritaria para su conservación.

3.6 Implicaciones para la Conservación

El estado de conservación en el que se encuentran las 37 especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional de la RDCh, según tres diferentes organizaciones dedicadas a la conservación de las especies, se muestra en el Cuadro 7. Conforme a la Lista Oficial Mexicana de especies en peligro de extinción (SEMARNAT, 2001), nueve de estas especies se encuentran amenazadas, diez bajo protección especial y cinco en peligro, lo que en total corresponde a 23 especies, ya que *Mammillaria longimamma* se incluye en dos categorías (A y Pr). Según el Apéndice I de la Convención Internacional para el Comercio de especies Amenazadas (CITES, 1990), son cinco especies las que se encuentran incluidas. De acuerdo con la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2002), seis se encuentran en peligro crítico, una en peligro y siete se consideran vulnerables, dando un total de 13 especies (*Turbinicarpus pseudomacrochele* se incluye en dos categorías, CR y VU). En suma, son 26 de las 37 especies las que se encuentran incluidas en alguno de los listados.

La comparación entre las categorías de conservación en las que están catalogadas actualmente estas especies de cactáceas de la Subregión Meridional de la RDCh, según la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN), y las categorías obtenidas utilizando los tamaños de las áreas de distribución determinadas en el presente estudio, con base en los estándares que marca esta organización internacional, muestra ciertas diferencias (Cuadro 7), como se discute a continuación.

Uno de los criterios que considera la IUCN para ubicar a una especie en un determinado estado de conservación, es el tamaño de su área de distribución. Se considera que especies con un área de ocupación menor de 2,000 km², entrarían en la categoría de vulnerable (VU), menor a 500 km² correspondería a una especie

Cuadro 7. Lista de las especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional de la RDCh incluidas en el presente estudio y sus categorías de conservación. También se muestran las categorías según los tamaños de las áreas de distribución obtenidas en este estudio.

	ESPECIE	* NOM	**CITES	***IUCN	****
1	<i>Astrophytum ornatum</i>	A			
2	<i>Cephalocereus senilis</i>	A			
3	<i>Coryphantha erecta</i>				
4	<i>C. japonensis</i>				
5	<i>C. octacantha</i>				
6	<i>Echinocactus grusonii</i>	P		CR	EN
7	<i>Echinocereus schmollii</i>	P	I		VU
8	<i>Ferocactus glaucescens</i>				
9	<i>Hamatocactus crassihamatus</i>	A			EN
10	<i>Lophophora diffusa</i>	A		VU	VU
11	<i>Mammillaria albiflora</i>			CR	VU
12	<i>M. decipiens</i>	Pr			
13	<i>M. elongata</i>				
14	<i>M. erythrosperma</i>	A			
15	<i>M. gigantea</i>				
16	<i>M. hahniana</i>	A			
17	<i>M. herrerae</i>	P		CR	VU
18	<i>M. humboldtii</i>	A			VU
19	<i>M. longimamma</i>	A, Pr			
20	<i>M. mathildae</i>	P		VU	EN
21	<i>M. microhelia</i>	Pr		VU	VU
22	<i>M. muehlenpfordtii</i>				
23	<i>M. parkinsonii</i>	Pr			
24	<i>M. perbella</i>				
25	<i>M. polythele</i>				
26	<i>M. rettigiana</i>	Pr		VU	
27	<i>M. schwarzii</i>	Pr		CR	VU
28	<i>M. vetula</i>				VU
29	<i>M. wiesingeri</i>	Pr			VU
30	<i>M. zeilmanniana</i>	Pr		EN	VU
31	<i>Neobuxbaumia polylopha</i>				
32	<i>Strombocactus disciformis</i>	A	I		VU
33	<i>Thelocactus hastifer</i>	Pr		VU	EN
34	<i>T. leucacanthus</i>	Pr			
35	<i>Turbinicarpus alonsoi</i>		I	CR	VU
36	<i>T. horripilus</i>		I	VU	VU
37	<i>T. pseudomacrochele</i>	P	I	CR,VU	VU

* (**NOM**). Lista Oficial Mexicana de especies en peligro de extinción. NOM-059-ECOL (SEMARNAT, 2001). **A** = Amenazada, **Pr** = Bajo protección especial, **P** = En peligro.

** (**CITES**). Apéndice I de la Convención Internacional para el Comercio de especies Amenazadas (CITES, 1990). **I** = Apéndice I.

*** (**IUCN**). Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2002). **CR** = En peligro crítico, **EN** = En peligro, **VU** = Vulnerable.

****. Categorías de conservación según los tamaños de las áreas de distribución obtenidas en este estudio, conforme lo establecido por la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2002). **CR** = En peligro crítico <10 km², **EN** = En peligro < 500 km², **VU** = Vulnerable < 2000 km².

en peligro (EN), y menor de 10 km² se considera en peligro crítico (CR). Sin embargo, para categorizar el estado de conservación de las especies idealmente se requiere del conocimiento de algunos otros criterios, como fragmentación, densidades y tendencias poblacionales, etc.

En el Cuadro 7 observamos que el 35% (13 spp.) de las especies, se encuentran integradas actualmente en algún estado de conservación según la IUCN. En este estudio se ubicaron a 18 especies en algún estado de conservación de acuerdo al tamaño de sus áreas de distribución, representando el 49% de las especies estudiadas. Haciendo una comparación, observamos que son siete las especies que ubicamos en una categoría menor, tres se mantuvieron en la misma, dos en una mayor y una la perdió. Además, cabe resaltar que fueron seis especies las que no se encontraban en ninguna categoría de conservación y que entraron en alguna.

Lo mencionado con anterioridad no es una propuesta formal para modificar el estado de conservación asignado para las especies por los expertos de la IUCN, ya que además de la sobreestimación de las áreas de distribución antes mencionada, es necesario tomar en cuenta la dinámica poblacional, la densidad poblacional, la variabilidad genética, entre otros factores utilizados por esta organización. Sin embargo, consideramos que en una fase posterior de este estudio, una vez que se desarrolle un método para calcular el tamaño de las áreas de distribución que arroje resultados más convincentes, estaremos en la posición de hacer propuestas más sólidas, sólo con respecto al criterio del tamaño del área de distribución.

Las estimaciones de los tamaños de las áreas de distribución se podrían mejorar realizando cambios en el método utilizado, de modo que funcione de manera más adecuada para este grupo en particular, dadas sus características de historia de vida, demografía, reproducción dispersión y muchos otros factores que influyen en la distribución de estas especies. Es necesario tomar en cuenta variables como altitud, vegetación, clima entre otras, para determinar de manera

mas precisa las áreas de distribución de las especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional. Contar con la cartografía pertinente, seria de gran ayuda para eliminar las zonas de las áreas de distribución donde las condiciones no son favorables para que las especies se distribuyan. De esta manera se podrían reducir las áreas de distribución a las zonas donde predomine el hábitat indicado para cada especie, lo cual podría contrarrestar la sobreestimación derivada del método.

Algunos ejemplos de estudios realizados que han arrojado información valiosa sobre los patrones biogeográficos y que ha sido propuesta para tomarse en cuenta por la NOM, IUCN y CITES, con el fin de incorporarla en la categorización de las especies amenazadas, son los trabajos realizados por Luna et al. (2005) en plantas vasculares de bosques templados en México; Luna et al. (2004) en especies de la familia de plantas vasculares Ternstroemiaceae en México; Hernández et al. (2004b) en especies de cactáceas mexicanas, entre otros.

La Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas administra actualmente 154 áreas naturales de carácter federal que representan más de 18.7 millones de hectáreas. Desafortunadamente, la mayoría de estas áreas no se encuentran en realidad protegidas, ya que el saqueo y la deforestación aumentan dramáticamente y en muchos casos aumento aún más después de haber sido decretadas. La mayoría de estas áreas se encuentran sometidas a una fuerte influencia antropogénica, derivada de la agricultura, el pastoreo, la creciente sobrepoblación, deforestación, saqueo, entre muchas otras (CONAP, 2003).

Aunque las actividades que pueden llevarse a cabo en las ANP se establecen de acuerdo con la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente, están sujetas a regímenes especiales de protección, conservación, restauración y desarrollo, según categorías establecidas en la Ley (CONAP, 2003). Pero estas regulaciones no son suficientes, por lo que es necesario realizar un trabajo integral con las comunidades, aumentando el nivel de conciencia de la

población en cuanto a que las cactáceas son un componente vegetal de gran importancia. Con la propagación de estas especies mediante la creación de invernaderos se podrían comercializar las plantas, beneficiando económicamente a las comunidades. También se podrían reintroducir plantas en su hábitat natural. Las posibilidades de manejo y uso de muchas especies de cactáceas son una alternativa viable, por lo que es necesario conservarlas (Sheinvar, 2004; Hernández et al. 2001, 2005; Hernández y Bárcenas, 1995,1996).

En la Figura 31 se muestra una comparación entre las Áreas Naturales Protegidas (ANP), las Regiones Terrestres Prioritarias para conservación (RTP) y las áreas detectadas en este estudio. La Reserva de la Biosfera Sierra Gorda en el estado de Querétaro, incluye en su extremo suroeste una extensión de zonas semiáridas y es el ANP más cercana al área de mayor riqueza y endemismo detectada en este estudio. Observamos que solamente una pequeña porción del área de endemismo detectada, que incluye la sección de mayor tamaño del fragmento D se encuentra dentro de los límites de la reserva. Los otros fragmentos del área se encuentran hacia el sur de la reserva. De igual forma, sólo una porción de los demás grupos de áreas de riqueza y endemismo se encuentran dentro de los límites de la reserva.

Por otra parte podemos observar que dos de las tres áreas satélite detectadas que contienen 10 especies cada una y que se ubican en el municipio de Metztitlán en el estado de Hidalgo, se encuentran dentro de los límites de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. La otra área satélite ubicada en el municipio de San Luis de la Paz en Guanajuato, no concuerda con ninguna ANP ó RTP, ni tampoco existe alguna cercana a esta.

La mayoría de las áreas detectadas no se encuentran contenidas dentro de alguna ANP o RTP, lo cual era de esperarse.

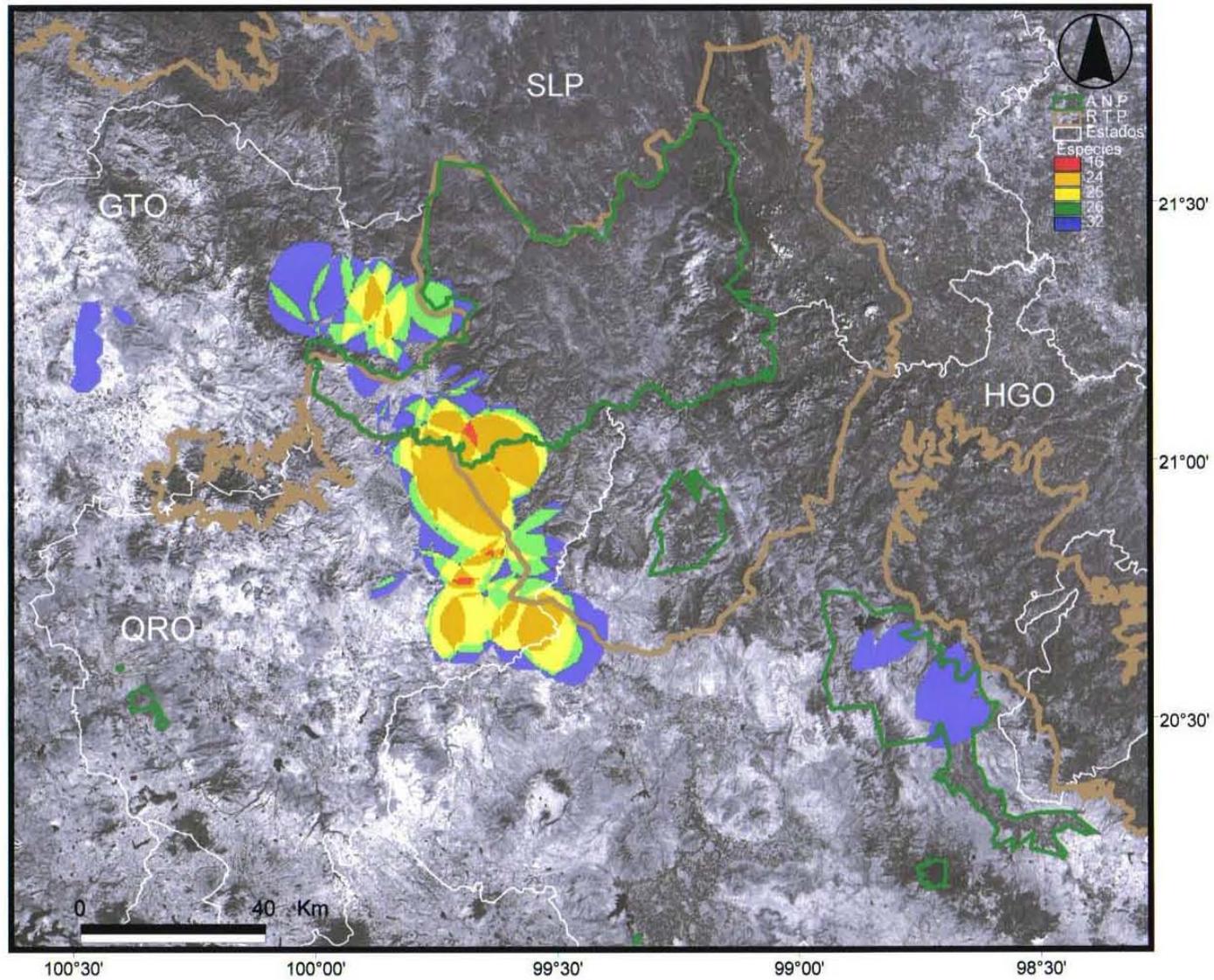


Figura 31. Comparación entre las áreas de riqueza y endemismo determinadas, las Áreas Naturales Protegidas (ANP) y las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP).

Existe una propuesta para realizar una reserva entre Cadereyta (Qro.) y Zimapán (Hgo.), incluyendo Tolimán, en el estado de Querétaro (Scheivar, 2004), lo cual contribuiría a la conservación de una porción de las áreas de mayor importancia.

Las áreas de riqueza y endemismo de cactáceas de la Subregión Meridional, detectadas en este estudio, concuerdan con algunos cuadrantes de gran riqueza de especies de la herpetofauna de México, así como con algunos de los cuadrantes que integran los centros de endemismo para este grupo, determinados por Ochoa (2003).

Con base en los resultados obtenidos en el presente estudio, consideramos necesario que se decreten zonas de conservación que integren estas áreas de riqueza y endemismo de cactáceas. El panorama ideal sería conservar todas las áreas encontradas, lo cual sería posible si por un lado, la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda extendiera sus límites más allá del cañón del río Moctezuma, en dirección hacia Zimapán en Hidalgo, o decretar otra área complementaria. Por otro lado, en el estado de Guanajuato se podría decretar una reserva que abarque la parte noreste del estado, integrando los municipios de Xichú, Atarjea y San Luis de la Paz, especialmente la zona colindante con la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda de Querétaro. Un corredor que abarque el margen de las sierras desde Guanajuato, pasando por Querétaro hasta la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán en Hidalgo, permitiría tener una mejor representación del hábitat en el que se distribuyen estas especies. Esto requeriría de un plan integral para la conservación de la Subregión Meridional, que integre las áreas donde se encuentran estos núcleos de riqueza y endemismo de especies de cactáceas, donde se tome en cuenta a las comunidades y se decreten zonas de conservación que no sólo sirvan para incrementar el número de ANP.

4 CONCLUSIONES

De los estados que conforman la Subregión Meridional, consideramos que Querétaro es el de mayor importancia, ya que en éste se encuentran distribuidas la mayoría de las especies endémicas de la Subregión. Querétaro posee el mayor número de registros (210), la mayor cantidad de especies endémicas de la Subregión (25 ssp.) y el mayor número de especies con distribución restringida a un solo estado (7 ssp.). Más aún, la mayoría de las áreas de distribución determinadas, y por consecuencia, la mayoría de las áreas de riqueza y endemismo se encuentran en este estado.

Guanajuato también es de gran importancia, ya que es el segundo estado más importante con respecto a lo mencionado anteriormente, y al menos la mitad de las especies del género *Mammillaria* analizadas en este estudio se distribuyen en el estado. Esto refuerza la propuesta de que Guanajuato es el centro de distribución más importante del género.

Consideramos que el tamaño de las áreas de distribución de las especies endémicas de cactáceas de la Subregión Meridional obtenidas en este estudio está sobreestimado por razones inherentes al propio método y posiblemente por la falta de muestreo en zonas no exploradas. Por lo tanto, la composición de especies y los tamaños de las áreas de mayor riqueza y endemismo se podrían considerar como aproximadas.

Consideramos que todas las especies estudiadas deberían estar protegidas de alguna manera; sin embargo, las especies prioritarias para conservar son las que poseen áreas de distribución más restringidas o microendémicas, es decir, las que se ubican por debajo de la media de las áreas de distribución (5338.2 km²).

Las áreas prioritarias para la conservación son, en primer lugar, el área de endemismo donde confluyen 16 especies (Figura 24), ya que es el área más pequeña con el mayor número de especies.

Además el grupo de áreas donde confluyen 13 especies, ya que se estaría conservando el área de endemismo detectada (16 spp.) y ocho especies más, con lo que se conservarían 24 especies.

También habría que considerar conservar las tres áreas que se encuentran aisladas del resto, en las cuales confluyen 10 especies, ya que aportarían seis especies más; dos exclusivas del área ubicada en San Luis de la Paz (Gto.), una exclusiva del área ubicada en Metztlán, otra exclusiva del área ubicada en Metzquitlán y dos más que comparten exclusivamente estas dos últimas áreas. Con esto se estarían conservando 30 especies.

Así mismo, el núcleo de áreas Cadereyta-Zimapán (Qro., Hgo.) es de gran importancia, ya que contiene cuatro especies exclusivas, así como el núcleo de áreas Xichú-Atarjea (Gto.), que contiene también cuatro especies exclusivas.

Sin embargo, dadas las características de las especies estudiadas (p. ej. especies endémicas con distribución restringida), no es aventurado proponer que el conjunto de las áreas determinadas ameritan acciones para su conservación. Por lo que consideramos de gran importancia conservar a todo el grupo de áreas donde confluyen 10 especies, ya que en éste se encuentran integrados todos los demás grupos, así como el área de endemismo detectada para todas las especies y el área de endemismo del género *Mammillaria*. Con esto se estarían conservando un total de 32 especies de cactáceas endémicas de la Subregión Meridional, así como una gran cantidad de especies asociadas a éstas, que comparten su distribución.

El presente estudio es un ejercicio de gran importancia y una primera aproximación para comprender a profundidad la distribución de las especies endémicas de la Subregión Meridional, así como para identificar las áreas de endemismo de especies de cactáceas; sin embargo, para hacer propuestas más sólidas sobre el estado de conservación de las especies y particularmente sobre las posibles estrategias para conservarlas, es necesario hacer algunas modificaciones en el método para estimar el tamaño de las áreas de distribución de las especies, con el fin de obtener resultados más apegados a la realidad y no tan sobrestimados, así como la integración de otros criterios utilizados para conservación. Una posibilidad es utilizar el método cartográfico modificado por Willis et al. (2003) o el método cartográfico por conglomerados, desarrollado recientemente por Hernández y Navarro (en preparación), el cual podría arrojar áreas más precisas.

Aunque también es posible determinar áreas de este tipo mediante otros programas, el método utilizado para determinar las áreas de endemismo, es un método desarrollado en este estudio, con la ayuda de un programa de computación que, pese a las limitaciones que tiene en cuanto al número de capas que puede manejar, consideramos de gran utilidad. El desarrollo de un programa con mayor capacidad permitiría realizar este mismo análisis en un solo corrimiento, analizando todas las especies al mismo tiempo, dejando de lado el correr tantos listados para encontrar el mayor número de especies que concurren en una determinada área. Esto también permitiría integrar más especies, lo cual sería de gran ayuda para extender este tipo de análisis a otras zonas de la Región del Desierto Chihuahuense.

5 LITERATURA CITADA

Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, Oregon. USA. 776 pp.

Bárcenas, R. T. 1999. Patrones de distribución de cactáceas en el estado de Guanajuato. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 25 pp.

Barthlott, W. y D. Hunt. 1993. Cactaceae, pp. 161-197. En K. Kubitzki, J. Rohwer and V. Bittrich (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants. II. Dicotyledons*. Springer Verlag, New York.

Brown, J. H. 2003. *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 397 pp.

Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography* (2a. coord.), Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts. 691 pp.

Caviaras, L. A., M. T. K. Arroyo, P. Posadas, C. Marticorena, O. Matthei, R. Rodríguez, F. A. Squeo y G. Arancio. 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation* 11: 1301–1311.

CITES (Convention on International Trade in Endangered Species). 1990. Appendices I, II and III to the Convention. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. <http://www.cites.org>. Consultado en Noviembre de 2005.

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2005. Mapas digitales (División Política, Cabeceras Municipales, Carreteras y Localidades, escala 1:250,000; Áreas Terrestres Prioritarias, Áreas Naturales Protegidas, escala 1:1 000 000. México, D. F. <http://www.conabio.gob.mx>. Consultado en Abril de 2005.

- CONAP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2003.
<http://www.conanp.gob.mx>. Consultado en Noviembre de 2005.
- Contreras, R. M., I. L. Vega y J. J. Morrone. 2001. Conceptos biogeográficos. *Elementos* 41(8): 33-37.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H.P. Linder y A. Monro. 2001. Endemism in the Australian Flora. *Journal of Biogeography*. 28: 183-198.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies*. Editorial Planeta, edición 1992. 638 pp.
- Dinerstein, E., D. Olson, J. Atchley, C. Loucks, S. Contreras-Balderas, R. Abell, E. Iñigo, E. Enkerlin, C.E. Williams y G. Castilleja (eds.), 1999. *Ecoregion – based conservation in the Chihuahuan Desert: a biological assessment and biodiversity vision*. Compilado por WWF, CONABIO, PRONATURA e ITESM. Washington, D.C. 318 pp.
- Espinosa, O. D., C. Aguilar y T. Escalante. 2003. Endemismo, Áreas de endemismo y Regionalización Biogeográfica, pp. 31-37. En: Llorente J. y J. Morrone (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. Arc View 3.2 (SIG).
- Flores-Villela, O. A. 1991. *Análisis de la Distribución de la Herpetofauna de México*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. 269 pp.
- Flores-Villela, O. A. 1996. Biogeografía, Centros de Datos y Conservación de la Biodiversidad. En: Rivero-Serrano, O. y G. Ponciano-Rodríguez (eds.). *La situación ambiental en México. Simposium: La Conservación de la Biodiversidad en México*. Programa Universitario del Medio Ambiente. UNAM. 247-257.

Fieldind, A. H. y J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24(1): 38-49.

GeoCover. 1993. Imagen LANDSAT, Proporcionada por M. en C. Gabriel Origel Gutiérrez, Laboratorio de Geomática del Centro de Geociencias, U.N.A.M. 2005.

Gómez-Hinostrosa C. 1999. Diversidad, distribución y abundancia de Cactáceas en la región de Mier y Noriega, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 48 pp.

Gómez- Hinostrosa C. y H M. Hernández. 2000. Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, México. *Biodiversity and Conservation* 9(3): 403 – 418.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8: 993-1009.

Harold, A.S. y R. D. Mooi. 1994. Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. *Systematic Biology* 43(2): 261-266.

Hausdorf, B. 2002. Units in Biogeography. *Systematic Biology* 51(4): 648-652.

Henrickson y Straw. 1976. *A Gazetteer of the Chihuahuan Desert Region. A Supplement to the Chihuahuan Desert Flora*. California State University, Los Angeles.

Hernández, H. M., V. Alvarado y R. Ibarra. 1993. Base de datos de colecciones de cactáceas de Norte y Centroamérica. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Botánica* 64: 87-94.

- Hernández, H. M. y R. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution Patterns. *Conservation Biology* 9(5): 1176 -1188.
- Hernández, H. M. y R. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. II. Biogeography and Conservation. *Conservation Biology* 10(4): 1200 -1209.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hernández, H. M. y C. Gómez-Hinostrosa. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region, pp. 264 - 275. En *Biodiversity, Ecosystem and Conservation in Northern México*. Oxford, University Press.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa y R. Bárcenas. 2001. Diversity, spatial arrangement and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation* 10: 1097-1112.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa y B. Goettsch. 2004a. Cactáceas, pp. 199-207. En *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UMAM- Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa y B. Goettsch. 2004b. Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* 9: 52-68.
- Hernández, H. M. y M. Navarro (en preparación). A new method to estimate areas of occupancy using herbarium data. *Biodiversity and Conservation*.
- Hunt, D. 1999. *CITES Cactaceae Checklist*. Ed. 2. Royal Botanic Gardens, Kew. 190 pp.
- ITC (International Survey and Earth Sciences). 2001. Ilwis 3.0 Academic (SIG).

IUCN (The World Conservation Union). 2002. IUCN Red list of threatened species. <http://www.redlist.org>. Consultado en Noviembre de 2005.

Linder, H. P. 2001. Plant diversity and endemism en sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* 28: 169-182.

Luna, I., O. Alcántara y R. Contreras-Medina. 2004. Patterns of diversity, endemism and conservation: an example with Mexican species of Ternstroemiaceae Mirb. Ex DC. (Tricolpates: Ericales). *Biodiversity and Conservation* 13: 2723-2739.

Luna, I., O. Alcántara, R. Contreras-Medina y A. Ponce. 2005. *Biogeography*. *Biodiversity and Conservation* 13: 2723-2739.

Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson y W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.

Medellín-Leal, F. 1982. The Chihuahuan Desert. Pp. 321-560 en G. L. Bender ed., *Reference Handbook on the Deserts of North America*. Greengood Press, Connecticut.

Morrone, J. J. 1994. On the identificación of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.

Morrone J. J. 2002. El Espectro del Dispersalismo: de los Centros de Origen a las Áreas Ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61(3-4): 1-14.

Morrone J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileña de Entomología* 48(2): 149-162.

- Ochoa, L. M. 2003. Análisis sobre los centros de endemismo de la herpetofauna mexicana. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 183 pp.
- Parrott J. F. (Inédito1). Crossings. Laboratorio Sistemas de Información Geográficos y Geomática. Instituto de Geografía, UNAM.
- Parrott J. F. (Inédito2). Binar3. Laboratorio Sistemas de Información Geográfica y Geomática. Instituto de Geografía, UNAM.
- Parrott J. F. (Inédito3). Superpos. Laboratorio Sistemas de Información Geográfica y Geomática. Instituto de Geografía, UNAM.
- Parrott J. F. (Inédito4). Transf-ASCII-Ilwis. Laboratorio Sistemas de Información Geográfica y Geomática. Instituto de Geografía, UNAM.
- Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*. 4 (prefacio)
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica, México DF. 214 pp.
- Rapoport, E. H. y J. A. Monjeau. 2001. Areografía. Pp. 23-30. en *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. La prensa de Ciencias. Facultad de Ciencias UNAM, México D. F.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sánchez-Cordero V, P. Illoldi-Rangel, M. Linaje, S. Sarkar y A. T. Peterson. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126: 465–473.

SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes). 1990. Mapas Turísticos, México.

SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental – especies nativas de México de flora y fauna silvestres – categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Marzo 6, 2002.
<http://www.semarnat.gob.mx>. Consultado en Noviembre de 2005.

Scheinvar, L. 2004. *Flora Cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza*. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 390 pp.

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.

Taylor, N. y D. Zappi. 2004. *Cacti of Eastern of Brazil*. The Royal Botanic Gardens, Kew. 499 pp.

Villegas J. G. 2003. Calculahectarea. <http://www.esri.com>. Consultado en Mayo de 2005.

Wiley, E. O. 1988. Parsimony analysis and Vicariante biogeography. *Systematic Biology* 37: 280-290.

Willis F., M. Justin. y P. Alan. 2003. Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical Africa. *Biodiversity and Conservation* 12: 1537-1552.

Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago y F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *The Royal Society* 267: 497-503.

Zunino, M. 2005. Filogenia de áreas de distribución: algunas reflexiones teóricas.
Acta Zoológica Mexicana 21(1): 115-118.

Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*.
Fondo de cultura económica, México DF. 359 pp.