



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**Riqueza y distribución del género Quercus en la Sierra Madre del
Sur, México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SADDAN MORALES SALDAÑA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. OSWALDO TÉLLEZ VÁLDES
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. MARZO 2017



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

SISTEMÁTICA

**Riqueza y distribución del género Quercus en la Sierra Madre del
Sur, México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SADDAN MORALES SALDAÑA

**T TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**DR. OSWALDO TÉLLEZ VÁLDES
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

MÉXICO, Cd. Mx. MARZO 2017

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

OFICIO FCIE/DEP045/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de octubre de 2016 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Sistemática del (la) alumno (a) MORALES SALDAÑA SADDAN con número de cuenta 306290170 con la tesis titulada "Riqueza y distribución del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur, México", realizada bajo la dirección del (la) DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS:

Presidente: DR. DAVID NAHÚM ESPINOSA ORGANISTA
Vocal: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Secretario: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Suplente: DR. JAIME JIMÉNEZ RAMÍREZ
Suplente: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 23 de enero de 2017



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la oportunidad de emprender y culminar una etapa más de aprendizaje.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología (CONACYT), por el apoyo financiero otorgado durante mis estudios de maestría.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutor por sus valiosos comentarios durante el desarrollo de este proyecto.

A mi tutora, la Dra. Susana Valencia Ávalos por la paciencia y el apoyo brindado a lo largo del desarrollo del presente trabajo.

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos, del Instituto de Biología (UNAM), por los consejos y cuestionamientos sobre el marco teórico y metodología, así como por el procesamiento de los datos distribucionales, lo cual ayudó enormemente a enriquecer este trabajo.

Al Dr. Oswaldo Téllez, por el apoyo el procesamiento de los datos distribucionales y sus valiosos comentarios.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi tutora la Dra. Susana Valencia Ávalos, por todos los consejos y motivaciones, por cada oportunidad y apoyo que me ha brindado, pero sobre todo por compartir sus conocimientos y su amor por los encinos.

Agradezco profundamente a mis padres, por todo el apoyo brindado a lo largo de mi formación académica y personal, por los sacrificios que han hecho para lograr que sea la persona que soy ahora, pero sobre todo por el amor incondicional que siempre me han mostrado; este trabajo es gracias a ustedes.

A los miembros de mi jurado: Dr. David Nahúm Espinosa Organista, Dra. Mercedes Isolda Luna Vega, Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dr. Jaime Jiménez Ramírez y Dr. Antonio González Rodríguez por su gran disponibilidad para realizar valiosos comentarios y correcciones a este trabajo.

Al personal y curadores de los herbarios revisados durante el desarrollo de este trabajo por darme las facilidades para acceder a sus colecciones y su trato amable. En especial al M. en C. Alberto Reyes por el apoyo y facilidades brindadas durante mis visitas a MEXU.

A la M. en C. Maria Eugenia Muñiz Díaz de León por prestar sus instalaciones para el secado del material recolectado en campo.

Al M. en C. Ramiro Cruz Durán por su ayuda en la revisión del abstract para esta tesis.

A Maricruz, por ser mi compañera durante estos años, por apoyarme, cuidarme y hacer de cada momento a su lado uno de los mejores de mi vida.

A Eduardo, José Luis, Jonathan y Mauricio, por ser más que mis amigos mis hermanos. Ustedes han contribuido más de lo que se imaginan a mi formación como persona.

A Oscar y Emmanuel, por todas las pláticas enriquecedoras y salidas a campo, pero sobre todo por ser grandes amigos fuera y dentro del herbario.

Finalmente, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por todas las oportunidades brindadas que me ha dado para desarrollarme académicamente y personalmente desde la preparatoria.

ÍNDICE

Introducción.....	1
El género <i>Quercus</i>	3
Antecedentes.....	5
Justificación.....	9
Objetivos.....	10
Método general.....	10
CAPÍTULO I.....	13
Zonificación altitudinal de la Sierra Madre del Sur con base en datos altitudinales del género <i>Quercus</i>	13
Introducción.....	14
Método.....	16
Resultados.....	18
Distribución altitudinal del género <i>Quercus</i>	18
Patrones altitudinales.....	20
Análisis de relación de variables categóricas mediante Tablas de contingencia.....	22
Discusión.....	25
CAPÍTULO II.....	29
Patrones de distribución, riqueza y endemismo del género <i>Quercus</i> en la Sierra Madre del Sur, México.....	29
Introducción.....	30
Método.....	33
Datos distribucionales.....	34
Análisis de riqueza, rareza y endemismo.....	35
Zonas de alto valor de riqueza y EPC.....	36
Análisis de distribución.....	37
Regionalización biogeográfica de la Sierra Madre del Sur con base en la distribución del género <i>Quercus</i>	38
Resultados.....	39
Análisis de riqueza y de punto caliente.....	39
Análisis de riqueza por secciones taxonómicas.....	41
Análisis de rareza.....	44

Riqueza de especies endémicas.....	46
Zonas con altos valores de riqueza y EPC.....	48
Análisis de distribución	49
Regionalización de la Sierra Madre del Sur	51
Discusión.....	54
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	67
Discusión general	68
Conclusiones generales	71
Literatura citada	73

RESUMEN

En México, las principales sierras han funcionado como centros de especiación para el género *Quercus*, razón por la cual es reconocido como el mayor centro de riqueza a nivel mundial, donde alcanza una diversidad que excede las 160 especies distribuidas principalmente en las regiones montañosas y templadas del país. Asimismo, uno de los grandes centros de diversidad del género se localiza en el suroeste del territorio mexicano, siendo la Sierra Madre del Sur el sistema montañoso de mayor extensión y complejidad en esta zona, considerada por diversos autores como una de las regiones con mayor diversidad biológica y de alto endemismo. El objetivo principal del presente trabajo es detectar centros de riqueza, rareza y endemismo, así como identificar patrones de distribución para el género *Quercus* dentro de la Sierra Madre del Sur. En primer lugar, se analizaron los patrones altitudinales mediante un análisis de agrupamiento. Con el objetivo de caracterizar climáticamente potenciales zonas altitudinales se analizó la relación de dependencia o independencia entre el piso altitudinal y los diferentes tipos de climas mediante un análisis de variables categóricas por tablas de contingencia. Posteriormente para analizar los patrones de riqueza, rareza y endemismo del género *Quercus* se utilizó una cuadrícula de 37.41 x 37.41 km². Asimismo, se realizaron dos pruebas para localizar aquellas zonas que comparten tanto valores elevados de riqueza como de endemismo ponderado corregido. El primer método consiste en graficar mediante un gráfico de dispersión los valores de riqueza contra los valores de EPC por OGU. El segundo método se fundamenta en el álgebra de mapas y consiste en superponer los mapas de riqueza y EPC estadísticamente significativa para así detectar aquellas zonas en donde conciden zonas de alta riqueza y zonas de alto EPC. Finalmente, se realizó un análisis de agrupamiento para las OGU' de la Sierra Madre del Sur. Para obtener la matriz de similitud se utilizó el índice de Sorensen-Dice y posteriormente mediante un agrupamiento jerárquico (SAHN) y el uso del algoritmo UPGMA se sometió la matriz de similitud a un análisis de clasificación. El análisis de patrones altitudinales reconoció seis pisos altitudinales, con tres importantes zonas de recambio de especies. Asimismo, se identificó que el intervalo altitudinal entre los 1800 y 2300 msnm registra la mayor concentración de riqueza de encinos en la Sierra Madre del Sur, ajustándose a un patrón de mayor riqueza a una altitud media. Por otro lado, se identificó que la distribución espacial de la riqueza es heterogénea y se concentra en dos zonas primarias (sierras centrales de Guerrero y sierras de Oaxaca). Asimismo, identificaron tres zonas primarias de EPC (sierras occidentales de Jalisco, sierras del sureste de Jalisco y sierra norte de Oaxaca). Se identificó una única región con valores elevados de EPC y riqueza de especies. Esta zona corresponde a la parte septentrional de la Sierra Norte de Oaxaca. Finalmente, el análisis de agrupamiento detectó tres distritos principales y cuatro subdistritos. Tomando en cuenta los distritos identificados, se puede dividir a la SMS en dos: sector occidental y sector oriental. El primero lo componen las sierras occidentales y del sureste de Jalisco, mientras que la región oriente se encuentra formado por la sierra de Coalcomán, las sierras centrales de Guerrero y las sierras de Oaxaca, consideradas como la región de mayor riqueza de encinos de la Sierra Madre del Sur.

ABSTRACT

In Mexico, the main sierras have served as centers of speciation for the genus *Quercus*, that is why Mexico is recognized as the largest center of richness worldwide, where it reaches a diversity that exceeds the 160 species distributed mainly in mountainous and temperate regions from the country. Also, one of the great centers of diversity of the genus is located in the southwest of the Mexican territory, being the Sierra Madre del Sur (SMS) the mountainous system of greater extension and complexity in this zone, considered by diverse authors as one of the regions with greater biodiversity and high endemism. The main objective of this paper is to detect centers of richness, rarity and endemism, as well as to identify distribution patterns for the genus *Quercus* within the Sierra Madre del Sur. First, the altitudinal patterns were analyzed by a cluster analysis. The relationship of dependence or independence between the altitudinal floor and the different climates was analyzed by using categorical variables by contingency tables with the objective of characterizing potential altitudinal zones climatycally. Subsequently for analyzing the patterns of richness, rarity and endemism of the genus *Quercus*, a grid of 37.41 x 37.41 km² was used. In addition, two tests were carried out to locate areas that share both high values of richness and Corrected Weighted Endemism. The first method consists of plotting the values of richness against Corrected Weighted Endemism values by Operational Geogrphic Unit (OGU) using a scatter plot. The second method is based on maps algebra and consists of superimposing the maps of richness and Corrected Weighted Endemism statistically significant in order to detect those areas where rich areas and areas of high Corrected Weighted Endemism are found. Finally, a cluster analysis was performed for the OGU's of the Sierra Madre del Sur. For obtaining the similarity matrix it was used the Sorensen-Dice index and later using hierarchical clustering (SAHN) and using the UPGMA algorithm it was subjected the similarity matrix to a classification analysis. The altitudinal patterns analysis recognized six altitudinal levels, with three important areas of species replacement. Likewise, it was identified that the altitudinal interval between 1800 and 2300 m.asl registers the highest concentration of oak richness in the Sierra Madre del Sur, adjusting to a pattern of higher richness at an average altitude. On the other hand, it was identified that the spatial distribution of the wealth is heterogeneous and is concentrated in two primary zones (central mountains of Guerrero and mountain ranges of Oaxaca). Also three primary zones of EPC (western Jalisco, sierras from southeastern Jalisco and northern sierra of Oaxaca) were identified. A single region with high EPC values and species richness was identified. This zone corresponds to the northern part of the Sierra Norte de Oaxaca. Finally, the cluster analysis identified three main districts and four subdistricts. Taking into account the identified districts, the SMS can be divided into two: western sector and eastern sector. The first is made up of the western and southeastern Jalisco sierras, while the eastern region is formed by the Coalcomán sierra, the central mountains of Guerrero and the Sierras de Oaxaca, considered as the region of greatest wealth of oaks in the Sierra Madre del Sur.

Introducción.

La biogeografía se encarga de estudiar la distribución de los organismos tanto en tiempo como en el espacio, así como los patrones y procesos que han moldeado dicha distribución. Dentro de esta disciplina pueden reconocerse dos áreas: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica (Contreras-Medina, 2006), ambos enfoques apoyados en la biogeografía cuantitativa (Murguía y Rojas, 2001). Esta rama de la biogeografía utiliza procedimientos cuantitativos y computacionales, tales como estadística multivariada y sistemas de información geográfica, principalmente para establecer relaciones de similitud a partir de la incidencia de taxa dentro de las distintas Unidades Geográficas Operacionales (OGU's) con base en una matriz de presencia-ausencia (Murguía y Rojas, 2001).

En general, la etapa inicial de toda investigación biogeográfica consiste en el análisis y transcripción a un mapa de las áreas de distribución de las especies (Zunino y Zullini, 2003). No obstante, resulta complicado definir un área de distribución debido a la poca información teórica que existe alrededor del tema, debido a que no existe un método concreto para hacerlo. Para realizar la descripción del área de distribución es necesario trazar sus límites, sin embargo, la mayor cantidad de métodos para delimitar dicha área son obsoletos (a ojo, método del círculo mínimo, del radio medio a partir del centro geométrico o el mínimo polígono convexo). Actualmente existe la tendencia de utilizar métodos informatizados, como es el caso del método cartográfico y el método areográfico (Zunino y Zullini, 2003).

El método cartográfico consiste en colocar sobre un mapa una retícula y considerar los registros en el interior de la malla como "positivas", independientemente de la ubicación del punto en dicho cuadrante. Esta cuadrícula va acompañada de símbolos diferenciados que permiten asociar la presencia de la especie con su abundancia (Rapoport y Monjeau, 2001; Zunino y Zullini, 2003). Sin embargo, el mayor problema del método cartográfico es determinar el tamaño de la cuadrícula, ya que el tamaño del área de distribución de una especie está en función del tamaño de cuadrícula utilizada.

El método areográfico (Rapoport, 1975), por el contrario, utiliza las “nubes” de puntos bajo el supuesto de que marcar un punto en un mapa con el mayor cuidado posible permite evitar el error de atribuir una dimensión arbitraria. Además, el método areográfico toma en cuenta que un hallazgo representa una unidad poblacional y, por ende, tendrá que ser transformado en una unidad espacial. Este método deriva de la aplicación de la teoría de los grafos y del concepto de árbol de máxima conectividad. El primer paso es unir cada punto por medio de un grafo abierto que minimice el recorrido entre cada punto de la nube; posteriormente se mide cada uno de los grafos que conectan los puntos y se calcula un estadístico descriptivo (media, mediana), obteniendo así el índice de propinquidad media, el cual se utiliza como radio para trazar un círculo alrededor de cada punto. El polígono obtenido mediante este método representa la unidad elemental del área de distribución.

En la actualidad, el desarrollo de métodos computarizados ha permitido un mejor procesamiento de los datos distribucionales de las especies, ofreciendo mapas de distribución más detallados, los cuales permiten extraer información sobre características particulares de cada especie. Asimismo, permiten discriminar más fácilmente entre las áreas geográficas y los patrones de distribución de los taxa.

Básicamente existen dos tipos de datos de distribución que pueden ser utilizados en análisis biogeográficos. En primer lugar, se encuentran los mapas de extensión de ocurrencia, los cuales son representados en forma de polígonos y son diseñados por expertos basados en el conocimiento de ejemplares de colecciones biológicas, observaciones en campo o requerimientos ecológicos de la especie, representando así la máxima distribución geográfica para dicha especie. El segundo tipo de datos se trata de los puntos o coordenadas geográficas extraídas de los ejemplares de colecciones biológicas, junto con las técnicas de modelado de distribución (Kreft y Jetz, 2010). Ambos tipos de información tienen limitantes, las cuales pueden representar un problema al realizar los análisis biogeográficos. Por ejemplo, los mapas de extensión de ocurrencia pueden comprometer falsas presencias si los análisis son extremadamente finos (Hurlbert y Jetz, 2007). Por otra parte, los

registros puntuales son muy limitados en una gran cantidad de regiones y pueden ocasionar errores de omisión, por lo que este tipo de información se utiliza solo para ciertos grupos taxonómicos y en ciertas regiones bien muestreadas (Graham & Hijmans, 2006). Sin embargo, se ha observado un mejor balance entre precisión y detalle usando cuadrículas o gradillas, las cuales minimizan los errores de muestreo asociados a diferentes tamaños de área y son considerados como una buena estrategia para el análisis de los patrones de distribución. La cuadrícula proporciona unidades de tamaño idéntico y se ha utilizado ampliamente en estudios de biogeografía en México (Luna-Vega *et al.*, 2004; Serrato *et al.*, 2004; Balleza *et al.*, 2005; Villaseñor *et al.*, 2005; Contreras-Medina y Luna-Vega, 2007; Balleza y Villaseñor, 2011; Suárez-Mota y Villaseñor, 2011, Suárez-Mota *et al.*, 2013 y Villaseñor *et al.*, 2013), lo que permite la comparación de resultados con trabajos similares.

El género Quercus

El género *Quercus* pertenece a la familia Fagaceae, compuesta por diez géneros: *Castanea* L., *Castanopsis* Spach., *Chrysolepis* Hjelmquist, *Colombobalanus* (Lozano, Hdz-C. & Henao) Nixon & Crepet, *Fagus* L., *Formanodendron* (Camus) Nixon & Crepet, *Lithocarpus* Bl., *Notolithocarpus*, *Quercus* L. y *Trigonobalanus* Forman (Manos *et al.*, 2001 y Manos *et al.*, 2008). En el nuevo mundo se distribuyen seis de estos géneros: *Castanea*, *Chrysolepis*, *Colombobalanus*, *Fagus*, *Notolithocarpus* y *Quercus*, este último mostrando la mayor distribución geográfica (Nixon, 2006). Las especies del género *Quercus* se incluyen en tres grupos en América: encinos blancos (sección *Quercus*), encinos rojos (sección *Lobatae*) y encinos de copa dorada o intermedios (sección *Protobalanus*) (Nixon, 1993a; Manos *et al.* 1999). La sección *Quercus* presenta una distribución holártica, mientras que *Lobatae* y *Protobalanus* son endémicas del nuevo mundo. Por otra parte, la sección *Quercus* y *Lobatae* se encuentran ampliamente distribuidas en América y tienen una gran diversidad, mientras que la sección *Protobalanus* es un pequeño clado de seis especies restringidas al suroeste de Estados Unidos y noroeste de México (Nixon, 1993a; Nixon, 2006). Por otra parte, el género *Quercus* presenta una gran riqueza de especies, gran diversidad ecológica e importancia económica en el

hemisferio norte. Asimismo, es el género de mayor distribución y diversidad dentro de la familia Fagaceae y está integrado por elementos que son dominantes en una gran variedad de hábitats, incluyendo bosques templados, tropicales, subtropicales y matorrales del hemisferio norte (Nixon, 2006).

La estimación de la diversidad de especies de *Quercus* para el nuevo mundo ha cambiado durante los últimos años. Sin embargo, Nixon (1993b, 2006) estima alrededor de 220 especies de encinos para América, distribuidas de Canadá hasta Colombia, incluyendo Cuba. Se reconocen dos importantes centros de diversidad a nivel mundial para el género. El primero se localiza al sureste de Asia, con alrededor de 125 especies (Govaerts y Frodin, 1998). El segundo se localiza en México, donde el género alcanza una diversidad que excede las 160 especies (Valencia, 2004), distribuidas principalmente en las regiones montañosas y templadas del país. Se debe agregar que de las 161 especies reconocidas para México, cuatro pertenecen a la sección *Protobalanus*, 81 especies a la sección *Quercus* y 76 a la sección *Lobatae*. Asimismo, Valencia (2004) reconoce 109 especies exclusivas del territorio mexicano (endémicas), es decir, más del 60 % de las especies de encinos mexicanos no se encuentran en ninguna otra parte del mundo de manera natural.

En México, las principales sierras han funcionado como centros de especiación para el género *Quercus*, razón por la cual los encinos constituyen un componente principal en estos sistemas montañosos (Nixon, 2006). Asimismo, Nixon (1993) menciona que uno de los grandes centros de diversidad del género se localiza en el suroeste del territorio mexicano, siendo la Sierra Madre del Sur el sistema montañoso de mayor extensión y complejidad en esta zona. Esta sierra es considerada por diversos autores como una de las regiones con mayor diversidad biológica y de alto endemismo (Vargas *et al.*, 1991; Luis y Llorente, 1993; Vargas *et al.*, 1994; García-Mendoza *et al.*, 2004).

Antecedentes

La gran complejidad estructural de la Sierra Madre del Sur ha propiciado diversas delimitaciones para este sistema montañoso. Lugo-Hubp (1990), con base en rasgos morfológico-geológicos, reconoció a la Sierra Madre del Sur como un sistema montañoso marginal al Pacífico, desde Bahía de Banderas, Jalisco, hasta el Istmo de Tehuantepec, el cual está constituido por estructuras diversas respecto a su edad y origen.

Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990) regionalizaron el territorio mexicano con base en el análisis de afinidades fitogeográficas, obteniendo 16 provincias florísticas. Sin embargo, la Sierra Madre del Sur no es reconocida como una provincia florística, formando parte de la provincia de las Serranías Meridionales (figura 1).



Figura 1. Provincia florística de las Serranías Meridionales definida por Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990).

Con base en el criterio de Ferrusquía-Villafranca (1993), quien describió las provincias morfotectónicas de México, la Sierra Madre del Sur comprende el territorio ubicado al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, situada entre los paralelos 15°40'-19°40' de latitud N y 94°45'-104°40' de longitud O y cuenta con una

superficie de 195 700 km². Abarca el sureste de Jalisco, más del 80% de Colima, sur de los estados de México, Michoacán, Puebla, este de Morelos, y la totalidad del estado de Guerrero, siendo su límite meridional el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca. En esta delimitación, la altitud de la Sierra Madre del Sur fluctúa entre 0 y 3710 msnm, siendo las elevaciones más altas el cerro Teotepec (3700 msnm) en Guerrero y el cerro Qui Yelaag (3710 msnm) en el sur de Oaxaca. El sistema montañoso está dividido en dos grandes regiones: las tierras bajas (<1200 msnm), que corresponden a las cuencas y planicies inclinadas hacia el Pacífico, así como la Cuenca del Balsas, y las tierras altas (>1200 msnm), que se localizan principalmente en Guerrero y Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca, 1993).

Hernández *et al.* (1995), en su trabajo de regionalización morfoestructural de la Sierra Madre del Sur, delimitaron a la SMS desde Jalisco y Colima al norte, hasta Chiapas al sur, atravesando las regiones de Michoacán, Guerrero noroccidental, Oaxaca y parte del estado de México.

Por su parte, INEGI (2001) presenta un mapa de las provincias fisiográficas basado en el análisis integral de la información topográfica, geológica, hidrológica y edafológica, formando así unidades relativamente homogéneas (figura 2).



Figura 2. Límites de la Sierra Madre del Sur, *sensu* INEGI (2001).

Con base en análisis panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos utilizando taxones animales y vegetales, Morrone *et al.* (2002) reconocieron los límites de la SMS desde el sur de Michoacán hasta las montañas de Oaxaca, abarcando parte de Puebla (figura 3).



Figura 3. Límites de la Sierra Madre del Sur *sensu* Morrone *et al.* (2002).

Una regionalización más reciente corresponde a las ecorregiones propuestas por INEGI *et al.* (2008), donde dividen al territorio mexicano en 51 ecorregiones terrestres basadas en flora, fauna y singularidades ambientales. Una de ellas delimita a la Sierra Madre del Sur (Figura 4).



Figura 4. Ecorregión terrestre de la Sierra Madre del Sur INEGI *et al.* (2008)

Debido a la problemática para delimitar este sistema montañoso, en el presente trabajo se decidió tomar como base la propuesta de INEGI (2001) partiendo del supuesto que una delimitación física proporciona una base espacial para una regionalización biótica, ya que no ha sido influenciada *a priori* por ningún grupo biológico y a su vez es la delimitación más incluyente con respecto al resto de las propuestas. Con base en este criterio, la Sierra Madre del Sur, y que en adelante se denominará SMS, comprende el sureste de Jalisco, más del 80% de Colima, la región sur de los estados de México, Michoacán, Puebla y la totalidad del estado de Guerrero, siendo el límite meridional el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca.

Geológicamente, la SMS consta de estructuras sedimentarias y volcánicas de origen Mesozoico en su parte más septentrional, afloramientos volcánicos y sedimentarios del Jurásico-Cretácico en el noroccidente de Guerrero y sur de Michoacán. El sector más meridional correspondiente al sur de Guerrero y occidente de Oaxaca, consta de formaciones metamórficas de edad Paleozoica, mientras que la región central de Oaxaca, sur de Puebla y este de Guerrero consta de rocas sedimentarias de origen Jurásico inferior. Esta heterogeneidad estructural, litológica

y en edad denota diferentes orígenes para este sistema montañoso (Lugo-Hubp, 1990; Ferrusquía-Villafranca, 1990, 1993; Hernández *et al.*, 1995).

A pesar de que el conocimiento taxonómico del género *Quercus* a nivel nacional aún es deficiente, la SMS representa una región bien conocida en relación a los tratamientos taxonómicos sobre el género. Particularmente se han estudiado los encinos de los estados de Jalisco (González-Villarreal, 1986, 2003a; b), Michoacán (Bello y Labat, 1987), Guerrero (Valencia, 1989, 1995) y parcialmente Oaxaca (Valencia y Nixon, 2004 y García-Mendoza y Meave, 2011). En particular, Valencia y Morales-Saldaña (2016), reportan los valores de riqueza por sección y la distribución altitudinal y por tipos de vegetación, así como una lista preliminar de 38 especies del género *Quercus* distribuidos en la Sierra Madre del Sur. Los trabajos biogeográficos de Torres-Miranda *et al.* (2011) y Rodríguez-Correa *et al.* (2015) reportan a la Sierra Madre del Sur como un centro de riqueza y área de endemismo para el género *Quercus* en México y Centroamérica. Sus resultados coinciden con lo reportado previamente por Nixon (2006).

Justificación

Existe una gran cantidad de trabajos cuyo objetivo central de estudio es el género *Quercus*; sin embargo, gran parte de ellos tienen un contexto taxonómico, siendo pocos los trabajos con un enfoque biogeográfico (Torres-Miranda *et al.*, 2011, Torres-Miranda *et al.*, 2013; Rodríguez-Correa *et al.*, 2015). Este trabajo pretende proporcionar información sobre los patrones de riqueza, rareza, distribución y endemismo de los encinos a una escala regional en uno de los sistemas montañosos más complejos del territorio mexicano. Asimismo, se pretende detectar arreglos de especies que caractericen internamente diferentes regiones en la Sierra Madre del Sur, con la finalidad de servir como base para futuros estudios biogeográficos históricos, ecológicos y de conservación para el género.

Objetivos

Objetivo general.

1. Analizar la distribución altitudinal y latitudinal de la riqueza de especies del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.
2. Identificar patrones espaciales de distribución de las especies del género *Quercus* presentes en la Sierra Madre del Sur.

Objetivos particulares.

- I. Determinar la riqueza específica del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.
- II. Zonificar altitudinalmente la Sierra Madre del Sur con base en la distribución del género *Quercus*.
- III. Regionalizar al interior la Sierra Madre del Sur con base en la distribución del género *Quercus*.
- IV. Detectar centros de riqueza, rareza y endemismo para el género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.

Método general

Para llevar a cabo los objetivos antes mencionados se llevó a cabo la siguiente metodología. Cabe señalar que en este apartado se aborda de manera general y en los capítulos siguientes se describe de forma más detallada.

Revisión bibliográfica y trabajo de herbario. Se consultaron las revisiones taxonómicas y listas florísticas relacionadas con el género *Quercus* en la zona de estudio (González-Villarreal, 1986; Bello y Labat, 1987; Valencia, 1995; 2004; González-Villarreal, 2003a; b; Valencia y Lozada, 2003; Valencia y Nixon, 2004; García-Mendoza y Meave, 2011; Valencia y Morales-Saldaña, 2016), así como las colecciones disponibles en los herbarios FCME, MEXU, IEB e IBUG, con el objetivo de elaborar una lista preliminar de las especies del género *Quercus* presentes en la Sierra Madre del Sur. Posteriormente, la determinación de los ejemplares de herbario fue corroborada o en su caso corregida mediante claves y descripciones. Esta lista fue depurada, eliminando los nombres de los ejemplares erróneamente

determinados, así como los sinónimos según los criterios propuestos por Valencia (2004) y Valencia y Flores-Franco (2006).

Una vez corroborada la identificación de los ejemplares de herbario, la información obtenida se incorporó a una base de datos en Access 2007, con el propósito de tener acceso rápido y facilitar su manejo para realizar los diferentes análisis. Posteriormente, mediante el programa Google Earth y el catálogo de localidades de INEGI (2015) se corrigieron aquellos ejemplares mal georreferenciados y se les asignó coordenadas a aquellos que únicamente contaban con localidad. La base de datos se depuró para eliminar todos aquellos registros duplicados. Este procedimiento permitió determinar el número de especies por OGU y así construir una matriz de presencia-ausencia empleada en los análisis posteriores.

Zona de estudio. Para delimitar el polígono de la Sierra Madre del Sur, se utilizó cartografía digital de las provincias fisiográficas de México (INEGI, 2001). Se decidió abarcar la totalidad de la provincia, desde nivel del mar hasta el pico más alto (0-3710 msnm). Posteriormente, con la finalidad de obtener unidades de tamaño similar para los diferentes análisis, la zona de estudio se dividió en cuadrículas. El tamaño de la grilla se determinó siguiendo las recomendaciones de la UICN la cual menciona que, para una especie bajo análisis, el tamaño de la celda sea de 10% de la distancia total de los puntos extremos conocidos para esa especie. Asimismo, se tomó el 10% de la distancia extrema de cada una de las especies bajo análisis y se obtuvo el valor de la mediana para determinar el tamaño de celda. De esta forma, el polígono inicial de la Sierra Madre del Sur fue dividido en 137 celdas de 48.46 x 48.46 km. Esta cuadrícula funcionó como punto de partida para los análisis realizados en el capítulo I.

El presente trabajo se encuentra estructurado por una introducción y metodología general, así como por dos capítulos, donde se aborda aspectos diferentes del trabajo. Finalmente, se presenta una discusión y conclusiones generales del trabajo. En el primer capítulo se discute la distribución altitudinal del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur y su relación potencial con los diferentes tipos de clima. Posteriormente, el segundo capítulo se enfoca en detectar patrones espaciales de

distribución e identificar centros de riqueza y endemismo para el género *Quercus*. Cada uno de estos capítulos presenta su respectiva introducción, métodos, resultados y discusión.

CAPÍTULO I

Zonificación altitudinal de la Sierra Madre del Sur con base en datos altitudinales del género *Quercus*

Zonificación altitudinal de la Sierra Madre del Sur con base en datos altitudinales del género *Quercus*

Introducción

El estudio de la distribución altitudinal de la riqueza de especies provee información para entender la distribución de los organismos a través de un gradiente climático, así como los posibles factores y/o procesos que ocasionan y limitan dicha distribución. Además, tiene implicaciones en el manejo de la diversidad y conservación (Grytnes, 2003). Körner (2000) menciona que la gran variación ambiental dentro de áreas geográficas regionales, hace que los gradientes altitudinales sean ideales para probar diferentes hipótesis ecológicas y biogeográficas.

McCain (2009) y McCain y Grytnes (2010) mencionan que existen cuatro patrones principales en la distribución altitudinal de la riqueza de especies: decreciente, donde la riqueza de especies disminuye conforme aumenta la altitud; meseta baja, donde la mayor concentración de riqueza se ubica en las partes bajas del gradiente altitudinal; pico en altitudes intermedias, la cual tiene una distribución unimodal donde la mayor diversidad de especies se localiza en altitudes intermedias; y meseta baja con un pico en altitudes intermedias, presenta una alta riqueza en elevaciones bajas pero encuentra el punto máximo de riqueza en altitudes intermedias. Finalmente, algunos autores han reportado un quinto patrón, en donde la diversidad aumenta conforme incrementa el gradiente altitudinal (Grytnes *et al.*, 2006). Rahbek (1995) revisó alrededor de 97 estudios sobre patrones altitudinales y detectó que casi la mitad de ellos identifica un patrón en la riqueza de especies de tipo pico en altitudes intermedias, por lo que es uno de los patrones altitudinales más comunes. Asimismo, McCain (2009) menciona que los patrones en la distribución altitudinal de la riqueza en especies reflejan la ecología del grupo taxonómico, por lo que estos patrones en la riqueza altitudinal difieren entre grupos taxonómicos.

Los gradientes altitudinales en la riqueza de especies tienden a ser explicados con base en los mismos factores climáticos relacionados con los patrones latitudinales,

como lo son la productividad primaria, temperatura, precipitación y otros factores relacionados con la energía (Grytnes y Veetas, 2002).

Es ampliamente documentado que una gran cantidad de factores cambian conforme cambia la altitud, siendo la temperatura, la precipitación y la radiación solar los atributos más estudiados (McCain y Grytnes, 2010). Se conoce que en montañas tropicales se presentan altas temperaturas a bajas altitudes y que la temperatura generalmente disminuye conforme aumenta la altitud (McCain y Grytnes, 2010).

McCain (2007, 2009) menciona que existen tres grupos de hipótesis para explicar los gradientes altitudinales en la riqueza de especies: históricas, climáticas y espaciales. Las hipótesis climáticas se basan en la idea de que el clima restringe cómo las especies pueden sobrevivir en diferentes elevaciones. Estas limitaciones pueden ser resultado de una gran variedad de factores; sin embargo, los factores más estudiados son la temperatura, la precipitación y la productividad (McCain y Grytnes, 2010). Por otro lado, dentro de las hipótesis espaciales se encuentra el efecto del dominio medio (MDE, por sus siglas en inglés), la cual supone que los límites espaciales causan un mayor solapamiento de los intervalos de distribución de las especies hacia el centro del gradiente altitudinal (McCain y Grytnes, 2010). Este tipo de patrón predice un comportamiento unimodal en la distribución altitudinal de la riqueza (McCain, 2004). Finalmente, las hipótesis de tipo histórico proponen que algunas regiones dentro de las montañas promueven la especiación y amortiguan el riesgo de extinción, incrementando así la diversidad (McCain y Grytnes, 2010). Sin embargo, cabe señalar que esta última hipótesis se encuentra menos desarrollada debido a la carencia de información.

Los diferentes análisis altitudinales de riqueza de especies se han enfocado principalmente en mamíferos y aves (Brown, 2001; Lomolino, 2001; McCain, 2004), por lo que ha sido escaso el estudio de patrones altitudinales en plantas vasculares. No obstante, la literatura muestra ejemplos en plantas vasculares para cada patrón en la distribución altitudinal de la riqueza de especies (Rahbek, 2005; Grytnes *et al.*, 2006).

El género *Quercus* resulta ser un modelo interesante para estudiar patrones altitudinales potenciales, debido a la gran amplitud ambiental que presenta dentro de la Sierra Madre del Sur. A pesar de ser un género característico de zonas templadas, también contiene elementos dominantes en otros tipos de ambientes, incluyendo bosques tropicales, subtropicales y matorrales, en donde las precipitaciones van desde los 350 mm hasta los 2000 mm y las temperaturas medias anuales tienen un intervalo de los 10 a 26° C (Rzedowski, 1978; Nixon, 2006). Asimismo, se distribuye tanto a bajas altitudes (50-100 msnm) hasta elevaciones por arriba de los 2500 msnm.

Con base en esta información, el objetivo del presente capítulo es establecer el intervalo altitudinal en donde se registra la mayor riqueza de especies de encinos, así como determinar si la distribución de las especies del género *Quercus* cambia a través de un gradiente altitudinal dentro de la SMS y detectar grupos de especies de encinos que caractericen diferentes pisos altitudinales. Por lo que, si la distribución de las especies del género *Quercus* no es aleatoria, entonces se espera que tal análisis refleje una zonificación altitudinal de la Sierra Madre del Sur para el género *Quercus*.

Método

A partir de la revisión de las colecciones de los herbarios FCME, MEXU, IBUG e IEB se obtuvo un total de 3267 registros que representan 59 especies de encinos presentes en la Sierra Madre del Sur *sensu* INEGI (2001). Posteriormente, con base en los ejemplares de herbario se obtuvo información sobre la distribución altitudinal de las especies. A partir de estos datos se realizó una serie de gráficos de caja y bigote a nivel de especie para determinar el intervalo de variación altitudinal de cada especie, mediante el programa SPSS. Tomando como base este intervalo de variación altitudinal, se realizó una matriz de datos en donde cada 100 m se registró la presencia o ausencia para cada una de las 59 especies. De tal forma que las columnas de la matriz están representadas por las cotas altitudinales y las filas por especies. Esta matriz de especies se codificó de manera binaria en donde el 0 representa ausencias y el 1 representa presencias de cada especie en las diferentes

cotas altitudinales. Posteriormente, con ayuda del programa NTSYSpc 2.11T (Rohlf, 2004), a partir de esta matriz original de datos se obtuvo una matriz de similitud, utilizando el índice de Sorensen-Dice y a continuación se sometió a un análisis de agrupamiento mediante el algoritmo UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean). Para evaluar en qué medida el dendograma refleja las relaciones originales de afinidad, se empleó una medida de bondad de ajuste, siendo uno de los más empleados el coeficiente de correlación cofenético, valores elevados para el coeficiente de correlación cofenético indican que durante el proceso no ha ocurrido gran perturbación en lo que se refiere a la estructura original de los datos. Para obtener este coeficiente, se utilizó la opción cophenetic values del módulo clustering para obtener la matriz cofenética a partir de la matriz de similitud para posteriormente analizar ambas matrices con la opción Matrix Comparison plot del paquete NTSYSpc 2. Posteriormente se realizó un gráfico de dispersión para determinar la distribución altitudinal de la riqueza de especies de encinos, en donde el eje de las X se encuentra representado por los pisos altitudinales detectados mediante el análisis de agrupamiento y en el eje de las Y el número de especies registradas en cada piso altitudinal.

Con el objetivo de caracterizar climáticamente las zonas altitudinales de la Sierra Madre del Sur se analizó la relación de dependencia o independencia entre el piso altitudinal y los diferentes tipos de climas mediante un análisis de variables categóricas por tablas de contingencia. La información de los diferentes tipos de climas presentes en la SMS se obtuvo con base en el mapa de climas de México realizado por García y CONABIO (1998). Con ayuda de un sistema de información geográfica se superpuso la capa climática y la capa de cuadrículas de la Sierra Madre del Sur, posteriormente se realizó una selección por ubicación y se determinó el número de climas presentes en cada OGU, determinando así la frecuencia de cada clima por OGU. Para conocer si existe relación estadísticamente significativa entre el tipo de clima y el piso altitudinal se realizó una prueba de asociación por chi-cuadrada. Finalmente, en caso de existir relación entre ambas variables, se obtuvo el índice de contingencia para determinar la magnitud de dicha relación.

Resultados

Distribución altitudinal del género Quercus

Los diagramas de caja y bigote muestran los intervalos de variación altitudinal para las especies de *Quercus* presentes en la SMS. Las especies que registraron un intervalo altitudinal más amplio de la sección *Lobatae* son *Quercus acutifolia*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica*, *Q. grahamii*, *Q. laurina*, *Q. planipocula*, *Q. salicifolia* y *Q. trinitatis*. Por otro lado, las especies altitudinalmente más restringidas son *Q. acherdophylla*, *Q. benthamii*, *Q. crassipes*, *Q. cualensis*, *Q. depressa*, *Q. eduardii*, *Q. hintonii*, *Q. jonesii*, *Q. mullerii*, *Q. sapotiifolia* y *Q. skinerii*. Por otro lado, las especies que registran valores atípicos dentro de la distribución altitudinal son *Q. acutifolia*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. crispifolia*, *Q. cualensis*, *Q. grahamii*, *Q. laurina*, *Q. rubramenta*, *Q. scytophylla*, *Q. urbanii* y *Q. uxoris* (figura 5).

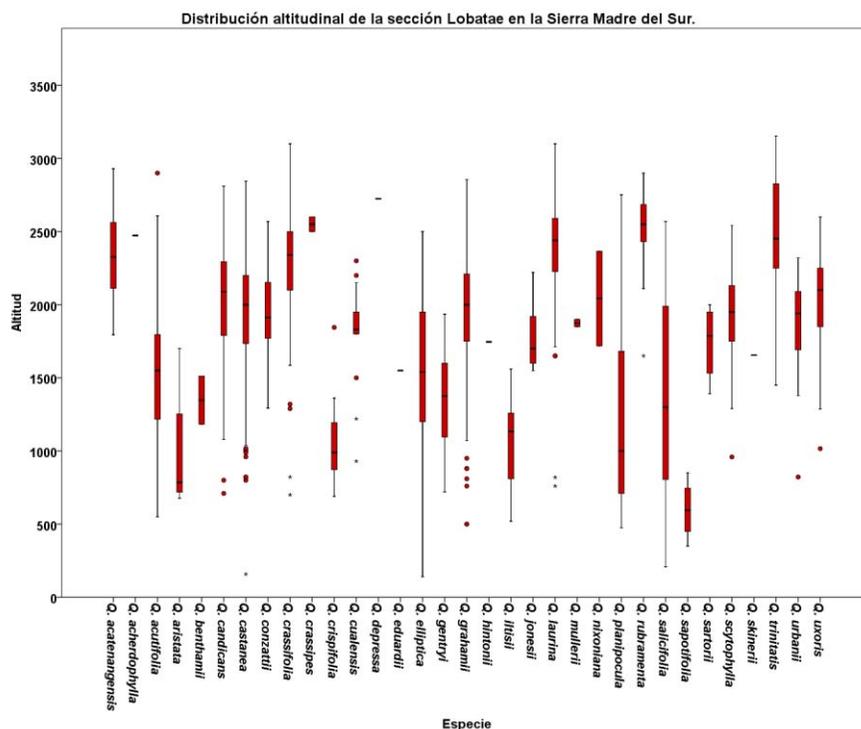


Figura 5. Distribución altitudinal de las especies de *Quercus* sección *Lobatae* en la Sierra Madre del Sur. Los círculos y asteriscos representan los valores atípicos.

Para la sección *Quercus*, las especies que presentan un intervalo altitudinal más amplio son *Q. corrugata*, *Q. frutex*, *Q. glabrescens*, *Q. glaucoides*, *Q. insignis*, *Q. laeta*, *Q. magnoliifolia*, *Q. martinezii*, *Q. peduncularis*, *Q. aff. resinosa*, *Q. polymorpha*, *Q. resinosa* y *Q. segoviensis*. Las especies con distribución más restringida altitudinalmente son *Q. deserticola*, *Q. greggii*, *Q. oleoides* y *Q. sebifera*. Asimismo, 10 especies presentan valores atípicos dentro de su distribución altitudinal, como *Q. corrugata*, *Q. deserticola*, *Q. glabrescens*, *Q. glaucescens*, *Q. liebmanii*, *Q. martinezii*, *Q. obtusata*, *Q. peduncularis*, *Q. polymorpha* y *Q. rugosa* (figura 6).

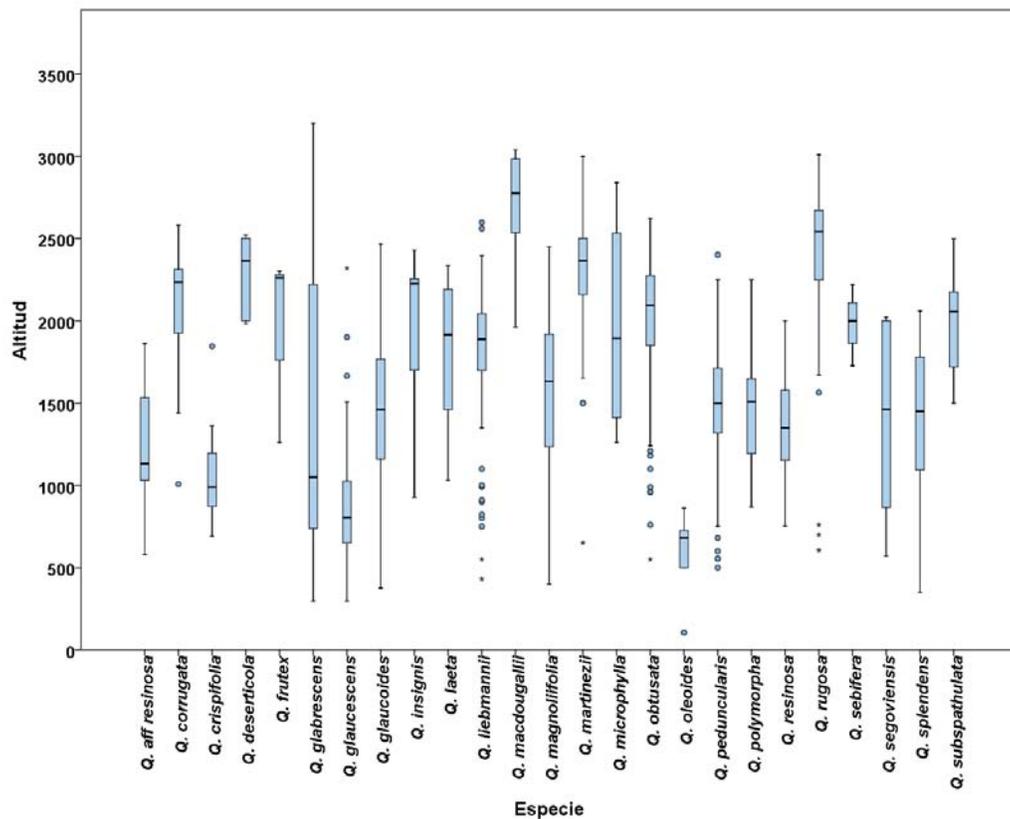


Figura 6. Distribución altitudinal de las especies de *Quercus* sección *Quercus* en la Sierra Madre del Sur. Los círculos y asteriscos representan los valores atípicos.

Patrones altitudinales

Con base en los datos altitudinales de las especies, el análisis de agrupamiento segregó a la SMS *sensu* INEGI (2001) en cinco pisos altitudinales con un coeficiente de similitud mayor a 0.4 y uno extremo que corresponde a las tierras de mayor elevación en este sistema montañoso (Figura 7).

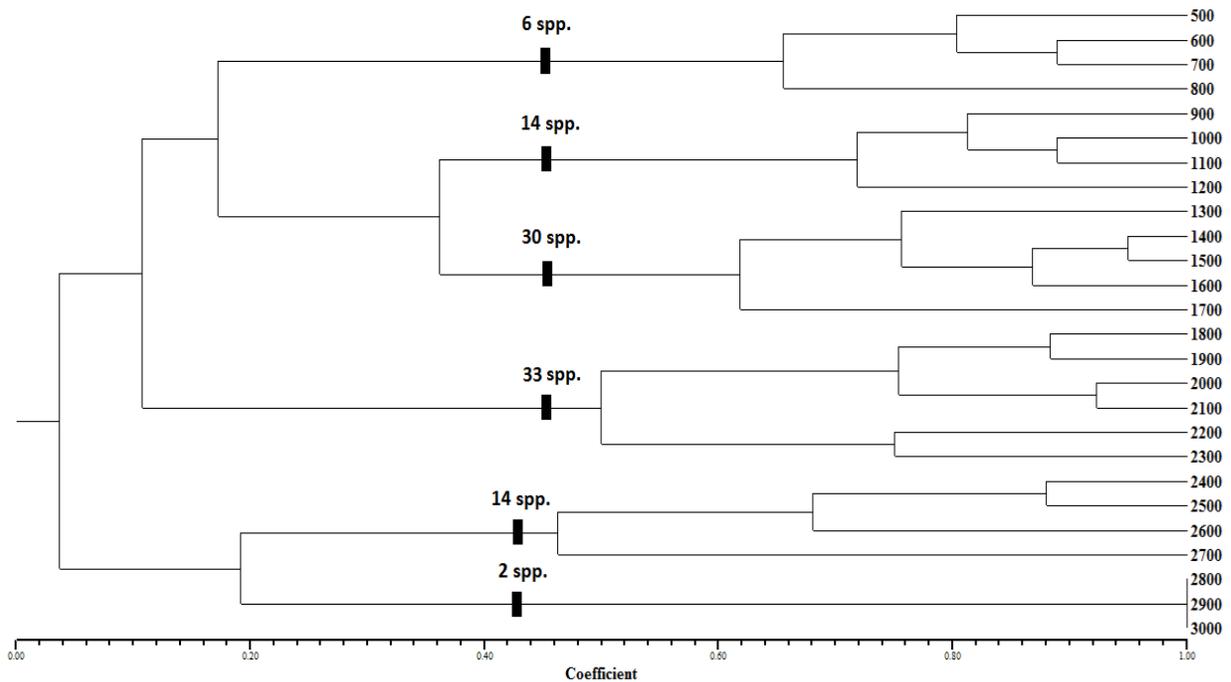


Figura 7. Zonificación altitudinal de la SMS con base en la distribución del género *Quercus*. Coeficiente de similitud: Sorensen-Dice. Método de agrupamiento UPGMA. $r = 0.87$

El primero de ellos corresponde a zonas con cotas altitudinales menores a los 900 msnm. Geográficamente, este piso altitudinal corresponde a la planicie costera del pacífico y a la Cuenca del Balsas. Sin embargo, también incluyen algunos bosques templados de la sierra El Tuito. Asimismo, en esta cota altitudinal se distribuyen especies como *Q. aristata* (exclusiva de los bosques templados de la sierra de El Tuito), *Q. glaucescens*, *Q. oleoides*, *Q. planipocula*, *Q. salicifolia* y *Q. sapotiifolia*, siendo *Q. oleoides* y *Q. sapotiifolia* especies exclusivas de esta cota altitudinal.

El segundo piso altitudinal corresponde a las elevaciones que van de los 900 hasta los 1200 msnm. En esta cota altitudinal se distribuyen 14 especies (*Q. acutifolia*, *Q. aristata*, *Q. crispifolia*, *Q. gentryi*, *Q. glaucescens*, *Q. glaucoides*, *Q. iltisii*, *Q. aff. resinosa*, *Q. planipocula*, *Q. resinosa*, *Q. salicifolia*, *Q. segoviensis*, *Q. splendens* y

Q. tuitensis), de las cuales dos son exclusivas de este intervalo altitudinal (*Q. crispifolia* y *Q. tuitensis*).

El tercer piso altitudinal comprende de los 1300 hasta los 1700 msnm, donde se registró una riqueza de 30 especies (*Q. acutifolia*, *Q. benthamii*, *Q. castanea*, *Q. eduardii*, *Q. elliptica*, *Q. frutex*, *Q. gentryi*, *Q. glaucoides*, *Q. hintonii*, *Q. iltisii*, *Q. insignis*, *Q. jonesii*, *Q. laeta*, *Q. liebmanii*, *Q. magnoliifolia*, *Q. microphylla*, *Q. nixoniana*, *Q. peduncularis*, *Q. aff. resinosa*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. planipocula*, *Q. polymorpha*, *Q. resinosa*, *Q. salicifolia*, *Q. sartorii*, *Q. sebifera*, *Q. segoviensis*, *Q. skinerii*, *Q. splendens*, *Q. subspathulata* y *Q. urbanii*). Siete especies son exclusivas de este piso altitudinal (*Q. benthamii*, *Q. eduardii*, *Q. hintonii*, *Q. peduncularis*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. polymorpha* y *Q. skinerii*).

El cuarto piso altitudinal se encuentra formado por las sierras que van de los 1800 hasta los 2300 msnm. En esta zona se registró la mayor riqueza de encinos, con 33 especies (*Q. acatenangensis*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. konzattii*, *Q. corrugata*, *Q. crassifolia*, *Q. cualensis*, *Q. depressa*, *Q. deserticola*, *Q. elliptica*, *Q. frutex*, *Q. glabrescens*, *Q. grahamii*, *Q. greggii*, *Q. insignis*, *Q. jonesii*, *Q. laeta*, *Q. laurina*, *Q. liebmanii*, *Q. magnoliifolia*, *Q. martinezii*, *Q. microphylla*, *Q. mullerii*, *Q. nixoniana*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa*, *Q. sartorii*, *Q. scytophylla*, *Q. sebifera*, *Q. segoviensis*, *Q. subspathulata*, *Q. urbanii* y *Q. uxoris*). Con 11 especies, es el piso altitudinal con la mayor cantidad de especies exclusivas (*Q. candicans*, *Q. konzattii*, *Q. corrugata*, *Q. cualensis*, *Q. depressa*, *Q. grahamii*, *Q. greggii*, *Q. mullerii*, *Q. obtusata*, *Q. scytophylla* y *Q. uxoris*).

El quinto piso altitudinal corresponde a las zonas por arriba de los 2400 y menores a los 2700 msnm. Tiene una riqueza de 14 especies (*Q. acatenangensis*, *Q. acherdophylla*, *Q. crassifolia*, *Q. crassipes*, *Q. deserticola*, *Q. glabrescens*, *Q. laurina*, *Q. macdougallii*, *Q. martinezii*, *Q. microphylla*, *Q. nixoniana*, *Q. rubramenta*, *Q. rugosa* y *Q. trinitatis*), con cuatro especies exclusivas (*Q. acherdophylla*, *Q. crassipes*, *Q. rubramenta* y *Q. trinitatis*). Además de estos cinco pisos altitudinales principales, existe un espacio altitudinal agrupados con un coeficiente de similitud

menor a 0.30 que geográficamente corresponde a las elevaciones por arriba de los 2800 msnm (*Q. macdougalii* y *Q. rugosa*), ninguna de ellas exclusiva de esta zona.

Con base en estos datos, el gráfico de dispersión muestra un comportamiento unimodal en la riqueza a través de los pisos altitudinales. Estos datos tienen un comportamiento ascendente, hasta alcanzar su punto máximo entre el piso altitudinal 3 y 4 (1300-2300 msnm) en el cual se registraron 31 y 33 especies respectivamente. A partir de este punto la gráfica tiene un comportamiento descendente hasta alcanzar el punto más bajo, en el piso altitudinal 6 con únicamente dos especies registradas (figura 8).

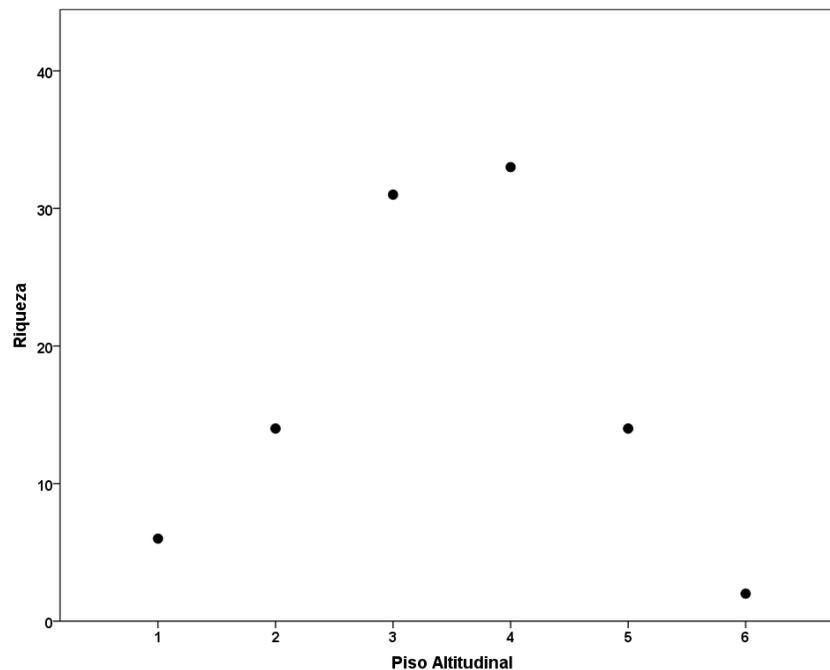


Figura 8. Distribución altitudinal de la riqueza de especies del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.

Análisis de relación de variables categóricas mediante Tablas de contingencia

La tabla 1 muestra las frecuencias observadas para cada cruce de variables. El piso altitudinal 1 registró cinco diferentes tipos de climas (árido, cálido, cálido húmedo, muy árido y semiárido), de los cuales el clima cálido es el más representativo con 62.4% de los casos, seguido del clima cálido húmedo con 10% de los casos

registrados. Asimismo, el piso altitudinal 2 registró siete diferentes climas (árido, cálido, cálido húmedo, muy árido, semiárido, semicálido húmedo y templado subhúmedo), siendo el clima cálido el mejor representado con 43.4 % de los casos, seguido del clima semicálido húmedo con 36.3 % de los casos. De igual forma, el piso altitudinal 3 registró siete climas (árido, cálido, semiárido, semiárido templado, semicálido húmedo, templado húmedo y templado subhúmedo) siendo el clima semicálido húmedo el de mayor frecuencia, con 62.8 % de los casos. Para el piso altitudinal 4 se reconocieron seis climas (árido, semiárido, semiárido templado, semicálido húmedo, templado húmedo y templado subhúmedo), siendo el clima semicálido húmedo el de mayor frecuencia con 47.5% de los casos, seguido del clima templado subhúmedo con 33.9%. Por otro lado, el piso altitudinal 5 registró únicamente tres climas (semiárido templado, templado húmedo y templado subhúmedo), siendo el clima templado subhúmedo el de mayor frecuencia, con 78.3% de los casos. Finalmente, el piso altitudinal 6 también registró tres climas (semifrío, templado húmedo y templado subhúmedo), siendo el de mayor frecuencia el templado subhúmedo, con 65.7% de los casos, seguido del clima semifrío (22.9%).

Tabla 1. Tabla de contingencia entre pisos altitudinales y tipos de clima.

Tabla cruzada Clima/Piso Altitudinal

		Piso Altitudinal					
		1	2	3	4	5	6
Clima	Árido						
	% dentro de Piso Altitudinal	5.9%	3.1%	4.1%	2.3%	0.0%	0.0%
	Cálido						
	% dentro de Piso Altitudinal	62.4%	43.4%	11.7%	0.0%	0.0%	0.0%
	Cálido húmedo						
	% dentro de Piso Altitudinal	10.0%	7.1%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
	Muy árido						
	% dentro de Piso Altitudinal	.6%	.4%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
	Semiárido						
	% dentro de Piso Altitudinal	21.2%	8.8%	9.0%	6.2%	0.0%	0.0%
	Semiárido templado						
	% dentro de Piso Altitudinal	0.0%	0.0%	.7%	4.5%	11.6%	0.0%
	Semicálido húmedo						
	% dentro de Piso Altitudinal	0.0%	36.3%	62.8%	47.5%	0.0%	0.0%
	Semifrío						
	% dentro de Piso Altitudinal	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	22.9%
	Templado húmedo						
	% dentro de Piso Altitudinal	0.0%	0.0%	6.2%	5.6%	10.1%	11.4%
	Templado subhúmedo						
	% dentro de Piso Altitudinal	0.0%	.9%	5.5%	33.9%	78.3%	65.7%
Total	% dentro de Piso Altitudinal	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%	100.0%

Para determinar si existe relación entre el tipo de clima y el piso altitudinal se realizó una prueba de chi-cuadrada, la cual parte del supuesto de que no existe relación entre las variables. Por lo tanto, con base en los resultados observados en la tabla 2 ($p < 0.05$), se puede rechazar la Hipótesis nula (H_0) e indicar que existe relación estadísticamente significativa entre los pisos altitudinales y el tipo de clima que se desarrolla en ellos. Este resultado sugiere que en función del piso altitudinal el tipo de clima predominante será diferente, lo cual influye en la distribución altitudinal del género *Quercus* a través de la SMS.

Tabla 2. Significancia estadística para la relación entre pisos altitudinales y climas.

	Valor	gl	Significación asintótica (bilateral)
Chi-cuadrada de Pearson	970.226 ^a	45	.000
Razón de verosimilitud	963.410	45	.000
N de casos válidos	822		
Coefficiente de contingencia	.736		.000
N de casos válidos	822		

A pesar de que la prueba de chi-cuadrada muestra relación entre los pisos altitudinales y el tipo de clima presente en cada uno de ellos; no determina la magnitud de dicha asociación. Por lo tanto, fue necesario obtener el coeficiente de contingencia para determinar la magnitud de dicha asociación, cuyo valor fue de 0.736, lo cual sugiere una asociación moderada alta entre los pisos altitudinales y el tipo de clima (Tabla 2).

Discusión

El género *Quercus* dentro de la SMS alcanza su mayor riqueza en el intervalo altitudinal entre los 1800 y 2300 msnm. Asimismo, la distribución altitudinal de la riqueza del género *Quercus* en la SMS presenta un comportamiento unimodal, el cual se ajusta con el patrón de una mayor riqueza a una altitud media (mid-elevation peaks) propuesta por McCain (2009) y retomada por McCain y Grytnes (2010).

Anteriormente, se ha propuesto que los patrones altitudinales en la riqueza de especies eran explicados por un conjunto de variables, como son los factores climáticos, la relación especie-área, la historia evolutiva y los procesos bióticos (McCain y Grytnes, 2010). Las hipótesis climáticas y espaciales se encuentran entre las causas principales para explicar este tipo de distribución de la riqueza. La hipótesis del dominio medio sugiere que este patrón es generado debido al incremento del solapamiento de los intervalos de las especies conforme se acerca al centro del área, debido a que los intervalos altitudinales están limitados por las elevaciones más altas y bajas en la región (Colwell y Lees, 2000; Sanders, 2002; Colwell *et al.*, 2004). La hipótesis del dominio medio se ajusta de mejor manera para aquellos grupos de especies que tienen intervalos altitudinales amplios, como es el

caso de 44 de las 59 especies de encinos presentes en la SMS *sensu* INEGI (2001), siendo únicamente *Q. acherdophylla*, *Q. benthamii*, *Q. crassipes*, *Q. cualensis*, *Q. deserticola*, *Q. depressa*, *Q. eduardii*, *Q. greggii*, *Q. hintonii*, *Q. jonesii*, *Q. mullerij*, *Q. oleoides*, *Q. sapotiifolia*, *Q. skinerii* y *Q. sebifera* las especies con intervalos altitudinales muy restringidos. Asimismo, McCain (2009) reportó que los patrones altitudinales en la riqueza de especies reflejan la ecología del grupo taxonómico, lo cual explicaría por qué el género *Quercus* encuentra en la cota altitudinal de los 1800 a 2300 msnm su mayor riqueza, ya que si bien es un género con una gran amplitud ecológica en México (Nixon, 2006), se trata de un género característico de las zonas montañosas de México.

A pesar de que la mayor riqueza de encinos se ubica entre los 1800 y 2300 msnm, existen especies que tienen su intervalo de distribución altitudinal por arriba o debajo de esta cota. Con base en nuestros resultados, el análisis de agrupamiento sugirió una zonificación altitudinal en seis pisos altitudinales para la SMS. Esta segmentación proporciona información sobre las afinidades ecológicas de las especies. Por ejemplo, dentro del piso altitudinal 1 se registran especies con afinidades a climas y vegetación tropicales, como es el caso de *Q. glaucescens*, *Q. crispifolia* y *Q. oleoides*. En contraste, especies con afinidades completamente templadas, como *Q. candicans*, *Q. scytophylla* y *Q. uxoris*, se distribuyen exclusivamente en el cuarto piso altitudinal.

El primer piso altitudinal corresponde a las zonas por debajo de los 900 msnm. A pesar de que INEGI (2001) incluye estas zonas como parte de la SMS, geográficamente, concuerda con la provincia costera del pacífico y con la Cuenca del Balsas (Rzedowski, 1978 y Ferrusquía-Villafranca. 1993). Esta zona presenta un coeficiente de similitud menor a 0.20 con el resto de los pisos altitudinales, lo cual sugiere un importante recambio de especies a partir de los 900 msnm. Asimismo, la tabla de contingencia entre pisos altitudinales y los tipos de clima mostró que esta zona tiene una mayor relación con los climas de tipo cálido, los cuales son característicos de bosques tropicales húmedos. Esto se ve reflejado en las especies características a este piso altitudinal, como lo son *Q. crispifolia*, *Q.*

glaucescens y *Q. oleoides*. Finalmente, considerando la baja riqueza de especies de encinos, la nula presencia de especies endémicas, el alto recambio de especies a partir de los 900 msnm y la alta relación que muestra este piso altitudinal con los climas de tipo cálido, se propone excluir esta región de la conceptualización de la SMS para futuros análisis para el género *Quercus*. De esta forma se delimitaría para el siguiente capítulo el límite inferior de la SMS para el género *Quercus* a los 900 msnm, excluyendo en medida de lo posible regiones como la Costa del Pacífico Mexicano y la Cuenca del Balsas.

El segundo piso altitudinal (900 a 1200 msnm) se trata propiamente de las zonas bajas de la SMS. Presenta una riqueza de 14 especies, siendo el único piso altitudinal en donde se desarrolla *Q. tuitensis*, especie endémica de la SMS (González-Villarreal, 2003). Este piso altitudinal registró un total de siete tipos de clima, desde climas cálidos hasta templados (donde quedan incluidos los encinares de la sierra El Tuito), lo cual sugiere que este piso altitudinal actúa como una zona de transición entre las especies con afinidades tropicales (*Q. crispifolia*, *Q. glaucescens*) características de la planicie costera del pacífico y especies de afinidades templadas (*Q. acutifolia*, *Q. aristata*, *Q. gentryi*, *Q. glaucescens*, *Q. iltisii*, *Q. aff. resinosa*, *Q. planipocula*, *Q. resinosa*, *Q. segoviensis*, *Q. splendens* y *Q. tuitensis*). Asimismo, este piso altitudinal resulta tener una mayor afinidad con el piso altitudinal 3, con un índice de 0.36; sin embargo, este valor sugiere un importante recambio de especies entre ambos pisos altitudinales. A partir de esta zona, existe un incremento considerable en la riqueza de especies de encinos pasando de 14 especies a 31 especies de *Quercus*.

A partir del cuarto piso altitudinal, existe un recambio drástico de especies que se ve reflejado con un índice de similitud más bajo (0.10) en relación con el resto de los pisos altitudinales. Asimismo, presenta la mayor cantidad de especies exclusivas para un piso altitudinal (11 spp.) y se concentra la mayor riqueza de encinos, razón por lo que se puede considerar como la zona núcleo para el género *Quercus* dentro la SMS. Esta región se caracteriza por tener una mayor relación con climas del tipo cálido subhúmedo, templado húmedo y templado subhúmedo. Estos climas son

característicos de bosque mesófilo de montaña, bosque de pino y pino-encino, tipos de vegetación donde se encuentra mejor representado el género en México.

A partir del piso altitudinal 5 (2400 a 2700 msnm) se observa un decremento en la riqueza específica de encinos, registrando únicamente 14 especies. Esta disminución en la riqueza probablemente se encuentre relacionado al incremento de bosques de pino a estas altitudes, debido a que estas comunidades vegetales en su gran mayoría se presentan como comunidades vegetales puras, es decir, dominadas por una sola especie (Rzedowski, 1978), lo que estaría influenciando la poca riqueza de especies de encinos en esta cota altitudinal.

Finalmente, los bajos valores de similitud inter-piso altitudinal (<0.4) sugieren la existencia de importantes zonas de recambio de especies de encinos a lo largo del gradiente altitudinal. Estas zonas de recambio ocurren en tres pisos altitudinales, la primera ocurre a partir de los 900 msnm, en donde cambia considerablemente la riqueza de especies y la afinidad ecológica que existe entre ambos pisos altitudinales. La segunda zona importante de recambio ocurre a los 1800 msnm, donde alcanza el punto máximo de riqueza altitudinal en la SMS. Finalmente, la tercera zona de recambio ocurre a los 2800 msnm, donde la riqueza de encinos disminuye considerablemente debido principalmente a la presencia de bosques de pino, ya que en muchos cerros de México a partir de los 2500 msnm dominan los bosques de pino en sus cumbres como principal tipo de vegetación (Rzedowski, 1978). Estas comunidades vegetales generalmente son monoespecíficas y la presencia de encinos disminuye considerablemente, lo cual probablemente explica este decremento en la riqueza de encinos en esta cota altitudinal. Con base en estos resultados, el recambio de especies (diversidad beta) a través del gradiente altitudinal es un factor que contribuye considerablemente a la alta riqueza del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.

CAPÍTULO II

Patrones de distribución, riqueza y endemismo del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur, México

Patrones de distribución, riqueza y endemismo del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur, México

Introducción

Se ha demostrado que los patrones en la diversidad de las especies no ocurren al azar, por lo que, en conjunto con los procesos asociados a ellos, han sido objeto de estudio a diferentes escalas (Myers y Giller, 1988; Koleff *et al.*, 2008). Myers y Giller (1988) mencionan que la biogeografía se ha desarrollado a través de dos ejes; uno es la definición de patrones y otro la identificación de procesos. Los patrones son observaciones que muestran arreglos no aleatorios y repetitivos (Grimm *et al.*, 2005). Mientras que los procesos se refieren a los agentes causales que han configurado dichos patrones; sin embargo, primero se requiere identificar el patrón y posteriormente averiguar sus fenómenos causales (Morrone y Escalante, 2009).

Determinar los patrones de distribución de las especies se ha convertido en el punto de partida para cualquier análisis biogeográfico. Myers y Giller (1988) refieren la existencia de tres niveles en los patrones biogeográficos; primarios, secundarios y terciarios. Dentro de los patrones primarios, se localizan los patrones de riqueza y endemismo. Escalante *et al.* (2003) mencionan que los patrones en la distribución de la riqueza, se refieren a la existencia de una tendencia geográfica que afecta al número de especies que existe en un territorio determinado. Por otra parte, el endemismo fue uno de los primeros patrones identificados.

De Candolle (1820) reconoció que la distribución de las especies no es azarosa, por lo que sugirió la existencia de regiones botánicas definidas por especies exclusivas a cada una de ellas. Resultado de este enfoque, existen dos tipos de análisis principales; el primero de ellos se basa en la delimitación de áreas con composiciones florísticas similares, es decir, considera similitudes bióticas entre áreas geográficas, llamadas regiones florísticas (análisis de modo Q) (Birks, 1976). El segundo considera las afinidades geográficas de los taxa y busca delimitar grupos de taxa que tengan distribuciones geográficas similares dentro del área bajo estudio, llamados elementos florísticos (análisis de modo R) (Birks, 1976).

Uno de los métodos que resulta más adecuado para evaluar los patrones biogeográficos es la regionalización, ya que permite determinar las similitudes y relaciones en función de la distribución geográfica de las especies, maximizando la homogeneidad intra-regiones y las diferencias inter-regiones (Kreft y Jetz, 2010). Una regionalización biogeográfica es un sistema jerárquico que sirve para categorizar áreas geográficas en respuesta a hechos históricos o a fuerzas físicas y/o biológicas en términos de su biota (Escalante, 2009; Kreft y Jetz, 2010). La regionalización proporciona marcos de referencia para muchas cuestiones, tanto en biogeografía histórica como ecológica (Morrone, 2009). La jerarquía en la regionalización de biotas en su nivel más alto incluye a los reinos, seguido de las regiones, dominios, provincias y distritos, siendo la unidad básica de estudio las provincias (Brown y Lomolino, 1998; Escalante, 2009).

A pesar de que tradicionalmente las delimitaciones biogeográficas han sido consideradas materia de la biogeografía histórica, también han cumplido propósitos pragmáticos en otras disciplinas (Kreft y Jetz, 2010). Recientemente, las regionalizaciones biogeográficas han representado marcos de referencia bastante útiles en aspectos de establecimiento de prioridades para la conservación, identificación de ensamblajes únicos e investigaciones macroecológicas, como lo es la riqueza de especies (Klerk *et al.*, 2002).

Una regionalización biogeográfica puede estar basada en discontinuidades o en atributos ecológicos relevantes del medio abiótico, en la estructura de la vegetación, discontinuidades de la composición taxonómica del ensamblaje de especies o la combinación e integración de estos factores (Kreft y Jetz, 2010). Las regionalizaciones biogeográficas basadas en la distribución de las especies, se remontan a los naturalistas del siglo XIX, cuando se comenzaban a describir los patrones globales de las zonas de vegetación o la relación entre el clima y la vida vegetal y animal (Kreft y Jetz, 2010). Sclater (1858) propuso la primera regionalización biogeográfica basada en la similitud de los ensamblajes faunísticos de las aves paseriformes. Posteriormente, Wallace (1876) modificó el esquema de Sclater, proponiendo así una regionalización global para mamíferos y 18 años más

tarde propuso una definición básica para las regiones biogeográficas de la tierra, basadas en distintos ensambles para especies de mamíferos.

Actualmente, uno de los métodos más ampliamente utilizado para definir las regionalizaciones biogeográficas es el análisis de agrupamiento (Sneath y Sokal, 1973; Kreft y Jetz, 2010). Dicho análisis proporciona un enfoque objetivo para la clasificación jerárquica, debido a que usa medidas cuantitativas de similitud entre áreas para revelar patrones naturales de distribución (López *et al.*, 2008). En general, estas medidas de similitud siguen el criterio de que entre mayor sea el número de taxones compartidos entre dos áreas geográficas, mayor es su similitud. No obstante, existe controversia acerca sobre cuál índice usar para determinado tipo de análisis (Murguía y Rojas, 2001). Sin embargo, Hubálek (1982) realizó un análisis en donde concluye que los índices de Jaccard, Sorensen-Dice, Kulezynski y Ochiai son los que se ajustan de mejor manera a ciertas premisas que propone como criterio de bondad. Asimismo, el método de agrupamiento UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), es uno de los métodos más comúnmente utilizado para analizar la información distribucional de los organismos (Márquez *et al.*, 2001; Moreno y Lobo, 2008; Kreft y Jetz, 2010; Moreno *et al.*, 2013; González-Orozco *et al.*, 2014). Sneath y Sokal (1973) y recientemente Kreft y Jetz (2010) han demostrado que el método UPGMA produce menos distorsión en relación con las similitudes originales que el ligamiento completo o individual y realiza mejores regionalizaciones biogeográficas que otros algoritmos (Moreno *et al.*, 2013).

El género *Quercus* resulta ser un modelo muy conveniente para regionalizar la Sierra Madre del Sur, ya que se trata de un género que cumple con los siguientes criterios propuestos por Halffter y Favila (1993) y retomados por Balleza *et al.* (2005). Se trata de un género bien representado y ampliamente distribuido en la SMS; tiene una gran importancia ecológica dentro del sistema donde se desarrolla (en términos de interacciones, biomasa, diversidad, formador y retenedor de suelo, y funciona como hábitat para una gran cantidad de especies); es de fácil recolección; el conocimiento taxonómico de las especies que se distribuyen en dicha

región es adecuado y es un género cuyo mayor centro de riqueza a nivel mundial se localiza en México.

El objetivo de este capítulo es identificar aquellas regiones que representan centros de riqueza, rareza y endemismo, así como analizar los patrones de distribución de las especies del género *Quercus*. Con los patrones se pretende proponer una regionalización hacia el interior de la Sierra Madre del Sur, con la finalidad de detectar distritos que sustenten su identidad con base en especies características de encinos. Asimismo, se obtendrá información complementaria a lo reportado por Torres-Miranda *et al.* (2011) y Rodríguez-Correa *et al.* (2015), la cual servirá como base para futuros estudios ecológicos, biogeográficos y de conservación para el género *Quercus*.

Método

Área de estudio. Para realizar los análisis biogeográficos se utilizó el polígono correspondiente a la provincia de la Sierra Madre del Sur *sensu* INEGI (2001) modificado con base en los resultados obtenidos en el capítulo uno. Este polígono tiene como modificación el límite inferior de la Sierra Madre del Sur a una cota altitudinal de 900 msnm, tratando así de evitar en lo posible la inclusión de elementos de la Cuenca del Balsas y la Planicie Costera del Pacífico. Debido a la modificación del límite inferior de la SMS, se decidió elaborar una nueva cuadrícula eliminando aquellos registros de encinos por debajo de los 900 msnm. Posteriormente, el tamaño de la nueva cuadrícula se determinó obteniendo el 10% de la distancia total de los puntos extremos conocidos para cada una de las especies y se utilizó el valor de la mediana de dichos valores como el tamaño de celda. De esta forma, el polígono modificado de la Sierra Madre del Sur fue dividido en 183 celdas de 37.41 x 37.41 km (figura 9).

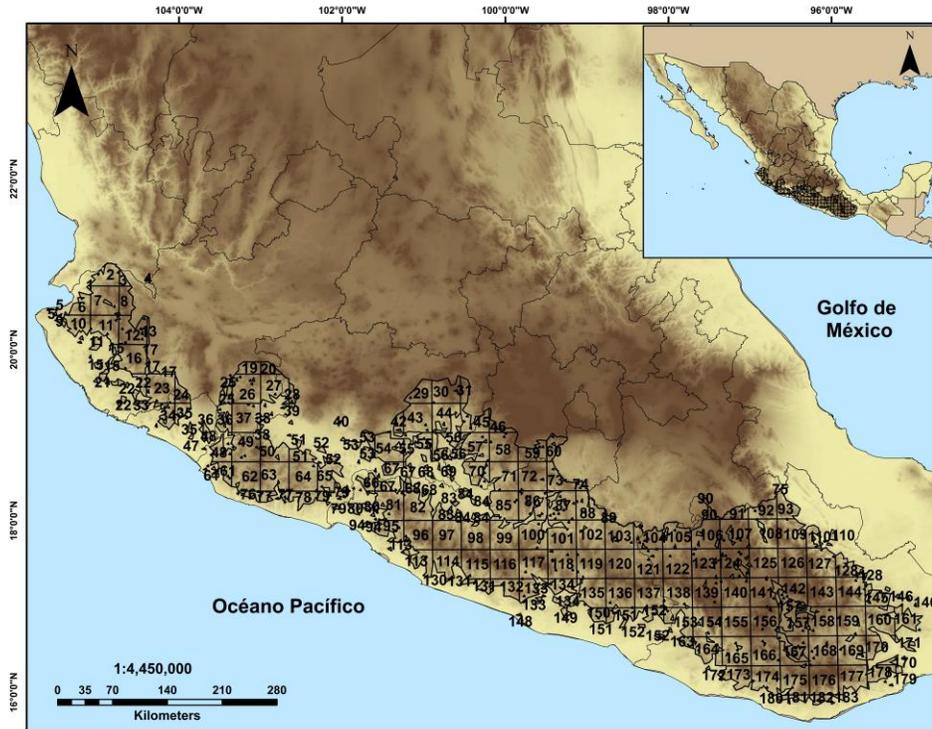


Figura 9. Ubicación y división de la zona de estudio. El polígono comprende desde los 900 msnm hasta los 3710 msnm.

Datos distribucionales

Debido a la modificación del polígono de la Sierra Madre del Sur, dos especies fueron excluidas (*Q. cortesii* y *Q. sapotiiifolia*), ya que no se contaban con registros por arriba de los 900 msnm para estas especies. Los datos de 57 especies de encinos fueron obtenidos a partir de la revisión de los ejemplares de las colecciones FCME, MEXU, IBUG e IEB. Asimismo, se revisaron trabajos taxonómicos y monografías relacionadas con el género *Quercus* (González-Villarreal, 1986; Bello y Labat, 1987; Valencia, 1995, 2004; González-Villarreal, 2003a, b; Valencia y Lozada, 2003; Valencia y Nixon, 2004; García-Mendoza y Meave, 2011; Valencia y Morales-Saldaña, 2016). Adicionalmente, aquellos ejemplares que contaban únicamente con localidad se les asignaron coordenadas geográficas. En total se obtuvieron 3155 registros de encinos para la Sierra Madre de Sur, distribuidos en 57 especies (Apéndice I), los cuales se capturaron en una base de datos. Estos datos se visualizaron utilizando un sistema de información geográfica.

Análisis de riqueza, rareza y endemismo

La riqueza fue medida como el número total de especies que se distribuyen en cada celda. Estos datos se presentaron en intervalos de clases mediante mapas de la zona de estudio. Para determinar la rareza se siguió el criterio propuesto por Crisp *et al.* (2001) empleando los índices de endemismo ponderado y el endemismo ponderado corregido. En primer lugar, se obtuvo el índice de Endemismo Ponderado (EP) por especie, se contabilizó el número de OGU's en las que se distribuye cada especie y posteriormente se ponderó por el inverso de su distribución, de tal forma que el valor máximo de EP para una especie sea de 1, para aquellas especies que únicamente se registraron en una OGU.

$$EP = \frac{1}{\text{Número de OGU's en que se distribuye x especie}}$$

Posteriormente, para obtener el valor de EP por OGU, se realizó una sumatoria de cada uno de los índices de EP por especie presente en cada OGU bajo análisis. Sin embargo, debido a la alta correlación que existe entre el EP y la riqueza, este índice únicamente se utilizó para obtener el índice de Endemismo Ponderado Corregido (EPC), el cual no se ve afectado por la riqueza, debido a la baja correlación que existe entre la riqueza y el EPC (Crisp *et al.*, 2001). Este índice de EPC resulta de la división del índice de EP y el número total de especies presentes en la OGU bajo análisis. De esta forma, se obtuvo el EPC para cada OGU al dividir el EP por OGU entre el número total de especies presentes en dicha OGU. De igual forma que los valores de riqueza, el EPC se presentó mediante intervalos de clases en mapas de la zona de estudio.

$$EPC = \frac{EP}{\text{riqueza total presente en la OGU}}$$

Finalmente, el endemismo fue medido como el número total de especies que han sido reportadas como endémicas para la SMS (González-Villarreal, 2003a, b;

Valencia y Lozada, 2003; Valencia, 2004) que se distribuyen en cada celda. Estos datos se presentaron en un mapa de la zona de estudio.

Debido a que los patrones espaciales observados mediante intervalos de clases pueden estar siendo ocasionado por procesos aleatorios, se realizó un análisis de punto caliente (Crisp *et al.*, 2010). Esta herramienta se ha utilizado para probar si los patrones geográficos de endemismo son aleatorios o si se pueden considerar como centros de endemismo (Crisp *et al.*, 2010). El análisis de punto caliente calcula el estadístico G_i^* de Getis-Ord y un valor asociado de Z y P para cada entidad (en este caso para cada OGU), los cuales indican si se puede rechazar la hipótesis nula de aleatoriedad espacial. Una OGU con un valor alto es interesante, pero es posible que no sea un punto caliente estadísticamente significativo. Para ser un punto caliente estadísticamente significativo, una entidad debe tener un valor alto y también estar rodeada por otras OGU's con valores altos. La suma local para una OGU y sus vecinos se compara proporcionalmente con la suma de todas las OGU's. Cuando la suma local es muy diferente de la esperada, y esa diferencia es demasiado grande como para ser el resultado de una opción aleatoria, se obtiene como consecuencia una puntuación Z estadísticamente significativa. Debido a que el valor p es una probabilidad, cuando el valor p es muy pequeño, significa que es muy poco probable que el patrón espacial observado se resultado de algún proceso aleatorio. En el caso de las puntuaciones z se tratan de desviaciones estándar, de tal forma que tanto las puntuaciones z como los valores p están asociadas a una distribución normal, por lo que las puntuaciones z muy altas asociadas a valores p muy pequeño se encuentran en las colas de la distribución normal, por lo que mientras más grande sea la puntuación Z mayor será la intensidad del agrupamiento (Getis y Ord, 1992; Ord y Getis, 1995).

Zonas de alto valor de riqueza y EPC

Después de detectar independientemente las regiones con valores elevados de riqueza y de EPC, se realizaron dos pruebas para localizar aquellas zonas que comparten tanto valores elevados de riqueza como de EPC. El primer método consistió en graficar mediante un gráfico de dispersión los valores de riqueza contra

los valores de EPC por OGU. Una vez realizado el gráfico de dispersión, se trazaron en el gráfico los valores de la mediana para ambos ejes. Esta división dio como resultado cuatro cuadrantes. Dentro del cuadrante superior derecho (corresponde a aquellas OGU's con valores de riqueza y EPC por arriba de la mediana) únicamente se tomaron en cuenta aquellas OGU's que claramente se alejaban en el cuadrante de todas las demás. El segundo método utilizado se fundamenta en el álgebra de mapas, el cual es un lenguaje diseñado para sistemas geográficos, basados en celdas (raster). En primer lugar, se obtuvieron los centroides de cada OGU junto con sus respectivos valores de riqueza y EPC para posteriormente elaborar mapas por medio de interpolaciones kriging. Una vez obtenidos los mapas, se transformaron a formato raster y se reclasificaron en dos categorías (1=Zonas estadísticamente no significativas de riqueza y EPC y 2= zonas estadísticamente significativas de alta riqueza y alto EPC). Mediante un operador booleano del módulo Map Algebra de la herramienta Spatial Analyst en el sistema de información geográfica, se superpusieron ambos mapas para detectar aquellas zonas en donde coincidían zonas de alta riqueza y zonas de alto EPC.

Análisis de distribución

Para categorizar de una manera cuantitativa si los encinos distribuidos en la Sierra Madre del Sur se consideran de amplia distribución o de distribución restringida, se llevó a cabo un análisis basado en la prueba de asociación del cuadrante de Olmstead-Tukey (1947) y Sokal y Rohlf (1981). En primer lugar, se graficó el número de registros por especie contra el número de OGU's en las que se distribuye cada especie. Posteriormente se dibujó la mediana para ambos ejes, con la finalidad de obtener cuatro cuadrantes. Esto da como resultado cuatro cuadrantes dentro del gráfico de dispersión, donde se pueden determinar dos grupos de especies: 1) especies de amplia distribución, que cuentan con un gran número de registros distribuidas en un gran número de OGU's (cuadrante superior derecho) y 2) especies de distribución restringida, que tienen un bajo número de registros distribuidos en un bajo número de OGU's (cuadrante inferior izquierdo). Esto bajo el supuesto de que la combinación de ambas variables puede ser indicadora de la amplitud distribucional de la especie.

Regionalización biogeográfica de la Sierra Madre del Sur con base en la distribución del género *Quercus*

Del total de OGU's en las que se dividió la Sierra Madre del Sur, 61 son celdas no informativas (no cuentan con registros del género *Quercus* dentro de sus límites). Para las 122 OGU's restantes se contabilizó el número de especies en cada una de ellas y se obtuvo el valor del segundo cuartil (Q_2), ya que este valor representa la mediana del conjunto de datos. Posteriormente, se fusionaron de manera latitudinal con su celda vecina, y si no la hubiese, longitudinalmente, todas aquellas OGU's que no contaran al menos con siete especies dentro de sus límites (valor de Q_2). Esto con la finalidad de eliminar la mayor cantidad de outliers presentes en el dendograma, propiciados por la desigual cantidad de registros de especies en cada una de las OGU's. Dicha fusión de celdas ocasionó un rearrreglo en 71 OGU's. Una vez definido el tamaño de celda, el número de OGU's y la composición de especies, se elaboró una matriz de presencia-ausencia, la cual se codificó de forma binaria de tal manera que las ausencias están expresadas como ceros (0) y las presencias como unos (1). Las columnas de la matriz contienen las OGU's y las filas las especies.

La matriz de similitud se obtuvo a partir de la matriz básica de datos empleando el módulo Similarity del programa NTSYSpc 2.11T (Rohlf, 2004), utilizando el índice de Sorensen-Dice. Posteriormente mediante un agrupamiento jerárquico (SAHN) y el uso del algoritmo UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), se sometió la matriz de similitud a un análisis de clasificación). Para evaluar en qué medida el dendograma refleja las relaciones originales de afinidad, se empleó una medida de bondad de ajuste, siendo uno de los más empleados el coeficiente de correlación cofenético. Se utilizó la opción cophenetic values del módulo clustering para obtener la matriz cofenética a partir de la matriz de similitud para posteriormente analizar ambas matrices con la opción Matrix Comparison plot del paquete NTSYSpc 2.11T

Resultados

Análisis de riqueza y de punto caliente

La figura 10 muestra los datos de riqueza para el género *Quercus*, agrupadas en cuatro intervalos de clase. El primero de ellos corresponde a zonas con nula riqueza de especies (no tienen registros de encinos dentro de sus límites). Estas zonas corresponden a los límites de la Sierra Madre del Sur con la Cuenca del Balsas (OGU's 51, 52, 54, 55, 56, 65, 70, 83, 87, 88), con la Planicie Costera del Pacífico (OGU's 15, 21, 33, 34, 35, 48, 71, 76, 77, 80, 149, 163) y con la Planicie Costera del Golfo (OGU's 110, 145, 161). El segundo y tercer intervalo corresponden a las regiones con baja (1-7 spp.) y moderada (8-14 spp) riqueza de encinos respectivamente. Finalmente, el cuarto intervalo corresponde a las zonas primarias o con valores elevados de riqueza de encinos (15-22 spp). Esta categoría agrupa cinco zonas primarias de riqueza de encinos (Tabla 3).

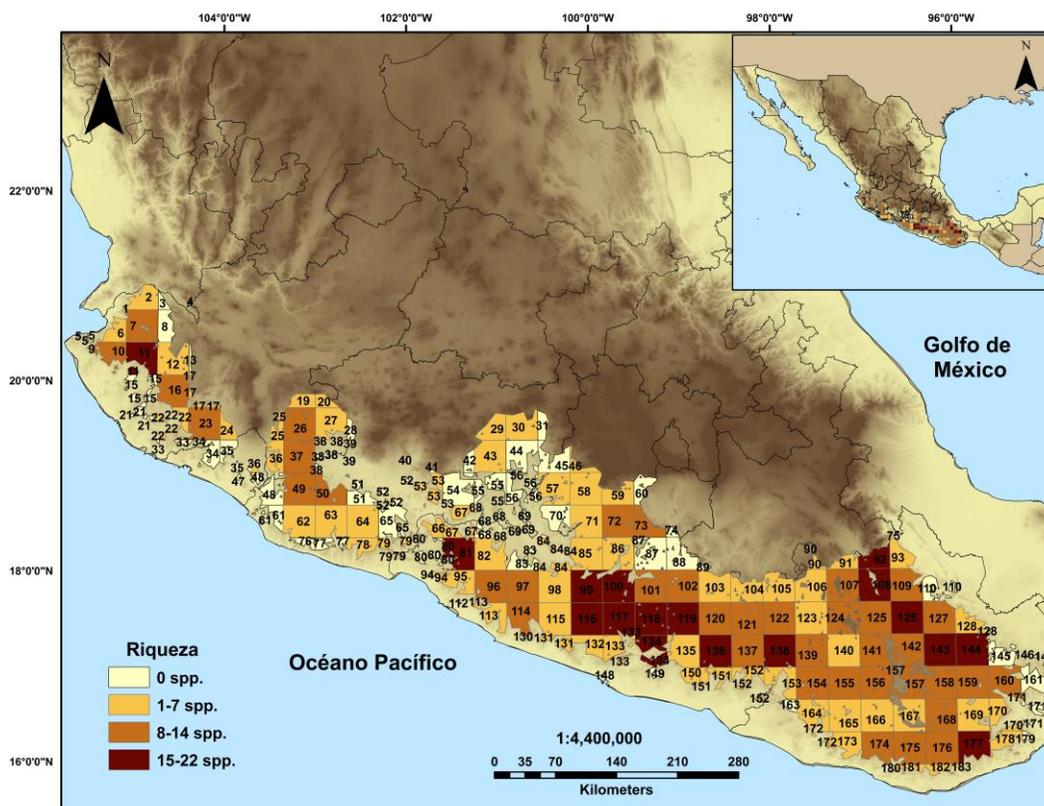


Figura 10. Valores de riqueza por OGU para el género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur.

Tabla 3. Zonas primarias de riqueza de encinos dentro de la Sierra Madre del Sur.

Zonas primarias	OGU's	Especies
Sierras del centro-este de Guerrero	99, 100, 116, 117, 118, 119, 134, 136	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. glaucoides</i> , <i>Q. glaucescens</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. insignis</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. liebmanii</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. martinezii</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. planipocula</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. aff. resinosa</i> , <i>Q. rubramenta</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. splendens</i> , <i>Q. subspathulata</i> , <i>Q. urbanii</i> , <i>Q. uxoris</i> . N= 26
Sierras del norte de Oaxaca	92, 108, 126, 143, 144	<i>Q. acatenangensis</i> , <i>Q. acherdophylla</i> , <i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. corrugata</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. depressa</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. glabrescens</i> , <i>Q. glaucescens</i> , <i>Q. glaucoides</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. liebmanii</i> , <i>Q. macdougallii</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. polymorpha</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. sebifera</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>Q. splendens</i> , <i>Q. trinitatis</i> . N= 29
Cerro Nube Flan	177	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. glabrescens</i> , <i>Q. glaucescens</i> , <i>Q. glaucoides</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. mullerii</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>Q. trinitatis</i> , <i>Q. uxoris</i> . N= 20
Sierra del suroeste de Zirandaro	81	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. glaucescens</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. martinezii</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. aff. resinosa</i> , <i>Q. planipocula</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. urbanii</i> , <i>Q. uxoris</i> . N= 16
Sierras de Talpa de Allende	11	<i>Q. aristata</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. eduardii</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. gentryi</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. iltisii</i> , <i>Q. insignis</i> , <i>Q. jonesii</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. resinosa</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. salicifolia</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. splendens</i> , <i>Q. uxoris</i> . N= 18

El análisis de punto caliente detectó una región continua estadísticamente significativa de riqueza. Este continuo se puede segregar en dos zonas. La primera de ellas corresponde a las sierras centro-este de Guerrero. Mientras que la segunda región abarca porciones de la región Sierra Norte, región Cañada, región de los Valles Centrales y región Sierra Sur del estado de Oaxaca (Figura 11).

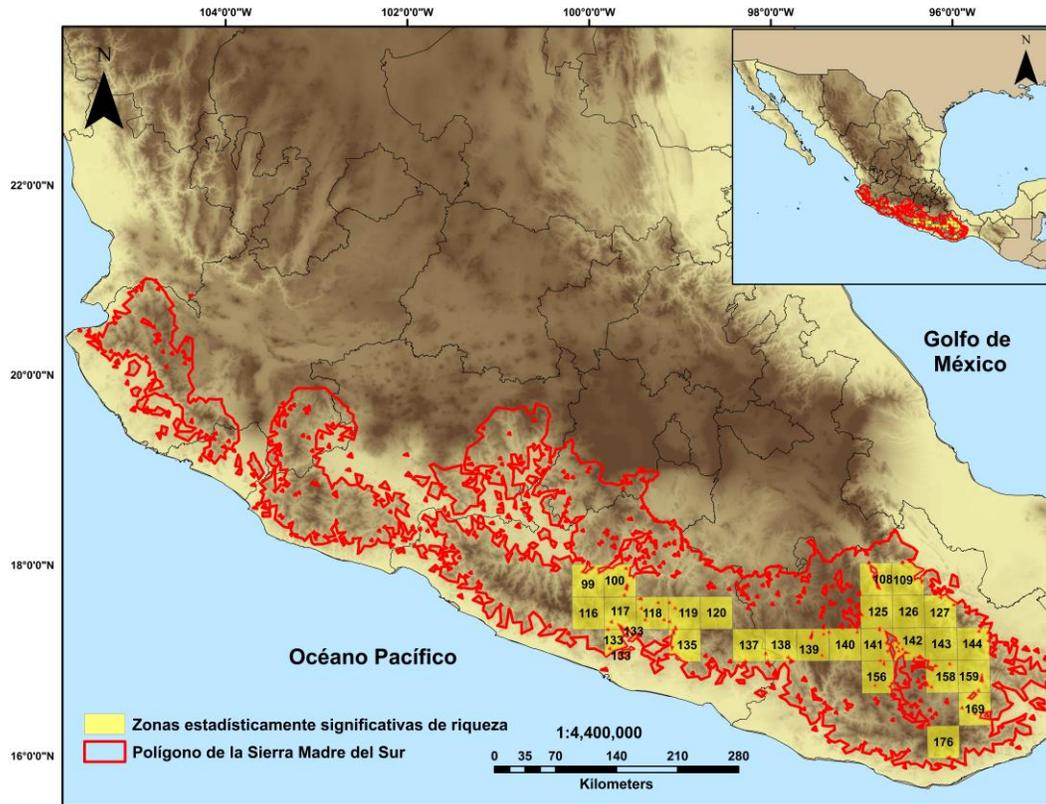


Figura 11. Centros de riqueza estadísticamente significativos ($P < 0.05$) en la Sierra Madre del Sur.

Análisis de riqueza por secciones taxonómicas

La riqueza de especies para la sección *Lobatae* se concentra en tres regiones (Tabla 4). La primera región corresponde a las sierras de Talpa y Mascota (Jalisco), la segunda zona se localiza en las sierras del centro-este de Guerrero (Cerro Teotepec, Sierras de Leonardo Bravo, General Heliodoro Castillo, Chilpancingo de los Bravo, Malinaltepec, Metlatónoc y Tlapa) y la tercera región corresponde a las sierras del centro-norte de Oaxaca (cerro del Águila, cerro Yatin y Cerro Zempoaltépetl) (Figura 12).

Tabla 4. Zonas con valores elevados de riqueza estadísticamente significativa para la sección *Lobatae*.

Centro de riqueza	OGU's	No. especies
Sierras Talpa-Mascota	7, 11	12
Sierras centro—este de Guerrero	99, 116, 117, 118, 119, 120, 135, 136, 137	12
Región centro-norte de Oaxaca	108, 109, 125, 126, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 155, 156, 158, 159, 176	18

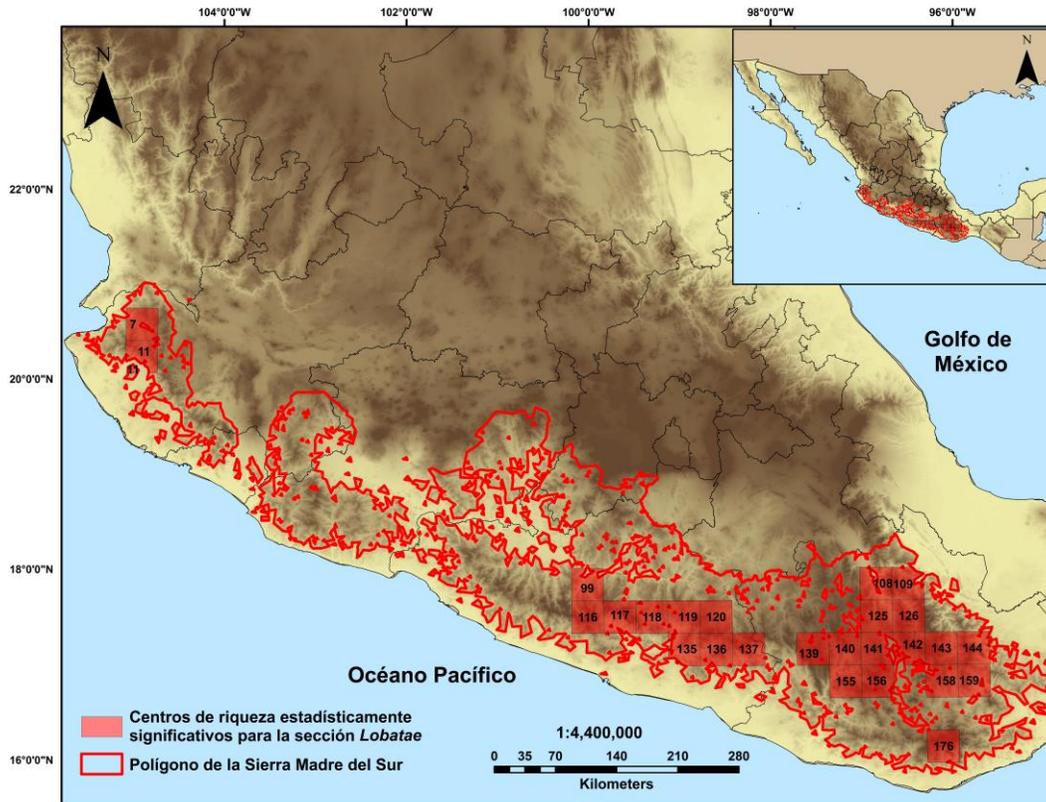


Figura 12. Centros de riqueza estadísticamente significativos para la sección *Lobatae*.

Por otra parte, para la sección *Quercus* (encinos blancos) se detectaron tres zonas primarias de riqueza (tabla 5). El primer centro de riqueza se localiza en la región centro y sureste de Guerrero, (Sierras de Acatepec, Apango, Chilapa de Álvarez, Leonardo Bravo, General Heliodoro Castillo, Huitziltepec, Xochipala). El segundo centro de riqueza se localiza en el estado de Oaxaca y corresponde a zonas de la Región Mixteca, Valles Centrales, Sierra Norte y Sierra Sur. Mientras que el tercer centro de riqueza corresponde a una única OGU localizada en los límites de Guerrero-Oaxaca y abarca sierras de las localidades de Putla Villa de Guerrero, San Miguel Cueva, Tilapa y Laguna (figura 13).

Tabla 5. Centros de riqueza estadísticamente significativa para la sección *Quercus*

Centro de riqueza	OGU's	No. especies
Sierras centro-este de Guerrero	99, 100, 101, 116, 117, 118, 119, 133, 135	13
Región centro-sur-norte de Oaxaca	91, 107, 108, 109, 124, 125, 126, 127, 140, 141, 142, 143, 156, 158, 169, 176	18
Límites Guerrero-Oaxaca	138	8

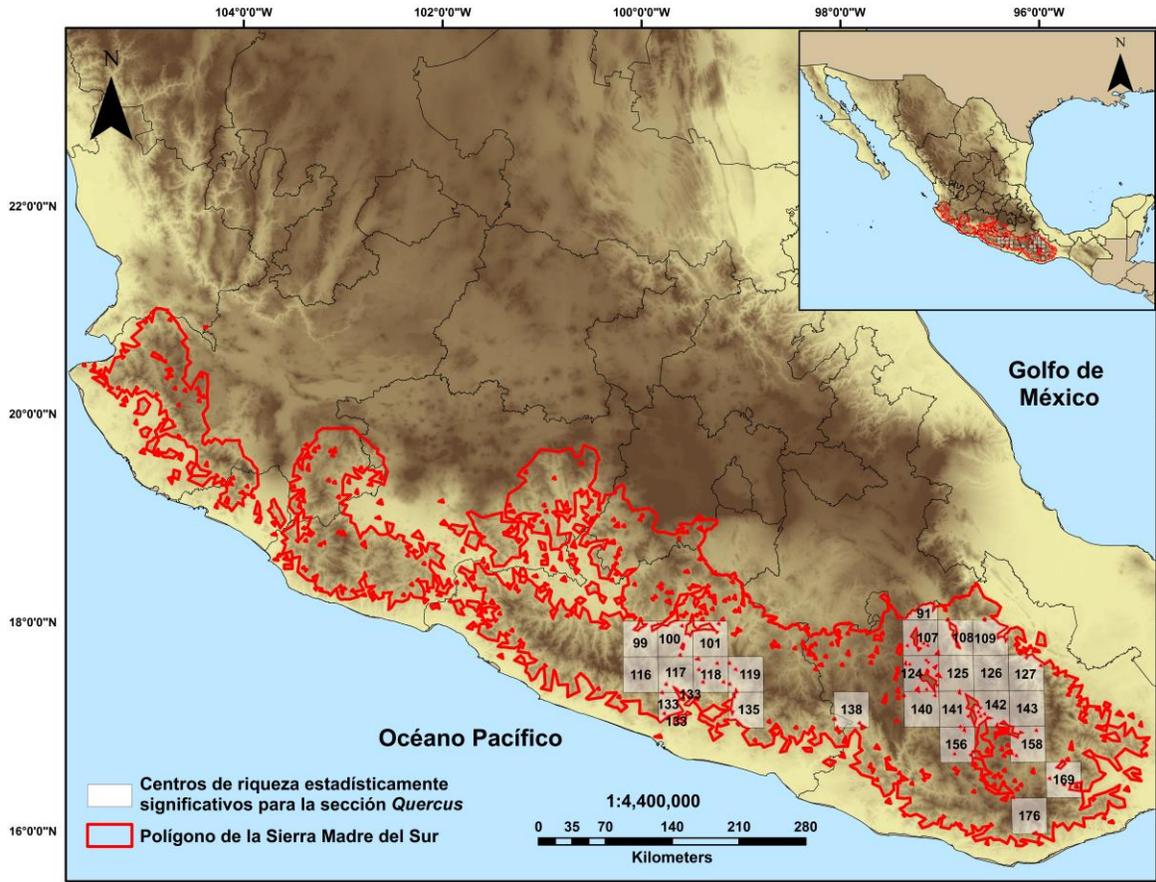


Figura 13. Centros de riqueza estadísticamente significativos para la sección *Quercus*.

Análisis de rareza

El análisis de rareza mediante endemismo ponderado corregido (EPC) detectó nueve especies (15.78%) del total que se distribuyen únicamente en una OGU, tres (5.26%) en dos OGU's y 16 que se distribuyen en 20 o más OGU's (tabla 6).

Tabla 6. Índices individuales de EPC para los encinos presentes en la SMS.

Especie	EPC	Especie	EPC	Especie	EPC
	Individual		Individual		Individual
<i>Q. acherdophylla</i>	1	<i>Q. acatenangensis</i>	0.2	<i>Q. splendens</i>	0.05555556
<i>Q. benthamii</i>	1	<i>Q. aristata</i>	0.1666666	<i>Q. conzattii</i>	0.05
<i>Q. cualensis</i>	1	<i>Q. corrugata</i>	0.1666666	<i>Q. glaucescens</i>	0.04347826
<i>Q. depressa</i>	1	<i>Q. crispifolia</i>	0.1666666	<i>Q. rugosa</i>	0.03333333
<i>Q. eduardii</i>	1	<i>Q. deserticola</i>	0.1666666	<i>Q. laurina</i>	0.02777778
<i>Q. hintonii</i>	1	<i>Q. insignis</i>	0.1666666	<i>Q. liebmanii</i>	0.02777778
<i>Q. mullerii</i>	1	<i>Q. polymorpha</i>	0.1666666	<i>Q. crassifolia</i>	0.02439024
<i>Q. skinerii</i>	1	<i>Q. resinosa</i>	0.1666666	<i>Q. scytophylla</i>	0.02380952
<i>Q. tuitensis</i>	1	<i>Q. subspathulata</i>	0.1666666	<i>Q. grahamii</i>	0.02222222
<i>Q. crassipes</i>	0.5	<i>Q. iltisii</i>	0.1428571	<i>Q. candicans</i>	0.02173913
<i>Q. microphylla</i>	0.5	<i>Q. rubramenta</i>	0.125	<i>Q. peduncularis</i>	0.02173913
<i>Q. pinnativenulosa</i>	0.5	<i>Q. gentryi</i>	0.1111111	<i>Q. glaucoides</i>	0.0212766
<i>Q. frutex</i>	0.333	<i>Q. aff resinosa</i>	0.0909090	<i>Q. acutifolia</i>	0.02
<i>Q. sartorii</i>	0.333	<i>Q. urbanii</i>	0.0909090	<i>Q. obtusata</i>	0.01886792
<i>Q. sebifera</i>	0.333	<i>Q. trinitatis</i>	0.0833333	<i>Q. magnoliifolia</i>	0.01851852
<i>Q. jonesii</i>	0.25	<i>Q. glabrescens</i>	0.0769230	<i>Q. castanea</i>	0.01724138
<i>Q. macdougallii</i>	0.25	<i>Q. salicifolia</i>	0.0769230	<i>Q. elliptica</i>	0.01666667
<i>Q. nixoniana</i>	0.25	<i>Q. martinezii</i>	0.0714285		
<i>Q. planipocula</i>	0.25	<i>Q. uxoris</i>	0.0714285		
<i>Q. segoviensis</i>	0.25	<i>Q. laeta</i>	0.0555555		

Con base en estos índices se obtuvieron los valores de EPC para cada una de las OGU's. En la figura 14 se puede observar que las celdas con los valores más elevados de EPC (OGU's 10, 58 y 91) se encuentran distribuidas de manera disyunta. La OGU con el valor de EPC más alto es la celda 91 (0.3333), ubicada en la región norte de Oaxaca, seguida de la 58 (0.3014) en el sureste de Jalisco y la 10 (0.2649) en el oeste de Jalisco.

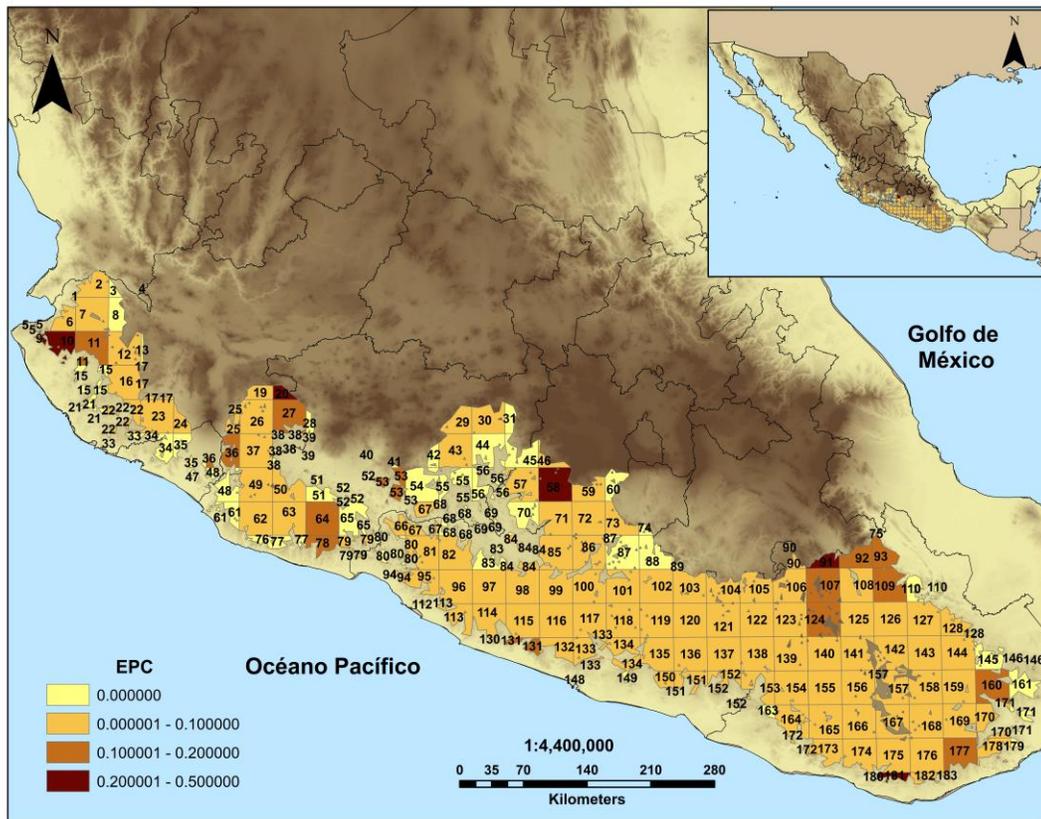


Figura 14. Valores de EPC por OGU para la Sierra Madre del Sur.

Adicionalmente, se puede encontrar un grupo secundario de OGU's con valores de EPC entre 0.10 y 0.20, ubicados en Jalisco, Michoacán y Oaxaca. El resto de las celdas registran valores bajos de EPC y corresponden a las sierras de Guerrero, sierra sur de Oaxaca, Sierra de Coalcomán y sierra de Manantlán.

El análisis de punto caliente detectó tres zonas con valores elevados y estadísticamente significativos de EPC (tabla 7). El primero de ellos se localiza en las sierras occidentales de Jalisco (OGU's 6, 10, 11), el segundo se localiza en la región sureste de Jalisco (OGU's 17, 27) y, finalmente, el tercer grupo se ubica en la región N de Oaxaca (OGU's 90, 93, 107, 108) (Figura 15).

Tabla 7. Zonas con valores elevados y estadísticamente significativos de EPC en la Sierra Madre del Sur.

Centro de EPC	OGU's	Especies
Sierras occidentales de Jalisco	6,10,11	<i>Q. aristata</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. cualensis</i> , <i>Q. eduardii</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. gentryi</i> , <i>Q. glaucescens</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. iltisii</i> , <i>Q. insignis</i> , <i>Q. jonesii</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. resinosa</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. salicifolia</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. splendens</i> , <i>Q. tuitensis</i> , <i>Q. uxoris</i>
Sierra del noreste de Tamazula de Gordiano y Sierra de Manuel Dieguez	19, 20, 27	<i>Q. gentryi</i> , <i>Q. magnoliifolia</i>
Sierras del norte de Oaxaca	90, 91, 92, 93, 107, 108	<i>Q. acatenangensis</i> , <i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. deserticola</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. frutex</i> , <i>Q. glabrescens</i> , <i>Q. glaucoides</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. laeta</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. liebmanii</i> , <i>Q. magnoliifolia</i> , <i>Q. hamifolia</i> , <i>Q. microphylla</i> , <i>Q. obtusata</i> , <i>Q. peduncularis</i> , <i>Q. pinnativenulosa</i> , <i>Q. rugosa</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. sebifera</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>Q. splendens</i> , <i>Q. trinitatis</i>

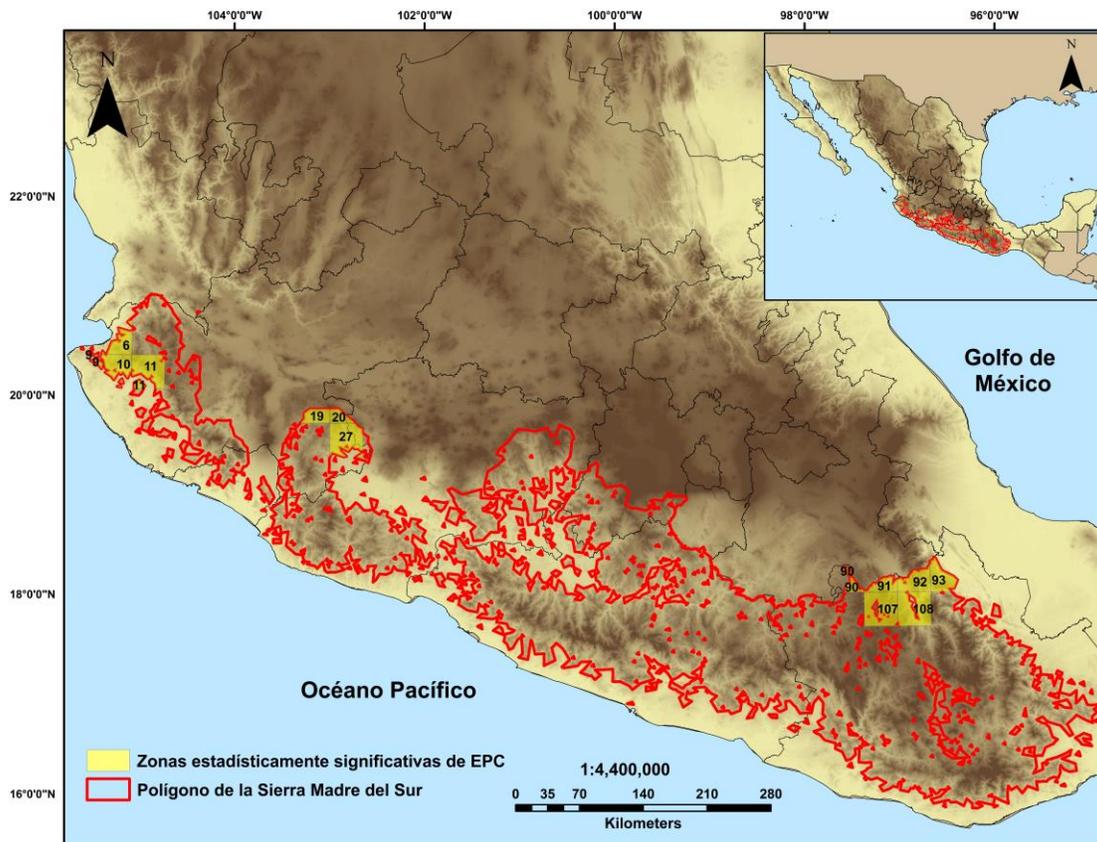


Figura 15. Centros de rareza estadísticamente significativos en la SMS.

Riqueza de especies endémicas

De las 57 especies distribuidas en la SMS, únicamente nueve se consideran endémicas estrictas ya que no se distribuyen fuera de este sistema montañoso (*Q. cualensis*, *Q. iltisii*, *Q. macdougalii*, *Q. mulleri*, *Q. nixoniana*, *Q. rubramenta*, *Q.*

salicifolia, *Q. tuitensis* y *Q. uxoris*). Esta cifra sugiere un nivel bajo de endemismo estricto del género *Quercus* para la Sierra Madre del Sur ya que del total de OGU's, únicamente 32 cuentan con especies endémicas dentro de sus límites. Asimismo, la ubicación de las especies endémicas no se distribuye de manera homogénea ya que se concentran en tres principales zonas:

- 1) Sierra El Tuito y El Cuale: Se localizan cuatro especies endémicas (*Q. cualensis*, *Q. iltisii*, *Q. salicifolia* y *Q. tuitensis*).
- 2) Sierra de Manantlán: En esta sierra se distribuyen tres especies endémicas (*Q. iltisii*, *Q. salicifolia* y *Q. uxoris*)
- 3) Sierra de San Miguel Totoloapan, Atoyac de Álvarez y General Heliodoro Castillo: En esta zona se localizan tres especies endémicas (*Q. rubramenta*, *Q. salicifolia* y *Q. uxoris*).

Las 27 OGU's restantes tienen únicamente de una a dos especies endémicas dentro de sus límites. Estas OGU's se distribuyen de manera disyunta en los estados de Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca (Figura 16).

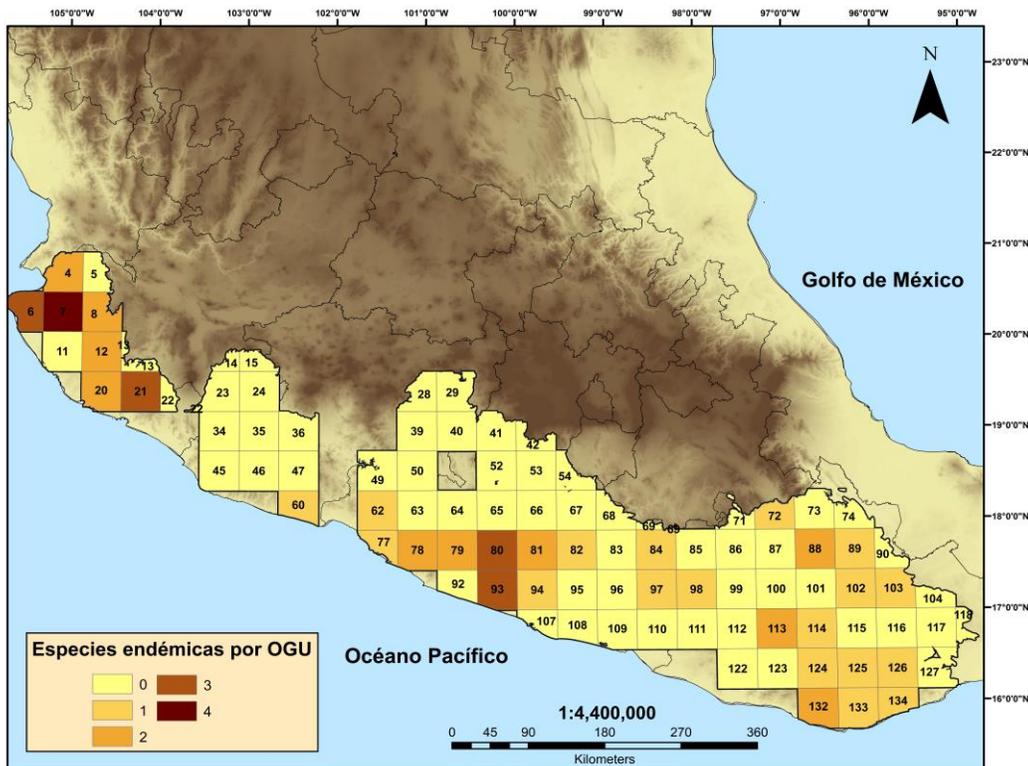


Figura 16. Distribución de la riqueza de especies endémicas en la SMS.

Zonas con altos valores de riqueza y EPC

Una vez detectadas las zonas de alto valor de riqueza y EPC, se analizaron dichos datos mediante un gráfico de dispersión. La figura 17 muestra tres grupos de OGU's con diferentes valores de riqueza y EPC.

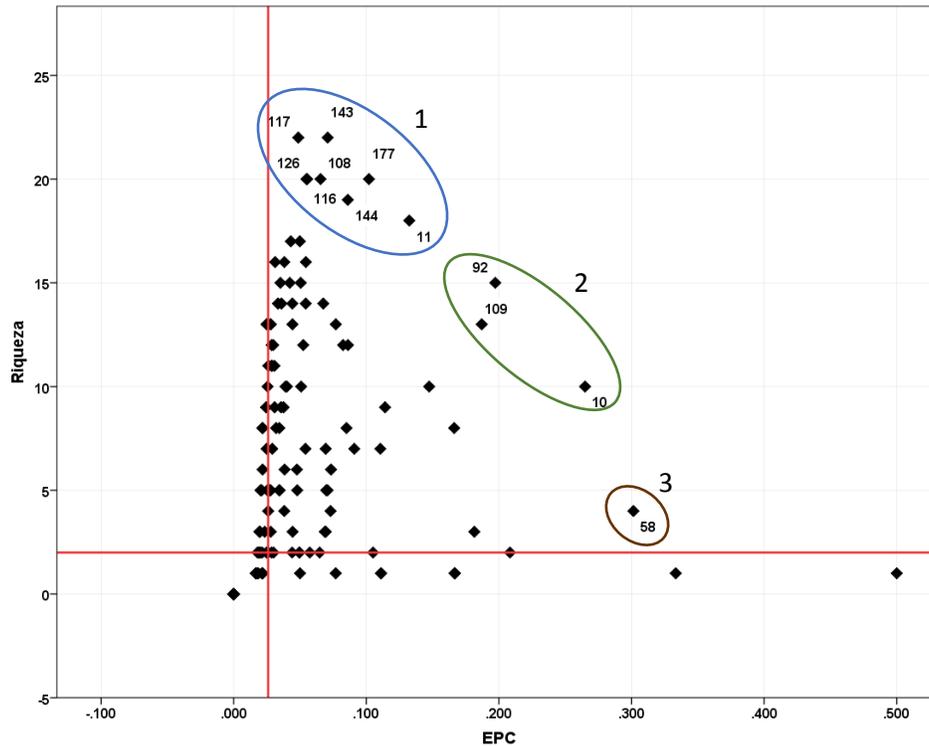


Figura 17. Relación de riqueza y EPC entre OGU's de la Sierra Madre del Sur.

- 1) OGU's con bajos valores de EPC y altos valores de riqueza: Este grupo lo forman las OGU's 117, 143, 177, 128, 108, 116, 144, 11. Geográficamente se ubican en las sierras de Jalisco, Guerrero y Oaxaca.
- 2) OGU's con valores moderados de riqueza y EPC: Se encuentra formado por las OGU's 92, 109, 10. Corresponden a la sierra El Tuito y a la porción más septentrional de la sierra norte de Oaxaca.
- 3) OGU's con valores altos de riqueza y EPC: Formado únicamente por la OGU 58 que corresponde a la porción sur del estado de Michoacán.

Por otra parte, el mapa obtenido mediante algebra de mapas, muestra una única región con valores altos tanto de riqueza como de EPC. Dicho territorio se localiza en la zona norte de Oaxaca, que pertenece a la región cañada (Concepción Papalo,

Huautla de Jiménez, San Andrés Teotilápan, San Juan Tepeuxila, San Lucas Zoquiapam, San Miguel Santa Flor, San Pedro Jocotipac, Santa María Ixcatlán, Santa María Teopoxco) (Figura 18), que a su vez corresponden a porciones de las OGU's 92, 93, 108 y 109.

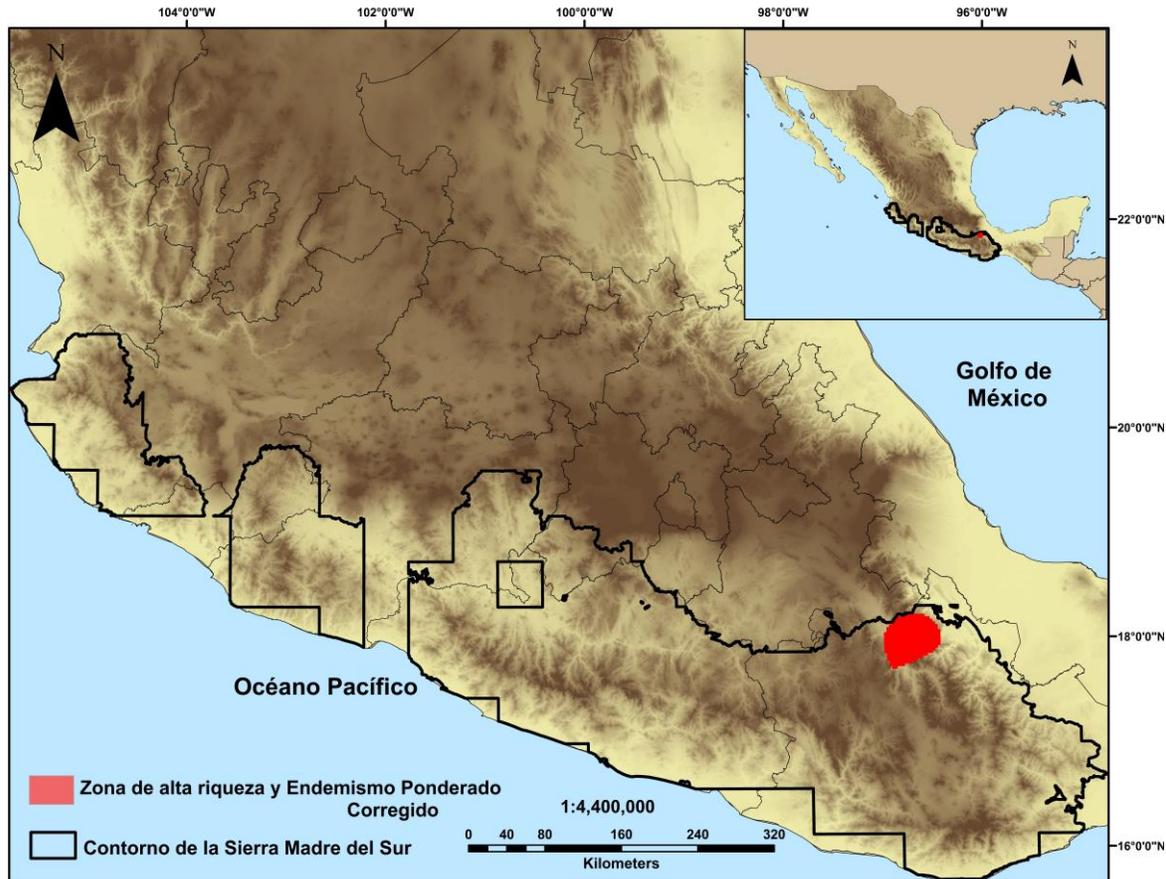


Figura 18. Zona de convergencia (elevados valores de riqueza y EPC) para el género *Quercus* en la SMS.

Análisis de distribución

El análisis de distribución detectó dos grupos principales. El primero de ellos lo componen 28 especies y corresponde a las especies ampliamente distribuidas (cuadrante superior derecho) (Figura 19), mientras que el segundo grupo está formado por 31 especies y corresponde a las especies de distribución restringida o raras (cuadrantes superior izquierdo) (Figura 20). Asimismo, dentro del grupo de especies de distribución restringida se pueden identificar dos grupos de especies: 1) endémicas estrictas de la SMS (su distribución se restringe únicamente dentro

de la SMS) y 2) especies periféricas (son especies que encuentran una mayor amplitud en su distribución fuera de la SMS). Dentro del primer grupo se encuentran *Q. cualensis*, *Q. macdougallii*, *Q. mullerii*, *Q. nixoniana* y *Q. tuitensis*. El grupo de especies periféricas se encuentra formado por *Q. acatenangensis*, *Q. acherdophylla*, *Q. aristata*, *Q. benthamii*, *Q. crassipes*, *Q. depressa*, *Q. deserticola*, *Q. eduardii*, *Q. frutex*, *Q. hintonii*, *Q. greggi*, *Q. jonesii*, *Q. microphylla*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. sartorii*, *Q. sebifera* y *Q. segoviensis*.

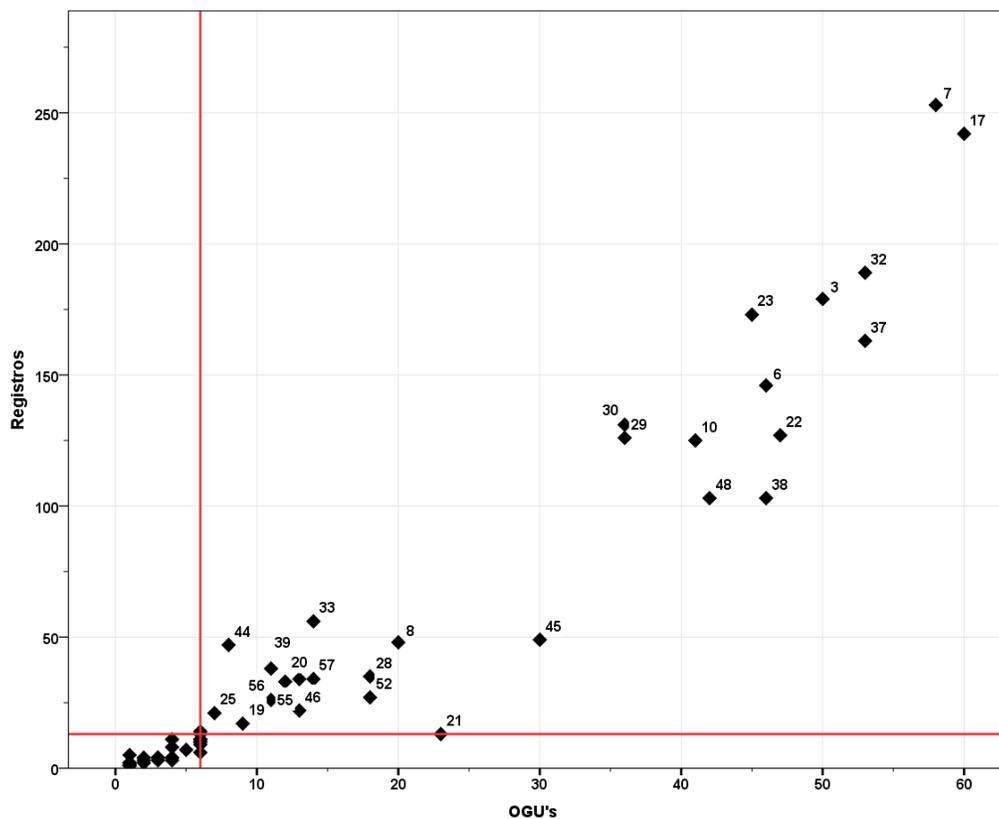


Figura 19. Especies de amplia distribución dentro de la SMS (cuadrante superior derecho).

3= *Q. acutifolia*, 6= *Q. candicans*, 7= *Q. castanea*, 8= *Q. conzattii*, 10= *Q. crassifolia*, 17= *Q. elliptica*, 19= *Q. gentryi*, 20= *Q. glabrescens*, 21= *Q. glaucescens*, 22= *Q. glaucoides*, 23= *Q. grahamii*, 25= *Q. iltisii*, 28= *Q. laeta*, 29= *Q. laurina*, 30= *Q. liebmanii*, 32= *Q. magnoliifolia*, 33= *Q. martinii*, 37= *Q. obtusata*, 38= *Q. peduncularis*, 39= *Q. aff resinosa*, 44= *Q. rubramenta*, 45= *Q. rugosa*, 46= *Q. salicifolia*, 48= *Q. scytophylla*, 52= *Q. splendens*, 55= *Q. trinitatis*, 56= *Q. urbanii*, 57= *Q. uxoris*

Además, siete especies no se pudieron categorizar, como es el caso de *Q. aristata*, *Q. corrugata*, *Q. crispifolia*, *Q. deserticola*, *Q. greggi*, *Q. polymorpha*, *Q. resinosa* y *Q. subspathulata*. Estas especies se localizan en los límites de los cuadrantes, lo que complica asignar a un grupo definido (figura 20).

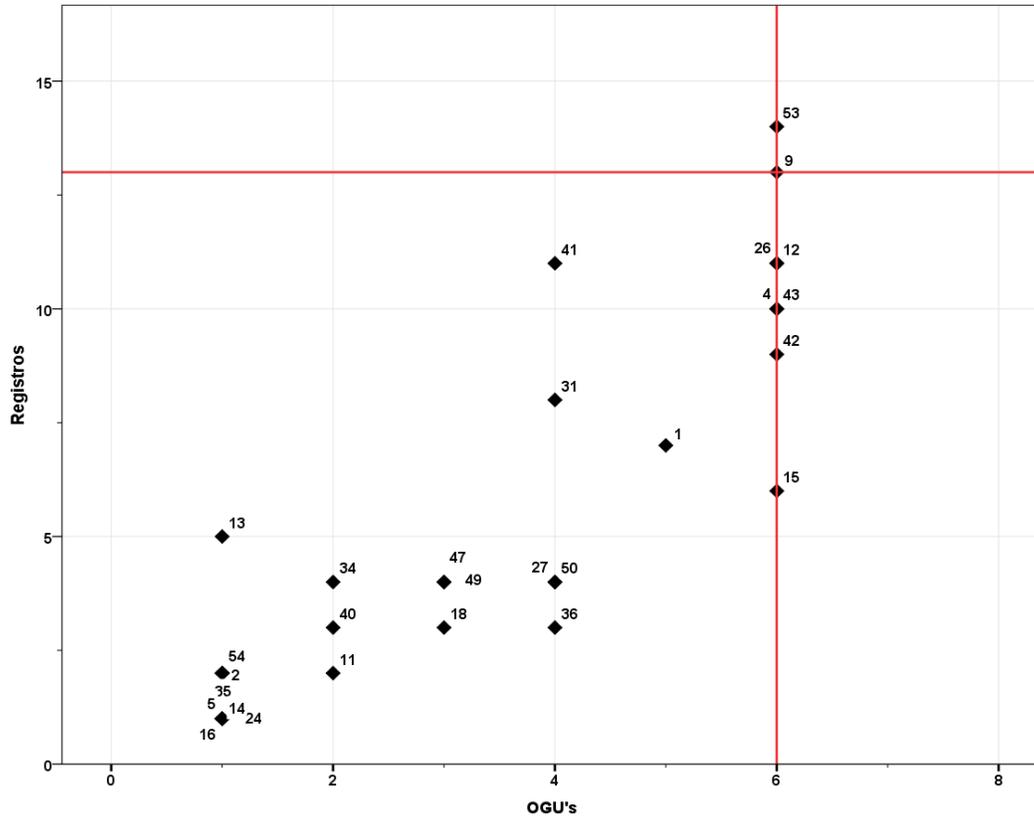
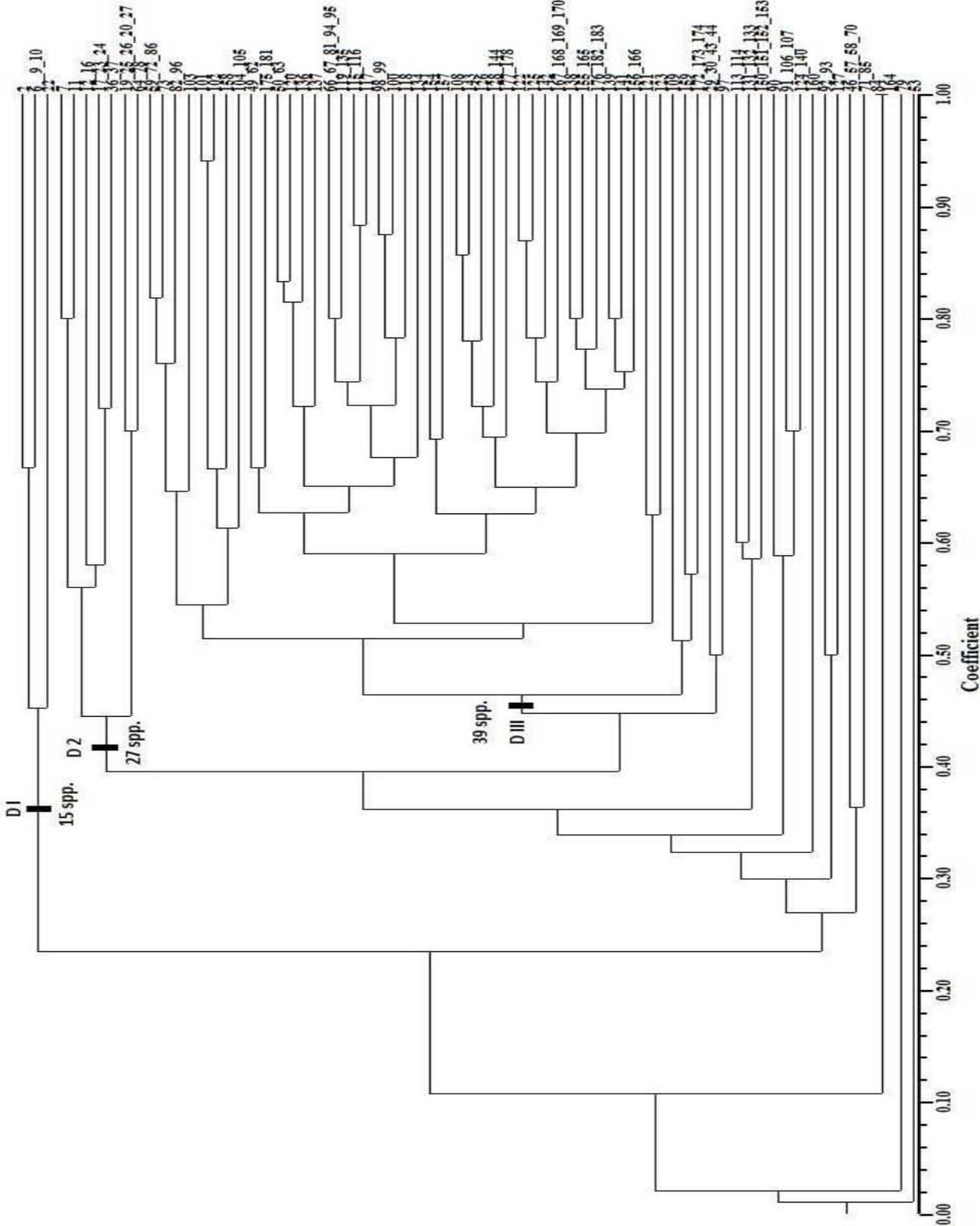


Figura 20. Especies de distribución restringida dentro de la SMS (cuadrante inferior izquierdo).
1 = *Q. acatenangensis*, 2 = *Q. acherdophylla*, 4 = *Q. aristata*, 5 = *Q. benthamii*, 9 = *Q. corrugata*, 11 = *Q. crassipes*, 12 = *Q. crispifolia*, 13 = *Q. cualensis*, 14 = *Q. depressa*, 15 = *Q. deserticola*, 16 = *Q. eduardii*, 18 = *Q. frutex*, 24 = *Q. hintonii*, 25 = *Q. greggii*, 26 = *Q. insignis*, 27 = *Q. jonesii*, 31 = *Q. macdougallii*, 34 = *Q. microphylla*, 35 = *Q. mullerii*, 36 = *Q. nixoniana*, 37 = *Q. mulleri*, 40 = *Q. pinnativenulosa*, 41 = *Q. planipocula*, 42 = *Q. polymorpha*, 43 = *Q. resinosa*, 47 = *Q. sartorii*, 49 = *Q. sebifera*, 50 = *Q. segoviensis*, 53 = *Q. subspathulata*, 54 = *Q. tuitensis*

Regionalización de la Sierra Madre del Sur

La similitud en la flora de encinos entre las OGU's en que se dividió la Sierra Madre del Sur, permitió detectar tres grupos principales. Con base en su ubicación por debajo del nivel de provincia, serán considerados como distritos (Balleza *et al.* 2005 y Escalante, 2009), formados por OGU's que comparten 40% o más de similitud y tres subdistritos, formados por OGU's que comparten 30% o más de similitud (Figura 21).

Figura 21. Dendograma de similitud para las OGU's en las que se dividió la Sierra Madre del Sur. D= distritos. Coeficiente de similitud Sorensen-Dice. Método de agrupamiento UPGMA. $r^2=0.84$



Estos tres distritos se describen a continuación:

- 1) Sierra El Tuito: Se trata del grupo más externo, formado por las OGU's 2, 6, 9, 10 y 22 agrupadas entre ellas por una similitud de 47%. Cuenta con una diversidad de 15 especies. Se agrupa con el resto de las OGU's con una similitud del 24%.
- 2) Sierras occidentales y del sureste de Jalisco: Se encuentra formado por 16 OGU's, agrupados a una similitud del 45%. Tiene una riqueza de 27 especies, de las cuales cuatro son exclusivas (*Q. crassipes*, *Q. eduardii*, *Q. resinosa* y *Q. tuitensis*). Se agrupa al distrito Sierras de Guerrero-Oaxaca-Michoacán con un coeficiente del 40%.
- 3) Sierras de Michoacán, Guerrero y Oaxaca: Es el grupo de mayor extensión geográfica, con un total de 64 OGU's, agrupadas por una similitud del 53 %. Es el grupo con la mayor riqueza de encinos, con 39 especies, de las cuales 11 son exclusivas de este grupo, por lo que se puede considerar como la zona de mayor riqueza de la Sierra Madre del Sur. Asimismo, existen dos subgrupos que pueden ser considerados como parte del grupo principal. Estas unidades tienen una similitud por arriba del 40%, con el distrito Guerrero-Oaxaca y los componen las OGU's 29, 30, 43, 44, 97, 109, 159, 172, 173 y 174.

Por otro lado, existen OGU's que forman pequeñas asociaciones y que pueden ser consideradas como subdistritos de la Sierra Madre del Sur.

- I. Valles centrales de Oaxaca (OGU's 90, 91, 106, 107, 124 y 140)
- II. Límites de la Sierra Madre del Sur con la Planicie Costera del Pacífico (OGU's 113, 114, 131, 132, 133, 150, 151, 152 y 153)
- III. Límites de la Sierra Madre del Sur con la Planicie Costera del Golfo (OGU's 92, 93, 127 y 160).

Finalmente, existe una serie de OGU's que no se anidaron a ningún grupo y corresponden a las OGU's 46, 53, 57, 58, 70, 71, 79, 84, 85 y 164 (Figura 22).

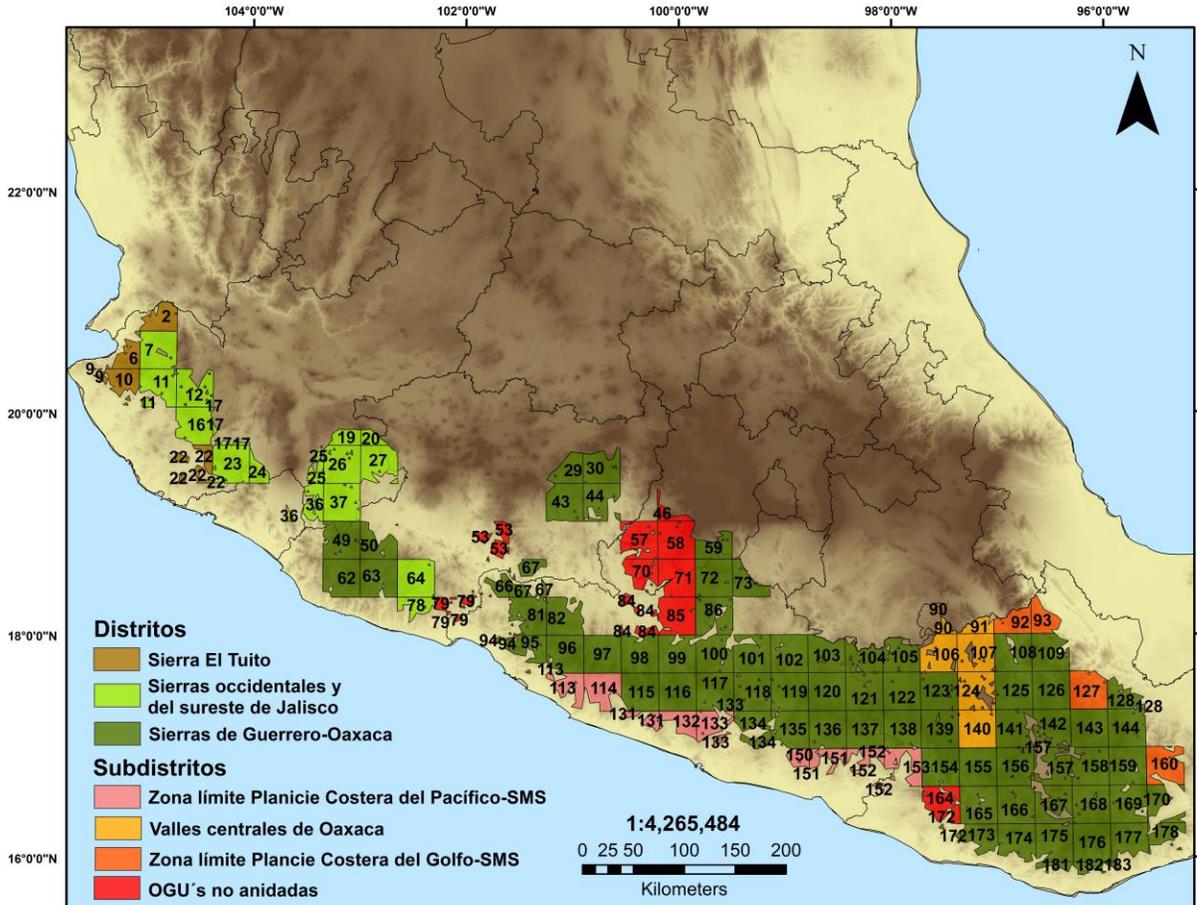


Figura 22. Correspondencia geográfica de los grupos detectados mediante análisis cluster

Discusión

Centros de riqueza y rareza

La riqueza del género *Quercus* dentro de la SMS se concentra en dos zonas, por lo que la distribución de la riqueza no es homogénea. Esta concentración en sitios específicos de la riqueza ha sido detectada por diversos autores para diferentes grupos de plantas vasculares y en distintas regiones (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2000; Crisp *et al.*, 2001; Balleza *et al.*, 2005; Ochoa y Flores, 2006; Koleff *et al.*, 2008; Luna-Vega *et al.*, 2013; Villaseñor *et al.*, 2013; Arenas, 2014; Miguel-Talonia *et al.*, 2014; Ortiz, 2016).

Uno de estos centros de riqueza y el de mayor importancia, se localiza en el estado de Oaxaca. La alta biodiversidad para este estado ha sido ampliamente reportada para diferentes grupos taxonómicos (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Valencia,

2004; Koleff *et al.*, 2008; Torres-Miranda *et al.*, 2011; Villaseñor y Ortiz, 2014; Luna-Vega *et al.*, 2013). Asimismo, Valencia (2004) y Luna-Vega *et al.* (2013) reportan a Oaxaca como uno de los cinco estados con mayor diversidad de encinos. Sin embargo, como se ha comentado anteriormente, la distribución de la riqueza no es homogénea y en Oaxaca se concentra principalmente en la región de la sierra norte, valles centrales, cañada y sierra sur.

Uno de los factores que explican la alta riqueza de especies es la heterogeneidad ambiental (Luna-Vega *et al.*, 2013). Oaxaca abarca zonas con una gran variedad de condiciones climáticas y topográficas, desde lugares donde la humedad es una constante (región sierra norte) hasta sitios donde la aridez es un factor limitante (región valles centrales) (Trejo, 2004). Panthi *et al.* (2007) afirman que la heterogeneidad de la humedad es un factor importante para explicar la riqueza absoluta de especies. A su vez Giladi *et al.* (2011) proponen que la heterogeneidad fisiográfica y la precipitación media anual son factores categóricos para predecir la riqueza absoluta. En contraste, Myers y Giller (1988) sostienen que la heterogeneidad ambiental solo explica cómo se mantiene la diversidad de especies en determinada área, más no el origen. Por su parte, Halffter *et al.* (2005) comentan que los diferentes ensamblajes en la diversidad de especies son consecuencia de causas históricas. Se ha propuesto que la alta riqueza en Oaxaca puede deberse a que en ella convergen tres sistemas montañosos con diversos orígenes, lo que facilita que en esta región converja la distribución de diferentes especies de encinos características de diferentes sierras, como la Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental y Faja Volcánica Transmexicana (Valencia, 2004; Luna-Vega *et al.*, 2013; y Valencia y Morales-Saldaña, 2016). De igual modo, esta región, caracterizada como de alta riqueza en encinos, ha sido reportada como un nodo biogeográfico debido a su alta complejidad biológica y geológica (Contreras-Medina y Elosa-León, 2001).

El segundo centro de riqueza para el género *Quercus* se localiza en las sierras centrales de Guerrero. Esta zona queda incluida en la región terrestre prioritaria Sierra Sur de Guerrero, la cual ha sido reportada con altos valores de riqueza y

endemismo (Arriaga *et al.*, 2000). El estado de Guerrero se encuentra dentro de los siete estados con mayor diversidad de flora vascular en México (Villaseñor y Ortíz, 2014, Luna-Vega *et al.*, 2013). Sin embargo, para la flora de encinos a nivel nacional ocupa el lugar 12. Se ha reportado que la heterogeneidad del hábitat es un factor fuertemente relacionado con la diversidad de especies arbóreas (Aguilar-Santelises y F. del Castillo, 2013). Probablemente la alta diversidad de encinos en esta región se encuentre asociada a la gran heterogeneidad regional que es propiciada por la gran variación morfoestructural de la zona. Sin embargo, con base en Myers y Giller (1988) esto solo estaría ocasionando que se mantenga la diversidad más no el origen, por lo que es probable que este ensamble de especies sea resultado de causas históricas.

Nixon (2006) menciona que las secciones del género *Quercus* se encuentran relacionadas a ciertas zonas ambientales. Los centros de riqueza para la sección *Lobatae* geográficamente son más restringidos y se localizan en zonas con climas templados subhúmedos y con precipitaciones que van de los 1200 a los 2000 mm en el estado de Guerrero, hasta más de 4000 mm en la sierra norte de Oaxaca. En contraste, los centros de riqueza para la sección *Quercus* presentan una mayor extensión geográfica y mayor amplitud ambiental. Si bien dichos centros de riqueza también se localizan en climas templados subhúmedos, principalmente corresponden a zonas climáticas áridas y semiáridas, como es la región mixteca y los valles centrales en Oaxaca, en donde las precipitaciones van de los 400 a 1200 mm (Trejo, 2004). Rodríguez-Correa *et al.* (2015) ya habían reportado que las diferencias en distribución entre la sección *Quercus* y *Lobatae* están influenciadas por las diferencias ecológicas entre ambos grupos taxonómicos. Por su parte, Valencia (2004) y Nixon (2006) reportan que la sección *Quercus* tiene una mayor representación de especies en las zonas secas, lo que estaría explicando la mayor diversidad del grupo en la zona de los Valles Centrales y la región mixteca de Oaxaca. Por otra parte, la sección *Lobatae* se desarrolla principalmente en ambientes húmedos, como son las serranías centrales de Guerrero y la sierra norte de Oaxaca.

Se ha reportado que los patrones en la riqueza de los organismos son fuertemente dependientes de la escala (Harte y Kinzig, 1997; Lennon *et al.*, 2001; Hurlbert y Jetz, 2007). Sin embargo, en este estudio se logran rescatar ciertos patrones biogeográficos reportados para trabajos con escalas diferentes. Al comparar los centros de riqueza detectados para el género *Quercus* con los reportados por Koleff *et al.* (2008) para los géneros de plantas vasculares mexicanas, existe cierta concordancia en las serranías centrales de Guerrero y para la región de la sierra norte de Oaxaca. No obstante, también existen discrepancias, como es el caso de la región de los Valles Centrales, Cañada y Sierra Sur en el estado de Oaxaca, los cuales no son reportadas como zonas de alta riqueza para los géneros de plantas vasculares.

Torres-Miranda *et al.* (2011) detectaron dos principales centros de riqueza para la sección *Lobatae* en México. El primero de ellos se localiza en las serranías meridionales de Jalisco (23 especies) mientras que el segundo se ubica en la sierra norte de Oaxaca (20 especies). Estos centros de riqueza se logran rescatar en este trabajo, considerados centros primarios de riqueza. Estos autores categorizan a las serranías centrales de Guerrero como una región secundaria de riqueza a nivel nacional. No obstante, a nivel regional (provincia) esta región es considerada como centro primario de riqueza a nivel de secciones y a nivel de género. A pesar de las diferentes escalas en los distintos trabajos, es importante señalar que se logran rescatar ciertas áreas en común, donde el género *Quercus* tiene niveles altos de riqueza de especies.

Se detectaron tres regiones como centros de rareza (EPC); uno en las sierras occidentales de Jalisco, otro en las sierras del sureste de Jalisco y el tercero en la porción más septentrional de la Sierra Norte de Oaxaca. Los valores significativos de EPC en la porción occidental de Jalisco, pueden ser explicados por la posición de las Sierras de El Tuito y El Cuale en la zona donde confluyen la mayor cantidad de especies endémicas de la Sierra Madre del Sur (*Q. cualensis*, *Q. iltisii*, *Q. tuitensis*, *Q. salicifolia*, *Q. uxoris*). Otro factor a considerar es la presencia de especies periféricas, como *Q. aristata*, *Q. eduardii*, *Q. gentryi*, *Q. jonesii* y *Q.*

resinosa, las cuales se distribuyen únicamente en esta región dentro de la SMS. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que estas especies no son endémicas de la SMS, y a que se distribuyen además en la Sierra Madre Occidental y/o en la Faja Volcánica Transmexicana (Valencia y Bacon, 2016). El aporte de estas especies a los valores de EPC únicamente es a nivel regional de manera como ocurre en la sierra norte de Oaxaca. La única especie endémica de la SMS es *Q. macdougallii*, por lo que los elevados valores de EPC se explican por la presencia de especies periféricas, como *Q. acatenangensis*, *Q. acherdophylla*, *Q. benthamii*, *Q. corrugata*, *Q. polymorpha* y *Q. pinnativenulosa*.

La rareza, al igual que los patrones de riqueza, es un fenómeno dependiente de la escala (Crisp *et al.*, 2001), por lo que existen diferencias entre los centros de rareza para este trabajo y los reportados por Torres-Miranda *et al.* (2011) para la sección *Lobatae*. Estos autores no reconocen la Sierra Norte de Oaxaca y al Bloque Jalisco como centros primarios de rareza para los encinos rojos. No obstante, cuando utilizan el índice de endemismo ponderado, logran rescatar las serranías de Jalisco y la Sierra Madre del Sur como centros de importancia secundaria de rareza. Sin embargo, debido a que el endemismo ponderado (EP) está altamente correlacionado con la riqueza específica de la región bajo análisis, no es buen estimador para medir la rareza de dicha región (Crisp *et al.*, 2001), ya que valores elevados de EP pueden ser explicados debido a la gran cantidad de especies presentes en una región y no a la rareza de las especies.

De las 109 especies endémicas de México reportadas por Valencia (2004), únicamente se registraron nueve especies endémicas estrictas para la SMS. Esta cifra, en conjunto con los bajos valores de EPC sugiere un bajo nivel de endemismo en el género *Quercus* dentro de la Sierra Madre del Sur. Estos resultados contradicen los altos valores de endemismos detectados para otros grupos taxonómicos (Vargas *et al.*, 1991; Vargas *et al.*, 1994 y García-Mendoza *et al.*, 2004).

Los resultados de este estudio sugieren que no existe una concordancia geográfica total entre los centros de riqueza y los centros de rareza (EPC) para el género

Quercus, lo cual ya ha sido reportado por Torres-Miranda *et al.* (2011) y Luna-Vega *et al.* (2013). Sin embargo, se logra rescatar una zona geográfica restringida en la sierra norte de Oaxaca, caracterizada por ser tanto el centro de mayor riqueza de encinos, como de EPC dentro de la SMS. Esta región ha sido caracterizada como un nodo biogeográfico debido a su alta complejidad biológica y geológica (Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001).

Análisis de distribución

A partir del estudio de las áreas de distribución de las especies, se han obtenido algunas generalizaciones (Rapoport, 1975 y Rapoport y Monjeau, 2001). Una de ellas es la distribución de tamaños de las áreas que se obtiene al ordenar las frecuencias de la distribución de cada especie en una gráfica de barras. Este histograma tiene un comportamiento en forma de J invertida, en donde se observa un número reducido de especies distribuidas en áreas grandes (gran cantidad de OGU's) y una gran cantidad de especies distribuidas en áreas pequeñas (pocas OGU's). Esta distribución inequitativa ha sido reportada por diversos autores para diferentes grupos taxonómicos (Gaston y Blackburn 2006; Ochoa y Flores, 2006; Ortíz, 2016; Talonia, 2011).

A diferencia de la distribución de tamaños de las áreas, la prueba de asociación del cuadrante de Olmstead-Tukey (1947) proporciona un umbral de corte para categorizar la distribución de las especies. Con base en esta clasificación, los encinos de la SMS se pueden dividir en dos grupos principales: especies de amplia distribución y de distribución restringida. A partir de esta categorización, dentro del primer grupo se localizan especies como *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. glaucoides*, *Q. laurina*, *Q. laeta*, *Q. magnoliifolia*, *Q. obtusata*, *Q. peduncularis*, y *Q. rugosa*. Este grupo de especies es congruente con la categorización de los encinos mexicanos propuesta por Valencia (2004). Asimismo, Rzedowski (1978) ya había reportado que *Q. acutifolia*, *Q. castanea*, *Q. elliptica*, *Q. magnoliifolia*, *Q. rugosa*, *Q. scytophylla* y *Q. urbanii* son elementos dominantes dentro encinares de la SMS. Estas especies, ampliamente distribuidas, muestran intervalos de distribución altitudinal muy amplios, por lo que su distribución geográfica se

encuentra asociada con su gran amplitud altitudinal. Cabe mencionar que especies consideradas de distribución restringida, como *Q. conzattii*, *Q. liebmanii*, *Q. martinezii*, *Q. salicifolia*, *Q. splendens*, *Q. urbanii* y *Q. uxoris* (Valencia, 2004), en la Sierra Madre del Sur son categorizadas como especies de amplia distribución. Los datos aquí obtenidos sugieren que dichas especies, a pesar de ser consideradas de distribución restringida a nivel nacional, en la SMS muestran una distribución más amplia dentro de la provincia.

Las especies de distribución restringida dentro de la SMS se encuentran divididas en dos grupos; especies endémicas de la SMS y especies periféricas. Dentro del primer grupo se encuentran aquellas especies que se distribuyen exclusivamente en la Sierra Madre del Sur, como *Q. cualensis*, *Q. macdougalii*, *Q. mullerii*, *Q. nixoniana* y *Q. tuitensis*. El grupo de especies periféricas está representado por aquellas especies que su distribución incluye otros sistemas montañosos, pero que dentro de la Sierra Madre del Sur se localizan en localidades específicas, como es el caso *Q. crassipes*, *Q. frutex*, *Q. hintonii* y *Q. resinosa* más característicos de la Faja Volcánica Transmexicana (Valencia, 2007); *Q. acherdophylla*, *Q. depressa*, *Q. greggi* y *Q. sebifera* de la Sierra Madre Oriental (Rzedowski, 2015); *Q. aristata*, *Q. jonesii* de la Sierra Madre Occidental (Valencia y Bacon, 2016) o aquellas especies que se distribuyen hasta Centroamérica, como *Q. acatenangensis*, *Q. benthamii*, *Q. oleoides*, *Q. segoviensis* y *Q. skinerii* (Valencia, 2004). La amplia distribución de estas especies fuera de la SMS explica el bajo endemismo de encinos para la Sierra Madre del Sur.

Regionalización de la Sierra Madre del Sur

El dendrograma de la figura 21 muestra una organización a nivel de distritos al interior de la Sierra Madre del Sur, la cual provee información acerca de los patrones de distribución del género *Quercus* dentro de este sistema montañoso. Esta estructura interna se encuentra formada por dos distritos principales; 1) “Sierras occidentales y del sureste de Jalisco” y 2) “Sierras de Coalcomán-Guerrero-Oaxaca”, este último distrito coincide con la delimitación de la Sierra

Madre del Sur propuesta por Morrone *et al.* (2002). Ambos distritos están relacionados con tres subdistritos y a su vez con un distrito externo (Sierra El Tuito).

Cada uno de los dos distritos principales se encuentran agrupados por un valor mayor al 40% de similitud. Asimismo, esta configuración interna se encuentra soportada por especies endémicas estrictas de la Sierra Madre del Sur, endémicas regionales (exclusivas de cierto distrito) y especies periféricas.

El distrito "Sierras de Coalcomán-Guerrero-Oaxaca se encuentra agrupado a un 45% de similitud. Esta región alberga más del 50% de la riqueza de encinos de la Sierra Madre del Sur y concentra la mayor cantidad de especies endémicas de este sistema montañoso (*Q. macdogallii*, *Q. mulleri*, *Q. nixoniana*, *Q. rubramenta*, *Q. salicifolia* y *Q. uxoris*) (Valencia, 2004). Con base en estos argumentos, se puede considerar a este distrito como la zona primaria de riqueza y endemismo para el género *Quercus* dentro de la Sierra Madre del Sur. Por otra parte, las relaciones internas en este distrito no son muy claras. El dendrograma muestra dos subgrupos, los cuales no muestran correspondencias geográficas evidentes. No obstante, dentro del primer subgrupo existe una pequeña agrupación de OGUs que geográficamente corresponde a las serranías del norte y noreste del estado de Guerrero. Estas sierras conectan las sierras del centro y norte de Guerrero, divididas por la Cuenca del Balsas. Tradicionalmente, las sierras del norte de Guerrero han sido consideradas como parte de la Faja Volcánica Transmexicana (Morrone *et al.* 2002; Suárez-Mota *et al.* 2013; Valencia, 2007), sin embargo, ha sido reportada una estrecha relación entre la FVTM y la SMS (Rzedowski, 1978; Liebherr, 1994; Luna-Vega *et al.*, 1999; Torres-Miranda *et al.*, 2011), quienes consideran que se tratan de provincias hermanas. En la SMS se presentan especies como *Q. acutifolia*, *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. grahamii*, *Q. magnoliifolia*, *Q. obtusata* y *Q. urbanii*, las cuales Rzedowski (1978) y Valencia (2004) reportan como especies bien representadas en la FVTM. La ausencia en la FVTM de especies como *Q. martinezii*, *Q. rubramenta*, *Q. salicifolia*, *Q. uxoris*, características de la SMS, sugiere que probablemente estas sierras intermedias (sierras de Taxco, Buenavista de Cuéllar), en conjunto con la porción de la Cuenca

del Balsas, funcionan de dos formas diferentes para el género *Quercus*: 1) como un corredor para ciertas especies de encinos (principalmente aquellas ampliamente distribuidas) entre la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana; 2) como barrera para especies de encinos con afinidades más húmedas y características de la Sierra Madre del Sur que no se encuentran en la FVTM, como *Q. rubramenta*, *Q. salicifolia* y *Q. uxoris*.

Dentro del segundo subgrupo del distrito “Sierras de Coalcomán-Guerrero-Oaxaca”, se identifica un grupo de OGU’s con una similitud del 64 % que corresponde a las sierras del norte y sur de Oaxaca. Esta estructura, sugiere una división de la flora de encinos entre las sierras de Guerrero y Oaxaca. Esta diferenciación entre la región este y oeste de la zona núcleo de la SMS, ha sido reportada anteriormente por Torres-Miranda *et al.* (2011), con base en datos para la sección *Lobatae* y por Sandoval (2015) con datos de flora vascular en general. Esta diferenciación puede explicarse con base en las especies endémicas regionales presentes en las sierras de Oaxaca como *Q. conzatti*, *Q. corrugata*, *Q. macdougallii*, *Q. mullerii*, *Q. polymorpha*, *Q. sartorii*, *Q. skinerii* y *Q. trinitatis*. No obstante, debido a la ubicación de este grupo dentro del dendrograma, existe un mayor grado de cohesión que de diferenciación entre las sierras de Guerrero y Oaxaca, por lo que esta división no es lo suficientemente importante como para tratar a las sierras del norte y sur de Oaxaca como un distrito diferente de las Sierra de Coalcomán y Guerrero.

El segundo distrito corresponde a las “Sierras occidentales y del sureste de Jalisco” y tiene un nivel de similitud de 40% con el distrito “Sierra de Coalcomán-Guerrero-Oaxaca”. Este distrito presenta una distribución disyunta con dos subunidades, ocasionada por el volcán y la planicie de Colima. La primera subunidad corresponde a la región sur de las sierras occidentales de Jalisco y la segunda a las sierras del sureste de Jalisco, con un coeficiente de similitud del 45% entre ellas.

Con respecto a los tres subgrupos detectados, el primero corresponde a la zona de transición entre la vegetación templada, característica de la SMS, y la vegetación tropical, la cual se desarrolla principalmente en altitudes bajas de la Costa Pacífica. En esta zona se distribuyen especies características de elevaciones bajas, como *Q.*

crispifolia y *Q. glaucescens* y a su vez registra especies con afinidades templadas, como *Q. acutifolia*, *Q. elliptica*, *Q. peduncularis*, *Q. scytophylla* y *Q. uxoris*. El segundo subgrupo corresponde a los Valles Centrales de Oaxaca, donde se distribuyen de manera exclusiva, especies como *Q. deserticola*, *Q. frutex* y *Q. microphylla*. Ambos subgrupos están caracterizados por zonas climáticas muy diferentes, en comparación al distrito “Sierra de Coalcomán-Guerrero-Oaxaca”, que se ven reflejadas en la composición de especies de encinos. Por esta razón no fueron consideradas como parte de este distrito. Mientras que el tercer subgrupo corresponde a la zona de transición entre la Planicie Costera del Golfo y las sierras norteñas de Oaxaca. Esta zona se agrupa con el resto a un nivel de similitud del 30%. Esta baja similitud puede ser explicada por la presencia de especies como *Q. acherdophylla*, *Q. corrugata*, *Q. depressa*, *Q. macdougallii*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. polymorpha*, *Q. trinitatis*, las cuales tienen una distribución muy restringida a esta zona de Oaxaca (dentro de la Sierra Madre del Sur) y a la ausencia de especies de amplia distribución, como *Q. conzattii*, *Q. glaucoides*, *Q. magnoliifolia*, *Q. martinezii*, *Q. rugosa*, *Q. salicifolia*, *Q. urbanii* y *Q. uxoris*, lo que disminuye los índices de similitud con el resto de la SMS.

Finalmente, el grupo más externo, con un coeficiente de similitud del 24 % corresponde a porciones de la Sierra El Tuito. La asignación de estas sierras a una cadena montañosa ha sido motivo de controversia. Suárez-Mota *et al.* (2013) la consideran como parte de la FVTM; sin embargo dentro de sus análisis de similitud esta zona se agrupa con el resto de la FVTM con un coeficiente del 10%. Esta cifra denota la baja cohesión que existe entre las sierras occidentales de Jalisco y el resto de la FVTM. Por otro lado, si bien un coeficiente de 24 % sigue siendo bajo, sugiere un mayor grado de cohesión entre la flora de encinos de esta zona con el resto de la Sierra Madre del Sur. Esta idea concuerda con lo reportado por Luna *et al.* (1999); Gutiérrez-Blando *et al.* (2008) y Torres-Miranda *et al.* (2011) quienes sugieren que esta porción de Jalisco se encuentra más relacionada con la SMS que con otro sistema montañoso. Con base en estos resultados, no es posible afirmar categóricamente que estas sierras de Jalisco forman parte de la Sierra Madre del

Sur, sin embargo, se puede mencionar que efectivamente tiene influencia de especies de encinos característicos y endémicas a este sistema montañoso.

El dendrograma muestra una serie de OGU's no anidados localizados en el estado de Guerrero, México, Michoacán y Oaxaca. Estas OGU's corresponden principalmente a encinares localizados en los límites con la Cuenca del Balsas y de la Planicie Costera del Pacífico. Sin embargo, las OGU's al sur del estado de México forman una cadena montañosa, caracterizadas por registrar una baja riqueza de especies y por la ausencia de especies endémicas de la Sierra Madre del Sur. Como se mencionó anteriormente, las sierras del sur del estado de México corresponden a la Sierra de Nanchititla, las cuales por sus rasgos morfotectónicos Ferrusquía-Villafranca (1993) las ubica dentro de la Sierra Madre del Sur. Sin embargo, los resultados obtenidos con base en la distribución del género *Quercus* no las asocia con ninguna otra región. Esto se explica debido al bajo valor de similitud con el resto de las OGU's y la presencia de especies ampliamente distribuidas como *Q. magnoliifolia*, *Q. aff. resinosa*, *Q. rugosa*, *Q. scytophylla* y *Q. urbanii*. Asimismo, en esta región se distribuye *Q. hintonii*, la cual ha sido reportada como una especie endémica para la Faja Volcánica Transmexicana (Valencia 2014). La ausencia de especies encinos endémicos para la Sierra Madre del Sur y la presencia de *Q. hintonii* sugiere que esta zona no debe ser considerada florísticamente como parte de la Sierra Madre del Sur. Este criterio coincide con Suárez-Mota *et al.* (2013) quienes consideran que la Sierra de Nanchititla forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana.

Con base en la distribución del género *Quercus*, es posible dilucidar una estructura interna de la Sierra Madre del Sur. Este arreglo en varias subunidades para un mismo sistema montañoso, se ha reportado con anterioridad para la FVTM (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015) la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental (Torres-Miranda *et al.*, 2011) y más recientemente para la misma SMS (Santiago-Alvarado *et al.* 2016). Estos últimos autores reconocen dos subprovincias, divididas en cinco distritos. En primer lugar, detectan una división de la SMS en una porción oriental y otra occidental. La porción occidental se encuentra formada por los

distritos Jalisco-Tuito, Jalisco-Manantlán y Michoacán. Estas zonas encuentran su equivalente en este trabajo en el distrito formado por las sierras occidentales y del sureste de Jalisco. Sin embargo, el distrito Michoacán *sensu* Santiago-Alvarado, pertenece a la zona de máxima riqueza encontrada en este trabajo, formado por las sierras de Guerrero, Oaxaca y Michoacán. La porción oriental de la SMS *sensu* Santiago-Alvarado *et. al.* (2016), se encuentra formada por el distrito Guerrerense y el distrito Oaxaqueño. Esta parte oriental, encuentra su equivalente en el distrito formado por la sierra de Coalcomán, las sierras guerrerenses y las sierras de Oaxaca. Asimismo, se identificó una división entre las sierras de Guerrero y Oaxaca; no obstante, tal división fue considerada a un nivel por debajo de distrito.

A pesar de su complejidad geológica y heterogeneidad morfoestructural, esta configuración en distritos, sugiere ensambles de especies de encinos bien estructurados dentro la Sierra Madre del Sur, por lo que la distribución del género no ocurre al azar y es posible detectar elementos florísticos (especies de encinos) que definen los grupos detectados. Por otro lado, a pesar que este trabajo muestra claros distritos para Sierra Madre del Sur, no es posible ofrecer información concreta acerca de la relación con el resto de las sierras mexicanas. Asimismo, con estos análisis no es posible asegurar que estas relaciones internas se deben a condiciones ambientales, que pudieron haber permitido la ocupación de ciertas especies en determinados nichos, a eventos históricos que han moldeado la Sierra Madre del Sur o una combinación entre ambos factores.

Finalmente, Koleff *et al.* (2008) mencionan que ninguna región por sí sola contiene una proporción alta de las especies de México. Los resultados para el género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur apoyan esta premisa, ya que el número de especies por OGU no es suficiente para explicar la alta riqueza de encinos para este sistema montañoso, ya que la OGU más diversa alcanza únicamente 22 especies, equivalente al 38.5% de la riqueza total de encinos para la Sierra Madre del Sur. Por lo que, probablemente la diversidad beta, que se ve reflejada en los índices de similitud entre distritos, sea un factor importante para explicar la gran riqueza de

encinos en este sistema montañoso. A nivel nacional la importancia de la diversidad beta ha sido reportada para diferentes grupos taxonómicos (Balleza *et al.*, 2005; Kollef *et al.* 2008 y Arita *et al.* 1997).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Discusión general

El objetivo principal del presente trabajo fue detectar centros de riqueza y endemismo, así como la identificación de patrones de distribución para el género *Quercus* dentro de la Sierra Madre del Sur, considerada por diversos autores como una región con altos valores de riqueza y endemismo (Vargas *et al.*, 1991; Luis y Llorente, 1993; Vargas *et al.*, 1994; Escalante *et al.* 2002, García-Mendoza *et al.*, 2004; Nixon, 2006).

Con base en el polígono modificado en este trabajo, se reportaron un total de 57 especies de encinos para la SMS. Esta cifra supera la reportada anteriormente por Valencia y Morales-Saldaña (2016), quienes reportaron 38 especies para este mismo sistema montañoso, aunque con una delimitación geográfica diferente. La SMS sobrepasa la diversidad de encinos encontrada en la Faja Volcánica Transmexicana (36 especies) y para la Sierra Madre Occidental (45 especies) e iguala a las 57 especies reportadas para la Sierra Madre Oriental (Valencia, 2007; Rzedowski, 2015; Valencia y Bacon, 2016). Con base en estos resultados, la SMS puede considerarse como una de las regiones con mayor diversidad de encinos para México. Estos resultados apoyan lo propuesto por Nixon (1993b) y Valencia (2004), quienes mencionan que la región sureste del país es uno de los centros de riqueza de encinos más importantes para México. No obstante, hay que tomar estas cifras como preliminares y realizar estudios sobre la diversidad de encinos para el resto de los sistemas montañosos, con el fin de actualizar estas cifras y descartar que la gran diversidad de la SMS se deba a un efecto del área geográfica (Rosenzweig, 1995; Gaston y Blackburn, 2006).

Se detectó que la riqueza altitudinal del género *Quercus* en la SMS se ajusta a un patrón de mayor riqueza a una altitud media (“mid-elevation peaks”) (McCain, 2009 y McCain; Grytnes, 2010). Con base en la hipótesis del dominio medio, este patrón sería generado debido al incremento del solapamiento de los intervalos de las especies conforme se acerca al centro del área, debido a que los intervalos altitudinales están limitados por las elevaciones más altas y bajas en la región (Colwell y Lees, 2000; Sanders, 2002; Colwell *et al.*, 2004).

Se reconoció una zonificación altitudinal de la SMS con base en la distribución del género *Quercus*. Se reconocieron seis pisos altitudinales, con tres importantes zonas de recambio de especies. Estos pisos altitudinales proporcionan información sobre las afinidades ecológicas de las especies. El primer punto importante de recambio de encinos ocurre a los 900 msnm, donde aumenta considerablemente la riqueza específica. Asimismo, se detectó que este piso altitudinal presenta mayor afinidad hacia los climas tropicales, lo cual se refleja en la composición de encinos presentes en este piso altitudinal. El segundo punto de recambio ocurre a los 1800 msnm, donde alcanza el punto máximo de riqueza de encinos. De igual forma, las especies que se distribuyen en este piso altitudinal tienen afinidades templadas. Finalmente, el tercer punto importante de recambio ocurre a los 2800 msnm. A partir de esta zona la riqueza de encinos disminuye drásticamente, probablemente debido a la presencia de bosque de pino como vegetación dominante. Con base en esta zonificación altitudinal de la SMS, se decidió excluir el piso altitudinal 1 (0-900 msnm) para los subsiguientes análisis, debido a la baja riqueza de especies y al nulo endemismo que presenta esta región. Asimismo, esta zona que Ferrusquía-Villafranca considera parte de la SMS, geográficamente, corresponde a la Planicie Costera del Pacífico y a la Cuenca del Balsas (Rzedowski, 1978).

Posteriormente, una vez definido el límite altitudinal inferior para la SMS, se analizaron los patrones espaciales de distribución del género. Los resultados muestran que la distribución espacial de la riqueza es heterogénea, idea que concuerda con lo reportado para otros grupos taxonómicos (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2000; Crisp *et al.*, 2001; Balleza *et al.*, 2005; Ochoa y Flores, 2006; Koleff *et al.*, 2008; Luna-Vega *et al.*, 2013; Villaseñor *et al.*, 2013; Arenas, 2014; Miguel-Talonia *et al.*, 2014; Ortiz, 2016). Particularmente, los centros de riqueza para el género *Quercus* dentro de la SMS se localizan las sierras centrales de Guerrero y las sierras Oaxaqueñas. Estos centros de riqueza para el género coinciden parcialmente con los centros de riqueza detectado por Torres-Miranda *et al.* (2011) para la sección *Lobatae*. Cabe señalar que se analizaron los centros de riqueza por secciones y se detectan diferencias importantes. Se ha reportado que la sección *Lobatae* es característica de ambientes húmedos, mientras que la

sección *Quercus* tiene una mayor diversidad en ambientes secos (Valencia, 2004; Nixon, 2006; Rodríguez-Correa *et al.*, 2015). Estas características ecológicas entre secciones estarían explicando las diferencias espaciales para los centros de riqueza.

Con respecto a la identificación de centros de EPC, se realizó con base en Crisp *et al.* (2001) y detecto tres zonas estadísticamente significativas de EPC. Estas zonas corresponden a las sierras occidentales de Jalisco (El Tuito, El Cuale), sierras del sureste de Jalisco y a la sierra norte de Oaxaca. Sin embargo, estos centros de EPC presentan una baja cantidad de especies endémicas para la SMS y están sustentados principalmente por especies periféricas a la SMS. Estos resultados, sugieren un bajo nivel de endemismo del género *Quercus* para la Sierra Madre del Sur, lo cual se contrapone a los elevados valores reportados de endemismo para otros grupos taxonómicos.

Se identificó una única región con valores elevados de EPC y riqueza de especies. Esta zona corresponde a la parte septentrional de la Sierra Norte de Oaxaca, región ya reportada anteriormente por Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) como una zona con una alta complejidad biológica y geológica, es decir, un nodo biogeográfico.

El análisis de agrupamiento detectó tres distritos principales y cuatro subdistritos. Tomando en cuenta los dos distritos identificados, se puede dividir a la SMS en un sector occidental y otro oriental. El primero lo componen las sierras occidentales y del sureste de Jalisco, mientras que la región oriente se encuentra formado por la sierra de Coalcomán, las sierras centrales de Guerrero y las sierras de Oaxaca, consideradas como la región de mayor riqueza de encinos de la SMS. Dentro de esta región se identifican dos subdistritos: las sierras centrales guerrerenses y las sierras de Oaxaca. Esta división al interior de la SMS concuerda con lo reportado anteriormente por Torres-Miranda *et al.* (2011) y Santiago-Alvarado (2016). Con base en estos resultados, se puede afirmar que la distribución espacial del género *Quercus* no es aleatoria, ya que se pueden identificar ensambles de especies de

encinos bien estructurados, los cuales se ven reflejados en una regionalización interna de la SMS.

Las 57 especies registradas de encinos para la SMS, ubican a la SMS dentro de los dos sistemas montañosos con mayor diversidad para el género. Sin embargo, con base en el uso de cuadrículas, la diversidad alfa no sería capaz de explicar en su totalidad esta gran riqueza de especies. Los bajos valores de similitud entre pisos altitudinales y OGU's muestran zonas importantes de recambio de especies. Estos resultados sugieren que la diversidad beta juega un papel predominante para explicar la gran riqueza de encinos dentro de la Sierra Madre del Sur.

El presente trabajo pretende servir como base para futuros análisis biogeográficos y de conservación, relacionados con el género *Quercus*. En primera instancia, este trabajo proporciona información sobre la biogeografía de un género cuyo centro de riqueza mundial se localiza en México. Asimismo, es un esfuerzo por entender los patrones de distribución del género en una región considerada como centro de riqueza para *Quercus* a nivel nacional.

Conclusiones generales

- Con base en la distribución del género *Quercus*, es posible zonificar la Sierra Madre del Sur en seis pisos altitudinales. Con base en esta zonificación las zonas por debajo de los 900 msnm no son consideradas parte de este sistema montañoso para el género *Quercus*.
- El género *Quercus* dentro de la SMS presenta un patrón en la distribución altitudinal de la riqueza de tipo pico en altitudes intermedias, alcanzado su mayor diversidad entre los 1800 y 2300 msnm.
- La riqueza específica de encinos para la Sierra Madre del Sur es de 57 especies. Esta cifra coloca a este sistema montañoso como una de las dos sierras con mayor diversidad de encinos a nivel nacional.
- La riqueza del género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur no es homogénea y se concentra en tres regiones principales: las sierras occidentales de

Jalisco, las sierras centrales de Guerrero y en la región sierra norte, mixteca, valles centrales y sierra sur de Oaxaca.

- A diferencia de otros grupos taxonómicos, el género *Quercus* presenta bajos valores de EPC dentro de la Sierra Madre del Sur. Por lo tanto, los centros de rareza detectados en este trabajo están principalmente soportados por especies periféricas, es decir especies raras dentro de la SMS pero ampliamente distribuidas fuera de la Sierra Madre del Sur.
- Con excepción de la región septentrional de la sierra norte de Oaxaca, no existe coincidencia espacial entre los centros de riqueza y los centros de EPC para el género *Quercus*.
- Las especies de encinos distribuidas en la Sierra Madre del Sur se pueden categorizar en dos grupos: especies ampliamente distribuidas y especies de distribución restringida. Dentro del segundo grupo, se dividen en especies endémicas de la Sierra Madre del Sur y especies periféricas de la Sierra Madre del Sur.
- Se observó que la distribución del género *Quercus* en la Sierra Madre del sur, sigue el patrón característico de forma de “J” invertida. Este patrón muestra a muchas especies con distribución en pocas OGU’s y pocas especies con distribución en muchas OGU’s.
- Con base en el género *Quercus*, en la SMS se puede detectar una jerarquía biogeográfica por debajo de la provincia. Con base en esto, la Sierra Madre del Sur se encuentra estructurada por tres distritos y tres subdistritos. Cada distrito se encuentra soportado por especies exclusivas, por lo que la distribución espacial de las especies del género *Quercus* no ocurre al azar.
- Dentro de la estructura interna de la Sierra Madre del Sur, el distrito que presenta una mayor riqueza de encinos es la sierra de Coalcoman y las sierras de Guerrero-Oaxaca. Esta región coincide con la provincia biogeográfica propuesta por Morrone (2002).

- La diversidad alfa, por sí sola, no puede explicar la gran diversidad de encinos dentro de la Sierra Madre del Sur. Por lo tanto, la diversidad beta juega un importante papel para explicar la alta diversidad de encinos en este sistema montañoso.

Literatura citada

Aguilar-Santelises R. y F. del Castillo R. 2013. Factors affecting woody plant species diversity of fragmented seasonally dry oak forest in the Mixteca Alta, Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**: 575-590.

Arenas N. M. 2014. Biogeografía de las leguminosas de México: Patrones de riqueza, endemismo y diversidad beta. Tesis de maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 101 p.

Arita H., Figueroa F., Frisch A., Rodríguez P. y Santos K. 1997. Geographical range size and the conservation of mexican mammals. *Conservation Biology* **11**: 92-100.

Arriaga L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.

Balleza J.de J., Villaseñor J. L. e Ibarra-Manríquez G. 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 71-78.

Balleza J.de J. y Villaseñor J.L. 2011. Contribución del estado de Zacatecas (México) a la conservación de la riqueza florística del desierto Chihuahuense. *Acta Botánica Mexicana* **94**: 61-89.

Bello A. y Labat N. 1987. Los encinos (*Quercus*) del Estado de Michoacán. Centre de Études Mexicaines et Centroaméricaines. *Cuadernos de Estudios Michoacanos* 4, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, México, D.F.

Birks H.J. 1976. The distribution of european pteridophytes: a numerical analysis. *New Phytologist* **77**: 257-287.

Brown J.H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography* **10**: 101-109

Brown J.H. y Lomolino M. V. 1998. Biogeography. Sinauer Associates. USA.

Cevallos-Ferriz S.R.S. y Ramírez J.L. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García-Mendoza A.J., Ordoñez M.J. y Briones-Salas M. (eds). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, pp. 87-104.

Colwell R.K. y Less D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *TREE* **15**: 70-76.

Colwell R.K., Rahbek C. y Gotelli N.J. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what we have learned so far? *American Naturalist* **163**: E1-E23.

Contreras-Medina R. y Luna-Vega I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* **16**: 1803–1821.

Contreras-Medina R. y Eliosa-León H. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones (ed. Llorente-Bousquets y Morrone J.J.) pp. 197-211. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.

Crisp M.D., Laffan S., Linder H.P y Monro A. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**: 184-198.

De Candolle A. P. 1820. Géographie botanique. In Dictionnaire des Sciences Naturelles. Cuvier, G. (Ed.). Paris. **18**: 359-422.

Escalante T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **80**: 551- 560.

Escalante T., Espinosa D. y Morrone J. J. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* **87**: 47-65

Escalante T., Espinosa D. y Llorente B. J. 2003. Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: Ejemplos en México. En: Morrone J. J. y Llorente B. J. (eds.) *Una perspectiva Latinoamericana de la Bioeografía*. Las Prensas de Ciencias.

Ferrusquía-Villafranca I. 1990. Regionalización biogeográfica. Mapa IV.8.10. En: *Atlas Nacional de México*, vol. III, Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.

Ferrusquía-Villafranca I. 1993. Geology of Mexico. A synopsis. En: Ramamoorthy T., Bye R., Lot A., Fa J. (editores). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp 3-107, Oxford University Press, Oxford.

García E. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1998. 'Climas' (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1000000. México.

García-Mendoza y Meave J (editores). 2011. Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (colecciones y lista de especies). UNAM-CONABIO. México.

García-Mendoza A., Ordóñez M., y Briones-Salas M. A. 2004. *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM / Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México, D.F.

Gaston K. J. y Blackburn M. T. 2006. Pattern and process in macroecology. Blackwell Publishing. Oxford.

Getis A. y Ord J.K. 1992. The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geographical Analysis* **24**(3):189-206.

Giladi I. Z., May F. y Jeltsch F. 2011. Scale-dependent determinants of plants species richness in a semi-arid fragmented agro-ecosystem. *Journal of Vegetation Sciences* **22**: 983-996.

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

González-Orozco E. C., Thornhill H. A., Knerr N., Laffan S. y Miller T. 2014. Biogeographical regions and phytogeography of the eucalypts. *Diversity and Distributions* **20**: 46-58.

González-Villarreal, L. M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. *Flora de Jalisco*. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal., México.

González-Villarreal, L. M. 2003a. Two new species of oak (Fagaceae, *Quercus* sect. *Lobatae*) from the Sierra Madre del Sur, Mexico. *Brittonia* **55**: 49-60.

González-Villarreal, L. M. 2003b. *Quercus tuitensis* (Fagaceae, *Quercus* sect. *Lobatae*) a new deciduous oak from western Jalisco, Mexico. . *Brittonia* **55**: 42-48.

Govarts R. y Frodin D.G. 1998. World checklist and bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae, and Ticodendraceae) Royal Botanical Garden, Kew.

Graham H. C. y Hijmans J. R. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 578-587

Grimm V., Revilla E., Berger U., Jeltstch F., Moolj Wm, Rallsback F., Thulker H., Weiner J., Wiergand T. y DeAngelis D. 2005. Pattern oriented modelling of agent Based Complex Systems. Lessons from Ecology. *Science* **98**:987-991.

Grytnes J. A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* **26**: 291–300.

Grytnes J.A., Heegaard E. y Ihlen G.P. 2006 Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecologica* **29**: 241-246.

Grytnes J. A. y Veetas O.R. 2002. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist* **159**: 294-304

Gutiérrez-Blando C., Ríos-Muñoz C., Olguín H. y León-Paniagua L. 2008. Patrones biogeográficos de las mastofauna de las zonas montañas de Mesoamérica. IX Congreso Nacional de Mastozoología. Mamíferos de México: un reto de conservación presente y futuro. Autlán de la Grana, Jalisco. 22-26 de septiembre 2008.

Halffter G. y Favila M. E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* **27**: 15-21.

Halffter, G., Soberón J., Koleff, P. y Melic A. 2005. Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. M3m-Monografías 3er milenio Volume 4. SEA-CONABIO-Grupo Diversitas y CONACYT, Zaragoza, España.

Harte J. y Kinzig P. 1997. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *OIKOS* **80**: 417-427.

Hernández S. J., Ortiz P. M. y Zamorano O. J. 1995. Regionalización morfoestructural de la Sierra Madre del Sur, México. *Investigaciones Geográficas Boletín* **31**: 45-67.

Hurlbert H. A. y Jetz W. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**: 13384-13389.

INEGI. 2001. Provincias Fisiográficas-Escala: 1:1,000,000

INEGI, CONABIO e INE. 2008. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1:1000000. México.

INEGI. 2015. Catálogo de claves de entidades federativas, municipios y localidades, octubre 2015. <http://geoweb.inegi.org.mx/mgn2k/catalogo.jsp>.

Klerk H. M., Crowe T. M., Fjeldsa J. y Burges N. D. 2002. Biogeographical patterns of endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions* **8**: 147-162.

Koleff P. J., Soberón J., Arita H., Dávila P., Flores-Villela O., Golubov J., Halffter G., Lira-Noriega A., Moreno E. C., Moreno E., Munguía M., Murguía M., Navarro-Singüenza A., Téllez O., Ochoa-Ochoa L., Townsend A. y Rodríguez P. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México, pp. 324-364.

Körner C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 513-514.

Kreft H. y Jetz W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* **37**: 2029-2053.

Lennon J., Koleff P., Greenwood J. J. D. y Gaston K. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**: 966-979.

Liebherr J.K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist* **1269**: 841-860.

Lomolino V. M. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* **10**: 3-13

López L. H., Menni C. R., Donato C. y Miquelarena M. A. 2008. Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical regions): an analysis using freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **35**: 1563–1579.

Lugo-Hubp J. 1990. El relieve de la república mexicana. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **9**:82-111.

Luis M.A. y Llorente J. 1993. Mariposas. En: Luna I. y Llorente J. (eds.). *Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero. México*,

p. 307-385 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Luna I., Alcántara O., Espinosa D. y Morrone J. J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* **26**: 1299-1305

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

Luna-Vega I., Espinosa D., Rivas G. y Contreras-Medina R. 2013. Geographical patterns and determinants of species richness in Mexico across selected families of vascular plants: implications for conservation. *Systematics and Biodiversity* **11**: 237-256.

Manos P. S., Doyle J. J. y Nixon K. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 333-349.

Manos P. S., Zhou Z.K. y Cannon H. C. 2001. Systematics of Fagaceae: Phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of plant sciences* **162**: 1361-1379.

Manos P.S., Cannon H.C. y Sang-Hun O. 2008. Phylogenetic relationships and taxonomic status of the paleoendemic fagaceae of western north America: recognition of a new genus, *Notholithocarpus*. *Madroño* **55**(3): 181-190.

Márquez A. L., Real R. y Vargas J.M. 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography* **24**: 659–670.

Mastretta-Yanes A., Moreno-Letelier A., Piñero D., Jorgensen H. T. y Emerson C. B. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology,

geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* **42**: 1586-1600

McCain M. C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* **31**:19-31.

McCain M.C. 2007. Cloud temperature and water availability drive elevational species richness? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 1-13.

McCain M. C. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* **18**: 346-369.

McCain M. C. y Grytnes J.A. 2010. Elevational gradients in species richness. En: Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons.

Miguel-Talonia C., Téllez-Valdés O., Murguía-Romero M. 2014. Las cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: estimación de la calidad del muestreo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 436-444

Moreno S. C. y Lobo J. 2008. Iberian-Belearctic fern regions and their explanatory. *Plant Ecology* **198**: 149-167.

Moreno S. C., Donato M., Katinas L., Crisci J., y Posadas P. 2013. New insights into the biogeography of south-western Europe: Spatial patterns from vascular plants using cluster analysis and parsimony. *Journal of Biogeography* **40**: 90-104.

Morrone J. J. 2009. Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York.

Morrone J.J., Espinosa D. y Llorente J. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* **85**:83-108

Morrone J.J. y Escalante T. 2009. Diccionario de biogeografía. Las Prensas de Ciencias.

Murguía M. y Rojas F. 2001. Biogeografía cuantitativa. En Llorente Bousquets J. y Morrone J.J. (eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

Myers A. A. y Giller P.S. (eds). 1988. Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall, London, UK.

Nixon K. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy T., Bye R., Lot A., Fa J. (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp 447–458, Oxford University Press, Oxford.

Nixon K. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science* **50**:25–34.

Nixon K. 1993b. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy T., Bye R., Lot A., Fa J. (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp 447–458, Oxford University Press, Oxford.

Nixon K. 2006 Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) forest. En Kappelle M., (ed). *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forest*. Pp 3–13, Springer, Berlin.

Ochoa O. L. y Flores O. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la Herpetofauna Mexicana. UNAM-CONABIO, México, D.F.

Olmstead, P. S., and Tukey, John W. 1947. A corner test for association. *Annals of Mathematical Statistics* **18**: 495-513

Ord, J.K. y A. Getis. 1995. Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application. *Geographical Analysis* **27**(4).

Ortíz B. E. 2016. Patrones de distribución de la familia Asteraceae en la costa del Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Panthi M.P., Chaudhary R.P. y Vetaas O.R. 2007. Plant species richness and composition in a trans-Himalayan inner valley of Manang district, central Nepal. *Himalayan Journal of sciences* **4**:57-64.

Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**: 200–205

Rahbek C. 2005 The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224-239

Rapoport E. H. 1975. Areografía: estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México.

Rapoport E. H. y Monjeau A. 2001. Areografía. En Bousquets J y Morrone J.J. (eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones (ed. Llorente-Bousquets y Morrone J.J.) pp. 23-30. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México.

Rodríguez-Correa H., Oyama K., MacGregor-Fors I. y González-Rodríguez A. 2015. How Are Oaks Distributed in the Neotropics? A Perspective from Species Turnover, Areas of Endemism, and Climatic Niches. *International Journal of Plant Sciences* **176** (3): 222-231.

Rohlf F. J. 2004. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.1. Exeter Software. Setauket, New York.

Rosenzweig L. M. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. 436 p.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F

Rzedowski J. y Reyna-Trujillo T. 1990. Divisiones florísticas. Escala 1:8000000. En: *Atlas Nacional de México*. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Rzedowski J. 2015. Catálogo preliminar de las especies de árboles silvestres de la Sierra Madre Oriental. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XXX: 1-374.

Sanders N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecogeography* **25**: 25-32

Sandoval G. D. 2015. Flora y vegetación de la cuenca media del Río Verde, municipio de Santiago Yosondúa, Tlaxiaco, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 195 p.

Santiago-Alvarado M., Montañó-Arias G. y Espinosa D. 2016. Áreas de endemismo de la Sierra Madre del Sur. En: Luna-Vega I., Espinosa D. y Contreras-Medina R. (eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur. Una síntesis preliminar*.

Sclater P. L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology* **2**: 130- 145.

Serrato A., Ibarra-Manríquez G. y Oyama K. 2004. Biogeography and conservation of the genus *Ficus* (Moraceae) in Mexico. *Journal of biogeography* **31**(3):475-485.

Sneath P. H. A. y Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco.

Sokal R. R. y Rohlf F. J. 1981. Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume, Madrid. 829 p.

Suárez-Mota M.E., Téllez-Valdés O., Lira-Saade R. y Villaseñor J.L. 2013. Una regionalización de la Faja Volcánica Transmexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences* **91**:93-105.

Suárez-Mota M.E. y Villaseñor J.L. 2011. Las compuestas endémicas de Oaxaca, México: diversidad y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **88**: 55-66.

Talonia C.M. 2011. Análisis fitogeográfico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de licenciatura. Facultad de estudios superiores Iztacala. 85 p.

Torres-Miranda A., Luna-Vega I., Oyama K. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* **98**: 290-305.

Torres-Miranda A., Luna-Vega I., Oyama K. 2013. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., section *Lobatae*). *Systematic Biology* **62**: 555-573.

Trejo I. 2004. Clima. En: García-Mendoza A.J., Ordoñez M.J. y Briones-Salas M. (eds). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.

Valencia A. S. 1995. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Guerrero, México. Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias No. 1, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Valencia-Á. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**:33-53.

Valencia A. S. y Lozada P. L. 2003. *Quercus nixoniana* (Fagaceae) una nueva especie de la sección *Lobatae*, de la Sierra Madre del Sur, México. *Novon* **13**: 261-264.

Valencia A. S. y Flores-Franco G. 2006. Catálogo de Autoridad Taxonómica del género *Quercus*, Fagaceae en México. Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM. Base de Datos SNIB-CONABIO proyecto CS008. México, D.F. Publicación electrónica.

Valencia A.S. 2007. Encinos. En: Luna, I., Morrone J.J. y Espinosa D. (Eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, pp.139 – 148. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Valencia A. S. y Nixon K. 2011. Encinos. En: García Mendoza A., Ordoñez M.J. y Miguel Briones S. (eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*, Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza y World Wildlife Found. 219-225.

Valencia S. y Bacon J. R. 2016. Encinos de la Sierra Madre Occidental. En: González-Elizondo M. S., González-Elizondo M., Cortés-Montaño C. (eds.) *Biodiversidad y paisaje de la Sierra Madre Occidental*. Instituto Politécnico Nacional-Comisión Nacional Forestal (en revisión).

Valencia A. S. y Morales-Saldaña S. 2016. El género *Quercus* en la Sierra Madre del Sur. En: Luna-Vega I., Espinosa D. y Contreras-Medina R. (eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur. Una síntesis preliminar*.

Vargas I.F., Llorente J. y Luis M. A. 1991. Lepidopteroфаuna de Guerrero I: Distribución y Fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Atoyac. Publicaciones especiales del Museo de Zoología, UNAM, 2: 1 127.

Vargas I. F., Llorente J. y Luis M. A. 1994. Listado lepidopteroфаunístico de la sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). *Folia Entomológica Mexicana* **86**:41-178.

Villaseñor J. L., Maeda P., Colín J. y Ortiz E. 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.

Villaseñor J.L. y Ortiz E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 134-142.

Villaseñor J.L., Ortiz E., Cadena R. J. y Estrada M. S. 2013. Patrones de riqueza florística en el estado de Jalisco: La tribu Senecioneae (Asteraceae) como estudio de caso. *Ibugana* **4**: 63-78.

Wallace A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Harper & Brothers, New York.

Zunino M. y Zullini A. 2003. Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica.

ANEXO I. Lista de especies del género *Quercus* registrada en la Sierra Madre del Sur.

Sección *Lobatae*

Quercus acatenangensis Trel.

Quercus acherdophylla Trel.

Quercus acutifolia

Quercus aristata Hook. & Arn.

Quercus benthamii A. DC.

Quercus candicans Née

Quercus castanea Née

Quercus konzattii Trel.

Quercus crassifolia Bonpl.

Quercus crassipes Bonpl.

Quercus cualensis L. M. González

Quercus depressa Bonpl.

Quercus eduardii Trel.

Quercus elliptica Née

Quercus gentryi C. H. Mull.

Quercus grahamii

Quercus hintonii E. F. Warb.

Quercus iltisii L. M. González

Quercus jonesii Trel.

Quercus laurina Bonpl.

Quercus mullerii Martínez

Quercus nixoniana S. Valencia & Lozada-Pérez

Quercus pinnativenulosa C. H. Mull.

Quercus planipocula Trel.

Quercus rubramenta Trel.

Quercus salicifolia Née

Quercus sartorii Liebm.

Quercus scytophylla Liebm.

Quercus skinneri Benth.

Quercus tuitensis L. M. González

Quercus trinitatis Trel.

Quercus urbanii Trel.

Quercus uxoris McVaugh

Sección *Quercus*

Quercus corrugata Hook.

Quercus crispifolia Trel.

Quercus deserticola Trel.

Quercus frutex Trel.

Quercus glabrescens Benth.

Quercus glaucescens Bonpl.

Quercus glaucoides M. Martens & Galeotti

Quercus insignis M. Martens & Galeotti

Quercus laeta Liebm.
Quercus liebmanii Oerst. Ex Trel.
Quercus macdougalii Martínez
Quercus magnoliifolia Née
Quercus martinezii C. H. Mull
Quercus microphylla Née
Quercus obtusata Bonpl.
Quercus peduncularis Née
Quercus aff *resinosa*
Quercus polymorpha Schltld. &
Cham.
Quercus resinosa Liebm.
Quercus rugosa Née
Quercus sebifera Trel.
Quercus segoviensis Liebm.
Quercus splendens Née
Quercus subspathulata Trel.

