

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

**“ÁREAS DE ENDEMISMO DEL TRÓPICO
MEXICANO”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

MÉXICO, D.F.



SEPTIEMBRE, 2009

DIVISION DE ESTUDIOS
DE POSGRADO

M. 616708



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

OFICIO FCIE/DEP/0230/09
ASUNTO: Asignación de jurado

DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS
Presente

Por este conducto me permito comunicarle como Director(a) de Tesis del(a) alumno(a) **M. EN C. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**, quien desarrolló el trabajo de tesis titulado: "**AREAS DE ENDEMISMO DEL TRÓPICO MEXICANO**", que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas en su sesión celebrada el día 15 de junio del año en curso, asignó el jurado, para dictaminar si el trabajo que ha desarrollado como tesis el(a) alumno(a) antes mencionado(a) tiene los méritos para obtener el grado de Doctor(a) en Ciencias (Biología).

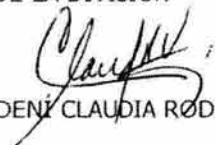
CARGO	GRADO	NOMBRE COMPLETO
PRESIDENTE	DR.	JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS
PRIMER VOCAL	DRA.	PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
SEGUNDO VOCAL	DR.	JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
TERCER VOCAL	DR.	JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
SECRETARIO	DR.	CLAUDIO DELGADILLO MOYA
SUPLENTE	DRA.	MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN
SUPLENTE	DR.	ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

Asimismo, informo a los miembros del jurado, que el Consejo Técnico aprobó el 13 de octubre de 1994 un plazo máximo de 30 días hábiles para que emitan su voto aprobatorio.

En espera de su pronta respuesta, aprovecho la ocasión para enviarles un cordial saludo

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F., a 17 de junio de 2009

JEFE DE LA DIVISIÓN


DRA. DENI CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS

DCRV/ASR/mnm



AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo de tesis se realizó bajo la dirección del Dr. Jorge Llorente Bousquets y la codirección del Dr. Jorge Soberón Mainero. El comité tutorial estuvo constituido, además, por los Dres. José Luis Villaseñor Ríos y Claudio Delgadillo Moya, a quienes agradezco las críticas realizadas al trabajo a lo largo del desarrollo de la tesis. Agradezco la revisión crítica de los manuscritos preliminares realizados tanto por los miembros de mi comité tutorial, como por los demás integrantes del jurado: Dra. Patricia Dávila Aranda, Dra. María Patricia Velasco de León y el Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández. Luis Espinosa y Danielle Short realizaron la revisión del abstract. La participación de todos los revisores fue fundamental para la obtención de esta versión final, sin embargo, cualquier error u omisión es obviamente absoluta responsabilidad de un servidor. A lo largo de varios años, este trabajo recibió apoyos de los proyectos CONABIO BS001, DGAPA–PAPIIT IN221204 e IN203509 y CONACYT 83237. El *Programa de Recursos Biológicos Colectivos* (PRBC) de la COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) apoyó en gran medida el desarrollo de la investigación relacionada con los copales, por lo cual agradezco a Jorge Larson, Lucy Neyra, Claudia Aguilar, Gina Yépez, Érika López, Cindel Velázquez y Eduardo Quintanar por su respaldo, confianza y amistad. Finalmente deseo destacar la amable invitación de Rosalinda Medina y del Dr. Jerzy Rzedowski a participar en los simposios sobre los avances de investigación sobre el género *Bursera*, realizado dentro del XVII CONGRESO MEXICANO DE BOTÁNICA; la interacción con los organizadores y con los demás especialistas participantes —Judith Becerra, Andrea Weeks y Douglas Daly— fueron enriquecedoras para desarrollar el último capítulo de esta tesis.

A QUIEN CORRESPONDA

La idea de dedicar un trabajo de tesis es tratar de saldar deudas con la gente que hizo posible la culminación de un proyecto de trabajo. Pero cuando uno se gradúa a los 50, y uno ha sido un hijo amado, padre querido, nieto consentido, esposo afortunado, profesor (si no respetable) respetado y amigo tolerado y aceptado, el proyecto de tesis se vuelve casi un proyecto de vida, y así, la deuda acumulada se vuelve casi del tamaño de la deuda externa mexicana, y la cantidad de acreedores es tan grande como la de aquellos que me envían misivas de cumplimiento de pago a mi casa. Y como siempre, uno solo queda bien con una parte de los acreedores y la otra tiene que esperar para futuras quincenas. ¡Perdón!

La primera dedicatoria es muy obvia y fácil de decidir: dedicaré la tesis a mi familia, desde luego, y muy especialmente a mi padre: Don José Espinosa. Hasta sus últimos días él mantuvo la esperanza de que yo concluyera esta tesis, aunque nunca la vio. ¡Bienaventurados los que han creído en mí sin pedir pruebas de mi competencia, porque para ellos es esta dedicatoria! A mi madre, Eva Organista, por su paciencia de santa; desde mis inicios de estudiante de preescolar, mi madre solo recibió quejas de mí. A mis mujeres, Susana Ocegueda y Diana y Sandra Espinosa Ocegueda —mis musas y compañeras de trinchera— sin ellas, sólo soy un 25% de mí. A mis hermanos: Rafaela, José, Andrés, Pilar, Alejandro, Marcos, Santiago, Eva, Elena y Luis (espero no haber omitido a ninguno). Todos ellos, sin excepción, han sido fundamentales en mi vida. No enumeraré a tíos, sobrinos y la familia ampliada (cuñados y anexas), porque me llevaría más páginas que cualquier capítulo de la tesis, sólo haré mención de mis entrañables abuelas, Doña Rafaela Castañón y Doña Pilar Muñoz, a mi tía Luz Espinosa, así como mi suegra, Doña Rafaela Cruz, por sus enseñanzas desde el pizarrón de la experiencia.

Por fortuna, he contado con pocos pero buenos amigos: Alfredo Bueno, Isaías Salgado, Adrián Nieto, Carlos Pérez, Manuel Feria, Juan Antonio Rodríguez, Mercedes Luna, Paty Velasco, Magda Ordóñez, e Isolda Luna. Todos ellos son como mis medios hermanos. No quiero decir con eso que son como los hijos que mi papá tuvo con otra señora.

En otro grupo mencionaré a los amigos ex alumnos: Genaro Montaña, Florencia Becerril, Rosa Andrés, Tania Escalante, Gerardo Rodríguez, Claudia Aguilar, Giovanna Corona, Israel Domínguez, Ana Escamilla, Cindel Velázquez, Fernando Juárez y Gisela Nieto, solo por mencionar algunos. Dice un dicho que “mal favor le hace al maestro el alumno que no lo supera”, y a decir por la calidad de mis ex alumnos hay dos interpretaciones para los mismos datos: H_1 , que soy muy buen maestro; H_0 , que soy un rasero fácilmente superable. La hipótesis no me atormenta porque no es popperiana.

Y si soy agradecido con mis alumnos, con quienes he aprendido conjuntamente, el agradecimiento no es menor si se trata de mis mentores. A lo largo de mi formación he tenido varias influencias académicas en todos los niveles de las que sólo mencionaré una muestra: Cristina Morales, en la primaria, Raquel Miranda, en secundaria, Elvio Garrone, en la prepa, Alfredo Bueno, en la licenciatura, Jorge Llorente, en el posgrado y Juan José Morrone y Nelson Papavero, como colegas y coautores. Algunos negarán haberme enseñado lo que escribo, pero para fortuna de ellos la enseñanza también es un proceso de herencia con modificación, y eso le quita responsabilidad a cualquier maestro.

Quiero dedicar finalmente esta tesis a mis enemigos, también poquitos, pero bien ganados; creo que ninguno merece el calificativo de ‘acérrimo’, porque afortunadamente el mundo no gira en torno mío. Es una falacia el término ‘enemigo gratuito’. En el trabajo académico, uno va por la vida pisando callos, queriendo o no, pero la competencia y las presiones de selección son también promotores de la evolución de la vida académica. Así que hasta los enemigos contribuyen al desarrollo de uno.

¡Gracias a todos y salud!

CONTENIDO ^{A2}

RESUMEN, i ^{A3}

ABSTRACT, ii

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN, 1 ^{A4}

CAPÍTULO 2. ENDEMISMO, ÁREAS DE ENDEMISMO Y REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA, 16 ^{A5}

CAPÍTULO 3. EL CONOCIMIENTO BIOGEOGRÁFICO DE LAS ESPECIES Y SU REGIONALIZACIÓN ^{A6}
NATURAL, 45

A6 → PP 45-51

A7 → PP 52

A8 → PP 53-54

A9 → E 55 y 56

A10 → E 57-60

A11 → E 61-66

A12 → E 67-77

CAPÍTULO 4. COPALES: HISTORIA NATURAL, 78 → A13

CAPÍTULO 5. HISTORICAL BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS OF THE SPECIES OF *BURSERA* (BURSERACEAE) AND THEIR TAXONOMIC IMPLICATIONS, 111 → A14

CAPÍTULO 6. PERSPECTIVAS Y CONCLUSIONES, 125 → A15

RESUMEN

El género *Bursera* (Burseraceae) es un elemento típico del componente biótico neotropical que aporta evidencias acerca de la historia de la biota de Mesoamérica y las Antillas. Sin embargo, este género está constituido por un conjunto de grandes clados con historia propia. Todos ellos han evolucionado en espacio, tiempo y ambiente propios, por lo que es necesario analizar los patrones de distribución del género desde la perspectiva de la historia de cada linaje. El género *Bursera*, consistente de al menos 104 especies de árboles y arbustos (87 de ellas registradas en México, hasta ahora), ha sido utilizado como un modelo de análisis biogeográfico debido a su elevada riqueza y su gran número de especies endémicas. Los patrones biogeográficos de *Bursera* y sus implicaciones para su clasificación filogenética fueron revisados con el fin de proponer algunas hipótesis acerca de la biogeografía histórica del trópico mexicano. *Bursera* se encuentra desde el suroeste de los Estados Unidos, pasando por casi todo México, principalmente por abajo de los 1700 m de elevación, en los bosques tropicales, salvo algunas especies en matorrales xerófilos, diversificándose a lo largo de la vertiente del Pacífico, hasta América Central y noroeste de América del Sur. Pocas especies ocupan los archipiélagos de las Galápagos y las Revillagigedo, algunas de las cuales son endémicas, mientras en las Antillas, las especies se distribuyen extensivamente con algunos endemismos en Cuba, las Bahamas, Jamaica, Puerto Rico y la Española.

El objetivo central de este trabajo consiste de la búsqueda de patrones de distribución geográfica del género *Bursera*, así como las interrelaciones de sus áreas de endemismo, como base para el estudio del Neotrópico de México, en el contexto de la historia biogeográfica de Mesoamérica y las Antillas. Para ello, se aplican simultáneamente los métodos de la panbiogeografía y la biogeografía cladística, con el fin de descubrir patrones de homología espacial, áreas de endemismo y relaciones históricas entre estas áreas.

Aquí se compilan cuatro trabajos que pretenden mostrar la aplicación de este enfoque al caso de México. Luego de una breve introducción (capítulo 1), el arreglo de los capítulos subsecuentes busca hacer un acercamiento al problema de estudio. En el capítulo 2 se revisan sucintamente planteamiento de conceptos y métodos relacionados con el tema; en el capítulo 3 se hace una síntesis de la clasificación biogeográfica de México que nos permita circunscribir al componente biótico neotropical y particularmente al Mesoamericano–Antillano; en el capítulo 4 se revisa el taxón de trabajo para el análisis biogeográfico tanto en su taxonomía y uso; en el capítulo 5 se desarrolla el análisis biogeográfico medular de esta tesis; y, finalmente, en el capítulo 6 se hace una discusión general.

Para el análisis central de este trabajo, se construyó una matriz de presencias y ausencias de 104 especies en 160 áreas (cuencas hidrológicas), a partir de datos de especímenes de herbario y de literatura. Los patrones de distribución de *Bursera* se infirieron aplicando un análisis de trazos, otro de simplicidad de endemismos (PAE) y uno más de simplicidad de componentes de Brooks (BPA).

El análisis de trazos reveló cuatro patrones principales: 1) el grupo *simaruba* genera un trazo Circum-caribeño; 2) el grupo *inaguensis* produce un trazo que relaciona a las Antillas mayores; 3) los grupos *fragilis*, *microphylla* y *fagaroides* muestran trazos sobre la vertiente continental del Pacífico Mexicano; 4) un trazo Pacífico Neotropical está sustentado por los grupos de la sección *Bullockia*, donde el grupo *copallifera* (estrictamente continental) queda anidado en la distribución del grupo *glabrifolia* que se extiende por las penínsulas y abarca a los archipiélagos de las Galápagos y Revillagigedo. Los cuatro trazos se superponen en un nodo Pacífico – Mexicano donde se observa su mayor diversificación. El análisis de simplicidad de endemismos permitió identificar 22 áreas de endemismos: 12 en México (11 de ellas sobre el Pacífico mexicano), seis en las Antillas, dos en América Central, una en América del Sur y una más en las Galápagos. El Cladograma general de áreas producido por el análisis de simplicidad de componentes de Brooks tiene dos clados principales, uno que incluye a las Antillas mayores y, el otro, relaciona entre sí a las 12 áreas mexicanas. Los grupos *fragilis*, *microphylla* y *fagaroides*, que forman un clado mayor, pueden ser tratadas como una nueva sección o subsección de *Bursera*, debido a que se segregan de los otros grupos de *Bursera* con base en evidencia morfológica, anatómica, ontogenética, molecular y geográfica.

Palabras clave: endemismo, áreas de endemismo, región neotropical, Burseraceae, *Bursera*.

ABSTRACT

The *Bursera* genus (Burseraceae) is a typical element of the Neotropical biotic component which provides evidence about the history of the Mesoamerican – Antillean biota. However, this genus is formed by a set of main clades with history of their own. All such clades have evolved in a particular space, time and environment. Therefore, it is necessary to analyze the patterns of distribution of *Bursera* from the perspective of each lineage. The *Bursera* genus includes at least 104 species of trees and shrubs (currently 87 of them are recorded in Mexico) which have been used as a model of biogeographic analysis, because their high richness and number of endemics. The biogeographic patterns of *Bursera* and their implications on the phylogeny and taxonomy were reviewed in order to propose some hypotheses on the historical biogeography of the Mexican tropics. *Bursera* ranges from the southwestern of the USA, through all of Mexico —mainly below the 1700 m of elevation— in tropical deciduous forest, rarely in desert scrubs, and diversifying along the coast of the Mexican Pacific slope and Central America reaching the northwestern South America. A few species inhabit the Galapagos and Revillagigedo archipelagos, almost all of them endemic. However, in the Antilles, *Bursera* is extensively ranged showing some endemics in the Great Antilles (Cuba, Bahamas, Jamaica, Puerto Rico and Hispaniola).

This work is focused on looking into the patterns of geographical distribution of *Bursera* genus, as well as the relationships among its areas of endemism, in order to study the Mexican Neotropics, within the framework of the historical biogeography of Mesoamerica and the Antilles. For this purpose, some methods of the Panbiogeography and Cladistic Biogeography were applied to search for spatial homology patterns, areas of endemism and historical relationships among them.

Herein, four papers are compiled in order to exemplify the application of the historic approach to the Mexican case. After a short introduction (chapter 1), the arrangement of later chapters intends approach the problem with an overview; in chapter 2 the related concepts and methods of analysis are succinctly reviewed; chapter 3 is a synthesis of the biogeographical classifications for Mexico; in chapter 4 the taxonomy and cultural aspects of genus *Bursera* are reviewed; in chapter 5 the core historical biogeographical analysis is developed, and finally, in chapter 6, a general discussion of the theme is exposed.

For the main goal of this work, a presence – absence data matrix from 104 species (columns) ranged in 160 areas (rows, representing river basins) were constructed from herbaria voucher specimens and literature. The distribution patterns of *Bursera* were inferred by means of track analysis, parsimony analysis of endemism (PAE) and Brook's Parsimony Analysis of Components (BPA).

The track analysis yielded four main patterns: (1) the *simaruba* group produced a circum-Caribbean generalized track; (2) the *inguensis* group showed a Great Antillean generalized track; (3) the three groups of *Quaxiotea* clade (*fragilis*, *microphylla*, *fagaroides*) showed tracks strictly ranged along the mainland on the Mexican Pacific slope; and (4) a wide Neotropical – Pacific track is supported by the two main groups of the section *Bullockia*, wherein the track of *copallifera* group ranges along mainland tropical sub-humid areas, nested into the track of *glabrifolia* group, which ranges even in Revillagigedo and Galapagos archipelagos. The four generalized tracks are overlapped in a Mexican Pacific node, in which the genus *Bursera* reaches its highest richness. The Parsimony Analysis of Endemism (PAE) allowed the identification of 22 areas of endemism: 12 in Mexico (11 of them in the Pacific slope), six in the Great Antilles, two in Central America, one in Northern South America and one more in the Galapagos. The Brook's Parsimony Analysis (BPA) yielded two main clades. The first relates the Great Antilles; the second relates the 12 Mexican areas among them. The areas located south of the Trans – Mexican Volcanic Belt showed the most complex biotic history, containing the more recent events of speciation.

Keywords: endemism, areas of endemism, Neotropical region, Burseraceae, *Bursera*.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica de México se manifiesta en todos sus diferentes niveles de integración: genes, especies y ecosistemas o biotas. La riqueza de especies de México es particularmente excepcional; ocupa los primeros lugares en riqueza de vertebrados y plantas. En promedio, México alberga el 10% de la riqueza mundial de casi cualquier taxón y es uno de los 17 países que en conjunto suman el 70% de la riqueza global de especies de la biota mundial (CONABIO, 1999; Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008; Ocegueda y Llorente-Bousquets, 2008). La pregunta obvia es: ¿Por qué hay tantas especies en México? La respuesta considera, de modo fundamental, los aspectos biogeográficos, esto es, la historia evolutiva espacial de la biota.

Diferentes autores han reconocido algunos hechos importantes acerca de la distribución geográfica de la riqueza de especies en México (Rzedowski, 1991a y b; Villaseñor *et al.*, 2005). En general, el número de especies se incrementa hacia el sureste, mostrando máximos de riqueza en las partes montañosas, especialmente desde la Faja Volcánica Transmexicana hacia el sur, y declinando hacia los extremos de las dos penínsulas (bajíos peninsulares de riqueza). La vertiente del Golfo de México es más rica en especies, pero es más pobre en endemismos que la vertiente del Pacífico (Rzedowski, 1978, 1991 a y b; Toledo, 1988, 1994).

El análisis de los patrones biogeográficos de México se ha desarrollado fundamentalmente sobre dos tradiciones, el reconocimiento de patrones zonales y el de patrones regionales. Los patrones zonales parten de la distinción de clases adaptativas, ya sean formas de vida vegetales o como tipos raciales, en el caso de animales, y la búsqueda de tendencias geográficas de sucesión de estas formas de vida, a lo largo de gradientes geográfico-

ambientales (v. gr. elevación o latitud). Los patrones regionales, en cambio, se basan en el reconocimiento de las discontinuidades observadas en la distribución de las especies y biotas. Tales discontinuidades resultan de dos hechos a menudo observados: (1) en lugares diferentes hay especies diferentes, y (2) siempre hay dos o más especies, o taxones en general, que tienen la misma distribución. Las especies que tienen la misma distribución son un recurso para diagnosticar *regiones* o, en sentido amplio, *áreas de endemismo*. Por su circunscripción, estas especies son llamadas *endémicas*. Los patrones zonales son explicados por medio de hipótesis diversas sobre la geografía de las adaptaciones, mientras que los patrones regionales requieren de hipótesis históricas, es decir, aquellas que involucran eventos tectónicos, paleoclimáticos o cambios en el nivel del mar.

La biogeografía histórica de la biota mesoamericana ha sido abordada desde los enfoques más variados. A nivel general, diversos autores han hecho una distinción entre *dispersalismo* y *vicarianza* como dos enfoques alternativos (Croizat, 1964; Nelson y Platnick, 1981, entre otros). Sin embargo, los estudios del caso mexicano sugieren un 'dispersalismo' que principalmente implica la expansión de las áreas de distribución en ausencia de barreras, sin la participación de dispersiones accidentales o 'a saltos' (Miranda y Sharp, 1950; Halffter, 1964, 1966; Rzedowski, 1978; Toledo, 1982; Delgadillo, 1987), esto es *movilismo* según Croizat (1964). Por ello, es posible observar estudios en los que participan ambos enfoques dentro del análisis biogeográfico (Halffter, 1987).

Al comparar los enfoques dispersalista y vicariancista se advierte que: Desde el punto de vista dispersalista, el gran número de especies en México no tuvo origen en el lugar donde actualmente viven, sino que proviene de unos pocos centros o áreas de origen desde los cuales

han arribado o se han expandido. La alta riqueza de especies mexicanas se explicaría entonces por la convergencia de dos rutas de dispersión primordiales que se expanden desde los límites de las regiones Neártica y Neotropical y que se mezclan en México formando una amplia zona de transición biótica (Hoffmann, 1940, 1941; Halffter, 1966; Rzedowski, 1978; Llorente-Bousquets, 1996).

Bajo el enfoque vicariancista, en cambio, la alta riqueza de especies y el endemismo se explica por la compleja historia tectónica relacionada con las áreas mexicanas. La fisiografía mexicana es reflejo de una sucesión de eventos de fragmentación y convergencia de placas tectónicas que involucran el surgimiento de cordilleras, elevación de planicies, formación de penínsulas y, consecuentemente, la modificación del mosaico ambiental en un conjunto heterogéneo de paisajes. Así, al modificarse la fisiografía, cada rasgo geográfico cumple funciones ambivalentes, ya sea como barrera o como agente de expansión de las áreas de distribución, según cada especie y la biota a la que pertenece.

A medida que se han ido investigando las filogenias de los grupos de distribución mesoamericana, sucesivamente se han probado algunas hipótesis acerca de la biogeografía histórica de México. El trabajo pionero de Rosen (1978) se basó en el análisis de la distribución de especies de peces de agua dulce que habitan las cuencas de la vertiente del Golfo de México (ríos Bravo, Pánuco y Grijalva) hasta el Motagua, en América Central. Más tarde, Liebherr (1991) analizó las relaciones históricas entre las áreas montañosas de México, con base en la distribución de carábidos. Después, el número de los análisis sobre las relaciones históricas de las áreas de la zona de transición mexicana se incrementó considerablemente hacia el final del siglo XX y principios del XXI, una vez que se presentaron los análisis filogenéticos de taxones de

distribución mesoamericana y que conformaron las bases de datos curatoriales que permitieron la generación de diversas matrices de datos biogeográficos (Luna *et al.*, 1999, 2000, 2001; Morrone y Escalante, 2002; Becerra, 2005; Huidobro *et al.*, 2006; Corona *et al.*, 2007; Escalante *et al.*, 2007). El nodo panbiogeográfico Mesoamericano–Caribeño (Croizat, 1964) (equivalente a la subregión o dominio Caribe) es interesante debido a la complejidad de sus relaciones históricas. Tal complejidad geohistórica y biótica puede percibirse por la elevada riqueza tanto de especies como de taxones supraespecíficos. Sin embargo, hay varios taxones que le dan identidad a esta área como una subregión del Neotrópico con grupos de plantas como *Bursera* y *Zapoteca*, reptiles como *Anolis* y géneros de mariposas como *Cyllopsis*, *Anthanassa* y *Calephelis*.

Dentro de los grupos más sobresalientes de la flora mesoamericana, el género *Bursera* ha llamado particularmente la atención de varios autores en México. Todavía en los últimos 10 años se han descubierto más de 10 de especies. Desde la primera revisión exhaustiva del género (McVaugh y Rzedowski, 1965) se han sugerido patrones de distribución geográfica que indican mayor diversificación sobre la vertiente del Pacífico. De cerca de cien especies descritas hasta ahora, más de 85 ocurren en México (Rzedowski *et al.*, 2005); 50 de ellas en la cuenca del río Balsas. Kohlmann y Sánchez–Colón (1984) hicieron un estudio areográfico donde encontraron las tendencias generales de expansión del área de distribución geográfica del género, localizando tres centros de diferenciación: en la cuenca del río Balsas, en el Cabo (península de Baja California) y en el noroeste de México (Sonora). El impacto cultural de las especies de este género son fuertes, desde el noroccidente de México hasta América Central se usan diferentes especies de *Bursera* de las que se obtiene el copal, el cual se usa de forma equivalente al incienso y la mirra en el Oriente Medio del Viejo Mundo. Éstas son resinas que se obtienen de

otros géneros de burseráceas cercanamente emparentados con *Bursera*. La familia Burseraceae es, sin presunción, la familia de plantas más cercana a Dios. Esta familia de plantas ha prestado sus servicios a diferentes culturas y religiones en los cinco continentes, aportando resinas, medicinas, finos aceites y perfumes que fueron utilizados por los antiguos persas, egipcios, griegos, romanos, mayas, mexicas, mixtecos y zapotecos, entre otros. Y ha acompañado el desarrollo de todas las religiones del mundo a lo largo de más de 3000 años con inciensos, mirra, bálsamos y copales. La resina de las burseráceas ha funcionado como un instrumento universal del credo: lo mismo para profesar la fe en Yavé, que en Marduk, Buda, Cristo, Alá, Huitzilopochtli o Chaak. Por ello, las burseráceas deberían ser consideradas, dentro del Reino de las Plantas, como una suerte de *Sagrada Familia*.

Hasta hoy, esta familia sigue prestando servicios a todos los credos contemporáneos: judíos, cristianos, musulmanes, hindúes, budistas y chamanes. Y en el caso del género *Bursera*, que aquí nos ocupa particularmente, también nos ha permitido confirmar nuestra “fe” en la Teoría Evolutiva. El caso del género *Bursera* es paradójico, ya que sus resinas han sido usadas por todas las culturas y religiones del Mesoamérica y parte de Aridoamérica, a la vez que ha probado ser un modelo ideal para estudiar cómo evolucionan las especies, tanto en su forma como en su espacio geográfico, y a todos los niveles, morfológico, anatómico, molecular, ecológico, co-evolutivo y biogeográfico (Rzedowski y Kruse, 1979; Gillett, 1980; Becerra y Venable, 1999; Andrés-Hernández y Espinosa, 2002; Becerra, 2003a y b; 2005, Weeks *et al.*, 2005), dando soporte a la más amplia gama de credos. *Bursera* es, pues, un género generoso.

El objetivo central de este trabajo consiste en la búsqueda de patrones de distribución geográfica del género *Bursera* con base en los métodos del enfoque histórico, y de las

interrelaciones de las áreas de endemismo. Tal como lo han sugerido Morrone y Crisci (1992), los métodos de la panbiogeografía y la biogeografía cladística pueden ser usados simultáneamente con el fin de descubrir patrones de homología espacial, áreas de endemismo y relaciones históricas entre estas áreas (Espinosa y Morrone, 1998; Morrone y Espinosa, 1998). En esta tesis se compila un conjunto de cuatro trabajos que reunidos pretenden mostrar la aplicación de este enfoque biogeográfico y reconocer los resultados en México. El arreglo de los capítulos busca hacer un acercamiento desde el planteamiento de conceptos y métodos (capítulo 2), una síntesis de la clasificación biogeográfica de México que nos permita circunscribir al componente biótico neotropical y particularmente al Mesoamericano–Antillano (capítulo 3), la revisión del taxón de trabajo para el análisis biogeográfico (capítulo 4), hasta llegar al análisis biogeográfico medular (capítulo 5), para luego hacer una discusión general.

En el capítulo dos de este trabajo (Espinosa *et al.*, 2001, modificado) se discute el concepto de endemismo y se plantea el panorama de los métodos que se han utilizado para reconocer este patrón. Se retoma ahí el concepto de *homopatría* (Papavero *et al.*, 1996); la superposición total de las áreas de distribución de dos o más especies o taxones, como el patrón primario para diagnosticar las áreas de endemismo e incluso para la asignación de prioridades de conservación. Se hace énfasis en el Análisis de Parsimonia de Endemismos (*Parsimony Analysis of Endemicity: PAE*; Morrone, 1994) como una herramienta para detectar los patrones de homopatría y se destaca su utilidad, tanto para regionalizar, como para detectar áreas de endemismo.

En el capítulo tres se resumen las contribuciones acerca de las clasificaciones biogeográficas de México (Espinosa *et al.*, 2008). Se trata de la culminación de trabajos previos

en los que se discutieron los patrones primarios generales de la distribución de la fauna y la flora mexicanas (v. gr. Morrone *et al.*, 1999; Espinosa *et al.*, 2000) en los cuales se aplicó un análisis de parsimonia de endemismos al sistema de clasificación de provincias biogeográficas generados por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Arriaga *et al.*, 1997), y se establece una clasificación jerárquica de ellas, de acuerdo con la distribución de diferentes géneros de helechos, angiospermas y vertebrados. En este capítulo se analizan las correspondencias entre diferentes sistemas de provincias biogeográficas, sintetizando las diversas propuestas revisadas en un sistema de 20 provincias. A partir de ahí es posible sustentar al 'Neotrópico Mexicano', en función de la distribución de diferentes taxones, entre los que se incluye al género *Bursera*. Una sinopsis más detallada de las equivalencias entre los sistemas de clasificación generados por diversos autores se resumen en el trabajo de Morrone *et al.* (2002).

El capítulo cuatro consiste en una revisión acerca del taxón central de estudio de este trabajo: el género *Bursera*. Ahí se revisan las hipótesis filogenéticas propuestas acerca de este género, con base en tres complejos de caracteres morfológicos y anatómicos: plántula, hoja y fruto. En este análisis se encontraron coincidencias entre los cladogramas obtenidos en este estudio con los generados por secuencias de diferentes marcadores moleculares (Becerra y Venable, 1999; Becerra, 2003a; Weeks *et al.*, 2005). Los caracteres morfológicos y anatómicos confirman la monofilia de las dos secciones, *Bursera* sect. *Bursera* y *Bursera* sect. *Bullockia*. En la sección *Bursera* hay dos grupos muy diferentes, por un lado, el llamado complejo *B. simaruba* presenta los rasgos más primitivos dentro del género; su patrón de venación foliar es broquidódromo y la forma de sus hojas es una variación a partir de una forma ancestral básica

ovado-elíptica; es el único grupo cuyas hojas tienen margen entero a lo largo de toda su historia de vida, desde los protófilos de la plántula (hojas primordiales) hasta adulto. Junto a este grupo se puede colocar tentativamente a las especies del grupo antillano de *Bursera (inaguensis)*, debido a que junto con el grupo *simaruba* comparten la venación broquidódroma y el margen entero, aunque se trata de especies con hojas coriáceas, glaucas y elíptico-oblongas. Por otro lado, los grupos *B. fragilis*, *B. microphylla* y *B. fagaroides* forman un clado consistente, caracterizado por un patrón de venación foliar cladódromo, con vénulas que terminan en traqueoblastos; su plántula es multilobada y tiene protófilos con margen serrado, independientemente de si las hojas del individuo adulto tiene margen entero o serrado. Dentro de la sección *Bullockia* destacan dos grandes grupos con venación semicraspedódroma con un patrón de venación secundaria reticulada al azar, excepto las especies bipinnadas. Un grupo está caracterizado por tener un fruto con semilla ovoide, cubierta casi totalmente por un ariloide; la flor tiene sépalos libres y la venación foliar muestra aréolas imperfectas. El otro grupo incluye especies con fruto lenticular cubierto en la base y los cantos por un ariloide; la flor tiene sépalos fusionados y la venación foliar muestra aréolas bien desarrolladas. La conclusión central de este capítulo destaca que *Bursera* está constituido por al menos seis linajes con evolución propia.

El capítulo cinco consiste en un análisis de patrones de distribución geográfica del género *Bursera* (Espinosa *et al.*, 2006), donde se aplican los métodos del análisis de trazos (Craw *et al.*, 1999), parsimonia de endemismos (Morrone, 1994) y análisis de parsimonia de Brooks (Brooks, 1985), BPA. El análisis de trazos produjo cinco trazos: (1) las especies del grupo de *Bursera simaruba* (sect. *Bursera*) mostraron un trazo circumcaribeño; (2) las del grupo *B.*

inaguensis (sect. *Bursera*), forman un trazo que relaciona a las Antillas mayores y las Bahamas; (3) los grupos de especies de cuajotes (sect. *Bursera*) conformaron trazos sobre el Pacífico mexicano continental, particularmente; el grupo *B. fragilis* relaciona a las áreas de las cuencas subhúmedas del Pacífico mexicano; el grupo *B. microphylla* relaciona las áreas más áridas dentro de la distribución de *Bursera*, y las especies del grupo *B. fagaroides* conforman un trazo que incluye a los dos anteriores; (4) las especies del grupo *B. copallifera* (sect. *Bullockia*) forman un trazo amplio, pero estrictamente continental; (5) las especies del grupo *B. glabrifolia* (sect. *Bullockia*) forman el trazo más amplio, abarcando todo el Pacífico mexicano, incluyendo la Península de Baja California, desde el SW de los EE UU hasta el Golfo de Guayaquil en Ecuador, además de los archipiélagos de las Revillagigedo, las Galápagos y posiblemente las Grandes Antillas (sólo Cuba). Por otra parte, se analizaron las áreas de endemismo localizadas en México por el método de parsimonia de componentes de Brooks (1985). En ese análisis se encontraron relaciones históricas entre tres grandes grupos de áreas: (a) un primer grupo relaciona las áreas alrededor del mar de Cortés (Sonora y el Cabo); (b) el segundo grupo de áreas se subdivide en otros dos grupos, uno agrupa las áreas costeras menos secas del bosque tropical caducifolio del Pacífico mexicano, el otro a las áreas de la cuenca del Balsas, Valle de Tehuacán–Cuicatlán y la depresión de Tehuantepec; una última área, la cuenca del río Bolaños (afluente norteño del río Grande de Santiago), se coloca en la base del clado del segundo grupo.

En el capítulo seis se discuten en general los alcances y perspectivas de esta línea de investigación, abarcando las principales conclusiones alcanzadas hasta ahora y planteando algunos lineamientos y perspectivas de análisis y síntesis.

Literatura citada

- ANDRÉS–HERNÁNDEZ, A. Y D. ESPINOSA. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **70**: 5–12.
- ARRIAGA, L., C. AGUILAR, D. ESPINOSA Y R. JIMÉNEZ. 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Informe del Taller de la Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Noviembre de 1997, 99 pp.
- BECERRA, J. X. 2003a. Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.*, **26**: 300–309.
- BECERRA, J. X. 2003b. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *PNAS* **100**: 12804–12807.
- BECERRA, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* **102**: 10919–10923.
- BECERRA, J. X. Y L. VENABLE. 1999. Macroevolution of insect–plant associations: The relevance of host biogeography to host affiliation. *PNAS*, **96**: 12626–12631.
- BROOKS, D. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **72**: 660–680.
- CONABIO. 1999. *La diversidad biológica de México: Estudio de País, 1998*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- CORONA, A., V. H. TOLEDO Y J. J. MORRONE. 2007. Does the Trans–Mexican volcanic Belt represent a natural biogeographic unit? *J. Biogeogr.*, **34**: 1008–1015.
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN Y M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, Biogeography series, 11, Oxford, 229 pp.

- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- DELGADILLO, C. 1987. Moss distribution and the phytogeographical significance of the Neovolcanic Belt of Mexico. *J. Biogeogr.*, **14**: 69–78.
- ESCALANTE, T., V. SÁNCHEZ–CORDERO, J. J. MORRONE Y M. LINAJE. 2007. Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: A case of study using species' ecological niche modeling, Parsimony Analysis of Endemicity and Goloboff fit. *Interciencia*, **32**: 151–159.
- ESPINOSA, D. Y J. J. MORRONE. 1998. On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation. *J. Comparative Biol.*, **3**: 171–175.
- ESPINOSA, D., C. AGUILAR Y T. ESCALANTE. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., pp. 31–37.
- ESPINOSA, D, J. LLORENTE Y J. J. MORRONE. 2006. Biogeographic patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomical implications. *J. Biogeogr.*, **33**: 1945–1958.
- ESPINOSA, D., J. J. MORRONE, C. AGUILAR Y J. LLORENTE. 2000. Regionalización biogeográfica de México. En: J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, UNAM, México, D. F., pp. 61 – 94.
- ESPINOSA, D, S OCEGUEDA, C. AGUILAR, O. FLORES Y J. LLORENTE. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Capital Natural, Vol. I, Conocimiento actual de la biodiversidad, CONABIO, México, pp. 33–65.
- GILLET, J. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to *Bursera*.

- Kew Bull.* **34**: 569–587.
- HALFFTER, G. 1964. La entomofauna mexicana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomol. Mex.*, **6**: 1–108.
- HALFFTER, G. 1966. Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, **26**: 1–16.
- HALFFTER, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, **32**: 95–114.
- HOFFMANN, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los Lepidópteros Mexicanos. Primera parte, Papilionoidea. *An. Inst. Biol. UNAM*, **11**: 639–739.
- HOFFMANN, C. C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Segunda parte, Hesperioidea. *An. Inst. Biol. UNAM*, **12**: 237–294.
- HUIDOBRO, L., J. J. MORRONE, J. L. VILLALOBOS Y F. ÁLVAREZ. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **33**, 731–741.
- KOHLMANN, B. Y S. SÁNCHEZ-COLÓN. 1984. Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq ex L. (Burseraceae) en México. Una síntesis de métodos. En: E. Ezcurra, M. Equihua, B. Kolmann and S. Sánchez-Colón (eds.). *Métodos cuantitativos en la biogeografía*. Publicación No. 12. Instituto de Ecología A.C., México, D. F., pp. 41–120.
- LIEBHERR, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distribution in the Platynae genera *Elliptoleus* and *Calatus* (Coleoptera: Carabidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **93**: 390–406.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J. 1996. Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque?.

- En: J. Llorente-Bousquets, A. N. García Aldrete y E. González Soriano (eds). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 41–56.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J Y S. OCEGUEDA. 2008. Estado del conocimiento de la biota de México. En: *Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 283–322.
- LUNA VEGA, I., O. ALCÁNTARA, D. ESPINOSA ORGANISTA Y J. J. MORRONE. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, **26**: 1299–1305.
- LUNA VEGA, I., O. ALCÁNTARA, J. J. MORRONE Y D. ESPINOSA. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers. Distrib.*, **6**: 137–143.
- LUNA VEGA, I., J. J. MORRONE, O. ALCÁNTARA AYALA Y D. ESPINOSA. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Syst. Evol.*, **228**: 229–239.
- MARSHALL, C. J. Y J. K. LIEBHERR. 2000. Cladistic Biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.*, **27**: 203–216.
- MCVAUGH, R. Y J RZEDOWSKI. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mociño. *Kew Bull.*, **18**: 317–339.
- MIRANDA, F. 1948. Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. *An. Inst. Biol., UNAM*, **19**: 333–364.
- MIRANDA, F. Y A. J. SHARP. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico. *Ecology*, **31**: 313–333.
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, **43**: 438–441.

- MORRONE, J. J. Y J. V. CRISCI. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* (Bogotá), **6**: 53–66.
- MORRONE, J. Y T. ESCALANTE. 2002. Parsimony Analysis of Endemicity of terrestrial mammals at different area units: when size matters. *J. Biogeogr.*, **29**: 1095–1104.
- MORRONE, J. J. Y D. ESPINOSA. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia*, **49**: 12–16.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA, C. AGUILAR Y J. LLORENTE. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.*, **44**: 507–514.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA Y J. LLORENTE. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zool. Mex.*, **85**: 83–108.
- NELSON, G. Y N. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- OCEGUEDA, S. Y J. LLORENTE–BOUSQUETS. 2008. Catálogo taxonómico de especies de México, en *Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México, CD1.
- PAPAVERO, N., J. LLORENTE Y J. M. ABE. 1996. Formal definitions of some new biological and geological terms for use in biogeography. *Biogeographica*, **70**: 193–203.
- ROSEN, D. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, **27**: 159–188.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *La Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- RZEDOWSKI, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.*,

14: 3–21.

RZEDOWSKI, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mex.*, **15**: 47–64.

RZEDOWSKI, J. Y H. KRUSE. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*, **28**: 103–116.

RZEDOWSKI J., R. L. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Bot. Mex.*, **70**: 85–111.

TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico. En: G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 93–111.

TOLEDO, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo (México)*, **81**: 17–30.

TOLEDO V. M. 1994. La diversidad biológica de México. *Ciencias*, **34**: 43–60.

VILLASEÑOR, J. L., P. MAEDA, J. J. COLÍN-LÓPEZ Y E. ORTIZ. 2005. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia–ausencia. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **76**: 5–18.

WEEKS, D., D. C. DALY Y B. B. SIMPSON. 2005. The phylogenetic history and biogeography of frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* **35**, 85–101.

CAPÍTULO 2

ENDEMISMO, ÁREAS DE ENDEMISMO Y REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA*

DAVID ESPINOSA ORGANISTA, CLAUDIA AGUILAR ZÚÑIGA Y TANIA ESCALANTE ESPINOSA

Introducción

La biogeografía estudia los patrones de distribución de los seres vivos, actuales y extintos, sobre la superficie terrestre. El descubrimiento de estos patrones y la investigación de las causas o los procesos que los han producido, adquirieron relevancia especial durante el siglo XIX con las ideas de Augustin Pyramus de Candolle (1820) quien hizo contribuciones importantes a la biogeografía en su obra titulada "*Geographie Botanique*". Los conceptos modernos de endemismo y región son atribuidos a él. De Candolle reconoció que la distribución de las especies no es azarosa, pues muchas de ellas tienen la misma distribución, conformando *regiones botánicas*. De Candolle llamó *especies aborígenes* o *endémicas* a aquellas que le dan identidad a las regiones. Así, una *región biogeográfica* (*área de endemismo*, en sentido amplio) está definida por la superposición de dos o más especies y es totalmente equivalente con la definición moderna de área de endemismo (Platnick, 1991). Basado en esta concepción, De Candolle reconoció 20 regiones botánicas para el mundo. Sin embargo, el sistema de clasificación biogeográfica más usado es el de Sclater (1858), quien dividió al mundo en seis regiones, con base en la distribución de aves. Ese sistema sería reinterpretado y popularizado por Wallace (1876) en su trabajo "*The geographical distribution of animals*". Después de publicada la obra de Darwin en 1859 (Darwin, 1872) y con base en la teoría de la evolución de las especies, las regiones biogeográficas fueron interpretadas como *áreas* o *centros de origen* de grupos de plantas y animales, o bien como áreas receptoras de especies. En ese sentido, una clasificación

*Actualización del capítulo del mismo nombre y autores publicado en: J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (eds). 2001. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 277 p.

biogeográfica jerárquica compuesta de reinos, regiones, dominios, provincias y distritos, tiene como objetivo mostrar un 'arreglo lógico' que refleje patrones de similitud faunística o florística, como resultado de eventos de dispersión desde diversos centros de origen en diferentes tiempos.

Igual que en la biogeografía del siglo XIX, los enfoques modernos de la biogeografía histórica parten de la observación de los dos patrones básicos de la distribución de las especies sobre la Tierra: el endemismo y la disyunción. La superposición o congruencia, entre las áreas de distribución y entre los patrones de distribución disyunta, conduce a un tipo especial de homología, la 'homología geográfica' u 'homología espacial' (Grehan, 1989; Nelson, 1989).

Localidades y áreas de distribución

La *distribución geográfica* de una especie es el conjunto de localidades donde ésta ha sido registrada, ya sea mediante la recolecta de especímenes o la observación. Un *área de distribución geográfica*, en cambio, resulta de la inferencia acerca de cuál es el área de mayor probabilidad de que una determinada especie esté presente. El área de distribución de una especie se construye a partir de las localidades donde se ha registrado, entendiendo por localidad de recolecta o registro, tanto su descripción de localización y coordenadas geográficas, como sus atributos de hábitat. Operativamente se la reconoce en el mapa como la superficie que encierra el conjunto de las localidades donde la especie ha sido recolectada (Cabrera y Willink, 1973; Rapoport, 1975). Hoy en día existen varios modelos para predecir el área de distribución de una especie con bases ecológico –

geográficas (Elith *et al.*, 2006). El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad (Espinosa y Llorente, 1993). La continuidad o discontinuidad de un área de distribución es, en general, un efecto de la escala de estudio. Así, al hacer un acercamiento en la escala de trabajo, el área de distribución de una especie consistirá de un conjunto de parches debidos a la heterogeneidad del ambiente. Una disyunción real requiere del reconocimiento de una barrera real a la dispersión de los individuos pertenecientes a poblaciones separadas por dicha barrera. Los conceptos de barrera y disyunción están asociados con la capacidad de un organismo o conjunto de individuos de una especie para salvar dicha barrera. Esto es, si existe una discontinuidad del área, pero ésta no implica la interrupción del intercambio genético, entonces la distribución se concibe como discontinua, pero no disyunta.

Relaciones de distribución entre dos o más taxones

Al comparar las áreas de distribución de dos especies, éstas pueden guardar entre sí cuatro tipos básicos de relación (Papavero *et al.*, 1996; Fig. 1): (1) *alopatría*, cuando ambas áreas son completamente excluyentes; (2) *homopatría*, que consiste en la superposición total de las áreas de distribución; (3) *alelopatria*, si las dos áreas tienen solapamiento sólo parcial; y (4) *endopatría*, cuando un área de distribución queda anidada en una de mayor tamaño. La homopatría corresponde a lo que Platnick (1991) refirió como simpatria estricta. El problema consiste en encontrar métodos convertidos en algoritmos y coeficientes que nos ayuden a discriminar entre los cuatro posibles patrones de

distribución de dos o más especies. La homopatría, endopatría y aleopatría implican tres condiciones distintas de superposición y cualquier método que se proponga debe ser capaz de distinguir eficientemente estas cualidades de patrón.

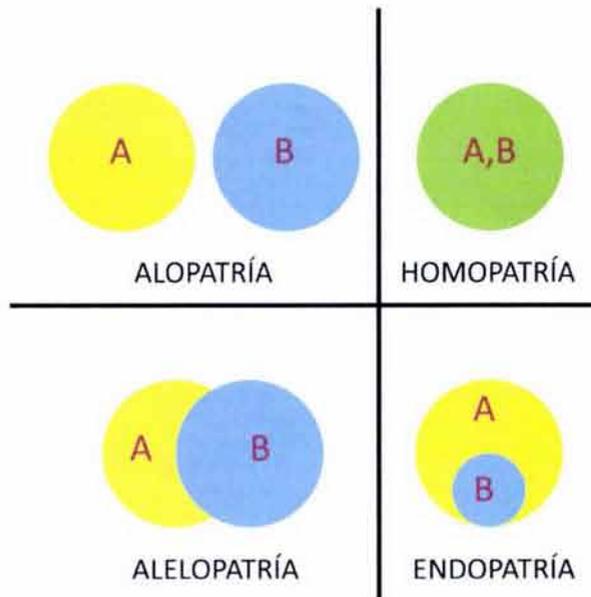


Figura 1. Cuatro posibles relaciones espaciales entre dos áreas (A y B): Alopatría: como se entiende normalmente se presenta cuando dos áreas de distribución son completamente excluyentes; Homopatría: superposición total de un área de distribución con otra; Aleopatría: se refiere a la superposición marginal de dos áreas de distribución y Endopatría: cuando un área de distribución queda anidada en otra de mayor tamaño; (Papavero *et al.*, 1996).

Existen diferentes casos de superposición: la superposición proyeccional sobre un plano horizontal, superposición sinécética¹, superposición física transitoria, superposición trófica, superposición física permanente o semipermanente y, finalmente, la superposición cartográfica de las áreas geográficas de dispersión dibujadas en un mapa. En esta última, los individuos pueden llegar a estar alejados hasta unos kilómetros entre sí. El criterio para decidir si dos especies superponen sus distribuciones o no, dependerá de la escala del mapa que se use (Rapoport, 1975), si el criterio es por visualización gráfica.

En sistemática, cuando se comparan dos estructuras de organismos diferentes resultan ser homólogas si ambas guardan la misma posición en relación con el todo del que forman parte (*homología topológica*). Bajo la idea de la evolución, dos estructuras son

¹Cuando dos o más especies comparten ruta migratoria

homólogas porque son resultado de una serie de transformación evolutiva, es decir, de herencia con modificación. Esto implica que ambas comparten una historia común (*homología evolutiva*). De forma análoga, varias especies suelen mostrar una correspondencia en sus distribuciones, lo cual implica que haya *homología biogeográfica* desde un punto de vista puramente topológico. Dos o más especies de distribución continua, que muestran gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, son homopátridas y se denominan endémicas, porque configuran un área de endemismo. De acuerdo con la idea de la evolución en espacio, tiempo y forma, varias especies con distintas capacidades dispersoras que conforman un área de endemismo comparten una historia común. El reconocimiento de tales áreas y el análisis de las causas que han generado el endemismo son uno de los objetos de estudio principal de la biogeografía histórica (Espinosa y Llorente, 1993; Espinosa *et al.*, 2001).

En el análisis del origen de las áreas de endemismo se han formulado diferentes preguntas y problemas que van desde la más elemental, acerca de si las áreas de endemismo existen en la realidad, hasta la discusión de cuáles factores tienen mayor o menor peso para conformar dichas áreas. Aun cuando la discusión se ha llevado a cabo en diferentes niveles de análisis, son dos las hipótesis principales que se han propuesto: la dispersalista y la vicariancista (Espinosa y Llorente, 1993; Espinosa *et al.*, 2001).

En términos muy generales, la hipótesis dispersalista supone que cada especie tiene una historia particular de dispersión, a través de una geografía estable. Cuando algunos miembros de una especie logran salvar una barrera, es posible que lleguen a prosperar como una población independiente que con el paso del tiempo podrá divergir

hasta convertirse en una especie diferente. Bajo la idea del dispersalismo la conformación de las regiones —áreas de endemismo en sentido amplio—, si es que existen, se debe a que las barreras operan de igual forma para la mayoría de los grupos, “confinándolos” a la misma área. Sin embargo, bajo otros enfoques, el concepto de barrera es relativo según sea el taxón, su edad, el tiempo requerido para cruzarla y la edad de las barreras, entre otros aspectos.

La hipótesis de la vicarianza supone que las áreas de endemismo se forman a partir de áreas de distribución ancestral, que al aparecer una barrera intermedia separa subpoblaciones de una biota cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Cada subpoblación, posteriormente diverge durante el aislamiento —alopatría— a través del tiempo, hasta formar especies nuevas. Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies deben ser congruentes y, aún más, debe existir una correlación estrecha entre la historia de la Tierra y la historia de la biota. Si esta visión teórica es correcta, una predicción que se deriva inmediatamente de ella es que las relaciones genealógicas que se puedan establecer entre las especies deben revelar también relaciones genealógicas entre las áreas y viceversa. La tarea de este enfoque de la biogeografía histórica se encauzaría hacia la reconstrucción de la historia de los eventos de vicarianza que dieron lugar a la configuración de las áreas de endemismo. Para los enfoques genealógicos, la correspondencia de las distribuciones —el endemismo— implica homología en dos sentidos: topológico y evolutivo. Dos especies de una misma área de endemismo guardan la misma posición espacial con respecto al todo (en este caso, la geografía regional) y, por ello, son topológicamente homólogas, pero también son

homólogos evolutivos en tanto que esa correspondencia en sus distribuciones implica una sola historia de formación. Dentro de este enfoque se ubican la biogeografía de la vicarianza o cladística y la panbiogeografía. La diferencia entre estas dos corrientes tiene su origen en sus distintas concepciones del espacio como componente inseparable de la especie y el taxón (Craw *et al.*, 1999; Humphries y Parenti, 1999). Esto necesariamente tiene repercusiones en el método porque el análisis de tipos de patrones distintos, involucra el uso de técnicas de inferencia y tipos de resultados también diferentes.

La biogeografía cladística parte del reconocimiento de las áreas de endemismo como patrón de estudio. La panbiogeografía parte de la construcción de trazos individuales. En otras palabras, la biogeografía cladística busca la correspondencia en las distribuciones a partir de la superposición de las localidades donde se han registrado a las especies, mientras que la panbiogeografía busca la superposición de sus disyunciones.

Para la biogeografía cladística, el elemento de juicio central en el establecimiento de las relaciones entre las áreas de endemismo es la genealogía de las especies. En orden metodológico, primero es necesario hacer sistemática y después biogeografía. Para la panbiogeografía esta secuencia no es estricta, si bien parte del reconocimiento de que la mayoría de las especies están contenidas en un género en virtud de su origen común; supone, además, que con los resultados de un análisis panbiogeográfico es posible redefinir y precisar algunas relaciones de parentesco entre las especies. Esto es, tanto la sistemática puede ser evidencia para la biogeografía, como la biogeografía puede ser fuente de evidencia para la sistemática (Page, 1987; Craw, 1988).

Endemismo y región

Región biogeográfica y taxón endémico son conceptos inseparables y se entienden simplemente como patrones reconocibles entre el universo de especies de animales y plantas que cubren la Tierra. De Candolle (1820) sólo insinuó que el estudio de los patrones de endemismo debería analizarse como producto de eventos geohistóricos. Más tarde, con Engler (1914), comenzaron las interpretaciones del endemismo en términos de procesos, al proponer la dicotomía entre endemismos nuevos y antiguos (Kruckenberg y Ravinowits, 1985). Luego, Cain (1944) estableció tres postulados acerca del endemismo en plantas: (1) existen dos tipos de taxones endémicos, los endémicos jóvenes, cuya permanencia en una área se debe a su corta edad de origen y los endémicos relictuales o epibióticos, cuya distribución restringida a un área se explica por la extinción local ocurrida en la mayor parte de su área ancestral más antigua; (2) los endémicos jóvenes pueden o no haberse originado en el área que ocupan, mientras que los endémicos relictuales pueden contener o no la riqueza de biotipos que permitirán, o han permitido, la expansión de su área en un futuro; y (3) una alta proporción del endemismo está correlacionado con la edad de aislamiento del área y con la diversificación de los hábitats.

Rapoport (1975) advirtió sobre la confusión conceptual que comúnmente se da cuando se asocia el concepto de endemismo con área de distribución pequeña. Sin embargo, aún hay autores preocupados por encontrar el tamaño crítico o umbral del área de distribución de una especie para diagnosticarla como endémica (ver Anderson, 1994).

Platnick (1991) insistió en el concepto de región, *sensu* De Candolle (1820), basado en la superposición de las distribuciones de dos o más especies como premisa básica para

la justificación de tales regiones o, en términos generales, *áreas de endemismo*. Platnick (1991) señaló que una fuente de error de los análisis biogeográficos históricos (cladísticos en particular) es la falta de consideración sobre el reconocimiento previo de las áreas de endemismo. Él sugirió que la búsqueda de patrones de simpatria estricta (homopatria, sensu Papavero *et al.*, 1996) era el recurso adecuado para diagnosticar áreas de endemismo.

Evaluación de patrones de superposición

Rapoport (1975) señaló que un índice de superposición o de homogeneidad faunística debe ser suficientemente sensible para distinguir entre diferentes grados de superposición (Fig. 2) y para mostrar el efecto de las diferencias de tamaño entre las dos faunas o floras a comparar.

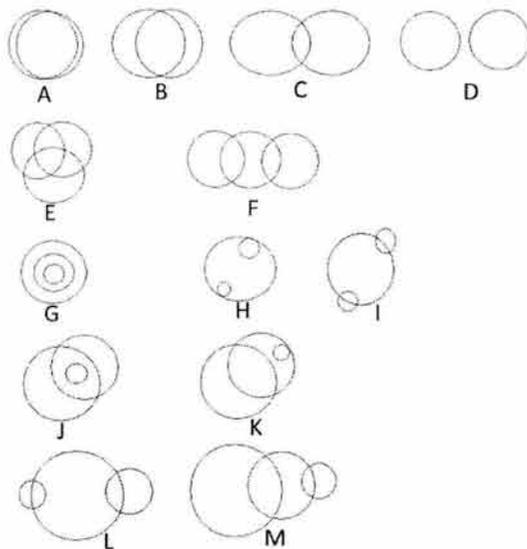


Figura 2. Exigencias mínimas para un índice de superposición coherente, en donde Rapoport (1975) muestra que un índice coherente debe distinguir al menos las distintas medidas de superposición que aquí se esquematizan. En el caso A hay una medida de superposición mayor que en B y a su vez en B existe una mayor superposición que en C.

El recurso del endemismo para la regionalización biogeográfica se fue abandonando hacia el final del siglo XIX y el reconocimiento de provincias biogeográficas se basó entonces en la comparación cuantitativa de listas taxonómicas desde las cuales se estimaba el grado de semejanza como un porcentaje de especies compartidas. Cuando el número de taxones conocidos aumentó y las distribuciones geográficas de otros fueron también mejor conocidas, autores como Jaccard en 1902 y Handlirsch en 1913 propusieron índices de similitud biótica. Más tarde, en los siguientes setenta años, surgieron nuevos índices que incluso consideraban los diferentes tamaños de los taxones. Así, Sánchez y López (1988) sometieron a prueba nueve índices de similitud: Jaccard, Kulczynski, Braun-Blanquet, Savage, Simpson, Peters, Sorensen, Long y Rzedowski, con base en la comparación de dos sistemas faunísticos hipotéticos, con diferentes proporciones y números de taxones; concluyeron que el índice de Simpson es el más informativo acerca del tipo de relación geográfica entre dos taxones. La inconsistencia de los otros índices es producto de las estructuras de cada fórmula. Además, Sánchez y López (1988) discutieron acerca del nivel crítico de similitud para separar floras o faunas y concluyeron que sólo para el índice de Simpson hay un nivel crítico de similitud de 66.66%; por arriba de ese porcentaje dos censos pueden considerarse pertenecientes a la misma flora o fauna, de forma contundente. Esto es una herramienta útil para reconocer distritos, provincias y regiones dependiendo del nivel taxonómico estudiado, ya sean subespecies, especies, géneros o familias. Sin embargo, el índice de Simpson, al igual que los demás, se basa en la evaluación de provincias por similitud total y no considera la filogenia ni la historia geográfica de los taxones como argumentos para explicar la similitud entre ellos. El

análisis del origen geográfico de los taxones así como su filogenia competen básicamente a la biogeografía histórica. Como en cualquier fenograma, en los grupos de localidades agrupadas en una misma provincia no es posible observar qué especies justifican tal agrupamiento.

Los índices anteriores se desarrollaron para resolver problemas de semejanzas faunísticas. Para Rapoport (1975) estos índices resultan muy laboriosos para casos de numerosas superposiciones, por lo que propone un índice, en donde se puede obtener mediante ecuaciones sencillas: la superposición media, superposición porcentual "intrínseca", superposición porcentual relativa y el índice de segregación. El índice de superposición, según Rapoport, debe ser coherente por lo menos con las exigencias que aparecen en la figura 2. Se deben distinguir los diferentes niveles de superposición que pueden existir entre uno o más grupos taxonómicos. Estos índices serían útiles para calcular ya sea (1) ¿qué tanto se parece un par de listas faunísticas?, o (2) ¿qué tanto dos o más especies coinciden en los mismos sitios o áreas? Esta última podría ser una alternativa para reconocer especies endémicas.

Áreas de endemismo

Un área de endemismo puede diagnosticarse mediante la evaluación de la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies diferentes (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994). Dicha superposición nunca es total, por lo que la identificación de las áreas de endemismo es de algún modo un proceso subjetivo. Para Axelius (1994), un área de endemismo debe trazarse a partir del área de superposición de dos o más áreas

de distribución de un taxón, para lo cual es necesario obtener cladogramas de áreas a partir de cladogramas de taxones (Fig. 3).

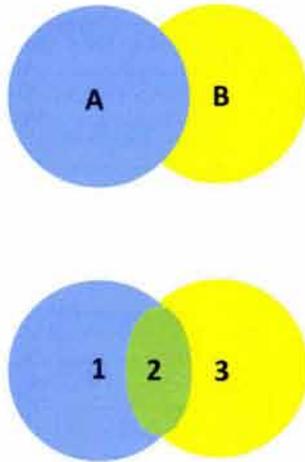


Figura 3. El área de endemismo para dos especies A y B se obtiene a partir de las áreas de distribución alelopátricas (Axelius, 1994). En este ejemplo las áreas de distribución de dos especies A y B dan como resultado un área de endemismo (2).

Harold y Mooi (1994) señalaron que las áreas de endemismo son hipótesis que deben someterse a prueba, e inclusive pueden modificarse a la luz de nuevos datos (Fig. 4). Ellos definen dos fases para el conocimiento de áreas de endemismo. La primera identifica y propone cladogramas de áreas de ocurrencia o distribución, las cuales son comprobadas en una segunda fase.

La diagnosis de un área de endemismo se basa en el reconocimiento de patrones de homopatría–alopatría que se observan en la distribución de especies, lo que Brown y Lomolino (1998) distinguen como provincialismo y que es el primer patrón de homología biogeográfica. Este patrón incluye tres rasgos: (1) especies cercanamente emparentadas con distribución alopátrica, (2) especies sin relación genealógica —e incluso con capacidades de dispersión muy distintas— que muestran distribución homopátrica, y (3)

la coincidencia estructural entre las relaciones genealógicas que se observan en diferentes grupos que ocupan las mismas áreas.

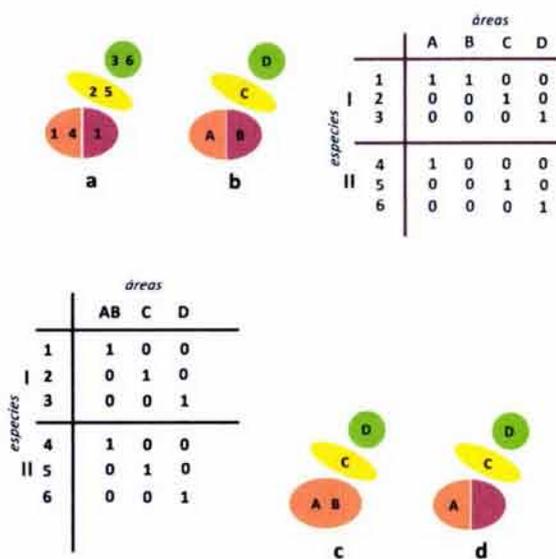


Figura 4. Delimitación de áreas para un análisis biogeográfico a partir de patrones de distribución. En este ejemplo se utilizan cuatro áreas hipotéticas (A–D) para seis especies también hipotéticas, en dos clados: clado I con las especies 1 a 3, y el clado II con las especies 4 a 6. En (a) se muestran los patrones de distribución de seis especies hipotéticas en dos clados. (b) Se reconocen cuatro áreas con una especie cada una. (c) Se reconocen tres áreas, las especies 1 y 4 aparecen como endémicas. (d) Se reconocen tres áreas, la especie 4 es endémica en el área A y la especie 1 es de distribución amplia (Harold y Mooi, 1994).

El endemismo es sensible a los cambios de escala y a la selección de taxones. Es frecuente observar que haya dos o más áreas de endemismo contenidas en una de mayor tamaño, a lo que llamaremos *endemismo sucesivamente anidado*. Es predecible suponer también que, para un taxón monofilético, las áreas de distribución de sus especies sean iguales o más pequeñas que las de los géneros y las áreas de éstos, a su vez, más pequeñas que las de las familias. Sin embargo, no siempre existe una correspondencia entre las áreas de distribución de taxones del mismo rango que pertenezcan a distintos linajes.

El endemismo anidado nos permite proponer sistemas de clasificación geográfica jerárquicos. En el siglo XIX se hicieron las primeras propuestas para clasificar la biota terrestre en sistemas jerárquicos en los que se dividía la Tierra en reinos, regiones,

dominios, provincias y, más recientemente, distritos (Cabrera y Willink, 1973; Brown y Lomolino, 1998). Este sistema pretende establecer una jerarquía análoga a la que se aplica en taxonomía biológica, donde la unidad básica a clasificar es la especie. De forma análoga a la sistemática, en la clasificación biogeográfica, la unidad básica de clasificación es la provincia y el distrito viene a ser una variante geográfica de la provincia (equivalente a una subespecie).

La necesidad de categorizar el paisaje natural con criterios biogeográficos tuvo sus productos más notables en el siglo pasado, y está inspirado en la terminología militar Romana (Grehan, 1989). Así, 'región' (del Latín *regere*) era un área de comando, 'provincia' (del Latín *vincere*) es un territorio conquistado, y el 'distrito' (del Latín medieval *districtus*) es un territorio de jurisdicción. Teniendo en cuenta que las regiones biogeográficas comprenden áreas muy extensas dentro de las cuales se encuentran muy variados hábitats, algunos autores han dividido estas regiones en unidades más reducidas, siguiendo diversos criterios. Así, el endemismo anidado es un recurso para el reconocimiento de *provincias bióticas*, que se agrupan en dominios, que a su vez se agrupan en regiones y éstas en reinos (Fig. 5). Cada nivel en sí mismo es un área de endemismo de diferente extensión. A principios del siglo XX, las provincias bióticas se concibieron como áreas con una relativa homogeneidad de condiciones ecológicas, además de la distinción de algunos endemismos. La *provincia biótica* es definida por Álvarez y Lachica (1974) como un área considerable y continua, caracterizada por la presencia de una o más asociaciones ecológicas importantes que difieren, cuando menos, en una superficie proporcionalmente cubierta de las asociaciones que se encuentran en

las provincias adyacentes. Así, las provincias son áreas que están caracterizadas por un conjunto particular de especies, además de una fisiografía, clima, suelo y fisonomía de la vegetación muy similares.

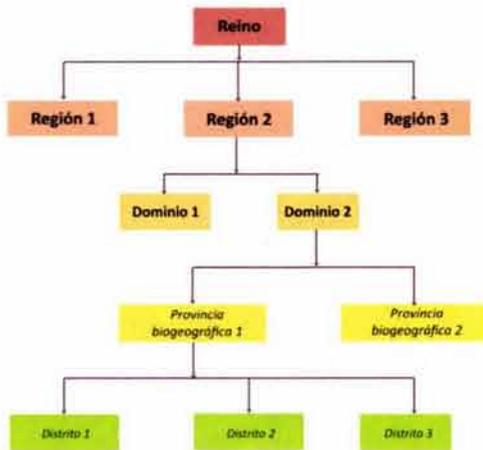


Figura 5. Las provincias bióticas, que se reconocen por endemismos anidados, se agrupan de manera jerárquica en dominios, regiones y finalmente reinos.

Métodos y criterios para diagnosticar un área de endemismo

La definición y reconocimiento de áreas de endemismo es uno de los mayores problemas metodológicos en la biogeografía histórica. La metodología de la biogeografía de la vicarianza ha sido moldeada por la idea de que existe un patrón general de relaciones entre áreas (cladograma de áreas fundamental), que puede inferirse con la ayuda de la sistemática filogenética. Se han descrito, entre otros, tres métodos para encontrar cladogramas de áreas: análisis de componentes, análisis de parsimonia de Brooks y análisis de enunciados de tres áreas (Andersson, 1996).

Para poder utilizar los métodos anteriores se requiere suponer que los cladogramas de los taxones de los que se dispone son representaciones correctas de la verdadera filogenia, que las áreas de distribución están correctamente estimadas, que

toda la especiación ocurre por alopatría y no ocurre extinción o dispersión. Así el cladograma de áreas derivado de esas filogenias representará las relaciones entre áreas (Andersson, 1996). Cuando no se cuenta con los árboles de los grupos monofiléticos que pueden verter información sobre las áreas de endemismo, se puede recurrir a otro tipo de métodos.

Müller (1973) sugirió un protocolo para identificar áreas de endemismo sobre mapas, para lo cual:

1. Las distribuciones de las especies deben ser relativamente menores en comparación con el área en estudio.
2. Sus límites distribucionales deben ser apropiadamente conocidos.
3. La validez de las especies no debe estar en disputa.

Luego de cumplidas estas condiciones, las áreas de endemismo simplemente se hallan superponiendo las áreas de distribución analizadas y determinando su congruencia. Las áreas de endemismo de especies y taxones superiores, no sólo constituyen las unidades básicas de los estudios biogeográficos históricos, sino que a la vez conducen a la regionalización a distintas escalas, al distinguir regiones, dominios, provincias y distritos (ver, por ejemplo, Cabrera y Willink, 1973).

Rosen (1988) propuso al Análisis de Parsimonia de Endemismos, PAE (Parsimony Analysis of Endemicity), como una herramienta para evaluar cambios temporales en paleobiotas, comparando la distribución de un conjunto de paleoespecies, estrato por estrato, entre dos o más horizontes. Otro uso posterior del PAE es la clasificación biogeográfica, donde se buscan especies con la misma distribución para diagnosticar

provincias biogeográficas (Morrone *et al.*, 1999, 2002). Actualmente el PAE es reconocido como una herramienta para descubrir patrones de homología biogeográfica primaria (Luna *et al.*, 1999, 2000, 2001; Huidobro *et al.*, 2006).

Morrone (1994) retomó el método de Rosen (1988) y lo modificó utilizando celdas de tamaño uniforme dibujadas sobre una región de estudio. Esto obedece a que los inventarios florísticos y faunísticos están compuestos por varias localidades con pocas especies. Un análisis con tanta desigualdad en la distribución de especies por localidad generaría incertidumbre en las soluciones por parsimonia. La cuadrícula es una forma de reducir el universo de estudio, agrupando varias localidades en una misma celda. El método del PAE puede describirse en los siguientes pasos (Fig. 6):

1. Se seleccionan dos o más taxones altamente diversificados, con varias especies de distribución endémica y con filiación ecológica semejante. Con base en lo anterior, se define una región de estudio.
2. Se eligen y despliegan unidades de área sobre una región a analizar, ya sea una cuadrícula o unidades con identidad histórica (cuencas, provincias fisiográficas o morfotectónicas) o ecológica (ecorregiones).
3. Se construye una matriz de datos $r \times c$, donde r (renglones) representa a las áreas que contienen las localidades de registro de las especies, y c (columnas) a las especies. Los valores posibles son **1**, si la especie está presente y **0**, si está ausente. Un área hipotética codificada con ceros opera como área externa cuya función es arraigar el árbol solución.
4. Se aplica un método de parsimonia a la matriz de datos. El objetivo no es encontrar

soluciones que reduzcan la homoplasia al mínimo sino aquellas que optimicen las sinapomorfías. Por ello, también es posible aplicar a la matriz un método de compatibilidad.

5. Se delimitan las ramas del cladograma sustentadas por al menos dos especies. Estas especies son *sinendémicas*, esto es, sustentan un *área de endemismo*.
6. Se superponen en un mapa las áreas de distribución de las especies hipotéticamente endémicas para reconocer las áreas de endemismo.
7. Finalmente se reemplazan las especies de un cladograma por las áreas de endemismo donde cada especie está presente.

En la actualidad, el análisis de simplicidad de endemismos (PAE) se ha aplicado para clasificar unidades geográficas de naturaleza distinta, ya sean localidades (Rosen, 1988), áreas delimitadas *a priori* (Cracraft, 1991; Espinosa *et al.*, 2006; Huidobro *et al.*, 2006) o celdas de la misma forma y tamaño (Morrone, 1994). El eje central del método consiste en analizar matrices de presencia – ausencia de especies en unidades geográficas mediante un algoritmo de parsimonia. Los conjuntos de unidades geográficas reconocidas como *áreas de endemismo* deben compartir al menos dos especies endémicas (*sinendémicas*).

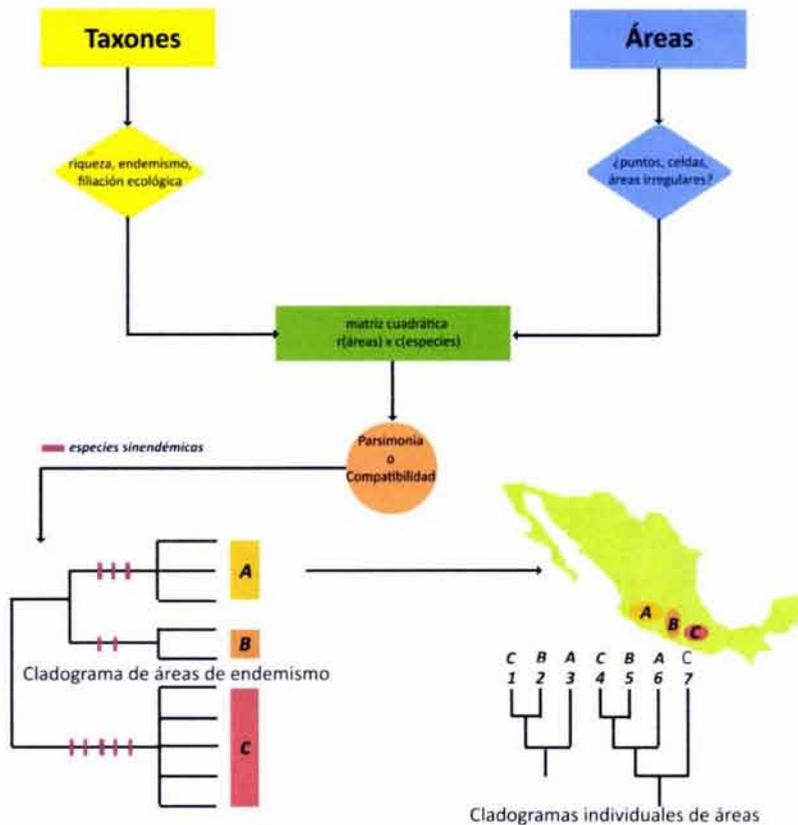


Figura 6. Análisis de Simplicidad de Endemismos con sus derivaciones hacia la diagnosis de áreas de endemismo.

De 1988 a la fecha se han publicado más de un centenar de trabajos donde se hace uso del PAE (Nihei, 2006) y a lo largo de ese tiempo también se le han hecho diversas críticas, entre las que se pueden destacar las siguientes:

1. El PAE solo podría reconstruir las relaciones biogeográficas históricas correctas cuando en las especies ocurre una combinación particular de vicarianza y falta de respuesta de especiación al evento vicariante (Brooks y van Veller, 2003).
2. Puede producir conclusiones erróneas debido a la existencia de eventos de dispersión

posteriores a la especiación (Brooks y van Veller, 2006).

3. Hay áreas que podrían estar juntas en un clado sustentado por ausencias compartidas (Porzecanski y Cracraft, 2005).
4. Las especies endémicas a una sola área no son informativas (Yeates *et al.*, 2002).
5. No utiliza información filogenética, por lo tanto es un método sin contexto histórico (Humphries, 1989; Humphries y Parenti, 1999). Por lo tanto, los patrones de distribución congruente, generados por el PAE, son estáticos (Nihei, 2006).
6. Las áreas a clasificar pueden no ser naturales (Nihei, 2006).
7. El universo de estudio puede ser parcial (Nihei, 2006). Una mala selección de taxones y áreas puede producir relaciones falsas, divergencias falsas y distribuciones parafiléticas.

Las críticas 1 y 2 no representan una limitante exclusiva del PAE, sino del método de la biogeografía histórica en general, particularmente del BPA (Brooks Parsimony Analysis; Brooks, 1981). Si el objetivo del PAE es encontrar las relaciones entre áreas basadas en la distribución amplia, adoptaría entonces como suyo el supuesto 0 propuesto por Brooks (1981) con todas las críticas inherentes.

La crítica 3 estaría dirigida no a un método, sino a un análisis particular mal interpretado. Las sinapomorfías son fácilmente reconocidas en una matriz de resultados por sus índices de consistencia y retención ($c = 1$; $r = 1$), y por el valor de los estados apomórficos, que en el caso de matrices de presencia (1) – ausencia (0) debe ser igual a 1. Sería realmente difícil pasar por alto una rama de un cladograma sustentada por ausencias. Además, es posible analizar las matrices bajo restricciones de parsimonia de

Camin – Sokal y prohibir las reversiones de presencias a ausencias.

La crítica 4 se fundamenta en que los caracteres autapomórficos no son informativos en los métodos de parsimonia. Por lo tanto, deben ser omitidos para el cómputo de los árboles, pero no así para el mapeo de caracteres. De ser omitidos, las especies ‘microendémicas’ serían eliminadas del análisis y eso generaría un escenario geográfico parafilético. Por ejemplo, en el análisis biogeográfico del género *Bursera*, algunas unidades como el valle de Tehuacán – Cuicatlán (con dos sinendémicos: *B. arida*, *B. biflora*), la cuenca del río Papagayo (*B. krusei*, *B. aff citronella*) o Jamaica (*B. aromatica*, *B. hollicki*, *B. lunani*) quedarían excluidas por el simple hecho de no tener argumentos para subdividirla. Algunas especies microendémicas quedaron encubiertas en áreas muy grandes, como las del cañón del Zopilote (*B. bonetti*, *B. chemapodicta*, *B. suntui*), ubicado en el centro de la cuenca del Mezcala, afluente del Balsas (ver Espinosa *et al.*, 2006; Montaña – Arias, 2009).

La crítica 5, carencia de información filogenética, representa una debilidad para cualquier método cuyo objetivo fuese encontrar relaciones históricas entre áreas. Ahí radica una de las principales confusiones acerca de las limitantes y los alcances del PAE. El método sólo debería utilizarse como una herramienta para detectar patrones de distribución congruente, cuyos taxones sinendémicos son interpretados como espacialmente homólogos (Morrone, 2001). El PAE no es, por sí solo, un método de reconstrucción de relaciones históricas entre áreas. Por otra parte, si se incorporan todos los componentes involucrados en una filogenia de especies el método se convertiría en un análisis de simplicidad de componentes de Brooks.

Las críticas 6 y 7 constituyen más bien lineamientos para la aplicación del método. En los análisis más recientes con esta herramienta se han incorporado decisiones acerca de cómo justificar la unidad geográfica de análisis. La subdivisión de la región de estudio a partir de una cuadrícula implica la ausencia de una hipótesis previa de la historia de la región. Implícitamente se adopta, aun sin quererlo, una posición inductivista al aplicar un método que evalúa datos “objetivos” (ausencia – presencia) sobre unidades geográficas concebidas sin sesgo teórico. Si hacemos una analogía entre el estudio de la filogenia de un género y el PAE, en el análisis filogenético se parte de una hipótesis acerca de la monofilia del género y de la realidad de sus especies, de la misma manera que debe haber una hipótesis acerca de la identidad histórica de la región de estudio y de cada una de las áreas a analizar. En el otro extremo, optar por un sistema de provincias biogeográficas o de ecorregiones nos conduce a un razonamiento circular. Por ejemplo, si las provincias biogeográficas están sustentadas en la distribución de especies endémicas, son entonces, por lo tanto, *áreas de endemismo*, y si luego evaluamos las áreas de endemismo que resultan de un PAE, a partir de tales provincias, el procedimiento se vuelve tautológico.

Sistemas de provincias bióticas y conservación

Cualquier enfoque de clasificación biogeográfica persigue generar sistemas cartográficos de áreas “naturales”. En este caso, la naturalidad de un área está determinada por sus atributos bióticos a escala local. Los enfoques ecológicos comúnmente se basan en métodos estadísticos como curvas de especies vs área, o bien, ponderando cualidades de

las especies, en términos de rareza y endemidad, entre otros. Sin embargo, la aplicación de estos métodos depende de la comparación de áreas con identidad tanto ecológica como histórica. Abbott (1983) encontró que los mejores ajustes a los modelos de regresión especies vs área se obtenían si se comparaban islas del mismo archipiélago, es decir, islas que comparten una historia geológica común. Así, una clasificación de provincias bióticas, bajo un criterio histórico, nos proporciona el marco de referencia para hacer evaluaciones de prioridades de conservación a escala local. Muchas veces, los programas de conservación se enfocan en proteger “las especies características que dan identidad a cierto país” (Peterson *et al.*, 1993). Sin embargo, es posible encontrar biotas relacionadas con áreas conservadas por su alto endemismo en lugares alejados, más allá de los límites políticos. Sin embargo, los argumentos políticos son los que fundamentan los programas de conservación y los que lamentablemente se imponen.

Un problema de la conservación es elegir entre un conjunto de áreas ¿cuál o cuáles de ellas son prioritarias para tal fin? La utilización de métodos históricos en la elección y clasificación de áreas a conservar es científicamente reconocida ya que se obtienen resultados contemplando un área geográfica mayor como un todo, requiere de pocos datos para reconocer lugares primarios de importancia y presenta resultados falsables a más corto plazo y con una menor inversión (Reynoso, 1994). En general, la asignación de estrategias de conservación debe basarse en la escala y objetivo del producto final (Peterson *et al.*, 1993). Actualmente estas prioridades de conservación se basan tanto en la cantidad de especies que puede contener cada una de las áreas como en las cualidades de dichas especies. La cualidad genérica por excelencia es la rareza, la cual tiene tres

expresiones diferentes: rareza demográfica, rareza geográfica y rareza de hábitat (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985). Algunos autores (v. gr., Grehan, 1989; Morrone y Crisci, 1995) sugieren que la panbiogeografía puede promover una visión novedosa sobre el problema de la determinación de las áreas a conservar, pues la aplicación de este método permite expresar en forma simultánea la riqueza relativa de especies y de 'orígenes' históricos (Espinosa y Morrone, 1998; Morrone y Espinosa, 1998).

Literatura Citada

- ABBOTT, I. 1983. The meaning of z in species–area regressions and study of species turnover in island biogeography. *OIKOS*, 41: 385–390.
- ÁLVAREZ, T. Y F. DE LACHICA, 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 219–257. En: Flores, A., L. González, T. Álvarez y F. Lachica (eds.), 1974. El escenario geográfico. Volumen II. Recursos Naturales. SEP–INAH, México.
- ANDERSON, S. 1994. Area and endemism. *Quart. Rev. Biol.*, 69 (4): 451–471.
- ANDERSSON, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 23: 269–277.
- AXELIUS, B. 1994. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics*, 7: 197–199.
- BROOKS, D. R. 1981. Hennig's Parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool.*, 30: 229–249.
- BROOKS, D. R. Y M. G. P. VAN VELLER. 2003. Critique of Parsimony Analysis of Endemicity as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 30: 819–825.
- BROWN, J. H. Y M. V. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. Second Edition, Sinauer Associates, Inc. Pub. Sunderland.

- CABRERA, A. L. Y A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía de la OEA, Serie Biología, núm. 13, Washington, D. C.
- CAIN, A. J. 1944. *Fundamentos de Fitogeografía*. ACME, Buenos Aires.
- CRACRAFT, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Syst. Bot.* **4**, 211–227.
- CRAW, R. 1988. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography, pp. 405–435. En A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London.
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN Y M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Univ. Press, Biogeography series, 11, Oxford.
- CRISI, J. V. Y M. F. LÓPEZ. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografía de la OEA, Serie Biología, núm. 26, Washington, D. C.
- DARWIN, C. 1872. *Origin of Species*. 6th ed., John Murray, London.
- DE CANDOLLE, A. 1820. Geographie Botanique, pp. 359–422. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* Vol. **18**: 359 – 422.
- ELITH, J., GRAHAM, C.H., ANDERSON, R.P., DUDIK, M., FERRIER, S., GUISAN, A., HIJMANS, R.J., HUETTMAN, F., LEATHWICK, J.R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L., LOISELLE, B.A., MANION, G., MORITZ, C., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J.M., PETERSON, A.T., PHILLIPS, S., RICHARDSON, K., SCHACHETTI PEREIRA, R., SCHAPIRE, R.E., SOBERÓN, J., WILLIAMS, S.E., WISZ, M. Y ZIMMERMANN, N.E. 2006. Novel methods improve predictions of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129–151.
- ENGLER, P. 1914. Pflanzengeographie. *Die Kultur der Gegenwart III*, Vol. 4. Leipzig.

- ESPINOSA, D. Y J. LLORENTE. 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- ESPINOSA, D. Y J. J. MORRONE. 1998. On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation. *J. Comp. Biol.*, **3**: 171-176.
- ESPINOSA, D., J. J. MORRONE, J. LLORENTE Y O. FLORES – VILLELA. 2001. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Las Prensas de Ciencias, UNAM.
- ESPINOSA, D., J. LLORENTE Y J. J. MORRONE. 2006. Historical distribution patterns of *Bursera* (Burseraceae) and its taxonomic implications. *J. Biogeogr.*, **33**: 1945–1958.
- GREHAN, J. 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand J. Zool.*, **16**: 731–748.
- HAROLD, A. S. Y R. D. MOOI. 1994. Areas of endemism: Definitions and recognition criteria. *Syst. Biol.*, **43** (2): 261–266.
- HUIDOBRO, L., J. J. MORRONE, J. L. VILLALOBOS Y F. ÁLVAREZ. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **33**, 731–741.
- HUMPHRIES, C. J. 1989. Any advance on assumption 2? *J. Biogeogr.* **16**, 101–102.
- HUMPHRIES, C. J. Y L. R. PARENTI. 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plants and animals distributions*. 2da. ed. Oxford Univ. Press, New York and Oxford.
- KRUCKENBERG, A. R. Y D. RAVINOWITZ. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. of Ecol.Syst.*, **16**: 447–479.
- LUNA VEGA, I. Y R. CONTRERAS-MEDINA. 2000. Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic analysis. *Biogeographica*, **76**: 79-88.

- LUNA VEGA, I., O. ALCÁNTARA, D. ESPINOSA ORGANISTA Y J. J. MORRONE. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, **26**: 1299 – 1305.
- LUNA VEGA, I., O. ALCÁNTARA, J. J. MORRONE Y D. ESPINOSA. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers. Distrib.*, **6**: 137-143.
- LUNA VEGA, I., J. J. MORRONE, O. ALCÁNTARA AYALA Y D. ESPINOSA. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Syst. Evol.*, **228**: 229-239.
- MONTAÑO-ARIAS, G. 2009. Diversidad, distribución y exploración de mecanismos de especiación de *Bursera* afines al 'linaloe', *Bursera linanoe* Rzed. Calderón & Medina (Burseraceae) en México. TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS (SISTEMÁTICA), Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, **43**, 438–441.
- MORRONE, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Divers. distrib.*, **7**, 297–300.
- MORRONE, J. J. Y CRISCI, J. V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **26**: 373 – 401.
- MORRONE, J. J. Y D. ESPINOSA. 1998. La relevancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49(3): 12-16.

- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA, C. AGUILAR Y J. LLORENTE. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Nat.*, **44**: 507 – 514.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA Y J. LLORENTE – BOUSQUETS. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterization, and synonymies. *Acta Zool. Mex.*, **85**: 83 – 108.
- MÜLLER, P. 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Junk, La Haya.
- NELSON, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, **5**: 275–289.
- NIHEI, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *J. Biogeogr.* **33**, 2099–2106.
- PAGE, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, **36**: 1–17.
- PAPAVERO, N., J. LLORENTE Y J. M. ABE. 1996. Formal definitions of some new biological and geological terms for use in biogeography. *Biogeographica*, **70**: 193 – 203.
- PETERSON, A. T., O. A. FLORES-VILLELA, L. S. LEÓN-PANIAGUA, J. E. LLORENTE-BOUSQUETS, M. A. LUIS-MARTÍNEZ, A. G. NAVARRO-SIGÜENZA, M. G. TORRES-CHÁVEZ Y I. VARGAS-FERNÁNDEZ. 1993. Conservation priorities in México: moving up in the world. *Biodiv. Lett.* **1**: 33–38.
- PLATNICK, N. 1991. On the areas of endemism. *Austr. J. Bot.* **4**, xi–xii.
- PORZECANSKI, A. L. Y J. CRACRAFT. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* **32**: 261–275.

- RAPOPORT, E. H. 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- REYNOSO, V. H. 1994. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra. En: J. Llorente e I. Luna (eds.) *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica, Ediciones Científicas Universitarias, México, pp. 537 – 566.
- ROJAS – PARRA, C. A. 2006. *Automatización del método de la panbiogeografía: identificación de centros de diversidad*. Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas–FES Zaragoza, UNAM.
- ROSEN, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En: A. A. Myers y P. S. Giller(eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London, pp. 437 – 481.
- SÁNCHEZ, O. Y G. LÓPEZ. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity applied to biogeography. *Folia Entomol. Mex.*, 75: 119–145.
- SCLATER, P. L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology* 2:130-145.
- WALLACE, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. 2 volúmenes, McMillan, Londres.
- YEATES, D. K., BOUCHARD, P. Y MONTEITH, G.B. 2002. Patterns and levels of endemism in the Australian Wet Tropics rainforest: evidence from flightless insects. *Invertebrate Syst.* 16, 605–619.

1 El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural

AUTORES RESPONSABLES: David Espinosa Organista • Susana Ocegueda Cruz

COAUTORES: Claudia Aguilar Zúñiga • Óscar Flores Villela • Jorge Llorente-Bousquets

AUTORES DEL APÉNDICE: Susana Ocegueda Cruz • Balbina Vázquez Benítez •

David Espinosa Organista

REVISORES: Antony Challenger • Francisco González Medrano • Juan José Morrone Lupi

CONTENIDO

- 1.1 Introducción / 34
- 1.2 Los patrones geográficos de la biodiversidad / 41
 - 1.2.1 Las regionalizaciones del territorio mexicano / 45
- 1.3 Provincias biogeográficas / 49
 - 1.3.1 Región Neártica / 49
 - Zona de Transición Mexicana de Montaña (ZTMM) / 54
 - 1.3.2 Región Neotropical / 58
 - Neotrópico árido del norte / 58
 - Neotrópico subhúmedo y húmedo de Mesoamérica / 60
- Referencias / 63

Apéndices

- Apéndice 1.1 Especies endémicas y características de las provincias biogeográficas de México / ^{CD}2

Espinosa, D., S. Ocegueda et al. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 33-65.

Resumen

En el ámbito mundial, México ocupa el lugar 14 en extensión territorial, y en él habita la cuarta biota más rica del mundo —octavo lugar en aves, quinto en flora vascular y anfibios, tercero en mamíferos y primero en reptiles—, que contribuye, en promedio, con 10% de la riqueza global en cada taxón. Su diversidad de ecosistemas y su riqueza genética lo ubican en un lugar privilegiado en el mundo. Esta elevada biodiversidad se explica por su gran complejidad fisiográfica y por su intrincada historia geológica y climática. La flora y fauna mexicanas muestran patrones geográficos correlacionados con el comportamiento del medio físico. La riqueza de especies y de endemismos de cada grupo no son uniformes a lo largo del territorio mexicano, sino que muestran tendencias geográficas y

discontinuidades. El endemismo es un recurso para reconocer provincias biogeográficas —áreas con identidad ecológica e histórica sustentadas por la amplia superposición de las distribuciones de varias especies— y para organizarlas en un sistema jerárquico de clasificación biogeográfica. En este capítulo se describe un sistema de clasificación biogeográfica constituido por 20 provincias, con base en la distribución de helechos, coníferas, plantas con flores y vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), agrupadas en dos reinos, Neártico y Neotropical, que incluyen cuatro regiones, Pacífica Norteamericana (con dos provincias), Zona de Transición Mexicana de Montaña (con ocho), Tropical Árida de América del Norte (con seis) y Caribe (con cinco).

1.1 INTRODUCCIÓN

Los llamados países megadiversos son aquellos que pertenecen a una muestra de 10% de los países en los que el mundo está dividido (~170 países), de tal forma que por combinación de sus especies se obtiene la máxima diversidad biológica posible, tanto en número de ecosistemas (terrestres y acuáticos), como de especies y riqueza genética. México se ubica en el cuarto lugar de ese privilegiado grupo de 17 países que conjuntamente albergan cerca de 70% de las especies conocidas, y con frecuencia contribuye con 10% de la riqueza biológica global de cada taxón (Mittermeier *et al.* 1997; Sarukhán y Dirzo 2001; véanse datos actualizados en Llorente y Ocegueda, capítulo 11 de este volumen); por ejemplo, México ocupa el segundo lugar en especies de reptiles y está entre los cinco primeros lugares en anfibios, mamíferos y plantas con flores (Fig. 1.1). México es, pues, un país megadiverso por su elevado número de especies, pero también por su riqueza de endemismos (especies exclusivas de México), de ecosistemas y por la gran variabilidad genética mostrada en muchos grupos taxonómicos, resultado de la evolución o diversificación natural y cultural en el país. Las culturas prehispánicas mesoamericanas domesticaron gran número de especies, como el maíz, el jitomate, el amaranto, la vainilla, la calabaza, el algodón, gran variedad de chiles, diversas especies y variedades de nopales y frijoles, así como el cacao, a la vez que usaron cerca de 2 000 especies más, tanto silvestres como cultivadas, con fines alimenticios, terapéuticos, textiles y de construcción (Martínez 1937; Hernández-X. 1993). La diversidad

genética puede ejemplificarse con el caso del maíz, que luego de 4 000 años de evolución por domesticación produjo 35 razas y 5 subrazas del grano, al que le dieron al menos 10 usos diferentes (Hernández-X. 1972). Aun en nichos económicos no explotados antes de la conquista, como es el caso de la ganadería, mantenían un acervo biológico extenso que permitió más tarde usar 80 especies nativas de pastos para la cría de ganado vacuno, caprino, lanar y porcino (Hernández-X. 1958-1959).

La gran diversidad biológica de México se expresa como un complejo mosaico de distribución de especies y ecosistemas, en el que se observan tendencias geográficas de su riqueza de especies y patrones de acumulación de especies endémicas (véanse los capítulos 2 y 12 de este volumen). Esta complejidad biológica está relacionada con la gran heterogeneidad del medio físico mexicano, que a su vez es producto de una historia geológica y climática muy compleja.

La fisiografía del territorio mexicano es el resultado de la interacción de cinco placas tectónicas (Ortega *et al.* 2000; Fig. 1.2) —Norteamericana, del Pacífico, Rivera, de Cocos y del Caribe—, cuya acción conjunta ha originado cordilleras por plegamiento (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur) o por vulcanismo (Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana); las mesetas (Altiplano central) y depresiones (Balsas y Chiapas) quedaron confinadas entre las cordilleras principales. Debido a ello, tenemos un territorio que en el norte alcanza casi los 2 000 kilómetros de costa a costa, desde Tijuana (Baja California) hasta Matamoros (Tamaulipas); en contraste, al sureste del país, el Istmo de Tehuantepec apenas rebasa

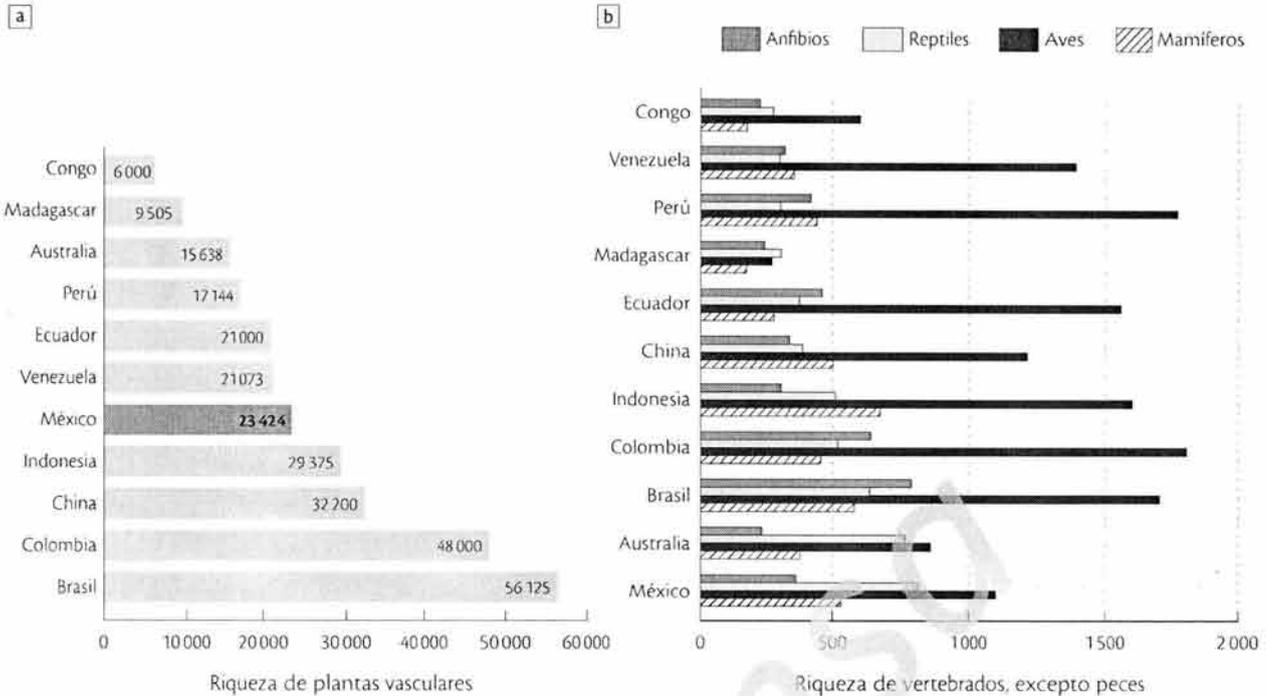


Figura 12.1 Ubicación de México entre los países megadiversos (WRI 2004).

los 200 km de amplitud, en su parte más estrecha. La Península de Yucatán es una amplia planicie que solo en su extremo sur rebasa los 200 m de elevación sobre el nivel del mar; su origen es el resultado de la emersión de la Placa del Caribe. En cambio, la Península de Baja California es una franja larga de terreno montañoso que se extiende de norte a sur, cuyo origen está asociado con los desplazamientos tangenciales de la Placa del Pacífico con respecto a la Placa Norteamericana. Por otro lado, la parte continental del país está conformada por cinco sistemas montañosos, dos grandes llanuras costeras y una altiplanicie. Aun las llanuras y planicies tienen sistemas montañosos aislados que dan lugar a una diferenciación climática importante que repercute en el incremento de la biodiversidad y del número de endemismos. Tal es el caso de las sierras de La Giganta y La Laguna, en la Península de Baja California; la pequeña Sierra de Los Tuxtlas, formada por volcanes aislados relacionados bióticamente con la Faja Volcánica Transmexicana, pero con un alto grado de endemismos, así como la gran cantidad de serranías que cruzan el Altiplano mexicano a diferentes latitudes.

La forma de embudo del territorio mexicano, ancho en el norte y estrecho en el sur, los sistemas montañosos (Sierras Madre) que convergen hacia el sur y sureste de

México, la acción de los vientos alisios y la oscilación estacional del cinturón subtropical de alta presión contribuyen a un patrón climático tan diverso que, al aplicar cualquier sistema de clasificación, todos los climas quedan representados en el país (García 2004; Vidal-Zepeda 2005): desde muy secos en el norte, hasta subhúmedos y muy húmedos al sur (Fig. 1.3a); secos y subhúmedos en la vertiente pacífica hasta húmedos con lluvias todo el año en la vertiente del Golfo de México; tropicales sobre las costas y depresiones, hasta fríos en los picos de las montañas más altas, por encima de los 4 000 m de altitud (Fig. 1.3b).

En general, al sur del Trópico de Cáncer la vertiente del Golfo de México es más húmeda que la del Pacífico (Fig. 1.3a), como resultado de la acción de los vientos alisios. En cambio, al norte del Trópico de Cáncer el aire desciende como consecuencia de la convergencia a gran altitud de las corrientes de retorno de los grandes sistemas de vientos (alisios y "del oeste"). Esta gran subsidencia del aire se conoce como anticiclón y es causa de la presencia de los principales desiertos en el mundo. Así, entre los 23° y 30° de latitud norte encontramos los desiertos Sonorense y Chihuahuense. Estas tendencias climáticas se modifican por el relieve, que produce el llamado "efecto de sombra pluvial" sobre todas las cordilleras, donde se

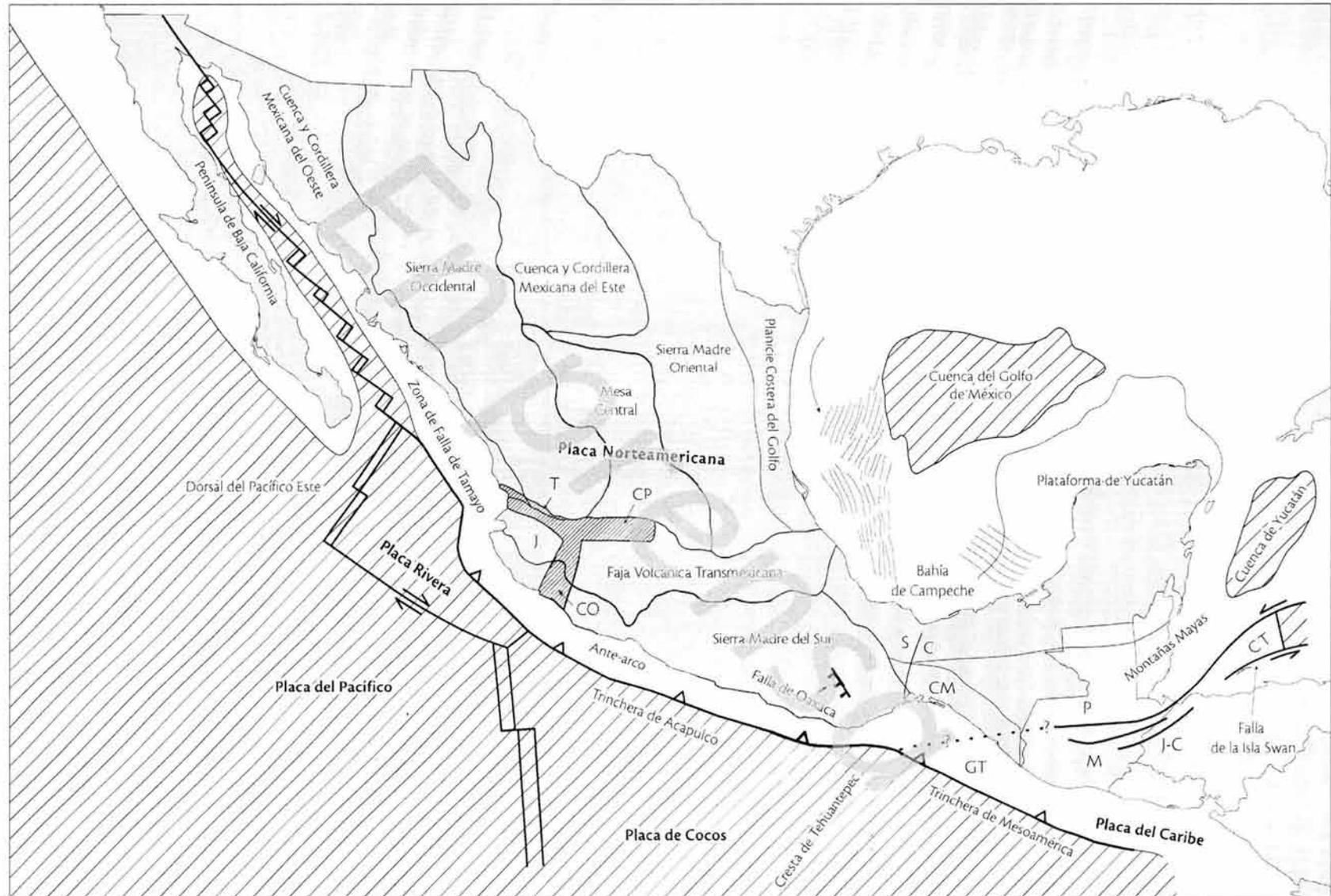


Figura 1.2 Estructuras neotectónicas de México (modificado de Ortega *et al.* 2000); estructuras y provincias (líneas delgadas); límites de placas (líneas gruesas); pliegues del Golfo de México (trazas axiales); litosfera oceánica (diagonales amplias); grabenes (achurado) de Tepic (T), Colima (CO), Chapala (PC); Golfo de Tehuantepec (GT); fallas de Salina Cruz (SC), Polochic (P), Motagua (M) y Jicotán-Chameleón (J-C); Macizo de Chiapas (CM) y Depresión del Caimán (CT).

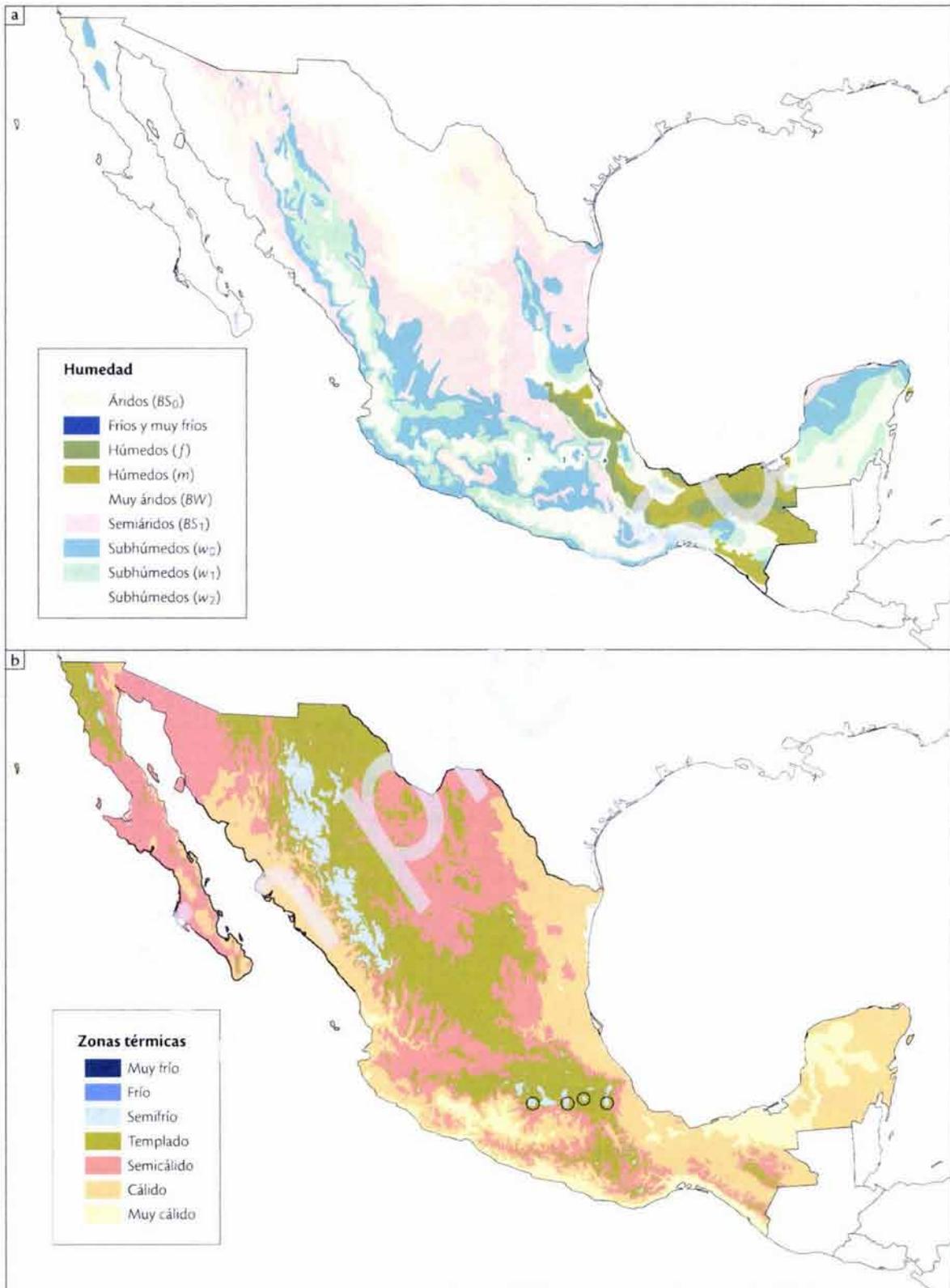


Figura 1.3 Distribución de climas en México, dividida en dos componentes: **(a)** distribución de humedad (García-CONABIO 1990), **(b)** distribución de temperaturas (García-CONABIO 1998). Los círculos señalan las zonas muy frías.

alternan una vertiente húmeda a barlovento y otra seca a sotavento (Mosiño 1974). Todas las cordilleras muestran ese patrón. Un caso ilustrativo se apreciará mediante un perfil trazado desde la llanura costera de Veracruz (clima subhúmedo), pasando por la Sierra de Zongolica (clima muy húmedo con lluvias anuales totales cercanas a los 2500 mm), hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (muy seco con lluvias anuales totales inferiores a los 500 mm).

Las temperaturas tienen un comportamiento correlacionado con la elevación del terreno sobre el nivel del mar. Las temperaturas medias anuales más altas (mayores a los 26 °C) se presentan a lo largo de las costas y disminuyen paulatinamente hacia las montañas, alcanzando los niveles más bajos en las cimas nevadas de volcanes como el Pico de Orizaba, los nevados de Colima y Toluca y la Sierra Nevada (Iztaccíhuatl-Popocatepetl). Por otra parte, la oscilación anual de temperaturas (OAT) —la diferencia de temperaturas entre los meses más frío y más caliente— muestra un comportamiento correlacionado directamente con la latitud. De esta manera, las costas de Chiapas se caracterizan por una OAT casi nula o isotermal (inferior a los 5 °C), mientras que el extremo norte de México, al norte del Trópico de Cáncer, muestra un clima más extremo, que alcanza hasta los 25 °C de oscilación. La humedad aportada por las corrientes marinas amortigua la oscilación térmica donde el continente es estrecho, como en el Istmo de Tehuantepec (efecto de maritimidad), y disminuye su influencia en la medida en que el continente se vuelve más ancho (efecto de continentalidad). Además, la diferencia entre fachadas es aun más acusada debido a la influencia de las corrientes marinas. A la trayectoria de los grandes sistemas de vientos y subsidencias habrá que agregar que el Golfo de México es dominado por una corriente marina cálida que representa un aporte rico y constante de vapor de agua, mientras que las costas del Pacífico del noroeste de México tienen la influencia de la corriente fría de California, la cual influye en una mayor aridez especialmente sobre la Península de Baja California y en las llanuras costeras de Sonora.

La gran heterogeneidad del medio físico ha permitido el desarrollo de una elevada riqueza de especies que están integradas, a su vez, en gran variedad de ecosistemas. El patrón de distribución de la vegetación es resultado del clima sobre un relieve de constitución geológica determinada. Algunos sistemas de clasificación de la vegetación, aplicados a México, han reconocido hasta 50 tipos diferentes (Miranda y Hernández-X. 1963; INEGI 1989; González-Medrano 2003; cuadro 1.1; Fig. 1.4).

La riqueza de especies tiene una tendencia general a incrementarse hacia el sur del territorio mexicano, alcanzando su valor máximo en el centro-noreste de Oaxaca, donde convergen la Sierra Madre del Sur, el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre Oriental, la Sierra del Norte de Oaxaca y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Villaseñor *et al.* 2005). Allí se observa la mayor heterogeneidad de hábitat y la historia geológica y paleoclimática más compleja. En cambio, los endemismos son más frecuentes tanto en las montañas del sur de México como en las áreas del medio tropical semiárido y subhúmedo (Rzedowski 1991b; Llorente y Luis 1993). El número de especies endémicas se eleva a lo largo de la vertiente del Pacífico y sobre el Altiplano. Sobre las cordilleras, las áreas de endemismo son mayores en el noroeste, y aumentan en número y disminuyen en tamaño hacia el sureste. La distribución de especies endémicas, en combinación con las unidades morfotectónicas, genera un conjunto de áreas que llamamos “provincias biogeográficas”, es decir, áreas con identidad fisiográfica y ecológica, donde las distribuciones de dos o más especies endémicas se superponen. Los patrones geográficos de la riqueza de especies y del endemismo en México han sido descubiertos, descritos, clasificados e interpretados desde el siglo XIX, a partir del trabajo pionero del barón Alexander von Humboldt (Ramírez 1899).

El patrón geográfico de heterogeneidad ambiental determina parcialmente los patrones geográficos de riqueza de especies; eso explica por qué el territorio mexicano puede mantener una biota tan diversa. En cambio, el origen de esa diversidad es un problema distinto. Hay dos grandes explicaciones complementarias acerca del origen de la flora y la fauna mexicanas. La primera consiste en que hubo invasiones o expansiones de grupos de plantas y animales, en distintos lapsos geológicos, desde el norte y el sur, que convergieron en diferentes áreas del país, lo cual incrementó el número de especies (véase el capítulo 2 de este volumen). La segunda explicación añade la participación de eventos geológicos y paleoclimáticos que fragmentaron la distribución pasada de las especies y que derivó en la formación o diversificación de muchas especies nuevas, que evolucionaron *in situ*. De esta forma es posible explicar tanto la elevada riqueza de especies como el gran número de taxones endémicos.

Sin embargo, esta diversidad es geográficamente heterogénea. Por ejemplo, al sur del Altiplano central, es decir, desde la cuenca del Río Grande de Santiago y la Faja Volcánica Transmexicana hasta las Sierras de Chiapas, el número de especies se incrementa significativamente, en

Cuadro 1.1 Tipos de vegetación de México, de acuerdo con Francisco González Medrano (com. pers.)

DETERMINADOS POR CONDICIONES CLIMÁTICAS	Zonas tropicales (sin heladas)	Trópico húmedo	Selva alta	perennifolia	
				subperennifolia	
				subcaducifolia	
			Selva mediana	perennifolia	
				subperennifolia	
				subcaducifolia	
		Selva baja	perennifolia		
			subperennifolia		
			caducifolia		
	Trópico seco	Selva baja	espinosa perennifolia		
			espinosa caducifolia		
			Bosque mesófilo de montaña		
			Sin problemas de aridez	Bosque de coníferas	Bosque de <i>Pinus</i>
					Bosque de <i>Abies</i>
					Bosque de <i>Juniperus</i>
Bosque de <i>Pseudotsuga</i> y <i>Picea</i>					
Bosque de <i>Cupressus</i>					
Bosque de <i>Quercus</i>					
Bosque de pino encino					
Vegetación de páramos de altura					
Pastizales					
Chaparrales					
Zonas templadas (con heladas)	Con problemas de aridez	Matorral submontano			
			Matorral alto espinoso		
			Matorral alto subierme		
		Matorral crasicaule	cardonales		
			tetecheras		
			nopaleras		
		Matorral rosetófilo			
		Matorral micrófilo			
		Izotales			
		Mezquital			
Zonas áridas	Hábitats terrestres	Agrupaciones de halófitas			
		Pastizales gipsófilos			
		Vegetación de desiertos arenosos			
	Vegetación hidrófila	Manglares			
		Tulares			
		Bosques de galería			
	Zonas templadas	Hábitats terrestres	Algunos bosques de coníferas		
			Tular y carrizal		
		Vegetación hidrófila	Vegetación flotante		
Bosque de galería					
Zonas tropicales	Hábitats terrestres	Palmares			
		Sabanas			
		Vegetación de dunas costeras			
	Vegetación hidrófila	Manglares			
		Popales			
		Tasistales			
		Tintales			
Asociaciones sumergidas o flotantes					

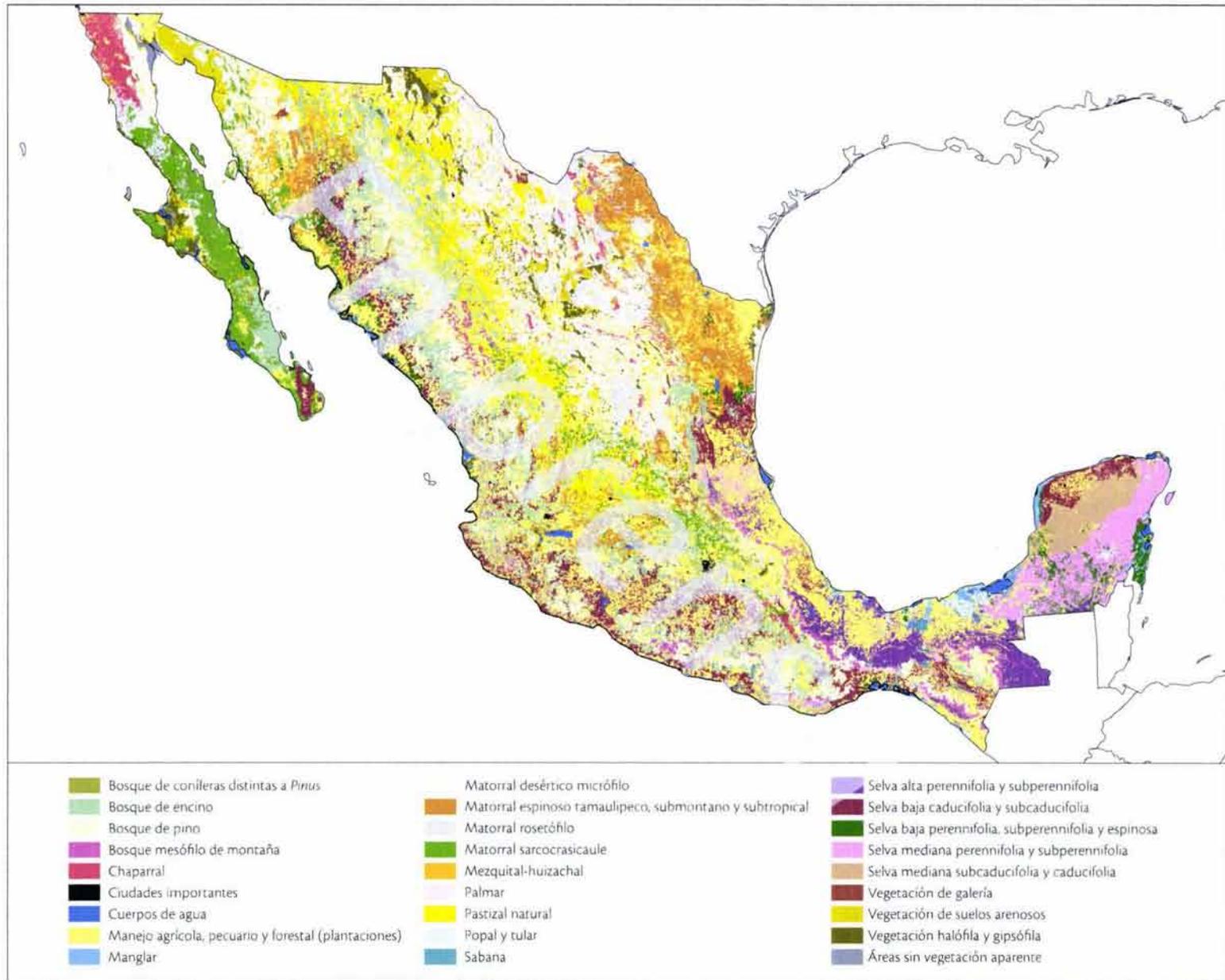


Figura 1.4 Distribución geográfica de los grandes tipos de vegetación presentes en México (INEGI e INE 1981-1991).

especial en las sierras y valles de los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Tabasco y Guerrero.

Hasta la fecha, la riqueza biológica de México no está descrita completamente. Los grupos mejor estudiados son los vertebrados; a pesar de ello, en los últimos 20 años las clasificaciones de aves, mamíferos, anfibios y reptiles han sido modificadas sustancialmente a la luz de nuevos análisis sobre la filogenia de las especies y con la incorporación de datos y análisis moleculares, los cuales han revelado la existencia de muchas especies más de las que se tenían estimadas, así como nuevas formas de agruparlas (Frost y Etheridge 1989; Sibley y Ahlquist 1990; Duellman 1993; Macey *et al.* 1997; Glaw y Kohler 1998). La riqueza de especies de un país se ha tratado de estimar de varias formas. Se han empleado, por ejemplo, simples reglas de tres a partir del tamaño del país, relaciones potenciales entre la riqueza de especies y el área de un país o territorio, basados en el modelo de equilibrio de la riqueza de especies en islas (Crawley y Harral 2001); otros intentos se basan en la proporción entre la riqueza de familias, géneros y especies mejor conocidas, los cuales se usan de referencia para extrapolarlos al número total estimado de familias y especies de todo un país (Rzedowski 1991a); en fin, tenemos los modelos que tratan de explicar la relación entre el número de especies conocidas que se acumulan con el tiempo, o la unidad de esfuerzo de estudio de un grupo taxonómico determinado (Soberón y Llorente 1993; Colwell y Coddington 1994; Gotelli y Colwell 2001). En ese contexto, la flora y fauna mexicanas están descritas y catalogadas dentro de un intervalo que va de 70 a 90 por ciento, variando este margen ampliamente en cada grupo (véase el capítulo 11 de este volumen).

1.2 LOS PATRONES GEOGRÁFICOS DE LA BIODIVERSIDAD

En un contexto geográfico, a escala regional, hay dos grandes orientaciones de estudio de la diversidad biológica de México. La primera, ecogeográfica o macroecológica, estudia los patrones de variación geográfica de los seres vivos reunidos en grupos funcionales, como el número de especies o la composición de formas de vida. La segunda, biogeográfica, estudia los patrones de distribución de los seres vivos en función de la evolución de la Tierra y la diversificación de los taxones. Ambos enfoques de estudio son complementarios.

La distribución de las especies no es azarosa, sigue patrones que responden a diferentes factores actuales o pa-

sados. Esto es, la distribución de cada especie está determinada por su adaptación al medio, pero también por su historia evolutiva. Como en otras partes del mundo, en México también se pueden observar conjuntos de especies que, aunque no tengan parentesco evolutivo cercano, muestran los mismos límites en sus distribuciones. Así, hay conjuntos de especies que se distribuyen desde las montañas de América Central y del Sur y que, sobre la vertiente del Golfo de México, interrumpen abruptamente su distribución al borde del Río Pánuco, como algunas especies de árboles del género *Clethra* —frecuente en bosques de niebla de Tamaulipas y Nuevo León a lo largo de la Sierra Madre Oriental—; otras, en cambio, no rebasan el extremo oriental del Eje Neovolcánico (ENV) (Sierra de Chiconquiaco, Veracruz); otras, sobre la vertiente del Pacífico, no rebasan los límites entre las cuencas de los ríos San Pedro y San Lorenzo (Sinaloa); otras más no pasan la barrera del ENV (Cabo Corrientes, Nayarit). Algunos pinos se distribuyen sobre las vertientes secas de las montañas que rodean el Altiplano mexicano, como algunas variedades del pino piñonero (*Pinus cembroides*), mientras que otros pinos de hojas blandas, como *Pinus patula*, se distribuyen sobre las zonas más húmedas de la vertiente del Golfo de México, siguiendo la distribución de los bosques de neblina (bosques mesófilos de montaña). Estos conjuntos con la misma distribución son el recurso para reconocer componentes bióticos, regiones y provincias biogeográficas.

El patrón geográfico de la riqueza de especies de los grandes grupos de flora y fauna de México muestra una mayor concentración de especies hacia las áreas de mayor complejidad geológica y ecológica. Por ello, las cordilleras y sus áreas vecinas contienen la mayor densidad de especies. En especial, las cordilleras al sur del Trópico de Cáncer constituyen un gran nodo donde convergen las floras y faunas de los más diversos linajes, procedentes del ENV, la Sierra Madre del Sur, la Oriental, la del norte de Oaxaca, las Sierras Transísmicas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la Depresión del Balsas y las vertientes costeras del Pacífico sur y del Golfo de México. Ahí se concentra la mayor diversidad de tipos de vegetación y de especies (Rzedowski 1978, 1991a, 1991b; Villaseñor *et al.* 2005). Sin embargo, las variaciones en la riqueza de especies dentro de esta área son muy heterogéneas. Las localidades estudiadas en la vertiente del Golfo de México son, en general, más ricas en especies que las del Pacífico; sin embargo, un conjunto de localidades distribuidas sobre la vertiente del Pacífico tienen regularmente más especies que un número igual de localidades distribuidas

sobre la del Golfo de México (Villaseñor *et al.* 2005). En otras palabras, la diversidad alfa (riqueza local de especies) es mayor sobre la vertiente del Golfo de México, mientras la diversidad beta (reemplazo o sustitución de especies) es mayor sobre la del Pacífico. La explicación de ello radica en el componente de las especies endémicas, que es mayor sobre las áreas del Pacífico. Eso significa que si hacemos un recorrido a lo largo de la costa del Pacífico, la composición de especies cambiará más rápidamente de un lugar a otro. Hay gran cantidad de especies cuya distribución está restringida a áreas confinadas por barreras físicas o climáticas.

Hay especies endémicas o exclusivas de la Depresión del Balsas, o más aún, endémicas del Cañón del Zopilote (pequeña área ubicada en el centro del Balsas). Especies como el conejo de los volcanes, también llamado zacatuche o teporingo (*Romerolagus diazi*) es considerado microendémico, debido a que su distribución está restringida a los pastizales subalpinos de las montañas que rodean los valles de Toluca y México. Es el mismo caso de *Bursera chemapodicta*, especie exclusiva del Cañón del Zopilote,

y de *Lacandonia schismatica*, de la selva Lacandona, en Chiapas. Por ello es importante definir el marco de referencia de nuestra evaluación del endemismo. El endemismo ha sido explicado como el resultado de la evolución conjunta de varios linajes que fueron afectados por los mismos eventos de fragmentación de sus distribuciones (Humphries y Parenti 1999). Una vez fragmentadas las poblaciones, el intercambio genético se interrumpe y, a lo largo de muchos miles de años de tal aislamiento, se generan especies nuevas. Otros autores (Toledo 1982; Wendt 1993) han explicado la alta diversidad de especies con base en las fluctuaciones climáticas como el motor generador de especies en México (Fig. 1.5); la alternancia de climas seco-húmedo y cálido-frío ha actuado como agente fragmentador de la distribución de especies. Este modelo de distribución-especiación ha sido llamado "modelo de refugios pleistocénicos" (Toledo 1982; Wendt 1993).

Rzedowski (1991b) hizo una estimación de las especies que habitan el país y distinguió cuatro categorías de distribución de las especies de plantas mexicanas (figura 1.6): a] las endémicas de México; b] las endémicas de

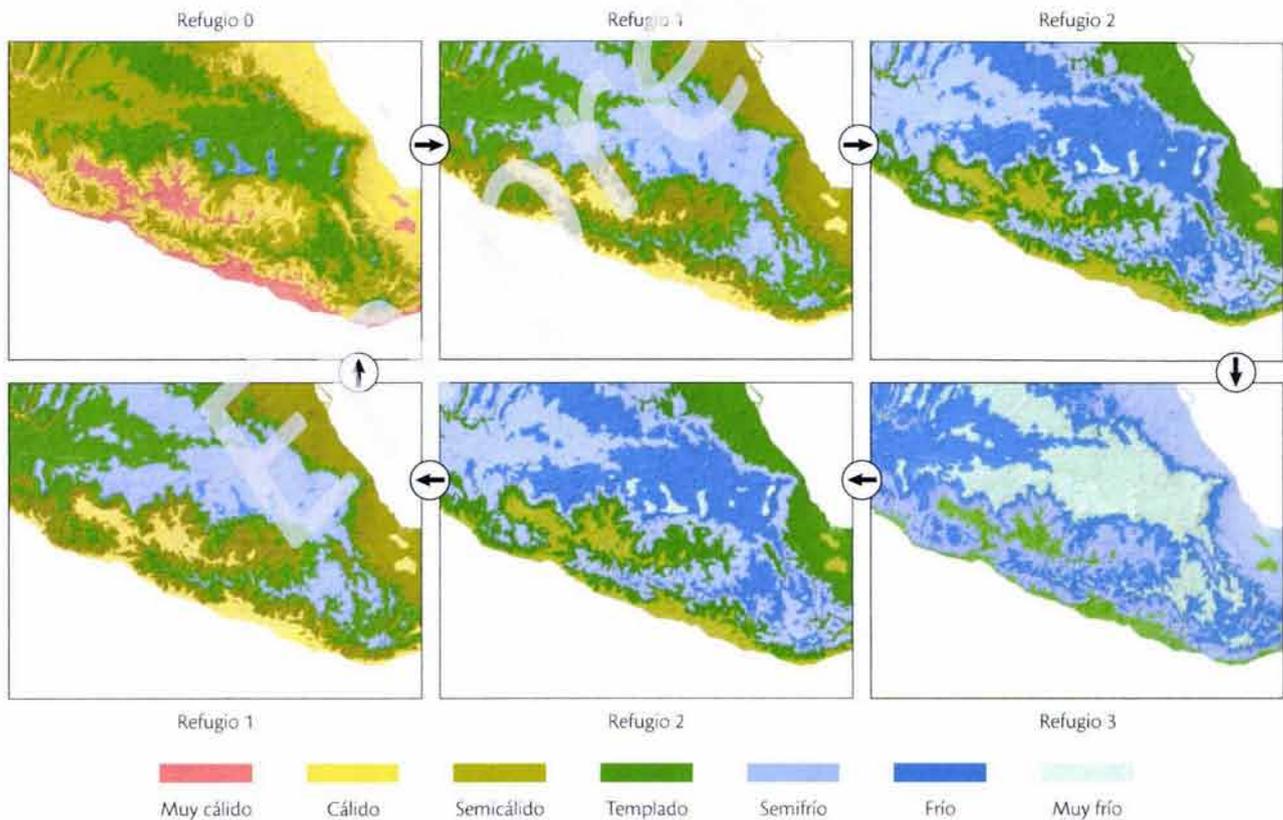


Figura 1.5 Modelo de refugios pleistocénicos. *Nota:* involucra ciclos de enfriamiento (glaciación) y calentamiento (interglaciación) de la Tierra, que repercuten en la fragmentación y reducción de las áreas de distribución de las especies tropicales en áreas 'refugios'.

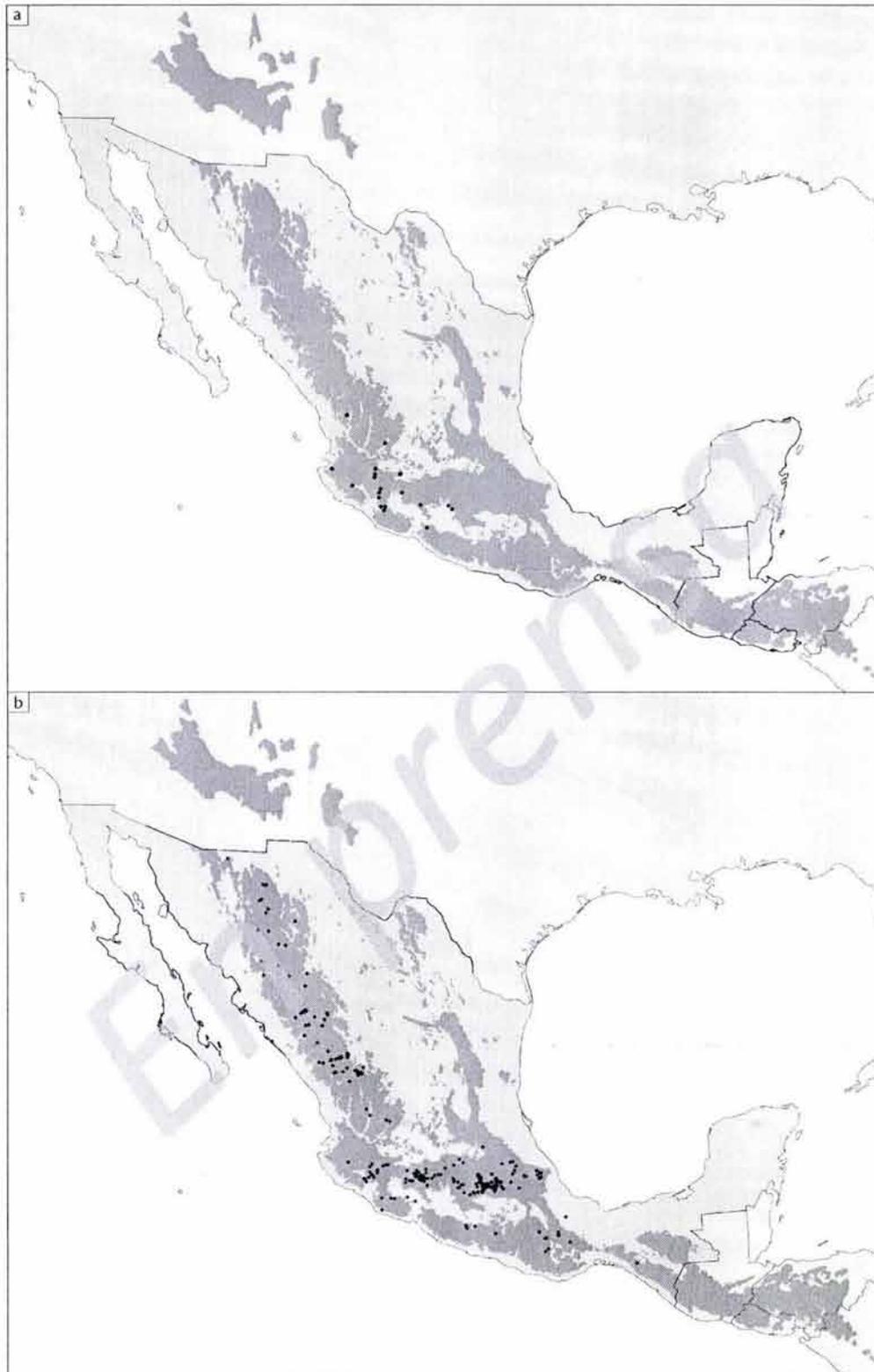


Figura 1.6 [Esta página y la siguiente.] Cuatro casos típicos de distribuciones de plantas mexicanas: **(a)** México (*Bursera roseana*: Burseraceae); **(b)** Megaméxico I (*Pinus leiophylla*: Pinaceae); **(c)** Megaméxico II (*Pinus teocote*), y **(d)** Megaméxico III (*Quercus rugosa*: Fagaceae).

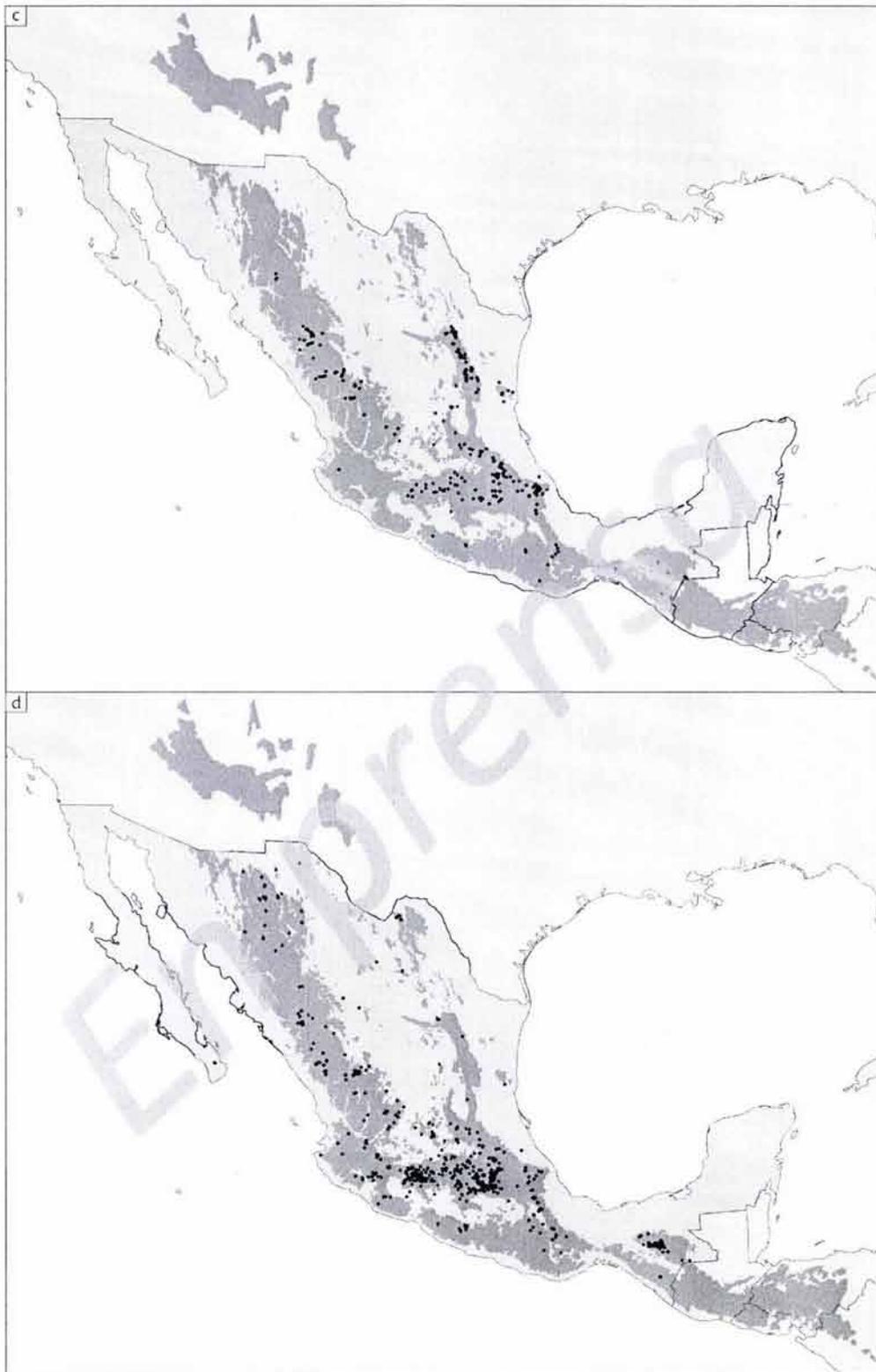


Figura 1.6 [concluye].

Megaméxico I (especies que se distribuyen en México y el suroeste de EUA); c] las endémicas de Megaméxico II (desde México hasta la depresión central de Nicaragua); d] Megaméxico III (desde el suroeste de EUA hasta la depresión central de Nicaragua). Con base en estas categorías, Rzedowski evaluó el componente endémico de México y encontró que la vegetación de los medios montano (bosques de coníferas y encinos), árido (matorrales xerófilos y pastizales) y subhúmedo (bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y espinosos) contribuyen mayoritariamente en el número de especies endémicas, y por consiguiente a la riqueza total de especies del país, a pesar de no ser localmente diversos (Fig. 1.7). Llorente y Luis (1993) propusieron el término general de "cuasiendémico" para aquellas especies cuya distribución abarca al menos un 80% del territorio mexicano, englobando así a los tres Megaméxicos en una sola categoría.

1.2.1 Las regionalizaciones del territorio mexicano

Hacia la mitad del siglo XIX, la geografía botánica y zoológica sintetizaba los patrones biogeográficos y las tendencias de estudio siguientes (Blanco y Fernández 1845):

1. Es frecuente observar dos o más taxones (especies, géneros o familias) con la misma distribución. Este hecho es el principal recurso para reconocer "regiones botánicas" (hoy día conocidas genéricamente como *áreas de endemismo*). Las especies utilizadas para sustentar las regiones botánicas son llamadas "endémicas" o "aborígenes".

2. El número de especies aumenta desde los polos hacia el Ecuador, mientras que el número global de taxones supraespecíficos (por ejemplo géneros o familias) aumenta de norte a sur en cualquier continente. Esto no es válido para cada taxón particular. Por ejemplo, el número de criptógamas y monocotiledóneas aumenta hacia los polos.

3. Hay una sucesión latitudinal de formas de vida vegetal que es análoga a la sucesión altitudinal. Este es el criterio usado para identificar zonas de vida.

4. Las áreas de distribución son, en general, más amplias en tierras templadas y frías que en las tropicales. Este hecho, combinado con la distribución endémica, resulta en un mayor número de áreas de endemismo en la zona intertropical.

En 1858, Phillip Lutley Sclater publicó un sistema de seis regiones biogeográficas basadas en la distribución de aves. El sistema de Sclater fue adoptado y reinterpretado por Wallace (1876) y muchos otros; aún en nuestros

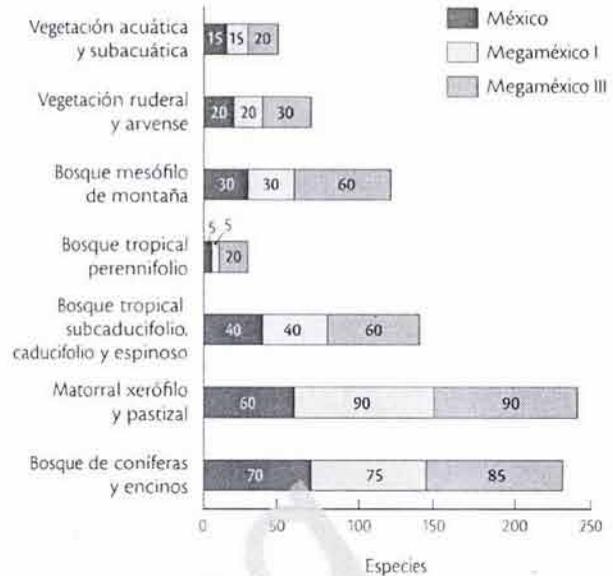


Figura 1.7 Riqueza aproximada de plantas mexicanas en los grandes tipos de vegetación del país y su proporción de especies endémicas y cuasiendémicas de México, de acuerdo con Rzedowski (1991b). La categoría de cuasiendémicas incluye los tipos Megaméxico I, II y III.

días el de Sclater es el sistema de regiones biogeográficas más popular en la literatura relacionada con el tema. En ella, México queda en el límite entre las regiones Neártica y Neotropical (Fig. 1.8).

Humboldt (1820) propuso una división del territorio mexicano en tres "regiones" botánicas. Las regiones de Humboldt estaban basadas en una división altitudinal de las formas de vida y era, de hecho, una división de zonas que clasificó y denominó como tierra caliente, tierra templada y tierra fría (Fig. 1.9a). Tal clasificación alcanzó el siglo XX en la obra biogeográfica sobre mariposas de México (Hoffmann 1940, 1941).

Martens y Galeotti (1842) adoptaron la clasificación de Humboldt, pero crearon ocho subdivisiones teniendo en cuenta la elevación, datos climatológicos, tipo de vegetación y presencia de algunos géneros endémicos de helechos. La elevación y el endemismo fueron fundamentales para subdividir la región Caliente, mientras que para dividir las regiones Templada y Fría consideraron además el tipo de suelo (Fig. 1.9b).

Fournier (1871) estudió la flora de helechos mexicanos y rechazó la división de dos vertientes. Él no encontró diferencias entre la flora pteridológica de los dos "Alpes mexicanos" (Sierra Madre Oriental y Occidental). Fournier destacó que de 605 especies reconocidas por él, solo 178

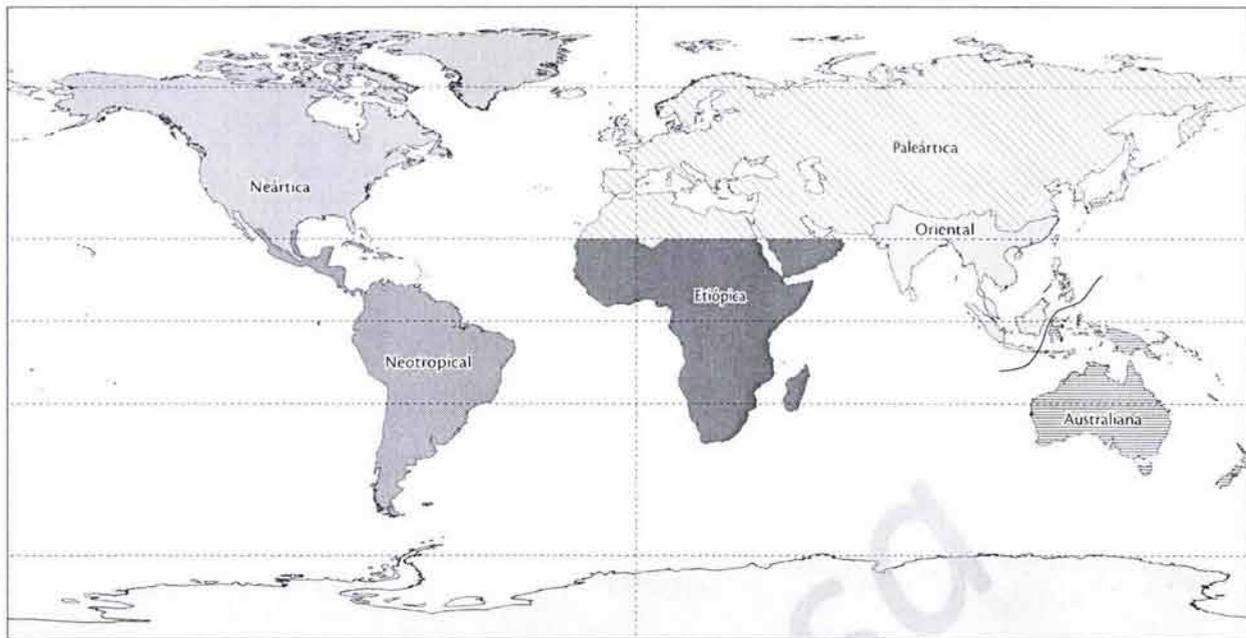


Figura 1.8 Regiones biogeográficas del mundo, de acuerdo con Wallace (1876).

eran endémicas (¡casi la tercera parte!). Las otras 427 especies estaban distribuidas en México y otras áreas. Con base en ello reconoció seis patrones de distribución geográfica en los helechos mexicanos, delimitándolos con base en datos climatológicos; consideró que la mayoría de ellos son tan complejos y se entrecruzan tanto que es difícil establecer sus límites geográficos precisos. Las regiones o zonas de Fournier corresponden más a una clasificación de la vegetación, y sus divisiones son: 1] Litoral; 2] del Bosque Tropical; 3] de las Sabanas; 4] Templada; 5] de los Agaves, y 6] Superior.

Grisebach (1876) propuso una división horizontal de tres regiones, basada en el relieve del territorio mexicano. La división de Grisebach consistió en el reconocimiento de una mesa elevada (hoy conocida como Altiplano mexicano) y dos vertientes, una Atlántica (que incluye principalmente la Sierra Madre Oriental) y otra Pacífica (que incluye las sierras Madre Occidental y del Sur y al Eje Neovolcánico). La clasificación de Grisebach (Fig. 1.9c) se puede entender sintéticamente como una región Caliente formada por las costas, una región Templada, que incluye las dos vertientes, y una región Fría representada por el Altiplano (Ramírez 1899).

Con base en el sistema de seis regiones mundiales del medio terrestre propuesta por Sclater (1858) y desarrollada por Wallace (1876), Hemsley (1887) dividió a Méxi-

co en dos grandes "zonas", una Norte y otra Sur (Fig. 1.9d), que corresponden con la Neártica y Neotropical, respectivamente. La zona Norte abarca desde el Río Bravo hasta El Paso y desde ahí oblicuamente hasta el Río Gila, que desemboca en el Golfo de California (no considera la Península de Baja California); al sur alcanza los estados de Sinaloa, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí, extendiéndose cerca de 11° de latitud. La zona Sur se ubica entre los 16 y 23° latitud norte y 87 y 107° longitud oeste. Sin embargo, por su parte más ancha se extiende solo 8° de latitud. En esta zona Sur se incluyen todos los volcanes principales: de Colima, Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Popocatepetl, Iztaccihuatl, Zempoaltépetl y San Cristóbal.

A mediados del siglo xx, la clasificación biogeográfica de México fue retomada por diferentes zoólogos, entre los que destacan Smith (1941), quien propuso una clasificación de provincias bióticas de México con base en la distribución de especies de lagartijas del género *Sceloporus* (Fig. 1.10a); Dice (1943) a partir de la distribución de aves; Goldman y Moore (1945) con base en micromamíferos (Fig. 1.10b), y Stuart (1964) con base en la distribución de diferentes grupos de vertebrados (Fig. 1.10c). Las diferentes clasificaciones tienen similitudes generales, como reconocer un Altiplano mexicano, ya sea único o dividido (norte-sur); las principales cordilleras constituyen provincias biogeográficas; las penínsulas también

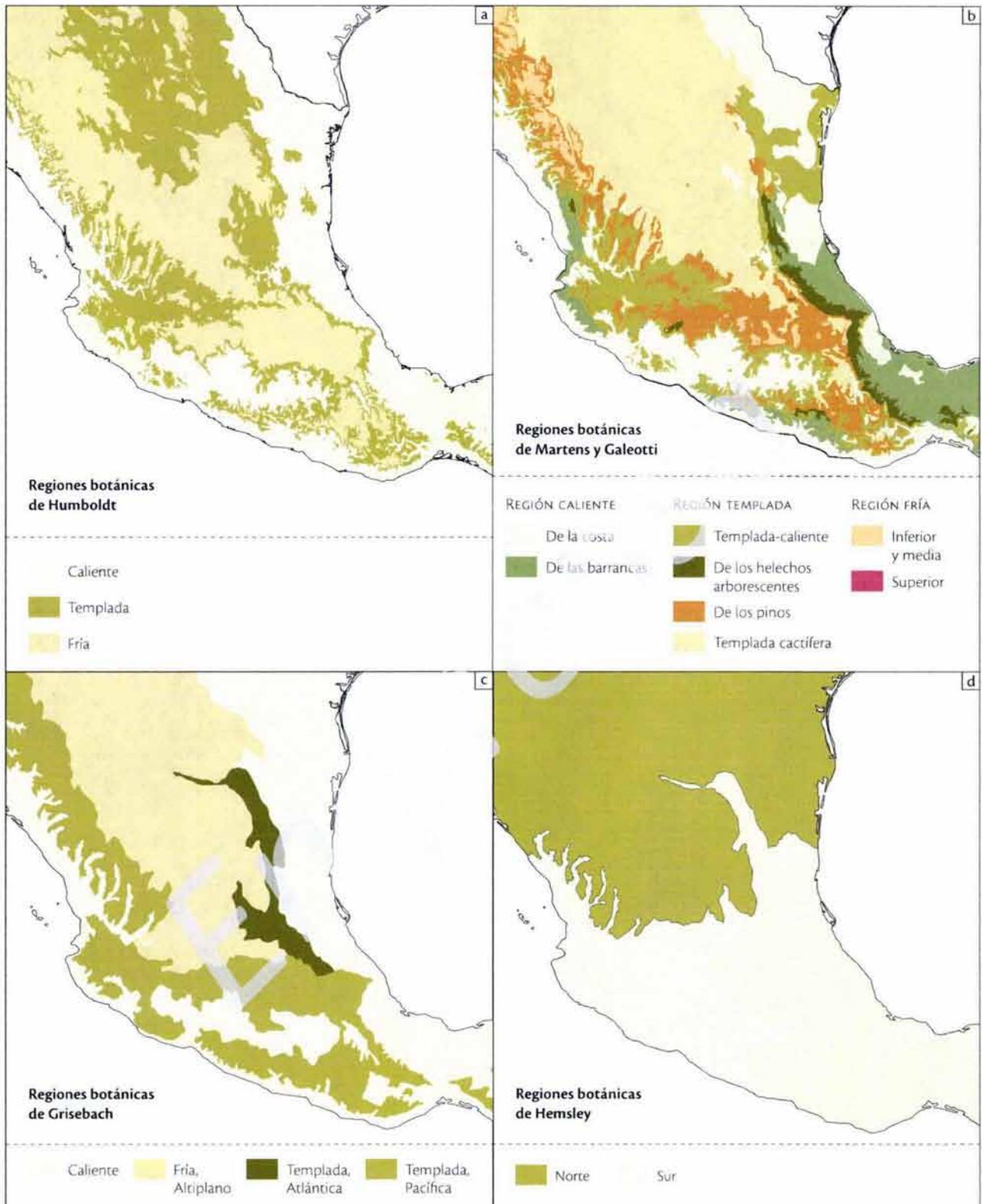


Figura 1.9 Propuestas de clasificación de regiones botánicas para México, en el siglo XIX: (a) Humboldt; (b) Martens y Galeotti; (c) Grisebach, y (d) Hemsley.

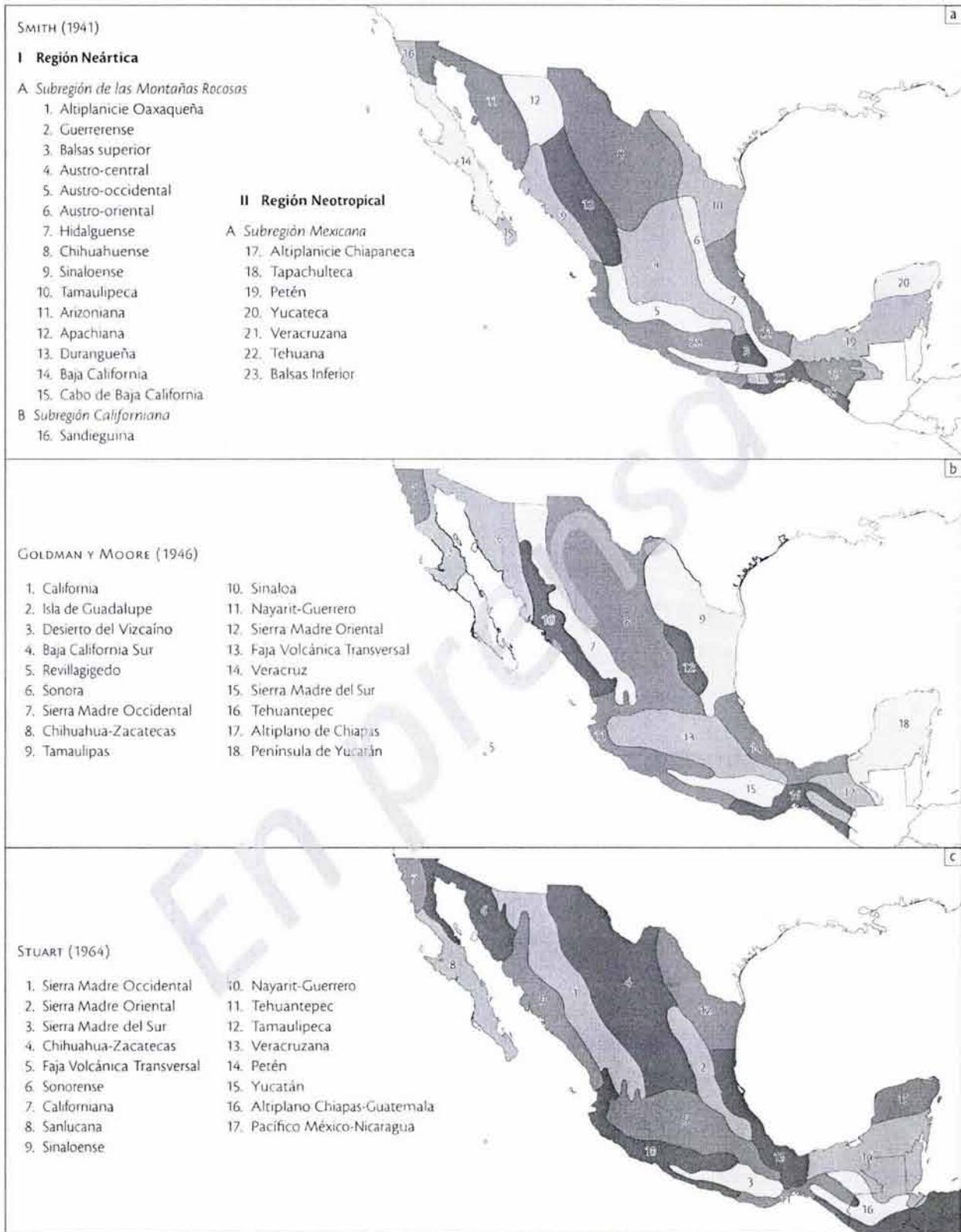


Figura 1.10 Propuestas de regionalización biogeográfica de México en el siglo xx: (a) Smith (1941); (b) Goldman y Moore (1945), y (c) Stuart (1964).

representan provincias con subdivisiones muy parecidas. Eso significa que hay correspondencia en la distribución de diferentes taxones, lo que resulta en patrones de endemismo con gran semejanza, independientemente de su capacidad para dispersarse.

1.3 PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS

En 1990 se recopilaron las propuestas de regionalización con datos recientes en el *Atlas Nacional de México*, editado por el Instituto de Geografía de la UNAM. Ahí se publicaron las propuestas actualizadas de regionalización biogeográfica basadas en la distribución de plantas (Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990), anfibios y reptiles (Casas-Andreu y Reyna-Trujillo 1990), mamíferos (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1990) y el basado en flora, vegetación y rasgos morfoestructurales (Ferrusquia-Villafraña 1990) (Fig. 1.11). Otra regionalización, basada en la distribución de aves (Escalante *et al.* 1993), apareció en una publicación independiente. A partir de estas propuestas se realizó un taller con los diferentes autores y otros expertos para obtener una clasificación de consenso (Arriaga *et al.* 1997). Las relaciones entre las provincias de consenso y su clasificación jerárquica han sido tratadas por Rzedowski (1978), Morrone *et al.* (1999) y Espinosa *et al.* (2000), entre otros. Aquí se describe una aproximación al sistema de consenso propuesto por la CONABIO (Arriaga *et al.* 1997), tratando de reconocer e incorporar las divergencias acerca de los límites, dimensiones y subdivisiones de las provincias según el punto de vista particular de algunos autores (cuadro 1.2). Las provincias fueron organizadas dentro del arreglo jerárquico propuesto por Rzedowski (1978). Una revisión más amplia acerca de la sinonimia entre los diferentes sistemas de clasificación biogeográfica de México puede encontrarse en Morrone *et al.* (2002) y Morrone (2005). Sin embargo, las divergencias entre la clasificación de Arriaga *et al.* (1997) y la de Morrone (2005) radican en la decisión de dividir o no el Altiplano en dos provincias, norte y sur; en la división de la Península de Yucatán, en una provincia Yucateca (noroeste de la península) y otra Petén (al sureste de la misma), y en la segregación del Cabo como una provincia independiente de la Península de Baja California y el reconocimiento o no de una provincia de Oaxaca. En el apéndice 1.1 ^{CD}₂ se presenta una lista de especies que son endémicas de parte o la totalidad de cada una de las provincias o conjuntos de provincias y, en algunos casos, de los patrones A-F de la Zona de Transi-

ción Mexicana de Montaña que se describen más adelante. La organización jerárquica que se expone a continuación y la organización del apéndice de especies endémicas que la respalda corresponden a la descrita en el cuadro 1.2 y la figura 1.12. En este sistema se utiliza la jerarquía superior de reino a dominio con base en el sistema de Rzedowski (1978) e incluye las provincias dentro de las áreas propuestas por Morrone (2005). Las distribuciones de cada una de las especies que sustentan las provincias, grupos de provincias y patrones fueron obtenidas mediante consulta en 2007 a la base de datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para grupos de vertebrados, pteridofitas (helechos y afines), gimnospermas y angiospermas. La distribución de cada taxón fue mapeada y la nomenclatura y distribución fueron validadas con base en los catálogos taxonómicos recopilados para el capítulo 11 de este mismo volumen. Entre ellos destacan el de Mickel y Smith (2004) para helechos; Farjon *et al.* (1997) y Farjon (2001) para coníferas; Guzmán (2003) y Guzmán *et al.* (2003) para cactáceas; Rzedowski *et al.* (2005) para el género *Bursera*; Valencia y Flores-Franco (2006) para encinos; Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004) para anfibios y reptiles; Navarro y Gordillo (2006) para aves, y Ramírez-Pulido (1999) y Ceballos *et al.* (2002) para mamíferos.

1.3.1 Región Neártica

Esta región abarca toda la América del Norte y el archipiélago de las costas de California; los componentes mexicanos de esta región son las provincias de Isla de Guadalupe y California (noroeste de la Península de Baja California). La vegetación predominante de esta área son algunas variantes de bosques y matorrales templados. Entre los grupos característicos de la región Neártica están las coníferas, como pinos (*Pinus*), oyameles o abetos (*Abies*) y enebros (*Juniperus*), además de los encinos (*Quercus*). Las salamandras (Caudata) son el grupo de anfibios más relacionados con la región Neártica; entre los reptiles, algunos géneros de lagartijas, como *Abronia*, son típicamente neárticos.

Provincia de California. La provincia de California está constituida por dos cordilleras principales que se elevan a poco más de 3 000 m, la Sierra de San Pedro Mártir y la Sierra de Juárez, en el extremo noroeste de la Península de Baja California. Dos climas son importantes en esta área; sobre las sierras dominan los climas templados y semihúmedos (42%) y en su vertiente pacífica los

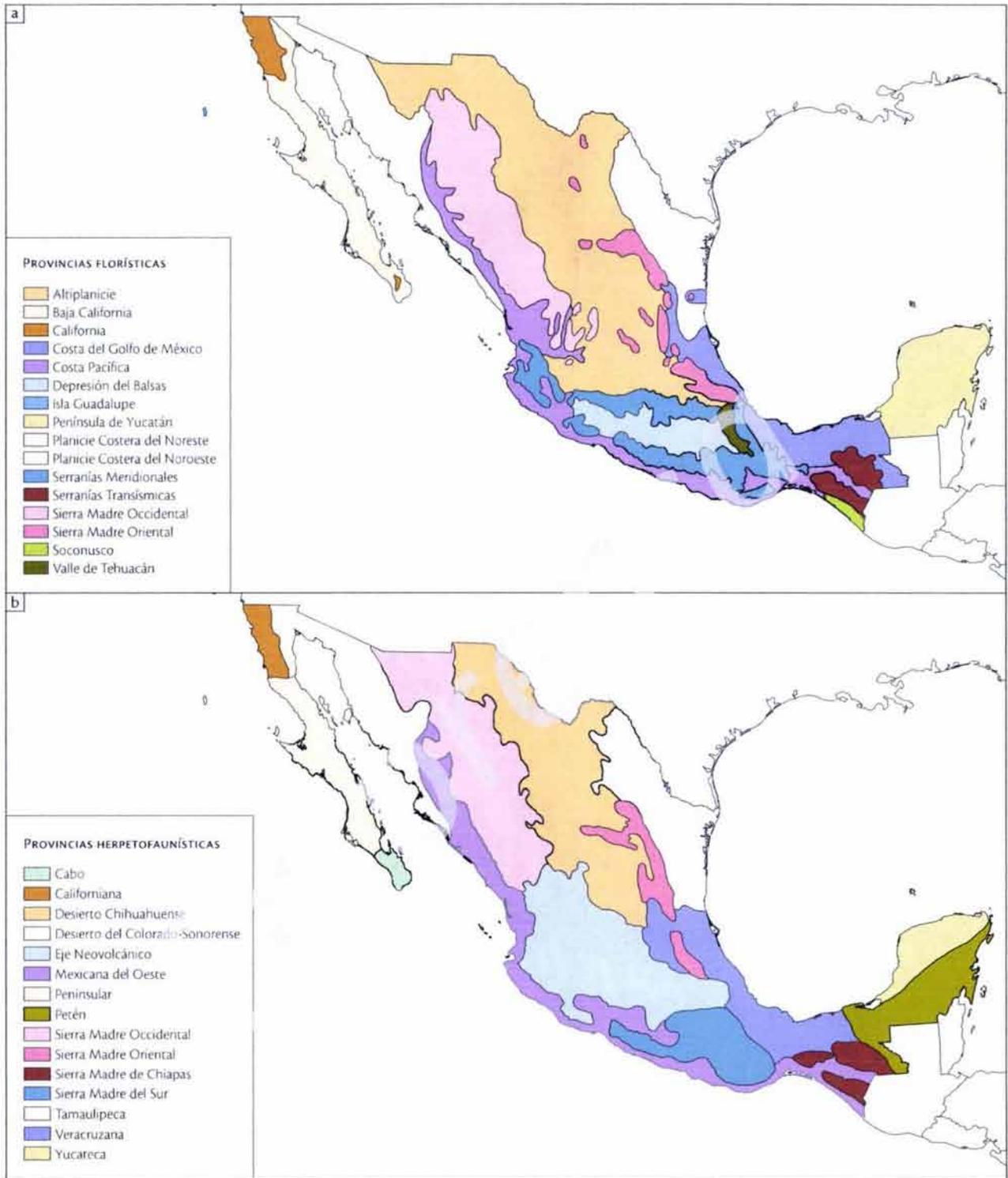
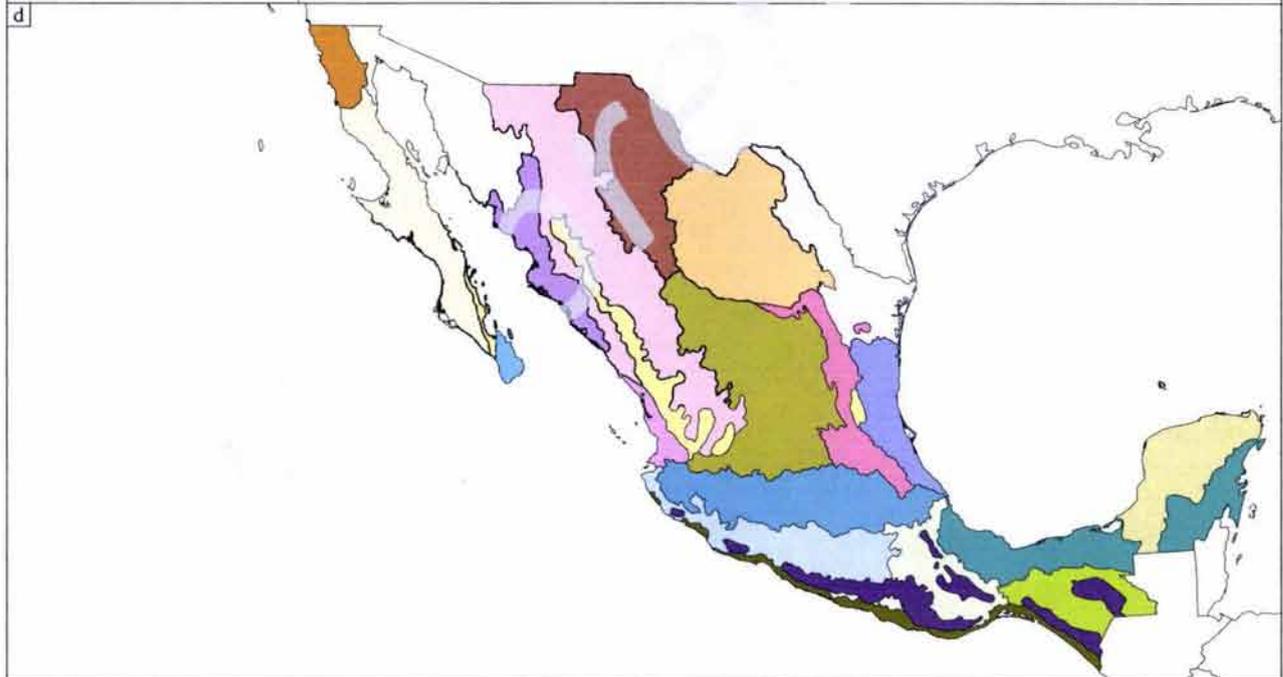
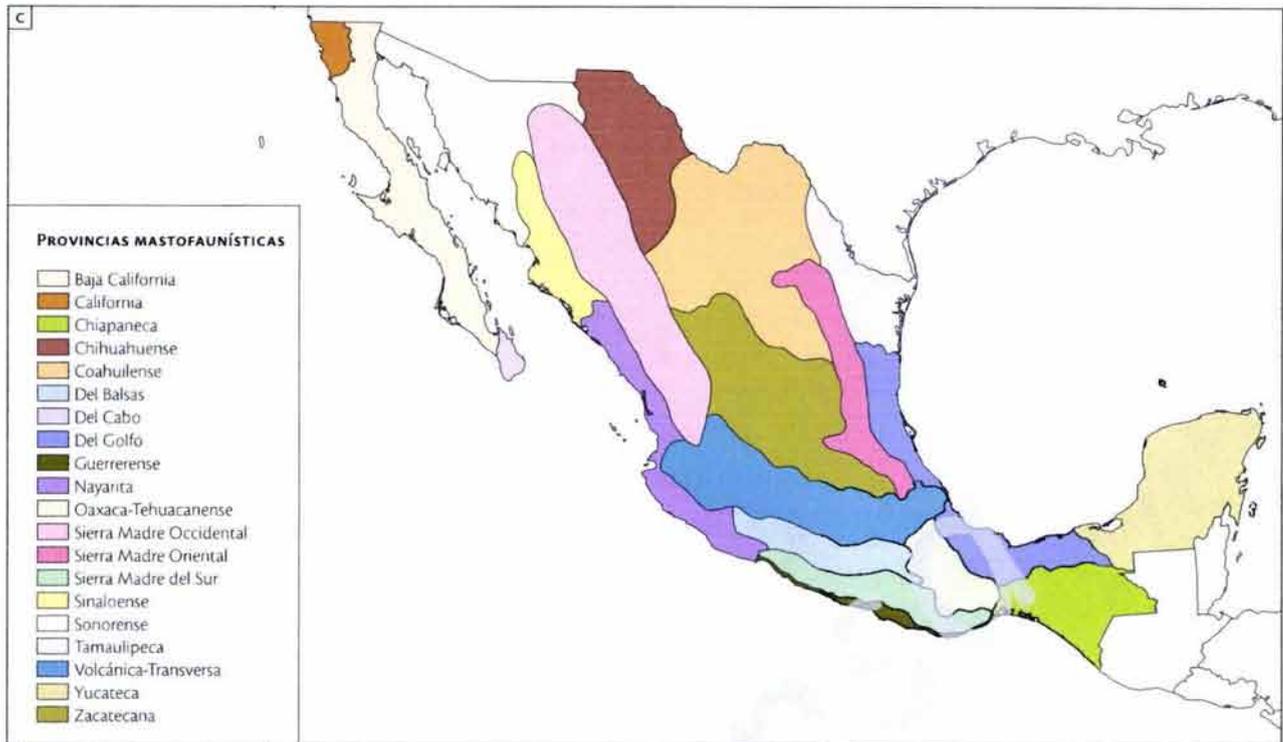


Figura 1.11 [Esta página y la siguiente.]

Propuestas de regionalización biogeográfica de México hacia finales del siglo xx:

- (a) florísticas de Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990); (b) herpetofaunísticas de Casas-Andreu y Reyna-Trujillo (1990); (c) mastofaunísticas de Ramírez-Pulido y Castro-Campillo (1990), y (d) morfotectónico-bióticas de Ferrusquía-Villafranca (1990).



Cuadro 1.2 Provincias biogeográficas de México, de acuerdo con diferentes autores

Reino	Región	Smith (1941)	Rzedowski (1978)	Arriaga et al. (1997)	Morrone (2005)
Holártico	Pacífica norteamericana		Isla Guadalupe	Isla Guadalupe	
		Sandieguna	California	California	California
Zona de Transición Mexicana		Apachiana	Sierra Madre Occidental	Sierra Madre Occidental	Sierra Madre Occidental
		Duranguense			
		Austro-oriental	Sierra Madre Oriental	Sierra Madre Oriental	Sierra Madre Oriental
		Hidalguense			
		Austro-occidental	Sierras Meridionales	Eje Volcánico Transmexicano	Eje Volcánico Transmexicano
		Guerrereense			
		Altiplanicie oaxaqueña		Sierra Madre del Sur	Sierra Madre del Sur
		Altiplanicie chiapaneca	Sierras Transísmicas	Chiapas	Chiapas
	Soconusco				
Neotropical	Xerofítica mexicana	Guerrereense	Valle de Tehuacán-Cuicatlán	Oaxaca	
		Baja California	Baja California	Baja California	Baja California
		Cabo de Baja California		El Cabo	
		Arizoniana	Planicie Costera Noroeste	Sonora	Sonora
		Tamaulipeca	Planicie Costera Noreste	Tamaulipas	Tamaulipas
		Chihuahuense	Altiplanicie	Altiplano norte	Altiplano
		Austro-central		Altiplano sur	
		Caribe		Revillagigedo	Revillagigedo
	Sinaloense				
	Tehuana		Costa del Pacífico	Costa del Pacífico	Costa del Pacífico
	Tapachulteca				
	Balsas inferior		Balsas	Balsas	Balsas
	Balsas superior				
	Veracruzana		Costa del Golfo de México	Costa del Golfo de México	Costa del Golfo de México
	Petén	Península de Yucatán	Petén	Península de Yucatán	
Yucateca	Yucatán				

áridos (43%). Sin embargo, en general, 96% de su territorio no recibe más de 500 mm de precipitación anual total concentrada en los meses de invierno (enero, febrero, marzo): un clima típicamente mediterráneo. Por esa razón, los matorrales xerófilos (86%) y los bosques de coníferas (11%) cubren la mayor parte de esta área. La mayoría de las especies de esta provincia son compartidas por todo el sistema de cordilleras que corren por la costa pacífica norteamericana, desde la Península de Baja Cali-

fornia, siguiendo a lo largo de los estados de California, Nevada y Oregon, en EUA, principalmente hacia las sierras Costera y Nevada de California. Esta es un área con gran cantidad de encinos endémicos, como *Quercus agrifolia*, *Q. chrysolepis*, *Q. dumosa* y *Q. engelmannii*, entre otros. Entre la fauna endémica están *Peromyscus californicus* y *P. maniculatus gambelii* (ratones). Otro conjunto de especies son compartidas con la provincia de Baja California como *Phrynosoma coronatum*, *Sceloporus orcutti* y



Figura 1.12 Provincias biogeográficas de México (CONABIO 1997).

Urosaurus microscutatus (lagartijas). La Isla Guadalupe es considerada por Rzedowski (1978) como una provincia aparte, dado su gran número de taxones endémicos, entre los que se pueden citar *Cupressus guadalupensis* var. *guadalupensis*, *Pinus radiata* var. *binata* y *Quercus tomentella*.

Zona de Transición Mexicana de Montaña (ZTMM)

El límite entre las regiones Neártica (Norteamérica) y Neotropical (América del Sur, América Central y América Insular), ha sido trazado de diferentes formas (Wallace 1876; Hemsley 1887; Darlington 1957). Cada taxón muestra un comportamiento distinto dentro de la Zona de Transición Mexicana de Montaña, pero es posible reconocer patrones geográficos consistentes. Tanto Halffter (1978) como Rzedowski (1978) han señalado que en el conjunto de cordilleras continentales de México—Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur y las Sierras de Chiapas— hay grupos con relación tanto Neártica como Neotropical que interdigitan sus distribuciones formando un entramado que se conoce como Zona de Transición Mexicana de Montaña (Halffter 1978) o bien como Región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski 1978). Se trata de una de las biotas más ricas en especies y endemismos; concebida como “bosques Mesoamericanos”, es el segundo centro de diversidad florística más importante, con 9 000 especies de plantas endémicas (Myers 1998). Gran cantidad de especies extienden su distribución por las cordilleras de América Central hasta el Lago de Nicaragua, como los helechos *Adiantum tricholepis* (hasta Honduras), *Cheilanthes angustifolia* y *C. brachypus* (hasta América Central) y los reptiles *Barisia imbricata*, *Gerrhonotus liocephalus* (lagartijas), *Thamnophis cyrtopsis* y *T. eques* (serpientes). En cambio, otras especies se distribuyen a lo largo de esta ZTMM, excepto en las Sierras de Chiapas: *Lycopodium martensii*, *Abies religiosa* (oyamel) y los encinos *Quercus laeta*, *Q. obtusata* y *Q. subspathulata*, y *Crotalus triseriatus* (víbora de cascabel), entre otras. En mariposas lo cumple *Eucheria socialis* (Pieridae). Varias especies más se distribuyen conjuntamente en patrones que cubren solo parcialmente la ZTMM (Fig. 1.13):

A. *Patrón costero-montano*: conjunto de especies que se distribuyen sobre las vertientes costeras de las sierras Madre Occidental, Oriental, del Sur y de Chiapas, así como los extremos del ENV, como *Cicindela fera* (co-

leóptero) y *Oryzomys melanotis* (ratón). Algunas especies se distribuyen hasta las cordilleras de América Central, como *Blechnum schiedeianum*, *Campyloneurum ensifolium*, *Elaphoglossum muelleri* y *Notholaena galeottii* (helechos), *Clethra alcoceri* (árbol) y *Bletia purpurea* (orquídea).

B. *Patrón montano de la vertiente del Golfo*: está formado por especies que se distribuyen ampliamente sobre las montañas de la vertiente del Golfo de México, en la transición entre los bosques de coníferas y encinos, bosques de neblina (bosque mesófilo de montaña) y las selvas húmedas, como *Argyrochosma formosa*, *Anemia semihirsuta*, *Polypodium puberulum* (helechos), *Pinus patula*, *Taxus globosa* (coníferas), *Quercus lancifolia*, *Q. leiophylla*, *Q. sapotifolia* (encinos), *Eleutherodactylus decoratus* (salamandra), *Hyla miotympanum* (rana), *Cryptotis mexicana mexicana* (musaraña) y *Peromyscus furvus* (ratón). Hay varias especies que extienden su distribución hasta el Petén de Guatemala y Belice. Otras especies restringen su distribución solo a la porción sur del Golfo de México, a partir de la Sierra de Chiconquiaco, como *Polypodium collinsii*.

C. *Patrón montano subhúmedo del Pacífico*: está compuesto por especies que habitan la transición (o ecotono) entre los bosques de coníferas y encinos y las selvas bajas caducifolias de la vertiente del Pacífico, como *Anemia jaliscana*, *Cheilanthes aurantiaca*, *Polypodium rzedowskianum* (helechos), *Pinus douglasiana*, *P. herrerae* (coníferas), *Agave rhodacantha* (maguey), *Quercus magnoliifolia*, *Q. splendens* y *Q. urbanii* (encinos), *Cicindela aeneicollis* (coleóptero).

D. *Patrón montano subhúmedo circumbalsas*: algunas especies de pinos, encinos y helechos se distribuyen en las laderas del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur, predominantemente en las vertientes orientadas hacia la cuenca del Río Balsas, como *Adiantum shepherdii*, *Asplenium muenchii* (helechos), *Juniperus flaccida* var. *poblana*, *Pinus pringlei* (coníferas), *Agave cupreata* (maguey), *Hyla bistincta* (rana), *Phrynosoma taurus*, *Sceloporus grammicus grammicus* (lagartijas), *Reithrodontomys fulvescens mustelinus* (rata), *Campylorhynchus megalopterus* y *Pipilo ocai* (aves). Algunas de ellas se extienden hacia la vertiente seca de la Sierra de Juárez, en Oaxaca. Este grupo sustenta la provincia de las Sierras Meridionales de Rzedowski (1978).

E. *Patrón montano árido y semiárido circunaltiplano*: este patrón está constituido por varios taxones que se distribuyen de forma diferencial sobre las laderas de las cordilleras que rodean el Altiplano mexicano, tal

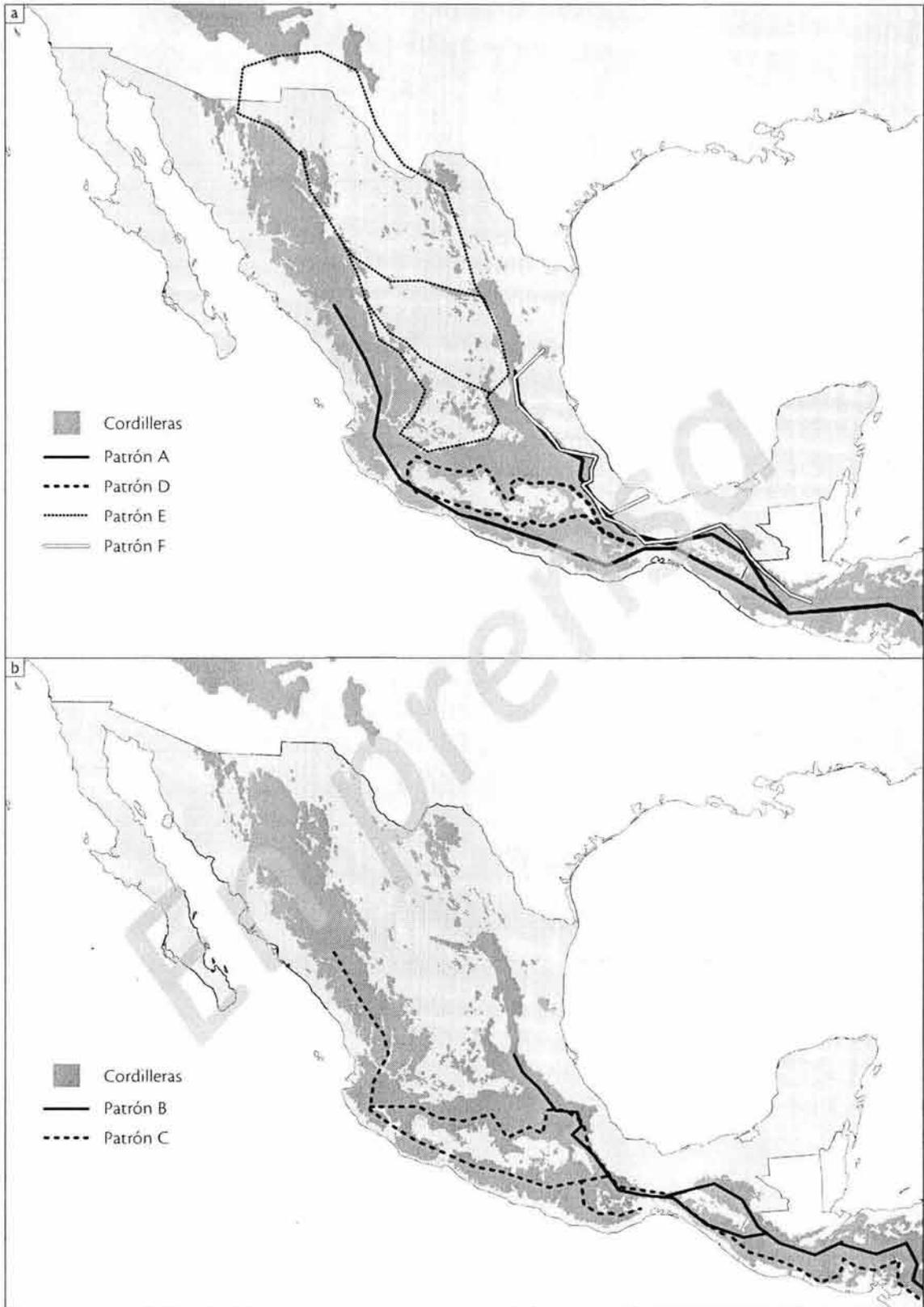


Figura 1.13 Patrones biogeográficos de la biota mexicana en relación con la Zona de Transición Mexicana de Montaña.

como lo hacen típicamente *Phrynosoma orbiculare* y *Sceloporus scalaris* (lagartijas) y *Crotalus molossus* (serpiente de cascabel), las tres con todas sus subespecies, y *Ambystoma tigrinum velascoi* (salamandra), *Sceloporus grammicus disparilis*, *Crotalus pricei*, *Peromyscus melanotis* (ratón), *P. difficilis difficilis*, *Reithrodontomys megalotis megalotis* y *Pipilo fuscus* (ave). Dentro de este patrón, muchas especies limitan su distribución en función del sustrato en que crecen, como *Cheilanthes allosuroides* (preferentemente sobre rocas ígneas) y *C. leucopoda* (confinada a rocas calizas). Varias especies tienen una distribución que comparan con la provincia de Sonora y con el margen suroeste de EUA, como *C. lindheimeri* (hasta el suroeste de Texas); otras penetran el Altiplano por la gran cantidad de pequeñas cordilleras que lo cruzan; tal es el caso de *Notholaena aschenborniana*. Otras especies solo rodean una parte del Altiplano, como *Pleopeltis polylepis* var. *erythrolepis* (helecho), *Crotalus lepidus* (víbora de cascabel), *Peromyscus gratus gentilis* y *P. maniculatus blandus* (ratones), que solo se distribuyen alrededor del Altiplano norte, mientras otras como *Reithrodontomys fulvescens griseoflavus*, solo se distribuyen sobre las montañas que rodean el Altiplano sur.

F. *Patrón mesófilo montano*: está compuesto por varias especies de cícadas, helechos arborescentes, orquídeas y salamandras que se distribuyen discontinuamente sobre la parte más húmeda de la vertiente del Golfo de México; la distribución de su flora y fauna abarca desde los bosques mesófilos de montaña del Carso Huasteco hasta los de las Sierras de Guatemala. Entre sus especies típicas están *Cyathea bicrenata* (helecho arborescente), *Clethra suaveolens* (árbol), *Eleutherodactylus berkenbuschi* (salamandra), *Sceloporus salvini* (lagartija).

Provincia de la Sierra Madre Occidental (SMO). Esta abarca toda la provincia fisiográfica del mismo nombre. Es una cordillera formada por actividad volcánica del Mioceno. Su clima templado subhúmedo determina la presencia dominante de bosques de coníferas (46%), encinos (32%) y pastizales (13%). Para muchas especies, el curso del Río Grande de Santiago es una barrera que delimita bien su distribución y varias cruzan este límite hacia el ENV solo marginalmente, como *Elaphoglossum rzedowskii* (helecho); otras extienden su distribución hasta el margen sur de las Montañas Rocosas, en EUA, como *Quercus hypoleuca* (encino) y *Juniperus deppeana* var. *robusta* (conífera). Sin embargo, hay varias especies que susten-

tan muy bien esta provincia entre los dos límites mencionados, como *Ambystoma rosaceum* (salamandra), *Phrynosoma douglasi* y *Sceloporus jarrovi jarrovi* (lagartijas), *Thamnophis rufipunctatus* (serpiente), *Crotalus willardi* (víbora de cascabel) y *Peromyscus madrensis* (ratón). Hay endemismos que sustentan la división de la Sierra Madre Occidental en una porción norte (o Apachiana, según Smith, 1941), como *Cheilanthes arizonica* (helecho), *Juniperus deppeana* var. *pachyphlaea* y *J. scopulorum* (hasta las Montañas Rocosas, en EUA), *Quercus tarahumara* y *Q. toumeyii*; y otra sur (o Duranguense, según Smith 1941) como *Quercus radiata* y *Q. undata*.

Provincia de la Sierra Madre Oriental (SME). Esta provincia es muy compleja y discontinua, tanto en su origen como en su medio físico. La mayor parte de las montañas de esta provincia fueron formadas por plegamiento; las rocas predominantes son sedimentarias y metamórficas del Cretácico y Jurásico, más antiguas en el Carso Huasteco que en la Sierra Plegada. Sobre la vertiente húmeda, la vegetación dominante está compuesta por bosques de coníferas (28%), encinos (26%) y mesófilos de montaña (8%); sobre la vertiente seca, los matorrales xerófilos son dominantes (16%). Debido a esta gran diferenciación climática hay pocas especies de distribución amplia sobre la SME, como *Eleutherodactylus longipes* (salamandra), *Crotalus pricei miquihuanus* (víbora de cascabel), *Cryptotis mexicana obscura* (musaraña). Esta provincia tiene subconjuntos de especies endémicas que justifican la existencia de cuatro "sectores" o distritos: Carso Huasteco (con lagartijas endémicas como *Sceloporus parvus scutulatus*, *Xenosaurus newmanorum*), Gran Sierra Plegada (*Crotalus lepidus castaneus*, *C. lepidus morulus*, *Phrynosoma orbiculare orientale*, *Thamnophis exsul*, *T. mendax*), Sierra Gorda (*Agave tenuifolia*, *Pseudosmodingium virletii*, *Phrynosoma orbiculare boucardi*, *Xenosaurus platyceps*) y Sierras Transversales (*Pinus culminicola*, *Quercus sinuata breviloba* y *Neotoma mexicana navus*), con varias especies y subespecies que se distribuyen hacia el norte.

Sierras meridionales

Provincia del Eje Neovolcánico (ENV). Es un conjunto de volcanes de diferentes edades, a partir del Mioceno medio y hasta el Plio-Pleistoceno, alineados alrededor del paralelo 19° N, que cruza el territorio mexicano de oeste (Cabo Corrientes, Nayarit) a este (Sierra de Chinconquico, Veracruz). Destacan entre ellos el Ceboruco en el extremo occidental (Nayarit), el Nevado de Colima (Co-

lima-Jalisco), el Tancítaro (Michoacán), el Nevado de Toluca, el Popocatepetl, el Iztaccihuatl, el Zempoaltépetl y el Citlaltépetl, que representan las elevaciones mayores en el relieve mexicano. En su extremo noroeste el ENV se separa de la Sierra Madre Occidental por el curso del Río Grande de Santiago. El ENV es un área muy compleja en origen y medio físico; por ello, casi todos los tipos de vegetación están presentes, aunque predominan los bosques de coníferas (31%) y de encinos (28%). El resto del área está compuesto por pastizales, matorrales subalpinos, bosques mesófilos (en áreas de cañadas), vegetación ribereña y tierras urbanas y de cultivo. La presencia de vegetación de climas áridos (matorrales xerófilos) y subhúmedos (selvas bajas caducifolias) en ocasiones se debe a la presencia de derrames lávicos, en los cuales no se retiene la humedad de las lluvias, y en otros casos debido al efecto de sombra pluvial, sobre todo en las zonas de contacto con la provincias vecinas (Balsas al sur y Altiplano al norte). A pesar de que es difícil para varios autores delimitar esta provincia, es indudable que hay gran cantidad de taxones típicamente neovolcánicos, como *Cheilanthes decomposita*, *Elaphoglossum rufescens* (helechos), *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, *P. pseudostrobus* fo. *protuberans* (pinos), *Agave inaequidens* y *A. horrida* (magueyes), *Quercus acutifolia* var. *xalapensis* (encino), *Eleutherodactylus angustidigitorum* (salamandra), *Crotalus polystictus* (víbora de cascabel), *Phrynosoma orbiculare cortezi*, *Sceloporus dugesi intermedius*, *S. scalaris scalaris* (lagartijas), *Peromyscus gratus gratus*, *P. melanophrys zamorae*, *Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis* (ratones) y *Lampornis amethystinus brevirostris* (colibrí). Sin embargo, algunas de estas especies se distribuyen de forma sesgada, unas hacia las partes más secas, otras hacia las más húmedas; unas hacia la parte más fría, y otras hacia la semicálida. Por ello, la gran mayoría de los taxones endémicos de esta provincia están distribuidos en áreas con mayor integración histórica y ecológica y de menor extensión. Algunos grupos, como las salamandras, más susceptibles al aislamiento geográfico, muestran varios casos de distribución microendémica en diferentes subáreas del ENV, como sus sectores Occidental, Central, Oriental y Sierra de Taxco. La Sierra de Los Tuxtlas está compuesta por un pequeño conjunto de volcanes ubicados al centro del estado de Veracruz. El origen de estos volcanes está asociado con la actividad del Eje Neovolcánico, pero su biota muestra relaciones más complejas. Su flora está compuesta por especies que se distribuyen desde el Carso Huasteco, pasando por el extremo oriental del Eje Neovolcánico y por las sierras de Zongolica y Juárez;

otras, en cambio se extienden hacia el sur, abarcando las sierras de Los Chimalapas y la de Chiapas. La convergencia de diferentes floras y faunas eleva considerablemente la riqueza de especies de esta área; p. ej., la avifauna de Los Tuxtlas incluye cerca de 50% de la riqueza avifaunística de todo el país, y su separación del resto de los sistemas montañosos más cercanos ha generado una cantidad considerable de endemismos, que incluye 18 especies de anfibios y reptiles y seis de aves endémicas de esta área relativamente pequeña (González-Soriano *et al.* 1997).

Provincia de la Sierra Madre del Sur (SMS). Esta provincia está constituida por tres componentes: la Sierra de Coalcomán (Michoacán), las Sierras Guerrerenses y las sierras Mixteca y Mixe de Oaxaca, cada una con especies propias. Su vegetación típica la componen los bosques de coníferas (33%), de encinos (34%) y mesófilos de montaña (11%); la presencia de selva baja caducifolia (16%) se debe al contacto con las provincias del Pacífico y Balsas que la rodean completamente. Hay gran cantidad de especies distribuidas a lo largo de las tres serranías principales, como *Clethra glaberrima* (árbol) *Pseudoeurycea cochranae* (salamandra) o *Neotoma mexicana picta* (rata). Sin embargo, hay muchas más cuya distribución se restringe a solo una de ellas. Las sierras Mixe y Mixteca particularmente tienen gran cantidad de endemismos como *Pseudoeurycea smithi*, *P. unguidentis* (salamandras), *Abrobia mixteca*, *A. oaxacae*, *Urosaurus bicarinatus nelsoni* (lagartijas), *Peromyscus gratus zapotecae* y *P. mexicanus putlaensis* (ratones); mientras las Sierras Guerrerenses tienen algunas especies exclusivas como *Sceloporus formosus scitulus* (lagartija).

Provincia de Oaxaca (Oax). Se trata de una de las provincias más complejas y, por lo tanto, más diversas de México; está integrada principalmente por la Sierra Madre de Oaxaca, localmente conocida como Sierra de Juárez, en Oaxaca, y la Sierra de Zongolica, en Veracruz. Tales sierras por mucho tiempo fueron consideradas como la continuación hacia el sur de la Sierra Madre Oriental —después de ser cortada por el ENV—, con la que comparte una parte importante de su flora y fauna. Sin embargo, existe gran cantidad de especies endémicas de esta sierra que le dan identidad como un área única. En su vertiente seca (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) algunas especies endémicas están relacionadas con la provincia del Balsas y otras con las provincias áridas del Altiplano. Esto sugiere una pasada continuidad entre las tierras áridas y semiáridas del Altiplano mexicano con el Valle de

Tehuacán-Cuicatlán, que se sustenta en distribución disyunta de endemismos como *Acanthotamnus aphyllus* (celastrácea), presente entre Tehuacán y Tecamachalco y entre el sur de Coahuila y Nuevo León; o bien con la distribución vicariante entre especies hermanas como *Agave stricta* (en Tehuacán) y *Agave striata* (Altiplano). Abarca dos áreas contrastantes, la Sierra de Juárez y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Este último concentra más de 450 especies endémicas de México, con gran cantidad de especies y subespecies endémicas de este valle como *Bursera arida* y *B. biflora* (copales) y *Crotalus molossus oaxacus* (víbora). En la provincia de Oaxaca prácticamente coexisten todos los tipos de vegetación, todos los bosques —mesófilos de montaña (44%), de coníferas (15%) y encinos (11%)—, todas las selvas tropicales, tanto caducifolias (10%), como perennifolias (17%) e incluso matorrales xerófilos (3%). No obstante, la estrecha relación entre la provincia de Oaxaca y la Sierra Madre Oriental se sustenta por varias especies que se distribuyen en ambas provincias, pero que están ausentes en el ENV, como *Quercus greggii* y *Q. hypoxantha* (encinos), *Pterourus esperanza*, *Paramacera chinantlensis* (mariposas), *Hyla arborescandens* (rana), *Abronia graminea* y *Sceloporus megalepidurus pictus* (lagartijas), *Crotalus scutulatus salvini* (víbora).

Sierras Transísmicas

Las Sierras Transísmicas (Rzedowski 1978) están compuestas por las sierras del norte de Chiapas (Los Altos de Chiapas) y la Sierra Madre de Chiapas. Las provincias montañosas de Chiapas comparten taxones con la Sierra de Los Chimalapas (Oaxaca) y con las cordilleras centroamericanas que se extienden por Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua, lo que desde el punto de vista cultural se reconoce como parte de Mesoamérica. Hay gran cantidad de especies endémicas de esta área, cuasiendémicas de México, como *Abronia ochoterenai*, *A. matudai* (lagartijas), *Peromyscus mexicanus saxatilis* (ratón). Sin embargo, hay diferencias notables tanto en el medio físico como en su flora y fauna; la provincia de Chiapas tiene vegetación, flora y fauna con predominio templado, mientras que en el sur de Chiapas predominan los elementos más tropicales y húmedos.

Provincia de Los Altos de Chiapas (Chi). Está compuesta por las sierras y mesetas y serranías del norte de Chiapas que continúan al este hacia la Sierra de los Cuchumatanes, en Guatemala. Es una provincia dominada por cli-

mas templados y húmedos; más de 90% de su área recibe arriba de los 1 000 mm de precipitación anual, en promedio, por lo que su vegetación predominante son los bosques de coníferas (47%), de encinos (21%) y mesófilos de montaña (20%). Es una de las provincias más diversas del país, con gran cantidad de especies endémicas, cuasiendémicas de México, como *Cnetitis bullata*, *Elaphoglossum latum*, *Polypodium chiapense* (helechos), *Juniperus comitana* (conífera), *Hyla euphorbiaceae biseriata* (rana), *Abronia lythrochila* (lagartija), *Neotoma mexicana chamula* (rata) y *Peromyscus mexicanus teapensis* (ratón).

Provincia del Soconusco (Soc). Está conformada por la Sierra Madre de Chiapas-Guatemala; casi 90% del área de esta provincia recibe arriba de los 1 500 mm de precipitación anual. Por ello, su vegetación está compuesta por bosques de coníferas (35%), mesófilos de montaña (31%) y selvas altas perennifolias (25%). Hay varias especies endémicas y cuasiendémicas de esta área como *Asplenium solmsii*, *Ctenitis chiapensis* (helecho), *Juniperus standleyi* (conífera), *Zamia soconuscensis* (cícada), *Quercus durantifolia* (encino), *Pseudoeurycea brunnata*, *P. goebeli* (salamandras) y *Abronia smithi* (lagartija), entre muchas otras.

1.3.2 Región Neotropical

La Región Neotropical se extiende desde el límite norte de Patagonia, pasando por los Andes, las cuencas del Amazonas y el Orinoco, el Caribe y Mesoamérica. Sin embargo, muchos grupos típicamente neotropicales tienen una distribución que se extiende hasta el suroeste de EUA y sur de Florida. Entre los grupos predominantes están los mezquites (*Prosopis*, género pantropical con especies de tres secciones estrictamente americanas), cuya distribución se extiende ampliamente en todo el medio árido, subhúmedo y húmedo del Neotrópico, desde el norte de Argentina hasta Arizona; los cuajotes y copales (*Bursera*), que se distribuyen alrededor de todo el Caribe y por la vertiente del Pacífico desde Baja California y suroeste de EUA hasta el Golfo de Guayaquil en Ecuador, y los pochotes (*Ceiba*). Diversas epífitas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae) se distribuyen en las montañas de Mesoamérica y Sudamérica.

Neotrópico árido del norte

Esta área está constituida por las tierras áridas subtropicales y tropicales de México y suroeste de EUA: desiertos

de Baja California, Sonora-Arizona, Chihuahua y del Valle del Mezquital. Las tierras de esta región tienen regímenes de lluvias con precipitaciones medias anuales totales inferiores a los 500 mm, aunque con distribuciones diversas, lluvias de invierno hacia el noroeste y de verano hacia el sureste. La vegetación típica de esta región está compuesta por variantes del matorral xerófilo, pastizales y selvas espinosas. Las provincias de esta región son la de Baja California, El Cabo, Sonora, Altiplano mexicano (norte y sur) y Revillagigedo. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán y parte de la cuenca del Río Estórax en Querétaro-Hidalgo también tienen una relación biótica estrecha con las tierras áridas del norte de México (Desierto Chihuahuense), debido a que comparte gran cantidad de géneros de cactáceas (*Coryphantha*, *Echinocactus* y *Mammillaria*) y otros grupos como el género *Fouquieria*, y helechos asociados al medio árido como *Notholaena standleyi* y algunas gimnospermas como *Ephedra aspera*. Sin embargo, en este sistema, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán pertenece a la provincia de Oaxaca debido a su aislamiento antiguo y estrecha relación histórica con las sierras del norte de ese estado.

Provincia de Baja California. Esta provincia comprende todas las tierras con predominio de los climas muy áridos de la Península de Baja California, excluyendo las sierras más altas del noroeste y el extremo sureste, al sur de la Sierra de la Laguna; abarca áreas biológicamente importantes, como el Desierto del Vizcaíno y la Sierra de La Laguna. Debido a que 97% de sus tierras no reciben más de 500 mm de precipitación anual total, la mayor parte de la vegetación de esta área está cubierta por variantes del matorral xerófilo (95%). Para algunos autores (v. gr. Morrone 2005), el patrón más común de la distribución de las especies en la península no permite diferenciar de forma contundente una provincia de Baja California separada de la del Cabo. Muchas especies se distribuyen a todo lo largo de la península, como *Crotalus enyo* (víbora de cascabel). Sin embargo, aquí mantenemos la existencia de esta provincia, con base en la distribución de algunas especies como *Cheilanthes brandegeei*, *C. peninsularis* var. *peninsularis* (helechos), *Prosopis palmeri* (mezquite), *Quercus ajoensis*, *Q. peninsularis* (encinos) y *Thamnophis hammondi* (serpiente), entre otras.

Provincia del Cabo. Abarca un área ubicada en el extremo sur de la Península de Baja California confinada por la Sierra de La Laguna, que corre desde Cabo San Lucas hasta la Bahía de la Paz. En esta provincia dominan los

climas muy áridos (65%) y áridos (19%); en 85% de esta área no llueve más de 500 mm al año, por lo que su vegetación está compuesta principalmente por matorrales xerófilos (44%) y selvas bajas caducifolias (44%); los bosques de coníferas y encinos son menos importantes en extensión (6%), pero contienen gran cantidad de especies endémicas del área debido a su aislamiento de las otras cordilleras desde el Mioceno. Esta provincia, relativamente pequeña, contiene varias especies microendémicas, incluso de solo alguna de las vertientes de la Sierra de La Laguna. Sus especies endémicas pertenecen a los grupos más diversos, como *Pinus cembroides* var. *lagunae* (pino piñonero), *Bursera cerasifolia* (copal), *Quercus brandegeei*, *Q. devia* (encinos), *Crotalus ruber lucasensis* (víbora de cascabel), *Sceloporus hunsakeri* (lagartija), *Campylorhynchus brunneicapillus affinis* (pájaro matraquero), *Hylocharis xantusii* (colibrí), *Pipilo maculatus magnirostris* (ave); algunas de ellas están sujetas a protección especial. Hay cerca de 680 especies endémicas de la Península de Baja California, muchas de ellas compartidas entre las provincias de Baja California y el Cabo, e incluso la de California, pero una cantidad considerable es endémica solo de la del Cabo.

Altiplano mexicano

El Altiplano generalmente ha sido reconocido como un área única sustentada en un gran conjunto de especies propias del medio árido. Es un área extensa ubicada entre las provincias norteñas de la Zona de Transición Mexicana de Montaña, una amplia llanura elevada contenida entre las sierras Madre Oriental y Occidental y del ENV. Se puede dividir en dos a la altura del parteaguas de las cuencas de los ríos Nazas y Aguanaval. Varias especies se distribuyen a lo largo de todo el Altiplano, como *Pinus pinceana*, *Ephedra pedunculata* (coníferas), *Quercus pungens* (encino), *Crotalus scutulatus scutulatus* (víbora de cascabel), *Phrynosoma modestum* (lagartija), mientras otras extienden su distribución hasta Baja California, como *Ephedra aspera*, o hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, como *E. compacta*.

Revillagigedo. Es un archipiélago de origen volcánico, en el Pacífico mexicano. La mayoría de sus especies, sin embargo, las comparte con la región del Cabo, además de las especies endémicas, cuya evolución se ha favorecido por el aislamiento geográfico, como *Cheilanthes peninsularis* var. *insularis*.

Provincia de Sonora. Esta provincia está constituida por una extensa llanura costera de Sonora y Sinaloa desde el Río Piaxtla hacia el norte. Está dominada por selvas bajas espinosas y por diversos matorrales xerófilos que se extienden por toda la llanura costera de Sonora hasta los desiertos del suroeste de Arizona (delta del Río Colorado y cuencas del Gila y del Yuma). Los tipos de vegetación dominante son matorrales xerófilos (62%), selvas bajas caducifolias (18%) y espinosas (10%). Esta provincia contiene cerca de 20 géneros endémicos (junto con los desiertos de Yuma y Gila, en Arizona) y más de 650 especies endémicas, entre las que se encuentran *Bursera fragilis* (cuajote), *Coryphantha gracilis*, *C. pseudoechinus*, *C. sulcata* (cactáceas), *Prosopis velutina* (mezquite), *Rana yavapaiensis* (rana), *Crotalus cerastes*, *C. tigris* (víboras de cascabel), *Phrynosoma mcallii*, *P. solare* y *Urosaurus ornatus lateralis*, entre otras. Sin embargo, la especie más característica de esta provincia, tanto en la fisonomía de su vegetación, como en su identidad biogeográfica es el sahuaro, *Carnegiea gigantea* (la cactácea columnar más típica del área).

Provincia del Altiplano Norte (Desierto Chihuahuense). Desde el límite sur del Río Nazas hasta el Big Bend, en el sur de EUA. Dominan los climas áridos y muy áridos; 95% de la superficie total recibe menos de 500 mm de precipitación anual total, lo cual ha favorecido el desarrollo de matorrales xerófilos (63%) y pastizales (28%), como vegetación predominante de esta provincia. Entre los taxones típicos del altiplano Chihuahuense están *Cheilanthes pringlei* var. *moncloviensis*, *Notholaena greggii* (helechos), *Pinus remota* (pino), *Parthenium argenteum* (el guayule), *Coryphantha recurvata* y el peyote, *Lophophora williamsii* (cactáceas), *Urosaurus ornatus caeruleus*, *U. ornatus schmidti* (lagartijas), *Peromyscus eremicus eremicus* (ratón). Varias especies extienden su distribución a las áreas vecinas de Texas y Arizona, como *Cheilanthes horridula*, *C. villosa*, mientras otras atraviesan el norte de la Sierra Madre Occidental hasta alcanzar la provincia de Sonora, como *Ephedra trifurca* (conífera) y *Sceloporus anahuacus clarki* (lagartija).

Provincia del Altiplano Sur (Tierras áridas de Zacatecas-Mezquital). Se extiende desde el Valle del Mezquital hasta el límite norte del Río Aguanaval; es menos seco que el Altiplano norte, pues aquí dominan los climas semiáridos; 68% de esta área capta menos de 500 mm de precipitación anual total y 32% recibe entre 500 y 1 000 mm de lluvia. Por ello, la vegetación dominante está compuesta

por matorrales xerófilos (57%) y pastizales (23%). Al igual que las otras provincias del medio árido, la del Altiplano sur alberga gran cantidad de taxones endémicos como *Pellaea ribae* (helecho), *Juniperus deppeana* var. *zacatecensis* (conífera), *Coryphantha macromeris runyonii*, *C. nickelsiae* (cactáceas) y *Sceloporus torquatus melanogaster* (lagartija).

Neotrópico subhúmedo y húmedo de Mesoamérica

Esta región abarca las llanuras costeras de ambas vertientes, del Golfo de México y del Pacífico. La vertiente del Golfo de México incluye las provincias caracterizadas por climas tropicales húmedos (*Af*, *Am*) y ligeramente subhúmedos (*Aw₂*): Tamaulipeca, Golfo de México, Yucatana y Petén, mientras que la vertiente de Pacífico incluye áreas con clima predominantemente tropical subhúmedo (*Aw₁* y *Aw₀*) y semiárido (*BS₁*): Pacífico y Balsas.

Provincia del Pacífico. Esta área se extiende desde el Río Piaxtla hasta Chiapas. Se trata de una franja angosta de planicie costera, cuyo límite superior promedio se ubica en los 400 m de altitud, donde la vegetación de las montañas es predominantemente tropical. La provincia del Pacífico es varias veces interrumpida por la proyección de algunos sistemas montañosos del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur hacia la costa. En promedio, esta provincia es casi dos veces más ancha del Cabo Corrientes hacia el norte (más o menos 60 km) que la porción ubicada al sur. En esta provincia predominan los climas cálidos subhúmedos (74%), con lluvias de verano que alcanzan entre 500 y 1 500 mm al año; la vegetación típica son selvas caducifolias (60%) y su ecotono con bosques de encinos y pinos, donde dominan los climas semicálidos subhúmedos con lluvias de verano. Esta provincia está sustentada por la distribución de diferentes especies de copales como *Bursera excelsa*. Algunas especies restringen su distribución al norte de Cabo Corrientes (Eje Neovolcánico), como *Asplenium arcanum* (helecho), *Quercus praineana* (encino), *Thamnophis valida valida* (serpiente) y *Urosaurus bicarinatus tuberculatus* (lagartija); otras especies son más características del sur de la costa del Pacífico y penetran a la cuenca del Balsas como *Cheilanthes lozanoi* var. *lozanoi* (helecho), *Thamnophis valida isabellae* (serpiente) y *Urosaurus bicarinatus anonymorphus*. Muchas otras especies son endémicas de algunas cuencas costeras del Pacífico, como las de los ríos Armería-Coahuayana, Papagayo o Tehuantepec. Un caso especial

lo representa la Depresión Central de Chiapas. A pesar de drenar sus aguas hacia el Golfo de México, vía el Río Grijalva, la Depresión Central de Chiapas tiene una biota estrechamente relacionada con las provincias del Pacífico y Balsas. Se trata de un área que, aunque es relativamente poco conocida, se tiene la certeza de estar relacionada con el Pacífico y el Balsas, con las cuales comparte especies como *Bursera bipinnata* y *B. schlechtendalii*. Además, el área está relacionada con toda la Mesoamérica subhúmeda hasta Colombia, en las cuencas del Atrato y el Magdalena, con las que comparte especies como *Bursera graveolens* y *B. tomentosa*; otras especies están compartidas entre la depresión de Chiapas y las selvas bajas de las cuencas del Motagua y el Salinas, en el centro de Guatemala, como *Bursera steyermarkii* y probablemente *B. permollis*. En la medida que este sistema de provincias se modifique, se tendrá que considerar a la Depresión Central de Chiapas como una provincia única que forme parte del Neotrópico subhúmedo de Mesoamérica. Hay varias especies reconocidas como endémicas de esta región; sin embargo, estas son conocidas solo de su localidad tipo, o bien sus registros están sesgados a solo una parte de esta área, tal es el caso de *Bursera longicuspis*, *Beaucarnea goldmanii* y *Agave kewensis* (Agavaceae), *Tillandsia chiapensis* y *T. juerg-rutschmannii* (Bromeliaceae), *Disocactus macdougallii* y *Selenicereus chrysocardium* (cactáceas).

Provincia del Balsas. Es un área extensa confinada por el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur, elevaciones que producen un doble efecto de sombra lluviosa. Por ello, los climas predominantes son semiáridos y subhúmedos en dos terceras partes de su área y, en consecuencia, la vegetación más ampliamente distribuida es la selva baja caducifolia (72%) y su ecotono con los bosques de encinos (23%); se trata de una región hidrológica amplia donde confluyen aguas que escurren desde todos los volcanes principales del ENV, desde el Nevado de Colima hasta el Pico de Orizaba, pasando por el Nevado de Toluca y la Sierra Nevada (Izta-Popo). Hay gran cantidad de endemismos que dan identidad a esta área como una provincia, como *Notholaena lemmonii* var. *australis* (helecho), *Bursera discolor*, *B. longipes*, *B. submoniliformis* (copales), *Coryphantha bummama* (cactácea). Sin embargo, también hay un número importante de especies que comparten la porción oriental del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Tehuantepec, mientras que la porción occidental tiene otras más que la relacionan con la provincia del Pacífico o de Depresión de Chiapas, particular-

mente con las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana. Esto repercute en una división natural de esta provincia en al menos dos sectores: occidental y oriental, divididos por la Sierra de Taxco. El género *Bursera* muestra gran cantidad de endemismos en estos dos sectores. Hay especies endémicas del Balsas oriental: *Bursera bolivarii*, *B. mirandae*, *B. vejar-vazquezii*, *B. xochipalensis*, y otras del Balsas occidental: *Bursera coyucensis*, *B. crenata*, *B. fragrantissima*, *B. infernidialis*, *B. paradoxa*, *B. sarukhanii*, *B. trifoliolata*, *B. trimera* y *B. velutina*. Además, presenta gran cantidad de taxones microendémicos, sobre todo del Cañón del Zopilote, como *Bursera bonetii* y *B. chemapodicta*.

Provincia Tamaulipeca. Esta provincia está ubicada en el extremo norte de la costa del Golfo de México; su límite sur lo constituye el parteaguas de las cuencas de los ríos San Fernando y Soto la Marina. La vegetación dominante la constituyen los matorrales xerófilos y las selvas espinosas (91%). Es una provincia que se extiende hacia la planicie costera de Texas, en EUA. Entre las especies endémicas, típicas de sus selvas espinosas, están *Coryphantha clavata clavata*, *C. clavata stipitata* (cactáceas), *Prosopis reptans* var. *cinerascens*, *P. tamaulipana* (mezquites), *Sceloporus serrifer cyanogenis* y *S. variabilis marmoratus* (lagartijas), entre otras.

Provincia del Golfo de México. Esta provincia se extiende desde la cuenca del Río San Fernando hacia el sur, hasta el Río Candelaria, donde empieza la Península de Yucatán. Debido a su elevado nivel de humedad —90% de esta área recibe más de 1 000 mm de lluvia anual y cerca de la mitad más de 2 000—, las selvas altas y medianas perennifolias (57%) dominan el paisaje de esta provincia, aunque en un estado muy perturbado, así como la vegetación hidrófila asociada con las lagunas costeras (8%). La mayor parte de las especies de esta provincia tienen distribución amplia en las selvas perennifolias del Golfo de México y el Caribe (v. gr. *Bursera simaruba* y *Pleopeltis fallax*). Sin embargo hay algunos taxones típicos de esta provincia, como *Sceloporus serrifer plioporos*, *S. variabilis variabilis* (lagartijas). Otras especies restringen su distribución al sur de la costa del Golfo de México, unas a partir de la Sierra de Chiconquiaco, como *Eleutherodactylus alfredi* (salamandra), *Hyla ebraccata*, *H. underwoodi underwoodi* (ranas) y otras a partir de Los Tuxtlas. Hay gran relación biogeográfica entre el sur de la costa del Golfo de México y el Petén.

Yucatán

Algunos autores (Rzedowski 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990; Morrone 2005) prefieren considerarla como una sola provincia biogeográfica debido a que comparte una gran cantidad de especies; muchas de ellas relacionan más estrechamente a Yucatán con la flora y fauna de Cuba y el resto de las Antillas mayores, que con las del continente. De hecho, toda la plataforma de Yucatán tiene identidad geológica y forma parte de la placa tectónica del Caribe. La división en dos provincias (Yucateca y Petén) recae en la estructura de la vegetación, más seca hacia el noroeste, donde dominan las selvas bajas caducifolias y medianas subcaducifolias, y más húmeda hacia el suroeste, donde predominan las selvas perennifolias (bajas, medianas y altas). Hay varios taxones de distribución yucateca, como *Crotalus durissus tzabcan* (víbora de cascabel), *Sceloporus chrysostictus*, *S. lundelli* (lagartijas), *Peromyscus leucopus castaneus*, *P. yucatanicus* (ratones), *Sylvilagus floridanus yucatanicus* (conejo).

Provincia Yucateca. Por su ubicación, en relación con la circulación de vientos y su orografía llana, es una provincia relativamente seca; a pesar de que el aire que corre sobre ella contiene grandes cantidades de humedad, no produce nubes ni precipitación en la misma proporción, sino hasta elevarse en tierras de relieve más complejo, en Chiapas. Su extremo noroeste muestra una pequeña franja costera con clima semiárido, aunque la mayor parte del área tiene un clima tropical subhúmedo (95%). Por eso, la vegetación predominante en su mayoría está compuesta por selvas bajas caducifolias (85%). Entre las especies endémicas de la provincia Yucateca se encuentran *Encyclia nematocaulon* (orquídea), *Sceloporus cozumelae* (lagartija), *Peromyscus yucatanicus yucatanicus* (ratón).

Provincia del Petén. Se ubica hacia el sureste de la Península de Yucatán, donde hay mayor cantidad de lluvias, lo que permite que la vegetación dominante esté constituida por selvas altas perennifolias (72%) y en menor grado por selvas espinosas (13%). Esta provincia se extiende hasta el Petén de Guatemala y Belice, limitado por la Sierra de los Cuchumatanes hasta la Bahía de Amatique. En su extremo occidental, el Río Candelaria marca el límite de la distribución de muchos grupos de esta provincia, aunque en algunos sistemas incluye gran parte de la porción sur de la costa del Golfo de México, a partir de los pantanos de Centla, o el Usumacinta, en Tabasco. *Peromyscus yucatanicus badius* es un ratón típico del Petén.

El sistema de clasificación biogeográfica de México aquí descrito representa solo una aproximación, entre muchas otras propuestas, a la comprensión de la geografía del endemismo de la flora y fauna mexicanas. Una clasificación más detallada en términos de sectores o distritos biogeográficos y componentes bióticos exhaustivos está aún en proceso de realización. Sin embargo, esa clasificación debe estar basada no solo en la distribución de especies endémicas, sino en una interpretación histórica de los patrones de endemismo. Es decir, el endemismo como resultado de la evolución conjunta entre Tierra y biota.

Los patrones de distribución de especies endémicas representan el escenario geográfico de la evolución. A la fecha se han acumulado varias interpretaciones de cómo la evolución tectónica y paleoclimática de los últimos 70 millones de años, en territorio mexicano, han producido una biodiversidad tan elevada (Marshall y Liebherr 2000; Becerra 2005; Espinosa *et al.* 2006; Huidobro *et al.* 2006). La tarea por desarrollar en este tema es una propuesta de clasificación biogeográfica de México que sintetice las coincidencias que hay entre los patrones de relación histórica descubiertos a partir de la distribución endémica de plantas (Becerra 2005; Espinosa *et al.* 2006), artrópodos (Marshall y Liebherr 2000), crustáceos y peces dulceacuícolas (Huidobro *et al.* 2006) y otros grupos que se vayan incorporando, interpretados a la luz de los modelos geológicos robustos (Ferrari 2000; Ortega *et al.* 2000).

En años recientes, la historia evolutiva (filogenia) de algunos grupos de plantas y animales evolucionados en México ha sido reconstruida y calibrada en términos de tiempo geológico. En todos esos casos se concluye que la historia de la biota mexicana está estrechamente relacionada con la historia geológica y climática de México posterior al Mioceno, con una fuerte diversificación de linajes a partir de los últimos 30 a 5 millones de años. El periodo comprendido entre los 15 y 5 millones de años está marcado como una etapa de evolución acelerada con gran producción de especies en todo el trópico del mundo, pero especialmente en las montañas, tierras áridas y la vertiente del Pacífico de México (Becerra 2005; Devitt 2006). Particularmente al sur del trópico de Cáncer, la diversidad de especies se eleva en correspondencia con la complejidad del relieve; es precisamente ahí donde se han documentado mayores evidencias acerca de la oscilación del clima de húmedo a seco y de cálido a frío, lo cual repercutió en la producción de dos o más especies distintas a partir de una sola especie ancestral. El proceso de fragmentación-especiación, conocido como vicarianza (Humphries y Parenti 1999), ha producido, como un

patrón regular, que haya varias parejas de especies hermanas de diferentes linajes aisladas por los mismos accidentes geográficos, independientemente de sus capacidades particulares de dispersión. Así, es posible observar especies hermanas separadas por la Sierra de Taxco (que divide la cuenca del Balsas en dos sectores, oriental y occidental) o por la Sierra Mixteca (que separa al alto Balsas del alto Papalopan) (Espinosa *et al.* 2006); o bien, áreas vicariantes en las tierras áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (cuenca alta del Papalopan) y el Valle del Mezquital, separadas por el Eje Neovolcánico; y especies hermanas separadas por el parteaguas de las cuencas del Nazas y el Aguanaval, dejando una especie al norte, en el desierto Chihuahuense, y otra al sur, en las tierras áridas del Valle del Mezquital. En suma, el propósito de una sistemática biogeográfica es representar la historia evolutiva de la biota mexicana en un escenario geográfico sucinto y comprensible.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios y revisiones críticas realizadas por Gonzalo Halffter, Juan José Morrone, Antony Challenger y Francisco González Medrano. El doctor González Medrano aportó varias especies que caracterizan cada una de las provincias descritas aquí. La maestra Balbina Vázquez proporcionó toda la información referente a la distribución de cactáceas.

REFERENCIAS

- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa y R. Jiménez (coords.) 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Becerra, J. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* **102**: 10919-10923.
- Blanco y Fernández, A. 1845. *Botánica*, vol. 2. Boix, Madrid.
- Casas-Andreu, G., y T. Reyna-Trujillo. 1990. Provincias herpetofaunísticas. Mapa IV.8.6, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2002. The mammals of Mexico. *Occ. Papers Mus. Texas Tech Univ.* **218**: 1-27.
- Colwell, R.K., y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* **345**: 101-118.
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Crawley, M.J., y J.E. Hurrell. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* **291**: 864-868.
- Darlington, P.J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley, Nueva York.
- Devitt, T.J. 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): Testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic-Neotropical transition. *Molecular Ecology* **15**: 4387-4407.
- Dice, L.R. 1943. *The biotic provinces of North America, VIII*. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Duellman, W.E. 1993. Amphibian species of the world: Additions and corrections. *University of Kansas Museum of Natural History Special Publication* **21**: 1-372.
- Escalante, P., A.G. Navarro y A.I. Peterson. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land birds diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye y A. Lot (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, Nueva York, p. 281-307.
- Espinosa, D., J.J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas, en J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II, UNAM, México, pp. 61-94.
- Espinosa, D., J. Llorente y J.J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* **33**: 1945-1958.
- Farjon, A. 2001. World checklist and bibliography of conifers. The Royal Kew Gardens, Kew.
- Farjon, A., J.A. Pérez de la Rosa y B.T. Styles. 1997. Guía de campo de los pinos de México y América Central. The Royal Gardens, Kew-Oxford Forestal Institute, Oxford University, 151 pp.
- Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Bol. Soc. Geol. Mex.* **53**: 84-92.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Provincias biogeográficas con base en rasgos morfotectónicos. Mapa IV.8.10, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Flores-Villela, O. 1993. *Herpetofauna mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies*. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.
- Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 115-144.
- Fournier, E. 1871. Las regiones botánicas de México, en

- J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.
- Frost, D.R., y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* **81**: 1.
- García, E.-CONABIO. 1990. Rangos de humedad (extraído de Climas). IV.4.10. *Atlas Nacional de México*, vol II. Escala 1:1 000 000. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- García, E.-CONABIO. 1998. Isotermas medias anuales. Escala 1:1 000 000, México.
- García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, 5a. ed., Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Glaw, F., y J. Kohler. 1998. Amphibian species exceeds that of mammal. *Herpetological Review* **29**: 11-12.
- Goldman, E.A., y R.T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* **26**: 347-360.
- González-Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México. Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México*. INE, Semarnat, México.
- González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. CONABIO-Instituto de Ecología/ Instituto de Biología, UNAM, México.
- Gotelli, N.J., y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.
- Grisebach, A. 1876. La vegetación del dominio mexicano. en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.
- Guzmán, U. 2003. Revisión y actualización del Catálogo de Autoridad Taxonómica de las Cactáceas Mexicanas. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto AS021, México.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. UNAM-CONABIO, proyecto AP003, México.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* **39-40**: 219-222.
- Hemsley, W.B. 1887. Bosquejo de la geografía y rasgos prominentes de la flora de México, en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.
- Hernández-X., E. 1958-1959. Los zacates más importantes para la ganadería en México. *Agricultura Técnica en México*, **1**: 46-48.
- Hernández-X., E. 1972. Exploración etnobotánica en maíz. *Fitotecnia Latinoamericana*, **8**: 46-51.
- Hernández-X., E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: A personal view, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Hoffmann, C.C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte: Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* **11**: 639-739.
- Hoffmann, C.C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Segunda parte: Hesperioidea. *Anales del Instituto de Biología, UNAM* **12**: 237-294.
- Huidobro, L., J.J. Morrone, J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans, and plants) from the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* **33**: 731-741.
- Humboldt, A. von. 1820. *Ensayo sobre la geografía de las plantas*. (Versión española, 1997), Siglo XXI Editores, México.
- Humphries, C. y L.R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*, 2a ed., Oxford University Press, Oxford.
- INEGI-INE. 1996. Uso de suelo y vegetación. Agrupado por CONABIO (1998). Escala 1:1 000 000, México.
- Llorente, J.E., y A.M. Luis. 1993. Conservation-oriented analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea), en T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, pp. 147-177.
- Macey, J.R., A. Larson, N.B. Ananjeva y T.J. Papenfuss. 1997. Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochondrial genome among iguanian lizards. *J. Mol. Evol.* **44**: 660.
- Marshall, C.J., y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **27**: 203-216.
- Martens, M., y H. Galeotti. 1842. Notas sobre la distribución geográfica y geológica de los helechos en México, en J. Ramírez (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.
- Martínez, M. 1937. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de las plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Mickel, J.T., y A.R. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, vol. 88. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Miranda, F., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.
- Mittermeier, R.A., C. Goettsch-Mittermeier y P. Robles Gil. 1997. *Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México.
- Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.
- Morrone, J.J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist* **44**: 507-514.
- Morrone, J.J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente-Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **85**: 83-108.
- Mosiño, P.A. 1974. Los climas de la República mexicana, en

- Z. de Czerna, P.A. Mosiño y O. Benassini, *El escenario geográfico. Introducción ecológica*. SEP-INAH, México, pp. 57-172.
- Myers, N. 1998. Global biodiversity priorities and expanded conservation policies, en G.M. Mace, A. Balmford y B.R. Ginsberg (eds.), *Conservation in a changing world*. Cambridge University Press, pp. 273-285.
- Navarro, S.A., y A. Gordillo. 2006. Catálogo de autoridad taxonómica de la avifauna de México. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS010, México.
- Ortega, F., R.L. Sedlock y R.C. Speed. 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. II. UNAM-CONABIO, México, pp. 3-59.
- Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México.
- Ramírez-Pulido, J. 1999. Catálogo de autoridades de los mamíferos terrestres de México. UNAM-Iztapalapa. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto Q023, México.
- Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1990. Regionalización mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Rzedowski, J., y T. Reyna-Trujillo. 1990. Provincias florísticas. Mapa IV.8.3, en *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Rzedowski, J., R. Medina-Lemos y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70: 85-111.
- Sarukhán, J., y R. Dirzo. 2001. Biodiversity-rich countries, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 1. Academic Press, San Diego, pp. 419-436.
- Sclater, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology* 2: 130-145.
- Sibley, G.C., y J.E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Haven.
- Smith, H.M. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2: 103-110.
- Soberón, J., y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Stuart, L.C. 1964. Fauna of Middle America, en R.C. West (ed.), *Handbook of Middle American Indians*, vol. 1, pp. 316-363.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico, en G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 93-111.
- Valencia, A.S., y G. Flores-Franco. 2006. Catálogo de Autoridad Taxonómica del género *Quercus*, Fagaceae en México. Herbario FOME-Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyecto CS008, México.
- Vidal-Zepeda, R. 2005. *Las regiones climáticas de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Villaseñor, J.L., P. Maeda, J.J. Colín-López y E. Ortiz. 2005. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia-ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 5-18.
- Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*, McMillan, Londres.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic Slope rain forests, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distributions*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 595-680.
- WRI. 2004. World Resources Institute. Earth trends, environmental information, en <www.earthtrends.wri.org> (consultado en noviembre de 2004).

CAPÍTULO 4

COPALES: HISTORIA NATURAL

David Espinosa, Rosa Andrés, Florencia Becerril y Genaro Montaña

Laboratorio de Biología Comparada, UMIEZ, FES Zaragoza, UNAM. Av. Batalla del 5 de mayo s/n,
Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa 09230 México, D.F.

ANTECEDENTES

En su mayoría, los copales son árboles y a veces arbustos del género *Bursera*, género tipo de la familia Burseraceae, una familia de plantas con flores que ha sido una fuente importante de resinas, medicinas, aceites esenciales y perfumes cuyo uso se ha documentado desde la antigüedad (Guenter, 1950; Moldenke y Moldenke, 1952). En los trópicos subhúmedos a semiáridos de América, África Australia y Asia, crecen especies de 18 géneros de esa familia de plantas. Entre los más importantes está el género de los inciensos [Lat. *incensum*, participio de *incendere*, encender], *Boswellia* Roxb. ex Colebr., el cual incluye al olíbano o 'lebanon' (*B. carteri*), al incienso bíblico o 'franquincienso' (*B. sacra*), al incienso Copto o 'maydí' (*B. frereana*) y al incienso índico o 'salai' (*B. serrata*). También destaca en esta familia el género de la mirra (*Commiphora* Jacq.) la cual se obtiene de *Commiphora myrrha*, e incluye además al 'bdelio' (*C. africana*), al bálsamo de la Meca (*C. opobalsamum*), al 'bisabol' (*C. erythraea*) y el 'guggul' o 'mukul' (*C. wightii*). En América tropical el género *Bursera* es una fuente de diferentes tipos de copal, nombre equivalente a incienso en lengua náhuatl, pero también de diferentes bálsamos y aceites de uso muy variado (Fig. 1; Standley, 1923; Gillett, 1991; Rzedowski y Guevara-Féfer, 1992). En el antiguo Oriente Medio se apreciaba en alto grado el uso de la mirra y el

incienso. El incienso era primordialmente usado para la adoración a Dios en todas las religiones de la región. En cambio, la mirra se usaba para la unción de los muertos y para una gran variedad de aplicaciones terapéuticas. Entre el siglo III a. C. y el II d. C. floreció la Ruta del incienso a través de Mar Rojo, como conexión entre el Mediterráneo y el Índico, el cual sería el antecedente para la Ruta de las especias que prosperó varios siglos después.

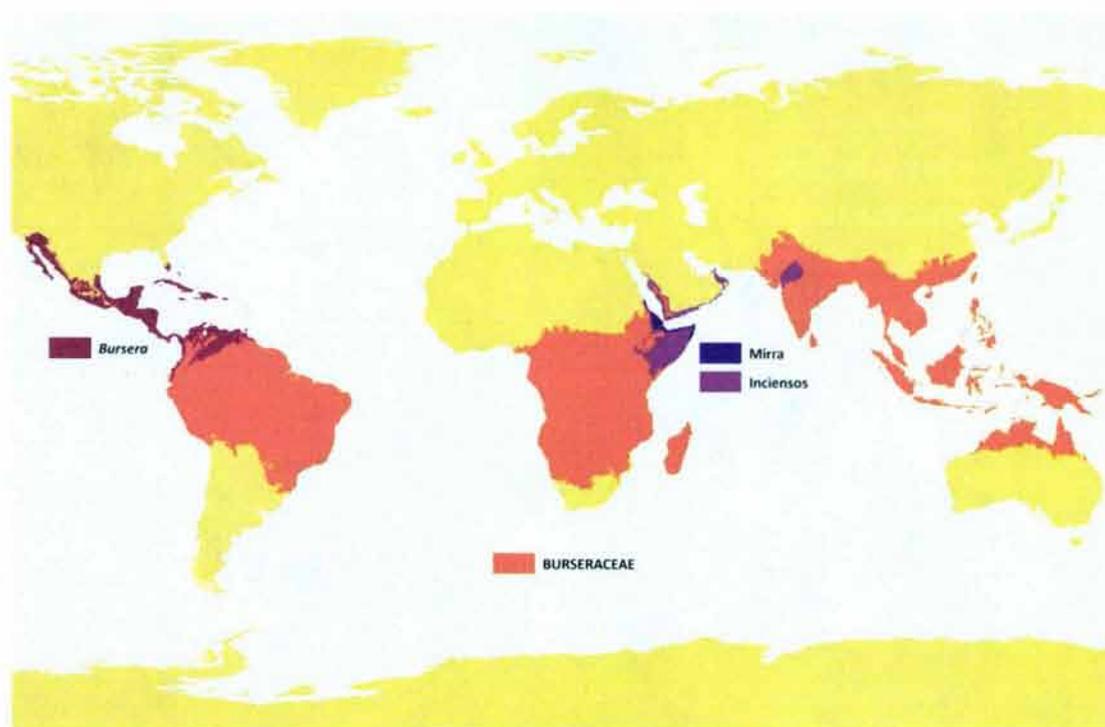


Figura 1. Distribución geográfica de la familia Burseraceae, de los diferentes tipos de incienso (*Boswellia* spp.), la mirra (*Commiphora mirrha*) y del género *Bursera*.

Commiphora es un género de cerca de 190 especies (algunos autores no reconocen más de 60) que crecen en el África occidental, Madagascar, Arabia y la India, mientras que *Boswellia* incluye a poco más de 20 especies distribuidas también alrededor del océano Índico. Ambos géneros han sido relacionados estrechamente con el género *Bursera* (Rzedowski y Kruse, 1979; Gillett 1980; Becerra, 2003; Weeks *et al.*, 2005).

Bursera cuenta con poco más de 100 especies, de las cuales cerca de 90 habitan naturalmente en México; la mayoría de ellas son exclusivas del país, distribuyéndose principalmente a lo largo de la costa del Pacífico (Fig. 1). Su distribución geográfica en América se extiende desde el extremo sur de los Estados Unidos de América hasta Perú y el sur de Brasil, incluyendo también áreas insulares de las Antillas, Galápagos y Revillagigedo (Rzedowski y Kruse, 1979). La cuenca del río Balsas es particularmente importante, pues contiene cerca de 50 especies de este género. Por ello, no es casual su uso ceremonial por los pueblos prehispánicos del área, en donde de muchas especies se obtenía copal, una resina que cumple las mismas funciones del incienso, además de otros aceites importantes para la medicina tradicional.

LOS COPALES DE MÉXICO

En el México prehispánico, los copales cumplían funciones múltiples. Por ello, no es extraño que desde las primeras relaciones acerca de la historia natural de la Nueva España —realizadas por De La Cruz y Badiano (1552), Sahagún (1558–1569) y Hernández (1577), en el siglo XVI, y hasta el Jardín Americano de Fray Juan Navarro (1801), en los albores del siglo XIX— las especies de copales fueran descritas con frecuencia (Fig. 2). Por ejemplo, en el llamado código Florentino, Fray Bernardino de Sahagún consigna el uso del *Mizquitlcopalli*, de Tepecuacuilco (Gro.), *Youalla* (Iguala, Gro.) y *Cuixco*, como base para la elaboración de la tintas para escritura; del *copalcuáhuatl* para elaborar *xícaras* y vasos; del *tzioaccopalli* como una resina blanca que funciona como incienso y medicina. El *tepecopalcuáhuatl*, de Cuahunáhuac (Cuernavaca), se usó para curar las *cámaras* (diarreas)

por severas que fuesen, y para las 'hinchazones de las apostemas' (antiinflamatorio y antibiótico). En el Códice De La Cruz–Badiano se describe el uso del *Tzihuac copalli* (*Tzioaccopalli*, en el Florentino) para curar la inflamación de las venas. Esta última especie es referida por Sahagún como copal blanco, nombre con el cual actualmente se conoce a la resina que se obtiene de *Bursera bipinnata*.

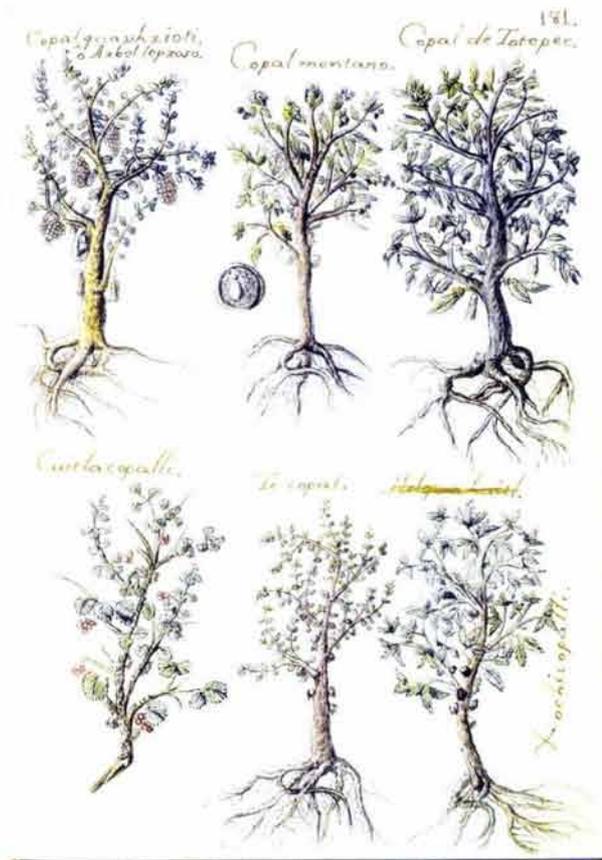


Figura 2. Algunos copales ilustrados en el *Jardín Americano* de Fray Juan Navarro (1801).

Los usos rituales también fueron diversos; en el México prehispánico, la gente común usaba el copal en ritos fundamentales como la confesión de pecados ante un sacerdote, un rito equivalente al de jurar sobre la Biblia, que se da en las culturas occidentales judeo-cristianas; entre las culturas mesoamericanas prehispánicas el rito

consistía en que el acusado arrojaba copal al incensario antes de declarar sus culpas. Sin embargo, estas resinas también se usaron en las principales festividades como la de Huitzilopochtli. En el código Florentino (Sahugún, 1558–1569) hay varias referencias a las formas de uso del copal (ortografía según el original):

“Ofrecían *enciense* en los *cúes* los sátrapas de noche y de día a ciertas horas; *incensavan* con unos incensarios hechos de barro cocido que tenían, a manera de *caço*, de un *caço* mediano, con su astil del grosor de una vara de medir o poco menos, largo como un codo o poco más, hueco, y de dentro tenía unas *pedreçuelas* por sonajas. El vaso era labrado como incensario con unos labores que *agujeravan* el mismo vaso desde el medio *abaxo*; cogían con el brasas del *fugón*, y luego echavan copal sobre las brasas y luego *ivan* delante de la estatua del demonio y *levantavan* el incensario hacia las cuatro partes del mundo, como ofreciendo incienso a las cuatro partes del mundo, y también *insensavan* la estatua; hecho esto *tornavan* las brasas al *fugón*. Esto mismo hazían todos los del pueblo en sus casas una vez a la mañana y otra a la noche, incensando a las estatuas que tenían en sus oratorios o en los patios de sus casas; y los padres y las madres compelián a sus hijos que *hiziessen* lo mismo cada mañana y cada noche.

Del ofrenda del incienso o copal usavan estos mexicanos y todos los de Nueva España de una goma blanca que llamaban *copalli*, que también *agora* se usa mucho para incensar a sus dioses; no *usavan* del incienso, aunque lo hay en esta tierra. De este incienso o copal *usavan* lo [sá]trapas en el templo, y toda la otra gente en sus casas como se dijo arriba. Y también lo usaban los *juezes* cuando *havian* de *exercitar* algún acto de su oficio; antes de que *començassen echavan* copal en el fuego a honra de sus dioses, y demandándoles ayuda. También *hazían* esto mismo los cantores de los *areites*, que cuando *havian* de *començar* a cantar primero *echavan* copal en el fuego a honra de sus dioses y demandándoles ayuda.”

Hasta nuestros días los incensarios o *tlémaitl* han mantenido su diseño básico, tal como lo describe Sahagún anteriormente.

En opinión de Oliva (1869), en la lengua náhuatl, el vocablo copal parece aplicarse a toda planta que produce resina que desprende aroma; si se trata de un árbol, toma el nombre de *copalcuahuitl* (*quahuitl*, árbol, *copalli*, incienso). Sin embargo, muchas especies de linajes distintos cumplían con tal definición. Por eso, era frecuente añadir otra voz que le diese un carácter más específico, si se trataba de una hierba se añadía *xihuitl*, o bien *quahuitl*, en el caso de árboles. Por ejemplo, el nombre *Tecopalli quahuitl pitzacoac* se refiere particularmente al árbol que produce incienso y crece entre las piedras, de hoja angosta. En el caso del 'linaloe', la especie era referida como *Xochicopalli*, *Xochicopal*, *Suchicopal* o *Copalsúchil* (Altamirano, 1876). La traducción literal es 'copal florido'. No obstante, en sentido figurado *xochitl* (flor) también puede usarse como adjetivo, significando así, fino o delicado. En efecto, el 'Diccionario de Aztequismos' de Luis Cabrera (2002, póstumo) incluye el vocablo *copalsúchil* como copal fino. Los españoles lo llamaron 'copal limón', por su olor característico y como 'copal santo', en alusión a su uso en ceremonias especiales (también traducción literal de *Teocopalli*). Por lo anterior, es posible que el término *xochicopal* haga referencia al carácter delicado de su perfume, producto de la presencia de linalol y sus derivados, y no por algún atributo morfológico o fenológico. Además, existe el antónimo *copaliyac xihutontli* (*iyac*, desagradable) para referirse a una hierba pequeña de olor penetrante y desagradable; probablemente se trata de una compuesta del género *Tagetes* (Asteraceae) incluida en las obras de Francisco Hernández y de Fray Juan Navarro.

DISTRIBUCIÓN ECOLÓGICA

El género *Bursera* es un componente típicamente tropical subhúmedo, por ello, es dominante en las selvas bajas caducifolias, donde se concentra el 90% de sus especies. Los también llamados copales y los cuajotes crecen con preferencia en laderas de cerros arbolados en climas con una marcada estación de lluvias y otra de sequía, cuando los árboles pierden sus hojas completamente. Sólo algunas especies del grupo *simaruba*, los llamados mulatos, habitan áreas más húmedas, como las selvas medianas subcaducifolias y subperennifolias de la vertiente del Golfo de México, mientras que algunas otras especies, particularmente las del grupo *microphylla*, abarcan áreas más secas en el desierto de Sonora–Arizona, en el altiplano y en el Valle de Tehuacán–Cuicatlán, formando parte de matorrales xerófilos. La mayor parte de las especies tienen una distribución por debajo de los 1700 m de altitud; sólo unas pocas habitan en los ecotonos de las selvas bajas caducifolias con los matorrales (sobre derrames lávicos), encinares y otros bosques templados, hasta los 2100 m.

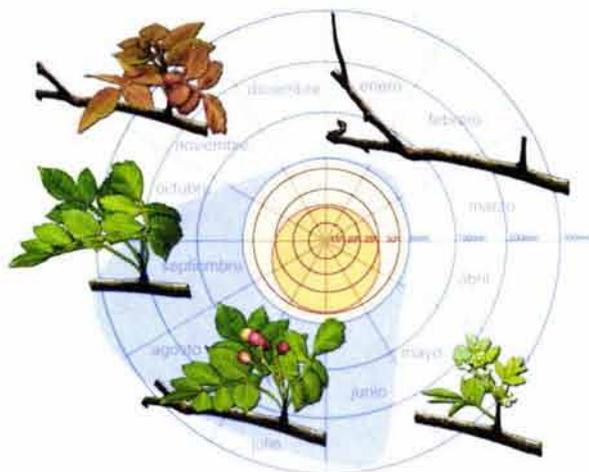


Figura 3. Ciclo fenológico típico de *Bursera*. El área azul (círculo externo) indica la distribución anual de las lluvias; el círculo naranja (sobre fondo amarillo al centro) indica la marcha anual de la temperatura. Ilustración de Rafael Ruíz Moreno.

El comportamiento fenológico de la mayoría de las especies de *Bursera* es la misma. Hacia fines de mayo y principios de junio, con las primeras lluvias aparecen simultáneamente los renuevos de hojas y las inflorescencias. La floración es rápida y hacia finales de junio ya hay frutos aún inmaduros, pero completamente desarrollados; su fructificación es muy variable, según la especie, pero la mayor abundancia de frutos maduros se presenta entre agosto y septiembre. La mayoría de las especies muestran este ciclo general (Fig. 3) y solo algunos mulatos y cuajotes extienden su periodo de fructificación hasta diciembre o enero; *B. sarcopoda* es la única especie que florece en diciembre y las poblaciones de almáciga (*B. aff. citronella*), en la cuenca del Papagayo, tiene periodos múltiples de floración–fructificación entre fines de mayo y diciembre.

TAXONOMÍA

Engler (1883, 1931) fue el primero en abordar la taxonomía de *Bursera*, al reconocer el significado taxonómico de las características del fruto para la distinción de grupos de especies. Algunas especies tienen frutos con exocarpo dehiscente en dos valvas y otras en tres. Bullock (1936) destacó esta diferencia como un carácter consistente que dividía al género en dos grupos. Con base en ella, McVaugh y Rzedowski (1965) dividieron al género en dos secciones: *Bursera* sect. *Bursera* para las especies con frutos dehiscentes en tres valvas, y *Bursera* sect. *Bullockia*, para las de dos valvas. Más tarde, Rzedowski (1968) encontró otros caracteres congruentes con la división anterior. La mayoría de las

especies de la sección *Bursera* tienen corteza lisa y exfoliante en tiras papiráceas y frutos cuyo endocarpo está cubierto totalmente por un ariloide, mientras que la mayoría de las especies de la sección *Bullockia* tienen corteza lisa, pero no exfoliante, con frutos cuyo endocarpo está cubierto sólo parcialmente por el ariloide.

La primera hipótesis filogenética para *Bursera* fue postulada por Rzedowski y Kruse (1979), quienes encontraron gran afinidad morfológica entre la sección *Bursera* y *Boswellia*, el género del incienso (*Boswellia sacra*), y entre la sección *Bullockia* y el género *Commiphora*, al que pertenece la mirra (*Commiphora mhyrra*). Con base en ello, Rzedowski y Kruse (1979) plantearon dos posibles rutas evolutivas en la filogenia de *Bursera* que involucran un posible origen parafilético o difilético del género. En contraparte, Gillett (1980) destacó que había varios caracteres que delimitaban bien a *Bursera* y *Commiphora*, lo que implícitamente postula la monofilia de *Bursera*. Cualquiera de las tres hipótesis tiene repercusiones sobre cómo interpretar la evolución de las burseráceas en el escenario geográfico.

Otros estudios posteriores han aportado evidencia taxonómica que sustentan subdivisiones igualmente robustas en ambas secciones, con base en morfología (Toledo–Manzur, 1982) y ontogenia, arquitectura foliar y anatomía (Andrés–Hernández 2001, Andrés–Hernández y Espinosa 2002).

Más tarde, se propusieron otras filogenias: una resultó del análisis de una muestra de más de 60 de las 87 especies mexicanas de *Bursera*, con base en secuencias de ADN ribosomal, con diferentes marcadores (Becerra 2003, 2005); y otra de Weeks *et al.* (2005) quienes estudiaron una muestra de especies de varios géneros de la familia

Burseraceae. Por un lado Becerra (2003) concluyó que *Bursera* es un taxón monofilético, mientras que por la otra, Weeks *et al.* (2005) encontraron que ambas secciones conforman un género parafilético y que el grupo monofilético debería incluir a *Commiphora* como grupo hermano de la sección *Bullockia*.

Los grupos que mantienen su identidad por evidencia de caracteres morfológicos, ontogenéticos, anatómicos y moleculares son las dos secciones, *Bursera* sect. *Bursera* y *Bursera* sect. *Bullockia* (Fig. 4). Dentro de la sección *Bursera* hay dos grupos bien diferenciados el *simaruba* y el denominado tentativamente como *Quaxiotea*. En el trabajo de Weeks *et al.* (2005), además, el grupo *inaguensis* queda relacionado inmediatamente con el clado del grupo *simaruba*. Ambos grupos pueden ser incluidos en un solo taxón sustentado también por su patrón de venación broquidódroma; aunque este carácter está presente en prácticamente todos los géneros de la familia, en *Bursera*, la venación broquidódroma solo está presente en los grupos *simaruba* e *inaguensis*.

El clado *Quaxiotea* está sólidamente sustentado por el patrón de venación cladódromo, la hoja cotiledonar multilobada y la presencia de traqueoblastos, además de un gran conjunto de bases de las secuencias de ADN. Los tres grupos contenidos en *Quaxiotea* son estables en los dos análisis moleculares y tienen caracteres morfológicos que sustentan bien a los tres grupos.

La sección *Bullockia* tiene tres clados monofiléticos bien definidos, *Bursera tecomaca* queda aislada como una especie de la sección *Bullockia*, sin relación con ninguna otra especie del clado; los otros dos clados son los reconocidos anteriormente por Toledo–Manzur (1982), el grupo *copallifera*, que agrupa especies de endocarpo

ovoide y ariloide que cubre casi la totalidad del mismo, y el grupo *glabrifolia*, que incluye a especies con el endocarpo lenticular asimétrico con un ariloide cubierto en menos de dos tercios del endocarpo sobre la base y los cantos; además, las especies del grupo *glabrifolia* tienen los sépalos parcialmente fusionados en el cáliz. Gillett (1980) propuso elevar las secciones a categoría de géneros debido a la marcada diferencia entre ellas; las especies con fruto dehiscente en tres valvas se mantendrían como *Bursera*, mientras las de dos valvas conformarían el género *Elaphrium*. Esta polémica no está agotada, porque los análisis moleculares parten de marcadores distintos. Incluso, Weeks *et al.* (2005), a pesar de concluir la parafilia del género, mantienen a *Bursera* como un género aparte y sólo elevan las secciones a categoría de subgénero. En este trabajo, el arreglo tentativo del género *Bursera* quedaría organizado en dos secciones y seis grupos (Fig. 4).

La evidencia fósil acerca de *Bursera* es escasa (Rzedowski y Kruse, 1979; Becerra, 2005; Weeks *et al.*, 2005). El extremo noroeste del área de distribución actual del género no va más allá del desierto de Arizona, en particular en las cuencas de los ríos Yuma y Gila, afluentes del río Colorado, muy cerca de su desembocadura en el Golfo de California, en Arizona. En cambio, el registro fósil de *Bursera* se ha localizado varios kilómetros al norte en áreas hoy cubiertas por vegetación templada; se trata de folíolos de *Bursera serrulata* registrados en los yacimientos fósiles de Florissant, en Colorado, los cuales fueron fechados en el Oligoceno temprano (≈ 35 Ma; MacGinitie, 1953) y que hoy han sido reasignados al Eoceno (Manchester, 2001). Registros más recientes en yacimientos fechados en el Priabosiano, dentro del Eoceno, en el estado de Washington (Burham, 1994) indican que la edad y posición de estos fósiles tuvieron una distribución

más amplia de la vegetación tropical caducifolia, más de 15 grados de latitud hacia el norte, hasta hace por lo menos 20 a 12 millones de años. Posteriormente, los taxones fósiles de filiación tropical desaparecen casi abruptamente para ser reemplazados por especies de bosques templados.

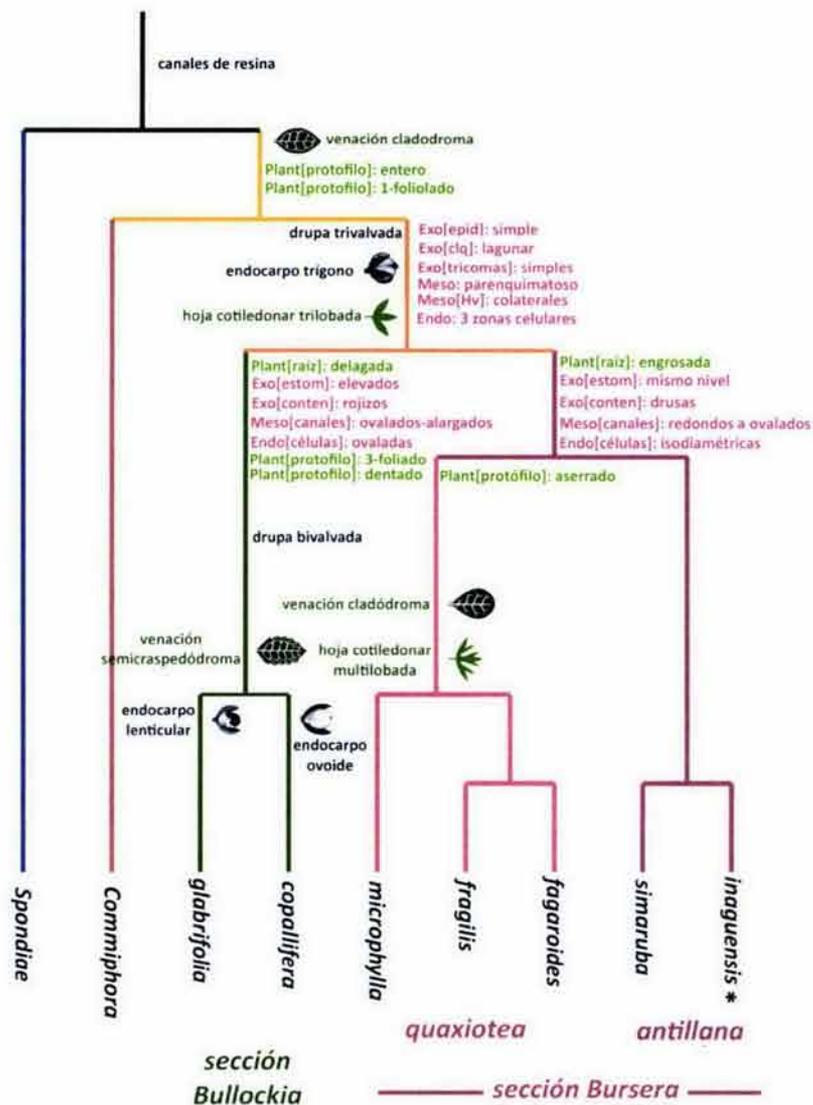


Figura 4. Síntesis de la estructura taxonómica del género *Bursera* según las filogenias moleculares (Becerra, 2003 y Weeks et al., 2005). Los caracteres morfológicos y anatómicos fueron generados este grupo de trabajo (Andrés-Hernández, 2001; Andrés-Hernández y Espinosa, 2002; Becerril-Cruz, 2009). El grupo *inaguensis* (indicado con *) sólo fue analizado por Weeks et al. (2005).

Becerra (2003, 2005) relacionó a *Bursera serrulata* con *B. tecomaca* (grupo *tecomaca*, sect. *Bullockia*), mientras Weeks *et al.* (2005) la emparentaron con *B. kerberi* (grupo *kerberi*, *Quaxiotea*, sect. *Bursera*); este conflicto podría resolverse si hubiesen huellas del patrón de venación, el cual es regularmente cladódromo en las especies de *Quaxiotea* y semicraspedódromo en las de la sección *Bullockia* (Andrés-Hernández, 2001; Andrés-Hernández y Espinosa 2002). Se han encontrado folíolos de *B. inaquilateralis* en los yacimientos de la flora del Eoceno (≈ 50 Ma) de Green River (MacGinitie 1969), con los que Weeks *et al.* (2005) no se decidieron a relacionar con *B. penicillata* (grupo *glabrifolia*, sect. *Bullockia*) o con *B. tomentosa* (grupo *copallifera*, sect. *Bullockia*). Ambas especies actuales son inconfundibles entre sí ya que la forma de sus folíolos y dientes del margen muy diferentes. Además, las especies del grupo *copallifera*, en general, tienen un patrón de venación terciaria marcadamente reticulado.

También se ha registrado la presencia de *Canarium* (Burseraceae, tribu Canariae) en los yacimientos fosilíferos de la Flora del Eoceno Medio en el centro de la Sierra Nevada (California), ese género está distribuido actualmente sólo en los trópicos del Viejo Mundo. La carencia de macrofósiles de *Bursera* se debe a que sus hojas generalmente son blandas. Por ello es posible que los fósiles encontrados hasta ahora pertenezcan a clados de la sección *Bullockia*, donde son más frecuentes las especies con hojas coriáceas. Con base en lo anterior, es prácticamente imposible incorporar a las especies fósiles al análisis filogenético. Lo que sí se ha hecho es calibrar las tasas de cambio sobre las ramas de las diferentes filogenias moleculares de *Bursera* (Becerra,

2005; Weeks *et al.*, 2005), pero ello también requiere de una nueva revisión a la determinación de las especies fósiles.

Por otra parte, hay una cantidad importante de registro fósil palinológico de *Bursera* y gran parte de éste tiene edades que fluctúan entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano (Graham y Jarzen, 1967; Graham, 1987, 1999; Elsik y Yancey, 2000). La palinoflora fósil sólo está determinada a nivel genérico; en las determinaciones más precisas, el polen fósil se ha relacionado con el de las especies del grupo *simaruba*, en muestras obtenidas de áreas donde actualmente se distribuye el género.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

En México, de las 87 especies reconocidas hasta ahora (Rzedowski *et al.*, 2005, 2007; Rzedowski y Calderón, 2006), sólo cinco especies están registradas para la vertiente del Golfo de México (Fig. 5). Es un taxón con gran cantidad de especies endémicas, la mayor concentración de especies se localiza a lo largo de la vertiente del Pacífico. En la cuenca del río Balsas se concentra la mayor diversidad del grupo, con alrededor de 50 especies, con endemismos que abarcan toda la cuenca, como *Bursera longipes*; existen especies endémicas a la porción occidental de la cuenca, como *B. coyucensis*, *B. infernidialis*, *B. trimera* y *B. sarukhanii*; o bien, especies endémicas a la porción oriental, como *B. mirandae* y *B. xochipalensis*. Otras incluso son 'microendémicas' en áreas con aislamiento climático, como el cañón del Zopilote que tiene endemismos como *B. bonetti*, *B. chemapodicta* o *B. suntui*. Solo dos especies, *B. simaruba* y *B. graveolens*, tienen distribuciones excepcionalmente amplias dentro del grupo; en tanto que algunos

endemismos de la cuenca alta del Papaloapan deberían considerarse como parte de la flora de la vertiente del Pacífico, debido a que el valle de Tehuacán–Cuicatlán comparte más especies con las cuencas del Balsas y Tehuantepec que con la misma cuenca del Papaloapan. Varios autores (Toledo-Manzur, 1982; Kohlmann y Sánchez, 1984; Rzedowski *et al.*, 2004; Rzedowski *et al.*, 2005) han enfatizado la diversidad conocida de los componentes de *Bursera* en la depresión del Balsas, indicando que los estados con mayor diversidad son Guerrero, Michoacán y Oaxaca. Se puede pensar que se encuentran ligadas a la evolución o diferenciación del bosque tropical caducifolio. Sin embargo, en otras regiones, los bosques de tipo caducifolio no presentan tantas especies, por lo que cabría considerar que la configuración fisiográfica particular, la ubicación del área y su historia geológica y climática son los factores que permitieron la existencia de esa alta diversidad en la vertiente del Pacífico mexicano, al sur del Eje Volcánico Transmexicano.

Cada uno de los seis grupos de *Bursera* presentes en México tienen un escenario evolutivo geográfico particular. En los extremos de la distribución ecológica del género, el grupo *simaruba* parece haber evolucionado en ambientes más húmedos y *microphylla* en los más áridos; el grupo *fragilis* parece estar más relacionado con la evolución de las selvas bajas caducifolias, mientras que los grupos *fagaroides*, *copallifera* y *glabrifolia* están más diversificados en especies, hábitat y espacio geográfico (Fig. 6):

Grupo *simaruba*. En México están presentes al menos diez especies de este grupo (ver apéndice), las cuales se distribuyen sobre la parte menos seca del área de distribución del género. De hecho, la presencia de este grupo en el Altiplano central, la península de Baja California y el desierto de Sonora es apenas marginal.

Pocas especies de este grupo son endémicas fuera de México, sólo *B. standleyana*, en la Península Osa (Costa Rica) y *B. karsteniana*, en el noroeste de Colombia (Daly 1993).

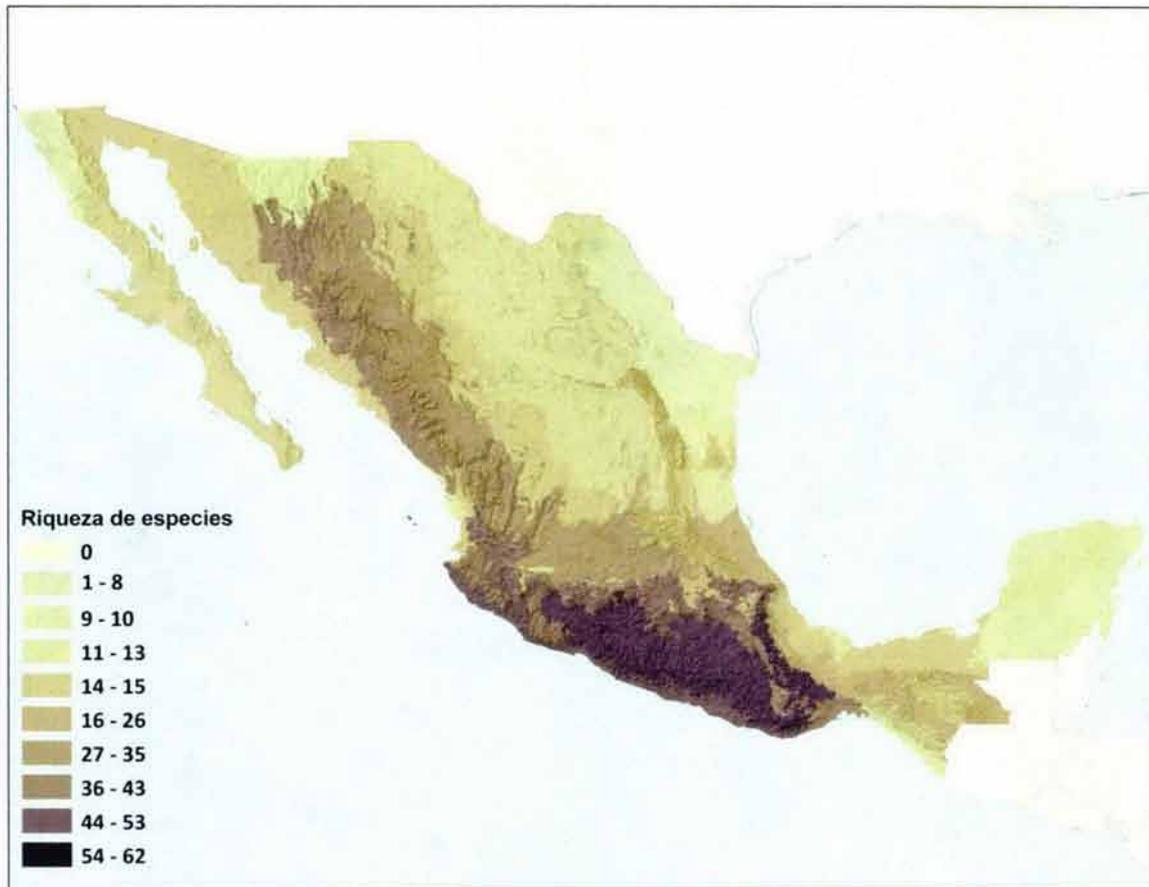


Fig. 5. Distribución geográfica de la riqueza de especies del género *Bursera* en México.

Grupo *microphylla*. Este grupo es el menos diversificado de los seis linajes de *Bursera* presentes en México. Seis de las siete especies de este grupo (ver apéndice) son exclusivamente mexicanas y sólo *Bursera microphylla* extiende su distribución alrededor del golfo de California alcanzando el desierto de Arizona, particularmente en las subcuencas de los ríos Yuma y Gila (afluentes del Colorado).

Las especies de este grupo restringen su distribución hacia la parte más seca del área de distribución del género: las áreas dominadas por climas áridos y semiáridos de la península de Baja California, el desierto de Sonora–Arizona, el Altiplano mexicano, el Valle de Tehuacán–Cuicatlán y la parte más seca de la cuenca del Balsas.

Grupo *fragilis*. Este clado muestra alta fidelidad por las selvas bajas caducifolias. Rara vez se llega a registrar fuera de este tipo de vegetación. Las diez especies que constituyen este grupo (ver apéndice) tienen una distribución restringida a México. La presencia de alguna especie de este grupo en América Central es aún incierta.

Grupo *fagaroides*. Éste es el clado más diversificado dentro de la sección *Bursera*. Las 17 especies de este grupo habitan mayor cantidad de ambientes relacionados con las selvas bajas caducifolias, desde los climas muy cálidos hasta los semicálidos y desde climas subhúmedos hasta los semiáridos. Es el único grupo que alcanza el norte del Altiplano con *Bursera schlechtendalii* y penetra las dos penínsulas.

Grupo *copallifera*. La distribución de las especies de este grupo muestra una tendencia a concentrarse hacia la vertiente del Pacífico. Sólo una de las 16 especies que componen el grupo *copallifera* habita la península de Baja California (*Bursera hindsiana*) y la presencia del grupo en la vertiente del Golfo de México es apenas marginal y no habita definitivamente la península de Yucatán.



Figura 6. Distribución geográfica de los seis grupos de *Bursera* (sensu Becerra, 2003) presentes en México.

Grupo *glabrifolia*. El clado *glabrifolia* es el linaje más diversificado y de distribución más amplia de todo el género con 26 especies. Este grupo tiene especies en todo el intervalo de distribución del género: altamente diversificado y con abundantes endemismos en las selvas bajas caducifolias de la vertiente del Pacífico, pero con presencia importante en zonas áridas (*Bursera arida*, *B. epinnata*) y en selvas medianas subperennifolias (*B. graveolens*). Éste es el único grupo que tiene especies habitando los archipiélagos de las Galápagos (*B. malacophylla*) y las Revillagigedo (*B. nesopola* = *B. epinnata*, *sensu* Rzedowski *et al.*, 2005). La presencia de *B. graveolens* en Cuba puede ser por introducción.

Diccionario de autoridades taxonómicas. El diccionario taxonómico de *Bursera* de México está compuesto de 148 nombres de taxones, de los cuales 132 son especies, 86 de ellas son aceptadas y 46 son sinónimos (ver apéndice y Fig. 7). La mayoría de los nombres están asociados con su referencia bibliográfica original. La siguiente es una relación de nombres científicos asociados con nombres comunes obtenidos de fuentes bibliográficas y de información de campo, a partir de ejemplares de herbario. Esta versión es una primera aproximación hacia una descripción más detallada, por ello se adjuntan referencias básicas acerca de los nombres comunes y científicos de las especies del género *Bursera*.

Luego del *Systema Naturae* de Linneo, Las primeras especies descritas de *Bursera* fueron publicadas por Martín de Sessé y Mariano Moçoiño, así como por Max Kuhn, con base en especímenes recolectados por el barón Alejandro de Humboldt. Hacia finales del siglo XIX y principios del Siglo XX. El segundo gran impulso a la descripción de especies

mexicanas de *Bursera* fue debida a Adolf Engler publicadas entre 1881 y 1931, tanto en el *Prodromus* y las Monografías Botánicas de Alfonso de Candolle, como en su propio *Die Pflanzen Familien*, el cual editó con Karl Prantl. Dentro de ese mismo periodo Joseph Nelson Rose y Townshend Stith Brandegeee contribuyeron a la descripción de especies nuevas para la ciencia. Más tarde, Arthur Allman Bullock, botánico del herbario del Jardín Botánico de Kew, aportó nuevas descripciones basadas en ejemplares recolectados por Geo B. Hinton. Jerzy Rzedowski Rotter es, sin duda, el botánico que ha tenido la mayor contribución al conocimiento de *Bursera*: ha descrito a la fecha cerca de 30 especies y ha restaurado tres nombres en desuso.

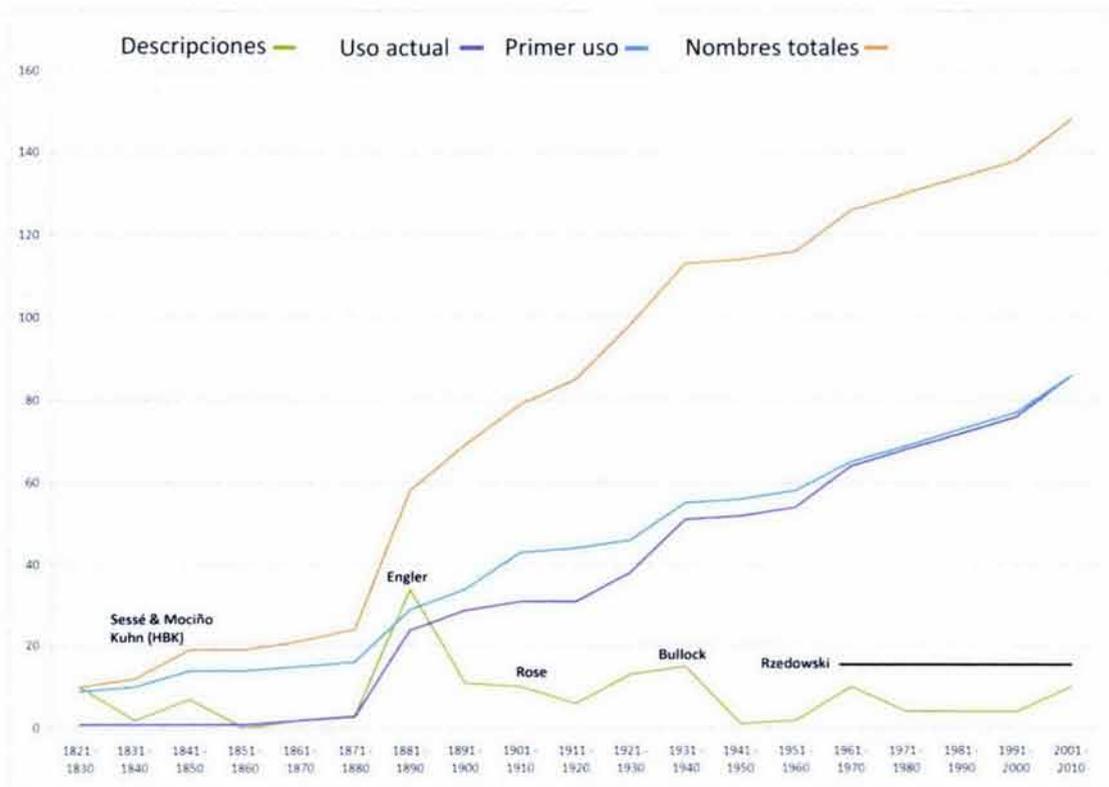


Fig. 7. Curvas de acumulación de descripción de especies válidas al 2009. Se representan los valores absolutos de descripciones totales por quinquenio (línea verde), total acumulado de nombres de uso actual o aceptados (línea púrpura) total acumulado de nombres de primer uso o basónimos (línea azul), y acumulado total de nombres tanto aceptados como sinónimos (línea naranja). Datos tomados del diccionario taxonómico del apéndice.

El inventario completo de *Bursera* todavía está inconcluso. La revisión de patrones de distribución geográfica ha sido un argumento de sospecha acerca de la identidad de las especies. Así, ejemplares asignados a *Bursera infernidialis* (endémico del suroeste del Balsas) recolectados en el centro de Oaxaca fueron la base para describir *B. simplex*. De la misma forma, se puede especular sobre especies nuevas a partir de distribuciones disyuntas en *B. citronella* y *B. heteresthes*, entre otras (Montaño–Arias 2009). A pesar que faltan por explorarse las especies de áreas poco estudiadas, como la depresión central de Chiapas, la descripción de especies nuevas en los últimos años ha sido resultado del escrutinio minucioso de los ejemplares ya recolectados y almacenados en herbarios.

LITERATURA CITADA

ALTAMIRANO, F. 1876. Catálogo de la colección de productos naturales indígenas. Remitida por la Sociedad Mexicana de Historia Natural á la Exposición Internacional de Filadelfia. *La Naturaleza III*: 382-392.

ANDRÉS–HERNÁNDEZ, A. 2001. Análisis y descripción de estructuras foliares de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. que se distribuyen en la cuenca del río Balsas, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Vegetal), Facultad de Ciencias, UNAM, México. 86 p.

ANDRÉS–HERNÁNDEZ, A. Y D. ESPINOSA. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (*Burseraceae*) y sus implicaciones filogenéticas. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **70**: 5–12.

- BECERRA, J. X.** 2003. Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.*, **26**: 300–309.
- BECERRA, J. X.** 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* **102**: 10919–10923.
- BECERRIL–CRUZ, F.** 2009. Morfología y anatomía del fruto de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae). Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas–FES Zaragoza, UNAM, México, D. F.
- BULLOCK, A. A.** 1936. Contributions to the flora of tropical America: xxxvii. Notes on the Mexican species of the genus *Bursera*. *Kew Bull.*, **8**: 346-387.
- BURHAM, R. J.** 1994. Paleoeological and floristic heterogeneity in the plant – fossil record: an analysis based on the Eocene Washington. *USGS Bull.*, 2085: B. 136.
- CABRERA, L.** 2002. *Diccionario de Aztequismos*. Obra póstuma revisada por J. Ignacio Dávila Garibi y corregida por Luis Reyes García. Colofón, S. A. México.
- DALY, D.** 1993. Notes on *Bursera* in South America, including a new species. Studies in Neotropical Burseraceae VII. *Brittonia*, **45**: 240-246.
- DE LA CRUZ, J. Y J. BADIANO.** 1552. *Libellus de medicinalibus indorum herbis*, manuscrito de Juan de la Cruz de 1552 según traducción latina de Juan Badiano. Versión española con estudios y comentarios por diversos autores, Fondo de Cultura Económica e Instituto Mexicano del Seguro Social (1991), México, D. F.

- ELSIK, W. C. Y T. E. YANCEY. 2000. Palynomorph biozones in the context of change paeoclimate, middle Eocene to lower Oligocene of the northwest Gulf of Mexico. *Palynology* **24**: 177–186.
- ENGLER, A. 1883. Burseraceae. En: *DC. Monogr. Phaner.* **4**, 1–169.
- ENGLER, A. 1931. Burseraceae. En: Engler, A. y K. Prantl (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, **19a**: 405-460.
- GILLETT, J. 1980. *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to *Bursera*. *Kew Bull.* **34**, 569–587.
- GILLETT, J. B. 1991. Burseraceae. In R. M. Polhill (ed.), *Flora of East Africa*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- GRAHAM, A. 1987. Tropical American floras and paleoenvironments: Mexico, Costa Rica and Panama. *Amer. J. Bot.* **74**, 1519–1531.
- GRAHAM, A. 1999. Studies in Neotropical Paleobotany. XIII. An Oligo - Miocene palynoflora of Simojovel (Chiapas, Mexico). *Amer. J. Bot.* **86**, 17–31.
- GRAHAM, A. Y D. M. JARZEN. 1969. Studies in Neotropical Paleobotany. I. The Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **56**, 308–357.
- GUENTER, E. 1950. *The essential oils*. Volume IV. 3th printing. D. van Nostrand Company, Inc., Princeton, New Jersey. p. 331–348.

- HERNÁNDEZ, F.** 1577. *Historia de las plantas de Nueva España, Tomo I*. Publicada en 1942 de la versión española de Ximénez. Instituto de Biología–Prensa Universitaria, UNAM, México.
- KOHLMANN, B. Y S. SÁNCHEZ.** 1984. Estudio aerográfico del género *Bursera* Jacq ex L. (Burseraceae) en México. Una síntesis de métodos. En: E. Ezcurra, M. Equihua, B. Kolmann and S. Sánchez-Colón (eds.). *Métodos cuantitativos en la biogeografía*, pp. 41–120. Publicación No. 12. Instituto de Ecología A.C., México, D.F.
- MACGINITIE, H. D.** 1953. Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. *Carnegie Inst. Wash. Pub.* 599, Washington, D. C.
- MACGINITIE, H. D.** 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and Northeastern Utah. *Univ. California Publ. Geol. Sci.* 83, 1–40.
- MANCHESTER, S. R.** 2001. Updates on the megafossil flora of Florissant, Colorado. *Denver Mus. Nat. Sci.*, 4: 137.
- MARTÍNEZ, M.** 1937. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de las plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- McVAUGH, R. Y J. RZEDOWSKI.** 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé and Mociño. *Kew Bulletin*, 18: 317-382.
- MOLDENKE, H. N. Y A. L. MOLDENKE.** 1952. *Plants of the Bible*. Dover Pub. 384 pp.
- MONTAÑO–ARIAS, G.** 2009. Diversidad, distribución y exploración de mecanismos de especiación de *Bursera* afines al 'linaloe', *Bursera linanoe* Rzed. Calderón & Medina

(Burseraceae) en México. Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

NAVARRO, FR. J. 1801. Historia Natural o Jardín Americano [Manuscrito de 1801]. Editado en 1992, UNAM, IMSS, ISSSTE, México.

OLIVA, L. 1869. Flora médica. El copal. *La Naturaleza* I: 37-43.

RZEDOWSKI, J. 1968. Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* (México) **17**, 17–36.

RZEDOWSKI J. Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2006. Dos especies nuevas de *Bursera* (Burseraceae) de México. *Acta Bot. Mex.*, **74**: 169–178

RZEDOWSKI, J., Y F. GUEVARA-FÉFER. 1992. Burseraceae. In J. Rzedowski and G. Calderón de Rzedowski (eds.), *Flora del bajío y regiones adyacentes*. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.

RZEDOWSKI, J. Y H. KRUSE. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*, **28**: 103-116.

RZEDOWSKI, J., MEDINA, R. Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Bot. Mex.*, **66**: 23-151.

RZEDOWSKI J., R. L. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Bot. Mex.*, **70**: 85–111

- RZEDOWSKI J., R. L. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2007. Segunda restauración de *Bursera ovalifolia* y nombre nuevo para otro componente del complejo *B. simaruba* (Burseraceae). *Acta Bot. Mex.*, **81**: 45–70
- SAHUGÚN, FR. B. DE. 1558–1569. *Historia General de las Cosas de la Nueva España*. Dastin, S. L. edición de Juan Carlos Temprano (2001), Crónicas de América, Madrid.
- STANDLEY, P. C. 1923. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U. S. Nat. Herb.* **23**: 542-552.
- TOLEDO-MANZUR, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el Estado de Guerrero (México). Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 181 p.
- WEEKS, D., D. C. DALY Y B. B. SIMPSON. 2005. The phylogenetic history and biogeography of frankincense and myrrh family (Burseraceae) based nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* **35**, 85–101.

APÉNDICE. Diccionario taxonómico del género *Bursera*, con base en Rzedowski *et al.*, (2005, 2007) y Rzedowski y Calderón (2006). Las fuentes de los nombres comunes fueron tomadas principalmente de Rzedowski *et al.* (2005), cuando es otra fuente de literatura o de ejemplares de herbario se indica junto al nombre.

***Bursera* Jacq. ex L.**

Elaphrium Jacq. 1760

Sección: *Bursera* McVaugh & Rzed. 1965

Subsección: *Simaruba* Becerra 2003

***Bursera acuminata* Willd.**

***Bursera arborea* (Rose) L. Riley 1923**

Terebinthus arborea Rose 1906

Huahuica (DGO) Martínez 1937

Torote (SIN) H.S. Gentry 6640

***Bursera attenuata* (Rose) L. Riley 1923**

Terebinthus attenuata Rose 1909

***Bursera cinerea* Engl. 1883**

Camarón (VER)

Camaroncillo (VER)

Copalillo

Cuajote rojo [náhuatl: 'Quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra]

Mulato (OAX, PUE)

Palo mulato (OAX, PUE)

***Bursera grandifolia* (Schltdl.) Engl. 1881**

Elaphrium grandifolium Schltdl. 1843

Elaphrium occidentale Rose 1911

Chicopun (MEX) Martínez 1937

Chutama (SIN) Martínez 1937

Chutana (SIN) Martínez 1937

Jiote (SIN) Martínez 1937

Palo mulato (OAX) Martínez 1937

***Bursera instabilis* McVaugh & Rzed. 1965**

***Bursera krusei* Rzed. 1973**

***Bursera longipes* (Rose) Standl. 1929**

Terebinthus longipes Rose 1906

Cuajote colorado (PUE [náhuatl: 'Quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra])

***Bursera roseana* Rzed., Calderón & Medina 2007**

Terebinthus acuminata Rose 1906

***Bursera acuminata* (Rose) Engl. 1931**

Bursera longicuspis Lundell 1961

***Bursera simaruba* (L.) Sarg. 1890**

Almácigo (CUBA)

Chaca o Chacah (TAM, VER hasta YUC, GUATEM [maya: 'chak' = agua, 'ab'])

Chacaj o Chakaj (CHIS [tojolabal])

Chacoy (GUATEM)

Chicohuiste (CHIS)

Chocohuite o Chocogüite (CHIS)

Cohuite (VER)

Gumbo-limbo (FLA/USA [caribe])

Huk'up

Jiote (SIN [náhuatl: 'Quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra])

Lon-sha-la-ec (OAX [chontal])

Mulato (OAX)
Palo colorado (SIN?)
Palo mulato (CHIS, GRO, NAY, OAX, TAB)
Palo retinto (TAB)
Piocha (TAMP)
Quiote (SIN?)
Songolica o Zongolica (OAX)
Thi-un (OAX, PUE [chinanteco])
Ta'sun (VER [totonaco])
Tusun (PUE [totonaco])
Tzaca (SLP [huasteco: degenerativo chaca])
Yaga-guito (OAX [zapoteco]) Martínez 1937

Subsección: Quaxiotea Becerra 2003

Grupo: Fagaroides Becerra 2003

***Bursera aptera* Ramírez 1894**

Coxinyotl iztac (PUE [náhuatl])
Cuachital (OAX)
Cuajote (OAX [náhuatl: Quáuitl = árbol, Xiotl = lepra])
Cuajote amarillo (OAX, PUE)
Cuajote blanco (OAX, PUE)
Cuajote verde (OAX, PUE)

***Bursera ariensis* (Kunth) McVaugh & Rzed. 1965**

Elaphrium ariense Kunth 1824
Bursera pannosa Engl. 1883
Bursera sessiliflora Engl. 1883
Elaphrium brachypodium Rose 1911
Bursera sessiliflora variedad *pubivalvis* Bullock 1937
Copal amarillo
Copal blanco
Cuajote blanco
Guande (GRO, MICH)
Mata-perro
Papelillo

***Bursera bolivarii* Rzed. 1970**

***Bursera chemapodicta* Rzed. & E. Ortíz 1982**

***Bursera confusa* (Rose) Engl. 1931**

Copal (GRO) Martínez 1937
Torote (GRO) Martínez 1937

***Bursera discolor* Rzed. 1970**

***Bursera fagaroides* var. *fagaroides* (Kunth) Engl. 1883**

Elaphrium fagaroides Kunth 1824
Amiris ventricosa La Llave 1832
Bursera obovata Turcz. 1863
Bursera shaffneri S. Watson 1887
Schinus occidentalis Sessé & Moc. 1890
Aceitillo
Copal
Cuajote (OAX, PUE [náhuatl : 'Quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra])
Cuajote amarillo (MEX, MICH, OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Cuajote blanco (OAX, PUE)
Cuajote colorado (OAX, PUE, SLP) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Cuajote verde (GRO) Martínez 1937
Jiote (OAX, PUE [náhuatl : 'xiotl' = lepra])
Ngedri (HGO [ñāñú]) Martínez 1937
Palo del diablo (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Papelillo (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Sarzafrás, Rzedowski et al. 2005

Xixiote, Rzedowski et al. 2005

***Bursera fagaroides* variedad *elongata* (Kunth) Engl. 1883**

Bursera odorata Brandegees 1889

Bursera tenuifolia Rose 1895

Elaphrium covillei Rose 1911

Bursera lonchophylla Sprague & L. Riley 1923

***Bursera fagaroides* variedad *purpusii* (Kunth) Engl. 1883**

Bursera purpusii Brandegees 1908

***Bursera martae* J. Jiménez Ram. & R. Cruz 2001**

***Bursera medranoana* Rzed. & E. Ortiz 1988**

***Bursera occulta* McVaugh & Rzed. 1965**

***Bursera palaciosii* Rzed. & Calderón 2000**

***Bursera paradoxa* Guevara & Rzed. 1980**

***Bursera schlechtendalii* Engl. 1883**

Bursera jonesii Rose 1895

Aceitillo

Copal [náhuatl: 'copalli' = incienso]

Copal negro

Mulato rojo

***Bursera trifoliolata* Bullock 1936**

Grupo: *Fragilis* Becerra 2003

***Bursera crenata* Paul G. Wilson 1958**

***Bursera denticulata* McVaugh & Rzed. 1965**

***Bursera fragilis* S. Watson 1886**

Jolopete (CHIH, SON) Martínez 1937

Jolo-pete (SON) Martínez 1937

Torote (CHIH, SON) Martínez 1937

Torote prieto (SON) Martínez 1937

***Bursera kerberi* Engl. 1883**

***Bursera lancifolia* Engl. 1883**

Elaphrium lancifolium Schldt. 1843

Bursera trijuga Ramírez 1894

Gomosilla (MOR) Martínez 1937

***Bursera multijuga* Engl. 1883**

Bursera pringlei S. Watson 1890

Terebinthus multijuga Rose 1906

Terebinthus rubra Rose 1906

Bursera rubra (Rose) L. Riley 1923

***Bursera staphyleoides* McVaugh & Rzed. 1965**

***Bursera subtrifoliolata* (Rose) Standl. 1929**

Terebinthus subtrifoliolata Rose 1906

***Bursera trimera* Bullock 1936**

***Bursera vazquezianae* Rzed. & Calderón 2000**

Grupo: *Microphylla* Becerra 2003

***Bursera arida* (Rose) Standl. 1929**

Cabrestillo (OAX, PUE)

Zapotillo (OAX, PUE)

***Bursera galeottiana* Engl. 1883**

Schinus angustifolius Sessé & Moç. 1890

Breo (OAX, PUE)

Copal (OAX, PUE [náhuatl : 'copalli' = incienso])

Cuajote rojo (OAX, PUE [náhuatl: 'Quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra])

Xiote colorado (OAX, PUE)

Xixote (OAX, PUE)

Xixote colorado (OAX, PUE)

***Bursera microphylla* A. Gray 1861**

Copal (BC) Martínez 1937
Elephant tree (AZ, CO, NM/USA [inglés: 'elephant' = elefante, 'tree' = árbol])
Palo colorado (BC, SON) Martínez 1937
Torote (BC, SIN, SON)
Xoop (SON [seri])

***Bursera morelensis* Ramírez 1896**

Copalillo (OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])
Cuajote (OAX, PUE [náhuatl: 'quáuitl' = árbol, 'xiotl' = lepra])
Cuajote rojo (OAX, PUE)
Palo colorado (OAX, PUE)
Palo mulato (OAX, PUE)
Xixote (OAX, PUE)

***Bursera multifolia* (Rose) Engl. 1931**

Terebinthus multifolia Rose 1906

***Bursera rzedowski* Toledo 1984**

***Bursera suntui* Toledo 1984**

Sección: *Bullockia* McVaugh & Rzed. 1965

***Bursera tecomaca* (DC.) Standl. (*insertae sedis*)**

Amyris tecomaca DC. 1825
Tecomaca [náhuatl]

Subsección: *Copallifera* Bécerra 2003

***Bursera asplenifolia* Brandegee 1909**

Copal [náhuatl: 'copalli' = incienso]
Copalillo

***Bursera bicolor* (Willd. ex Schltld.) Engl. 1883**

Elaphrium bicolor Willd. ex Schltld. 1843
Cupalaca (PUE)

***Bursera bipinnata* (Sessé & Moc. ex DC.) Engl. 1883**

Amyris bipinnata Sessé & Moc. ex DC. 1825
Bursera gracilis Engl. 1883
Bursera elemifera (Royle) Baill. 1884
Bursera bipinnata var. *ovalifolia* J. D. Smith 1899
Bursera verapacensis Pittier 1921
Chutama (SIN) H.S. Gentry 6147a
Copal
Copal amargo (MICH, OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Copal amargoso (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Copal chino (OAX) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Copal chino colorado (OAX) Rzedowski et al. 2005
Copal cimarrón (MEX) Martínez 1937 G.B. Hinton 4378
Copal negro (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Copal santo (CHIS, GRO, MEX, MICH, OAX) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Copal de la Virgen (SIN) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Copalillo (CHIS) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Incienso, Martínez 1937
Jaboncillo, Martínez 1937
Tetlate (MICH) Martínez 1937
Tetlatín (SON) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Tetlatlán (SON) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Torote blanco (SON) Martínez 1937
Yah-yal (OAX [zapoteco]) Rzedowski et al. 2005
Yahga-yaihla (OAX [zapoteco]) G. Gómez & G.G. Robinson s/n

***Bursera copallifera* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock 1936**

Elaphrium copalliferum Sessé & Moc. ex DC. 1824
Elaphrium jorullense Kunth 1824
Bursera jorullensis Engl. 1881
Bursera palmeri variedad *glabrescens* S. Watson 1890

Copal blanco (MICH [náhuatl: copalli = incienso; esp.: blanco])
Copal de penca (MICH)
Copal de santo (MICH)
Copalcuáuitl (MICH [náhuatl: 'copalli' = incienso, 'quáuitl'])
C'uáitsutacu (MICH [tarasco])
Ngendi (HGO [ñañú])
Ngidi (HGO [ñañú])
Tutzi (HGO [ñañú])

***Bursera cuneata* (Schltdl.) Engl. 1883**

Elaphrium cuneatum Schltdl. 1843

***Bursera diversifolia* Rose 1897**

Capulillo (CHIS) Martínez 1937

***Bursera excelsa* (Kunth) Engl. 1883**

Elaphrium excelsum Kunth 1824

Bursera sphaerocarpa Sprague & L. Riley 1923

Pomó (CHIS)

Sisiote (GTO)

Tecomahaca (CHIS)

***Bursera filicifolia* Brandegeee 1905**

***Bursera hindsiana* Brandegeee 1891**

***Bursera hintonii* Bullock 1936**

Copal (MEX [náhuatl: 'copalli' = incienso]) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937

Copal manso (MEX) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937

***Bursera palmeri* S. Watson 1887**

Elaphrium queretanense Rose 1911

***Bursera sarukhanii* Guevara & Rzed. 1980**

***Bursera stenophylla* Sprague & Riley**

***Bursera submoniliformis* Engl. 1883**

Copal (OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])

Copal grueso (PUE)

Copalcahuic (OAX, PUE)

Copalillo (OAX, PUE)

Copalillo blanco (OAX, PUE)

Tecomaca (OAX, PUE)

***Bursera vejar-vazquezii* Miranda 1942**

Copal espinoso (GRO [náhuatl: 'copalli' = incienso])

***Bursera velutina* Bullock 1936**

Subsección: Glabrifolia Becerra 2003

***Bursera altijuga* Rzed., Calderón & Medina 2004**

Copal [náhuatl: copalli = incienso]

Copala

Copalillo

***Bursera biflora* (Rose) Standl. 1929**

Elaphrium biflorum Rose 1906

Terebinthus biflora Rose

Copal (OAX, PUE [náhuatl])

Copali

Mulatillo amarillo

***Bursera bonetii* Rzed. 1970**

***Bursera cerasifolia* Brandegeee 1891**

***Bursera citronella* McVaugh & Rzed. 1965**

Amyris copallifera Oliva 1869

Bursera delpechiana Poiss. 1878

Xarapiscua (MICH [tarasco])

Xochicopal (MICH, COL [náhuatl: 'xóchitl' = flor, fino; 'copalli' = incienso])

Linaloe (MICH [esp.: 'lignum' = madera; 'aloe'])

Almárciga (GRO [esp.: degenerativo de 'almárciga' = goma o resina])

- Bursera coyucensis* Bullock 1936**
Copal (GRO [náhuatl: copalli = incienso])
- Bursera epinnata* (Rose) Engl. 1931**
Elaphrium epinnatum Rose 1911
- Bursera esparzae* Rzed., Calderón & Medina 2004**
Copal (OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])
Yâg-yâal (OAX [zapoteco])
- Bursera fragrantissima* Bullock 1936**
Copal (GRO [náhuatl: 'copalli' = incienso]) Martínez 1937
- Bursera glabrifolia* (Kunth) Engl. 1931**
Elaphrium glabrifolium Kunth 1824
Bursera schiedeana Engl. 1896
Bursera nelsonii Rose 1895
Copal (OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])
Copal blanco (OAX, PUE)
Copal hembra (OAX, PUE)
Copalillo (OAX, PUE)
- Bursera graveolens* Triana & Planch. 1872**
Elaphrium? graveolens Kunth 1825
Elaphrium? pubescens Schtdl. 1842
Bursera tatamaco (Tul.) Tr. & Planch. 1872
Spondias edmonstonei Hook. 1847
Aceitilla (OAX, PUE)
Aceitillo (OAX, PUE)
Azafrán OAX, PUE)
Copal (OAX [náhuatl: copalli = incienso])
Coyoluche (OAX, PUE)
Coyoluxi (OAX, PUE)
Gomilla (OAX, PUE)
Mizquioxochicopalli (GRO, PUE [náhuatl: 'mixquitl' = mezquite, 'xóchitl' = flor, fino, 'copalli' = incienso])
Nabanché (YUC [maya]) Martínez 1937
Palo hediondo (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Palo de brujo (OAX, PUE) Rzedowski et al. 2005
Sasafrás (CHIS) Rzedowski et al. 2005, Martínez 1937
Sassafrás (CUBA) R.A. Howard 5457
X-chité (YUC [maya]) Martínez 1937
- Bursera heliae* Rzed. & Calderón 2002**
Yâg yâal (OAX [zapoteco])
- Bursera heteresthes* Bullock 1936**
Copal blanco [náhuatl: copalli = incienso; esp.: blanco]
- Bursera infernalis* Guevara & Rzed. 1980**
- Bursera isthmica* Calderón & Rzed. 2002**
- Bursera laxiflora* S. Watson 1889**
Copal (SIN, SON [náhuatl: copalli = incienso]) Martínez 1937
Palo mulato Martínez 1937
Torote papelillo (SIN) Martínez 1937
Torote prieto (SIN) Martínez 1937
- Bursera linanoe* (Llave) Rzed., Calderón & Medina 2004**
Amiris linanoé La Llave 1832
Elaphrium aloëxylon Schiede ex Schtdl. 1843
Bursera aloexylon (Schiede ex Schtdl.) Engl. 1883
Elaphrium longipedunculatum Rose 1911
Bursera longipedunculata (Rose) Standl. 1929
Copalillo (GRO, OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])
Cuyá (OAX [cuicatléco]) Martínez 1937
Ignu-unandú (OAX [cuicatléco]) Martínez 1937
Linaloe o Linaloé (GRO, MOR, OAX, PUE [esp.: 'lignum' = madera, 'aloe' = aceite])
Linanoé (OAX, PUE)

- Inamé (OAX)
 Inanué (OAX, PUE)
 Olinalué (OAX, PUE)
 Ulinalué (OAX, PUE)
 Ulinoé (OAX, PUE)
 Xochicopal (GRO, OAX, PUE [náhuatl: 'xochitl' = flor, fino, 'copalli' = incienso])
 Yaga-yale (OAX [zapoteco])
- Bursera macvaughiana* Cuevas & Rzed. 1999**
- Bursera madrigalii* Rzed. & Calderón 2006**
- Bursera mirandae* Toledo 1984**
 Copal [náhuatl : 'copalli' = incienso]
 Copal santo
- Bursera penicillata* (Sessé & Moc. ex DC.) Engl. 1883**
Elaphrium penicillatum Sessé & Moç. ex DC. 1824
Bursera mexicana Engl. 1883
Bursera inopinata Bullock 1937
 Kopaar (SON [Pima: Kopaar = copal])
 Pahuay (SIN)
 Papelillo (JAL)
 Torote copal (SON) Martínez 1937
 Torote incienso (SON)
 Torote prieto (SON) Martínez 1937
- Bursera pontiveteris* Rzed., Calderón & Medina 2004**
 Copal (OAX, PUE [náhuatl: 'copalli' = incienso])
 Copalillo (OAX, PUE)
- Bursera ribana* Rzed. & Calderón 2000**
- Bursera sarcopoda* P. G. Wilson 1958**
 Tecomaca (COL, GRO)
- Bursera simplex* Rzed. & Calderón 2006**
- Bursera xochipalensis* Rzed. 1973**
 Cominillo (GRO [esp.])

ORIGINAL
ARTICLE

Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications

David Espinosa^{1*}, Jorge Llorente² and Juan J. Morrone²

¹Herbario, Facultad de Estudios Superiores 'Zaragoza', UNAM, Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, 09230 Mexico, DF, ²Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico, DF, Mexico

ABSTRACT

Aim The plant genus *Bursera*, with 104 species of trees and shrubs, has been used as a model for biogeographical analyses because of its high species richness and large number of endemic species. The biogeographical patterns of *Bursera* and their implications for its phylogenetic classification are reviewed in order that some hypotheses on the historical biogeography of tropical Mexico can be proposed.

Location *Bursera* is found in the south-western USA, most of Mexico, mainly below 1700 m elevation in tropical forests, with some species in xeric shrublands, diversifying along the Pacific slope, Central America, and north-western South America. A few species occur on the Galapagos and Revillagigedo archipelagos, some of which are endemics, whereas in the Antilles species are distributed extensively, with several endemics in the Bahamas, Cuba, Jamaica, and Hispaniola.

Methods Data from specimens in herbaria and the literature were used to construct a matrix of 104 species in 160 areas. Distributional patterns of the species of *Bursera* were inferred applying track analysis, parsimony analysis of endemism (PAE), and Brooks parsimony analysis (BPA).

Results Track analysis revealed four individual tracks: (1) a circum-Caribbean track, comprising species of the *Bursera simaruba* species group; (2) an Antillean track, including species that have been transferred to *Commiphora* based on their pollen traits; (3) a Mexican Pacific track, including species of the *B. fragilis*, *B. microphylla*, and *B. fagaroides* species groups, called 'cuajotes'; and (4) a Neotropical Pacific track, including the two species groups assigned to section *Bullockia*, in which the individual track of the *Bursera copallifera* species group is nested within the track of the *B. glabrifolia* species group. The four tracks overlap in a node in the Mexican Pacific slope, where they are highly diversified. PAE allowed us to identify 22 areas of endemism: 12 in Mexico (11 along the Mexican Pacific slope), six in the Antilles, two in Central America, one in South America, and one in the Galapagos. The general area cladogram obtained by BPA has two main clades: one includes the greater Antilles; and the other, 12 Mexican areas of endemism.

Main conclusions *Bursera fragilis*, *B. microphylla*, and *B. fagaroides* species groups can be treated together as a new section within *Bursera*, sect. *Quaxiotea*, because they are segregated from the other groups of sect. *Bursera* based on morphological, anatomical, molecular and geographical evidence.

Keywords

Antilles, areas of endemism, Brooks parsimony analysis, *Bursera*, Galapagos Islands, historical biogeography, Mexican tropics, parsimony analysis of endemism, track analysis.

*Correspondence: David Espinosa, Herbario, Facultad de Estudios Superiores 'Zaragoza', UNAM, Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, 09230 Mexico, DF, Mexico.
E-mail: despinos@servidor.unam.mx

INTRODUCTION

Mexico, one of 12 megadiverse countries that together harbour 70% of the global biodiversity, contains about 10% of the global species richness of the world. This high biodiversity includes genes, species, and ecosystems. Classically, climatic gradients and habitat heterogeneity have been proposed as the main factors that have sustained this biological diversity. In order to account for the high number of species in this country, researchers have recognized two main historical explanations: dispersal and vicariance. According to the dispersal explanation, Mexico contains a high biotic richness because it is located at the transition of the Nearctic and Neotropical regions (Halffter, 1964, 1987; Rzedowski, 1965, 1978, 1992). This hypothesis might explain the high number of supraspecific taxa reasonably well, but not the high number of Mexican species in monophyletic groups, such as *Pinus*, *Quercus* and *Bursera*. Dispersal as conceived by these researchers consists of extension of the areas of distribution, without long-distance dispersal. The second hypothesis is based on a vicariance model and postulates a close relationship between geological/climatic and speciation events (Croizat, 1958, 1964; Rosen, 1978; Halffter, 1987; Liebherr, 1991; Luna *et al.*, 1999). In this model, the high species richness is a result of the complex geological history, with several fragmentation and convergence events (Morrone & Márquez, 2001). Since the earliest analyses using historical approaches, the Mexican biota has been recognized as part of an Antillean–Mesoamerican node (Croizat, 1958), which means an area where two or more ancestral biotas overlap. Another vicariance explanation, based on the refuge model, considers that climatic change through recent geological time, particularly the last 10 Myr, is the causal factor of the richness and endemism (Toledo, 1981). The model proposed by Haffer (1969) may be simplified as an interaction between species fragmentation produced by climatic changes, followed by a prolonged geographic and reproductive isolation, and finally speciation. It can be considered as a particular case of vicariance, in which the event of area fragmentation and the isolation of the derived subareas are climatically induced.

The genus *Bursera* Jacq. ex L. is found in the south-western USA, in the Colorado, Gila, and Alamo river basins; most of Mexico, mainly below 1700 m a.s.l. in tropical forests, with some species in xeric shrub lands, diversifying along the Pacific slope; and Central American tropical forests towards north-western South America, in the Orinoco (Venezuela) and Magdalena and Atrato (Colombia) river basins, along the Caribbean slope, and the Chocó region (Colombia) and the Guayaquil (Ecuador) and Sechura (Peru) bays on the Pacific slope. A few species occur in the Galapagos and Revillagigedo archipelagos, some of which are endemics, whereas in the Antilles the genus is extensively distributed, with several endemics in Cuba, Jamaica, and Hispaniola (Fig. 1). *Bursera* has been used as a model for biogeographical analyses (Kohlmann & Sánchez-Colón, 1984), because of its high species richness (more than 100 species *sensu* Rzedowski *et al.*,

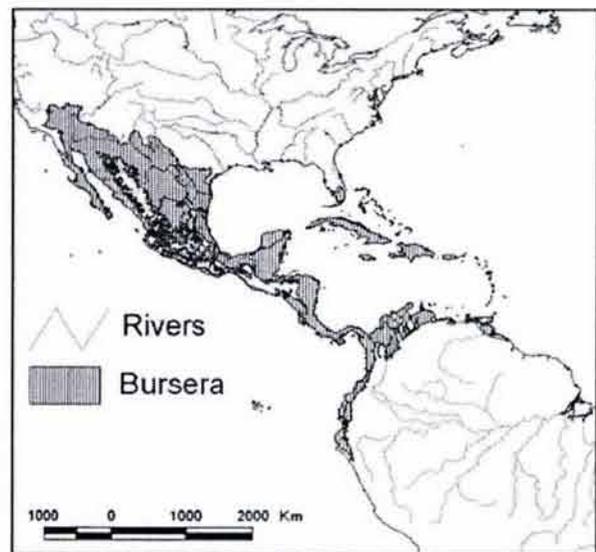


Figure 1 Distribution of the genus *Bursera*. Some species of north-eastern Brazil and the Orinoco river basin have been transferred to *Commiphora*.

2005) and number of restricted-range endemics. McVaugh & Rzedowski (1965) recognized some distributional patterns among species of *Bursera*, involving expansion of areas, ecological affinities, and distributional barriers. Axelrod (1979) associated *Bursera* with the Madro-Tertiary flora, which is composed mainly of elements historically related to the arid lands of North America, whereas others have supported a Caribbean subregion based on the range of *Bursera* among other taxa (Rzedowski, 1978).

Recent studies based on DNA sequences have supported both the monophyletic nature of the two sections of *Bursera*, viz. *Bursera* and *Bullockia*, and the existence of at least four monophyletic species groups assigned to the former: *B. simaruba*, *B. fragilis*, *B. microphylla*, and *B. fagaroides* species groups (Becerra & Venable, 1999; Becerra, 2003; Weeks *et al.*, 2005). Becerra (2003) analysed a sample of 73 Mexican species of *Bursera*, six species of *Commiphora*, and two of *Boswellia*. She found that all species of *Bursera* (sections *Bursera* and *Bullockia*) constituted a monophyletic group: (*Boswellia*, (*Commiphora*, [sect. *Bursera*, sect. *Bullockia*])). Later, Weeks *et al.* (2005) analysed a sample of 48 species from 13 out of 18 genera of Burseraceae (including 12 species of *Bursera*), finding that the two sections of *Bursera* constituted a paraphyletic group: (*Beisellia*, ((*Boswellia*, *Garuga*), (*Triomma*, (*Canarium*, *Dacryodes*, (*Trattinnickia*, *Santiria*))), (*Crepidospermum*, (*Protium*, *Tetragastris*)), [sect. *Bullockia*, (sect. *Bursera*, *Commiphora*))). In the latter case, a monophyletic *Bursera* should include *Commiphora*. The Antillean *Bursera* (the *B. inaguensis* species group) were not included in the analysis of Becerra (2003), but, within the Weeks *et al.* (2005) analysis, *B. spinescens* (morphologically related to the *B. inaguensis* group) supports the Antillean burseras being the sister group of the *simaruba* complex. Nevertheless, in both analyses, the two

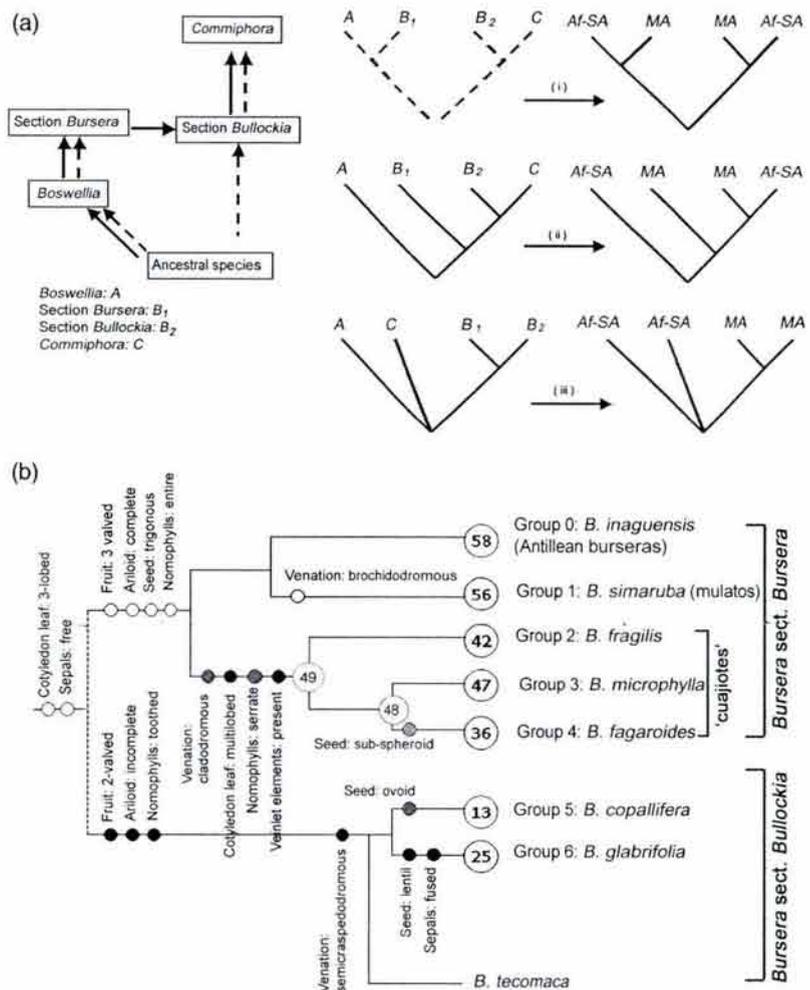


Figure 2 Hypotheses about the phylogenetic relationships among the two sections of the genus *Bursera* and its close relatives *Commiphora* and *Boswellia*. (a) Rzedowski & Kruse (1979) proposed two histories of evolution (solid and dashed lines), which imply either a paraphyletic or a diphyletic nature of *Bursera* (i and ii); and Gillett (1980) realized that *Commiphora* and *Bursera* are consistently separated entities, thus implying a monophyletic *Bursera* (iii). The biogeographical implications are shown on the right. Af, Africa; SA, southern Asia; and MA, Mesoamerica. (b) The phylogenetic arrangement of *Bursera* adopted in this work is based on both ribosomal DNA sequences (Becerra, 2003; Weeks *et al.*, 2005) and morphological characters (McVaugh & Rzedowski, 1965; Rzedowski & Kruse, 1979; Toledo-Manzur, 1982; Andrés-Hernández, 2001; Andrés-Hernández & Espinosa, 2002). The basal dashed line indicates the conflicting relationships between the sections of *Bursera*, which constitute either a monophyletic (Becerra, 2003) or a paraphyletic (Weeks *et al.*, 2005) group.

groups of section *Bullockia* (the *copallifera* and *glabrifolia* species groups) are monophyletic. The biogeographical implications derived from both hypotheses of the phylogeny of *Bursera* involve the tectonic evolution of Gondwana. Because *Commiphora* (myrrh genus) mainly ranges in western and central Africa, and *Boswellia* (frankincense genus) in southern Asia (Arabian Peninsula to India), the monophyletic or paraphyletic nature of *Bursera* can imply single or multiple vicariant relationships among India, Africa and Tropical America, as illustrated in Fig. 2(a).

The taxonomic structure and some phylogenetic relationships for the species of *Bursera* were proposed by McVaugh & Rzedowski (1965), Rzedowski & Kruse (1979), Toledo-Manzur (1982, 1984), and Andrés-Hernández (2001). The groups best supported by evidence from morphology and ribosomal DNA sequences are combined and summarized in Fig. 2(b) (numbers in the nodes correspond to the clades in Fig. 3). Therein, the relationships supported by ribosomal DNA sequences obtained by Becerra (2003) are shown, and the species not included in their analysis are added to the base of each clade based upon the relationships suggested in the morphological studies. The Antillean species of *Bursera* are grouped as the

sister group of the *simaruba* complex based on Weeks *et al.* (2005), and therein *B. glauca* and *B. nashii* are combined in a single clade because it is probable that these names are synonyms.

We review the biogeographical patterns of *Bursera* and their implications for its phylogeny, in order to propose some hypotheses on the historical biogeography of tropical Mexico.

MATERIAL AND METHODS

Data matrix

A matrix of 160 rows (areas) by 104 columns (species) was obtained. (See Appendix S1 in Supplementary Material for the list of areas, and Appendix S2 for the matrix of presence-absence of species \times areas.) The 104 species and their 60 components, based upon the molecular phylogeny *sensu* Becerra (2003), are drawn in Fig. 3. The set of species includes the 82 Mexican species accepted by Rzedowski *et al.* (2005) and *B. ribana*. *Bursera diversifolia* was excluded from this analysis, since its hybrid origin and identity have not yet been clarified. The other 22 species are not present in Mexico.

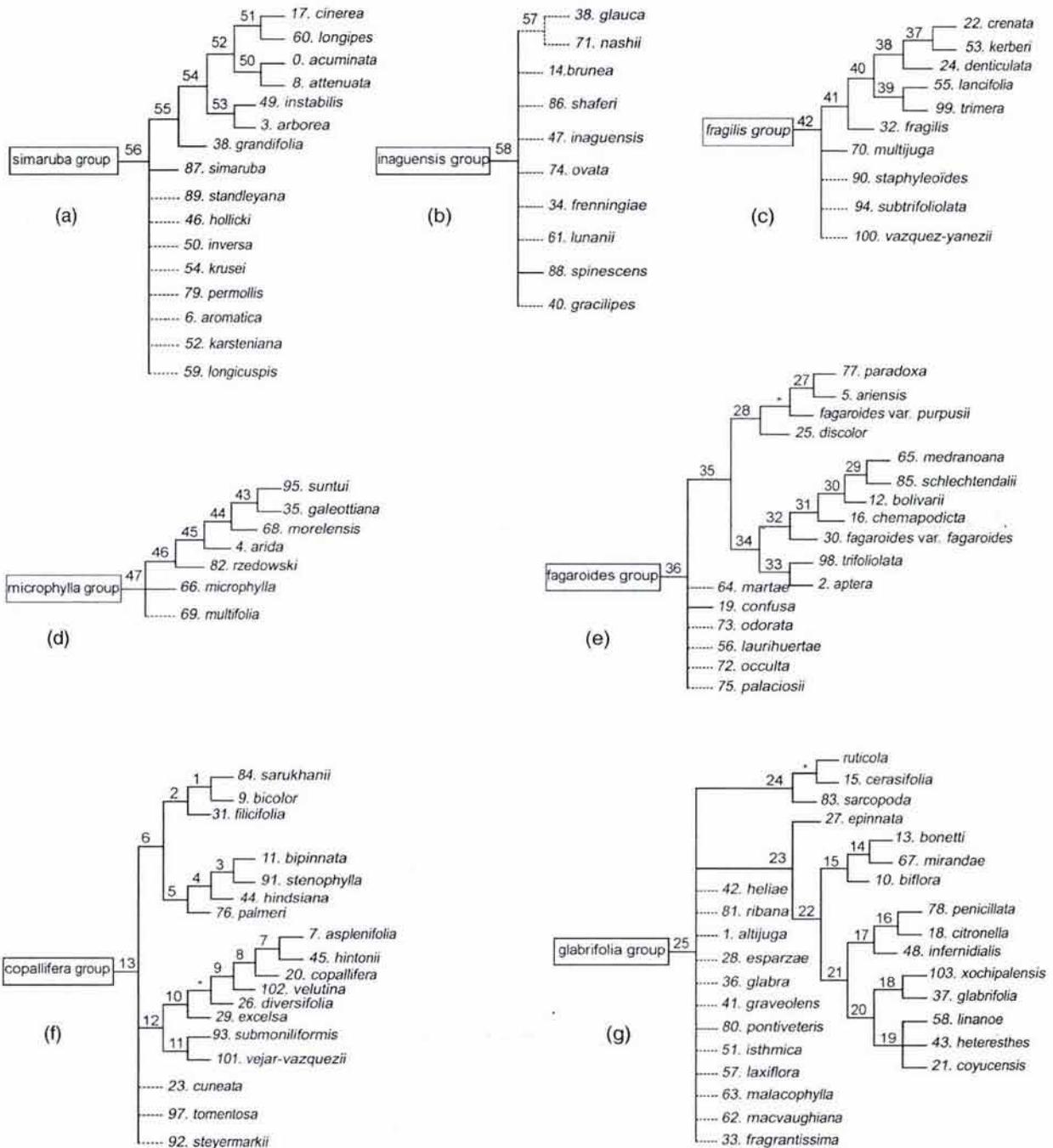


Figure 3 The main groups adopted in this work. Numbers correspond to each clade of Fig. 2b: (a) simaruba group (node 56); (b) inaguensis (node 58); (c) fragilis (node 42); (d) microphylla (node 47); (e) fagaroides (node 36); (f) copallifera (node 13); (g) glabrifolia (node 25). Species not included in Becerra's (2003) analysis are added at the basal level of each clade, indicated by dashed lines. Nodes were numbered in order to apply BPA. Nodes with *, such as those that relate *B. diversifolia* and varieties of *B. fagaroides*, were not included in the BPA, owing to the difficulty of identifying herbarium specimens. Species groups continuing clade 58, the *B. inaguensis* species group, were not included in Becerra's (2003) analysis and therefore are shown as a polytomy. Only *B. nashii* and *B. glauca* were joined in a clade, 59, since their strong similarity suggests their synonymy.

Distributional data for each species were obtained from Standley (1923, 1937), Urban (1928), Miranda (1941, 1942a,b, 1943, 1947, 1948), Standley & Steyermark (1946),

McVaugh & Rzedowski (1965), Rzedowski (1968), Porter (1974), Correll (1979), Guevara-Féfer & Rzedowski (1980), Proctor (1982), Toledo-Manzur (1982, 1984), Kohlmann &

Sánchez-Colón (1984), Liogier (1985), Rzedowski & Ortiz (1988), Moncada-Ferrara (1989), Johnson (1992), Rzedowski & Guevara-Féfer (1992), Dávila *et al.* (1993), Daly (1993, 1997), Rzedowski & Calderón de Rzedowski (1996, 2000a,b, 2002), Reyes-García & Sousa (1997), Cuevas & Rzedowski (1999), León de la Luz *et al.* (1999), Diego-Pérez (2000), Jiménez & Cruz (2001), and Rzedowski *et al.* (2004, 2005). Other data were obtained from specimens loaned from the following herbaria: National Herbarium of Mexico (Mexico City), Instituto de Ecología AC, CR Pátzcuaro (IEB, Pátzcuaro, Michoacán), Gray Herbarium (Cambridge, Massachusetts), Royal Botanic Gardens Kew, Missouri Botanical Garden (St Louis), New York Botanical Garden (New York), and the United States National Herbarium (Washington DC).

Distributions of 104 species of *Bursera* were mapped and superimposed on a map of basins (Comisión Nacional del Agua, 1998) digitalized by CONABIO (2005). Each species was recorded in at least one basin. Most species occur extensively in one basin below 1700 m altitude, and a few species range up to 2000 m. The Ameca, Lerma-Santiago and Balsas river basins on the Pacific Slope, and Pánuco and Grijalva along the Gulf of Mexico had to be divided into sub-basins corresponding to subsidiary rivers, however, since several species occupy only parts of the original basins. Cuba and Hispaniola were also split into subareas (see Appendix S1). Thus, a set of 160 areas of southern USA, Mexico, Central America, northern South America, and the Antilles, Galapagos, and Revillagigedo archipelagos was considered in the analysis. The names of islands, regions and geographical traits, particularly those outside Mexico, were adopted from Webster's New Geographical Dictionary (Stevenson, 1988). The Lesser Antilles were fused into a single area, because only *B. simaruba* has been recorded there and it occurs throughout all of the islands of this archipelago.

Phylogenetic information about species of *Bursera* was based mainly on Becerra (2003), supported by DNA sequences analysed by parsimony. Some morphological and anatomical characters were mapped on the cladogram, especially those that agree with the molecular structure (Fig. 3). All species not included in the molecular phylogeny (Becerra, 2003) were assigned to a particular group based on morphological evidence from McVaugh & Rzedowski (1965), Rzedowski & Kruse (1979), Daly (1993), Andrés-Hernández (2001), and Rzedowski *et al.* (2005).

Track analysis

Individual tracks for each monophyletic group of *Bursera* were drawn and oriented applying the baseline concept (oldest geological trait on the species range) and/or phylogeny (locating the root of each cladogram) criteria (Craw *et al.*, 1999).

Analysis of endemism

A parsimony analysis of endemism (PAE) (Rosen, 1988; Morrone, 1994) was undertaken in order to detect areas of

endemism. Matrices were analysed using NONA version 1.16 (Goloboff, 1993) and WINCLADA version beta 0.9.99 (Nixon, 1999), with a heuristic algorithm (tree bisection and reconnection, 100 replications). Species resulting as synapomorphies were interpreted as endemic species supporting the areas of endemism (Morrone, 1994).

Cladistic biogeography

Areas of endemism were constructed by fusion of those areas supported by endemic (synapomorphic) species from the PAE. Nodes were coded as components, and a matrix of 60 components (columns), numbered upon the nodes of Fig. 3(a–g), by 23 areas of endemism (rows) were constructed, coding missing areas with '?' (see Appendix S3), following Brooks parsimony analysis (Brooks, 1981), and using NONA version 1.16 (Goloboff, 1993) and WINCLADA version beta 0.9.99 (Nixon, 1999).

RESULTS

Track analysis

Seven distinct tracks were obtained. The *B. simaruba* species group forms a circum-Caribbean track (Fig. 3a, node 56, and Fig. 4a). Herein, *B. simaruba* shows the widest distribution, ranging through almost the total extent of the track. The baseline can be located in the Caribbean Sea, despite the fact that the main massing is located in the lower portion of the Santiago river basin, where eight of the 16 species of the group are present. A second track is formed by all species closely related to *B. inaguensis*. It includes 10 species from the Greater Antilles and Bahamas islands, most of them being endemic to a single island or to a part of Cuba or Hispaniola (Fig. 3b, node 58, and Fig. 4b). The third track, consisting of species of the *B. fragilis* species group, is largely confined to non-coastal Mexican Pacific areas (Fig. 3c, node 42, and Fig. 4c). The *B. microphylla* species group shows a Mexican Pacific track, closely associated with the driest areas in the total range of *Bursera* (Fig. 3d, node 47, and Fig. 4d). The fifth track is that of the *B. fagaroides* group, and is the most widespread Pacific Mexican track. The group is more diverse than the two other groups of the 'cuajotes' clade (Fig. 3e, node 36, and Fig. 4e). The *B. fragilis*, *B. microphylla* and *B. fagaroides* species groups all have their main massings on the Balsas river basin; however, the phylogenies for each group locate the oldest relationship on the Sierra Madre Occidental, which is the oldest geological trait along continental Mexico.

The two tracks for the groups of sect. *Bullockia* mainly range on the Neotropical Pacific slope (Fig. 3f–g, nodes 13 and 25, Fig. 4f,g). The track of the *B. copallifera* group (Fig. 3f, node 14, and Fig. 4f) is strictly continental, even clearly peninsular, whereas the *B. grabrifolia* group (Fig. 3g, node 15, and Fig. 4g) extends to the Baja California peninsula and the Galapagos and Revillagigedo archipelagos. The specimens reviewed from Cuba, all collected in botanical gardens, have probably been introduced.

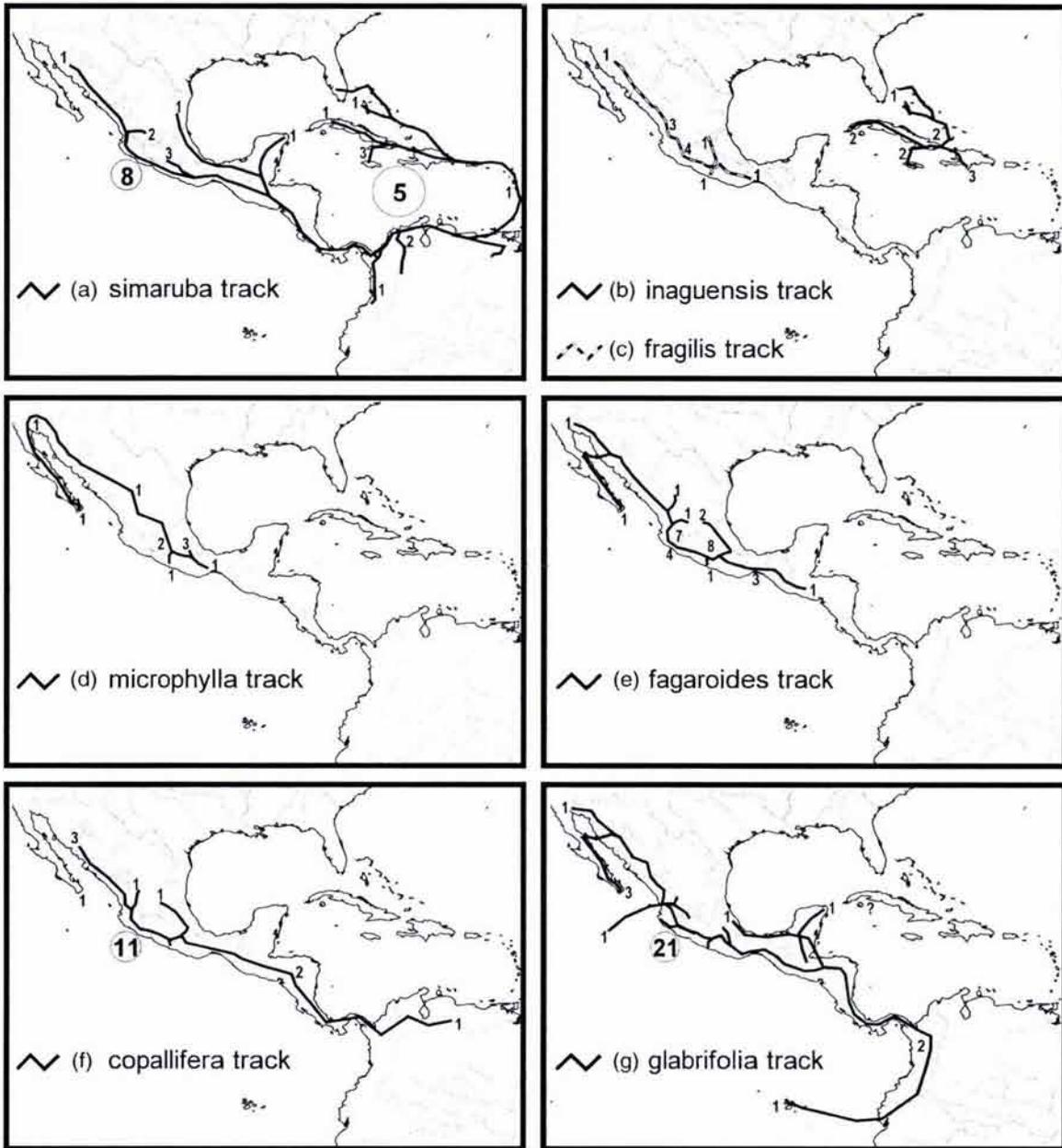


Figure 4 Individual tracks of (a) *B. simaruba* (clade 56 from Fig. 3a); (b) *B. inaguensis* (clade 58 from Fig. 3b); (c) *B. fragilis* group; (d) *B. microphylla* group; (e) *B. fagaroides* group; (f) *B. copallifera* group; (g) *B. glabrifolia* group. Numbers in each area or circle represent their species richness.

Parsimony analysis of endemism

The parsimony analysis produced more than 1000 most parsimonious trees (length = 224, consistency index (CI) = 0.45, and retention index (RI) = 0.70). A consensus tree was obtained and the species and components were mapped. A first clade includes all the Antilles, the Gulf of Mexico, Central America, and South American areas along the Caribbean slope. A second clade includes all the areas of the Pacific slope from the basins of the Colorado and Gila

rivers to Nicaragua. The Antillean–Central and South American clade consists of nine areas of endemism. Two are on Cuba, Oriente to Camagüey Cays and Western Cuba, and two are on Hispaniola, located at the Northern and Barahona peninsulas. The other five areas are Jamaica, the Peninsula of Osa (Costa Rica), Motagua river basin (Guatemala) (only if *B. steyermarkii* is not a synonym of *B. tomentosa*), the Gulf of Venezuela and the basin of the Orinoco River, and the Galapagos Islands. The Mexican Pacific clade consists of 11 areas of endemism (Table 1). Two of them are

Table 1 Areas of endemism of *Bursera*. Species with * are non-synapomorphic, but have a retention index close to 1.0. For codes of basins and areas see Appendix S1

Region	Major areas	Endemics	Minimal areas	Endemics
Caribbean areas of endemism	Greater Antilles		Bahamas	<i>B. fremingiae</i>
			West Cuba	<i>B. shaferi</i>
			Hispaniola, Peninsula of Barahona	<i>B. gracilipes</i> , <i>B. ovata</i> , <i>B. spinescens</i>
			Hispaniola, Gonave Gulf	<i>B. brunea</i>
			Hispaniola, Northern Peninsula	<i>B. nashii</i>
			Jamaica	<i>B. aromatica</i> , <i>B. holickii</i> , <i>B. lunanii</i>
			(Northern Colombia and Venezuela)	<i>B. inversa</i> , <i>B. karsteniana</i>
			Motagua basin river	<i>B. permollis</i> , <i>B. steyermarkii</i>
			Galapagos	<i>B. malacophylla</i>
			Peninsula of Osa and Dulce Gulf (Southern Costa Rica)	<i>B. standleyana</i>
Gulf of Mexico slope Mexican Pacific slope	Gulf of Baja California: Sonoran-Baja California	<i>B. hindsiana</i> , <i>B. microphylla</i> *	Moctezuma basin river	<i>B. medranoana</i>
			Coast of Chiapas	<i>B. longicuspis</i>
			El Cabo	<i>B. cerasifolia</i> , <i>B. epinnata</i>
			Sonora	<i>B. fragilis</i> , <i>B. laxiflora</i>
			Tuito	<i>B. vazquezyanesii</i>
			Bolaños	<i>B. multifolia</i> , <i>B. subtrifoliolata</i>
			Papagayo	<i>B. tecomaca</i> , <i>B. krusei</i>
			Armeria-Coahuayana and Chacala basin rivers	<i>B. confusa</i> , <i>B. macvaughiana</i> , <i>B. occulta</i> , <i>B. palaciosii</i> , <i>B. ribana</i>
			Western Balsas	<i>B. coyucensis</i> , <i>B. crenata</i> , <i>B. fragrantissima</i> , <i>B. infernialis</i> , <i>B. paradoxa</i> , <i>B. sarukhanii</i> , <i>B. staphyleoides</i> , <i>B. trifoliolata</i>
			Eastern Balsas	<i>B. bolivarii</i> , <i>B. chemapodicta</i> , <i>B. longipes</i> , <i>B. martae</i> , <i>B. rzedowski</i> , <i>B. suntui</i> , <i>B. vejar-vazquezii</i> , <i>B. xochipalensis</i>
SW Mexican Pacific slope areas			Tehuacán-Cuicatlán Valley (upper Papaloapan basin river)	<i>B. arida</i> , <i>B. biflora</i>
			Tehuantepec basin river	<i>B. heliae</i> , <i>B. isthmica</i> , <i>B. laurihuertae</i>
S Mexican Pacific slope areas		<i>B. linanoe</i> , <i>B. submoniliformis</i>		

closely related and are located around the Gulf of California, south-eastern Baja California peninsula, from the Cabo region to La Paz Bay, whereas on the Pacific coast, the basins of the Mayo, Fuerte, and Sonora rivers and the Yaqui Valley constitute a distinct area of endemism. Other groups of areas of endemism are ranged in the south-western Mexican Pacific: one of them is part of the Santiago river basin, the Northern Bolaños river at the boundary of Jalisco and Zacatecas states; the Tuito river basin is supported by the recently described *B. vazquezyanesii*; and the basins of the Armeria and Coahuayana rivers are supported by four species. The Balsas basin is divided into two areas of endemism, western Balsas (lower basin), and eastern Balsas (upper basin). South of the Balsas river, the Papagayo basin is supported by two species, whereas a single species supports the basin of Tehuantepec.

Cladistic biogeographical analysis

Brooks parsimony analysis produced three most parsimonious trees (Fig. 5a–c) (length = 64, CI = 0.65, and RI = 0.67). The areas of endemism involved in the Nelson consensus tree are shown in Fig. 6(a). All trees reveal two main clades. The first clade groups all the Greater Antilles (Jamaica, Cuba, Hispaniola, and Bahamas). The second clade groups all Mexican areas of endemism: El Cabo, Sonora, Bolaños, Tuito (southern Banderas bay), Armeria-Coahuayana (coast of Jalisco, Colima and Michoacán states), Papagayo (south of Balsas, flowing into the Acapulco bay), Western and Eastern Balsas, Tehuantepec (Oaxaca state), and Salado (xeric land located at the boundary between Puebla and Oaxaca states, also called Tehuacán-Cuicatlán valley).

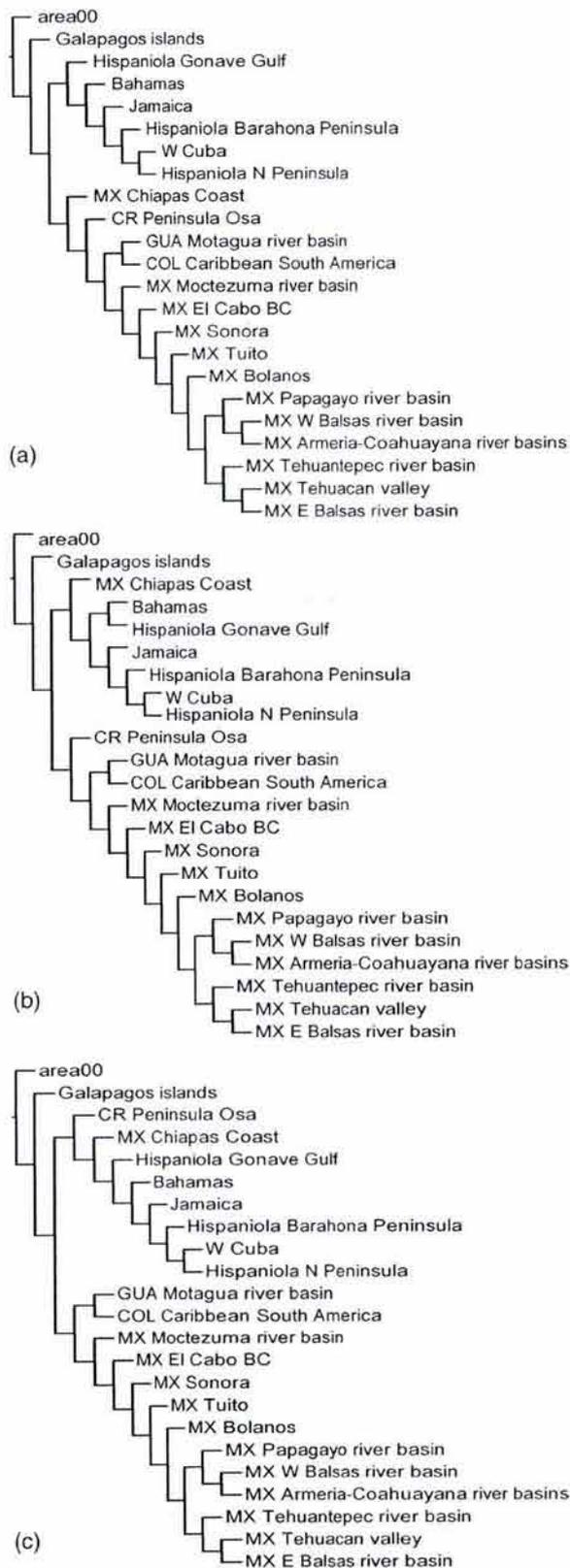


Figure 5 Three general area cladograms (a–c) resulting from BPA for 11 areas of endemism of *Bursera* in Mexico.

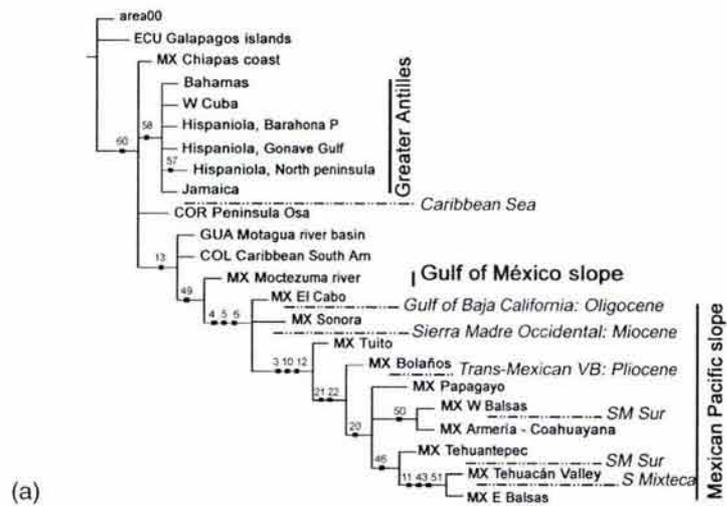
DISCUSSION

The patterns of distribution of *Bursera* show different aspects of the natural history of the genus. Individual track components reveal factors that should be taken into account when the taxonomic structure of *Bursera* is revised.

The *B. simaruba* species group conforms to an eminently circum-Caribbean track, which supports the well-recognized Caribbean subregion (Rapoport, 1968; Cabrera & Willink, 1973; Rzedowski, 1978; Takhtajan, 1986; Coscarón & Coscarón-Arias, 1995; Liebherr, 1997; Morrone *et al.*, 1999; Morrone, 2001, among others). The *B. simaruba* group ranges throughout the Antilles, the southern peninsula of Florida, north-western South America (including the Orinoco, Gulf of Venezuela, Magdalena, and Atrato basins and the Chocó region), Central America, and Yucatan peninsula extending towards the Gulf of Mexico slope (reaching the basin of the Pánuco river); along the Mexican Pacific slope, it reaches the continental coast of the Gulf of California (Sea of Cortez) in the Sonora river basin, where it is represented by *B. grandifolia*. It is associated with tropical semi-deciduous forests and tropical rain forests mainly on the coastal plains, which are the moistest areas through the range of the genus. Indeed, only *B. acuminata* and *B. grandifolia* penetrate the Santiago river basin, and *B. longipes*, in the upper Balsas, is the only non-coastal species.

The track of the Antillean *Bursera* species group is composed of species with three-valved fruit, and leaflets with entire margins. Therefore, they can be considered as part of *Bursera* sect. *Bursera*. Moncada-Ferrara (1989) transferred the Cuban species of this group to *Commiphora* based on pollen characters; however, Weeks *et al.* (2005) found *B. spinescens* (a member of the *B. inaguensis* species group) to be the sister group of the *simaruba* complex.

The tracks of the three groups of 'cuajotes' (*B. fragilis*, *B. microphylla*, and *B. fagaroides* species groups) are related to the history of the dry lands of Mexico and the south-western USA, whereas the *B. simaruba* species group is related to subhumid tropical forests. The two groups of sect. *Bullockia* constitute typical elements of the tropical deciduous forests along the Pacific slope, whereas tracks of *B. microphylla* and *B. fragilis* species groups are usually found in the driest parts of the generic range: the Arizona–Sonora desert, Central Plateau, and Tehuacán–Cuicatlán valley. The *B. microphylla* species group track agrees with the pattern found by Axelrod (1979) and Morafka *et al.* (1992), who recognized the close relationships among arid lands of North America. Both *B. microphylla* and *B. fragilis* species groups show their basal species in the Sonora Desert, but are highly diverse in the Balsas and neighbouring areas. The third group of 'cuajotes', the *B. fagaroides* species group, is more diversified and widespread, extending toward the Central Plateau of Mexico and the entire Mexican Pacific coast. Andrés-Hernández (2001) and Andrés-Hernández & Espinosa (2002) found cladodromous venation and veinlet elements, particularly tracheoblasts, to be synapomorphies of the 'cuajotes' (see Fig. 2b, node 49). Tracheo-



(a)

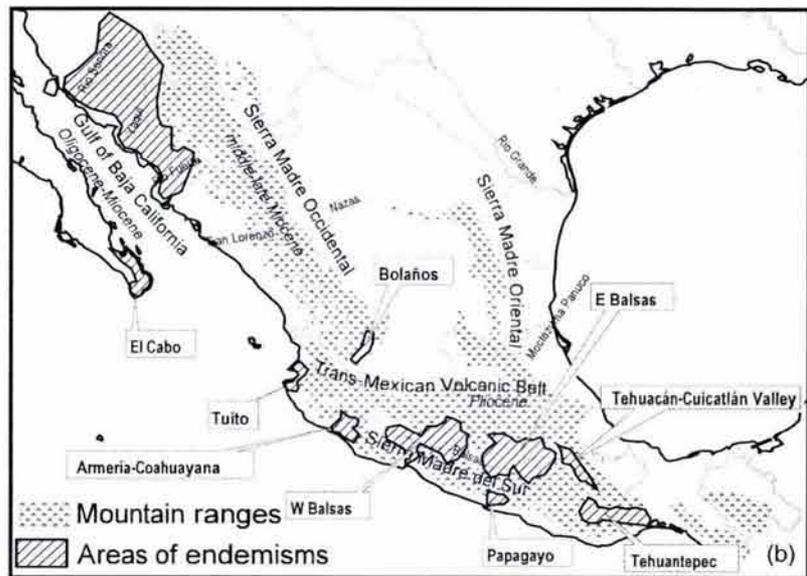


Figure 6 Areas of endemism of *Bursera* in Mexico. (a) Nelson consensus cladogram obtained from the three trees 5a to c (numbers 1, 2, 3, ..., 60 correspond to components drawn in Figs 3 and 4); (b) map of the areas of endemism obtained from the analysis.

blasts have been interpreted as an adaptive character that could be related to hydric stress (Metcalf, 1979); however, all extant species of 'cuajotes' have veinlet elements, no matter where they live, whether in xeric or subhumid environments. This means that the ancestral species could have evolved early in dry lands, and its descendents could have expanded their distributions into moister environments. There are other characters that strongly support the 'cuajotes' clade, for example the fact that the multilobate cotyledons and protophylls are always toothed with cladodromous venation. The clade is also supported in the molecular phylogeny obtained by Becerra (2003). Thus, the *B. fragilis*, *B. microphylla* and *B. fagaroides* species groups can be treated together as a new section in the genus *Bursera*, since they are segregated from the other groups of sect. *Bursera* (*B. simaruba* and *B. inaguensis*) based on morphological, anatomical, molecular, and geographical evidence. This clade is named here as *Quaxiotea*, reviving the concept of Toledo-Manzur (1982) who called it

'cuajotes' (náhuatl: *quauitl*, tree; *xiotl*, leprosy), a term used in folk taxonomy based on the papyry bark.

The track of the *B. glabrifolia* group, highly diversified in the Baja California peninsula and on the Galapagos and Revillagigedo archipelagos, suggests a presence earlier than the displacement of the Baja California peninsula in the Oligocene, whereas the track of *B. copallifera* implies a later evolutionary history.

The track of the whole genus *Bursera* coincides with the upper American segment of the track of tribe Protieae (Burseraceae) (Croizat, 1952). However, the genera of Protieae (*Tetragastris* and *Protium*) are largely vicariant with *Bursera*, since they are more diversified in those areas of Central and South America where *Bursera* is represented by just a few species.

Areas of endemism

The Sonora area of endemism of *Bursera* (Table 1 and Fig. 6a,b) occupies most of the Sonora province, recognized

as an area of endemism by several authors (Goldman & Moore, 1945; Cabrera & Willink, 1973; Marshall & Liebherr, 2000; Morrone, 2001; Morrone *et al.*, 2002). Adjacent areas in the Sonora and Cabo region are paraphyletic, since there are no species diagnosing them as areas of endemism. *Bursera acuminata* is almost endemic to coastal Sinaloa, between Sonora and the basin of Santiago, but additional records are needed to confirm this pattern. The Cabo region is mainly supported by two species, but a recent study has proposed two other species for the area (Pérez, 2001), which could clarify some patterns of *Bursera* within the peninsula.

The Bolaños area of endemism belongs to the large Lerma–Santiago river basin, which can be divided into three areas: lower Santiago, closely related to coastal areas; central Santiago, where the Bolaños area is nested, strongly related to Balsas areas, particularly to western Balsas; and Lerma, more related to upper Panuco (Moctezuma river basin). The great Santiago basin, however, appears as paraphyletic, because the three subareas are related partially to other areas of endemism, but do not present any endemic species that support them as areas of endemism.

Tuito basin, southern Banderas bay, is located at the limit of the Transmexican Volcanic Belt. Armería–Coahuayana is a highly diverse area, and contains more species than the Papagayo, an area closely related to it. Several endemics of the Papagayo river basin range on segregated habitats. *Bursera tecomaca* is a microendemism of the upper basin, in the Salto Valadez canyon (above 1000 m altitude), whereas *B. krusei* ranges in the lower basin (below 500 m altitude).

The Balsas river basin, with 48 species of *Bursera*, is a geographically complex area, and may contain four other areas of endemism in addition to those proposed here. The division into western (lower) and eastern (upper) Balsas only represents the most evident and best-supported pattern of endemism. It has previously been recognized by Toledo-Manzur (1984) for *Bursera*, and also supported by the distribution of the lizard genus *Sceloporus* (Smith, 1941). The barrier that split the distribution of endemics of the two subareas of the Balsas river basin is the Sierra de Taxco, located at 100° W longitude. This mountain range involves an abrupt change of elevation, which implies that the western Balsas are warmer and drier than the eastern Balsas. In addition, there are other smaller nested areas that need to be confirmed by additional exploration of some areas not yet sufficiently sampled. Some canyons, such as the Zopilote and Yextla (upper Balsas), contain microendemics. Furthermore, most endemic species are homopatric (having the same geographical distribution) but locally allotopic in relation to other species. Indeed, each basin of a particular subsidiary river may contain about 15 species, but there are hardly ever more than eight species in a single locality.

The Tehuacán–Cuicatlan valley (upper Papaloapan) was also proposed as a floristic province by Rzedowski (1978). Miranda (1948) suggested that this area was once part of the basin of the Balsas, which coincides with the relationships of *Bursera* species. Endemic species of this area are frequently allopatric and occupy only a small nested portion of this area.

A similar pattern occurs in the species inhabiting the Balsas basin.

The Tehuantepec area of endemism is characterized by *B. laurihuertae*. This area marks the eastern limit of a set of species of *Bursera* that ranges along the western and southern Mexican Pacific.

Biogeographical relationships among the areas

The area cladograms show two main clades, summarized in Fig. 6(a) by the Nelson consensus, which seem to be correlated with the geological history: an Antillean clade related to the tectonic evolution of the Greater Antilles; and a second clade related to the historical biogeography of the Mexican subhumid tropics. The historical relationships among the Antillean clade and the Central and South American areas of endemism are not yet clear, because the phylogenetic information on the involved species is poor. The *B. inaguensis* species group (Figs 3b & 4b) only supports the Greater Antilles clade.

The second clade includes all Mexican areas of endemism supported by the clade *Quaxiotea* (Fig. 2b, component 49, Fig. 3c–e), which includes the *B. fragilis*, *B. microphylla* and *B. fagaroides* species groups (Fig. 6a). The split at the base of the Mexican clade represents a first division between Pacific and Gulf of Mexico slopes (Fig. 6a). The Mexican Pacific clade is supported by component 6 of the *B. copallifera* group. The basal area of this clade is El Cabo, at the tip of the peninsula of Baja California, followed by the Sonora area. The two areas are separated by the Sea of Cortés, and are segregated from the remaining Mexican areas of endemism by the Sierra Madre Occidental, which was formed during middle to late Miocene times, whereas the Sea of Cortés (or Gulf of Baja California), which splits the Cabo and Sonora areas, is dated to the Oligocene, when the displacement of California towards the north-west occurred (Craw *et al.*, 1999). Later vicariance and convergence events have been inferred between the late Miocene and Pleistocene (Riddle *et al.*, 2000).

Components 3, 10 and 12 from the *B. copallifera* species group (Figs 3f & 6a) support a clade composed of all areas ranged on the Mexican Pacific slope from the Santiago river basins southwards. The Tuito and Bolaños areas north of the Transmexican volcanic belt are separated, and a clade supported by component 20 of the *glabrifolia* species group (Figs 3g & 6a,b) has two subclades. The first one is composed of the most diverse areas: western Balsas, Armería–Coahuayana, and Papagayo river basins; the second one in turn is composed of the eastern Balsas, Tehuacán–Cuicatlan valley, and Tehuantepec river basins. Together they represent 80% of the total species diversity of *Bursera*, indicating that these areas had a complex tectonic and climatic evolution.

The southern Mexican Pacific clade is highly diversified. The Balsas river basin alone harbours nearly 50 species, which represents half of the total richness of the genus. Many of these 50 species are endemic to just a part of it. Many sister species are endemic, but mutually allopatric. This can be explained by the action of the Sierra Madre del Sur, Sierra de Taxco and

Sierra Mixteca as vicariant events on the Pacific slope in southern Mexico. Armería–Coahuayana, Papagayo and Tehuantepec are located south of Sierra Madre del Sur, whereas Balsas, western and eastern, and Tehuacán–Cuicatlán Valley range north of this barrier. Sierra de Taxco splits the Balsas river basin into the western Balsas (lower Balsas) and eastern Balsas (upper Balsas). The Tehuacán–Cuicatlán Valley is isolated from the other areas by the Sierra Mixteca, bordering the eastern Balsas, and the Sierra Madre del Sur, bordering the Tehuantepec basin. However, most of the microendemism could be explained by palaeoclimatic vicariance (even by present climatic vicariance), since their distributions are frequently restricted to canyons that could have acted as climatic refuges. Many of these areas show displaced distribution of their rainy seasons from the rest of the eastern Balsas climate, which might imply reproductive isolation by phenology. This hypothesis needs to be tested.

The non-coastal areas (western and eastern Balsas, Tehuacán–Cuicatlán and Tehuantepec) are closely related, and the consensus tree (Fig. 6a,b) supports an early connection between the Balsas and Tehuacán–Cuicatlán valley (Salado river), and the upper Papaloapan, which currently flows into the Gulf of Mexico. In turn, the coastal areas are closely related among themselves, but the segregation of Tehuantepec and Sonora areas, if repeated in other taxa, would make it necessary to split the complex Coastal Pacific province, as proposed in several biogeographical classifications of Mexico and North America (Rzedowski, 1978).

The relationships of the Santiago river basin are even more uncertain, owing to the paraphyletic relationships of its subareas, but the relationships of Bolaños suggest a history more related to areas located south of the Sierra Madre Occidental. The main stream of the Santiago river flows along the physiographic limits between the Sierra Madre Occidental and the Transmexican Volcanic Belt.

Finally, it is noteworthy that all clades of the general area cladograms are supported mainly by the components of sect. *Quaxiotea* and *B. copallifera* and *B. glabrifolia* species groups. This is an expected pattern if it is considered that the track is mainly circum-Caribbean, and that the primitive groups of 'cuajjotes' are more related to the history of the arid lands of North America.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Jerzy Rzedowski for his useful comments on the manuscript. Michael Heads and an anonymous referee reviewed the final manuscript – we thank them for their comments. This work was supported by CONABIO (BS001-PRBC) and PAPIIT-DGAPA (UNAM) IN-221204.

REFERENCES

- Andrés-Hernández, A.R. (2001) Análisis y descripción de estructuras foliares de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. que se distribuyen en la cuenca del río Balsas, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, DF.
- Andrés-Hernández, A.R. & Espinosa, D. (2002) Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **70**, 5–12.
- Axelrod, D.I. (1979) Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, **132**, 1–74.
- Becerra, J.X. (2003) Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**, 300–309.
- Becerra, J.X. & Venable, L. (1999) Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in Mexican *Bursera* (Burseraceae). *American Journal of Botany*, **86**, 1047–1057.
- Brooks, D.R. (1981) Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology*, **30**, 229–249.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Monografías de la OEA, Serie de Biología, no. 13. Organización de Estados Americanos, Washington, DC.
- Comisión Nacional del Agua (1998) *Cuencas hidrológicas escala 1:250,000*. Comisión Nacional del Agua, Mexico, DF.
- CONABIO (2005) *Cuencas Hidrológicas de la CNA, mapa digital escala 1:250,000*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico, DF.
- Correll, D.S. (1979) New species and varieties from the Bahamas, Caicos and Turks Islands. *Journal of the Arnold Arboretum*, **60**, 154–162.
- Coscarón, S. & Coscarón-Arias, C.L. (1995) Distribution of Neotropical Simuliidae (Insecta: Diptera) and its areas of endemism. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, **19**, 717–732.
- Craw, R.C., Grehan, J.R. & Heads, M.J. (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.
- Croizat, L. (1952) *Manual of phytogeography*. Junk, The Hague.
- Croizat, L. (1958) *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Cuevas, R. & Rzedowski, J. (1999) Una nueva especie de *Bursera* (Burseraceae) del occidente de México. *Acta Botánica Mexicana*, **46**, 77–81.
- Daly, D.C. (1993) Notes on *Bursera* in South America, including a new species. *Studies in Neotropical Burseraceae VII. Brittonia*, **45**, 240–246.
- Daly, D.C. (1997) Burseraceae. *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 3 (ed. by J.A. Steyermark, P.E. Berry and B.K. Holst), pp. 688–728. Missouri Botanical Garden, St Louis, MO.
- Dávila, P., Villaseñor, J.L., Medina, R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J. & Tenorio, P. (1993) *Listados Florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico, DF.

- Diego-Pérez, N. (2000) Lagunas Playa Blanca, El Potosí, Salinas del Cuajo y zonas circundantes. *Estudios Florísticos en Guerrero*. No. 10 (ed. by N. Diego-Pérez and R.M. Fonseca), Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, DF.
- Gillett, J.B. (1980) *Commiphora* (Burseraceae) in South America and its relationships to *Bursera*. *Kew Bulletin*, **34**, 569–587.
- Goldman, E.A. & Moore, R.T. (1945) The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy*, **26**, 347–360.
- Goloboff, P.A. (1993) *NONA version 2.0: a tree searching program. MS-Dos program and documentation*. Published by the author, Tucumán.
- Guevara-Féfer, F. & Rzedowski, J. (1980) Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en Michoacán (México): I. Tres especies nuevas de los alrededores de la Presa del Infiernillo, con algunos datos relativos a la región. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **39**, 63–81.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131–137.
- Halffter, G. (1964) La entomofauna americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, **6**, 1–108.
- Halffter, G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, **32**, 95–114.
- Jiménez, J. & Cruz, R. (2001) Una nueva especie de *Bursera* (Burseraceae) del estado de Guerrero, México. *Acta Botánica Mexicana*, **55**, 7–12.
- Johnson, M.B. (1992) The genus *Bursera* (Burseraceae) in Sonora, Mexico and Arizona, U.S.A. *Desert Plants*, **10**, 126–144.
- Kohlmann, B. & Sánchez-Colón, S. (1984) Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México: Una síntesis de métodos. *Métodos cuantitativos en la biogeografía* (ed. by E. Ezcurra, M. Equihua, B. Kohlmann and S. Sánchez-Colón), pp. 41–120. Publicación No. 12. Instituto de Ecología A.C., México, DF.
- León de la Luz, J.L., Pérez, J.J., Domínguez, M. & Domínguez, R. (1999) *Listados florísticos de México XVIII. Flora de la Región del Cabo de Baja California Sur*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico, DF.
- Lieberr, J.K. (1991) A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **93**, 390–406.
- Lieberr, J.K. (1997) Review of Antillean *Glyptolenus* Bates (Coleoptera: Carabidae), with description of a new species precinctive to St. Vincent. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **32**, 89–99.
- Liogier, A.H. (1985) *La Flora de la Española III*, Vol. LVI, serie Científica 22. Universidad Central del Este, San Pedro de Macoris. pp. 379–385.
- Luna, I., Alcántara, O., Espinosa, D. & Morrone, J.J. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, **26**, 1299–1305.
- Marshall, C.J. & Lieberr, J.K. (2000) Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, **27**, 203–216.
- McVaugh, R. & Rzedowski, J. (1965) Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé Mosiño. *Kew Bulletin*, **18**, 317–382.
- Metcalf, C.R. (1979) The leaf: general topography and ontogeny of tissues. *Anatomy of the dicotyledons*, 2nd edn, Vol. I (ed. by C.R. Metcalf and L. Chalk), pp. 63–75. Oxford University Press, Oxford.
- Miranda, F. (1941) Estudios sobre la vegetación de México. I. La vegetación de los cerros al sur de la meseta de Anáhuac, el Cuajitl. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **12**, 569–614.
- Miranda, F. (1942a) Estudios sobre la vegetación de México. III. Notas generales sobre la vegetación del SW del Estado de Puebla. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **13**, 417–450.
- Miranda, F. (1942b) Nuevas fanerógamas del SW del Estado de Puebla. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **13**, 451–462.
- Miranda, F. (1943) Estudios sobre la vegetación de México. IV. Algunas características de la flora y de la vegetación de la zona de Acatlán, Puebla. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **14**, 407–421.
- Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **8**, 95–114.
- Miranda, F. (1948) Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología, México*, **19**, 333–364.
- Moncada-Ferrara, M. (1989) Reporte del género *Commiphora* Jacq. (Burseraceae) para Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, **10**, 3–10.
- Morafka, D., Adest, G., Reyes, L., Aguirre, G. & Lieberman, S. (1992) Differentiation of North American deserts: a phylogenetic evaluation of a vicariance model. *Biogeography of Mesoamerica: Proceedings of a Symposium*, Mérida, Yucatán (ed. by S. Darwin and A. Welden), pp. 195–226. Tulane University, New Orleans, LA.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438–441.
- Morrone, J.J. (2001) Biogeografía de América Latina y el Caribe. M & T Manuales y Tesis, Vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, Spain.
- Morrone, J.J. & Márquez, J. (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, **28**, 635–650.
- Morrone, J.J., Espinosa, D., Aguilar, C. & Llorente, J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on

- plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist*, **44**, 507–514.
- Morrone, J.J., Espinosa, D. & Llorente, J. (2002) Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana*, **85**, 83–108.
- Nixon, K. (1999) *Winclada for IBM-pc, 0.9.99.unam21*. Version beta, www.cladistics.com.
- Pérez, J. (2001) *El género Bursera Jacq. ex L. (Burseraceae) en la Península de Baja California*. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones del Noroeste, S.C., La Paz, Baja California, Mexico.
- Porter, D.M. (1974) The Burseraceae in North America north of Mexico. *Madroño*, **22**, 273–276.
- Proctor, G.R. (1982) More additions to the flora of Jamaica. *Journal of the Arnold Arboretum*, **63**, 199–315.
- Rapoport, E.H. (1968) Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo con especial referencia a región Neotropical. *Biologie de l'Amérique Australe*, **4** (ed. by D. Deboutville and E.H. Rapoport), pp. 55–110. CNRS, Paris.
- Reyes-García, A. & Sousa, M. (1997) *Listados Florísticos de México XVII. Depresión Central de Chiapas. La Selva Baja Caducifolia*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico, DF.
- Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F. & Jaeger, J.R. (2000) Cryptic vicariance in the historical assembly of Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 14438–14443.
- Rosen, D.E. (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, **27**, 159–188.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman and Hall, London.
- Rzedowski, J. (1965) Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **29**, 121–177.
- Rzedowski, J. (1968) Notas sobre el género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Mexico)*, **17**, 17–36.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, DF.
- Rzedowski, J. (1992) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias*, **5**, 47–56.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (1996) Nota sobre *Bursera cinerea* Engl. (Burseraceae) en el estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, **37**, 33–38.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2000a) Tres nuevas especies de *Bursera* (Burseraceae) de la región costera del occidente de México. *Acta Botánica Mexicana*, **50**, 47–59.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2000b) Una especie nueva de *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, **52**, 75–81.
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2002) Dos especies nuevas de *Bursera* (Burseraceae) del estado de Oaxaca (México). *Acta Botánica Mexicana*, **59**, 81–90.
- Rzedowski, J. & Guevara-Féfer, F. (1992) *Familia Burseraceae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Instituto de Ecología, Asociación Civil, **3**, 1–46.
- Rzedowski, J. & Kruse, H. (1979) Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*, **28**, 103–116.
- Rzedowski, J. & Ortiz, E. (1988) Estudios quimiotaonómicos de *Bursera* (Burseraceae): 1: *Bursera chemapodicta* sp. n. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **43**, 73–80.
- Rzedowski, J., Medina, R. & Calderón de Rzedowski, G. (2004) Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*, **66**, 23–151.
- Rzedowski, J., Medina, R. & Calderón de Rzedowski, G. (2005) Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, **70**, 85–111.
- Smith, H. (1941) Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Mexico)*, **2**, 103–110.
- Standley, P.C. (1923) Trees and shrubs of Mexico. *Contributions from the United States National Herbarium*, **23**, 542–552.
- Standley, P.C. (1937) Flora of Costa Rica. Part 1, Volume XVIII, publication 391, Chicago. *Field Museum of Natural History-Botany*, **18**, 574–576.
- Standley, P.C. & Steyermark, S.A. (1946) Flora of Guatemala. Part V. *Fieldiana, Botany*, **24**, 235–444.
- Stevenson, A.J. (ed.) (1988) *Webster's new geographical dictionary*. Merriam-Webster, Springfield, MA.
- Takhtajan, A. (1986) *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Toledo, V.M. (1981) Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico. *Biological diversification in the tropics* (ed. by G. Prance), pp. 93–111. Columbia University Press, New York.
- Toledo-Manzur, C.A. (1982) El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, DF.
- Toledo-Manzur, C.A. (1984) Contribuciones a la flora de Guerrero: tres especies nuevas del género *Bursera* (Burseraceae). *Biotica*, **9**, 441–449.
- Urban, I. (1928) *Plantae Haitienses et Domingenses novae vel rariores V. Arkiv för Botanik, Band 22A, Stockholm*, **8**, 57–59.
- Weeks, A., Daly, D.C. & Simpson, B.B. (2005) The phylogenetic history and biogeography of frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **35**, 85–101.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The following supplementary material is available for this article online from <http://www.Blackwell-Synergy.com>:

Appendix S1 Areas of 104 species of *Bursera* spread along the southern USA, Mexico, Central America, northern South America, and the Antilles, Galapagos, and Revillagigedo archipelagos.

Appendix S2 Matrix of 104 species of *Bursera* occurring in 159 areas (plus an out area). Numbers of species correspond to those in Fig. 3.

Appendix S3 Data matrix of 60 components \times 24 areas (23 areas of endemism and one out area). Numbering corresponds to components in Fig. 3.

BIOSKETCHES

David Espinosa is interested in the historical biogeography of Mexico, biogeographical classification, and the taxonomy and distribution of the genus *Bursera* (Burseraceae).

Jorge Llorente-Bousquets has interests in the history and theory of comparative biology and has edited and published several books on the topic in Spanish, Portuguese, and Italian. His major interests are now in the history of biogeography, particularly during the 18th to 20th centuries. For 30 years he studied Mexican butterflies, faunistic methodology, and problems in inventories.

Juan J. Morrone is interested in phylogenetics, historical biogeography, and evolution. He has published several papers and books on the historical biogeography of Latin America and systematics of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera).

Editor: Chris Humphries

CAPITULO 6

PERSPECTIVAS Y CONCLUSIONES

El análisis del capítulo anterior representa una hipótesis preliminar acerca de los patrones del endemismo en el Neotrópico de México (Espinosa *et al.*, 2006). El estudio se basó en la incidencia de especies de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae), a partir de datos de distribución conocida y confirmada con información de ejemplares de herbario. El análisis es preliminar porque un estudio más completo debe involucrar mayor cantidad de evidencia procedente del estudio de otros taxones que también hayan evolucionado activamente en las selvas bajas caducifolias de México. Además, la determinación taxonómica de los ejemplares, como los datos de distribución geográfica de las especies de *Bursera*, debe depurarse aún más para su análisis.

Bursera es un taxón estudiado por uno de los equipos de taxónomos más sólidos en México. En los últimos 15 años, la estrategia seguida para el inventario de este grupo ha transcurrido sobre dos líneas de trabajo: (1) la realización de inventarios regionales, que ha incluido descripciones de especies nuevas para la ciencia (Rzedowski *et al.*, 2004, 2005; Rzedowski y Calderón 2006), y (2) la revisión taxonómica de subgrupos complejos, incorporando criterios para la delimitación de especies y la restauración de nombres en desuso (Rzedowski *et al.*, 2007). En esta década se han investigado también, por un lado, las relaciones filogenéticas entre *Bursera* y otros géneros de Burseraceae (Weeks *et al.*, 2003), como las relaciones entre las especies de *Bursera* (Becerra, 2003, 2005). La estructura taxonómica generada por estos estudios ha sido confirmada y enriquecida por análisis morfológicos y anatómicos producidos por este grupo de trabajo (Andrés-

Hernández, 2001; Andrés–Hernández y Espinosa, 2002; Becerril–Cruz 2009). Sin embargo, el avance del conocimiento taxonómico del grupo de estudio no se refleja necesariamente en la actualización taxonómica de las colecciones y de las bases de datos de las mismas. Este tipo de trabajo da frutos a largo plazo, si se toman como parámetro los ritmos de la evaluación del quehacer científico. La validación de los datos de ejemplares de herbario mediante una revisión taxonómica detallada es un trabajo que en sí mismo no se considera entre los rubros de productividad científica de un taxónomo (Soberón, *et al.*, 1996). Ese trabajo debiese ser parte de una política institucional y de estado, porque son útiles no solamente para la realización de estudios como éste, sino también para tareas básicas como las evaluaciones de la biodiversidad de los recursos bióticos.

Por otra parte, la validación de los datos de localidad de recolecta en bases de datos sobre redes distribuidas (como es el caso de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad, REMIB) muestran todavía un cierto grado de incertidumbre en las propiedades de las localidades de recolecta (Escalante *et al.*, 2000). Los errores en la asignación de coordenadas de una localidad derivan en imprecisiones en la asignación de su tipo de vegetación, suelo y clima, entre otras. La localidad es el dato básico utilizado para la modelación de áreas de distribución de las especies. El proceso de geocodificación de localidades ha mostrado dificultades que han derivado en ambigüedad geográfica (Escalante *et al.*, 2000).

La validación y normalización taxonómica y geográfica de los datos permitirá un análisis más riguroso acerca de la naturaleza del elevado endemismo de las especies de *Bursera* en México para: (1) La detección de patrones de endemismo a partir de modelos

más rigurosos de predicción de áreas de distribución de especies, y (2) el reconocimiento de disyunciones correlacionadas de dos o más especies como argumento más fino acerca de los eventos de vicarianza–especiación.

En los últimos tres años, hemos venido desarrollando y evaluando modelos de distribución geográfica de especies de *Bursera*, basados en algoritmos genéticos de predicción del nicho y de la evaluación del dominio climático de cada especie (Montaño–Arias, 2009). La comparación de pares y tríos de especies cercanamente emparentadas ha confirmado la idea de que los procesos de aislamiento geográfico de subpoblaciones de especies ancestrales (fragmentación de áreas) ha sido el motor de la evolución de grupos como *Bursera*. Todas las parejas de especies hermanas analizadas mostraron distribuciones alopátridas, en correspondencia con el patrón complementario consistente en la homopatría y endopatría de especies genealógicamente distantes (ver patrones en Espinosa *et al.*, 2001).

Pocos casos mostraron patrones de aparente endopatría entre especies hermanas, como por ejemplo *Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis* (Fig. 1). Sin embargo, un análisis riguroso destacó que la relación entre las especies hermanas mencionadas era de tipo alelopátrico, en la que, además del contacto marginal entre ambas especies, una de ellas rodeaba a la otra. La conclusión es que ambas especies son simpátridas (las dos habitan la cuenca oriental del Balsas), pero alotópicas: una habita preferentemente la parte más cálida y seca del área (debajo de los 1000 m de elevación) y la otra ocupa la parte semicálida y menos seca, en el ecotono entre la selva baja caducifolia y los encinares y palmares de *Brahea*.

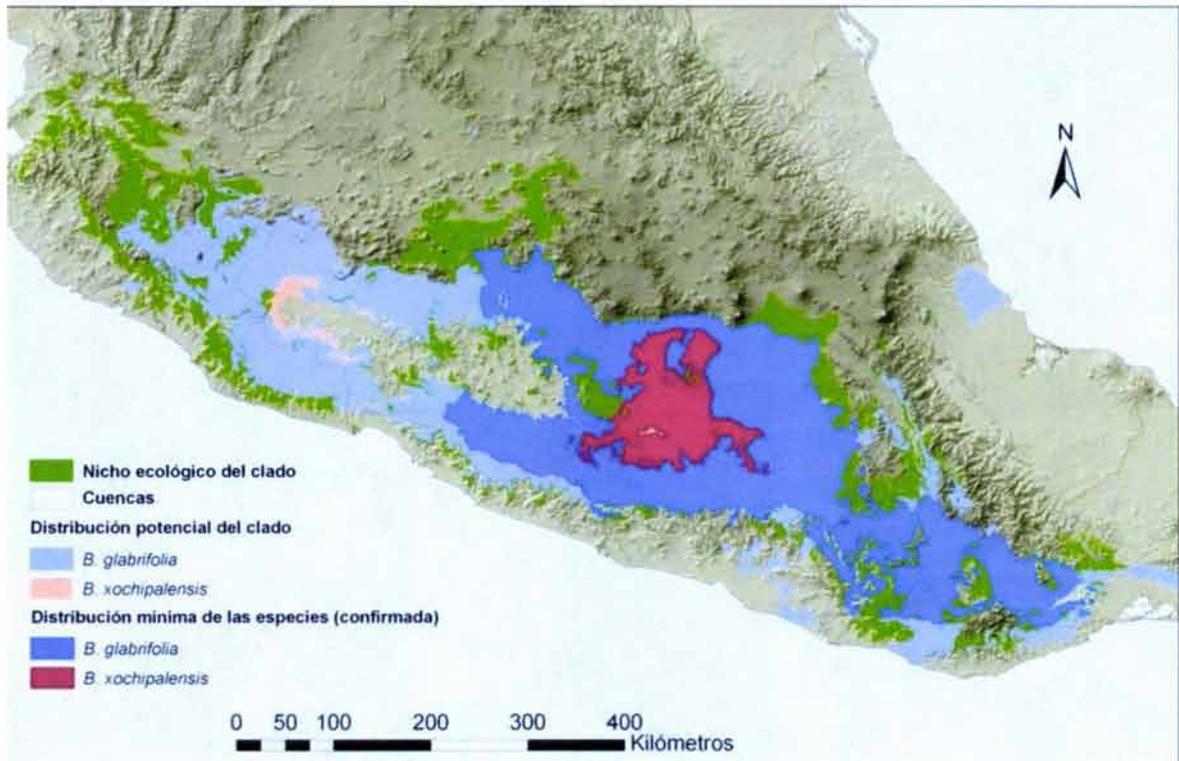


Figura 1. Distribución potencial de dos especies cercanamente emparentadas, *Bursera glabrifolia* y *B. xochipalensis* (tomado de Montaña–Arias, 2009).

La elevada tasa de especiación del género *Bursera* en México fue interpretada por Toledo–Manzur (1982) como el resultado de cambios paleoclimáticos, con base en el modelo de refugios pleistocénicos. Según ese modelo, las áreas de distribución de las ‘especies ancestrales’ fueron fragmentadas durante eventos de glaciación entre el Plioceno y Pleistoceno, produciendo subpoblaciones geográficamente reducidas y aisladas entre sí. Dos o más especies ocuparían las mismas áreas debido a que éstas operan como ‘refugios’, donde se mantienen condiciones menos severas para las especies tropicales, debido a ciertos factores reguladores de la oscilación de temperaturas durante el día y el año. Luego de algunos miles de años, las subpoblaciones derivaron en especies nuevas, incrementando así el número de especies, según el número de refugios producidos

durante la glaciación. En los periodos interglaciales, las especies expanden sus áreas de distribución a partir de sus respectivos refugios o áreas de origen. Bajo esa premisa, un refugio sería localizable con base en el reconocimiento de patrones de distribución concéntrica de diferentes grupos de especies.

Como ya se mencionó, entre las áreas de las especies de *Bursera*, el patrón común es la segregación de las áreas entre especies hermanas y la homopatría de las especies lejanamente emparentadas. Eso, por sí mismo, no es contradictorio con el modelo de refugios, pero el modelo de refugios se ha aplicado a taxones de periodo de vida corto, en general animales, y particularmente aves passeriformes, micromamíferos e insectos, en los cuales hay gran cantidad de generaciones de poblaciones geográficamente aisladas que se suceden en poco tiempo, produciendo más rápido eventos abruptos de cladogénesis (Haffer, 1977; Amédégnato y Descamps, 1982; Sullivan *et al.*, 1997). Otra condición necesaria para el modelo de refugios es la rápida expansión de las áreas de distribución durante los periodos interglaciales (Amorim, 2000). El modelo de refugios, ya bastante criticado y desacreditado (Amorim, 1991) se ha intentado replantear concomitantemente con eventos de aislamiento previo que las glaciaciones simplemente acentuaron (Amorim, 2000).

En el caso de especies de árboles como en *Bursera*, los periodos de vida de los individuos que componen las poblaciones son muy grandes para fijar genéticamente los cambios sufridos por las especies en corto tiempo. La evidencia biogeográfica apunta a que áreas como el Cañón del Zopilote o la cuenca baja del Balsas (Infiernillo) son lógicamente los refugios que operaron durante el Pleistoceno (Toledo–Manzur, 1982). Por

ejemplo, la figura 2 muestra un conjunto de trazos anidados, donde 12 de las 13 especies indicadas en ella convergen en el Cañón del Zopilote, donde se localiza el trazo más pequeño constituido por *Bursera bonetti*, *B. chemapodicta* y *B. suntui*. Sin embargo, al comparar las distribuciones puntuales, algunas de estas especies tienen distribuciones segregadas, e incluso alopátridas: *B. bonetti* concentra su distribución en la parte superior del Cañón, especialmente en palmares de *Brahea* y matorrales rosetófilos, sobre sustrato calizo, mientras *B. suntui* y *B. chemapodicta* se encuentran exclusivamente en la parte más baja y árida de la misma área. La aparente superposición para conformar un trazo resulta de que el programa Trazos 2004 (Rojas-Parra 2006) utiliza un margen de error (área de amortiguamiento) de 2 Km, el cual es suficiente para inferir erróneamente la superposición entre especies microendémicas.

La endopatría concéntrica de la figura 2 también puede ser analizada bajo la vieja hipótesis de edad vs área (Willis, 1926). Esta idea propone que dentro de un mismo linaje, cuyos descendientes tienen capacidades de dispersión semejantes, las especies más antiguas tendrían generalmente áreas de distribución más grandes. La presencia de una semilla cubierta por un ariloide, como en el caso de todas las especies de *Bursera*, ha sido interpretada como una adaptación a la dispersión por aves (van der Pijl, 1972). Pero en el caso de la distribución de las especies de la figura 2, aquellas de distribución más amplia están ubicadas en las ramas terminales de sus respectivos clados, según la filogenia de Becerra (2005), e incluso *B. chemapodicta* es una especie cercana a la base del clado *fagaroides*, por lo que le correspondería una edad de casi 30 millones de años, tres veces más grande que la edad asignada a *B. morelensis* (del clado *microphylla*), la cual tiene una

distribución varias veces más amplia. Hay además clados constituidos por especies de distribuciones restringidas y con disyunciones amplias entre ellas, las cuales pueden ser mejor explicadas como distribuciones relictuales. Es el caso del clado (*biflora* (*bonetii*, *mirandae*)), cuyas especies se distribuyen de forma restringida en áreas relativamente pequeñas y ambientes muy particulares del Valle de Tehuacán–Cuicatlán, Cañón del Zopilote y Cuenca Oriental del Balsas, respectivamente.

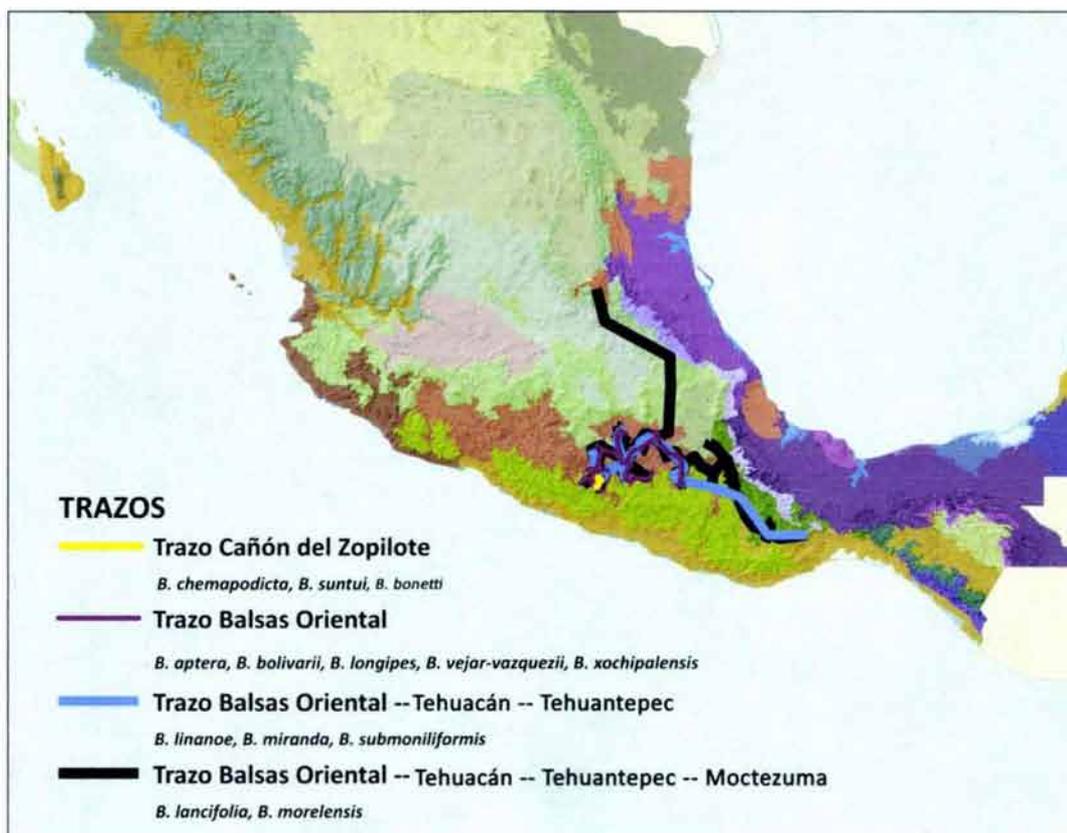


Figura 2. Trazos generalizados obtenidos para cuatro conjuntos de especies de *Bursera*.

Una explicación alternativa es la propuesta por Becerra (2005), quien evaluó la tasa de especiación del género *Bursera* y sus diferentes clados, a partir de las relaciones filogenéticas inferidas por medio de secuencias de ADN ribosomal y su correlación con las edades mínimas de cada clado, determinadas por el registro fósil. Ella propone una

hipótesis dispersionista en la que ubica al centro-occidente de México (cuenca de río Grande de Santiago) como un centro de diferenciación y especiación de los diferentes clados que componen este género.

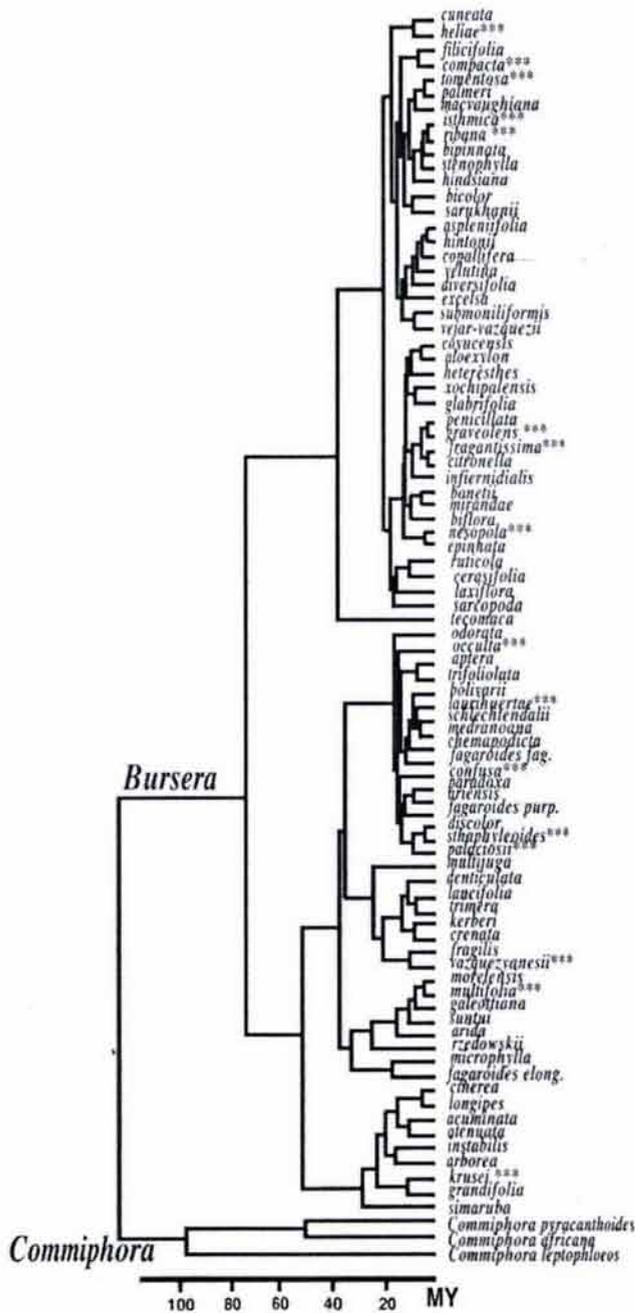


Figura 3. Filogenia calibrada de *Bursera* (tomado de Becerra 2005). Los asteriscos indican 15 especies que fueron agregadas a la filogenia con base en su morfología y para las cuales su tiempo de divergencia es desconocido. La escala de tiempo inferior señala millones de años.

Becerra (2005) encontró que la mayor tasa de especiación de *Bursera* se dio entre los 30 y 20 millones de años, en tanto que, bajo el modelo de refugios pleistocénicos, se supone una historia de especiación más reciente, de alrededor de cinco millones de años, cuando mucho. En el análisis de Becerra (2005) se pueden destacar algunos datos e inferencias especialmente importantes (Fig. 3).

1. Con base en la datación del registro fósil, *Bursera* debe tener una antigüedad mínima de 60 millones de años (Paleoceno), y de hasta 120 millones de acuerdo con la calibración del cladograma de Becerra (2005), o sea Cretácico.
2. La emersión de dos grandes sistemas montañosos (Sierra Madre Occidental y Faja Volcánica Transmexicana) contribuyó al establecimiento del hábitat de la selva baja caducifolia, porque con sus casi 3 mil metros de elevación en promedio, ambas cordilleras contienen la incidencia de frentes fríos, generando un clima regularmente cálido sobre la vertiente del Pacífico. Al mismo tiempo éstas generan, por efecto de sombra pluvial, un ambiente con sequía estacional de otoño–invierno, más acusado hacia el sur de Trópico de Cáncer. Así, al principio del Neogeno (Oligoceno), los principales rasgos de la geografía actual de México ya estaban definidos, pero la selva baja caducifolia era un ambiente nuevo en esa área. Por lo tanto, las condiciones para la expansión y diferenciación de los grupos afines a este ecosistema eran los más favorables.
3. Las especies más antiguas, aquellas ubicadas cerca de la base de cada uno de los clados principales, se concentraron en la región suroeste de la vertiente mexicana

del Pacífico, que incluye las cuencas de Armería–Coahuayana y de Ameca–Río Grande de Santiago, operando así como centro de origen.

4. Por lo tanto, tanto la selva baja caducifolia, como sus elementos más prominentes como *Bursera*, ampliaron su distribución y multiplicaron sus especies desde el occidente de México hacia el norte, hasta el suroeste de los EUA, y sur, alcanzando (por dispersión) el noroeste de Sudamérica y los archipiélagos del Pacífico (Galápagos y Revillagigedo) y de las Antillas.

Bajo una explicación dispersionista, el dato que complica el escenario es la elevada riqueza que se concentra en la cuenca del Balsas y sus áreas vecinas (Fig. 4).

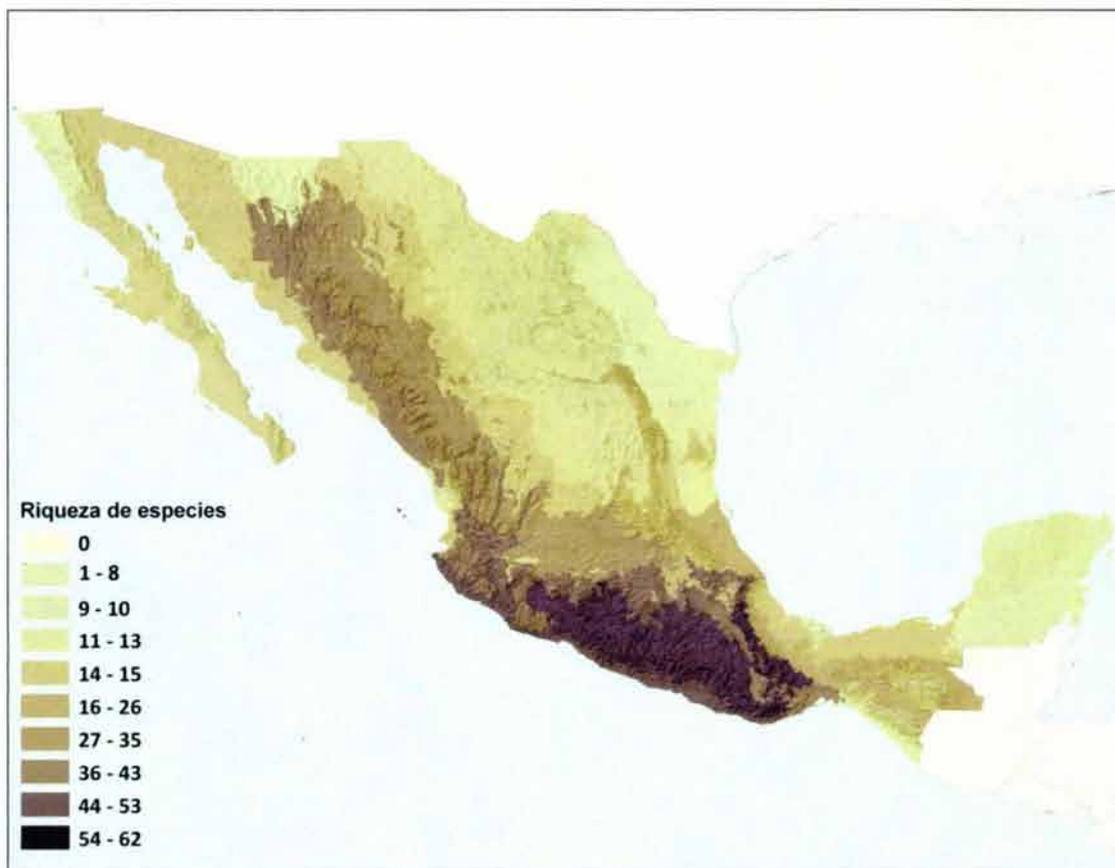


Figura 4. Riqueza de especies de *Bursera* distribuida por ecorregiones. La mayor riqueza se concentra al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, particularmente en la Cuenca del Balsas, Valle de Tehuacán–Cuicatlán y Sierra Madre del Sur.



Figura 5. Distribución geográfica de las especies de *Bursera* en México, separada en sus seis clados principales.

Por otra parte, un análisis de las distribuciones se ha estado realizando, a partir de datos validados taxonómica y geográficamente. Los resultados obtenidos hasta ahora han

permitido descomponer algunos rasgos geográficos históricos que han participado en la evolución del género *Bursera* en México.

1. Los patrones de distribución de cada uno de los seis clados principales de *Bursera* tienen su propio escenario geográfico–ecológico de evolución (Fig. 5).
2. El clado *simaruba* (sección *Bursera*) es más frecuente en las áreas menos secas dentro de la distribución total del género. Además de la selva baja caducifolia, este clado está presente en selvas subcaducifolias y subperennifolias (*Bursera simaruba*, *B. cinerea*, *B. permollis*, *B. standleyana*, *B. karsteniana*).
3. El clado *microphylla* (sección *Bursera*) muestra una tendencia a ocupar la parte más seca de la distribución de *Bursera*. Las especies de este grupo ocupan los microambientes más secos de la selva baja caducifolia y llegan a dominar las selvas secas y matorrales xerófilos de la península de Baja California, del desierto de Arizona–Sonora (*Bursera microphylla*) y del valle de Tehuacán–Cuicatlán (*B. arida*).
4. Los clados *fragilis* (sección *Bursera*) y *copallifera* (sección *Bullockia*) muestran mayor fidelidad por la selva baja caducifolia. Sin embargo, los ritmos evolutivos de ambos clados son diferentes. El clado *fragilis* está constituido por ocho especies, mientras el clado *copallifera* tiene 22, casi tres veces más especies dentro de la misma área y durante el mismo tiempo geológico.
5. Los clados *fagaroides* (sección *Bursera*) y *glabrifolia* (sección *Bullockia*) muestran la mayor amplitud ecológica asociada con una elevada riqueza de especies, 17 y 27 especies en México, respectivamente.

Los patrones descritos anteriormente sugieren que la historia evolutiva de *Bursera* y sus diferentes linajes es mucho más compleja y predominantemente vicariante. Hay datos que constituyen hipótesis a probar tomando como marco de referencia espacio-tiempo la filogenia de Becerra (2005).

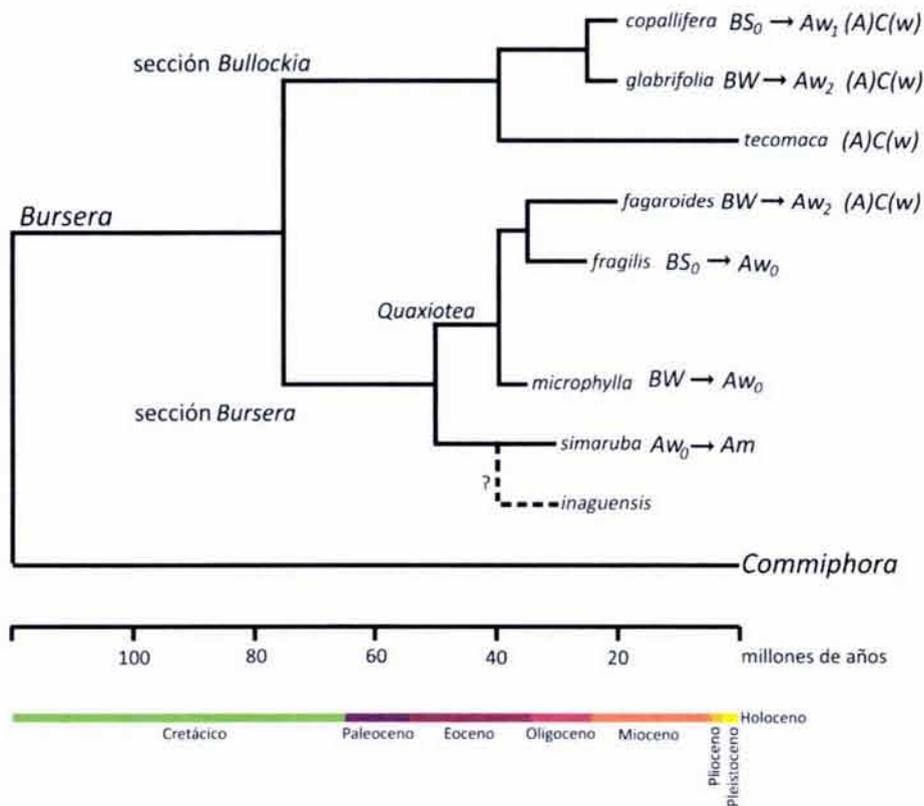


Figura 6. Sinopsis de la filogenia molecular de *Bursera*. La segregación del grupo *inaguensis*, presente sólo en las Antillas mayores, no fue calibrada por Becerra (2005).

1. La gran división que dio lugar a las dos secciones de *Bursera* habría ocurrido, según Becerra (2005), hacia el final del Cretácico (Fig. 6).
2. Dentro de la sección *Bursera*, hay dos grandes clados, uno marcadamente caribeño, conformado por los clados *simaruba*, e *inaguensis*. El otro, *Quaxiotea*,

compuesto por los clados *microphylla*, *fragilis* y *fagaroides*, tiene una distribución intracontinental casi estrictamente mexicana, con una distribución y abundancia muy sesgada hacia la vertiente del Pacífico y el Altiplano mexicano. Solo *Bursera microphylla* alcanza una pequeña parte del desierto de Arizona y *B. schlechtendalii* penetra marginalmente las selvas bajas de los Cuchumatanes en Guatemala.

3. El clado caribeño está ampliamente distribuido desde el noroeste de América del Sur, Central, hasta las vertientes costeras del Pacífico y del Golfo en México, y a lo largo de todas las Antillas hasta el extremo sur de la Florida.
4. Todas las especies del clado *Quaxiotea* comparten varias sinapomorfías tanto morfológicas, anatómicas y moleculares, pero destaca, en particular, la venación cladódroma con terminación de las venas terciarias en traqueoblastos. Este último rasgo está asociado con las adaptaciones al ambiente árido (Andrés-Hernández, 2001). La fijación genética de este carácter implica que la especie ancestral del clado *Quaxiotea* se mantuvo por mucho tiempo desarrollando adaptaciones al ambiente árido, las cuales heredó a sus descendientes independientemente que éstos terminaran habitando matorrales xerófilos, selvas bajas caducifolias, o incluso vegetación subcaducifolia.
5. Lo anterior sugiere que la división del clado que abarca la sección *Bursera* no solo fue geográfica sino también ecológica y, de acuerdo con la filogenia calibrada propuesta por Becerra (2005), esto habría ocurrido durante el Eoceno (poco más de 50 millones de años).

6. Por otra parte, el clado que abarca la sección *Bullockia* tiene tres ramas principales, (los grupos *tecomaca*, *glabrifolia* y *copallifera*) que se separan a partir del Eoceno (\approx 40 millones de años). A partir de ahí, el grupo *tecomaca* se conserva hasta hoy como reliquia y relictos, pues de ese linaje solo existe actualmente una especie de distribución muy restringida. La distribución de *Bursera tecomaca* sale completamente del intervalo promedio de las demás especies de *Bursera*. Los individuos mejor conservados son árboles de talla mediana dentro de vegetación secundaria de bosques de encino y pino (climas semicálidos subhúmedos), cerca de Chilapa (Guerrero), pero la mayoría de las recolectas proceden de pequeños árboles y arbustos de cerros talados cerca de Mazatlán (Guerrero), con el mismo clima, pero cubiertos ahora por potreros y magueyales cultivados.
7. Las otras dos ramas del clado *Bullockia* se segregan en el Oligoceno, alrededor de 30 millones de años. Cinco o siete millones de años después, ambos linajes se diversifican ampliamente dando lugar a 17 especies en *copallifera* y 26 en *glabrifolia* en los siguientes 10 millones de años de acelerada evolución. Ambos clados se distribuyen desde el noroeste de México y península de Baja California, siguiendo por todas las selvas caducifolias de México y América Central, hasta el noroeste de América del Sur.
8. El clado *copallifera* predominantemente ocupa las selvas bajas caducifolias y solo *Bursera cuneata* excede los 2100 m de altitud, en pedregales con matorrales rosetófilos, y a menor altitud, *B. bipinnata* invade marginalmente algunos bosques de encinos. Su distribución geográfica es continental marcadamente sesgada hacia

la vertiente del Pacífico, salvo *B. hindsiana* que ocupa las islas del mar de Cortés y las más cercanas a la península de Baja California, por el Pacífico. Aunque su distribución como grupo es amplia, sólo *Bursera bipinnata* y *B. tomentosa* extienden su distribución más allá de México. *B. bipinnata* se distribuye desde Sinaloa hasta Guatemala y *B. tomentosa* desde Chiapas hasta Colombia. *Bursera steyermarkii*, especie de Guatemala (cuenca del Motagua) posiblemente habita también la depresión central de Chiapas.

9. El clado *glabrifolia* es el más diverso de todos los clados del género *Bursera*. Sus 22 especies se distribuyen principalmente en selvas bajas caducifolias, pero también tiene representantes en medio árido (*B. biflora*, *B. cerasifolia* y *B. epinnata*), en el margen de los bosques templados (*B. glabrifolia*) y en selvas subcaducifolias (*B. graveolens*). Es el único grupo presente en las Galápagos (*B. malacophylla*) y en las Revillagigedo (*B. nesopola* = *B. epignata*, *sensu* Rzedowski *et al.*, 2005).

Las observaciones anteriores se han expuesto de forma narrativa y aún deben ser desarrolladas como hipótesis formales susceptibles de probarse mediante análisis rigurosos. Sin embargo, éstas son datos “duros” que proceden de los mismos cladogramas que todavía no han sido discutidos exhaustivamente. Además, el reconocimiento de patrones primarios de distribución es una herramienta que ha permitido poner en duda la identidad de especies con distribución disyunta. De esta forma se han segregado ejemplares de *B. glabrifolia* para describir la nueva especie *B. altijuga*; los ejemplares de *B. infernidialis* de Oaxaca resultaron ser la especie *B. simplex*, nueva para la ciencia; de la

misma forma los patrones observados dan pauta para la revisión de especies con disyunciones evidentes como *B. heteresthes* y *B. citronella*.

Más allá, las investigaciones acerca de la historia biogeográfica de *Bursera*, y de las selvas bajas caducifolias y del Neotrópico Mesoamericano en conjunto, deben añadir la evidencia de otros taxones que han evolucionado en espacio y ambiente homólogos. Algunos géneros de cactáceas de la tribu Cereidae (*Acanthocereus*, *Cephalocereus*, *Heliocereus*, *Hylocereus*, *Pachocereus*, *Peniocereus*, *Pilosocereus*, *Stenocereus*), de leguminosas (*Bahuinia*, *Caesalpinia*), lagartijas de los géneros *Anolis*, *Phrynosoma*, *Aspidocelis*, *Ameiva* y *Urosaurus*, los cuales sustentan el Neotrópico de México y Mesoamérica (Espinosa *et al.*, 2008) pueden dar luz acerca de la historia geográfica y biótica de esta área.

LITERATURA CITADA

- AMÉDÉGNATO, C. Y M. DESCAMPS. 1982. Dispersal centers of the Amazonian acridids. *Acta Amazonica*, 12: 155–165.
- AMORIM, D. S. 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revta. Bras. Ent.*, 35: 803–812.
- AMORIM, D. S. 2001. Dos Amazonias. En: Llorente J, y Morrone J. J., (eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Conceptos, Teorías, Métodos y Aplicaciones.*: Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- ANDRÉS–HERNÁNDEZ, A. 2001. Análisis y descripción de estructuras foliares de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. que se distribuyen en la cuenca del río Balsas, México.

- Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Vegetal), Facultad de Ciencias, UNAM, México. 86 p.
- ANDRÉS—HERNÁNDEZ, A. Y D. ESPINOSA. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, **70**: 5–12.
- BECERRA, J. X. 2003. Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**: 300–309.
- BECERRA, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* **102**, 10919–10923.
- BECERRIL—CRUZ, F. 2009. Morfología y anatomía del fruto del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae). Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas—Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México. 67 pp.
- ESCALANTE, T., J. LLORENTE, D. ESPINOSA Y J. SOBERÓN. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Colomb.*, **24**(29): 325–341.
- ESPINOSA, D., C. AGUILAR—ZÚNIGA Y T. ESCALANTE—ESPINOSA. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En: J. Llorente—Bousquets y J. J. Morrone (eds.) *Introducción a la Biogeografía de Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- ESPINOSA, D., R. ANDRÉS HERNÁNDEZ, F. BECERRIL CRUZ Y G. MONTAÑO ARIAS. Inédito. *Copales: Historia Natural*.

- ESPINOSA, D., J. LLORENTE Y J. J. MORRONE. 2006. Historical distribution patterns of *Bursera* (Burseraceae) and its taxonomic implications. *J. Biogeogr.*, **33**: 1945–1958.
- ESPINOSA, D., S. OCEGUEDA, C. AGUILAR, O. FLORES-VILLELA Y J. LLORENTE - BOUSQUETS. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: *Capital Natural de México, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 33–65.
- HAFFER, J. L. 1977. Pleistocene speciation in Amazonian birds. *Amazoniana*, **6**: 161–192.
- MONTAÑO-ARIAS, G. 2009. Diversidad, distribución y exploración de mecanismos de especiación de *Bursera* afines al 'linaloe', *Bursera linanoe* Rzed. Calderón & Medina (Burseraceae) en México. Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- ROJAS-PARRA, C. A. 2006. *Automatización del método de la panbiogeografía: identificación de centros de diversidad*. Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática), Posgrado en Ciencias Biológicas–FES Zaragoza, UNAM.
- RZEDOWSKI J. Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2006. Dos especies nuevas de *Bursera* (Burseraceae) de México. *Acta Bot. Mex.*, **74**: 169–178
- RZEDOWSKI, J., R. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Bot. Mex.*, **66**: 23-151.
- RZEDOWSKI J., R. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Bot. Mex.*, **70**: 85–111.

- RZEDOWSKI J., R. L. MEDINA Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 2007. Segunda restauración de *Bursera ovalifolia* y nombre nuevo para otro componente del complejo *B. simaruba* (Burseraceae). *Acta Bot. Mex.*, **81**: 45–70
- SOBERÓN, J., J. LLORENTE Y H. BENÍTEZ. 1996. An International view of National Biological Surveys. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **83**: 562–573.
- SULLIVAN, J., J. A. MARKERT Y C. W. KILPATRICK. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.*, **46**: 426–440.
- TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico. En: G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 93–111.
- TOLEDO-MANZUR, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el Estado de Guerrero (México). Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 181 p.
- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of dispersal in Higher Plants*. Springer Verlag, Nueva York.
- WEEKS, D., D. C. DALY Y B. B. SIMPSON. 2005. The phylogenetic history and biogeography of frankincense and myrrh family (Burseraceae) based nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* **35**, 85–101.
- WILLIS, J. C. 1926. Age and area. *Quarter. Rev. Biol.*, **1**: 553–571.