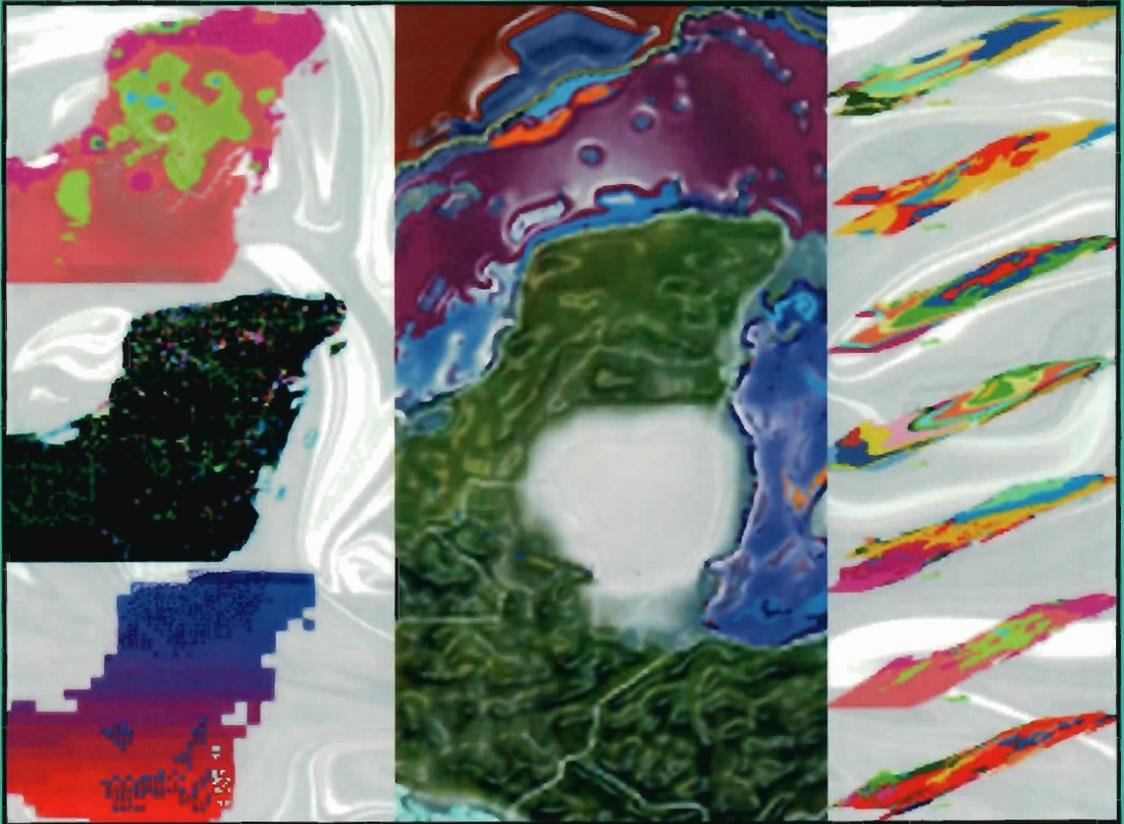


DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

Estudio fitogeográfico de las especies endémicas de la península de Yucatán



Celene Marisol Espadas Manrique

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

5m

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA
DE PLANTAS**

**Estudio fitogeográfico de las especies endémicas
de la península de Yucatán**

**Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta**

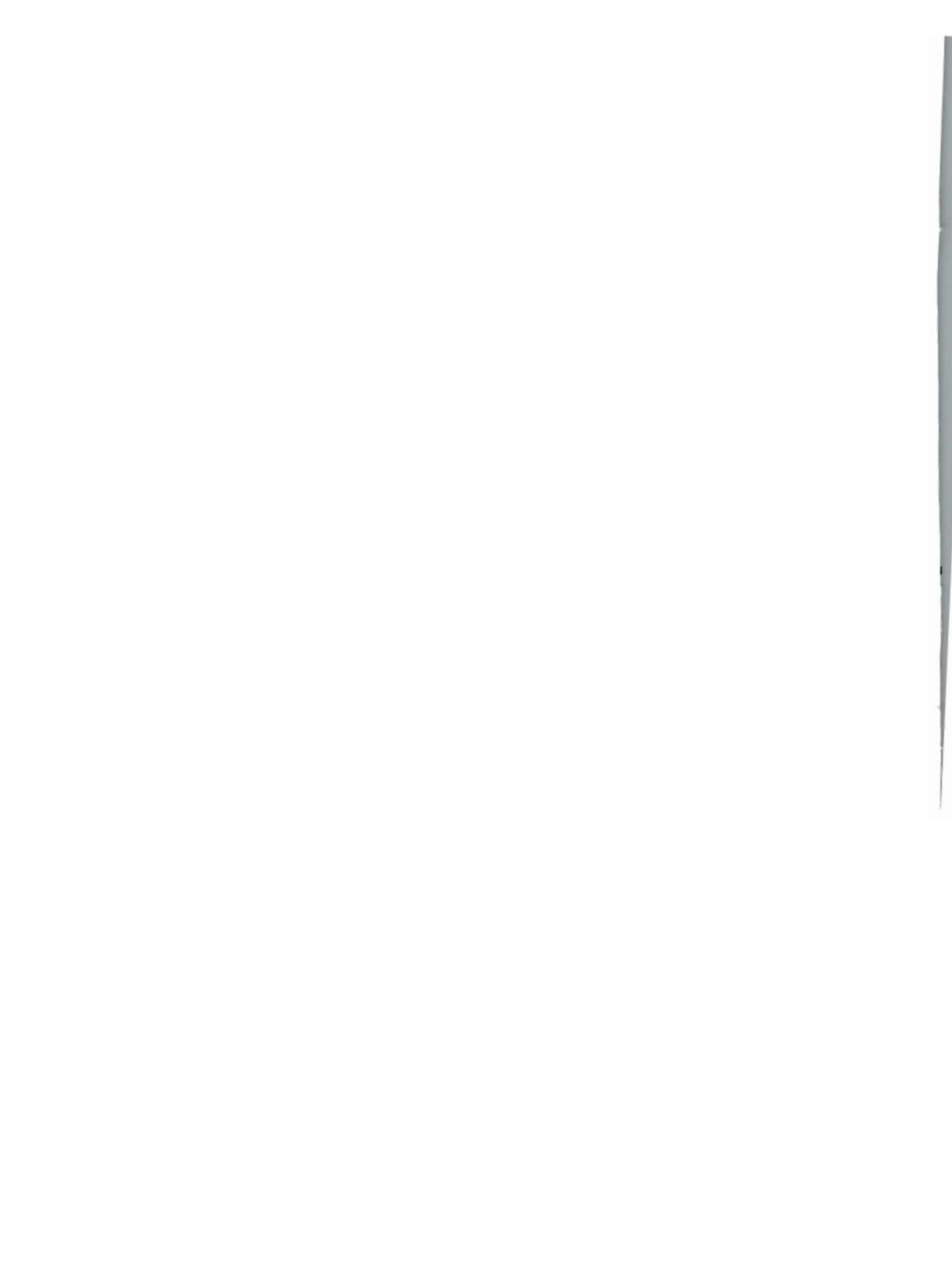
Celene Marisol Espadas Manrique

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.

Mérida, Yucatán, México

2004





CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5

CAPÍTULO I. Antecedentes

HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA	9
BIOGEOGRAFÍA	18
PATRONES BIOGEOGRÁFICOS	19
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO	20
MÉTODOS PARA IDENTIFICAR PATRONES DE DISTRIBUCIÓN	21
ENDEMISMO	23
IMPORTANCIA BIOGEOGRÁFICA DEL ENDEMISMO	26
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES ENDÉMICAS EN MÉXICO	27
SISTEMAS DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA	29
MODELACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS ESPECIES	30
ÁREA DE ESTUDIO	32
Historia geológica	32
Historia edáfica	39
Historia climática	42
Historia florística	46
Historia de la vegetación	50
LA CIVILIZACIÓN MAYA Y SU INFLUENCIA EN EL AMBIENTE DE LA PENÍNSULA	54
Referencias bibliográficas	58

CAPÍTULO II. Phylogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism

INTRODUCTION	71
METHODS	73
RESULTS	76
DISCUSSION	77
REFERENCES	84

CAPÍTULO III. Distribución geográfica de los factores ambientales y su influencia sobre la distribución de las plantas endémicas de la península de Yucatán

INTRODUCCIÓN	91
MÉTODOS	94
RESULTADOS	98
DISCUSIÓN	104
Referencias bibliográficas	111

CAPÍTULO IV Las áreas naturales protegidas y la conservación de las plantas endémicas de la península de Yucatán

INTRODUCCIÓN	117
MÉTODOS	120
RESULTADOS	123
DISCUSIÓN	137
Referencias bibliográficas	143

CAPÍTULO V Discusión general y Conclusiones

DISCUSIÓN GENERAL	147
Referencias bibliográficas	152
CONCLUSIONES	154

FIGURAS

Figura 1.1 Pangea, 250-260 millones de años (fuente: Coates 1997).	33
Figura 1.2 Reconstrucción tectónica de hace 65 millones de años. BP: plataforma Bahamas-Florida, CA: arco centroamericano, CH: placa Chortis, GA: arco de las Grandes Antillas, MA: plataforma Maya (fuente: Coates 1997).	34
Figura 1.3 Península de Yucatán y características estructurales adyacentes (fuente: Weidie 1985).	39
Figure 1 The Yucatán Peninsula, including the three Mexican states of Yucatán, Campeche and Quintana Roo and the northern portions of Belize and Guatemala.	74
Figure 2 Herbarium record sites of plant endemic to the Yucatán Peninsula and their relationship to the highways of the region. The records for the south-eastern portion also follow the routes of the highways although these are not shown on this map.	75
Figure 3 Cells of endemic species' richness. a) Richness from the known data: black quadrats have 30–39 taxa and cross-sectioned quadrats have 40–52 taxa. b) Richness from the potential data: black quadrats include 60–69 taxa and the cross-sectioned quadrats have 70–81 taxa.	78
Figure 4 Consensus tree obtained from PAE for (a) the known data matrix and (b) the potential data matrix. The areas of endemism for (a) are Ydz: the Yucatán dry zone and SE: the Southeast Peninsula, and for (b) are Ydz: the Yucatán dry zone; Petén: El Petén; Belize and Yucatán.	79

Figure 5 Areas of endemism obtained from the known data matrix. (a) South-east Peninsula area and (b) the Yucatán dry zone.	81
Figure 6 Areas of endemism obtained from the potential data matrix. (a) Yucatán dry zone, (b) El Petén, (c) Yucatán and (d) Belize.	82
Figura 3.1 Dendograma de las celdas que conforman las áreas de endemismo obtenidas con base en las distribuciones conocidas y las características ambientales, consideradas en este trabajo, de cada uno de los cuadros que conforman estas áreas. zsy: zona seca de Yucatán y sep: sureste de la península.	100
Figura 3.2 Dendograma que agrupa los cuadros de las áreas de endemismo potenciales, con base en la información ambiental de las mismas. Se señalan con números los grupos, cada grupo contiene un porcentajes de cuadros que pertenecen a distintas áreas de endemismo. 1) 15% de El Petén y 70% de Belice, 2) 20% de Zona seca de Yucatán, 3) 30% de Belice y 60% de El Petén, y 4) 25% de El Petén, 80% de la Zona seca de Yucatán y 100% de Yucatán.	103
Figura 4.1 Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán.	127
Figura 4.2 Distribución de frecuencia de la incidencia de especies endémicas en las Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán.	128
Figura 4.3 Especies endémicas presentes en cada una de las Áreas Naturales Protegidas. Se señalan además las especies endémicas que exclusivamente se encuentran en cada área. Ver la explicación de las abreviaturas de las ANP en el texto.	129
Figura 4.4 Distribución potencial de las especies endémicas en las Áreas Naturales Protegidas de la península.	130
Figura 4.5 Taxa endémicos potencialmente presentes en cada una de las Áreas Naturales Protegidas. Se señalan los taxones que exclusivamente se encuentran en cada área.	131
Figura 4.6 Áreas ricas en plantas endémicas, de acuerdo con los registros de las colectas botánicas.	133
Figura 4.7 Áreas potencialmente ricas en plantas endémicas.	133

TABLAS

Tabla 1.1 Afinidades de las familias botánicas de las especies endémicas. Entre paréntesis: número de especies reconocidas en la región sobre el total de especies que componen la familia (fuente: Durán <i>et al.</i> 1998, Gentry 1982).	49
Tabla 3.1. Resultados de la regresión lineal de las variables ambientales. En cada caso, la variable dependiente es el logaritmo de la riqueza de las áreas de endemismo-distribuciones conocidas.	99
Tabla 3.2 Resultados de la regresión lineal de las variables ambientales. En cada caso, la variable dependiente es el logaritmo de la riqueza de las áreas de endemismo-distribuciones potenciales.	102

Tabla 4.1 Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán (porción mexicana).	124
Tabla 4.2 Áreas Naturales Protegidas del norte de Guatemala y de Belice.	126
Tabla 4.3 Tipos de vegetación presentes en las ANPs. Se presentan las estimaciones de la superficie presente en hectáreas y el porcentaje con respecto a la vegetación potencial de la península. MDC: matorral de duna costera, SBC: selva baja caducifolia, SBC/CC: selva bja caducifolia con cactáceas candelabriformes, SMSC: selva mediana subcaducifolia, SMSP: selva mediana subperennifolia, SASP: selva alta subperennifolia, SBI: selva baja inundable, NP: no presente.	135
Tabla 4.4 Porcentaje de la superficie de las áreas de endemismo presente en las ANPs de la península: ZSY: zona seca de Yucatán, SEP: sureste de la península, YUC: Yucatán, para mayor información de estas áreas ver Capítulo II.	136

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se realizó en la región peninsular y en las instalaciones de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., bajo la asesoría del Dr. Rafael Durán. Agradezco al Centro las facilidades otorgadas para cursar y desarrollar el programa de doctorado enfocado a la Ecología de plantas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de la Beca No. 93623 y a través del proyecto financiado por el Sistema Regional de Investigación Justo Sierra (registro 980637).

A los mexicanos, que gracias a sus contribuciones hemos tenido el privilegio de elegir una formación académica a nivel de posgrado.

Al comité sinodal conformado por los Drs. Rafael Durán, John Frazier, Gerald Islebe, Jorge Meave, Juan José Morrone, Roger Orellana y Juan Javier Ortiz por el tiempo que dedicaron para revisar las versiones del manuscrito de esta tesis, por las críticas y por las sugerencias que han sido de gran utilidad para mi formación académica.

Al Dr. Durán por su ayuda en la propuesta del tema de tesis, por su disponibilidad y por la libertad para la planeación y realización de este trabajo.

Al Dr. Roger Orellana por su apoyo y dedicación para mi formación académica.

A la Dra. Ingrid Olmsted por su confianza y apoyo.

A los Drs. Jorge Argáez y José Antonio González-Iturbe por su valiosa ayuda y colaboración durante la realización de este trabajo.

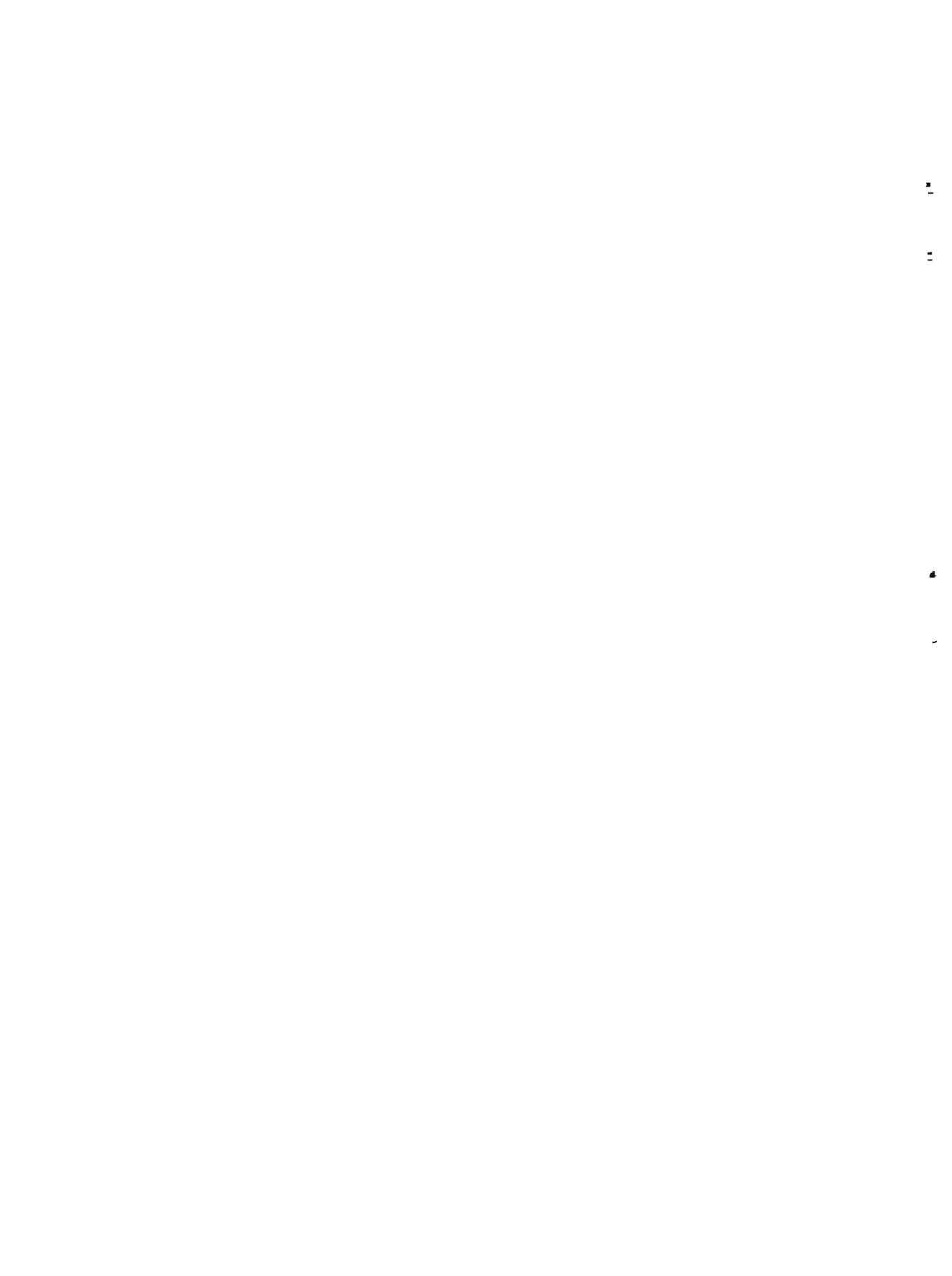
Al Dr. Juan José Morrone por su influencia académica y su apoyo en el análisis biogeográfico.

A Paulino Simá por su importante colaboración en el trabajo de Campo.

A los gratos recuerdos de mi Padre, a mi Madre, a mis hermanos y a mis queridos sobrinos les agradezco su paciencia, su cariño y su respeto por mis ideas.

A mis compañeros, Martha Méndez, José Narváez, Elizabetha Hernández, Mauricio de la Puente, America, Demetria, Santy y Virginia, Francesco, Emeterio, Isidro y Sandra, José Carlos, Lilia, Jaime, Eric Graham, Fernando y Oscar les agradezco las charlas y las discusiones académicas, así como las de toda índole.

A Miguel, Deneb y José Manuel, Rossana, Nicté, Luis Carlos y Mari, Alberto, Wen, Víctor y Rosita, Mari y Juan, Lauris, Maryvel, Silvana, Jafeto y Kevin D. por su apoyo en todo momento y su extraordinaria amistad.



A las personas que, sin más interés que la ayuda humanitaria, dedican su tiempo, sus conocimientos y muchas veces su vida entera por lo que creen y por lo que sueñan...

Por las suertes de la vida... Gerardo Quirós, Eduardo Galeano, Silvio Rodríguez, Joaquín Sabina, a la música rai y al cine con y por el que viajo...

Ojalá dejemos de hacer lo que nos conviene por hacer lo que es justo...

RESUMEN

En la península de Yucatán se registra la presencia de 168 especies de plantas endémicas. No obstante que la península es considerada como una unidad biogeográfica y morfotectónica, estas especies no se distribuyen de forma homogénea en todo su territorio. Por otra parte, la información de los registros de colecta de estas especies se limita, la mayor de las veces, a las áreas colindantes con las vías de comunicación y por la falta de infraestructura.

Con base en el Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) de los datos de distribuciones conocidas y de distribuciones potenciales, se identificaron dos y cuatro áreas de endemismo respectivamente. Con las distribuciones conocidas se identificaron las áreas "Zonas secas de Yucatán" y "Sureste de la península", con base en las distribuciones potenciales se reconocieron las áreas "Zona seca de Yucatán", "Yucatán", "El Petén" y "Belice".

La distribución de las especies y la conformación de sus patrones se debe en gran medida a la influencia de los factores físicos y biológicos, así como a la tolerancia ecológica de las especies. Para explorar los factores ambientales que influyen sobre las áreas de endemismo reconocidas, se utilizaron regresiones simples y pruebas no paramétricas (Kruskal Wallis) para analizar la relación de la riqueza de especies presentes en cada una de las áreas de endemismo con los siete factores: humedad en el suelo, temperatura media anual, precipitación total anual, continentalidad, vegetación, edafología y geología. Asimismo, mediante un análisis de clasificación (UPGMA) se exploró la relación ambiental de los cuadros de dichas áreas. Existe evidencia estadística de que la variación de la riqueza de las especies de las áreas de endemismo, obtenidas con base en las distribuciones conocidas, depende de los niveles de las variables humedad en el suelo y continentalidad. La riqueza de especies de las áreas de endemismo potencial se encuentran significativamente relacionadas, de acuerdo con las pruebas de regresión simple, con la temperatura media anual y la continentalidad. Así también, de acuerdo con las pruebas no paramétricas, se observan evidencias estadísticas de que la riqueza de especies varía con las

categorías de las variables precipitación total anual, humedad en el suelo, vegetación, geología y suelos. Los cuadros de cada una de las áreas de endemismo mostraron mayor similitud entre sí, ya que de acuerdo con el dendrograma resultante se obtuvieron grupos ambientales que corresponden en su mayoría a cada una de estas áreas.

La rareza geográfica de las especies endémicas las hace más vulnerables a la transformación de los ecosistemas. Para estimar el grado de conservación de este elemento se analizó su presencia en las áreas naturales protegidas de la región. A pesar de que la península es una de las regiones de México con una mayor superficie bajo algún régimen de protección, ésta contribuye escasamente a la protección de las áreas de distribución de las especies endémicas obtenidas en este trabajo. No obstante, en cuanto al número de especies endémicas presentes, las áreas protegidas del norte y del sureste de la península albergan a muchos de los taxa restringidos a estas zonas. Sin duda, una adecuada información de los patrones de distribución de las especies contribuiría al establecimiento de criterios que permitan una apropiada conservación de la diversidad biológica.

ABSTRACT

In the Yucatan Peninsula the presence of 168 species of endemic plants is registered. Even though the peninsula is considered like a biogeographic and morphotectonic unit, these species are not distributed homogenously. In addition the information of the collection records are limited by the routes of access and by the lack of infrastructure.

Based on the Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of the data of known distributions and potential distributions, two and four areas of endemism were identified respectively. With the known distributions the areas "Dry Zones of Yucatan" and "Southeastern of the peninsula" were identified, based on the potential distributions the areas "dry Zone of Yucatan", "Yucatan", "El Petén" and "Belize" were identified.

The distribution of the species and the conformation of their patterns are due to the influence of the physical and biological factors, as well as to the ecological tolerance of the species. In order to explore the environmental factors that influence the recognized areas of endemism, regressions simple and nonparametric tests were used (Kruskal Wallis) to analyze the relation of the richness of present species in each one of the areas of endemism with the seven factors: soil humidity, mean annual temperature, total annual precipitation, continentality, vegetation, edaphology and geology. Also, by means of a classification analysis (UPGMA) the environmental relation of the cells conforming each endemism area was explored. Statistical evidence exists on which the variation of the richness of the species of endemism areas, obtained in base on the known distributions, depends on the levels of the variables soil humidity and continentality. The richness of species of the areas of potential endemism is related significantly, according to the tests of simple regression, with the mean annual temperature and the continentality. Thus also, according to the nonparametric tests, statistical evidences are observed of which the richness of species varies with the categories of the variables total annual precipitation, soil humidity, vegetation, geology and edaphology. The cells of each one of endemism areas showed greater similarity to

each other, since with resulting dendrogram environmental groups were obtained that correspond in their majority to each one of these areas.

The geographic peculiarity of the endemic species makes them more vulnerable to ecosystem transformation. In order to consider the degree of conservation of this element its presence in the protected natural areas of the region was analyzed. Although the peninsula is one of the regions of Mexico with a greater surface under some regime of protection, this one contributes barely to the protection of the areas of distribution of the endemic species. However, as regards as the number of present endemic species, the protected areas of the north and the southeastern of the restricted peninsula shelter to many of taxa to these zones. A suitable information of the distribution patterns of the species would contribute to the establishment of criteria that will allow an appropriate conservation of the biological diversity.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad se carece aún de información en cuanto a la descripción y la clasificación de muchas de las especies de organismos que pueblan la tierra; se desconoce mucho acerca de la distribución geográfica de muchas de estas especies y se sabe aún menos acerca de sus historias de vida y de su historia evolutiva. Asimismo, los factores que determinan los patrones de distribución geográfica de las especies endémicas y la forma como éstos operan han sido poco explorados en muchas regiones del planeta.

De la riqueza biológica conocida, particularmente las especies endémicas han llamado la atención, no sólo por su distribución restringida a una región o a un área en particular, sino también por su naturaleza relativa en cuanto al espacio y el tiempo. Los estudios acerca del endemismo han sido muy variados e importantes, ya que han permitido explorar las peculiaridades de este conjunto de especies que explican la causa de su distribución restringida, y porque han derivado en la caracterización de áreas particulares, en el conocimiento de los orígenes y la historia de la flora (Good 1974, Tolmachev 1974, Keener 1983, Major 1991), así como en las transformaciones ocurridas en los sitios donde éstas se presentan.

En una escala regional, las especies endémicas se encuentran entre las más susceptibles de desaparición debido a los disturbios ambientales, ya que son especies cuyas poblaciones están restringidas geográficamente, aunque pueden presentar poblaciones localmente abundantes en un hábitat o lugar específico, o poblaciones poco numerosas y dispersas (Rabinowitz 1981). Estas condiciones de exclusividad, así como su susceptibilidad a desaparecer, dan lugar a que entre los criterios establecidos para la conservación de la diversidad biológica, sea una prioridad la protección de estas especies. Sin embargo, la falta de conocimientos en diversos aspectos de su biología, así como de los sitios donde éstas se concentran o son particularmente abundantes, dificulta el cumplimiento de este criterio. Esta situación ha llegado a ser alarmante debido al incremento en las tasas de extinción de las especies ocasionadas por los disturbios humanos.

Por otra parte, se ha planteado que una de las vías más factibles para conservar la diversidad biológica es que cada país o región establezca sus propias reglas de conservación con base en el conocimiento de la distribución de su riqueza biológica (Primack 1993). Por lo tanto, el conocimiento regional de la diversidad biológica, tendría una mayor contribución en países megadiversos como México.

En la República Mexicana se han definido provincias de acuerdo con los enfoques fisiográficos (Ferrusquía-Villafranca 1993), fitogeográficos (Rzedowski 1978) y zoogeográficos (Moore 1945, Goldman y Moore 1946). El número de provincias identificadas para la República ha variado de acuerdo a los grupos biológicos en cuestión; sin embargo, la península de Yucatán siempre ha sido reconocida como una unidad relativamente homogénea, independientemente del criterio elegido.

La provincia Península de Yucatán se caracteriza por su origen relativamente reciente, su clima tropical, los tipos de suelo presentes, así como por su flora y fauna. A pesar de su relativa pobreza florística, la flora presenta una proporción considerable de especies endémicas. Asimismo, su carácter peninsular, que le confiere cierto grado de aislamiento, la hacen interesante para estudiar el endemismo.

Es de esperar que la distribución de las especies endémicas refleje la evolución de la flora peninsular. En este sentido, la conformación actual y los patrones de endemismo se relacionan con factores ambientales tales como la humedad en el suelo, la precipitación y la edad geológica. Sin embargo, el clima del Pleistoceno, su impacto sobre la vegetación peninsular, así como las características edáficas de la península han influido en los procesos de especiación de muchas de las especies involucradas en estos patrones. Por lo tanto, se requiere conocer los factores ambientales actuales y pasados que nos permitan reconstruir la distribución histórica de las especies, y con ello inferir los factores que influyen en su distribución actual, su aislamiento y su especiación.

En cuanto a la conservación de este elemento, la península enfrenta serios problemas de deforestación. Se estima que en el estado de Yucatán se ha transformado cerca

del 70% de la vegetación original en áreas de cultivo y vegetación secundaria, en tanto que en los estados de Campeche y Quintana Roo se ha transformado en vegetación secundaria aproximadamente el 50% de sus selvas (González-Iturbe *et al.* 1999). El norte de Guatemala y Belice no están ajenas a esta situación, pues la expansión de las actividades agropecuarias es cada día mayor.

Este trabajo pretende contribuir al conocimiento científico, mediante el análisis de la distribución de las plantas endémicas de la península de Yucatán, la identificación de los factores ambientales que afectan su distribución, en la ubicación de las zonas ricas en estas especies, así como en cuanto a su representatividad en las áreas naturales protegidas decretadas en la región con la finalidad de contribuir en los criterios para el establecimiento y manejo de las áreas naturales protegidas.

Referencias bibliográficas

Ferrusquía-Villafranca, I. (1993) Geology of México: A synopsis. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press, Oxford. pp. 3-108.

Goldman, E.A. y R.T. Moore (1946) The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* **26**, 346-360.

González-Iturbe, J.A., J. Granados, F. Tun-Dzul e I. Olmsted (1999) Mapa de los Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. Escala 1: 1 400 000. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Mérida, Yucatán.

Good, R. (1974) *The geography of the Flowering Plants*. Longman, Londres. 557 pp.

Keener, C.S. (1983) Distribution and biohistory of the endemic flora of the Mid Appalachian shale barrens. *The Botanical Review* **49**, 65-115.

Major, J. (1991) Endemism: A Botanical perspective. En: *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animals and plant distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds). Chapman and Hall, Londres. pp.117-148.

Moore, P.T. (1945) The Transverse Volcanic Biotic Province of central Mexico and its relationship to adjacent provinces. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **10**:217-236.

Primack, R.B. (1993) *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland. 564 pp.

Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. En: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. H. Synge (Ed.). John Wiley and Sons, Nueva York. pp. 205-217.

Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F. 432 pp.

Tolmachev, A.I. (1974) *Introduction to the geography of plants*. Leningrad University, Leningrado.

CAPÍTULO I

Antecedentes

HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA

Los seres humanos han buscado respuestas a una gran cantidad de preguntas y han tratado de entender los múltiples fenómenos y procesos que ocurren en la naturaleza. Las explicaciones han variado de acuerdo con la época y con el ambiente político, social y religioso imperante. El desarrollo de la ciencia ha podido responder a enigmas y preguntas que han existido desde hace mucho tiempo.

Se ha planteado que la biología como ciencia tiene sus orígenes en los trabajos de Aristóteles, quien fue uno de los primeros en establecer las diferencias y las semejanzas de los seres vivos en un sistema de clasificación. Sin embargo, Empédocles, Anaxágoras, Demócrito y Platón, entre otros filósofos que le precedieron, compartieron el mismo interés por explicar los fenómenos de la naturaleza bajo un contexto racional, adoptando una nueva visión acerca de la vida y sus cambios, así como una forma de pensamiento revolucionaria para su época (Templado 1974, Papavero *et al.* 1995a).

Durante muchos años, la presencia, la distribución y la diversidad de los seres vivos en el planeta fue atribuida a causas divinas. En la Biblia (libro del Génesis) la diversidad de especies es atribuida a la existencia de un centro de creación (Jardín del Edén), el origen de la especie humana a la creación de un solo hombre y una sola mujer (Adán y Eva) y un centro único de dispersión de las especies, el cual es atribuido en el relato del diluvio de Noé al monte Ararat (Papavero *et al.* 1995a).

San Agustín intenta explicar las incoherencias del libro del Génesis, planteando que las "nuevas" especies existían desde siempre en el pensamiento de Dios y que han surgido en tiempos diferentes predeterminados por su voluntad, que los patrones actuales de distribución surgen a partir de un centro de dispersión que corresponde al

monte Ararat, desde donde las especies después del diluvio se diseminaron y colonizaron el mundo; alega que la presencia de especies en islas distantes es consecuencia de la participación humana y la intervención divina (Dios ordenó a los ángeles transferirlos a estos sitios) (Papavero *et al.* 1995a). San Agustín es uno de los primeros en preguntarse estos aspectos ahora de carácter biogeográfico.

En una obra atribuida erróneamente a San Agustín denominada "Las Diez Categorías", la cual posiblemente fue escrita por un monje irlandés en el siglo VII, se plantea que la presencia de animales en Irlanda se debe a que en el pasado la isla estaba conectada al continente (Papavero *et al.* 1995b). Esta hipótesis es la primera explicación que plantea la existencia de un puente intercontinental para permitir la dispersión de la fauna y la flora, pensamientos que contribuyeron a observaciones más críticas y al surgimiento de nuevas preguntas.

En el siglo XII, un estudioso de la cultura árabe, así como de la relación de ésta con las plantas, el matemático y filósofo Adelard, cuestionó la presencia de plantas en tierras no cultivadas, su ausencia en el agua o en el fuego, así como el hecho de que plantas de naturaleza cálida puedan llevar a cabo todo su crecimiento en tierras frías (Morton 1981). Estas preguntas son importantes, ya que discuten la distribución de los seres vivos y su relación con los factores ambientales.

La presencia de fósiles fue en principio atribuida a caprichos de la naturaleza y a restos de organismos enterrados como consecuencia del diluvio universal. En el siglo XVI el francés Bernard Palissy formó una colección de fósiles y con base en sus observaciones sobre sus yacimientos rechazó la hipótesis diluviana para explicar su formación (Templado 1974). Sin embargo, el estudio y el interés hacia los fósiles surgió en el siglo XVII por los trabajos de F. Colonia, A. Silla y N. Steno, quienes ya reconocían los procesos de sedimentación y relacionaban los estratos de la distribución vertical de los fósiles con su edad (Templado 1974).

En el siglo XVIII, Linneo estableció un lenguaje universal, a través de una nomenclatura binaria y latina, para clasificar a los seres vivos en especies y géneros, y

organizarlos jerárquicamente en órdenes, clases y reinos, a partir de un orden y en una escala de complejidad (Templado 1974, Morton 1981). Esta escala abrió la posibilidad de plantear antepasados comunes para grupos de organismos, lo que a su vez influyó en las deducciones transformistas y evolucionistas de los siglos XVIII y XIX y que fueron trascendentes desde el punto de vista biológico, evolutivo y biogeográfico, por las nuevas hipótesis que surgen acerca del origen de las especies y sus distribuciones en el planeta.

Durante el mismo período, George Louis Leclerc, conde de Buffon, postuló la posibilidad de que existiera un ancestro común entre especies cercanamente relacionadas y que la variación existente en las especies se debiera a su adaptación al ambiente (adaptación local). Buffon es uno de los primeros en publicar observaciones sobre la relación entre los organismos y su ambiente, así como en establecer que los animales que viven en diferentes áreas geográficas, bajo condiciones ambientales similares, pueden adaptarse de modo similar (convergencia). En el siglo XVIII, Humboldt, Latreille y Cuvier encuentran patrones similares en plantas, insectos y reptiles respectivamente (Espinosa y Llorente-Bousquets 1993).

Las explicaciones de carácter ecológico a la distribución de las especies surgen a partir de las observaciones y trabajos publicados por Alexander von Humboldt en 1805. En su publicación "Ensayo sobre Geografía de las Plantas" caracteriza la distribución de las plantas por su asociación geográfica-ecológica y clasifica las formas de vida de la vegetación (Castrillón 1998). Entre sus principales aportaciones destaca el estudio de la distribución de las especies con un enfoque regional, cambiando de este modo el enfoque universal previamente empleado.

De Candolle, en el siglo XVIII, identificó que muchas especies son exclusivas de las áreas que ocupan y postuló que la distribución geográfica de las plantas coloca a la Tierra en una dimensión histórica visible a través de ellas, en sus procesos migratorios, en sus extinciones, en sus desapariciones de ciertos espacios y en sus reapariciones. Con ello, planteó conceptos como región, endemismo, estación (factores ambientales que rodean a las especies) y habitación (área geográfica), que

desde el punto de vista biogeográfico son elementos ecológicos e históricos para explicar la distribución de las especies (Nelson y Platnick 1981). Humboldt y De Candolle tenían intereses similares por las plantas, en las observaciones magnéticas y climáticas, así como en su enfoque regional. Las diferencias entre ellos radican en sus explicaciones fitogeográficas, ya que uno lo hace a través de las formas de vida, en tanto que el otro lo hace florísticamente. No obstante, ambos llegan a conclusiones similares (Castrillón 1998).

Conceptos y descubrimientos nuevos suscitaron a su vez a nuevas interrogantes, ya que la distribución actual de las especies y la particularidad de grandes áreas no podía ser explicada únicamente por la dispersión. Hooker fue uno de los primeros en plantear que la dispersión no era capaz, por sí sola, de explicar la distribución de las especies: la peculiaridad de ciertas áreas es congruente con la hipótesis de que todos resultan ser miembros de una flora alguna vez más extensa separada por causas geológicas y climáticas, por lo que la dispersión como factor determinante de la distribución actual no es importante. De este modo, Hooker aplicó los principios básicos de la biogeografía de la vicarianza (Brundin 1991).

Una de las grandes contribuciones a la biogeografía ha sido la delimitación de las regiones biogeográficas. Sclater, con base en el conocimiento sobre las relaciones taxonómicas de las aves y su dispersión, dividió a la tierra en seis regiones zoogeográficas (Neoártica, Paleoártica, Neotropical, Oriental, Australiana y Etiópica) (Müller 1979). Wallace, con base en la distribución de aves y de otros grupos de vertebrados obtuvo resultados similares (Müller 1979, Futuyma 1998). Aunque hoy en día estas regiones continúan siendo vigentes, el conocimiento de la distribución de muchos grupos, así como de la historia geológica de las áreas que habitan, ha llevado a plantear que no existe una clara división entre las regiones y que se unen en zonas de transición, las cuales muchas veces representan otras regiones con una historia biogeográfica propia. Esto, además, ha llevado a definir de un modo más específico diversas provincias para el planeta (Good 1974, Udvardy 1975, Takhtajan 1978).

Por otra parte, los planteamientos de Wallace en cuanto a la distribución de las especies, así como de las clases, órdenes, familias y géneros, son aún vigentes. Wallace planteó el concepto de la extinción, al señalar que especies que han existido antes han sido reemplazadas por nuevas especies en períodos geológicos posteriores, y postuló la creación de nuevas especies a partir de las ya existentes (Nelson y Platnick 1981). Destacan los siguientes planteamientos:

- Grupos como las clases y los órdenes están generalmente dispersos en el planeta, en tanto que grupos como las familias y los géneros se encuentran frecuentemente restringidos a una porción o por lo general a un distrito.
- En las familias ampliamente distribuidas, los géneros presentan áreas de distribución frecuentemente restringidas y grupos característicos de especies son peculiares a cada distrito geográfico.
- Cuando un grupo está restringido a un distrito y es rico en especies, en la mayoría de los casos las especies cercanamente relacionadas se encuentran en la misma localidad o en áreas vecinas.
- En países con clima similar, separados por una barrera marina o por montañas, la biota de un área está frecuentemente representada por familias cercanamente relacionadas, en tanto que los géneros y las especies son peculiares a cada sitio.
- La distribución orgánica en el tiempo es muy similar a su distribución presente en el espacio.
- Grupos como las clases y los órdenes, así como algunas familias se extienden a través de varios períodos geológicos.
- En cada período hay grupos particulares, que ahora tienen una extensión más amplia y que se extienden a través de varias formaciones.
- Las especies de un género o los géneros de una familia que están presentes en el mismo tiempo geológico son más cercanamente emparentadas que las que están separadas en el tiempo.
- Por lo general, en términos geográficos, ni las especies ni los géneros están presentes en dos sitios muy distantes sin estar también en un sitio intermedio, ya que geológicamente la vida de una especie o de un género no ha sido interrumpida. Ningún grupo o especie ha existido dos veces.

- Cada especie ha coincidido en tiempo y espacio con una especie preexistente cercanamente relacionada.

Por su parte, Carlos Darwin planteó que la distribución actual de las especies es consecuencia de la migración de éstas desde sus diferentes áreas de origen hacia las localidades donde ahora se encuentran (Nelson y Platnick 1981). Para explicar las distribuciones disyuntas planteó que son consecuencia de los cambios climáticos y geográficos ocurridos en tiempo geológico reciente y puntualizó la influencia de estos cambios sobre la migración de las especies. Por otra parte, sostiene que la adaptación al ambiente es consecuencia de la supervivencia de las formas que pueden utilizar de una manera más eficaz los recursos limitados y que pueden resistir mejor las exigencias y los peligros del medio. Asimismo, explica la generación de las especies a partir de la especiación simpátrica y alopátrida, la primera por medio de la especialización ecológica que puede provocar la separación por la reproducción, y la segunda a partir del aislamiento geográfico. Finalmente, en su frase "la diversidad viviente es una imagen de la diversidad del ambiente", concluye sus afirmaciones.

La dispersión como único medio para explicar la distribución actual de las especies en el planeta, hipótesis que Darwin defendía, y que más tarde fue adoptada por Wallace, influyó en gran medida sobre las ideas de otros científicos de su época por lo que, por muchos años, fueron descartadas las explicaciones alopátridas a los patrones de distribución observados. Los nuevos descubrimientos acerca del movimiento de las placas terrestres y su desplazamiento planteadas por Wegener a principios del siglo pasado, así como las evidencias paleoclimáticas y paleontológicas y los argumentos paleomagnéticos que confirmaron esta teoría, influyeron en gran medida sobre los cambios en la visión de la evolución y, por consiguiente, en la distribución geográfica de los organismos, con lo cual resurgieron hipótesis vicariancistas y se plantearon nuevas explicaciones.

En la segunda mitad del siglo XX, la publicación de la teoría de la sistemática filogenética de W. Hennig, en 1954, transformó los métodos de análisis y las explicaciones a los patrones de distribución de las especies (Wiley 1981). Esta teoría

estableció que las relaciones genealógicas entre las poblaciones y las especies pueden ser reconstruidas mediante el estudio de caracteres particulares (criterios para establecer el estado de los caracteres: apomórficos y plesiomórficos), aportando con ello un método objetivo para la reconstrucción de las filogenias con base en el postulado de una descendencia con modificación o evolución (Wiley 1981, Brundin 1991). Este método aplicado en la Sistemática para la reconstrucción de grupos monofiléticos aportó elementos a la biogeografía histórica para explicar los patrones de distribución y dejar atrás las especulaciones (Brundin 1991).

La biogeografía filogenética de W. Hennig ha sido definida por Brundin (1991) como el estudio de las historias de vida en el espacio y en el tiempo a través del desarrollo simultáneo y la integración de la teoría evolutiva más allá del Neodarwinismo, que responde a las demandas de los filogenetistas y los biogeógrafos de la filogenética. La biogeografía filogenética se basa en dos reglas, la regla de la progresión y la regla de la desviación de Hennig. La primera establece que cuando una especie amplía su área de distribución y una población resulta aislada, su exposición a un nuevo ambiente por el surgimiento de una barrera, conduce a un evento de especiación con la consecuente generación de caracteres novedosos en las nuevas especies, los cuales son comparativamente apomórficos con relación a la población ancestral de la especie que permanece dentro del área de distribución ancestral. La regla de la desviación establece que en un evento de especiación, una de las especies hijas tiende a conservar los caracteres de la especie ancestral, en tanto que la otra tiende a tener más novedades evolutivas y es apomórfica con respecto a la especie ancestral (Brundin 1991).

A finales de la década de los años 50, Leon Croizat propuso analizar los patrones de distribución de plantas y animales con base en la evolución conjunta de las barreras y las biotas ("tierra y vida evolucionan juntas"), denominando panbiogeografía a este nuevo paradigma (Crisci y Morrone 1992). La panbiogeografía surgió como una alternativa que intenta reintroducir y enfatizar la importancia del espacio o dimensión geográfica en el análisis de los patrones evolutivos y los procesos de la diversidad biológica, por lo que es fundamental conocer las áreas y su papel en los procesos

pasados para entender el presente (Craw *et al.* 1999). Croizat planteó que organismos con diferentes capacidades de dispersión comparten similitudes en cuanto a sus patrones de distribución, lo cual sugiere que taxa pertenecientes a diferentes grupos pueden compartir una historia biogeográfica, dado que sus ancestros ocuparon el mismo sector paleogeográfico y han estado expuestos a los mismos cambios geológicos, geomorfológicos y climáticos, resaltando que la dispersión no es el principal factor que puede explicar la presencia de un taxa en un sitio dado (Humphries *et al.* 1991, Craw *et al.* 1999).

De la misma forma, Croizat propuso un método para el análisis de los patrones de distribución con un conjunto de supuestos diferentes de los de la biogeografía dispersalista y la biogeografía de la vicarianza, una técnica gráfica, un vocabulario y una simbología propia (Crisci y Morrone 1992, Morrone y Crisci 1995, Craw 1991, Craw *et al.* 1999). En la panbiogeografía las comparaciones de los patrones de distribución son espaciales y el concepto de homología (distribuciones con las mismas características espaciales) está ligado con los patrones de geología, geomorfología y tectónica de placas, para formular hipótesis de una relación histórica común (Craw *et al.* 1999).

A finales de la década de los años setenta D.E. Rosen, G. Nelson y N. Platnick desarrollaron un método para el análisis biogeográfico que asocia los fundamentos de la panbiogeografía de Croizat con la metodología de la sistemática filogenética de Hennig y al que denominan biogeografía cladística o biogeografía de la vicariancia (Morrone y Crisci 1995). El objetivo principal de este método es el análisis de los patrones de vicarianza presentados por los grupos monofiléticos, a partir de la identificación de grupos hermanos con base en el principio de sinapomorfia (distribución de caracteres derivados compartidos heredados del ancestro común más reciente), expresada esta relación genealógica en un cladograma, donde los taxa terminales con base en la hipótesis de interrelación de áreas son reemplazados por las zonas que ocupan (Rosen 1975, Nelson y Platnick 1981, Humphries *et al.* 1991).

La relación histórica de las áreas de endemismo es uno de los principales objetivos de la biogeografía histórica, la cual ha sido abordada a partir de las relaciones históricas de los taxa. Rosen y Smith (1988) propusieron un análisis que parte de la analogía entre taxa y áreas, que al igual que en la cladística emplea el criterio de simplicidad para obtener un cladograma de áreas directamente de la distribución geográfica de los taxa. Este método, denominado Análisis de simplicidad de endemismos (Parsimony analysis of endemism), se aplica a los taxa sinapomórficos (compartidos) de diferentes localidades para obtener hipótesis de las relaciones entre las biotas de estas localidades. El cladograma resultante representa emersiones sucesivas de las biotas, intercambio biótico relativamente reciente entre localidades hermanas o, contrariamente, secuencias históricas de divergencias y aislamiento de las biotas; también pueden representar un esquema ecológico relativamente favorable (ambientalmente) para los taxa analizados, localidades u horizontes geológicos (Rosen 1991).

El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) fue planteado para analizar datos paleontológicos (taxa fósiles) y su distribución (presencia) en horizontes geológicos pasados (localidades). Morrone (1994) propuso el uso de PAE para identificar áreas de endemismo, empleando celdas como unidades operacionales y no se requiere de estudios filogenéticos de los taxa empleados. En la actualidad este método ha sido aplicado para analizar diferentes grupos de plantas y animales, a diferentes escalas y con diferentes unidades operacionales.

Asimismo, se han propuesto diferentes métodos para obtener cladogramas de áreas a partir de los cladogramas de taxones (estos métodos son descritos en Morrone y Crisci 1995 y en Morrone *et al.* 1996). Sin embargo, se ha indicado que la integración de diferentes métodos de acuerdo con los pasos del análisis biogeográfico (Morrone y Crisci 1995) puede resolver los conflictos de las áreas que han perdido su integridad como resultado de los ciclos de vicarianza y de dispersión de los taxa que las habitan (Morrone 2001).

Dado que las áreas de endemismo son las unidades de los análisis biogeográficos, es de suma importancia emplear los mismos criterios para su determinación (Harold y Moore 1994), que permitan realizar estudios comparativos, así también identificar los criterios más apropiados para la identificación de estas áreas. El análisis de simplicidad de endemismos (Rosen y Smith 1988, modificado por Morrone 1994) ha sido en los últimos años uno de los métodos más ampliamente empleados, debido a que no requiere estudios filogenéticos de los taxa en cuestión, permite analizar y comparar taxa pertenecientes a diferentes grupos y las interpretaciones de las áreas resultantes pueden ser históricas y ecológicas.

BIOGEOGRAFÍA

La distribución de los seres vivos en el planeta es un fenómeno intrigante desde el punto de vista científico. En la actualidad, la biogeografía ha sido definida como la disciplina que estudia la distribución geográfica de los seres vivos y los cambios de ésta a través del espacio y el tiempo. Para su estudio se requiere de la geografía, la paleontología, la geología y la biología (Myers y Giller 1991), abordando el estudio de la distribución de los seres vivos desde dos grandes enfoques generales, el ecológico y el histórico. El enfoque de la biogeografía ecológica analiza los patrones de distribución de las especies de modo específico o poblacional, a una escala local o regional, tomando en cuenta procesos de adaptación al ambiente y las relaciones con otras poblaciones o especies para explicar la restricción en su distribución, en tanto que la biogeografía histórica analiza los patrones de distribución de especies y taxones superiores, a una escala global, tomando en cuenta procesos tectónicos y macroevolutivos (Myers y Giller 1991, Cox y Moore 1993). Cada uno de estos enfoques ha desarrollado una variedad de teorías y métodos para analizar los patrones de distribución.

Ambos enfoques se han desarrollado de manera independiente, pero la distribución de los organismos requiere para su explicación tanto de los factores pasados, que nos permitan inferir la historia de su ubicación actual, como de los factores actuales que han permitido su permanencia o la conformación actual de sus patrones de

distribución. De este modo, estos enfoques, así como sus respectivas herramientas, son esenciales para identificar los factores que favorecen y que limitan su establecimiento, así como la influencia de sus interacciones con el medio físico y biótico.

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS

En biogeografía se reconocen los patrones preceptuales, los cuales identifican en un conjunto de datos las tendencias y las repeticiones observables, es decir, son las formas de las representaciones gráficas o los promedios estadísticos (Rosen 1991). La existencia de patrones no aleatorios implica procesos causales generales, cuya comprensión nos permitiría reconstruir las historias de vida y con ello explicar la distribución actual de las especies.

El reconocimiento de los patrones de distribución de las especies o los grupos en cuestión es uno de los primeros pasos en los análisis biogeográficos, y no requiere conocimiento o supuesto previo. La identificación espacial de estos patrones a diferentes escalas ha permitido reconocer la particularidad en la distribución de los taxa e inferir a partir de ello los reinos, las regiones y las provincias. Asimismo, entre los principales patrones reconocidos se encuentran los patrones de riqueza, los de rareza, los de endemismo y las distribuciones geográficas de las formas de vida. Por otra parte, se han descrito patrones de extinción, así como las transiciones de la diversidad de los taxa a través de los registros fósiles y paleoclimáticos.

La biogeografía histórica y la biogeografía ecológica han diferido en la definición de sus patrones básicos de estudio. En la biogeografía histórica las unidades de estudio son los patrones de distribución individual, referidas como áreas de distribución, y las áreas de endemismo obtenidas a partir de la superposición de los patrones de distribución individual. En la biogeografía ecológica los patrones básicos de estudio son las tendencias geográficas de la riqueza, la variación geográfica de las formas de vida, las áreas de distribución individual y su relación con la riqueza, así como las áreas de distribución de especies, que también es abordado en este enfoque.

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Los estudios con enfoques ecológicos, como la areografía, se han orientado al análisis de las áreas de distribución individual en función de su tamaño, su tendencia a la deformación y la ubicación de barreras a la dispersión (Rapoport 1975). La biogeografía de islas analiza la relación del tamaño de las áreas con la riqueza de especies, tomando en cuenta procesos de colonización a través de la inmigración y la extinción (Mac Arthur y Wilson 1967). Asimismo, las variaciones geográficas de las formas de vida, que toma en cuenta la composición, estructura y abundancia de especies, son abordadas por la geografía de biomas.

Para analizar los patrones de endemismos (áreas de endemismo) han surgido diversos enfoques en la biogeografía histórica. El enfoque de la biogeografía de la dispersión considera la existencia de centros de origen y la dispersión como el principal proceso que explica la distribución actual de las especies; para reconstruir las historias de los diferentes grupos taxonómicos define a las áreas geológicas como unidades fijas, tomando en cuenta la composición, las afinidades entre las regiones y las localidades a través de las especies que comparten y que son exclusivas para definir las regiones biogeográficas (Espinosa y Llorente-Bousquets 1993).

La biogeografía filogenética coincide con el dispersalismo en la búsqueda de centros de origen a partir de los cuales se dispersaron los taxa hasta alcanzar su distribución actual (Morrone y Crisci 1995, Morrone *et al.* 1996) y supone que a partir de las relaciones de parentesco entre los taxa se puede inferir la historia de las áreas biogeográficas, al igual que la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

La biogeografía cladística combina aspectos de la panbiogeografía de Croizat y la biogeografía filogenética de Hennig, presupone eventos vicariantes en la ruptura de las poblaciones en subpoblaciones, como producto de barreras (topográficas o ambientales) a la dispersión de las especies y sostiene que la congruencia observada en los patrones biogeográficos de los miembros de un grupo monofilético son producto de una historia común (Morrone y Crisci 1995, Morrone *et al.* 1996). La

panbiogeografía busca patrones comunes de flora y fauna, asumiendo una explicación vicariante, pero sin descartar el fenómeno de la dispersión (Crisci y Morrone 1992, Morrone y Crisci 1995, Morrone *et al.* 1996).

Las diversas estrategias biogeográficas han sido muy controvertidas. Por una parte, no existen límites o niveles claramente definibles entre la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica, y por otra, las diversas escuelas y estrategias de análisis en la biogeografía histórica (dispersalismo, biogeografía filogenética, panbiogeografía y biogeografía cladística) y la biogeografía ecológica (areografía, biogeografía de islas y la geografía de biomas), sugieren que el análisis de los patrones de distribución no pueden estar limitados a un enfoque, método o escuela en particular (Morrone y Crisci 1995). Ambos enfoques son necesarios para explicar los patrones de distribución, ya que su conformación actual implica diversos procesos, los cuales no pueden estar restringidos a una estrategia en particular. Asimismo, los diferentes métodos de análisis desarrollados en la biogeografía histórica para la identificación de áreas de endemismo son potencialmente útiles en la identificación de las áreas de distribución individual, así como en la identificación de áreas prioritarias para su conservación, aspectos considerados en la biogeografía ecológica.

MÉTODOS PARA IDENTIFICAR PATRONES DE DISTRIBUCIÓN

Áreas de distribución

El primer paso para identificar los patrones de distribución es la identificación de las áreas de distribución individual de las especies. En fitogeografía la expresión "área de distribución" es aplicado al área dentro de la cual se distribuye un taxón, o la región ocupada por una comunidad vegetal.

El procedimiento tradicional para determinar el área de distribución de una especie es mediante el mapeo de los sitios de colecta y el reconocimiento de la superficie geográfica que aquella ocupa (Cabrera y Willink 1973). Sin embargo, esto resulta ser subjetivo debido a lo limitado e incompleto de la exploración biológica, por lo que se

requiere de métodos que superen estas deficiencias y eliminen sesgos debidos a la experiencia particular de los investigadores.

Uno de los métodos más frecuentemente empleados para el reconocimiento de patrones es el de la retícula cuadrangular. Este método consiste en usar un mapa cuadrículado (el tamaño de la cuadrícula es dependiente de la escala de estudio), en el cual se enfatizan los cuadros donde la especie está presente. El método de la propinuidad media, propuesto por Rapoport (1975), estima las distancias medias entre los individuos o las localidades (distancia del vecino más cercano), mediante arcos conecta los puntos de distribución más cercanos entre sí, formando colonias que a su vez son interconectadas, posteriormente se miden los arcos y se calcula la media aritmética, cuyo valor es empleado para trazar un perímetro alrededor de cada nódulo y a ambos lados de los arcos. Ambos métodos pretenden descartar la ambigüedad en la delimitación de las áreas de distribución, no obstante, difieren en cuanto a las hipótesis que pueden plantearse a partir de sus resultados; por lo tanto también difieren en sus aplicaciones potenciales.

Áreas de endemismo

Las áreas de endemismo (patrones de distribución de los taxa endémicos) se conforman cuando dos o más especies de distribución continua muestran gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, son homopátridas y denominadas endémicas (Platnick 1991, Espinosa y Llorente-Bousquets 1993, Morrone 1994). Se ha observado que muchos taxa endémicos presentan distribuciones más o menos congruentes, conformando de este modo áreas de endemismo. Bajo la idea de evolución en espacio y tiempo, se ha sugerido que las especies de un área comparten una historia común. La identificación de las áreas de endemismo y el análisis de las causas que han generado el endemismo es el objeto de estudio de la biogeografía histórica.

Tradicionalmente, las áreas de endemismo se han definido mediante la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies. La distribución de las especies en

cuestión deben ser, en términos geográficos, relativamente menor en comparación con el área de estudio, los límites de distribución deben ser apropiadamente conocidos y la validez de las especies no debe estar en duda (Müller 1973). Luego de cumplidas estas condiciones, las áreas de distribución analizadas se superponen y su congruencia es lo que determina el área de endemismo. Sin embargo, la delimitación de las áreas puede variar de acuerdo a los criterios empleados por cada investigador.

Algunos métodos objetivos para la identificación de las áreas de endemismo han propuesto el empleo de las técnicas de agrupamiento de especies ubicadas en un mapa cuadrulado (Crisci y López-Armengol 1983). Para ello, es necesario construir una matriz de cuadrículas por especies, de la cual se obtiene una matriz de asociación empleando un coeficientes de similitud. El método más comúnmente aplicado es el de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), con el cual se obtiene un fenograma que agrupa las especies y con ello se reconocen las áreas de endemismo en estos grupos. Este método ha sido catalogado como "muy eficiente" cuando los objetos forman grupos claramente "naturales" (Sneath y Sokal 1973), estos aspectos son de gran importancia en los análisis biogeográficos donde se intenta reconocer las áreas naturales de endemismo.

El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) (Rosen y Smith 1988, modificado por Morrone 1994) considera la presencia de una especie en un área como equivalente a la presencia de un estado del carácter en un taxón. Este método aplica un criterio de simplicidad para delimitar las áreas de endemismo a través de la congruencia entre los datos de distribución de muchos taxa. De este modo, genera cladogramas directamente de los datos de distribución, por lo que no requiere estudios filogenéticos de los taxa en cuestión.

ENDEMISMO

Un taxón es endémico si su área de distribución está confinada a una sola región. Este concepto como tal fue introducido en el siglo XIX por Agustín de Candolle, y aunque continúa siendo definido de este modo, su uso varía en diversos casos y se

refiere a unidades políticas o a unidades geográficas mayores (Cain 1951, Rapoport 1975). Por ello, es difícil dar una definición exacta de este término. No obstante, es aplicado con mayor frecuencia a los taxa con distribuciones geográficas restringidas.

De este modo, el término endémico ha sido atribuido a los taxa que ocupan una pequeña fracción de una provincia florística o geográfica (Kruckeberg y Rabinowitz 1985). De acuerdo con la clasificación de Rabinowitz (1981), son especies que presentan poblaciones que independientemente de su abundancia local, están restringidas a un hábitat o lugar específico, o cuyas poblaciones son poco numerosas y dispersas, pero que están restringidas geográficamente.

La mayoría de las angiospermas del planeta son endémicas en una escala regional o local (Good 1974, Kruckeberg y Rabinowitz 1985), en tanto que las especies cosmopolitas constituyen una proporción pequeña de la flora. No obstante, los porcentajes de endemismo varían de una región a otra, lo cual depende en gran medida de la historia geológica y las condiciones ambientales propias de cada región (Cain 1951). Los porcentajes más altos de endemismo han sido correlacionados con la edad y el aislamiento de un área, con la diversidad de sus hábitats (Cain 1951, Cox y Moore 1993, Major 1991) y con la estabilidad de los sitios desde el punto de vista geomorfológico y climático (Cox y Moore 1993, Major 1991). Comparativamente, los sitios montañosos y las islas oceánicas que han permanecido aisladas por mucho tiempo son más ricas en taxa endémicos, en tanto que las regiones boreales y las árticas son relativamente más pobres (Cain 1951, Kruckeberg y Rabinowitz 1985, Cox y Moore 1993).

Se ha propuesto que el origen de los taxa endémicos puede ser reciente o relicto de taxa alguna vez más ampliamente distribuidos (Raven y Axelrod 1974, Kruckeberg y Rabinowitz 1985). Los taxa de origen reciente (neoendémicos) deben su restricción a la insuficiencia de tiempo para ampliar sus áreas de distribución, en tanto que los taxa relictos (paleoendémicos) se restringen a pequeñas áreas debido a la reducción de sus hábitats. Sin embargo, es aún complicado definir a una especie como paleoendémica o como neoendémica, existen ciertas correlaciones ambientales que sugieren que los taxa neoendémicos se relacionan con ambientes poco predecibles y

que los taxa paleoendémicos se relacionan con ambientes estables. Por ejemplo, en California (región con altos porcentajes de endemismos asociados con el aislamiento del área) se ha observado que las plantas neoendémicas se encuentran en ambientes poco predecibles, como el área de transición entre una zona seca y una zona húmeda; por lo contrario, las especies paleoendémicas se encuentran restringidas en ambientes más estables, ya sea en la zona seca o en la zona húmeda de esta zona (Stebbins y Major 1965).

Los factores ambientales que influyen en la restricción de los taxa son diversos. Se manifiestan a través del clima, la geomorfología (tectónica de placas, topografía y suelos), o la presencia de otros organismos (Kruckeberg y Rabinowitz 1985) y sus interacciones. Estos factores influyen sobre su habilidad para sobrevivir o reproducirse, así como también en su habilidad para dispersarse (Cox y Moore 1993). Los procesos geomorfológicos (tectónica de placas) y los grandes cambios climáticos han ocasionado la fragmentación de grandes masas de tierra y consecuentemente la fragmentación de poblaciones biológicas y la interrupción de flujo génico entre las poblaciones que han sido aisladas.

Se ha observado que los factores que suelen estar asociados con los patrones de endemismo son la aridez y los suelos azonales. Las zonas áridas de México, a pesar de su relativa pobreza florística, poseen altos porcentajes de endemismo (Rzedoswki 1991). Por otra parte, se ha observado que existe una fuerte asociación de los taxa endémicos con los suelos pobres en nutrientes, suelos de serpentinas y de metales pesados, que por lo general se presentan geográficamente en forma de parches (Gankin y Major 1964). Del mismo modo, la combinación de suelos pobres y precipitación escasa ha sido asociada con porcentajes altos de endemismo en diversos sitios, tanto templados como tropicales (Gentry 1986, Huston 1994).

Los factores antes expuestos pueden constituir verdaderas barreras para la dispersión de las especies. Estos factores son de gran importancia, no sólo porque restringen la distribución de los taxa y pueden explicar sus patrones de distribución, sino que además algunos son los factores causantes de los procesos de especiación. Por ello,

además de tener presente todos estos factores, es importante tomar en cuenta la escala espacial y temporal.

IMPORTANCIA BIOGEOGRÁFICA DEL ENDEMISMO

Los taxa endémicos aportan información en cuanto al origen, la edad, y las transformaciones que han ocurrido en un área o región, por lo que son importantes cuando se desea conocer la historia y el origen de la flora y fauna de un área (Braun-Blanquet 1923, Tolmachev 1974, Keener 1983). Desde el punto de vista de la biogeografía histórica, la congruencia entre los patrones de endemismo sugiere una historia común, es decir, los procesos operan del mismo modo sobre el área y sobre los taxa.

La relación entre el área y la riqueza de especies en la biogeografía de islas (Mac Arthur y Wilson 1967) se establece a través de la riqueza de especies y de los taxa endémicos presentes en las áreas. El planteamiento de esta relación ha influido en la formulación de hipótesis acerca de las causas y los factores que promueven los procesos de especiación y de extinción de las especies, así como las estrategias evolutivas de los taxones para colonizar nuevas áreas.

El endemismo a escala específica y supraespecífica es empleado en la definición de regiones florísticas (Takhtajan 1978, Rzedowski 1978). A partir de esta relación geográfica se han podido inferir procesos de adaptación, así como los diversos factores ambientales que operan sobre la distribución de las especies.

Por otra parte, el análisis de los patrones de distribución de los taxa endémicos brinda información valiosa desde el punto de vista de la conservación de la diversidad biológica (Posadas *et al.* 1997), no sólo desde el punto de vista de la identificación de los sitios con mayor concentración de endemismos y de la complementariedad de las áreas en cuanto a su composición de taxa, sino también porque a partir de la identificación de las áreas que ocupan se pueden establecer la relación entre la superficie ocupada y la superficie conservada.

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES ENDÉMICAS EN MÉXICO

En México son escasos los estudios que analizan los patrones de distribución de plantas y más aún de las especies endémicas. De los trabajos realizados se comentan a continuación algunos que destacan, y en los cuales se hace alusión a los patrones de distribución de taxa endémicos.

Aunque no analiza los patrones de distribución de las especies, Rzedowski (1993) señala la importancia de usar límites naturales para identificar las áreas de distribución de las mismas. Asimismo, afirma que el endemismo no muestra los mismos patrones de distribución que la diversidad, y que está correlacionado a nivel familiar y genérico con la aridez, siendo esto más pronunciado entre los arbustos xerófilos y los pastos.

De acuerdo con el estudio realizado por Wendt (1993) para la flora arbórea de la selva perennifolia de la vertiente atlántica, el endemismo se concentra en tres áreas de alta precipitación: el área de Los Tuxtlas, Veracruz, el área de Tuxtepec, Oaxaca y el área de Uxpanapa, Veracruz y áreas adyacentes de Oaxaca (Chimalapas), el sur de Tabasco y norte de Chiapas. Esto implica necesariamente la operación de más de un factor en los procesos de especiación o aislamiento.

Los resultados del estudio de la familia Agavaceae realizado por García-Mendoza (1995) mostraron que 55% de las especies de esta familia y dos géneros (*Polianthes* y *Prochyantes*) se restringen a México. Por otra parte, menciona que la distribución de esta familia en este país se restringe a las áreas xéricas. Sin embargo, en el sureste de México, se presentan poblaciones poco numerosas y dispersas de dos especies pertenecientes a ésta familia; en la Selva Lacandona (Chiapas) se presenta raramente la especie *Yucca lacandonica*, en tanto, que en la península de Yucatán se ha reconocido la especie *Furcraea cahum*, la cual aparentemente está adaptada a diferentes ambientes, ya que se ha colectado en diferentes tipos de vegetación, pero que parece esta asociada a suelos azonales y a condiciones microclimáticas particulares.

Villaseñor y Elías (1995) indican que más de la mitad de las 552 especies endémicas reportadas para la península de Baja California presentan un área de distribución restringida a una pequeña porción de la misma. Asimismo, los porcentajes más altos de plantas endémicas se encuentran en las islas y en la región de Los Cabos, en el extremo sur de la península.

En la península de Yucatán se han llevado a cabo varios estudios enfocados a establecer las relaciones fitogeográficas con las regiones vecinas (Standley 1930, Lundell 1934, Miranda 1958, Rzedowski 1978, Durán y Olmsted 1987, Espejel 1987, Estrada-Loera 1991, Ibarra-Manríquez *et al.* 1995, Ibarra-Manríquez *et al.* 2002). En estos trabajos la flora de la península se relaciona florísticamente con la zona centroamericana, con el sur de México y con la región del Caribe; además, destacan la riqueza de especies endémicas. Por otra parte, varía el número de especies endémicas citadas para la región, en función del criterio empleado por cada autor para delimitar la península y con base en los conocimientos florísticos y taxonómicos en el momento de su realización. Actualmente se reconoce que existen 168 especies endémicas que representan 7.3% de la flora peninsular (Durán *et al.* 1998).

En cuanto a los estudios de distribución faunística en la península de Yucatán, destaca el trabajo areográfico de la herpetofauna de la península (Lee 1980), en el cual se resalta la influencia del clima en la distribución de estas especies y se recalca su riqueza endémica. Lee (1980) reporta 180 especies, de las cuales 14% son endémicas a la península. Los resultados reflejan una diferencia entre las especies del norte y las especies del sur, presentándose un mayor porcentaje de especies endémicas en la zona norte de la península. En la zona seca del norte de la península se registran 18 especies endémicas, cifra que disminuye en dirección sur, hacia la zona más húmeda. En cuanto a la riqueza de especies, los anfibios y los reptiles presentan diferentes patrones de distribución. La riqueza de anfibios disminuye de sur a norte, a diferencia de los reptiles que presentan una mayor riqueza en el sur de la península (área de El Petén), que decrece hacia el centro y se incrementa de nuevo hacia el norte. En ambos grupos se presentan dos patrones de distribución disyunta, especies endémicas que se distribuyen en los hábitats xéricos y subhúmedos del

norte de la península y en las sabanas de Belice y El Petén, y especies endémicas del sur (mesofílicas) que se distribuyen de modo disyunto en áreas de alta precipitación del norte de la península. El autor plantea que las especies endémicas evolucionaron a partir del aislamiento ocasionado por los cambios climáticos del Pleistoceno, en tanto que los patrones de distribución disyunta identificados pueden ser interpretados como resultado de influencias antrópicas relacionadas con la deforestación debida a las actividades agrícolas de los mayas y por otra parte con la expansión de las selvas como consecuencia del colapso de esta civilización.

La avifauna de la península de Yucatán presenta una gran riqueza de especies (510 aproximadamente), de las cuales 19.6% son consideradas endémicas (Mackinnon 1993, Berlanga y Wood 1996) y se restringen a las selvas altas y medianas subperennifolias. Algunas especies endémicas se distribuyen en el matorral de duna costera, de las cuales cerca de la mitad se distribuyen particularmente hacia el norte de la península, coincidiendo con la selva mediana subperennifolia (Berlanga y Wood 1996).

La distribución de ciertos grupos de especies endémicas en una escala regional está influenciada en gran medida por el clima, particularmente la aridez y las altas precipitaciones pluviales. Asimismo, en las áreas aisladas climáticamente se reconoce una gran concentración de taxa endémicos.

SISTEMAS DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA

Los sistemas de información geográfica (SIG) son una combinación de "hardware" y "software" que permite almacenar, analizar, integrar y visualizar información geográfica en un formato digital (Aronoff 1991, Burrough 1986). Los SIG combinan tres elementos básicos que son la cartografía, las bases de datos y el análisis espacial, lo que permite: a) procesar y visualizar mapas en formato vector (cada línea es definida por un punto inicial y un punto final, que son los que se almacenan) y en formato raster (cada línea es definida por todos sus puntos intermedios, siendo almacenados todos ellos); b) manejar grandes cantidades de datos, obtenidos en

diversas fuentes (climatología, geología, edafología, florística, física, agricultura, diseño gráfico, teledetección, informática, etc.); y c) recuperar, analizar y representar la información georeferenciada a través de bases de datos relacionales y la información espacial correspondiente.

Los SIG son aplicados en la planificación urbana, catastro, transporte, manejo de cuencas y zonas costeras, así como en los estudios de impacto ambiental para la toma de decisiones (Solano y Robinson 1995-1996). Su empleo en la identificación y análisis de los patrones de distribución (Walker 1990), así como en la elección de áreas naturales para su protección (Davis *et al.* 1990, Bojórquez-Tapia *et al.* 1995) ha cobrado gran auge y en la actualidad son una herramienta básica para la conservación de la diversidad biológica.

Existen diversos programas de SIG en el mercado (ARCINFO, ARCVIEW, IDRISI, etc.) con diferentes capacidades y aplicaciones. El SIG IDRISI captura, almacena y analiza la información sobre atributos en donde la localización y las relaciones espaciales juegan un papel importante. El programa incluye módulos para manejar información: el formato vectorial y el de celdas tienen la posibilidad de pasar información de un lado a otro; además permite, mediante operaciones algebraicas de lógica booleana, representar los datos tabulares en forma cartográfica. La lógica booleana se forma combinando constantes lógicas, variables lógicas y otras expresiones lógicas, utilizando los operadores lógicos: "no", "y", y "o"; y los operadores de relación o comparación: =, <, >, <=, >=, <>. Los operadores de comparación sirven para expresar las condiciones en los algoritmos (Joyanes 1988).

MODELACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS ESPECIES

A pesar de los grandes avances en la identificación y el registro de las especies, las colectas son aún insuficientes para representar fielmente la distribución geográfica de las especies y los resultados obtenidos se ven comúnmente sesgados por esta limitación. Esto afecta el análisis de los patrones de distribución y limita la toma de decisiones en cuanto a la conservación de la diversidad biológica.

En la práctica es difícil determinar la distribución completa de las especies. El énfasis en la búsqueda de respuestas que nos ayuden a entender la distribución de las especies y su relación con variables ambientales y sus fluctuaciones ha conducido a la generación de herramientas matemáticas que nos ayudan a explicar y predecir los patrones de distribución geográfica de plantas y animales.

Existen diferentes herramientas que mediante el análisis de patrones conocidos exploran las correlaciones entre las variables ambientales y la distribución conocida de los taxa. HABITAT (Brieman *et al.* 1984), BIOCLIM (Busby 1991), GARP (Stockwell y Noble 1991) y FLORAMAP (Jones y Gladkov 1999) modelan la distribución de las especies con base en atributos climáticos, en tanto que CLIMEX (Sutherst y Maywald 1985) se basa en atributos fenológicos y poblacionales. La herramienta heurística DOMAIN (Carpenter *et al.* 1993) puede emplear además de los atributos climáticos, diferentes variables ambientales relacionadas con la presencia de las especies, siempre y cuando éstas puedan ser expresadas numéricamente.

DOMAIN destaca por la efectividad de su análisis (Carpenter *et al.* 1993, Argáez 1996), ya que usa únicamente registros de presencia y un número limitado de atributos físicos y biológicos. A partir de esta información genera una matriz de los sitios de colecta de la especie y su información ambiental correspondiente. DOMAIN emplea una medida de similitud punto a punto para asignar un valor de clasificación a cada sitio probable (candidato), basándose en la proximidad espacio-ambiental del sitio de registro más parecido. El valor de similitud es esencialmente el recíproco de la distancia entre los factores ambientales del sitio y los factores ambientales de los sitios de presencia. Un sitio es clasificado como de alto potencial si su valor de similitud es mayor que cierto umbral determinado por el usuario. Usualmente se utiliza como umbral el valor 0.9 ó 0.95. Este método ha sido aplicado para predecir la distribución potencial de los marsupiales de Australia (Carpenter *et al.* 1993) y del pájaro carpintero *Melanerpes aurifrons* en Chiapas (Argáez 1996), con resultados satisfactorios.

ÁREA DE ESTUDIO

La península de Yucatán es una plataforma de roca caliza que abarca los estados mexicanos de Yucatán, Campeche, Quintana Roo y la plataforma continental hacia el Golfo de México, además del norte de Belice y el norte de Guatemala. Esta región se ubica en la porción intertropical, próxima al trópico de Cáncer; colinda con el mar Caribe y con la Planicie Costera del Golfo de México.

Con la finalidad de conocer los factores actuales y pasados que han influido en la diversidad biológica de la península de Yucatán, y consecuentemente en los patrones de distribución de las especies que allí se presentan, se describen a continuación algunos de los eventos más importantes de su origen geológico, de sus condiciones climáticas pasadas, así como la historia de su conformación vegetal. Conjuntamente, estos procesos son descritos para las áreas contiguas, ya que han sido la fuente más cercana de dispersión y migración de las especies que colonizaron la península. Por otra parte, la caracterización biofísica de la península nos permite aproximarnos a la reconstrucción de su historia biológica.

Historia geológica

La evidencia paleomagnética sugiere que hace 250-260 millones de años los continentes se encontraban unificados como parte del gran continente Pangea (Fig. 1.1). A principios del período Jurásico (hace 180 millones de años aproximadamente), la formación de una cordillera oceánica fragmentó este gran continente en dos porciones: se denominó Laurasia a la porción del norte (conformado por lo que hoy es Norteamérica, Europa y Asia) y Gondwana a la porción sur (comprendía lo que es ahora Sudamérica, África, India, Australia, Antártida y Nueva Zelanda) (Llorente *et al.* 1996, Coates 1997).

Cuando Norteamérica se separó de Eurasia y del norte de África (hace 140 millones de años), el océano Atlántico norte se expandió y se conectó directamente con el océano Pacífico. Al sur de Norteamérica, México formaba una península y tenía

adheridas las placas Maya (plataforma de la península de Yucatán) y Chortis (sur de Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua). La placa Maya estaba unida de modo estable al territorio que hoy es México a diferencia de la placa Chortis, que se desplazaba hacia el sureste de este territorio (Coates 1997).

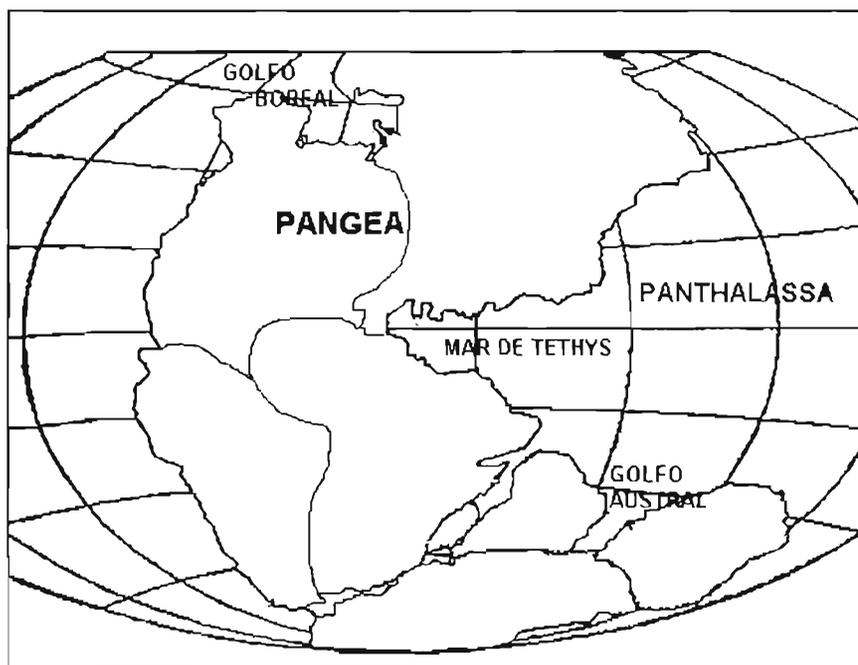


Figura 1.1 Pangea, 250-260 millones de años (fuente: Coates 1997).

La expansión del océano Atlántico fue separando a Sudamérica de África hace 80 millones de años, aproximadamente. Por otra parte, se formó un cinturón volcánico a lo largo del borde suroeste de Norteamérica hasta el borde noroeste de Sudamérica. El arco volcánico ubicado entre Norteamérica y Sudamérica formaría posteriormente las Grandes Antillas (Coates 1997).

A finales del Cretácico (65 millones de años), diversos movimientos tectónicos y orogénicos provocaron la ruptura del arco volcánico y el desplazamiento de la porción ubicada en Centroamérica hacia su posición actual (Grandes Antillas: Cuba, La

Española y Jamaica). Durante este periodo se formó además un nuevo arco de islas volcánicas, que constituye el origen de la actual Centroamérica (Costa Rica y Panamá). La placa Chortis se adhirió a la placa Maya y al sur de México, que junto con las nuevas islas volcánicas formaron una península continental al sur de Norteamérica (Fig. 1.2).

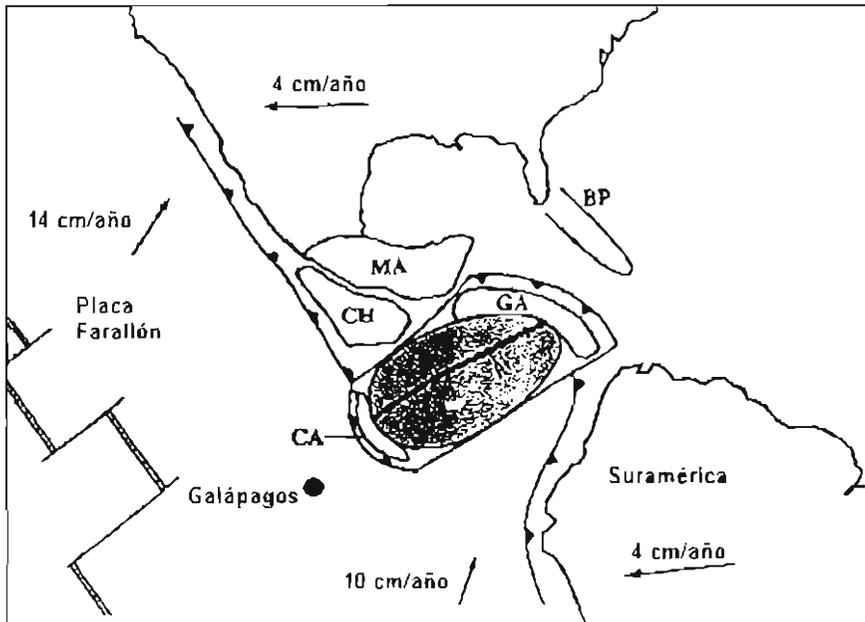


Figura 1.2 Reconstrucción tectónica de hace 65 millones de años. BP: plataforma Bahamas-Florida, CA: arco centroamericano, CH: placa Chortis, GA: arco de las Grandes Antillas, MA: plataforma Maya (fuente: Coates 1997).

Durante el Eoceno, la colisión del primer arco de islas (Grandes Antillas) con la plataforma Bahamas-Florida impidió que continuara su desplazamiento y provocó su ruptura; como resultado de este evento se formaron las islas actuales de Cuba y La Española. Los movimientos de la placa Caribe hacia el este ocasionaron una nueva zona de subducción y el desplazamiento del arco volcánico ubicado en el noroeste de Sudamérica. Este arco volcánico constituiría posteriormente lo que hoy día son las Antillas Menores.

La placa Caribe se desplazó considerablemente hacia el este durante el Mioceno (hace casi 20 millones de años), hasta acercarse a su posición actual. El arco volcánico centroamericano y Sudamérica se encontraban separados aún por un profundo mar, lo cual limitó la dispersión en ambas direcciones de la flora y la fauna. El arco centroamericano continuó su desplazamiento hacia el este, lo que lo acercó finalmente a Sudamérica, hace aproximadamente 12 millones de años. Posterior a ello, la formación de un archipiélago al sur de este arco volcánico y los subsecuentes depósitos marinos conformaron el Istmo de Panamá, lo que estableció un puente continental entre Sudamérica y Norteamérica, hace 3 millones de años aproximadamente.

Durante la formación de Centroamérica se originaron nuevas zonas de subducción, así como la ruptura y alineación de nuevas placas tectónicas. La historia de Centroamérica es muy compleja y son muchas las hipótesis planteadas con respecto a ello. La reconstrucción aquí presentada corresponde al trabajo de Coates (1997), elaborado con base en registros paleomagnéticos, paleoclimáticos y paleontológicos. A diferencia de la historia geológica de Centroamérica, el territorio que conforma la península de Yucatán se ha caracterizado por su estabilidad tectónica. No obstante, su origen está ligado a grandes movimientos tectónicos de la expansión del océano Atlántico y con el origen de Centroamérica.

La plataforma Maya (península de Yucatán) formaba parte del arrecife continental occidental hace aproximadamente 230 millones de años. La apertura del Atlántico trajo consigo la expansión del piso oceánico, lo cual produjo una falla y la formación de montañas o pliegues a lo largo del margen continental oeste. La erosión de las crestas llenó los valles de grava y aluvión, y la evaporación periódica formó sal y yeso. La plataforma de la península de Yucatán estaba totalmente sumergida hace 90 millones de años, cuando formaba una parte pasiva del Atlántico. La evolución de un enorme arrecife y un sistema de lagunas sobre esta placa generaron el depósito de grandes cantidades de calizas, así como de evaporitas, sales y yeso (Weidie 1985, Coates 1997). El depósito continuo y gradual de evaporitas, sales, yesos, y otro tipo de sedimentos, ha estado acompañado por algunas emersiones y eventos tectónicos

en áreas vecinas. Los registros de sedimentos más antiguos de la península se encuentran en las montañas Mayas de Belice y la Sierra Norte de Chiapas, los cuales datan de finales del Paleozoico (hace 230 millones de años aproximadamente). Se han encontrado rocas metamórficas y cuarcitas, probablemente derivadas de la emersión de una cresta metamórfica en el noreste de la península durante el Jurásico (Weidie 1985). La edad de estos registros corresponden con el inicio de la expansión del Océano Atlántico y el origen de la plataforma peninsular planteado por Coates (1997).

El cretácico superior se caracterizó por una marcada inestabilidad geológica. La colisión de las plataformas Maya y Chortis (sur de Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua) probablemente originaron diversos cambios en el territorio de la península de Yucatán, tales como la falla de Ticul, lo que provocó el depósito de andesitas en el norte de la península, la interrupción del crecimiento de los arrecifes y la emersión de las crestas del este de la península, las cuales contribuyeron al depósito de cuarcitas (Weidie 1985). Posteriormente, los eventos geológicos que han acompañado la emersión de la plataforma peninsular han consistido en el depósito continuo y gradual de materiales calcáreos que continua hasta el día de hoy.

A principios del Terciario la plataforma había alcanzado un grosor de 1000 m y las montañas Mayas se encontraban ya emergidas, así como la Sierra de los Lacandones en Chiapas (Murray y Weidie 1962, Weidie 1985, Ferrusquía-Villafranca 1993, Coates 1997). Los depósitos de sedimentos más antiguos se ubican en el área de El Petén, Guatemala, y de modo secuencial se van encontrando depósitos más jóvenes conforme nos acercamos a la porción nor-noroeste de la península (Orellana *et al.* 1999). A partir de estos depósitos se puede reconstruir la emersión secuencial de la plataforma, donde destaca el material calcáreo depositado en el Eoceno y que abarca la mayor parte de Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Ferrusquía-Villafranca 1993). Orellana y colaboradores (1999) proponen la siguiente secuencia: entre el Paleoceno y el Eoceno emerge el centro sur de la península; durante el Eoceno-Oligoceno emerge la plataforma hasta alcanzar la sierrita de Ticul y posteriormente se exponen ligeramente los depósitos del Oligoceno-Mioceno; al emerger lo que actualmente es el

margen este de la península se expusieron los depósitos del Mioceno-Plioceno. Los depósitos más recientes, entre el Pleistoceno y el Holoceno, corresponden a las líneas costeras del norte y el oeste de la península. Durante el Pleistoceno (hace 2 millones de años, aproximadamente), la península de Yucatán ya casi había alcanzado su configuración actual.

Hoy día, casi la mitad de la plataforma de la península se encuentra por encima del nivel del mar, entre el Golfo de México y el Mar Caribe (Weidie 1985). La porción no emergida, que se extiende principalmente hacia el noroeste, se denomina Banco de Campeche y se extiende desde de la latitud 18°N hasta la latitud 24°N, abarcando casi 260 km, en tanto que su extensión este-oeste inicia en la latitud 20°N 92.5°O y abarca casi 225 km en dirección oeste. Los márgenes norte y oeste del banco colindan con una pendiente abrupta, conocida como el declive de Campeche. En contraste con el banco del Golfo de México, el margen este del Caribe es muy angosto, alcanzando en muchos sitios un ancho menor a 5 ó 10 km.

La península de Yucatán, que es la porción emergida de esta plataforma, es considerada como parte de la provincia fisiográfica conocida como Planicie Costera del Golfo de México (Weidie 1985) y como la provincia fisiográfica península de Yucatán (SPP 1981). Todas las rocas superficiales de la península son carbonatos y presentan una amplia variedad de formaciones tipo cársica. La península comprende los estados mexicanos de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, así como el norte de Belice y Guatemala, y está limitada al sur por la Sierra del Norte de Chiapas y las Montañas Mayas de Belice (Fig. 1.3) (Murray y Weidie 1962, Weidie 1985, Ferrusquilla-Villafranca 1993). Poco más del 95% de la península se encuentra a menos de 200 msnm (Weidie 1985).

Con base en sus características geomorfológicas, Weidie (1985) reconoció cuatro zonas fisiográficas en la península de Yucatán: la planicie cársica del norte, la sierrita de Ticul, la planicie de carso del sur y el distrito este de bloques y fallas. La planicie cársica del norte es marginal al Golfo de México y su máxima elevación sobre el nivel del mar se encuentra cerca de la base de la sierrita de Ticul, la cual alcanza

aproximadamente 35 a 40 m. Casi toda la superficie del norte es de origen calcáreo, por lo que el agua proveniente de la precipitación pluvial se infiltra rápidamente en los poros de las rocas carbonatadas y produce su disolución diferencial, generando un sustrato sumamente heterogéneo al cual se le denomina carso. Por su parte, la sierrita de Ticul tiene una longitud aproximada de 160 km, que se extiende de Maxcanú hasta la vecindad del poblado de Polyuc, donde deja de ser distintiva topográficamente. Su origen se relaciona con la colisión de las plataformas Chortis y Maya, y el consecuente depósito de andesitas en el noreste de la península a finales del Cretácico. La planicie de carso del sur se extiende desde la sierrita de Ticul hasta el límite sur de la península; su máxima elevación es de aproximadamente 300 m en la parte central de la planicie, al este de Campeche. El plegamiento de los carbonatos ha provocado la aparición de ondulaciones topográficas que se extienden del este de Campeche hasta el Golfo de México, cercanos a las ciudades de Champotón y Campeche. Por último, el distrito este de bloques y fallas se extiende a lo largo de la costa caribeña de la península; éste se caracteriza topográficamente por una serie de crestas y depresiones que reflejan la presencia de bloques "graben" y "horst" de la falla del río Hondo. Estas elevaciones pueden exceder los 200 m en las áreas adyacentes a las fallas, mientras que en el resto del distrito el relieve en general no sobrepasa los 25 m de altitud (Weidie 1985).

En el norte de la península de Yucatán se observa la falta de corrientes hídricas superficiales. La combinación de factores geológicos, la falta de relieve a gran escala y las condiciones climáticas (en particular la precipitación y su distribución a lo largo del año) en un terreno tipo cársico, determinan que haya una elevada permeabilidad del sustrato y una escasa formación de suelos, lo que influye en gran medida sobre la presencia o escasez de agua en estos sitios (Back 1985). La precipitación al infiltrarse en las rocas de carbonato produce una gran variedad de formaciones cársicas, como los cenotes y las concavidades en las rocas (sartenejas) (Ward 1985). Las únicas corrientes de agua superficiales de importancia en la región se ubican en su porción sur: en la costa suroeste de la península se encuentra los ríos Candelaria y Champotón que desembocan en el Golfo de México, en tanto que en la costa del Caribe está el río Hondo, el cual desemboca en la Bahía de Chetumal. Por otra parte,

en la costa de Quintana Roo también existen dos extensas lagunas, la de Bacalar, cerca de los límites con Belice, y la de Chichancanab en las inmediaciones con el estado de Yucatán.

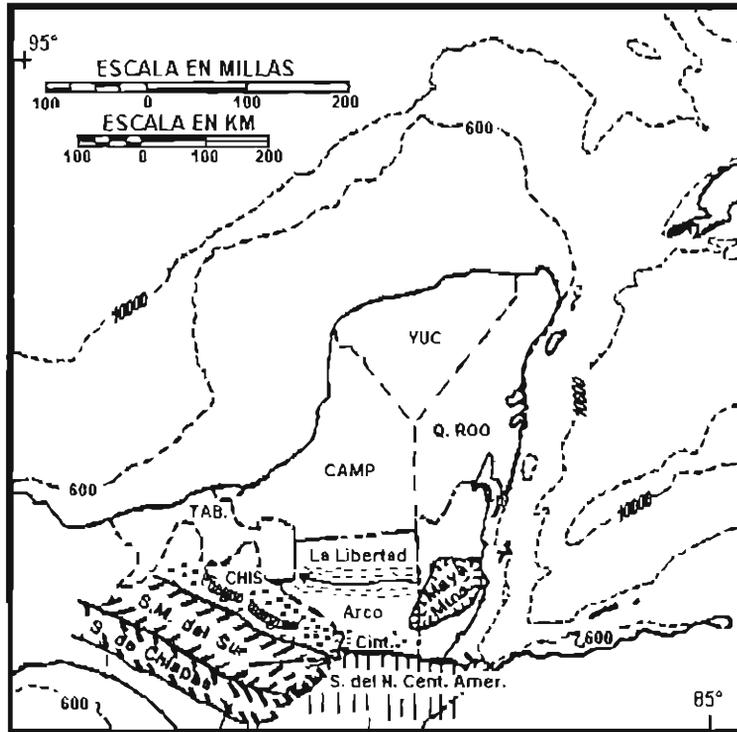


Figura 1.3 Península de Yucatán y características estructurales adyacentes (fuente: Weidie 1985).

Historia edáfica

El suelo está sujeto a toda una serie de intercambios energéticos y materiales con distintos componentes del medio natural (Duch-Gary 1988). El clima es uno de los factores más importantes en la formación de los suelos, por lo que éstos difieren grandemente de una zona climática a otra. Asimismo, otros factores como la geología, la topografía, la hidrología y la biota ejercen efectos directos sobre su formación.

Se ha propuesto que los suelos de la península de Yucatán se originaron por la meteorización del material calcáreo-sedimentario del Mioceno y Pleistoceno (Aguilera 1958). Sin embargo, es probable que el origen de los suelos en la porción sur de la península pueda remontarse hasta principios del Terciario, de acuerdo con su periodo de emersión. Estos materiales son propiamente marinos, constituidos esencialmente por carbonato de calcio (CaCO_3) y en menor proporción por dolomita (CaMgCO_3) o aragonita (MgCO_3). También se componen de óxido de hierro y aluminio, aluminio-silicatos muy finos (arcillas y limos) y sílice (SiO_2) en menor medida (Duch-Gary 1988). A pesar de la uniformidad del sustrato geológico, en la península se presenta una gran diversidad de suelos, lo cual ha llevado a plantear más de una hipótesis para tratar de explicar esta contradicción. Otra de las interrogantes se derivan del hecho de que en muchas porciones de la península ocurre un cambio brusco en la línea de contacto del suelo y la roca subyacente, así como la presencia de cenizas volcánicas en la composición de estos suelos (Duch-Gary 1988).

Es importante tomar en cuenta la particularidad del origen geológico de la península, su emersión desigual y los cambios climáticos a los cuales estuvo expuesta. Duch-Gary (1988) plantea que los sedimentos calcáreos originales se consolidaron para transformarse en la coraza calcárea y sólo a partir de la meteorización de ésta se liberaron los minerales para la formación de los suelos. Por otra parte, se ha propuesto que los materiales de muchos suelos de Yucatán son consecuencia de un depósito superficial presente sobre la roca en el momento de su emersión, y del mismo modo se reconocen depósitos posteriores a ésta (Wright 1967). Esto concuerda con la secuencia de cambios climáticos, en relación a los cuales se sugiere que la península estuvo cubierta por aguas someras durante periodos breves, los cuales probablemente permitieron el depósito de sólidos suspendidos, así como el arrastre de grandes cantidades de materiales procedentes de sitios aledaños a esta región. Asimismo, eventos geológicos ocurridos en esta región, como la emersión de crestas metamórficas y la falla de Ticul que originaron el depósito de andesitas y cuarsitas (Weidie 1985), seguramente contribuyeron a la formación de estos suelos.

Los mayas fueron los primeros en establecer una clasificación para la diversidad de los suelos en la península de Yucatán, la cual se basa en su color, la cantidad de materia orgánica, el drenaje, la presencia de óxidos de hierro y la presencia de rocas (Aguilera 1958). Con base en esta sistematización y en conjunto con las propiedades físicas y químicas de los suelos, Aguilera (1958) propuso una clasificación, la cual incluye: suelos de rendzina de color rojo, suelos de rendzina de color negro, suelos calcáreos de hondonadas, suelos gley, suelos de aguada, suelos de sabana, suelos de vega o aluvión y suelos litosólicos y arena calcárea con o sin concha litoral. Las rendzinas corresponden a los suelos de la clasificación maya tsek'el, eklu'um tsek'el, k'ankab y ak'alche'; los suelos de aguada a los ak'alche' y los litosólicos a los chaltún. A su vez, esta clasificación de Aguilera coincide con la de la FAO y que modificó la DGTENAL (Flores y Espejel 1994), la cual incluye los siguientes tipos de suelos: regosoles, litosoles, rendzinas, luvisoles, gleysoles, solonchaks, cambisoles, acrisoles, histosoles, arenosoles y vertisoles.

El cordón litoral de la península se compone de regosoles, suelos de arenas calcáreas de origen marino, pobres en nutrimentos y de edad reciente, las cuales poseen gran cantidad de material conchífero; también se encuentran en el sureste de Campeche, y en el norte y sur de Belice. Los suelos litosólicos distribuidos cercanamente al litoral y que ocupan una gran porción del estado de Yucatán (parte central y norte), sur de Quintana Roo y norte de Campeche, son producto de la erosión, por lo que están conformados por fragmentos rocosos, pero en las depresiones del terreno donde se acumula agua ya sea de modo permanente o temporal, se deposita material arcillosos y limoso (Duch-Gary 1988). Las rendzinas son los suelos con más amplia presencia en la península; ocupan grandes porciones de los estados de Yucatán y Quintana Roo, así como del norte de Guatemala y Belice; al igual que los litosoles, se originan por erosión y se componen de fragmentos rocosos, sólo que a diferencia de los anteriores poseen una capa superficial rica en materia orgánica, son poco profundos y arcillosos. Los luvisoles se caracterizan por la acumulación de arcillas en el subsuelo, son de color rojo o claros, moderadamente ácidos y altamente erosionables; se encuentran en la parte central de la península y escasamente en el norte de Guatemala. Los gleysoles se forman en zonas donde se acumula y estanca el agua,

ya sea permanentemente o por lo menos en las épocas de lluvias; son de color gris-café y poseen un gran contenido de materia orgánica, una fuerte concentración de sales solubles y una considerable proporción de sodio intercambiable (Duch-Gary 1988); se distribuyen en los alrededores de la parte sur de Laguna de Términos, y en algunas bahías de Quintana Roo (Bahía de la Ascensión, del Espíritu Santo y San José). Los solonchaks, al igual que los gleysoles, son suelos hidromorfos de color gris amarillento y se componen de grandes proporciones de sales solubles y escasa materia orgánica; se distribuyen en bordes costeros de la Laguna de Términos y el norte de Campeche; en Yucatán y Quintana Roo se localizan en los terrenos bajos y pantanosos a lo largo de la costa. Los cambisoles son suelos jóvenes y poco desarrollados, arcillosos, contienen bajas cantidades de sales y sodio intercambiable e incluso están libres de ellas; se encuentran en los declives de la Sierrita de Ticul, en la porción central del estado de Yucatán y al sur de El Petén, Guatemala. Los acrisoles son suelos ácidos con acumulación de arcillas en el subsuelo, pobres en nutrimentos; ocupan una pequeña porción al norte de Campeche. Los histosoles contienen grandes cantidades de materia orgánica debido a la acumulación de tejidos vegetales y animales y a su cercanía al manto freático, lo cual los hacen poco compactos; se localizan en los manglares del norte de Campeche y de Quintana Roo. Los arenosoles son suelos de textura arenosa, con una susceptibilidad a la erosión de moderada a alta; se encuentra una pequeña porción en el municipio de Palizada, Campeche. Los vertisoles son suelos muy duros, con grietas anchas y profundas en época de secas; arcillosos y masivos, con frecuencia son negros, grises o rojizos; se distribuyen en el suroeste de Campeche y en sureste de Quintana Roo.

Historia climática

Durante el Terciario se suscitaron grandes cambios geográficos a nivel mundial, como la unión de Norteamérica con Sudamérica, los movimientos tectónicos que originaron los Alpes, los Himalaya y los Andes, así como otros movimientos que provocaron grandes cambios climáticos en diversas áreas del planeta (Furon 1972). Sin duda, todos estos fenómenos influyeron fuertemente en la distribución y diversificación de los grupos vegetales, especialmente en las angiospermas terrestres.

El clima de principios del Terciario se caracterizó por ser predominantemente tropical. Durante este periodo se registró la presencia de *Nummulites* y *Lepidocyclines* en el Golfo de México, particularmente durante la época del Oligoceno inferior, lo cual sugiere la predominancia de un clima cálido, tendencia que existió hasta el sur del continente. En menos de un millón de años (Oligoceno medio) se registró un rápido y dramático enfriamiento, de acuerdo con los datos obtenidos en el sur de Oregon, E.U. y la presencia de plantas afines a ambientes templados de las familias Betulaceae, Aceraceae, etc. (Furon 1972). Según Furon se presentó un recalentamiento durante el Oligoceno superior, lo cual es sugerido a partir de la presencia de miembros de la familia Lauraceae en la zona meridional de los Estados Unidos.

En el Cuaternario, durante el Mioceno superior y el Plioceno se registró un enfriamiento general, con el consecuente avance y retroceso de las capas de hielo del norte de América, y con ello el de la biota en general (Colinvaux 1997). Centroamérica nunca tuvo una cubierta externa de hielo excepto en las montañas más altas, como son los Cuchumatanes en Guatemala y Talamanca en Costa Rica (Colinvaux 1997). Durante estos 2 millones de años de avance y retroceso de los hielos, la vegetación del sur de México, Centroamérica y norte de Sudamérica fue predominantemente tropical, aunque de forma secuencial haya sido invadida por elementos boreales durante las épocas frías de cada ciclo glacial.

La configuración actual de la península se alcanzó a definir en un tiempo relativamente reciente. Diversas áreas emergieron de manera secuencial durante el Terciario, de tal modo que la biota contigua fue afectada no sólo por los cambios climáticos del Terciario y del Cuaternario, sino también por la emersión de nuevas tierras y consecuentemente la formación de nuevos ambientes.

Las condiciones climáticas del Pleistoceno y del Holoceno son las que probablemente tienen mayor influencia sobre la distribución geográfica de la flora y la fauna actual en la península de Yucatán (Orellana *et al.* 1999, Brenner *et al.* 2002). En los últimos 40,000 años se han reconocido varios intervalos secos en las áreas tropicales (Heine 1973, Toledo 1976). En el norte de la península de Yucatán pueden inferirse largas

condiciones secas en el periodo 22,000 a 8,000 años AP (Covich y Stuiver 1974). Los resultados de los análisis polínicos y de sedimentos sugieren condiciones climáticas secas y frías hasta poco antes de los 10,000 años AP para el sureste de la península (Leyden 1984, Leyden 1985, Deevey *et al.* 1983, Leyden *et al.* 1993) y para el Caribe (Hodell *et al.* 1991). Los análisis polínicos también señalan un periodo de transición entre el Pleistoceno terminal y el Holoceno temprano para el sureste de la península (Leyden *et al.* 1993, Islebe *et al.* 1996), lo cual sugiere una tendencia hacia condiciones ambientales más húmedas y cálidas. Esta tendencia parece ser más general, ya que en el Holoceno temprano se registran concentraciones polínicas de elementos tropicales en el sureste de la península (Deevey *et al.* 1983, Leyden 1987, Islebe *et al.* 1996) y en el norte de Sudamérica (Leyden 1985, Behlin *et al.* 1999) que indican condiciones ambientales más húmedas, incluso mayores a las actuales (Leyden 1987). Sin embargo, en el norte de la península, se indica que las lagunas de Chichancanab, Cobá y San José Chulchacá no alcanzaron los niveles de agua que tienen en la actualidad (Covich y Stuiver 1974, Leyden *et al.* 1998, Brenner *et al.* 2000), al parecer debido a elevadas tasas de evaporación.

Conforme las condiciones ambientales fueron más húmedas, las lagunas y los cenotes del norte de la península fueron incrementando sus niveles de agua durante el Holoceno Medio (Leyden *et al.* 1998, Brenner *et al.* 2000). Una reducción de las concentraciones polínicas de elementos tropicales ocurre alrededor de 5,610 AP, siendo ésta más pronunciada hacia 1880 AP (Islebe *et al.* 1996), indicando una tendencia hacia condiciones climáticas más secas para el sureste de la península. Para la laguna de Chichancanab se infieren condiciones ambientales húmedas entre 5,500 AP y 1,500 años AP y posteriormente se indica una declinación en los niveles de profundidad del lago atribuidas a altas tasas de evaporación (Covich y Stuiver 1974). Hodell *et al.* (2001) reportan las condiciones más secas para esta laguna durante el periodo 800 a 1,000 A.D, con oscilaciones de eventos áridos (ciclos de 208 años, 484 AC, 285 AC, 125 y 210 AD) asociados con cambios en las actividades solares, tasas elevadas de evaporación y baja producción de carbono. Del mismo modo, se han reportado condiciones similares para Punta Laguna al noreste de Chichancanab, que también señalan una variabilidad a corto plazo (ciclos húmedos y

secos) en las tasas de evaporación en los últimos 900 años y eventos áridos importantes 1,510, 1,171, 1,019, 943 y 559 años AP (Curtis *et al.* 1996).

Puede inferirse que hubo fluctuaciones climáticas durante los últimos 3,200 años para el Caribe y Sudamérica. Para el Caribe en el periodo 5,200 y 3,200 años AP se infieren condiciones más húmedas, mientras que entre 3,200 y 2,400 años AP se indican altas tasas de evaporación, con un breve periodo de condiciones húmedas entre 1,500 y 900 años AP, seguido con un incremento en la tasa de evaporación (Hodell *et al.* 1991). Asimismo, a partir de diversos estudios se infieren intervalos de condiciones húmedas y secas para Sudamérica, que indican condiciones más secas entre 2,500 y 1,500 años AP (Leyden 1985, Marchant *et al.* 2001, Velez *et al.* 2001).

Se infieren condiciones climáticas predominantemente secas y frías para la península de Yucatán durante el último periodo glacial. En los últimos 3,500 años se registró una variabilidad climática que de acuerdo con los registros del Caribe y Sudamérica parece ser un fenómeno regional, marcado por periodos húmedos y secos. El intervalo de condiciones más secas, durante el periodo 1,225-930 AP para el noreste de la península de Yucatán, sugiere una disminución de la precipitación pluvial a escala regional (Curtis *et al.* 1996).

El análisis de las anomalías térmicas y pluviales de las décadas 1,960-1,990, para la península de Yucatán, registra la década de 1961-1970 como la más húmeda y sin cambios significativos de temperatura, y la década 1981-1990 como la más seca. También registra un incremento general de temperatura de 1°C y 3°C para el norte de Campeche y anomalías negativas de precipitación generales de 0 y -100 y de -400 para el norte de Quintana Roo (Orellana *et al.* 1999).

Actualmente, en la península de Yucatán se presentan tanto climas cálido-húmedos, como secos, siendo el tipo climático predominante el cálido-subhúmedo con lluvias en verano y con un periodo de estio durante el mes de agosto (García 1999a, 1999b). La precipitación en la península, como denota su clasificación climática, no es homogénea. Con base en los valores de precipitación media anual pueden distinguirse

áreas con precipitación relativamente abundante y áreas de escasa o mediana precipitación. En el norte de la península, los promedios de precipitación oscilan de modo gradual entre 400 y 1,000 mm; en el área contigua (noreste) se registran promedios que van de 1,200 y a 1,400 mm; el sur de la península presenta valores superiores a 1,200, alcanzando precipitaciones de 2,500 mm en el área de El Petén, y 2,000 mm en las inmediaciones de la Laguna de Términos, en Campeche.

A diferencia de la precipitación, la temperatura media anual en la península es relativamente homogénea, ya que la variación entre el área de menor y mayor promedio anual es de 2°C. El noreste, área correspondiente a la isla de Cozumel, presenta el menor promedio anual 25°C, en el norte y sureste los registros indican un promedio de 26°C, en tanto que en el suroeste el promedio anual se incrementa ligeramente, alcanzando los 27°C.

Historia florística

Los registros más antiguos de las angiospermas datan del Cretácico temprano y su origen ha estado ligado, al parecer, a ambientes cálidos. Entre las propuestas más aceptadas está la elaborada por Takhtajan (1969), quien sugirió como centro de origen de las angiospermas al Archipiélago Malayo. En contraste, Raven y Axelrod (1974) proponen que el origen de este grupo se dio en las áreas contiguas a lo que actualmente es África y Sudamérica, cuando estas porciones terrestres conformaban un solo continente. Aunque existen discrepancias en cuanto a la edad geológica de su origen, hay un consenso en lo concerniente a las épocas de gran radiación y distribución de este grupo, periodos que corresponden al Cretácico medio y superior.

Los registros paleontológicos correspondientes al Cretácico superior sugieren que ocurrió una dispersión de diversas familias botánicas (como las Annonaceae, Araliaceae, Arecaceae, Bombacaceae, Euphorbiaceae y Menispermaceae) desde las porciones terrestres del sur hacia el norte de África, Eurasia y Norteamérica (Raven y Axelrod 1974). La dispersión hacia Norteamérica a partir de Sudamérica estaba restringida a las dispersiones a gran distancia, a través de las masas de tierra que

ocupaban el sitio que hoy corresponde a Centroamérica, y que actualmente constituyen las Grandes Antillas. Estas áreas estaban cercanamente conectadas con el sur de México. Cabe mencionar que la plataforma de la península de Yucatán, durante estos periodos, aún se encontraba cubierta por agua.

El enriquecimiento de la flora tropical de Norteamérica y Centroamérica, a partir de los elementos sudamericanos, se incrementó en el Eoceno, cuando nuevas islas y la emersión gradual de masas terrestres facilitaron la migración. Las montañas Mayas en ese entonces ya estaban presentes y la emersión gradual de la península había alcanzado el área centro-sur. Se sabe que entre las familias botánicas que alcanzaron Centroamérica y México durante este periodo están las Begoniaceae, Bromeliaceae, Cyclanthaceae, Fabaceae, Maranthaceae, Marcgravaceae, Myrsinaceae, Quinaceae y Viscaceae (Raven y Axelrod 1974).

La flora de la península de Yucatán se compone de elementos tropicales que migraron hacia la península vía Norteamérica y vía Sudamérica, así como de elementos endémicos. La presencia de pinares en su porción sur se debe, además de los efectos de la última glaciación, a la presencia de suelos inundables o suelos arenosos de formación reciente, los cuales son poco favorables para el establecimiento de las selvas tropicales. Por otra parte, la pobreza florística de la península se debe no sólo a su origen reciente, sino también a los factores paleoclimáticos imperantes durante el Pleistoceno y a las condiciones edáficas que hoy son predominantes (suelos calcáreos y poco desarrollados). Actualmente, se reportan 2,477 especies y 98 subespecies (Durán *et al.* 2000) para la porción mexicana. Las selvas del norte de Belice y Guatemala podrían alcanzar una riqueza de hasta 4000 especies (Escobar 1992), con lo cual el total de especies para la península de Yucatán podría incrementarse. No obstante, los registros de especies vegetales de Rodas-Castellanos (1998) para una selva del Parque Nacional Tikal, Guatemala, son en su mayoría conocidos de otras selvas de la península, en tanto que de los registros de Schulze y Whitacre (1999) para la comunidad arbórea de este parque, sólo 11.6% de las 146 especies que reportan no son reconocidas para la porción mexicana de la península de Yucatán. Por ello, y tomando en consideración las porciones del norte de Belice y

Guatemala, la riqueza de plantas en la península podría incrementarse a 3000 especies. Para toda el área peninsular hoy día se reconocen 168 especies endémicas, las cuales representan aproximadamente 7.3% de la flora peninsular (Durán *et al.* 1998).

La afinidad de las familias correspondientes a las especies endémicas de la península son principalmente Gondwánicas (tabla 1.1), sugiriendo que hubo una mayor dispersión hacia la península vía Centroamérica y las Grandes Antillas. Asimismo, estudios fitogeográficos preliminares han denotado una mayor afinidad florística con la biota antillana y centroamericana (Standley 1930, Lundell 1934, Miranda 1958, Rzedowski 1978, Durán y Olmsted 1987, Espejel 1987, Estrada-Loera 1991, Ibarra-Manríquez *et al.* 1995, Chiappy-Jones *et al.* 2001, Trejo-Torres y Ackerman 2001). Sin embargo, recientemente se ha señalado que el componente arbóreo endémico de esta región presenta una mayor afinidad con Centroamérica y el sureste de México (Ibarra-Manríquez *et al.* 2002). Es necesario profundizar en el conocimiento de la distribución de los géneros, con lo cual se obtendría una mejor información de las afinidades florísticas del área, así como de las rutas de migración, aspectos que hasta la fecha han sido poco explorados.

Tabla 1.1 Afinidades de las familias botánicas de las especies endémicas. Entre paréntesis : número de especies reconocidas en la región sobre el total de especies que componen la familia (fuente: Durán *et al.* 1998, Gentry 1982).

Familia	Afinidad
Acanthaceae (3/1493)	Gondwánica
Agavaceae (2/600)	no asignada
Apocynaceae (2/687)	Gondwánica
Araceae (1/1386)	Gondwánica
Asclepiadaceae (9/932)	no asignada
Bombacaceae (1/187)	Gondwánica
Boraginaceae (1/96)	Laurásica
Bromeliaceae (1/2108)	Endémica
Cactaceae (7/2000)	Endémica
Celastraceae (1/102)	Laurásica
Compositae (19/3864)	Gondwánica
Cruciferaeae (1/93)	Laurásica
Dioscoreaceae (2/15)	no asignada
Ebenaceae (4/82)	Gondwánica
Erythroxylaceae (1/180)	Gondwánica
Euphorbiaceae (25/2607)	Gondwánica
Flacourtiaceae (1/267)	Gondwánica
Graminae (5/838)	no asignada
Icacinaceae (1/56)	Gondwánica
Labiatae (3/489)	Laurásica
Leguminosae (14/2980)	Gondwánica
Liliaceae (3/167)	Laurásica
Lythraceae (1/361)	Laurásica
Malpighiaceae (1/801)	Gondwánica
Malvaceae (3/860)	no asignada
Meliaceae (1/125)	Gondwánica
Myrtaceae (6/1254)	Gondwánica
Nyctaginaceae (1/277)	Gondwánica
Palmae (7/1110)	Gondwánica
Passifloraceae (7/362)	Gondwánica
Polygonaceae (5/203)	no asignada
Rhamnaceae (2/168)	Laurásica
Rubiaceae (9/2906)	Gondwánica
Sapindaceae (6/438)	Gondwánica
Sapotaceae (4/208)	Gondwánica
Solanaceae (1/1861)	Gondwánica
Sterculiaceae (1/293)	Gondwánica
Theophrastaceae (2/107)	Laurásica

Historia de la vegetación

La estructura de la vegetación está directamente condicionada por el clima e indirectamente por el suelo; a su vez, la flora influye sobre la conformación de los tipos de vegetación y la roca madre influye sobre los suelos (Walter 1977). De este modo, a través de los registros polínicos y la evidencia climática ha sido posible reconstruir o inferir los tipos de vegetación existentes en el planeta y con ello la expansión o reducción de las selvas tropicales y los bosques templados, así como su diversidad biológica.

De acuerdo con los análisis de polen y de sedimentos, se ha inferido que durante el Último Máximo Glacial el clima en la península de Yucatán era frío (6.5°- 8° C) y seco (Islebe *et al.* 1996, Leyden 2002). Con registros de polen y microfósiles se reconstruyó la vegetación de hace 18,000 años, a escala global, y se sugiere que en la porción norte de la península existió vegetación tipo sabana, en tanto que en la zona sureste de esta región la vegetación estaba conformada por arbustos dispersos y caducifolios (Crowley 1995, Crowley y Baum 1997, Adams y Faure 1997, Ray y Adams 2001). Leyden (2002) propone para esta zona la presencia de arbustos espinosos dispersos entremezclados con pastos y cactáceas. Asimismo, se registran para las tierras bajas de Panamá (Bush y Colinvaux 1990) condiciones similares al norte de la península.

Los registros paleoecológicos indican que la vegetación tipo sabana predominó hasta hace aproximadamente 10,500 años en la península, y que hubo un cambio continuo de los tipos de vegetación secos a selváticos (Islebe *et al.* 1996). La fase fría denominada "Younger Dryas" (11,000-10,000 años AP) no ha sido reconocida para la península (Islebe *et al.* 1996). Esta fase ha sido registrada en Costa Rica y Colombia (Leyden 1995). Para el período 10,400-9,800 años AP se infieren un aumento de la precipitación pluvial en la cordillera de Talamanca en Costa Rica y el establecimiento de un bosque mesófilo de montaña (Islebe y Hooghiemstra 1997). Las condiciones de las tierras bajas de Panamá (Bush *et al.* 1992) fueron al parecer más similares a las condiciones registradas para la península, particularmente con la porción del sureste.

Los análisis de polen indican que la selva tropical estuvo ausente en la región hasta hace aproximadamente 10,000 años (Leyden 1984, Bartlett y Barghoorn 1973, Bush *et al.* 1992). Es probable que los cambios ambientales hacia condiciones más húmedas y cálidas hayan causado la reducción de la vegetación tipo sabana y la expansión de una selva caducifolia en la región. Para el periodo de transición señalado entre el Pleistoceno terminal y el Holoceno temprano, en el sureste de la península se registran cambios en la dominancia de los taxa herbáceos por elementos de la familia Malvaceae y Chenopodiaceae (Leyden *et al.* 1993), y el paulatino incremento de las concentraciones polínicas de taxa arbóreos con la dominancia de elementos de la familias botánicas Moraceae y Urticaceae durante el Holoceno temprano (Leyden 1987, Leyden *et al.* 1993, Islebe *et al.* 1996). Leyden (2002) señala que este tipo de selva tropical no tiene un análogo moderno.

En la laguna de Coba, al noreste de la península, los análisis polínicos indican que durante el Holoceno temprano hubo un incremento en las concentraciones polínicas de taxa de Piscidia, Brosimum, Moraceae y hierbas de la familia Poaceae (Leyden *et al.* 1998), lo cual sugiere el establecimiento de una selva tropical seca. Del periodo 6500 al 3000 AP, la riqueza polínica de la selva seca se incrementa, indicando un ligero cambio hacia asociaciones vegetales subcaducifolias (Leyden *et al.* 1998). Adams y Faure (1997) reconstruyeron la cubierta vegetal de hace 5000 años y sugieren una selva baja caducifolia para el norte de la península y una selva alta subperennifolia y perennifolia para el sur de esta región. Durante el Holoceno medio se registró un aumento en la concentración de polen de especies herbáceas, de Melastomataceae y de *Byrsonima*, con una tendencia hacia una vegetación más abierta para la zona de El Petén, Guatemala (Deevey *et al.* 1979, Islebe *et al.* 1996). Leyden (2002) ha sugerido que el establecimiento de los tipos de vegetación de hoy en día se establecieron durante este periodo.

En la zona norte las condiciones cambiaron aproximadamente entre 2,500 y 1,250 años AP, de acuerdo con los registros que señalan un incremento en las concentraciones polínicas de especies herbáceas, y el decremento de concentraciones polínicas de árboles y arbustos (Leyden *et al.* 1998). Posteriormente,

se registran ligeras variaciones en las concentraciones polínicas de especies arbóreas que sugieren la presencia de una selva seca con árboles más dispersos. Se registra un período marcadamente seco alrededor de los 900 años AD para diferentes sitios de la zona noreste de la península (Curtis *et al.* 1996, Islebe y Sánchez-Sánchez 2002, Hodell *et al.* 1995). Asimismo, se reportan cambios en la composición de la vegetación y el consecuente establecimiento de especies resistentes al fuego (Islebe y Sánchez-Sánchez 2002). En el sureste hubo cambios en la composición de especies de la selva tropical por especies ruderales entre 1880 a 950 DP, asociados con el período clásico tardío de la Civilización Maya y su colapso (Deevey *et al.* 1980, Islebe *et al.* 1996).

Aunque las condiciones de humedad se reestablecieron aproximadamente hace 1250 AD, los cambios climáticos ocurridos en los últimos 8000 años no parecen haber alterado en gran medida el establecimiento, desde el Holoceno temprano, de una selva caducifolia en la porción norte de esta región. Debido a que los taxa nativos del norte se adaptaron a las sequías cíclicas de la península, la vegetación persistió siempre y cuando las fluctuaciones climáticas no excedieran los niveles de tolerancia de estas especies (Hodell *et al.* 2001).

En el presente, la vegetación de la península está constituida principalmente por las selvas caducifolias, subcaducifolias y subperennifolias. En menor proporción se presentan parches de otros tipos de vegetación como el matorral de dunas costeras, las selvas inundables (tintales), los palmares (tasistales), los pastizales inundables (sabanas) y las comunidades hidrófitas flotantes y emergentes, entre otros. A continuación se describen brevemente los principales tipos de vegetación de la península, de acuerdo con Durán y Olmsted (1999).

Las selvas perennifolias se encuentran entremezcladas con las selvas subperennifolias en el sur de la península. Están dominadas por árboles que alcanzan 35 m de altura y troncos con diámetros de entre 40 y 80 cm. Característicamente se presentan bejucos leñosos trepadores cuyos follajes alcanzan el dosel de los árboles,

así como un gran número de especies epífitas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae, principalmente.

Las selvas medianas subperennifolias presentan un estrato arbóreo de menor altitud (15-25 m) y se componen de un menor número de especies, tanto arbóreas como epífitas y trepadoras. Es el tipo de vegetación que abarcaba una mayor superficie en la península de Yucatán (gran parte de los estados de Quintana Roo y Campeche, así como una pequeña porción del noreste de Yucatán).

Las selvas medianas subcaducifolias se componen de árboles que miden entre 13 y 18 m de altura, de los cuales más de la mitad tiran su follaje durante la época seca. La densidad arbórea es mucho menor y las especies epífitas están escasamente representadas. Se encuentra principalmente en el centro y oriente de Yucatán, en el norte de Campeche y en una pequeña porción de Quintana Roo.

La selva baja caducifolia se caracteriza porque más del 75% de sus árboles pierden sus hojas en la época seca del año (entre 5 y 6 meses). Los árboles alcanzan alturas que van entre 8 y 12 m. Las plantas epífitas son escasas, y sólo en las zonas con alta humedad atmosférica se presentan con abundancia algunas especies del género *Tillandsia*. Este tipo de vegetación se encuentra ampliamente representado en el estado de Yucatán, en la porción noroeste y la sierra de Ticul. Asociada a este tipo de vegetación se presenta la selva baja caducifolia espinosa, como una variante más baja y de aspecto más xerófilo, en la cual destacan elementos de la familia Cactaceae y numerosas especies endémicas. Este tipo de vegetación se distribuye como una franja paralela a la costa del norte de Yucatán, que se extiende desde el puerto de Sisal hasta las cercanías del poblado de Río Lagartos.

El matorral de dunas costeras se compone de comunidades vegetales herbáceas, arbustivas e incluso arbóreas. Presenta dos zonas, una de pioneras y otra de matorrales, caracterizándose cada una por gradientes específicos de salinidad y estabilidad del suelo. Abarca el litoral de casi toda la península.

La selva baja inundable es característica de la península de Yucatán, ya que no se encuentra en ninguna otra región de México. Son diversas las asociaciones que se representan en este tipo de vegetación: tintales, pucteales y mucales (Olmsted y Durán 1986). Estas asociaciones se distribuyen en forma de manchones al interior de las selvas medianas y bajas, coincidiendo con los llamados acalche's (depressiones del terreno con suelos de drenaje deficiente). Cada asociación se caracteriza por la presencia de una especie dominante: *Haematoxylum campechianum* en el tintal, *Bucida buceras* en el pucteal y *Dalbergia glabra* en el mucal. Asimismo, es característico de este tipo de vegetación la abundancia de epífitas, principalmente del género *Tillandsia* y especies de la familia Orchidaceae.

LA CIVILIZACIÓN MAYA Y SU INFLUENCIA EN EL AMBIENTE DE LA PENÍNSULA

El auge de la civilización Maya clásica en la península de Yucatán se remonta desde el siglo III, período denominado Clásico Temprano (3000 D.P.) (Rands 1973, Benson 1977), pero los primeros asentamientos datan del año 3500 a.C. (Benson 1977) y la datación de la presencia de los primeros pobladores aún está sin resolverse. El incremento poblacional de esta civilización ocurrió durante el Preclásico Medio (800-300 a.C.) al Clásico Tardío (600-900 D.P.); posteriormente decreció rápida y dramáticamente (Sanders 1973). Las altas densidades poblacionales estimadas para los mayas de la antigüedad y su repentino colapso han conducido a diversos estudios que intentan explicar su influencia sobre la composición y estructura de la vegetación, así como su relación con los eventos paleoclimáticos del Pleistoceno.

A través de los estudios polínicos se han inferido diferentes fases cronológicas del cultivo del maíz (*Zea*) y su intensidad a lo largo de los diferentes periodos de la civilización Maya (Turner 1978). Estas fases han sido asociadas con las prácticas agrícolas, la perturbación antrópica de la vegetación, así como con el incremento de la población y el des poblamiento de las tierras bajas del sur de la península de Yucatán. Algunos autores coinciden en que las prácticas de cultivo fueron más intensivas durante los periodos de mayor incremento de la población (Leyden *et al.* 1998), lo cual no forzosamente implicó una mayor extensión de las áreas agrícolas, sino la

implementación de diferentes prácticas de cultivo (Turner 1978, Wiseman 1978, Cook 1997, Caballero y Cortés 2001) que permitieran solventar los requerimientos alimenticios de la creciente población Maya. Esto se debe en gran medida a que los suelos en el trópico no son capaces de sostener un cultivo intensivo, por su fertilidad variable y su alta susceptibilidad a la erosión (Sanders 1973), durante largos periodos.

Se reconoce que la presencia de la especie Humana ha tenido efectos inmediatos sobre los cambios estructurales de las comunidades, cuyas interacciones bióticas han sido reguladas por las condiciones físicas del medio. Sin embargo, se ha planteado que si la biota es dinámicamente cambiante como respuesta a diferentes condiciones climáticas, éstas podrían ser resistentes y estar relativamente bien adaptadas a los cambios ambientales causados por las prácticas de cultivo de los grupos humanos (Covich 1978), dado que los cambios estructurales de las comunidades vegetales pueden ocurrir independientemente de las perturbaciones humanas.

Diversos trabajos basados en registros polínicos y datos paleoclimáticos en la región han señalado que los mayas influyeron en gran medida sobre las transformaciones de las selvas durante el período clásico (Deevey *et al.* 1980, Islebe *et al.* 1996, Leyden *et al.* 1998). Estas interpretaciones están asociadas con las actividades agrícolas de los mayas. Por otra parte, Brenner *et al.* (2002) plantea que hay evidencias paleoclimáticas que indican un clima seco durante el Holoceno Tardío a nivel regional, así como evidencias arqueológicas que indican respuestas culturales a la sequía (presencia de chultunes en la zona Puuc, tinajas, cultivo de plantas adaptadas a la sequía). Leyden (2002) señala que las condiciones en el norte de la península fueron más estables (predominio de selvas secas desde hace 8000 años) con respecto a la porción sureste, reguladas en gran medida por las condiciones edáficas. Además, los registros polínicos para la laguna de Chichancanab indican que durante la fase de sequía que coincide con el colapso de la civilización Maya, los cambios en los porcentajes y en la riqueza de taxa presentes fueron relativamente poco variables (Hodell *et al.* 1995)

Del mismo modo, se ha inferido que las condiciones climáticas del Holoceno Tardío fueron variables (oscilaciones cíclicas de la sequía), que sus impactos sobre la vegetación y la civilización maya pudieron ser significativos y que es difícil discernir entre las evidencias climáticas y la influencia antrópica en los análisis polínicos en los últimos 3000 años (Leyden 2002, Brenner *et al.* 2002).

Por otra parte, el impacto de las perturbaciones ocasionadas por las prácticas agrícolas ha derivado de diferentes formas de manipulación del ambiente físico, de las poblaciones y de las comunidades de plantas silvestres. Esta manipulación ha tenido como objetivo favorecer la disponibilidad de recursos y satisfacer las necesidades humanas (Caballero y Cortés 2001, Casas 2001). De este modo, la selección artificial de individuos con fenotipos "favorables" ha tenido efectos sobre la estructura de las poblaciones de especies manejadas y sobre la estructura de las comunidades, al aumentar la frecuencia de individuos de algunas especies y eliminar otras (Casas 2001).

En Mesoamérica se han reconocido distintas formas de manejo tales como la recolección, la tolerancia, la inducción y la protección de especies (Caballero y Cortés 2001, Casas 2001). Cabe mencionar que las prácticas de manejo más comunes para las poblaciones silvestres de las especies cultivadas fueron *ex situ* e *in situ* para las poblaciones de especies de manejo silvícola.

Las familias botánicas con mayor número de especies útiles para los mayas son las Leguminosae, las Asteraceae y las Euphorbiaceae (Caballero y Cortés 2001). Entre las cactáceas, las especies columnares de los géneros *Opuntia* y *Stenocereus* han sido manejadas en Mesoamérica por sus frutos comestibles (Casas 2001). Asimismo, se ha documentado que los mayas de la antigüedad dejaban en pie individuos de especies silvestres que les eran útiles (*Pouteria*, *Manilkara*, *Byrsonima*) durante la apertura del terreno, en tanto que toleraban la presencia de hierbas medicinales durante las prácticas agrícolas (Caballero y Cortés 2001).

Estos tipos de manejo pudieron haber favorecido que el cambio de un régimen agrícola dominado por el cultivo de *Zea* y otras hierbas a un paisaje dominado por selvas ocurriera de manera rápida (Wiseman 1978) en las tierras bajas del norte de Guatemala. Este reestablecimiento de las selvas ha sido documentado en los estudios polínicos de estas zonas (Islebe *et al.* 1996) influenciadas por el reestablecimiento de condiciones húmedas (Brenner *et al.* 1990).

Es muy probable que los mayas hayan tenido un efecto local, debido a su establecimiento en poblaciones suburbanas cercanas a las zonas de cultivo (Turner 1978), pero con escaso impacto a escala regional (Brenner *et al.* 2002). Asimismo, dado sus tipos de manejo, es probable que el impacto haya sido sobre géneros particulares y no sobre los patrones de distribución general para esta región. Es probable que las oscilaciones cíclicas de sequía que afectaron la estructura y composición del resto de la biota (Hodell *et al.* 2001), hayan afectado del mismo modo a la civilización maya.

Referencias bibliográficas

- Adams J.M. y H. Faure (1997) Preliminary vegetation maps of the world since the Last Glacial Maximum: and aid to archaeological understanding. *Journal of Archaeological Science* **24**, 623-647.
- Aguilera H., N. (1958) Suelos. En: *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. E. Beltrán (Ed.). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A.C. México, D.F. pp.177-212.
- Argáez, J.A. (1996) Mapeo de distribuciones potenciales de plantas y animales. Tesis de Maestría en Estadística. Centro de Investigación en Matemáticas A.C., Universidad de Guanajuato. Guanajuato, Gto.
- Aronoff, S. (1991) *Geographic Information Systems: A Management Perspective*. WDL Publications, Ottawa. 294 pp.
- Back, W. (1985) Hydrogeology of the Yucatan. En: *Geology and Hydrogeology of the Yucatan and Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula*. W.C. Ward, A.E. Weidie y W. Back (Eds.). New Orleans Geological Society, Nueva Orleans. 168 pp.
- Bartlett, A.S. y E.S. Barghoorn (1973) Phytogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12,000 years (a history of vegetation, climate, and sea-level change). En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. A. Graham (Ed.). Elsevier Scientific, Nueva York. pp. 203-299.
- Behlin, H., J.C. Berrio y H. Hooghiemstra (1999) Late Quaternary pollen records from middle Caquetá river basin in central Colombia Amazon. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **145**, 193-213.
- Benson, E.P. (1977) *The Maya World*. Thomas Y. Crowell, Nueva York. 176 pp.
- Berlanga, M. y P. Wood (1996) Áreas de importancia para la conservación de las aves en la Península de Yucatán. En: *Memorias del II Taller sobre Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México (AICAS)*. 5-9 de junio de 1996. Huatulco, Oaxaca.
- Bojórquez-Tapia, L., I. Azuara y E. Ezcurra (1995) Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modeling. *Ecological Applications* **5**, 215-231.
- Braun-Blanquet, J. (1923) *L'Origine et le Développement des Flores dans le Massif Central de France, Paris. Avec Aperçu sur les Migrations des Flores dans l'Europe Sud-Occidentale*. Léon Lhomme, Zürich, Beer. 282 pp.

- Brenner, M., B. Leyden y M. Binford (1990) Recent sedimentary Histories of Shallow lakes in the Guatemalan Savanna. *Journal of Paleolimnology* **4**, 239-251.
- Brenner, M., B.W. Leyden-Jason, H. Curtis, R.M. Medina-González y B.H. Dahlin (2000) Un registro de 8,000 años del paleoclima del noroeste de Yucatán, México. *Revista de la Universidad Autónoma de Yucatán* **213**, 52-65.
- Brenner, M., M.F. Rosenmeier, D.A. Hodell y J.H. Curtis (2002) Paleolimnology of the Maya Lowlands. *Ancient Mesoamerica* **13**, 141-157.
- Brieman, L., J.H. Freidman, R.A. Olshen y C.J. Stone (1984) *Classification and Regression Trees*. Wadsworth International Group, Blemont, California.
- Brundin, L.Z. (1991) Phylogenetic biogeography. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman & Hall, Londres. pp. 343-370.
- Burrough, P.A. (1986) *Principles of Geographical Information Systems for Land Resources Assessment*. Monographs on Soil and Resources Survey No. 12. Oxford University Press, Oxford. 193 pp.
- Busby, J.R. (1991) BIOCLIM: A bioclimate analysis and prediction system. En: *Nature Conservation. Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. C.R. Margules y M.P. Austin (Eds.). CSIRO, Canberra. pp. 64-68.
- Bush, M.B. y P.A. Colinvaux (1990) A pollen record of a complete glacial cycle in lowland Panama. *Journal of Vegetation Science* **1**, 105-119.
- Bush, M., D. Piperno, P. Colinvaux, L.A. Krissek, P de Oliveira y M. Miller (1992) A 14,300 YR paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecological Monographs* **62**, 251-275.
- Caballero, J. y L. Cortés (2001) Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en México. En: *Plantas, Cultura y Sociedad. Estudio Sobre la Relación entre Seres Humanos y Plantas en los Albores del Siglo XXI*. B. Rendón Aguilar, S. Rebollar Domínguez, J. Caballero Nieto y M.A. Martínez Alfaro (Eds.). Universidad Autónoma Metropolitana, México D.F. pp. 79-100.
- Cabrera A.L. y A. Willink (1973) *Biogeografía de América Latina*. Monografías de la OEA. Serie de Biología (13). Washington, D.C. 120 pp.
- Cain, S.A. (1951) *Fundamentos de Fitogeografía*. ACME AGENCY, Buenos Aires. 659 pp.
- Carpenter, G., A.N. Gillison y J. Winter (1993) DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* **2**, 667-680.

Casas, A. (2001) Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica. En: *Plantas, Cultura y Sociedad. Estudio sobre la Relación entre Seres Humanos y Plantas en los Albores del Siglo XXI*. B. Rendón Aguilar, S. Rebolgar Domínguez, J. Caballero Nieto y M.A. Martínez Alfaro (Eds.). Universidad Autónoma Metropolitana, México D.F. pp. 123-157.

Castrillón, A. (1998) Fitogeografía, paisaje y territorialidad al comienzo del siglo XIX. *Boletín Cultural y Bibliográfico* 46, 1-128.

Chiappy-Jones, C., V. Rico-Gray, L. Gama y L. Giddings (2001) Floristic affinities between the Yucatan Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* 28, 535-542.

Coates, A.G. (1997) The forging of Central America. En: *Central America. A Natural and Cultural History*. A.G. Coates (Ed.). Yale University Press, New Haven, Michigan. pp. 1-37.

Colinvaux, P. (1997) The history of forest on the isthmus from the Ice Age to the present. En: *Central America. A Natural and Cultural History*. A.G. Coates (Ed.). Yale University Press, New Haven, Michigan. pp. 123-136.

Cook, R. (1997) The Native Peoples of Central America during Precolumbian and Colonial Times. En: *Central America. A Natural and Cultural History*. A.G. Coates (Ed.). Yale University Press, New Haven, Michigan. pp. 137-176.

Covich, A.P. (1978) A reassessment of ecological stability in the Maya area: evidence from lake studies of early agricultural impacts on biotic communities. En: *Prehispanic Maya Agriculture*. P.D. Harrison y B.L. Turner II (Eds.). University of New Mexico, Albuquerque. pp. 145-155.

Covich, A.P. y M. Stuiver (1974) Changes in oxygen 18 as a measure of long-term fluctuations in tropical lake levels and molluscan populations. *Limnology and Oceanography* 19, 682-691.

Cox, C.B. y P.D. Moore (1993) *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 326 pp.

Craw, R.C. (1991) Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman & Hall, Londres. pp. 405-435.

Craw, R.C., J.R. Grehan y M.J. Heads (1999) *Panbiogeography. Tracking the History of Life*. Oxford University Press, Oxford. 229 pp.

Crisci, J.V. y M.F. López Armengol (1983) *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Monografías de la OEA. Serie de Biología (26), Washington, D.C. 128 pp.

- Crisci J.V. y J.J. Morrone (1992) Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias* **6**, 87-97.
- Crowley, T.J. (1995) Ice age terrestrial carbon changes revisited. *Global Biogeochemical Cycles* **9**, 377-389.
- Crowley, T.J. y S.K. Baum (1997) Effect of vegetation on an ice-age climate model simulation. *Journal of Geophysical Research* **102**, 463-480.
- Curtis, J.A., D.A. Hodell y M. Brenner (1996) Climate variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the past 3500 years, and implications for Maya cultural evolution. *Quaternary Research* **46**, 37-47.
- Darlington, P.J. Jr. (1957) *Zoogeography. The geographical distribution of animals*. Wiley & Sons, Nueva York. 675 pp.
- Davis, F.W., D. Stoms, J.E. Estes, J. Scepán y J.M. Scott (1990) An information systems approach to the preservation of biological diversity. *International Journal of Geographical Information Systems* **4**, 55-78.
- Deevey, E.S., M. Brenner y M.W. Binford (1983) Paleolimnology of the Peten Lake District, Guatemala. III Late Pleistocene and gamblian environments of the Maya area. *Hydrobiologia* **103**, 211-216.
- Deevey, E.S., M. Brenner, M.S. Flannery y G.H. Yexdani (1980) Lakes Yaxha and Sacnab, Peten, Guatemala, limnology and hydrology. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* **57**, 419-460.
- Deevey, E.S., D.S. Rice, P.M. Rice, H.H. Vaughan, M. Brenner y M.S. Flannery (1979) Mayan urbanism: impact on a tropical karst environment. *Science* **206**, 298-306.
- Duch-Gary, J. (1988) *La Conformación Territorial del Estado de Yucatán. Los Componentes del Medio Físico*. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo. 427 pp.
- Durán, R., J.C. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez (1998) Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**, 265-316.
- Durán, R., G. Campos, J.C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui (2000) *Listado Florístico de la Península de Yucatán*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Mérida, Yucatán. 259 pp.
- Durán, R. e I. Olmsted (1987) *Listado Florístico de la Reserva de Sian Ka'an*. Amigos de Sian Ka'an. Puerto Morelos, Q. Roo. 71 pp.

Durán, R. e I. Olmsted (1999) Vegetación de la Península de Yucatán. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordoñez, P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. pp.183-194.

Escobar, J. (1992) Los recursos forestales de Guatemala. Suplemento Ecología, Diario Prensa Libre, ene 28, pp.14-15. Guatemala.

Espejel, I. (1987) A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **14**, 449-519.

Espinosa, D. y J. Llorente-Bousquets (1993) *Fundamentos de Biogeografía*. Universidad Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. 133 pp.

Estrada-Loera, E. (1991) Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **18**, 687-697.

Ferrusquilla-Villafranca, I. (1993) Geology of Mexico: A synopsis. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press. Oxford. pp. 3-108.

Flores, S. e I. Espejel (1994) Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. 39 pp.

Furon, R. (1972) *Elements de Paleoclimatologie*. Libraire Vuibert, Paris. 212 pp.

Futuyma, D.J. (1998) *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland. 763 pp.

Gankin, R. y J. Major (1964) *Arctostaphylos myrtifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* **45**, 793-808.

García, E. (1999a) Precipitación total anual. Evaluación climática. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez y P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. pp. 163-182.

García, E. (1999b) Temperatura media anual. Evaluación climática. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez y P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. pp.163-182.

García-Mendoza, A. (1995) Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En: *Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques*. E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T.S. Elias (Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 51-76.

Gentry, A.H. (1982) Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**, 557-593.

Gentry, A.H. (1986) Endemism in tropical versus temperate plant communities. En: *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*. E.O. Wilson (Ed.). Sinauer Associates, Sunderland. pp. 153-181.

Good, R. (1974) *The Geography of the Flowering Plants*. Longman, Londres. 557 pp.

Harold, A.S. y R. Moore (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* **43**, 261-266.

Heine, K. (1973) Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40,000 años en México. Comunicaciones Proyecto Puebla Tlaxcala, Fundación Alemana para la Investigación Científica, México, D.F. **7**, 51-58.

Hodell, D.A., M. Brenner, J.H. Curtis y T.P. Guilderson (2001) Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science* **292**, 1367-1370.

Hodell, D.A., J.H. Curtis y M. Brenner (1995) Possible role of climate in the collapse of Classical Maya Civilization. *Nature* **375**, 391-394.

Hodell, D.A., J. H. Curtis, G.A. Jones, A. Higuera-Gundy, M. Brenner, M.W. Biford y K.T. Dorsey (1991) Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. *Nature* **352**, 790-793.

Humphries, C.J., P.Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee (1991) Cladistic biogeography. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman & Hall, Londres. pp. 371-404.

Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity. The Coexistence of Species in Changing landscapes*. Cambridge University Press, Nueva York. 681 pp.

Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor y R. Durán-García (1995) Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**, 49-77.

Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor, R. Durán-García y J. Meave (2002) Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **29**, 17-29.

Islebe, G.A. y H. Hooghiemstra (1997) Vegetation and climate history on montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews* **16**, 589-604.

Islebe, G.A., H. Hooghiemstra, M. Brenner, J.H. Curtis y D.A. Hodell (1996) A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *Holocene* **6**, 265-271.

Islebe, G.A. y O. Sánchez-Sánchez (2002) History of Late Holocene vegetation at Quintana Roo, Caribbean coast of Mexico. *Plant Ecology* **160**, 187-192.

Jones, P.G. y A. Gladkov (1999) FloraMap. A computer tool for predicting the distribution of plants and the other organisms in the wild. Version 1, CIAT CD-ROM Series, A.L. Jones (Ed.). CIAT (International Center for Tropical Agriculture), Cali, Colombia.

Joyanes, L. (1988) *Fundamentos de Programación. Algoritmos y Estructura de Datos*. McGraw-Hill. Madrid. 702 pp.

Keener, C.S. (1983) Distribution and biohistory of the endemic flora of the Mid-Appalachian shale barrens. *The Botanical Review* **49**, 65-115.

Kruckeberg, A.R. y D. Rabinowitz (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 447-79.

Lee, J.C. (1980) An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatán Peninsula. *The University of Kansas Museum of Natural History. Miscellaneous Publication* **67**, 1-79.

Leyden, B.W. (1984) Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **81**, 4856-4859.

Leyden, B.W. (1985) Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia Basin, Venezuela. *Ecology* **66**, 1279-1295.

Leyden, B.W. (1987) Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research* **28**, 407-417.

Leyden, B.W. (1995) Evidence of the Younger Dryas in Central America. *Quaternary Science Reviews* **14**, 833-839.

Leyden, B. (2002) Pollen evidence for climate variability and cultural disturbance in the Maya Lowlands. *Ancient Mesoamerica* **13**, 85-101.

Leyden, B.W., M. Brenner, D.A. Hodell y J.H. Curtis (1993) Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. *Geophysical Monographs* **78**, 165-178.

Leyden, B.W., M. Brenner y B. Dahlin (1998) Cultural and Climatic History of Cobá, Lowland Maya City in Quintana Roo, Mexico. *Quaternary Research* **49**, 111-122.

Llorente-Bousquets, J., N. Papavero y M. Simoes (1996) *La Distribución de los Seres Vivos y la Historia de la Tierra*. La Ciencia desde México (148), Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

Lundell, C.L. (1934) Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. *Contribution to American Archeology* **12**, 257-321.

Mac Arthur, R.H. y E.O. Wilson (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.

Mackinnon, B. (1993) *Ornitología de la Península de Yucatán*. Amigos de Sian Ka'an A.C., Cancún, Q. Roo. 76 pp.

Major, J. (1991) Endemism: a botanical perspective. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animals and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman and Hall, Londres. pp. 117-148.

Marchant, R., H. Behling, J.C. Berrio, A. Cleef, J. Duivenvoorden, H. Hooghiemstra, P. Kuhry, B. Melief, B. van Geel, T. van der Hammen, G. van Reenen y M. Wille (2001) Mid- to Late-Holocene pollen-based biome reconstructions for Colombia. *Quaternary Science Reviews* **20**, 1289-1308.

Miranda, F. (1958) Estudios acerca de la vegetación. En: *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. E. Beltrán (Ed.). Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos A.C., México, D.F. pp. 159-174.

Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**, 438-441.

Morrone, J.J. (2001) *Sistemática, Biogeografía, Evolución. Los Patrones de la Biodiversidad en Tiempo-Espacio*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, D.F. 123 pp.

Morrone, J.J. y J.V. Crisci (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 373-401.

Morrone, J.J., D. Espinosa y J. Llorente-Bousquets (1996) *Manual de Biogeografía Histórica*. Universidad Autónoma de México, México, D.F. 155 pp.

Morton, A.G. (1981) *History of Botanical Science*. Academic Press. San Diego, Ca. 474 pp.

Müller, P. (1973) *The Dispersal Centres of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical realm: A Study in the Evolution of the Neotropical Biota and its Native Landscape*. Junk, La Haya. 250 pp.

Müller, P. (1979) *Introducción a la Zoogeografía*. Editorial Blume. Barcelona. 232 pp.

Murray, G.E. y A.E. Weidie Jr. (1962) *Yucatan Peninsula Field Trip*. Regional Geologic Summary of Yucatan Peninsula. New Orleans Geological Society. Nueva Orleans. 51 pp.

Myers, A.A. y P.S. Giller (1991) Process, pattern and scale in biogeography. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animals and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman and Hall. Londres. pp. 3-14.

Nelson, G. y N. Platnick (1981) *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press. Nueva York. 567 pp.

Olmsted, I. y R. Durán (1986) Aspectos ecológicos de la selva baja inundable en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, en Quintana Roo. *Biótica* **11**, 151-179.

Orellana, R., M. Balam-Kú, I. Bañuelos-Robles, E. García, J.A. González-Iturbe, Herrera-Cetina y J. Vidal-López (1999) Cambio climático y las fluctuaciones en la Península de Yucatán. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez y P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. pp. 163-182.

Papavero, N., J. Llorente-Bousquets y D. Espinosa-Organista (1995a) *Historia de la Biología Comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Volumen I. Del Génesis a la Caída del Imperio Romano de Occidente*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 203 pp.

Papavero, N., G.J. Scrocchi y J. Llorente-Bousquets (1995b) *Historia de la Biología Comparada. Volumen II. La Edad Media*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 242 pp.

Platnick, N.I. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* **4**, xi-xii.

Posadas, P., J.M. Estévez y J.J. Morrone (1997) Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria* **48**, 1-10.

Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. En: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. H. Synge (Ed.) John Wiley and Sons, Nueva York. pp. 205-217.

Rapoport, E.H. (1975) *Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 214 pp.

Rands, R.L. (1973) The classic collapse in the southern Maya lowlands: chronology. En: *The Classic Maya Collapse*. T. Patrick Culbert (Ed.). School of American Research. University of New Mexico Press, Albuquerque. pp. 43-62.

Raven, P.H. y D. Axelrod (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**, 539-673.

Raven P.H. y D.I. Axelrod (1978) Origin and relationship of the California flora. *University of California Publications in Botany* **72**, 1-134.

Ray, N. y J.M. Adams (2001) A GIS-based vegetation map of the world at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* **11**.

Rodas-Castellanos, R.S. (1998) Evaluación de la riqueza de especies del dosel y del sotobosque en la estación biológica "Las Guacamayas", Parque Nacional Laguna del Tigre, Petén. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos, Guatemala.

Rosen, D.E. (1975) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* **24**, 431-464.

Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman and Hall. Londres. pp. 437-481.

Rosen, B.R. (1991) Biogeographic patterns: A perceptual overview. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman and Hall. Londres. pp. 23-56.

Rosen, B.R. y A.B. Smith (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: *Gondwana and Tethys*. M.G. Audley-Charles y A. Hallam (Eds.). Special Publication of the Geological Society of London **37**, Londres. pp. 275-306.

Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México D.F. 432 pp.

Rzedowski, J. (1991) El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* **15**, 47-64.

Rzedowski, J. (1993) Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.). Oxford University Press, Oxford. pp. 129-146.

Sanders, W.T. (1973) The cultural ecology of the lowland Maya. En: *The Classic Maya Collapse*. T.P. Culbert (Ed.). School of American Research. University of New Mexico Press, Albuquerque. pp. 325-366.

Schulze, M.D. y F. Whitacre (1999) A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* **4**, 169-297.

Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal (1973) *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 573 pp.

Solano, M.A. y T. Robinson (1995-1996) Sistemas de información geográfica y algunas aplicaciones. *Revista Geográfica de América Central* **32**, 79-96.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto) (1981) *Carta Fisiográfica de la República Mexicana*. Escala 1:1,000,000 (8 hojas). México, D.F.

Standley, P.C. (1930) Flora de Yucatán. *Fieldiana, Botany* 3, 157-429.

Stebbins, G.L. y J. Major (1965) Endemism and speciation in the California flora. *Ecological Monographs* 35, 1-35.

Stockwell, D.R.B. e I.R. Noble (1991) Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 32, 249-254.

Sutherst, R.W. y G.F. Maywald (1985) A computerized system for matching climates in ecology. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 13, 281-299.

Takhtajan, A.L. (1969) *Flowering Plants, Origin and Dispersal*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 310 pp.

Takhtajan, A.L. (1978) *Floristics Regions of the World*. University of California Press, Berkeley. 522 pp.

Templado, J. (1974) *Historia de las Teorías Evolucionistas*. Editorial Alambra, Madrid. 170 pp.

Toledo, V.M. (1976) Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, D.F. 73 pp.

Tolmachev, A.I. (1974) *Introduction to the Geography of Plants*. Leningrad University, Leningrado.

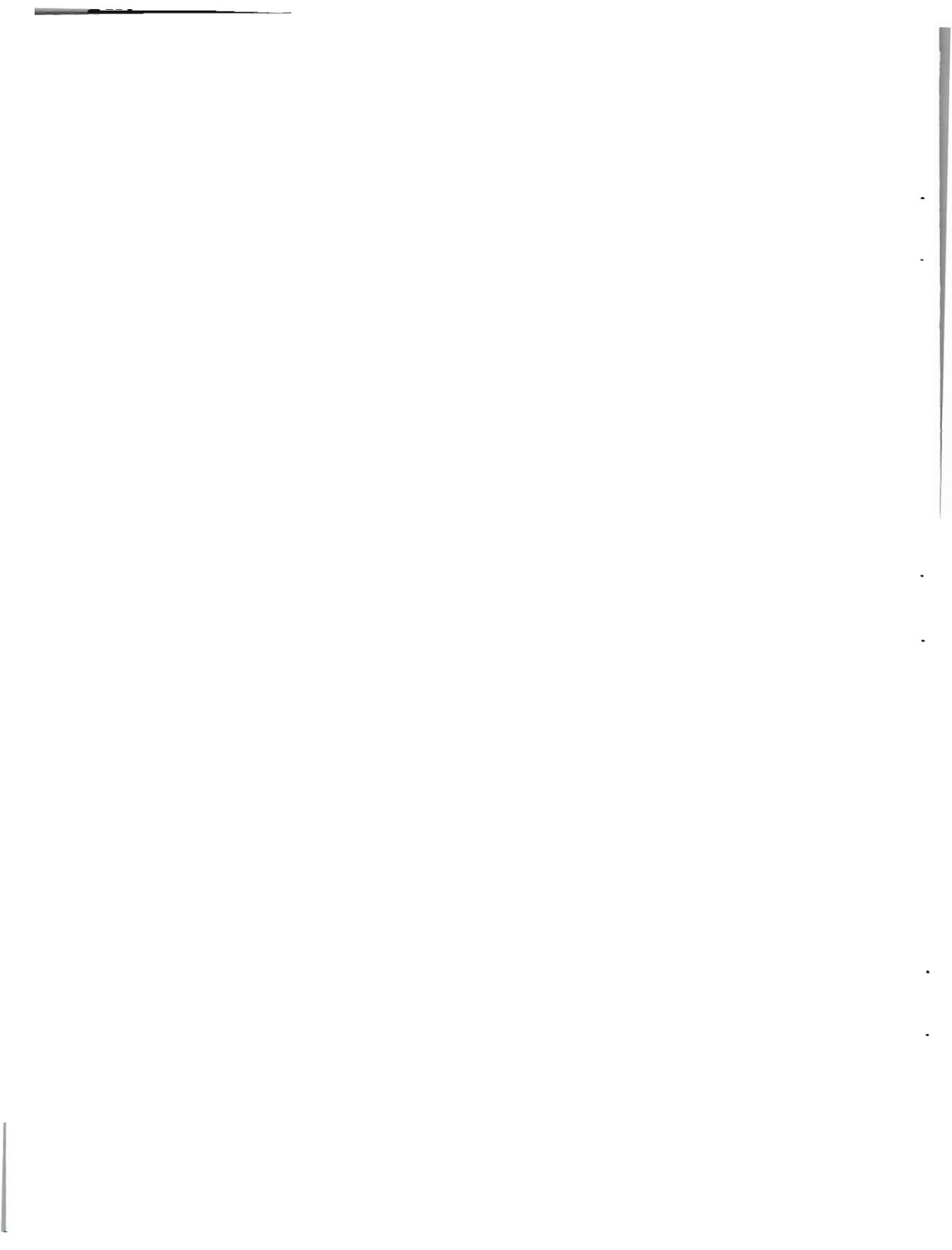
Trejo-Torres, J.C. y J.D. Ackerman (2001) Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28, 775-794.

Turner II, B.L. (1978) Ancient agricultural land use in the Central Maya Lowlands. En: *Prehispanic Maya Agriculture*. P.D. Harrison y B.L. Turner II (Eds.). University of New Mexico, Albuquerque. pp. 163-183.

Udvardy, M.D.F. (1975) *A Classification of the Biogeographic Provinces of the World*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Occasional Paper, 18. Gland, Suiza. 1-49 pp.

Velez, M.I., M. Wille, H Hooghiemstra, S. Melcalfe, J. Vanderberghe y K. van der Borg (2001) Late Holocene environmental history of southern Chocó region, Pacific Colombia; sediment, diatom and pollen analysis of core El Cairnito. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 173, 197-214.

- Villaseñor, J.L. y T.S. Elias (1995) Análisis de especies endémicas para identificar áreas de protección en Baja California, México. En: *Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques*. 43-50. E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T.S. Elias (Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 43-50.
- Walker, P. (1990) Modelling wildlife distributions using a geographic information system: kangaroos in relation to climate. *Journal of Biogeography* 17, 279-289.
- Walter, H. (1977) *Zonas de Vegetación y Clima*. Omega, Barcelona. 245 pp.
- Ward, W.C. (1985) Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula. En: *Geology and Hydrogeology of the Yucatan and Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula*. W.C. Ward, A.E. Weidie y W. Back (Eds.). New Orleans Geological Society, Nueva Orleans. 168 pp.
- Weidie, A.E. (1985) Geology of Yucatan platform. En: *Geology and Hydrogeology of the Yucatán and Quaternary Geology of northeastern Yucatan Peninsula*. W.C. Ward, A.E. Weidie y W. Back (Eds.). New Orleans Geological Society, Nueva Orleans. 168 pp.
- Wendt, T. (1993) Composition, floristic affinities, and origin of the canopy tree flora of Mexican Atlantic slope rain forest. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press, Oxford. pp. 595-680.
- Wiley, E.O. (1981) *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, Nueva York. 456 pp.
- Wiseman, F.M. (1978) Agricultural and historical ecology of the Maya lowlands. En: *Prehispanic Maya Agriculture*. P.D. Harrison y B.L. Turner II (Eds.). University of New Mexico, Albuquerque. pp. 63-115.
- Wright, C. (1967) El reconocimiento de los suelos de la Península de Yucatán. Memoria del Ciclo de Conferencias sobre Génesis y Mapeo de Suelos. Escuela Nacional de Agricultura, Colegio de Posgraduados, Chapingo.



CAPÍTULO II

Phytogeographic análisis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism

INTRODUCCIÓN

El trabajo que se presenta fue publicado en la revista *Diversity & Distribution* (2003) 9, 313-330. Esta publicación corresponde y se incorpora como Capítulo II de esta tesis.

Las distribuciones conocidas de las especies endémicas fueron ubicadas cartográficamente y mediante información ambiental y el método Domain se modelaron sus distribuciones potenciales. Asimismo, la península fue dividida en cuadrantes de 0.25 de grado por lado. En un total de 294 cuadros se registró la presencia-ausencia de las distribuciones conocidas y potenciales. De este modo, se construyeron dos matrices: una con información conocida y otra con información potencial y conocida. El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) fue empleado para identificar las áreas de endemismo con ambos tipos de información. Los patrones son interpretados como estáticos y como resultado de procesos ambientales actuales y pasados (inferidos a través de los datos paleoclimáticos de la literatura). Con base en las matrices de distribuciones conocidas se identificaron 2 áreas de endemismo: Zona seca de Yucatán y Sureste de la península, en tanto que con las matrices de distribuciones potenciales se identificaron 4 áreas: El Petén, Belice, Yucatán y Zona seca de Yucatán. Los patrones obtenidos con ambos tipos de información se diferencian en cuanto al tamaño y la ubicación del área que ocupan, siendo más restrictivas las áreas con los datos conocidos. Con los datos conocidos, muchas áreas quedan sin resolver y es evidente la falta de una estructura jerárquica, aspectos que se resuelven y establecen con los datos potenciales. Además, con el análisis de los datos potenciales es posible identificar patrones con áreas que comparten características ambientales actuales, así como una historia paleoclimática.



1

2

3

4

5

6



Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism

CELENE ESPADAS MANRIQUE¹*, RAFAEL DURÁN¹ and JORGE ARGÁEZ² ¹*Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. (CICY), Calle 43 No. 130 Chucumá de Hidalgo, Mérida, Yucatán, México, C.P. 97200 and* ²*Centro de Investigación en Matemáticas A. C., Apdo. Postal 402, Guajuatillo, Gu. México, C.P. 36000*

Abstract. The distribution of plant taxa endemic to the Yucatán Peninsula was studied using Parsimony Analysis of Endemism (PAE). The known distribution of 162 endemic plant taxa was plotted and the DOMAIN method (together with environmental data) were used to model the potential distribution for each taxon. The Peninsula was divided into a grid of quarter-degree cells for the purpose of identifying distribution patterns. A total of 294 cells were analysed using known collection records and potential distribution of endemic taxa data. Two data matrices were constructed, a matrix of known distribution and a matrix of both the known and potential distribution. The two matrices were included in the PAE to identify areas of endemism. The areas determined with the known distribution were restricted and almost half of them remained unresolved whereas with the potential distribution, approximately 90% of the

cells were assigned to any one of the endemism areas. Four endemism areas were identified: the Yucatán dry zone, Yucatán, El Petén and Belize. The areas of Yucatán and El Petén could be explained by current and Pleistocene climatic conditions and their congruence with other biological groups. Analysis of the potential distribution identified areas with patterns that share current environmental characteristics and a paleoclimate history. Potential distribution modelling can eliminate uncertainties in biogeographical analysis caused by lack of data distribution and sample variation and produce information about the relationships between areas and taxa as well as the environmental affinities of taxa.

Key words. Areas of endemism, Domain, endemic taxa, GIS, known distribution, potential distribution, PAE.

INTRODUCTION

The study of endemic species is important for several reasons. It provides knowledge about the species' evolution (Good, 1974; Tolmachev, 1974; Keener, 1987; Goloskokov, 1984; Major, 1991), it aids in the reconstruction of the biogeographical history of the area occupied by the species (Humphreys and Parenti, 1986), and it determines the species' vulnerability to extinction. The

vulnerability of species to extinction is mainly influenced by habitat specificity, limited distribution and the small population size characteristic of most endemic species (Rabinowitz, 1981). This vulnerability is very often exacerbated by human behaviour.

The Yucatán Peninsula, occupies almost half the portion of the peninsular platform between the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico (Weidie, 1985). The Peninsula includes the Mexican states of Campeche, Yucatán and Quintana Roo and the northern portions of Belize and Guatemala.

*Corresponding author. E-mail: uhlu@cicy.mx

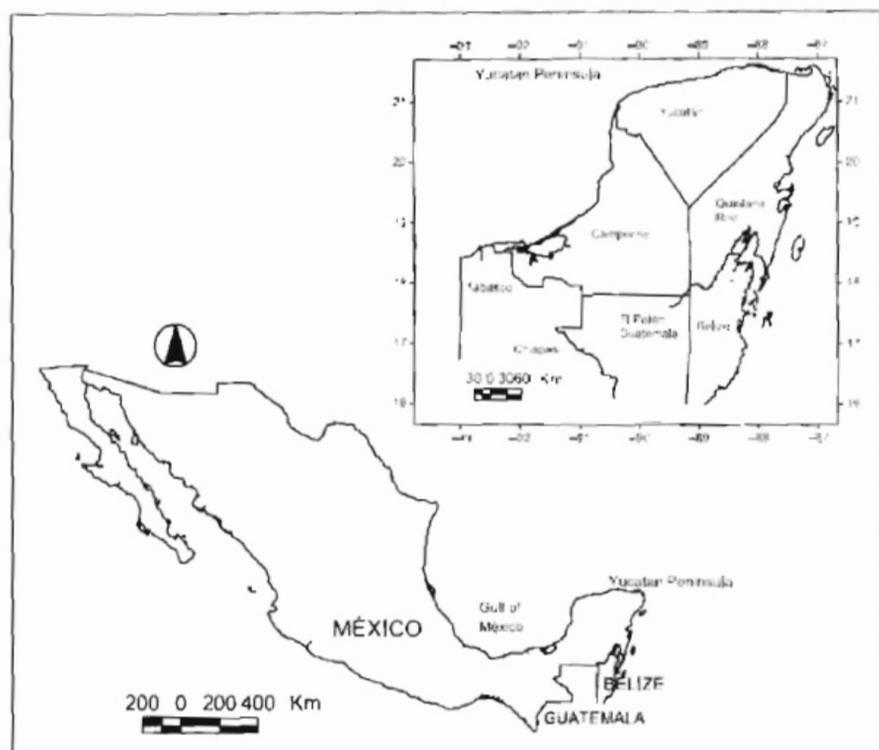


Fig. 1 The Yucatán Peninsula, including the three Mexican states of Yucatán, Campeche and Quintana Roo and the northern portions of Belize and Guatemala

and covers an area of approximately 181 200 km² (Fig. 1). Its southern limits are the Sierra del Norte in the Mexican state of Chiapas and the Maya Mountains in Belize (Weidie, 1985; Ferrusquia-Villafraña, 1993). The surface rock of the Peninsula is all carbonate and consists of a wide variety of karst-type formations. Its current configuration is geologically recent. As a consequence the diversity of plant species is low, consisting mainly of tropical elements that have migrated from northern and southern America, with a minority of endemic flora. To date, 2477 vascular plant species and 98 varieties or subspecies have been reported in the Peninsula (Durán *et al.*, 2000), of which 6.52% are restricted to it (Durán *et al.*, 1998). The occurrence of endemic taxa may be due to predominantly edaphic

conditions (i.e. poorly developed, calcareous soils) and palaeoclimatic dry conditions during the Pleistocene (Gankin and Major, 1964; Kruckeberg and Rabinowitz, 1985; Gentry, 1986; Rzedowski, 1991; Huston, 1994).

Though the Peninsula is seen as both a single biogeographical unit (Smith, 1940; Goldman and Moore, 1946; Barrera, 1962; Rzedowski, 1978) and a morphotectonic unit (Ferrusquia-Villafraña, 1993), the species living on it are not homogeneously distributed. Preliminary phytogeographical studies in the region have tried to establish floristic relationships between the Peninsula and its neighbouring areas. These studies have shown that the region's flora has affinities to the flora of the Antilles and Central America (Standley, 1930; Lundell, 1934; Miranda, 1958; Rzedowski,

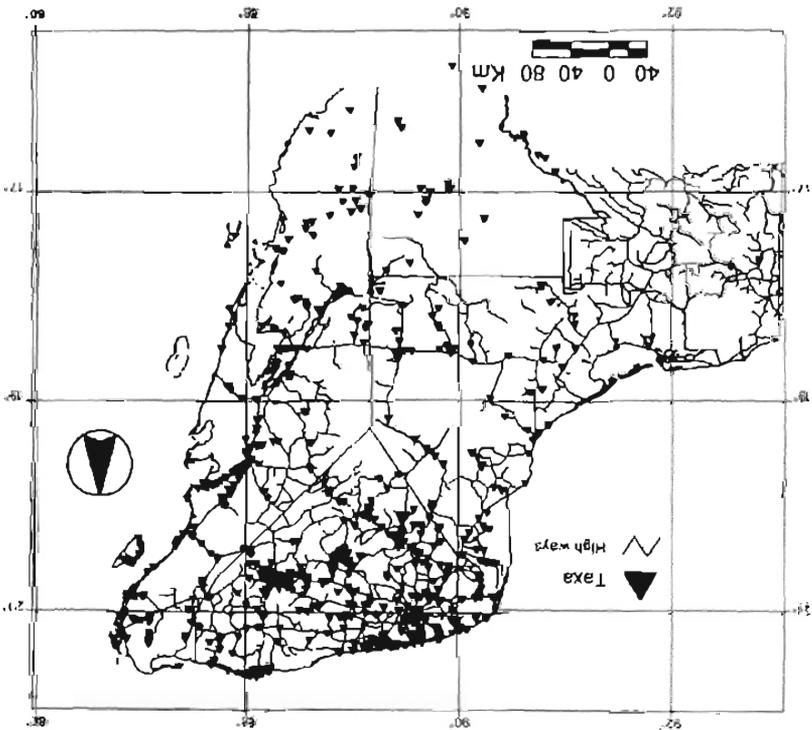


Fig. 2. Herbarium record sites of plant taxa endemic to the Yucatan Peninsula and their relationship to the highways of the region. The records for the south-eastern portion also follow the routes of the highway although these are not shown on this map.

(One aspect that has impeded a better understanding of the species' distribution is the lack of collection records because of the limited access to many zones and lack of suitable infrastructure and equipment to enter into these areas. Therefore, the best-explored and collected zones on the Peninsula are along roads and an archaeological system (1981) and mathematical models developed to predict potential species distribution are currently used to compensate for the bias in the collection data and have proven to be valuable tools in biogeographical studies.

Using analysis of known patterns, models have been used to correlate environmental variables with taxa sample distributions based principally

largely unknown distribution patterns of endemic plants are still of the floristic composition of the Peninsula; the Durán *et al.* (1981). Despite these detailed studies (plants (Staudley, 1970; Estrada-Lovea, 1991; Chan-Vernon *et al.*, 2002) and on endemic (1994; Durán *et al.*, 1999a; Durán *et al.*, 1999b; one on the coastal flora (Flores and Espejel, extensive floristic assessment has been carried (Troyo-Flores and Askew, 2001). The most Peninsula, USA, and Isla de la Juventud, Cuba, tribution, shows a floral affinity with the Florida real approximation based on orchid species dis- (1995; Chappuy-Jones *et al.*, 2001). A more analysis (Estrada-Lovea, 1991; Ibarra-Muniz *et al.*, 1978; Durán and Olmedo, 1987; Espejel, 1987

on either climatic (Brieman *et al.*, 1984; Bursz, 1991; Stockwell and Noble, 1991; Carpenter *et al.*, 1993; Jones and Gladkov, 1999) or phenological and population attributes (Sutherland and Maxwell, 1985). DOMAIN is a tool that generates potential distribution sites based on the ecological similarity of presence records and biophysical attributes of those sites (Carpenter *et al.*, 1993). DOMAIN uses the Gower metric to calculate a similarity value for each site where the presence of the species has been reported. This is a well-known method that has been applied with satisfactory results in predicting the potential distribution of marsupials in Australia (Carpenter *et al.*, 1993) and of *Melanerpes uropygialis*, the Chiapas carpenter bird (Argóez, 1998). DOMAIN can address a large number of taxa when used with biophysical attributes including climate, edaphology, geology and vegetation.

The biogeographical patterns of the Peninsula endemic plants were explored using Parsimony Analysis of Endemity (PAE) originally proposed by Rosen and Smith (1988) to be applicable to the distribution of taxa. Morone (1994) proposed using quadrats or areas as operational units (analogous to taxa) and classifying them according to their shared taxa (analogous to characters). PAE is useful because it generates cladograms directly from species distribution data, requires no phylogenetic studies of the taxa in question, and has the advantage of combining information from the distribution of taxonomically unrelated organisms (Morone, 1994). Rosen (1988) suggested that a PAE cladogram would represent an ecological scheme of relative favourability of the environments for the sampled taxa, localities and horizon. It has been used for identifying the distribution areas of diverse groups of organisms at both regional and global scales (Cracraft, 1991; Morone, 1994; Da Silva and Oren, 1996; Posadas, 1996; Posadas *et al.*, 1997; Bates *et al.*, 1998; Morone, 1998; Watanabe, 1998; Glasby and Alvarez, 1999; Rundle *et al.*, 2000; Ippolito and Flores, 2001; Trejo-Torres and Ackerman, 2001; Garcia-Barros *et al.*, 2002; Morone and Escalante, 2002).

The objective of the present study is to biogeographically characterize the Yucatan Peninsula through identification of congruent distribution areas of the region's endemic plants. This assumes that species distribution patterns are not

random, but are the product of a common history, where both current and past ecological processes have affected the region.

METHODS

Known distribution

Collection records for 162 plant species reported as endemic to the Yucatan Peninsula (Ducan *et al.*, 1998) were assembled from the CICY Herbarium database. This database contains more than 4500 records for plants endemic to the Yucatan Peninsula, including data from the archives of Mexican (CICY, CROCO, MEXU and UADY) and international herbariums (E, MO and JEPV). Field collections were also made to infrequently visited sites and the resulting information was plotted cartographically using an Idra 32 geographical information system (Lustosa, 1999).

Environmental maps

Seven different sets of data layers were digitized and processed to plot the sites where endemic taxa have been recorded and to provide environmental information of the Peninsula. Information for the data layer of Potential Vegetation, Soil Humidity, Edaphology and Geology of Mexico was taken from the National Institute of Statistics, Geography and Informatics (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática - INEGI). The information for Guatemala was provided by the National Institute of Geography (Instituto Nacional de Geografía - IGN) and International Conservation, while the information for Belize was obtained from the Forestry and Geological Department. Total Annual Precipitation and Mean Annual Temperature data layers were generated using data from maps by Garcia (1999a, 1999b) and from meteorological station data gathered from northern Guatemala and Belize.

In order to generate the Contourability data layer, the Geoticks formula (Boys and Chouley, 1978) was applied to information on the monthly temperature variations obtained from meteorological stations on the Peninsula.

The maps with environmental data were digitized using the Carta Linux computer software

program (Hagan *et al.*, 1990) and then rasterized with the Idrisi 32 program to obtain digital images. The meteorological data were initially transformed with the Surfer 6 software program (Keckler, 1997) and then rasterized with the Idrisi 32 program to generate digital images for the Contourality and the Climate elements data layers.

Potential distribution

The potential distribution of endemic taxa was modelled by dividing the Peninsula into a square grid of 0.125 degrees per side in which the vertices of each cell were georeferenced to generate a 1037-point digital map. Each point was set equal to one site for analysis on the Peninsula.

The Idrisi 32 program was then used to make two sets of overlay maps for each of the seven environmental data layers. One set of overlay maps was generated by multiplying the occurrence of each herbarium record from the known distribution of each taxon (one or zero) with the corresponding location on each of the environmental maps. The other set of overlay maps was generated by laying the 1037-point digital map over each of the environmental maps. From these overlay operations, one environmental Yucatan Peninsula matrix (1037 sites \times environmental factors) and 162 environmental taxon matrices (herbarium record sites \times environmental factors) were generated.

The heuristic tool DOMAIN was used to produce the potential distribution for each taxon (Carpenter *et al.*, 1993). A similarity value was calculated for each site as the reciprocal of the distance between the environmental Yucatan Peninsula matrix and the environmental taxon matrix. Any site with a similarity value greater than 0.9 was considered to have high potential.

Verification of the generated potential distribution was done with field inspections of the potential distribution sites. In most cases, the species indicated as potentially present at a site were encountered during the field inspections.

Parsimony Analysis of Endemicity

The Peninsula was divided into a grid of 294 quarter-degree cells. Cells on the boundary of the Peninsula usually contain less land surface area than those cells in the interior.

The taxa distribution was cartographically superimposed on the grid to identify the presence or absence of each species for each of the 294 cells. The presence or absence data was used to generate two matrices using WINCLADA 0.9.9 (Nixon, 1999). One matrix included the known presence data and the other the potential presence data. The cells were used as 'taxa' in WINCLADA and the taxa used as characters. Taxa presence in a cell was indicated with a 1 and absence with a 0. A hypothetical group with zero presence in all cells was used to root the trees. Uninformative species (those found in only one cell or those found in all the cells) were excluded from the analysis.

The ideal organisms for the application of PAE are those that have limited dispersal abilities and speciate in a vicariant manner (Ron, 2000). However the data in this analysis contain a relevant number of endemic species spread across the entire region under study. Consequently, the data (taxa as characters) was weighted based on the distribution ranges of each species so that both restricted and widespread species distributions contributed equally to the analysis. This analysis was carried out using the function $e^{-\alpha}$ as suggested by Linder (2001), with $\alpha = 0.019$ for the known matrix, $\alpha = 0.01$ for the potential matrix and $\rho = 2$ for both. It was not necessary to estimate the congruence of distributions of species restricted to the areas of endemism (Linder, 2001) because these areas in the analysis were supported by at least two endemic species.

The two matrices were then analysed using Nona (Goloboff, 1993), with the program WINCLADA 0.9.9 (Nixon, 1999), applying a heuristic search. The multiple parsimonious cladograms generated were summarized by means of a strict consensus tree. Areas of endemism were delimited by mapping the groups of cells in the same clade that shared at least 2 species.

RESULTS

Georeferenced Digital Maps

162 known distribution maps and 162 potential distribution maps were generated. Only two of the species had as little as two records each. In order to compare both types of data, the sites in which the endemic species are concentrated were plotted (Fig. 3).

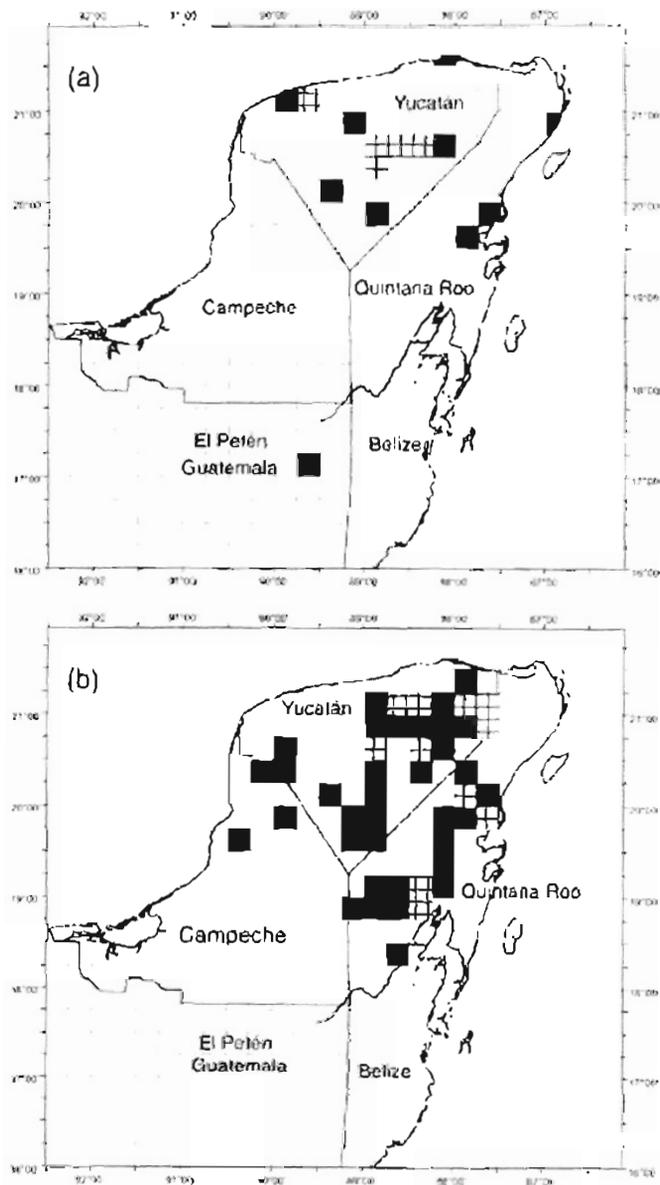


Fig. 3 Cells of endemic species' richness. a) Richness from the known data: black quadrats have 30–39 taxa and cross-sectioned quadrats have 40–52 taxa. b) Richness from the potential data: black quadrats include 60–69 taxa and the cross-sectioned quadrats have 70–81 taxa.

Known distribution

For the known data matrix 4517 cladograms were obtained (strict consensus tree length = 4272, CI = 0.21, RI = 0.32, Fig. 4a). Almost half of the cells were not assigned to any area. A polytomous tree base with one hundred cells was produced in the cladogram. Only two areas were identified: the Yucatan dry zone and the South-east Peninsula (Fig. 5).

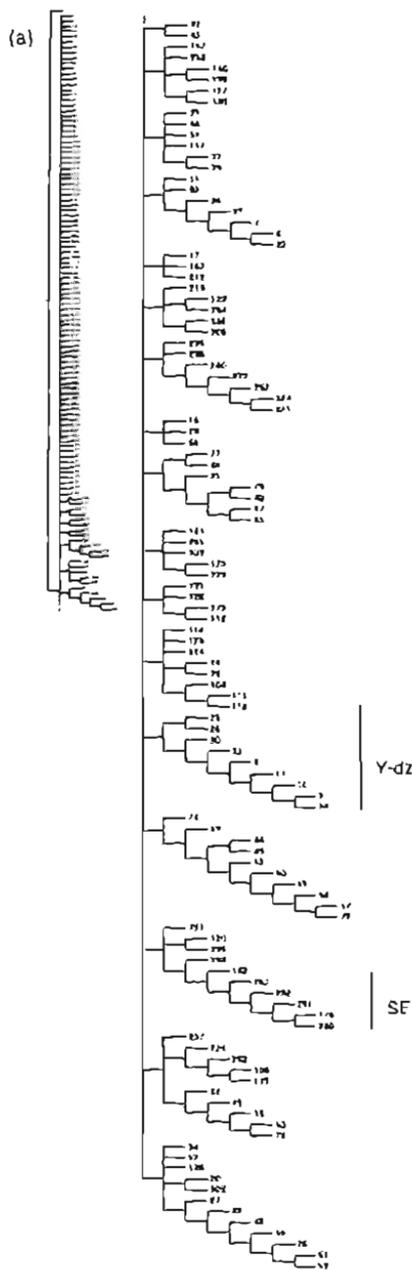
- 1 The Yucatan dry zone is supported by *Mammillaria gunneri* (Britton and Rose) and *Parthenium schottii* Greenm. ex Milsp. and Chase.
- 2 The South-east Peninsula is supported by *Eugenia trikki* Lundell and *Passiflora mayrami* J.M. MacDougal.

Potential Distribution

For the known and potential data matrix we obtained 5043 trees (strict consensus tree length = 4813, CI = 0.16, RI = 0.57; Fig. 4b). Four main areas were recognized in the consensus tree: The Yucatan dry zone, Yucatan, El Petén, and Belize (Fig. 6). Approximately 10 percent of the cells were not assigned to any one of the endemicity areas and thus formed small, unresolved groups.

- 1 the Yucatan dry zone is supported by *Mammillaria gunneri* (Britton and Rose) and *Matelea uenca* (Woodson) W.D. Stevens.
- 2 the Yucatan area is supported by *Plagiolophus millspaughii* Greenm. and *Matelea yucatanensis* (Standl.) Woodson.
- 3 El Petén is one of the most well-defined endemism areas of potential distribution and is supported by *Pouteria amygdalina* (Standl.) Buehni and *Ageratum lindellii* R.M. King.
- 4 the Belize area is supported by *Pouteria belizensis* (Standl.) Cronquist and *Desmanthus schippii* Burret.

Fig. 4 Consensus tree obtained from PAE for (a) the known data matrix and (b) the potential data matrix. The areas of endemism for (a) are Ydz, the Yucatan dry zone and SE, the Southeast Peninsula, and for (b) are Ydz, the Yucatan dry zone; Petén: El Petén, Belize and Yucatan.



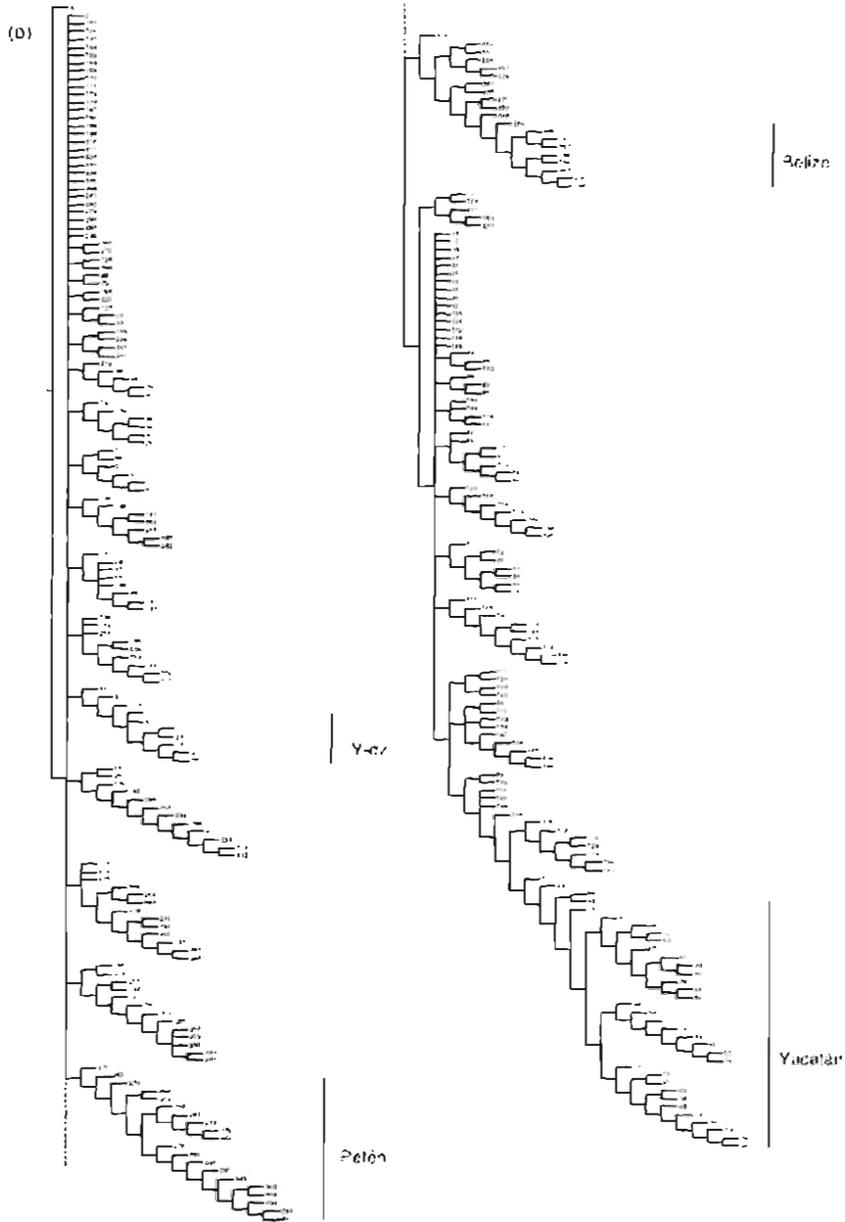


Fig. 4 continued

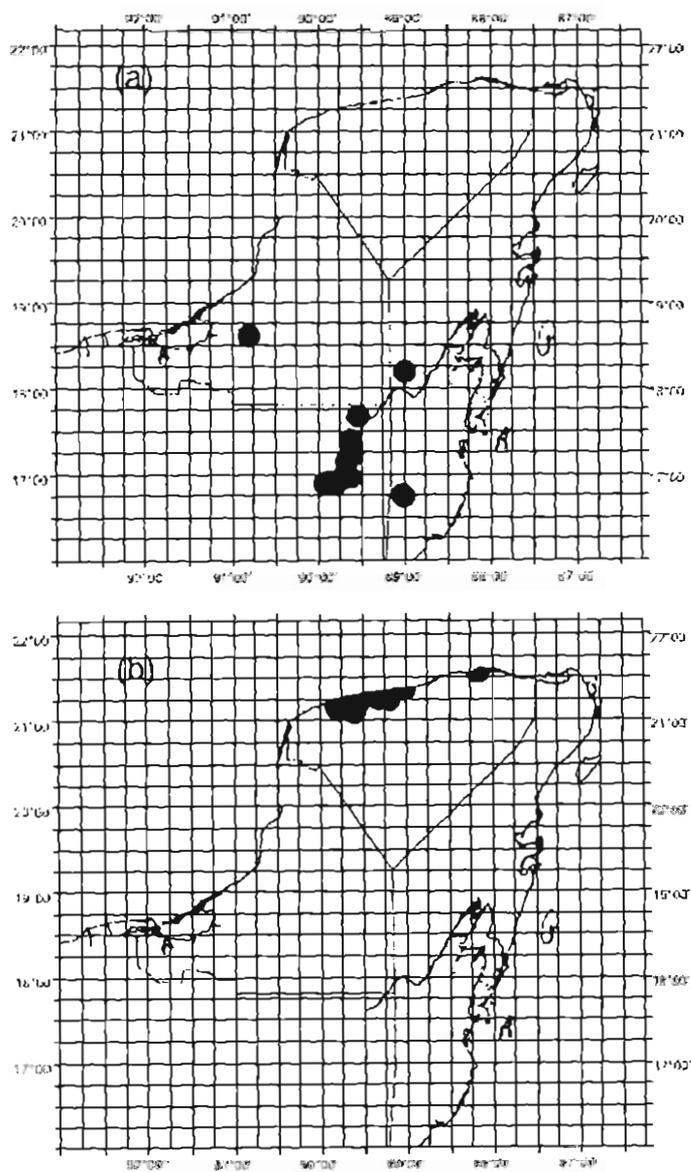


Fig. 5 Areas of endemism obtained from the known data matrix: (a) Southeast Peninsula area and (b) the Yucatan Dry zone.

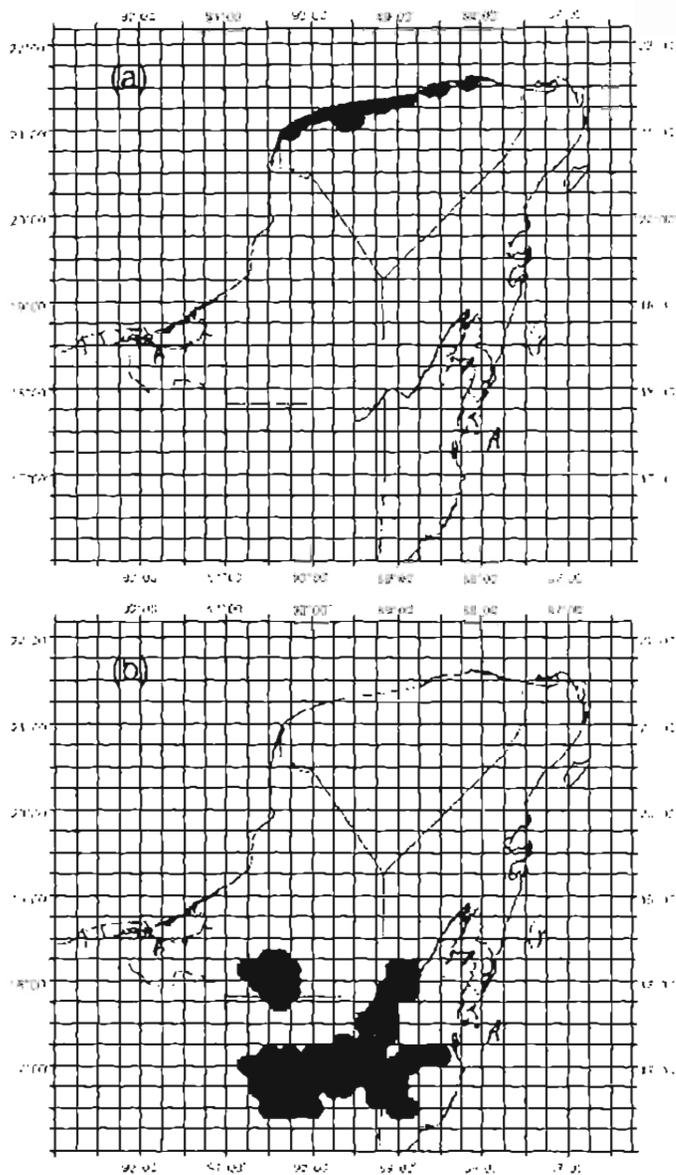


Fig. 6 Areas of endemism obtained from the potential data matrix: (a) Yucatán dry zone, (b) El Petén, (c) Yucatán and (d) Belize.

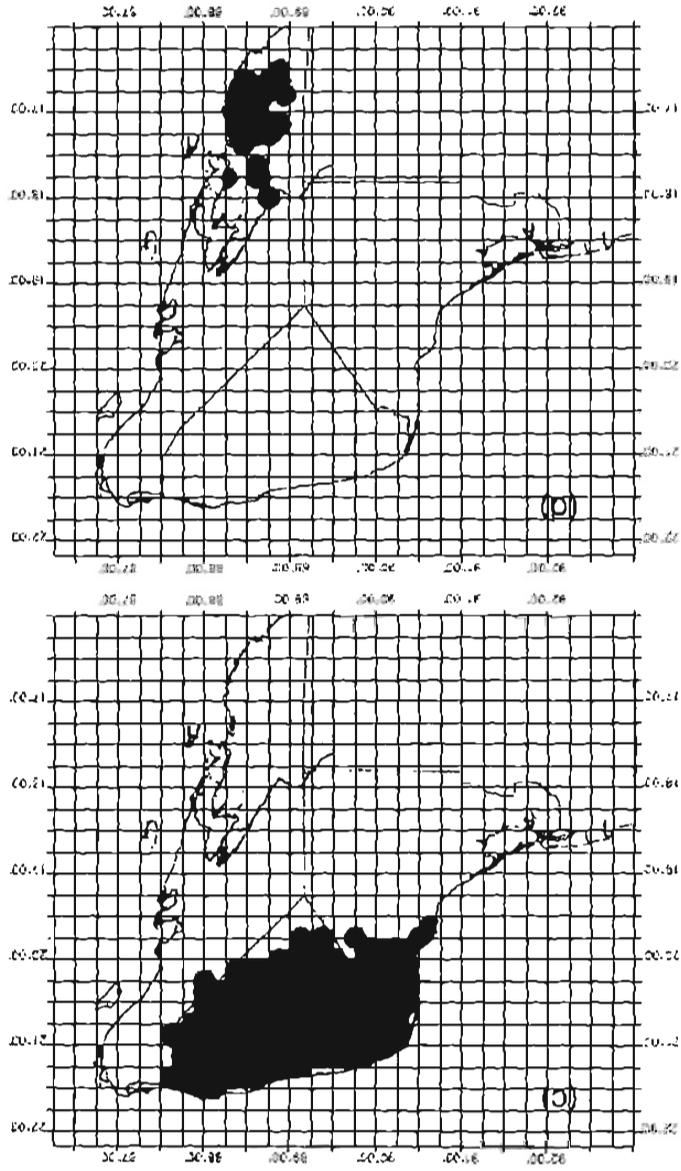


Fig. 6. *continued*

DISCUSSION

Known Data vs. Potential Data

The Yucatán Peninsula has been under botanical exploration since the late 19th and early 20th centuries (Millsbaugh, 1895; Standley, 1939; Lundell, 1934) and has been closely studied in the second half of the 20th century. The endemic plants of the Peninsula have been the subject of several taxonomic studies (Standley, 1930; Estrada-Loera, 1991; Durán *et al.*, 1998), as a result the Peninsula has a comprehensive herbarium record for these plants (CICY herbarium has vouchers and photo type specimens and most type specimens are in the F and MO herbaria and are indicated in Durán *et al.*, 1998). However, the unresolved areas in the known data cladograms but which are resolved in the potential distribution cladogram, indicate that the herbarium records are still incomplete.

The lack of distribution data leads to uncertainties in the status of many species, especially widespread species (Rundle *et al.*, 2000), and a poor resolution of their affinities and hierarchical structures (Rönquist, 1997; Glasby *et al.* 1999; Trejos-Torres and Ackerman, 2001). Rosen (1988) proposed that poorly sampled areas and variation in sample size are problems for PAL in determining adherence of areas to a general pattern or a small group. Potential sites with greater similarity to presence sites can be determined with the DOMAIN method (Carpenter *et al.*, 1993). This provides a better idea of species distribution areas by helping to avoid biases and compensating for the lack of field collection records. It also restricts species with specific environmental affinities and helps to define small areas of endemism. Widespread species, but with ill-defined distributions based on known data, can be identified with a better defined distribution limits. This is exemplified by the areas generated in this study with potential data, where the patterns are represented by groups that differ in their environmental particularities, while restricted distribution taxa have been regrouped and their distribution areas redefined.

The Yucatán Peninsula has experienced extensive deforestation for urbanization, pasture and cut-down lands, and the distribution of species and their patterns have been affected by this transformation. For example, in the known data

matrix, 15% of all endemic taxa have only one record in a cell and 13% of the cells contain only one taxon. These percentages are reduced in the potential data matrix, where 2% of all endemic taxa have only one record in a cell and 23% of the cells contain only one taxon. One complication in the analysis of the known data matrix is that many restricted species must be classified as uninformative characters and thus do not support any area of endemism. Creation of a potential data matrix however, can allow these species to delineate areas of endemism.

Other approximations used to identify areas of endemism take into consideration restricted species distribution (García-Barros *et al.*, 2002), but the adopted grid size can complicate interpretation. We use a smaller grid than in the study by García-Barros *et al.* (2002) but still have similar complications with the known data matrix analysis. Despite that the recognition of areas of endemism is dependent on the scale, it is however, more important to identify the areas with multiple taxa restricted to it (Olson *et al.*, 2001). The few exhaustive botanical explorations that have occurred can be added to by potential species information to further describe species distribution.

With the potential data distribution, the existence of widespread species can obscure the identification of narrower areas of endemism. Using the weighting function proposed by Linder (2000), analysis with an equally weighted matrix (CI = 0.08 and RI = 0.67) and a differently weighted matrix (CI = 0.16 and RI = 0.57) reduced homoplasy and resulted in the identification of potential areas that had been previously suggested by the known data matrix.

Areas of endemism and their relationship to current and past conditions

Species distribution greatly depends on the current environmental conditions that limit their establishment and development. The potential distribution data generated in this study allows a direct relation of environmental conditions to species distribution, and not only as groups interrelated by their shared species but also by the same ecological requirements.

The Yucatán dry zone endemism area is the most arid environment on the Peninsula. It has a

total annual precipitation less than 900 mm, pronounced intra-annual drought, rocky soils retaining moisture for less than 2 months a year, and a low deciduous forest with candelabriform cacti (Duran and Olmsted, 1999). This portion of the Peninsula has calcareous soils of recent origin and includes species with distributions restricted to the coastal dunes. This area is common to both the known and potential data matrices, and is the most well defined environmental area on the Yucatán Peninsula.

The Yucatán endemism area is characterized by an annual precipitation of between 900 and 1200 mm and rendzina soils retaining moisture for up to 5 months a year. Even though two species supported this area, there are another 28 species that have their range restricted to this area and another 20 species that occur in this area but have a more widespread distribution.

The Belize area comprises zones that receive between 1200 and 1800 mm in total annual precipitation, with regosole soils that are moist for up to 9 months a year and mainly herbaceous endemic species. The southern portion receives more than 2000 mm total annual precipitation and has rendzina and Acrisol soils characterized by noncalcareous lithosols.

Finally, the conditions in El Petén, Guatemala, which is at the same latitude as Belize, delineates an endemism area (El Petén) which consists of groups with different ranges but which generally share the same environmental characteristics. 18 endemic species are restricted principally to this area and another 8 species are distributed mainly in this area. Both El Petén and the Yucatán areas are distinctive for encompassing a large number of endemic species.

Species distribution does not depend solely on the current climatic conditions but also on the main changes in past climate. The Yucatán Peninsula's relatively recent origin indicates that its floristic formation has been strongly influenced by Pleistocene environmental conditions. This influence has been the strongest for the last 36 000 years, when long dry periods have occurred; this possibly explains the endemism patterns obtained in the present study.

Based on data for the northern Yucatán Peninsula (Covich & Stuever, 1974; El Petén, Guatemala (Binford *et al.*, 1987; Leyden *et al.*, 1992; Colinvaux, 1997), and the lowlands of Panama

(Bush and Colinvaux, 1990), conditions during the Pleistocene are thought to have been dryer and colder than they are now. These areas had savanna vegetation but with more deciduous shrub species in El Petén and a deciduous forest in Panama. A predominantly savanna vegetation has been suggested for the Peninsula during this period (Crowley, 1995; Adams 1997; Crowley and Baum, 1997). Approximately 10 500 years ago, conditions became warmer and wetter, allowing an expansion of the deciduous forest into the savanna (Leyden, 1984; Barlett and Burghoorn, 1973; Bush *et al.*, 1992). Between 8300 and 5200 years ago conditions became dryer again, but warmer in the southern Peninsula and Central America (Leyden, 1984; Bush *et al.*, 1992). This probably led to the establishment of a deciduous forest on the Yucatán Peninsula during this period. Conditions were apparently not constant however, as humid (6800 BP) and dry (6000–5000 BP) periods are reported for the northern Peninsula. Adams (1997) proposed that 5000 years ago the Peninsula had a predominantly high perennial vegetation, with the exception of the northern portion where the vegetation would have been adapted to dry conditions. Leyden *et al.* (1996) report that warm and humid conditions occurred in the northern Peninsula 3500 years ago, followed by a warm and dry period. The latter coincides with the savanna vegetation reported by Crowley (1995) for the northern Peninsula during this period, which could have resulted in a deciduous forest with a canopy more open than it is now and perennial vegetation in the south.

These climatic intervals caused notable ecological changes in species distribution and the extension of vegetation types. It is important to note however, that the precipitation fluctuations that influenced vegetation changes over the past 8000 years may not have been equally significant for humid and dry environment species. The dry, warm conditions of the northern Peninsula, along with its recent soils, suggest a greater climatic stability. This would have resulted in an azonal site that allowed the establishment and speciation of dry-environment species. The southwestern Peninsula, which has more mature soils than the north, has also experienced less accentuated climatic and vegetation changes, though it was more influenced by the dry intervals than other sites adjacent to the southern Peninsula.

Biogeographical characterization of the Yucatán Peninsula

The plant group and ecological data for the areas generated in this study were used in reconstructing the biogeographical history of the Yucatan Peninsula. Earlier analyses of plant distribution have not employed strictly objective methods. Lundell's (1934) phytogeographical study was the first attempt at a biogeographical study. Based on the occurrence of flora, climatic and physiographic characteristics, Lundell divided the Peninsula into five phytogeographical areas: South Campeche, south-west Campeche, North Yucatan, the East coast (with an exclusive sub-area for Belize), and North El Petén. Despite the lack of information and indefinite limits of the areas that Lundell proposed, the Northern Yucatan and Belize patterns were also generated in the present endemic plant distribution analysis. Lundell's North El Petén and the East coast patterns do not coincide with the areas in the present study.

Based on a quantitative analysis of terrestrial mammals, fishes, amphibians and reptiles distribution, Barrera (1962) defined the Province of the Yucatan Peninsula and identified three different districts within the area. The first district is Yucatan, which coincides with the Yucatan area described here. The second is the south-eastern area that includes El Petén, Guatemala and partially coincides with the area of endemism of El Petén recognized in this analysis. The third is the island of Cozumel. This study by Barrera emphasizes the lack of information for some vertebrate groups used in previous studies to delimit the province.

Lee (1986) analysed the distribution of amphibians and reptiles on the Peninsula using a classification analysis, dividing the Peninsula into 108 cells and determining species presence or absence in each. From this analysis, four homogeneous areas were proposed for frogs, five for lizards and three for snakes. The most congruent of the areas are those for frogs and snakes, defined as North-east Peninsula, North-west Peninsula, Centre and South Peninsula. Lee described the species distribution and made the observation that these species concentrate in the northern portion of the Peninsula and are absent in El Petén. His descriptions are useful in high-

lighting the biotic dissimilarity between the north and south of the Peninsula and suggest the possibility of finer division of the region. Lee also proposed a restriction of species to the base of the Peninsula, on its east margin, in the south-east and in its most northern portion. Also, the identification of the northern Peninsula as a concentrated site for endemic reptiles corroborates the Yucatan area classification as a biogeographical unit. El Petén, although not analysed with endemic species data, was also identified as having its own characteristic fauna, flora and ecology. The distribution of endemic reptiles mostly agrees with the areas of endemism found in the present study.

The application of PAF to the study of plants endemic to the Peninsula in the present study not only provides an objective means of reconstructing the region's geographical history, but also allows an objective comparison of previous studies. By using endemic plant distribution data as well as climatic, edaphic and geological factors, and palaeoclimate history, the present study clearly shows how the Yucatan Peninsula can be divided into four phytogeographical units: the Yucatan dry zone, Yucatan, El Petén and Belize.

Conservation implications

Determining the richness of areas of endemism is important in establishing protected areas (Myers, 1988; Mooney, 1991; World Conservation Monitoring Centre, 1992). Unfortunately, there is still a great lack of this type of data. Many sites acknowledged as rich in endemic species have been incorrectly delimited (Nelson *et al.*, 1990; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1994). It is also important to address which areas are most viable for species survival, not only in terms of size and habitat, but also in terms of environmental affinity which can be used as a measure of geographical rarity.

The application of DOMAIN and Parsimony analysis of endemism (PAE) in the identification of endemic plant biogeographical patterns is doubly useful for conservation of these taxa. The DOMAIN method allows the identification of zones with high species establishment potential, which in conservation could lead to protecting areas where a species' presence may not yet be recorded (Carpenter *et al.*, 1993; Argáez, 1996).

PAE has been proposed as a fast and precise way of selecting areas for conservation (Posadas, 1996), although important areas can be masked by species-rich areas (Trejo-Torres and Ackerman, 2001). Patterns of endemism resulting from the superposition of the taxa can provide a clearer idea of habitat specificity and the range that species occupy. This in turn can be translated into ecological requirements for a species' establishment and survival, which is vital for the conservation of biological diversity.

CONCLUSIONS

The areas of endemism obtained with PAE and the identified potential data distributions can be interpreted in a historic and ecological context to influence new hypotheses. Current environmental conditions explain the delimited areas of endemism. Climate change during the Pleistocene, its impact on the Peninsula's vegetation, and the edaphic characteristics of the Peninsula have also influenced the speciation processes and may suggest diverse vicariant events. As a result, the distribution areas of the endemic taxa of the Peninsula may reflect the evolution of its flora.

The areas of endemism delimited here show congruence with the distribution of fauna species. These areas thus may constitute species differentiation centres.

Analysis at a regional scale with appropriate methods may help to identify narrow areas of endemism overlooked in smaller-scale analyses. Narrow areas of endemism are particularly threatened by human disturbance, as illustrated by the Yucatán dry zone area and the Yucatán area, which have serious conservation problems and only a modest proportion of either of them are protected. The protected natural areas of the Yucatán peninsula are restricted to the coastal zones and to the south-eastern portion. As such, the El Petén and Belize areas are included in a regime of protection. We hope that studies of distribution patterns on a regional scale will be useful in terms of species conservation.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Juan José Morrone, Eric Graham, Carlos Quijano and Kevin Dunn for their useful comments on the manuscript, and Paulino Sima

for his valuable collaboration during field work. We thank Dave Richardson, Peter Linder, and two anonymous referees for relevant comments about the manuscript. Rossana Marrufo assisted editing the figures. For the climate data, we thank the climatological section of INSIVUMEH, Guatemala, and the meteorological stations from North Belize. Also, we thank the personnel of Conservation International from El Petén, Guatemala, for the Maya forest Vegetation Map. This research was supported by a project grant and a fellowship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)-SISIERA.

REFERENCES

- Adams, J.M. & Faure, H. (1997) Review and Atlas of Palaeovegetation. *Preliminary Land Ecosystem Maps of the World Since the Last Glacial Maximum* (ed. Q.E.N. members). Oak Ridge National Laboratory, TN, USA. <http://www.esd.ornl.gov/projects/qca/adams1.html>.
- Arguez, J.A. (1996) *Mapas de distribuciones potenciales de plantas y animales*. Statistic Master's Thesis. Centro de Investigaciones en Matemáticas-Universidad de Guanajuato, Guanajuato.
- Barrera, A. (1962) La Península de Yucatán como Provincia Biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* Tomo XXIII, 71-104.
- Burby, R.G. & Chorley, R.J. (1978) *Atmósfera, Tiempo y Clima*. Omega, Barcelona.
- Bartlett, A.S. & Burghoorn, E.S. (1973) Phytogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12 000 years (a history of vegetation, climate, and sea-level change). *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (ed. A. Graham), pp. 203-299. Elsevier Scientific, New York.
- Bates, J.M., Hackert, S.I. & Crocraft, J. (1998) Area-relationship in the Neotropical lowlands. An hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *Journal of Biogeography* 25, 783-793.
- Binford, M.W., Brenner, M., Whitmore, T.J., Higuera-Gundy, A., Dorvey, E.S. & Leyden, B. (1987) Ecosystems, paleoecology and human disturbance in subtropical and tropical America. *Quaternary Science Reviews* 6, 115-128.
- Bojórquez-Tapia, L., Balvanera, O. & Cuarón, A. (1994) Biological inventories and computer data bases: Their role in Environmental Assessments. *Environmental Management* 18, 775-785.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olshen, R.A. & Stone, C.J. (1984) Classification and regression trees. Belmont: Wadsworth & Brooks, Monterey, California.
- Busby, J.R. (1991) BIOCLIM: A bioclimate analysis and prediction system. *Nature Conservation Cost*

- Effective Biology: Surveys and Data Analysis* (eds C.R. Margules & M.P. Austin), pp. 64–68. CSIRO, Canberra.
- Bush, M.B. & Colinvaux, P.A. (1990) A pollen record of a complete glacial cycle in lowland Panama. *Journal of Vegetation Science* **1**, 105–119.
- Bush, M., Piperno, D., Colinvaux, P.A., Kinssek, L.A., De Oliveira, P. & Miller, M. (1992) A 14 300 YR paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecology Monographs* **62**, 231–275.
- Carpenter, G., Gillison, A.N. & Winter, J. (1993) DIVERSIM, a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* **2**, 467–480.
- Chan-Vermont, C., Rico-Grav, V. & Flores, J.S. (2002) Guía Ilustrada de la Flora Costera Representativa de la Península de Yucatán. *Edición especial: Etnoflora Yucatanense. Fascículo 19*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- Chappard-Jones, C., Rico-Grav, V., Gomez, L. & Giddings, L. (2001) Floristic affinities between the Yucatan Peninsula and some Eurasic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* **28**, 535–542.
- Colinvaux, P. (1997) The History of forest on the Isthmus from the ice age to the present. *Central America: A Natural and Cultural History* (ed. A.G. Coats), pp. 123–126. Yale University Press, Michigan.
- Covich, A. & Sturzer, M. (1974) Changes in oxygen 18 as a measure of long-term fluctuations in tropical lake levels and molluscan populations. *Limnology and Oceanography* **19**, 682–691.
- Cramer, J. (1991) Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* **4**, 211–227.
- Crisp, M.D., Laflin, S., Linder, H.P. & Monte, A. (2001) Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**, 183–198.
- Crowley, T.J. (1995) Ice age terrestrial carbon changes revisited. *Global Biogeochemical Cycle* **9**, 377–389.
- Crowley, T.J. & Baum, S.K. (1997) Effect of vegetation on an iceage climate model simulation. *Journal of Geophysical Research* **102**, 463–480.
- Da Silva, J.M. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* **59**, 427–437.
- Durán, R., Campes, G., Trejo, J.C., Simá, P., May-Pat, F. & Juan-Qui, M. (2000) *Listado Florístico de la Península de Yucatán*. PNUD, CICY and FMAM, Mérida.
- Durán, R. & Olmsted, I. (1987) *Listado Florístico de la Reserva de San Ka'an*. Amigos de San Ka'an, Puerto Morelos.
- Durán, R. & Olmsted, I. (1990) Vegetación de la Península de Yucatán. *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán* (eds A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez & P. Chico-Ponce de León), pp. 183–194. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- Durán, R., Simá, P. & Juan-Qui, M. (1990a) *Listado florístico de Rio Celestún*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Durán, R., Simá, P., Juan-Qui, M., Méndez, M. & Tun, F. (1990b) *Listado florístico de la Reserva de Río Lagartos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.
- Durán, R., Trejo-Trejo, J.C. & Ibarra-Martínez, G. (1998) Endemic Phytotaxa of the Peninsula of Yucatan. *Harvard Papers in Botany* **3**, 265–307.
- Eastman, R. (1999) *Ibris 32*, Version 12.01. Clark Laboratories, Clark University, Worcester, MA, USA.
- Espejel, I. (1987) A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **14**, 447–509.
- Estrada-Loera, E. (1991) Phytogeographic relationship of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **18**, 687–697.
- Ferrusquia-Villatrana, I. (1992) Geology of México: A synopsis. *Biological University of Mexico - Origins and Distribution* (eds T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Eal), pp. 3–108. Oxford University Press, Oxford.
- Flores, S. & Espejel, I. (1994) Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense. Fascículo 3*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- Gankin, R. & Moran, J. (1940) *Actinostaphylis multifida*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* **45**, 793–805.
- García, E. (1999a) Precipitación total anual. *Evaluación Climática. Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán* (eds A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez & P. Chico-Ponce de León), p. 177. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- García, E. (1999b) Temperatura media anual. *Evaluación Climática. Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán* (eds A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez & P. Chico-Ponce de León), p. 177. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- García-Barros, E., Guerra, P., Lucáñez, M.J., Casas, J.M., Muñiz, M.L., Moreno, J.C., Sanz, H., Sanz, M.J. & Simon, J.C. (2002) Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distribution in the Iberian-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* **29**, 109–124.
- Geney, A.H. (1986) Endemism in tropical versus temperate plant communities. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (ed. M.P. Squires), pp. 153–181. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Glasby, C.J. & Alvarez, B. (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* **26**, 507–533.

- Goldman, E.A. & Moore, R.T. (1946) The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26, 346–360.
- Goloboff, P. (1993) Nona, Version 2.0. Published by the Author. INSUE Fundación and Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Goloskokov, V.P. (1984) *Flora of the Dzhungorsky Alatau Ridge, Kazakhstan*. Izd Nauka, Kazakhskoi SSR, Alma Ata.
- Good, R. (1974) *The Geography of the Flowering Plants*. Longman Press, London.
- Hagan, J.E., Eastman, J.R. & Auble, J. (1990) *Cartaino: The Spatial Data Builder, Version 1.0*. Clark University, Worcester, MA, USA.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1986) *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press, New York.
- Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ibarra-Mansueto, G., Villaseñor, J.L. & Durán-García, R. (1995) Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 57, 49–77.
- Ippi, S. & Flores, V. (2001) Las tortugas neotropicales y sus áreas de endemismo. *Acta Zoológica Mexicana* 84, 49–63.
- Jones, P.G. & Gadkew, A. (1999) *FloraMap: A computer tool for predicting the distribution of plants and the other organisms in the wild, Version 1.0*. CIAT International Center for Tropical Agriculture, CD-ROM Series (edit. by A.L. Jones), Cali, Columbia.
- Kockler, D. (1997) *Surfer for Windows, Version 6*. Golden Software Inc, Golden, CO, USA.
- Keener, C.S. (1983) Distribution and biogeography of the endemic flora of the Mid Appalachian shale barrens. *Botanical Review* 49, 65–115.
- Kruckeberg, A.R. & Rabinowitz, D. (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 447–479.
- Lee, J.C. (1980) An Ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatán Peninsula. *Miscellaneous Publication Museum of Natural History, University of Kansas* 67, 1–79.
- Leyden, B.W. (1984) Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Science* 81, 4856–4859.
- Leyden, B.W., Brenner, M., Hodell, D.A. & Curtis, J.H. (1993) Late Pleistocene climate in the Central American Lowlands. *Geophysical Monograph* 78, 165–178.
- Leyden, B.W., Brenner, M., Whitmore, T., Curtis, J.H., Piperno, D. & Dabhu, B. (1996) A record of long and short-term climatic variation from north-west Yucatán: Cenote San José Chulucachi. *The Managed Mosaic: Ancient Maya Agriculture and Resource Use* (ed. S. Fedick), pp. 30–52. Utah University Press, Utah.
- Linder, H.P. (2001) On Areas of Endemism, with an Example from the African Resurrection. *Systematic Biology* 50, 802–812.
- Lundell, C.L. (1934) Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatán Peninsula. *Contributions to American Archaeology* 12, 257–321.
- Major, J. (1991) Endemism: A Botanical perspective. *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animals and Plant Distributions* (eds A.A. Myers & P.S. Gillor), pp. 117–148. Chapman & Hall, London.
- Millsbaugh, C.F. (1895) Contribution to the flora of Yucatán. *Publications Field Museum of Natural History, Botanical Series* 1, 1–56.
- Miranda, F. (1958) Estudios acerca de la vegetación. *Los Recursos Naturales Del Sureste Y Su Aprovechamiento Segundo Tomo* (ed. E. Beltrán), pp. 159–174. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos A.C., México, D.F.
- Mooney, H.A. (1991) Lesson from Mediterranean-Climatic Regions. *Biodiversity* (ed. E.O. Wilson), pp. 157–165. National Academy Press, Washington, D.C.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43, 438–441.
- Morrone, J.J. (1998) On Udvardy's Insularitica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Biogeography* 25, 947–955.
- Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units, when size matters. *Journal of Biogeography* 29, 1095–1104.
- Myers, N. (1988) Threatened biota: 'hotspots' in Tropical forests. *Environmentalist* 8, 187–208.
- Nelson, B.W., Ferreira, C.A.M. & da Silva & Kawasaki, M. (1990) Endemism centres, refuges and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345, 714–716.
- Nixon, K.C. (1999) Winclada (BETA), Version 0.9.9. Published by the author, Ithaca, NY.
- Posada, P. (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying Parsimony Analysis of Endemism (PAE). *Biogeographica* 72, 161–177.
- Posada, P., Estévez, J.M. & Morrone, J.J. (1997) Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fonqueiro* 48, 1–10.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. *The Biology Aspects of Rare Plant Conservation* (ed. H. Synge), pp. 205–217. John Wiley and Sons, New York.
- Rea, S.R. (2000) Biogeographic area relationship of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71, 379–402.
- Ronquist, F. (1997) Dispersal-Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology* 46, 195–203.

- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history. Applied historical biogeography. *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animals and Plant Distributions* (eds A.A. Meyers & P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman & Hall, London.
- Rosen, B.R. & Smith, A.B. (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tethys* (eds M.G. Audley-Charles & A. Hollam), pp. 275–306. Special Publication of the Geological Society of London 37, London.
- Rundle, S.D., Bilton, D.T. & Shozawa, D.K. (2006) Global and regional patterns in late miocene. *Freshwater Biology* 44, 123–134.
- Rzedowski, J. (1978) *La Vegetación de México*. Lantusa, Mexico. D.F.
- Rzedowski, J. (1991) El endemismo en la flora lanterogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15, 47–64.
- Smith, H. (1940) An analysis of the Biotic Provinces of Mexico, as indicated by the distribution of the lizard of the Genus *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional* 2 (1), 95–110.
- Stanley, P.C. (1939) Flora de Yucatan. *Feldiana Botanica* 3, 157–429.
- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. (1991) Indication of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 32, 249–264.
- Suthers, R.W. & Maywald, G.T. (1985) A computerized system for matching climates in ecology. *Agriculture Ecosystems and Environment* 13, 281–299.
- Tolmachev, A.I. (1974) *Introduction to the Geography of Plants*. Leningrad University, Leningrad.
- Trep-Torres, J.C. & Ackerman, J.D. (2004) Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 31, 775–794.
- Watanabe, K. (1998) Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research* 45, 259–270.
- WCMC, World Conservation Monitoring Center. (1992) *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London.
- Wendte, A.E. (1985) *Geology of Yucatan Platform: Geology and Hydrogeology of the Yucatan and Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula 16–6*. W.I. Ward, A.E. Wendte & W. Back, pp. 1–20. New Orleans Geological Society, New Orleans, LA, USA.

CAPÍTULO III

Distribución geográfica de los factores ambientales y su influencia sobre la distribución de las plantas endémicas de la península de Yucatán

INTRODUCCIÓN

Los factores y los procesos que rigen la distribución de las especies deben ser conceptualizados en un contexto histórico y ecológico, considerando a la vez su expresión espacial y temporal. La variación espacio-temporal de los factores ambientales genera condiciones que propician la ocurrencia de eventos vicariantes. Las barreras a la dispersión aparecen y desaparecen a través de la historia evolutiva, lo cual puede tener efectos e implicaciones diferentes sobre distintas especies (Ronquist 1997). Una especie se establece en un sitio dado como producto de su tolerancia ecológica, ajustada a las condiciones ambientales del sitio, lo cual incluye modificaciones del ambiente como resultado de la interacción con los mismos organismos. Por ello, la presencia de un taxón endémico en un sitio en particular puede tener una explicación de tipo histórico y ecológico (Major 1991). Consecuentemente, los modelos que han sido desarrollados para explicar y, en ocasiones, para predecir los patrones de distribución geográfica de las especies animales y vegetales se basan en hipótesis de dispersión y de vicarianza, así como en los factores ecológicos presentes y pasados (Endler 1982).

Las especies endémicas se han clasificado de acuerdo con su distribución geográfica en el espacio y en el tiempo. Los taxa neoendémicos se encuentran restringidos debido a que no han tenido el tiempo suficiente para ampliar sus áreas de distribución, en tanto que los taxa paleoendémicos son considerados relictos de taxa que alguna vez estuvieron ampliamente distribuidos y que, por reducción de sus hábitats, hoy se encuentran restringidos a ciertos ambientes (Raven y Axelrod 1974, Kruckeberg y Rabinowitz 1985). De este modo, los taxa endémicos se ven limitados por algún factor en especial o por el efecto conjunto de los factores ambientales en el espacio y en el

tiempo, los cuales pueden ser tanto abióticos, como la precipitación, la temperatura, los tipos de suelo y la luz, o bióticos, como la polinización, las enfermedades virales y fúngicas, la competencia con otras especies y la herbivoría. Estos factores influyen sobre el éxito reproductivo de plantas y animales, y limitan así su distribución y abundancia (Cox y Moore 1993).

El endemismo de especies vegetales ha sido particularmente asociado con los ambientes áridos y los suelos azonales. Se han atribuido porcentajes altos de endemismo vegetal a los suelos pobres en nutrientes, a los suelos de serpentinas y de metales pesados (Stebbins y Major 1965, Gankin y Major 1964). Asimismo, la combinación de suelos pobres con precipitación escasa ha sido asociada a porcentajes altos de endemismo en diversas regiones, tanto templadas como tropicales (Gentry 1986, Huston 1994).

En diversos trabajos realizados en México se ha observado que los mayores porcentajes de endemismo vegetal se presentan con mayor frecuencia en las zonas áridas (Rzedowski 1962, Kohlmann y Sánchez 1984, Pinkava 1984, Rzedowski 1991), en áreas con abundante precipitación (Wendt 1993) y en zonas aisladas (Raven y Axelrod 1978, Villaseñor y Elias 1995). En la península de Yucatán se ha documentado que la distribución de la herpetofauna endémica sigue patrones similares (Lee 1980). Es probable que la falta de información acerca de los patrones de distribución de diferentes grupos de especies haya determinado la escasez de estudios cuyos objetivos exploren la relación de los factores ambientales con los centros de endemismo en el país. Igualmente, se carece de explicaciones históricas para la conformación de estos centros.

Los estudios que analizan la relación de los patrones de distribución de los taxa endémicos con factores ecológicos e históricos (Prance 1982, Haffer 1982, Barrington 1993, Kornas 1993, Haffer 1997, Burgess *et al.* 1998, Johnson *et al.* 1998, McGlone *et al.* 2001, Jansson 2003) hacen evidente que si bien algunos factores históricos como las fluctuaciones climáticas del pasado y ambientes ecológicos particulares están

asociados a una concentración alta de taxa endémicos, la historia de la biota varia grandemente de una región a otra.

Considerando lo anterior, el presente trabajo emplea datos ambientales actuales para explorar su relación con las áreas de endemismo identificadas en la península de Yucatán. Las relaciones con los factores históricos como las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno son exploradas de un modo descriptivo. La particularidad de la historia geológica de la península de Yucatán, las características edáficas y climáticas actuales, aunadas al aislamiento que le confiere su ubicación geográfica, son elementos que sin duda han influido en la particularidad de los patrones de distribución de la biota presente.

Dado su carácter peninsular, en la región se percibe una mayor influencia marítima en los bordes costeros, a diferencia de lo que sucede en las zonas centrales. Asimismo, los climas, los suelos y los estratos geológicos son diversos y se distribuyen de modo desigual. Como producto de esta heterogeneidad ambiental, diversas áreas con características particulares en la península pueden actuar como pequeñas islas ecológicas y ofrecer sitios para los procesos de especiación, o bien actuar como refugios donde ciertas especies puedan sobrevivir ante fluctuaciones ambientales. De igual forma, la discontinuidad de estas áreas puede influir en la conformación de los patrones de distribución de las plantas endémicas de esta región.

Con base en lo anterior, se plantea que los factores físicos y climáticos, particularmente la precipitación, la temperatura, la geología, la humedad del suelo, los tipos de suelo, así como la influencia marítima, son factores que en conjunto pueden estar influyendo en los patrones de distribución de las plantas endémicas de la península de Yucatán.

El objetivo de este trabajo es investigar la relación de los factores ambientales actuales con los patrones de distribución de las plantas endémicas de la península de Yucatán. Mediante el uso de un sistema de información geográfica se exploran los factores físicos y bióticos que ayuden a explicar las áreas de endemismo reconocidas

para la región, así como la riqueza de especies endémicas presente en cada una de estas áreas.

MÉTODOS

Área de estudio

La información base para el presente trabajo son las cartas temáticas publicadas por la Secretaría de Programación y Presupuesto, así como diversos trabajos climatológicos realizados para esta región.

La península es característicamente cálida y muy cálida en toda su extensión. La zona más cálida, delimitada por la isoterma anual de 26°C, abarca las porciones oeste de los estados de Yucatán y Campeche, en tanto que las zonas menos cálidas, con 24°C, se presentan al pie de la sierrita Puuc en el área de Ticul y Peto (Orellana *et al.* 2003). Las condiciones cálidas se presentan durante todo el año en la península, debido en gran medida a que ésta se encuentra rodeada por mares cálidos (García y Falcón 1993).

La distribución de la precipitación, a diferencia de la temperatura, presenta un gradiente que se establece desde el norte, con menos de 500 mm de precipitación total anual, el cual se incrementa paulatinamente hasta la isoyeta de 1000 mm que atraviesa la porción este a oeste desde el norte de Campeche, Yucatán y hacia el mar Caribe, en el norte de Quintana Roo. El aumento hacia el sur se presenta en dos vertientes, una hacia los límites con la llanura del Golfo de México que alcanza más de 2000 mm de precipitación total anual, y la otra hacia el extremo sureste del estado de Quintana Roo (Orellana *et al.* 2003). Asimismo, se presentan dos regímenes de lluvia, el de lluvias uniformemente repartidas en la porción oriental y el de lluvias de verano hacia el Golfo de México (Orellana *et al.* 2003).

De acuerdo con la carta geológica (SPP 1989), los estratos de origen reciente se encuentran en las franjas costeras de la península (calizas y suelos del cuaternario).

En la porción norte de la península predominan los estratos geológicos del Terciario Superior (calizas del Mioceno-Plioceno) y del Terciario Inferior (calizas del Eoceno), los cuales ocupan cerca de la mitad de la superficie total de la península. Hacia el sur se encuentran los estratos geológicos del Terciario Inferior (calizas y yesos del Paleoceno) y en la porción suroeste se encuentran los estratos más antiguos que datan del Cretácico Superior.

De acuerdo con la carta edafológica de la Península de Yucatán (SPP 1981), los suelos que predominan en la península son las Rendzinas y los Litosoles. Los suelos de tipo Regosol se encuentran en las zonas costeras y los de tipo Gleysol predominan en las zonas donde se estanca el agua. Un aspecto relevante de los suelos en la Península de Yucatán es su capacidad para almacenar humedad y su capacidad de campo.

La carta de humedad en el suelo publicada por la Secretaría de Programación y Presupuesto (1986) clasifica los suelos con base en número de meses que éstos permanecen húmedos y con capacidad de campo. Los meses con suelos húmedos se estiman cuando la precipitación de un mes supera a la evapotranspiración potencial de ese mes, y esa diferencia se manifiesta como agua que ingresa en el suelo superficial, mojándolo. Por su parte, la capacidad de campo responde a la cantidad de agua que permanece en el suelo después de que el exceso ha sido drenado y el movimiento de agua a capas más profundas ha cesado prácticamente; en esta condición las plantas no sufren carencia de agua. La humedad en el suelo en la península presenta un gradiente de incremento en la retención de humedad similar al de la precipitación.

Se elaboró un mapa espacial de la continentalidad utilizando el formato raster, con base en la variación de la temperatura de la región peninsular y su relación con la latitud, aplicando a estos datos el Índice de Gorczyński (Barry y Chorley 1978). Los datos fueron obtenidos de las diferentes estaciones meteorológicas élites (monitoreos sin interrupción a lo largo de 30 años) de la península con datos de temperatura de 1963 a 1996. Este mapa puede aportar información acerca de la estabilidad climática

actual de la región, ya que se considera que las zonas con mayor influencia marítima (de acuerdo con las propiedades fisicoquímicas, el agua tiene una tendencia a almacenar la radiación solar en forma de calor que recibe, a diferencia de la tierra que lo devuelve rápidamente) presentan una menor variación, lo cual a su vez sugiere una mayor estabilidad climática. La ausencia de barreras geográficas en la península permite una mayor influencia de las masas de aire marítimas al interior de la península, con lo cual los cambios son relativamente graduales para esta región.

De acuerdo con la carta de vegetación y uso del suelo (SPP 1982), en la península predominan las selvas baja caducifolia, mediana subcaducifolia y mediana y alta subperennifolia. En menor proporción se presentan parches de otros tipos de vegetación como son el matorral de duna costera, las selvas inundables (tintales), los palmares (tasistales), los pastizales inundables (sabanas) y las comunidades hidrófitas flotantes y emergentes, entre otros.

Áreas de endemismo

Las áreas de endemismo consideradas en este análisis son resultado del Capítulo II del presente trabajo. Mediante el análisis de simplicidad de endemismos y con base en la distribución conocida de las especies se identificaron las dos áreas de endemismo: Zona seca de Yucatán (ZSY) y el Sureste de la península (SEP). En contraste, con la distribución potencial de las especies, las áreas identificadas fueron: la Zona seca de Yucatán (ZSY), Yucatán (YUC), El Petén (PET) y Belice (BE).

El número de especies presentes en cada una de las celdas que conforman las áreas de endemismo fue usado como valor de riqueza (RAE: riqueza de las áreas de endemismo). Debido a la restricción espacial y al escaso número de datos de las áreas de distribución reconocidas, se decidió generar dos matrices, una con la riqueza específica de las áreas obtenidas mediante la distribución conocida y otra con la distribución potencial.

Para obtener la información ambiental de las porciones geográficas ocupadas por estas áreas se generó un mapa de puntos (sitios), con base en la georeferenciación del centro de cada uno de los cuadros que conforman las áreas de endemismo. Dicho mapa fue superpuesto al mapa de continentalidad previamente generado para este trabajo, a las cartas, previamente digitalizadas de la Vegetación potencial, Humedad en el Suelo, Edafología y Geología, obtenidas de la Secretaría de Programación y Presupuesto de México, el Instituto Geográfico Nacional y Conservación Internacional de Guatemala, y el Forestry and Geological Department de Belice. Asimismo, el mapa de puntos de las áreas de endemismo fue superpuesto a los mapas de Precipitación Total Anual y Temperatura Media Anual de García *et al.* (1999), que incluye la porción del norte de Guatemala y de Belice, obtenida con base en la interpolación de los datos de precipitación y temperatura de las estaciones meteorológicas de estas zonas. Este procedimiento fue realizado mediante el empleo del programa Idrisi 32 (Eastman 1999).

Análisis

Con el fin de investigar si existe alguna relación entre cada uno de los factores ambientales considerados y la riqueza de especies en las áreas de endemismo, se realizaron los análisis indicados en seguida. Los factores que se consideraron son: Precipitación Total Anual (PTA), Temperatura Media Anual (TMA), Humedad en el suelo (HS), Continentalidad (CON), Vegetación potencial (VEG), Geología (GEO) y Edafología (SUE).

Para los factores PTA, TMA, HS y CON se utilizó un análisis de regresión lineal simple. En cada regresión, la variable dependiente que se considera es el logaritmo de la RAE. El análisis de regresión postula que la variable dependiente e independiente se relacionan por medio de un modelo de la forma $\log(\text{RAE})=b_0+b_1\text{FACT}+e$, donde FACT denota el factor que se considere como variable independiente, b_0 y b_1 son los parámetros del modelo, y e es un error aleatorio. El parámetro b_1 permite inferir si la relación entre el factor considerado y la RAE es significativa, mediante la observación del valor de p correspondiente. Ya que cada uno de estos factores se clasifica de

acuerdo con una escala ordinal, también se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskall-Wallis), con el que se investigó si la RAE observada es diferente en los niveles del factor considerado.

Las variables VEG, GEO y SUE, que se encuentran medidas en una escala nominal, se analizaron mediante un análisis de varianza no paramétrico (Kruskall-Wallis). Para cada uno de los cuadros que conforman las zonas de endemismo se registró el nivel que cada una de estas variables posee. El valor del logaritmo de la riqueza se considera como variable dependiente.

Por otra parte, con la finalidad de caracterizar cada una de las áreas de endemismo obtenidas en el Capítulo II e identificar patrones ambientales, se realizó un análisis de clasificación utilizando las matrices ambientales generadas para cada una de las áreas de endemismo.

Cada uno de los análisis mencionados se realizó por medio del programa STATISTICA 4.5 (StatSoft, Inc. 1999). Para el análisis de clasificación se utilizó el método de UPGMA y la distancia euclidiana.

RESULTADOS

Áreas de endemismo-distribuciones conocidas.

Como primer paso se analizó la correlación entre los factores PTA, TMA, HS y CON, los cuales se encuentran medidos en escala continua. Los factores que presentaron correlaciones significativas ($p < 0.05$) son HS con PTA ($r = 0.86$) y HS con CON ($r = 0.85$). Asimismo, PTA se encuentra moderadamente correlacionada con CON ($r = 0.71$). Ninguna de las variables estuvo significativamente correlacionada con el logaritmo de la RAE. Los resultados de los análisis de regresión de cada uno de los factores PTA, TMA, HS y CON, con el logaritmo de la RAE como la variable dependiente, se presentan en la Tabla 3.1. De acuerdo con los resultados de esta

tabla se concluye que ninguna variable posee relación significativa con el log de la RAE, tomando como referencia el valor $p = 0.05$.

Tabla 3.1. Resultados de la regresión lineal de las variables ambientales. En cada caso, la variable dependiente es el logaritmo de la riqueza de las áreas de endemismo-distribuciones conocidas.

Variable	R ²	p
PTA	0.21897	0.0582
TMA	0.00015	0.9626
HS	0.22759	0.0528
CON	0.11924	0.1746

Con respecto a los análisis de varianza no paramétricos, se obtuvieron los siguientes resultados. Para el factor PTA se encontró que no existen diferencias significativas entre los valores de la riqueza para los diferentes niveles de PTA ($p = 0.1133$). Tampoco se encontraron diferencias significativas para el factor TMA ($p = 0.163$). Para los factores HS ($p = 0.0402$) y CON ($p = 0.0205$) se encontraron diferencias significativas en la riqueza para los diferentes niveles de dichas variables.

Por otra parte, no se obtuvieron diferencias significativas para las variables VEG ($p = 0.1185$), GEO (0.0839) y SUE (0.4126) al aplicar los análisis de varianza no paramétricos. Por lo tanto, no se tiene evidencia de que exista una relación estadísticamente significativa entre los niveles de cada una de estas variables y la variación de la riqueza en las áreas de endemismo identificadas.

Resumiendo, con base en las distribuciones conocidas de las especies endémicas, existe evidencia de que la riqueza depende de los niveles de las variables HS y CON, con niveles de significancia menores a 0.05.

Caracterización de las áreas de endemismo.

Con base en las variables HS, TMA, PTA y CON se realizó un análisis de clasificación de sitios para determinar la similitud ambiental de las áreas de endemismo,

empleando el método de UPGMA y la distancia euclidiana como medida de diferencia. De acuerdo con el dendograma (fig. 3.1), a una distancia de 450, pueden observarse dos grupos distintivos, y un sitio sin clasificar.

Uno de los grupos está integrado por todos los cuadros que conforman el área Sureste de península (SEP) y por un cuadro que corresponde al área Zona seca de Yucatán (ZSY), en tanto que el otro está conformado por los cuadros del área ZSY solamente. El dato externo corresponde a un cuadro del área ZSY, que no se agrupa con los cuadros de su misma área de endemismo, ni tampoco con los cuadros del área SEP. Esta agrupación de los cuadros corrobora, en un sentido ambiental, las áreas de endemismo encontradas mediante el análisis de simplicidad de endemismo (Capítulo II), ya que no sólo son distintas por las áreas de distribución de las especies endémicas, sino que también ambientalmente conforman dos áreas particulares.

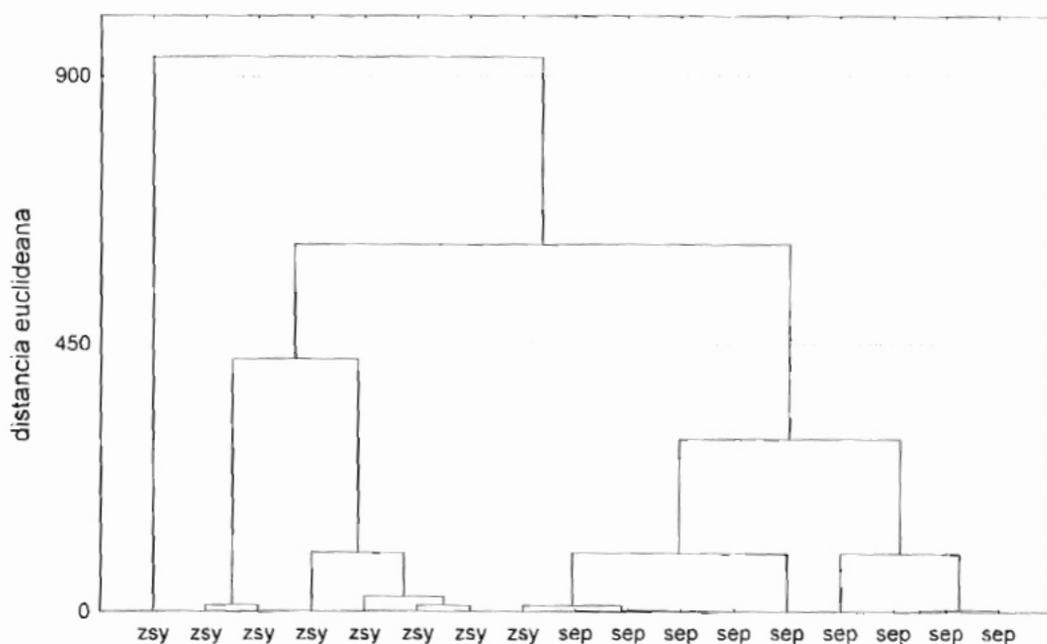


Figura 3.1 Dendograma de las celdas que conforman las áreas de endemismo obtenidas con base en las distribuciones conocidas y las características ambientales, consideradas en este trabajo, de cada uno de los cuadros que conforman estas áreas. zsy: zona seca de Yucatán y sep: sureste de la península.

Áreas de endemismo-distribuciones potenciales

El análisis de correlación para las variables PTA, TMA, HS y CON presentaron las siguientes correlaciones significativas ($p < 0.05$). El factor PTA se encuentra correlacionado con los factores TMA ($r = 0.24$), HS ($r = 0.58$), CON ($r = 0.31$) y negativamente correlacionado con el logaritmo de la RAE ($r = -0.45$). Por su parte, el factor TMA se encuentra correlacionado con el factor CON ($r = 0.29$), y el factor HS con el factor CON ($r = 0.18$) y negativamente correlacionada con el logaritmo de la RAE ($r = -0.39$). Los resultados señalan correlaciones débiles en la mayoría de los casos.

En la Tabla 3.2 se presentan los resultados de las regresiones simples entre las variables PTA, TMA, HS y CON como variables independientes y el logaritmo de la riqueza como variable dependiente. De acuerdo con los resultados de este análisis, los factores TMA y CON explican significativamente la variación de la RAE, no así las variables PTA y HS.

Con respecto a los análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis) se obtuvo que para todas las variables hay evidencia de diferencias significativas de la riqueza para los niveles de las variables. Los valores de p resultantes fueron: $p < 0.0001$ para PTA, $p = 0.013$ para TMA, $p < 0.001$ para HS, y $p = 0.013$ para CON.

Para los factores VEG, GEO y SUE, utilizando como variable dependiente el logaritmo de la riqueza de las áreas de endemismo, los resultados que se obtuvieron con el análisis de varianza no paramétrico muestran que para los tres factores existe evidencia de que la riqueza es diferente en los niveles de cada una de las variables consideradas. Las probabilidades obtenidas fueron: $p < 0.0001$ para VEG y GEO, y $p = 0.003$ para SUE.

Tabla 3.2 Resultados de la regresión lineal de las variables ambientales. En cada caso, la variable dependiente es el logaritmo de la riqueza de las áreas de endemismo-distribuciones potenciales.

Variable	R ²	p para b _i
PTA	0.1988	<0.0001
TMA	0.0233	0.0863
HS	0.1514	<0.0001
CON	0.0019	0.6281

De este modo, para los datos con que se cuentan de la distribución potencial, se concluye que para los factores PTA, HS, VEG, GEO y SUE existe evidencia de que la riqueza de especies depende de los niveles en los que se encuentran categorizadas dichas variables. Para las variables TMA y CON se cuenta con cierta evidencia de esto debido a los resultados obtenidos con el análisis de varianza no paramétrico, aunque los análisis de regresión mostraron que para estas dos variables no hay relación entre la riqueza y los niveles que las definen.

Caracterización de las áreas de endemismo.

Usando las variables HS, TMA, PTA y CON se realizó un análisis de clasificación de los sitios para determinar la similitud ambiental de las áreas de endemismo, empleando el método de UPGMA y la distancia euclidiana. Los resultados, muestran cuatro grupos distintos (1, 2, 3 y 4 de la Fig. 3.2) a una distancia euclidiana de 375, aunque uno de los grupos es muy pequeño. En el grupo 2 se encuentran exclusivamente cuadros del área de endemismo Zona seca de Yucatán (18% de los cuadros de ésta área), y en el grupo 1 se conjunta el 70% de los cuadros que conforman el área de endemismo Belice y el 15% de los cuadros de El Petén. De este modo, estos grupos representan dos áreas particulares en la península, las más secas y las más húmedas.

Asimismo, los grupos caracterizan dos condiciones ambientales de la península. El grupo 3 se compone de cuadros que en su mayoría conforman el área de endemismo El Petén (60%) y en menor número por cuadros de Belice (30%). El grupo 4 está

formado por el 100% de los cuadros del área de endemismo Yucatán, por el 80% de los cuadros de la Zona seca de Yucatán y por 25% de los cuadros de El Petén.

Los cuadros que conforman el área de endemismo Yucatán son los que muestran mayor similitud ambiental. No obstante, los cuadros que conforman el área Zona seca de Yucatán se distinguen formando un pequeño grupo (grupo 2), y como un subgrupo dentro del grupo 4 a una distancia euclidiana de 100, lo cual hace notar la particularidad ambiental de esta zona, caracterizada por ser relativamente la más seca. Los cuadros que conforman el área de endemismo Belice comparten condiciones ambientales con los de El Petén, en tanto que los cuadros de El Petén muestran además una similitud ambiental con el área Yucatán. La similitud entre esos cuadros parece obedecer a un patrón de precipitación cuya media anual oscila entre 1200 y 1400 mm de precipitación total anual.



Figura 3.2 Dendrograma que agrupa los cuadros de las áreas de endemismo potenciales, con base en la información ambiental de las mismas. Se señalan con números los grupos, cada grupo contiene un porcentaje de cuadros que pertenecen a distintas áreas de endemismo. 1) 15% de El Petén y 70% de Belice, 2) 20% de Zona seca de Yucatán, 3) 30% de Belice y 60% de El Petén, y 4) 25% de El Petén, 80% de la Zona seca de Yucatán y 100% de Yucatán.

DISCUSIÓN

Los factores ambientales que influyen sobre los patrones de distribución de los taxa endémicos han sido poco explorados. Las variables frecuentemente consideradas son de tipo geográfico, tales como la latitud y el aislamiento de las áreas (Johnson y Ward 2002, Willerslev *et al.* 2002). Asimismo, se han considerado variables climáticas como la precipitación y la humedad (Crisp *et al.* 2001, Linder 2001). Sin embargo, estas variables explican pobremente la variación de la distribución de los patrones de distribución de estos taxa.

Para la península de Yucatán, la latitud y la elevación no parecen influir sobre el paisaje. Por el contrario, los regímenes de precipitación, aunados a la capacidad de retención de humedad de los tipos de suelos, presentan patrones que pueden influir sobre la distribución de las plantas endémicas en esta región. Variables como la continentalidad pueden darnos información acerca de la estabilidad de las áreas, aspecto que ha sido relacionado teóricamente con el endemismo; para la península, la influencia marina puede ser un factor que influye sobre la distribución de los organismos, dado que en su mayor parte se encuentra rodeada por el mar. Por otra parte, la vegetación es una variable que representa la estructura y composición biótica, así como las relaciones entre los organismos y su medio abiótico, particularmente con el clima y con el suelo; en la península están representadas desde las selvas bajas caducifolias hasta las selvas altas subperennifolias, así como diversos humedales, como los manglares y las selvas bajas inundables.

Asimismo, dado que el endemismo varía a través del espacio y del tiempo, es importante considerar algún factor histórico, no sólo en términos de su relación actual, sino a través del tiempo. Desafortunadamente, esta información está limitada a la edad de los estratos geológicos para la península. Actualmente se están desarrollando modelos matemáticos que simulan las condiciones paleoclimáticas, pero aún no se cuenta con este tipo de información para esta región.

A pesar de que los resultados del análisis de regresión simple indican que la riqueza de las áreas de endemismo está débilmente relacionada con la HS, tanto con la distribuciones conocidas como potenciales (tablas 3.1 y 3.2), las pruebas no paramétricas mostraron que la variación de la riqueza de especies es función de los niveles de humedad en el suelo presentes en estas áreas. Asimismo, es evidente que los cuadros dentro de los límites de cada área se agrupan por su similitud ambiental. La HS es un factor directamente relacionado con la precipitación, por lo que podría considerarse que indirectamente está correlacionado con la riqueza de las áreas de endemismo. Resultados similares han sido encontrados en estudios que analizan la relación de la riqueza de especies endémicas con variables ambientales contemporáneas, donde la precipitación explica 16% de la variación de la riqueza, cuando a los datos (presencia de las especies) se les aplica una fórmula para igualar sus pesos en el análisis, y no se establece correlación estadísticamente significativa cuando los datos son corregidos (Linder 2001). En la relación de áreas de endemismo de aves (EBAS) con información de variables ambientales obtenidas a través de sensores satelitales, la precipitación (aunque enfocada a detectar nubosidad) se encuentra entre las variables de menor importancia para predecir estas áreas (Johnson *et al.* 1998).

La escasa correlación de la precipitación con la variación de la riqueza de los taxa endémicos puede deberse a múltiples causas. En principio, la precipitación es la base de muchos procesos, pero debido a que actúa en conjunto con otros factores ambientales, su influencia con frecuencia se ve enmascarada. Por otra parte, es evidente que en otras regiones del planeta existen sesgos y un número insuficiente de colectas de campo, así como falta de estudios taxonómicos, los cuales limitan en gran medida los análisis de los patrones de distribución de las especies.

Asimismo, los factores que promueven la especiación están en gran medida ligados a los factores históricos que han ocasionado la fragmentación y el aislamiento de las áreas, que incluyen desde barreras geográficas hasta barreras ecológicas. De este modo, factores como la geología, los tipos de suelo y la vegetación, los cuales son

producto de la historia particular de una región, pueden en gran medida ayudar a explicar los patrones de distribución de los taxa endémicos.

Las condiciones ambientales contemporáneas pueden no sólo explicar las preferencias ecológicas de los taxa endémicos, sino también el mantenimiento de las áreas de distribución. Se ha propuesto que sitios cercanos espacial y temporalmente están influenciados por los mismos procesos (Legendre y Fortin 1989), los cuales a su vez influyen en la estrecha relación especie-ambiente.

Los resultados del análisis de clasificación para las áreas de endemismo, basadas en información conocida, señalan una mayor similitud ambiental entre los cuadros que conforman cada una de las áreas (Fig. 3.1). Para el análisis con información potencial (Fig. 3.2) existe una tendencia en cada uno de los grupos a aglomerar cuadros de la misma área de endemismo, siendo las áreas Yucatán y Zona seca de Yucatán las que mostraron mayor similitud ambiental. Todo ello sugiere que las condiciones actuales en la península están contribuyendo al mantenimiento de estas áreas. De manera similar, las áreas identificadas para el género *Thamnochortus* (Restionaceae) y otros géneros revisados por Linder y Mann (1998) coinciden con zonas de precipitación, con los cuales han podido a su vez distinguir áreas de ambientes húmedos y de ambientes áridos, sugiriendo que los cambios en los patrones de precipitación influenciaron la especiación en esos géneros. De este modo, la explicación a los patrones de distribución de los taxa endémicos debe incluir el análisis desde el punto de vista temporal, por lo cual los factores históricos son requeridos para explicar los patrones biogeográficos observados en la actualidad.

La importancia de los factores históricos debe ser evaluada en el contexto de la relevancia de los factores ecológicos contemporáneos para explicar los problemas biogeográficos actuales (Borcard *et al.* 1992, Tuomisto y Ruokolainen 1997). No obstante, la explicación de la variación de la riqueza de especies endémicas y de los patrones de distribución de un grupo taxonómico puede variar en una misma región, por lo que las causas que los originaron pueden ser tanto históricas como ecológicas. Prance (1982) revisó evidencias botánicas que apoyan el modelo de la Teoría de

Refugios en el norte de Sudamérica y señaló que la presencia de los taxa endémicos se debe a diversas causas, por lo que en una región es posible encontrar taxa asociados a condiciones edáficas particulares, a refugios ambientales, y como consecuencia histórica del surgimiento de ríos y montañas.

El endemismo es un fenómeno que debe ser conceptualizado desde el punto de vista espacial y temporal, y por ello es importante recalcar la importancia de factores históricos como los eventos geológicos y las fluctuaciones climáticas que promueven la especiación y de las condiciones ecológicas actuales como los factores que mantienen sus patrones de distribución. De este modo, el análisis conjunto de ambos tipos de factores permitirá formular hipótesis para explicar las áreas de endemismo.

Pese a la falta de correlación significativa entre la riqueza de las áreas de endemismo y factores como la geología, los tipos de suelo y la vegetación, la agrupación de las celdas que conforman cada una de estas áreas coincide con las áreas geográficas ocupadas por tipos particulares de vegetación y estratos geológicos. Para las áreas de endemismo basadas en las distribuciones conocidas, el área ZSY coincide con la porción más seca de la selva baja caducifolia, en tanto que el área SEP coincide con el área de la selva alta subperennifolia. Asimismo, la historia geológica de estas dos áreas se diferencia a su vez en cuanto a su edad, ocupando el área ZSY la porción relativamente más reciente de la península (Cuaternario), en tanto que la zona SEP ocupa la porción aledaña a la zona relativamente más antigua de esta región (Terciario Superior). Para las áreas de endemismo obtenidas con base en las distribuciones potenciales se observan coincidencias similares para las áreas ZSY y El Petén; en contraste el área Yucatán coincide con las porciones más húmedas de la selva baja caducifolia y una pequeña porción de la selva mediana subcaducifolia, así como con los estratos geológicos del Terciario Inferior, el área BE coincide con la selva alta subperennifolia y los estratos geológicos que datan del Cretácico Superior. En cuanto a los tipos de suelo considerados en este trabajo, no se observa un patrón coincidente con estas áreas.

Al igual que en otras regiones de México (Rzedowski 1991, Ceballos y Garcia 1995), la selva baja caducifolia en la península alberga un gran número de taxa endémicos, plantas con distribuciones restringidas como se señala en el presente estudio, así como una mayor concentración de reptiles (Lee 1980). Asimismo, se ha recalcado la importancia de este tipo de ambientes en la conservación de las áreas de distribución remanente de especies que alguna vez estuvieron más ampliamente dispersas (Janzen 1988, Winkler 1999), así como su importancia para definir áreas de endemismo (Pennington *et al.* 2000).

A partir de los registros palinológicos y de sedimentación se puede inferir que la selva baja caducifolia de la región ha estado influenciada por las condiciones climáticas durante el Holoceno (Covich y Stuiver 1974, Curtis *et al.* 1996, Hodell *et al.* 1995, Brenner *et al.* 2000). La reconstrucción a nivel global de la vegetación en los últimos 18,000 años sugiere que ha habido transiciones en los tipos de vegetación, indicando que la porción norte de la península estuvo ocupada por vegetación tipo sabana (Crowley 1995, Crowley y Baum 1997, Adams y Faure 1997, Ray y Adams 2001), en tanto que para la porción sur de esta región se propone un tipo de vegetación tropical decidua. Para el período de transición entre el Pleistoceno y el Holoceno se plantea el establecimiento de una vegetación tropical para la región, con taxa de ambientes afines a condiciones más húmedas para la porción sur (Leyden 1987, Leyden *et al.* 1993, Islebe *et al.* 1996), en tanto que para la porción norte los registros polínicos de la laguna Cobá (Leyden *et al.* 1998) indican el establecimiento de una selva tropical más seca. Asimismo, de acuerdo con los registros paleoclimáticos se sugiere que en los últimos 8000 años la región noreste de la península fue más seca que las porciones del sur (Brenner *et al.* 2000).

De las hipótesis propuestas para explicar el origen y la distribución de los centros de endemismo (Haffer 1982, Endler 1982, Colinvaux 1993), Haffer 1997 hace una revisión. La hipótesis del refugio (Haffer 1982) parece ser la más adecuada para explicar los patrones de distribución de los taxa endémicos en la península, de acuerdo con las condiciones climáticas y la distribución de la vegetación desde el Pleistoceno. Asimismo, las características geomorfológicas de la península hacen

fácilmente rechazables hipótesis que implican barreras geográficas (Teoría de islas y Teoría de ríos).

En términos de persistencia de ambientes ante condiciones climáticas cambiantes, la conformación actual de las áreas de endemismo de la porción norte, sugiere que especies adaptadas a condiciones más secas han persistido en estos sitios, debido a que han sido más favorables para su mantenimiento. A pesar de que se han reportado periodos más secos alrededor de 900 AD (Curtis *et al.* 1996, Islebe y Sánchez 2002, Hodell *et al.* 1995), se ha sugerido que los taxa distribuidos en la porción norte probablemente no fueron afectados por estas fluctuaciones, ya que al parecer están adaptados a las sequías cíclicas en la península (Hodell *et al.* 2001). Esto sugiere que las condiciones climáticas durante los últimos 8000 años han sido relativamente más estables en la porción norte de esta región. Asimismo, taxa endémicos propios de ambientes más secos como *Beaucarnea pliantha* (Hernández *et al.* 2001), *Pterocereus gaumeri* (Méndez 2003) y *Mammillaria gaumeri* (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999) probablemente se vieron afectados por la fragmentación de sus hábitats debido a las tendencias climáticas hacia condiciones más húmedas durante el Holoceno temprano, de manera que se diferenciaron de sus parientes más cercanos que habitan en las porciones secas de zonas aledañas a la península de Yucatán.

En la porción sur de la península, las áreas de endemismo identificadas se distinguen por sus características ambientales. Pero, a diferencia de las áreas de endemismo del norte de la península, las del sur han tenido una mayor relación biogeográfica con Centroamérica y el sur de México, debido a su historia geológica más temprana y a que es la vía terrestre de comunicación entre la península con Centroamérica y el sur de México. Asimismo, se ha propuesto que la selva tropical decidua ha estado presente en esta porción peninsular desde hace 18,000 años (Adams y Faure 1997). No obstante, las fluctuaciones climáticas hacia condiciones más húmedas han propiciado cambios en su composición y en su estructura. La vegetación actual, que data desde hace 8000 años (selva alta subperennifolia), se ha visto más afectada por las fluctuaciones climáticas durante el Holoceno y en particular por las fluctuaciones de sequía de 950 DP (Deevey *et al.* 1980, Islebe *et al.* 1996). Esto sugiere que las

perturbaciones climáticas ocasionadas por periodos húmedos/secos, que resultan poco favorables para los taxa que conforman estas áreas, han influido en sus patrones de distribución. Asimismo, esta porción de la península es relativamente menos estable en términos ecológicos que la porción norte de la península.

Los resultados obtenidos, en particular los dendogramas que han confirmado ambientalmente la delimitación de las áreas de endemismo (figuras 3.1 y 3.2), señalan que los factores ambientales actuales contribuyen al mantenimiento de los patrones de distribución de los taxa endémicos. No obstante, las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno son fundamentales para entender los procesos que han promovido la diversificación de la flora peninsular.

En la actualidad, el desarrollo de modelos matemáticos que permiten definir objetivamente áreas de endemismo (Johnson *et al.* 1998) pueden ahora ser complementados con algoritmos que modelan las condiciones climáticas del pasado. Un trabajo reciente encontró que existen correlaciones estadísticamente significativas entre los cambios climáticos del pasado y la concentración de taxa endémicos (Jansson 2003). Este hallazgo abre nuevas posibilidades a la exploración e identificación de los factores ambientales, tanto actuales como pasados, que promueven la diversificación biológica.

Referencias bibliográficas

Adams J.M. y H. Faure (1997) Preliminary vegetation maps of the world since the Last Glacial Maximum: and aid to archaeological understanding. *Journal of Archaeological Science* **24**, 623-647.

Barrington, D.S. (1993) Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* **20**, 275-280.

Barry, R.G. y R.J. Chorley (1978) *Atmósfera, Tiempo y Clima*. Omega. Barcelona, 395 pp.

Borcard, D., P. Legendre y P. Drapeau (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**, 1045-1055.

Brenner, M., B.W. Leyden-Jason, H. Curtis, R.M. Medina González y B.H. Dahlin (2000) Un registro de 8,000 años del paleoclima del noroeste de Yucatán, México. *Revista de la Universidad Autónoma de Yucatán* **213**, 52-65.

Burgess, N.D., G.P. Clarke y W.N. Rodgers (1998) Coastal forests of eastern Africa: status, endemism patterns and their potential causes. *Biological Journal of the Linnean Society* **64**, 337-367.

Ceballos, G. y A. Garcia (1995) Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forests in western México. *Conservation Biology* **9**, 1349-1356.

Colinvaux, P. (1993) Pleistocene biogeography and diversity in tropical forest of South America. En: *Biological Relationship Between Africa and South America*. P. Goldblatt (Ed.). Yale University Press, New Haven. pp. 473-499.

Covich, A. y M. Stuiver (1974) Changes in oxygen 18 as a measure of long-term fluctuations in tropical lake levels and molluscan populations. *Limnology and Oceanography* **19**, 682-691.

Cox, C.B. y P.D. Moore (1993) *Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 326 pp.

Crisp, M.D., S. Laffan, H.P. Linder y A. Monro (2001) Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**, 183-198.

Crowley, T.J. (1995) Ice age terrestrial carbon changes revisited. *Global Biogeochemical Cycle* **9**, 377-389.

Crowley, T.J. y S.K. Baum (1997) Effect of vegetation on an ice-age climate model simulation. *Journal of Geophysical Research* **102**, 463-480.

- Curtis, J.H., D.A. Hodell y M. Brenner (1996) Climate variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the past 3,500 years, and implications for Maya cultural evolution. *Quaternary Research* **46**, 37-47.
- Deevey, E.S., M. Brenner, M.S. Flannery y G.H. Yexdani (1980) Lakes Yaxha and Sacnab, Peten, Guatemala limnology and hidrology. *Archiv für Hydrobiologie supplement* **57**, 419-460.
- Eastman, R. (1999) *Idrisi* 32. Version 32.01. Clark Labs, Clark University, Worcester.
- Endler, J.A. (1982) Alternative hypotheses in biogeography: introduction and synopsis of the symposium. *American Zoology* **22**, 349-354.
- Gankin, R. y J. Major (1964) *Arctostaphylos myrtifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* **45**, 793-808.
- García, E. y Z. Falcón (1993) Atlas del la República Mexicana. Ed. Porrúa México, D.F. 219 pp.
- García, E. (1999) Precipitación total anual. Evaluación Climática. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez & P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. pp. 163-182.
- Gentry, A.H. (1986) Endemism in tropical versus temperate plant communities. En: *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*. E.O. Wilson (Ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 153-181.
- Haffer, J. (1982) General aspects of the refuge theory. En: *Biological Diversification in the Tropics*. G.T. Prance (Ed.). Columbia University Press, Nueva York. pp. 6-24.
- Haffer, J. (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* **6**, 451-476.
- Hernández, L., J. Treviño y R. Orellana (2001) Population status of *Beaucarnea plabilis* (Watson) Rose (Nolinaceae) at the Yucatan Peninsula, Mexico for its conservation and management. 21st Symposium in Plant Biology. "Lowland Maya area: Three Millenia at the human-Wild land Interface". University of California, Riverside. Enero 18.
- Hodell, D.A., J.H. Curtis y M. Brenner (1995) Possible role of climate in the collapse of Classical Maya Civilization. *Nature* **375**, 391-394.
- Hodell, D.A., M. Brenner, J.H. Curtis y T.P. Guilderson (2001) Solar forcing of drought frequency in the Maya Lowlands. *Science* **292**, 1367-1370.

- Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. 681 pp.
- Islebe, G.A. y O. Sánchez-Sánchez (2002) History of Late Holocene vegetation at Quintana Roo, Caribbean coast of Mexico. *Plant Ecology* **160**, 187-192.
- Islebe, G.A., H. Hooghiemstra, M. Brenner, J.H. Curtis y D.A. Hodell (1996) A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *Holocene* **6**, 265-271.
- Jansson, R. (2003) Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society London* **270**, 583-590.
- Janzen, D.H. (1988) Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystem. En: *Biodiversity*. E.O. Wilson (Ed.). National Academy Press, Washington, D.C. pp. 130-137.
- Johnson, D.D.P., S.I. Hay y D.J. Rogers (1998) Contemporary environmental correlates of endemic bird areas derived from meteorological satellite sensors. *Proceedings of the Royal Society London* **265**, 951-959.
- Johnson, R.A. y P.S. Ward (2002) Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography* **29**, 1009-1026.
- Kohlmann, B. y S. Sánchez (1984) Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burceraceae) en México: una síntesis de métodos. En: *Métodos Cuantitativos en la Biogeografía*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. **12**, 41-120.
- Kornas, J. (1993) The significance of historical factors and ecological preference in the distribution of African pteridophytes. *Journal of Biogeography* **20**, 281-286.
- Kruckeberg, A.R. y D. Rabinowitz (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematic* **16**, 447-479.
- Lee, J.C. (1980) An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* **67**, 1-79.
- Legendre, P. y M.J. Fortin (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* **80**, 107-138.
- Leirana-Alcocer, J. y V. Parra-Tabla (1999) Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* **41**, 421-428.
- Leyden, B.W. (1987) Man and climate in the Maya Lowlands. *Quaternary Research* **28**, 407-417.

Leyden, B.W., M. Brenner, D.A. Hodell y J.H. Curtis. (1993) Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. *Geophysical Monograph* **78**, 165-178.

Leyden, B.W., M. Brenner y B. Dahlin. (1998) Cultural and climatic history of Cobà, Lowland Maya City in Quintana Roo, Mexico. *Quaternary Research* **49**, 111-122.

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

Linder, H.P. y D.M. Mann (1998) The phylogeny and biogeography of *Thamnochortus* (Restionaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **128**, 319-357.

Major, J. (1991) Endemism: a botanical perspective. En: *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animals and Plant Distributions*. A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.). Chapman and Hall, Londres. pp. 117-148.

McGlone, M.S., R.P. Duncan y P.B. Heenan (2001) Endemism, species selection and the origin and distribution of the vascular plant flora of New Zealand. *Journal of Biogeography* **28**, 199-216.

Méndez-González, M.E. (2003) Estudio poblacional de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDougall & Miranda, especie rara y endémica de la Península de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. Mérida, Yuc.

Orellana, R., G. Islebe y C. Espadas-Manrique (2003) Presente, pasado y futuro de los climas de la península de Yucatán. En: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*. P. Colunga-GarcíaMarín y A. Larquè-Saavedra (Eds.). Academia Mexicana de Ciencias-CICY. 255 pp.

Pennington, R.T., D.E. Prado y C.A. Pendry (2000) Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**, 261-273.

Pinkava, D.J. (1984) Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas region, Coahuila, Mexico: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. *Journal of the Arizona Nevada Academy of Science* **19**, 23-47.

Prance, G.T. (1982) Forest refuges: evidence from woody angiosperms. En: *Biological Diversification in the Tropics*. G.T. Prance (Ed.). Columbia University Press, Nueva York. pp. 137-158.

Raven, P.H. y D. Axelrod (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**, 539-673.

Raven P.H. y D.I. Axelrod (1978) Origin and relationship of the California flora. *University of California Publications in Botany* **72**, 1-134.

Ray, N. y J.M. Adams (2001) A GIS-based vegetation map of the world at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* **11**.

Ronquist, F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* **46**, 195-203.

Rzedowski, J. (1962) Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **27**, 52-65.

Rzedowski, J. (1991) El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* **15**, 47-64.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto) (1981) *Carta Edafológica*, escala 1: 1,000,000. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.

SPP Secretaría de Programación y Presupuesto (1982) *Carta Uso del Suelo y Vegetación*, escala 1: 1,000,000. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto) (1986) *Carta de Humedad en el Suelo*, escala 1: 1,000,000. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto) (1989) *Carta Geológica*, escala 1: 1,000,000. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática, México, D.F.

StatSoft, Inc. (1999) STATISTICA for Windows [Computer Program Manual]. Tulsa, Oklahoma. StatSoft, Inc. WEB: <http://www.statsoft.com>.

Stebbins, G.L. y J. Major (1965) Endemism and speciation in the California flora. *Ecological Monographs* **35**, 1-35.

Tuomisto, H. y K. Ruokolainen (1997) The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation* **6**, 347-357.

Villaseñor, J.L. y T.S. Elías (1995) Análisis de especies endémicas para identificar áreas de protección en Baja California, México. En: *Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques*. E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T.S. Elías (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 43-50.

Wendt, T. (1993) Composition, floristic affinities, and origin of the canopy tree flora of Mexican Atlantic slope rain forest. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press. Oxford. pp. 595-680.

Willerslev, E, A.J. Hansen, K.K. Nielsen y H. Adersen (2002) Number of endemic and native plant species in the Galápagos Archipelago in relation to geographical parameters. *Ecography* **25**, 109-119.

Winkler, S. (1999) Biological diversity of drylands, arid, semiarid, savanna, grassland and Mediterranean ecosystems. En: *IUCN-The World Conservation Union. Fourth Meeting of the Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice. Montreal, Canada 21-25 june.*

CAPITULO IV

Las áreas naturales protegidas y la conservación de las plantas endémicas de la península de Yucatán.

INTRODUCCIÓN

Se estima que la riqueza biológica de México posee entre 8 y 12% del total de especies del planeta (Toledo 1988, Mittermeier y Mittermeier 1992). Sólo en cuanto a la flora vascular, el país se sitúa en el cuarto lugar a nivel mundial, con 21,600 especies (Rzedowski 1993), cifra que se espera alcance entre 29000 y 34000 especies (Toledo y Ordóñez 1993) a la luz de nuevos registros y trabajos taxonómicos más exhaustivos. Recientemente, Villaseñor (2003) analizó la información bibliográfica existente y el material herborizado, y obtuvo que en México se registran 22351 especies y 2964 taxones subespecíficos, asimismo, estimó la riqueza mediante métodos no paramétricos, a partir del número de especies conocidas, y obtuvo un valor de riqueza de alrededor de 29,000 especies; corroborando con ello la riqueza florística del país y la necesidad e importancia de los trabajos taxonómicos. Por ello, muchos piensan que México tiene el compromiso de salvaguardar su entorno natural, para beneficio de sus pobladores y para el bienestar de las especies con las cuales comparte el planeta.

La conservación de la diversidad biológica ha requerido el establecimiento y el decreto de áreas naturales protegidas que permitan conservar el mayor número posible de especies, así como sus hábitats. Los criterios más simples para la selección de éstas se han basado en la identificación de áreas ricas en especies ("hot spots") y el grado de endemismo de la biota (Myers 1988, Mooney 1991, World Conservation Monitoring Centre 1992), así como el grado de amenaza de los sitios que ocupan (Myers *et al.* 2000).

Las especies endémicas en particular son una prioridad de conservación, no sólo por su contribución a la riqueza biológica regional, sino por la información biogeográfica y

evolutiva que puede generarse a partir de ellas. Además, es necesario considerar que muchas de estas especies son altamente vulnerables, debido a lo restringido de su distribución y al impacto de los disturbios sobre su hábitat. Cabe señalar que la mayor parte de las especies que habitan la tierra presentan áreas de distribución restringidas a regiones o a ambientes particulares, por lo que sus historias evolutivas están ligadas a la historia geológica de las áreas donde se encuentran. Por ello, es fundamental conocer los factores que promueven su presencia y su mantenimiento. No obstante, para muchas regiones del planeta, aún se desconoce con precisión los sitios donde se concentra la riqueza de endemismos. Desafortunadamente, se ha observado que muchos sitios reportados como ricos en endemismos han sido erróneamente identificados o delimitados (Nelson *et al.* 1990, Bojórquez-Tapia *et al.* 1994); una de las causas principales de este tipo de errores es la carencia de monitoreos exhaustivos y completos que permitan tener una buena documentación de la riqueza florística y faunística de las áreas.

Por otra parte, el establecimiento por decretos gubernamentales de muchas áreas naturales protegidas se ha basado en la distribución, en su mayoría poco conocida, de especies "bandera", las cuales resultan atractivas desde el punto de vista turístico. Esto puede conducir a la exclusión de especies que son igualmente importantes y que también requieren planes de conservación urgentes.

México cuenta oficialmente con un Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP) desde 1984. Sin embargo, al igual que en muchos de los países megadiversos del planeta, la heterogeneidad ambiental y la falta de conocimientos sobre la distribución de los organismos limitan las acciones y la adecuada implementación de los planes de conservación. Esta situación se exagera por la falta de personal capacitado y por la baja disponibilidad de recursos de apoyo. Además, la puesta en práctica de los planes y programas de conservación de las áreas naturales protegidas responden a criterios y límites políticos, bajo regímenes estatales.

En la península de Yucatán, la particularidad de sus características físicas y biológicas ha contribuido a que las especies que en ella se encuentran no se distribuyan de

forma homogénea (Ibarra-Manriquez *et al.*, 2002), por lo cual es importante no sólo el establecimiento, sino también la ubicación de las áreas naturales protegidas para la conservación de las especies más vulnerables y de los ecosistemas que las albergan. Además, como indican los resultados del análisis de los patrones de distribución de las plantas endémicas de esta región (ver Cap. II y Cap. III), las áreas de endemismo están restringidas geográficamente, lo que aunado al alto grado de perturbación de los ecosistemas en la península, las hace aún más susceptibles a la disminución o desaparición de sus poblaciones.

En la península existen más de 20 zonas decretadas como áreas naturales protegidas, incluyendo las reservas del norte de Belice y el área de El Petén, Guatemala. A pesar de que la península es una de las regiones de México con un mayor número de áreas bajo regímenes de protección, muchas de ellas han surgido para la protección principalmente de humedales y de algunas especies, particularmente de fauna (*Phoenicopterus ruber ruber*, *Eretmochelys imbricata*, *Chelonia mydas*, *Pantera onca*, *Odocoileus virginianus*, entre otros), así como por ser los sitios con una presión humana relativamente menor. Además, el conocimiento de los patrones de la distribución de la riqueza biológica en esta región son escasos al igual que en otras partes del planeta.

Los estudios biogeográficos aportan herramientas analíticas que pueden ayudar a comprender la diversidad geográfica a nivel local y global (Grehan 1993). La estrecha relación de los organismos con el ambiente requiere que el análisis de la distribución represente espacialmente las relaciones de homología entre los taxa. Se ha propuesto que los análisis panbiogeográficos son una herramienta útil para la conservación a nivel local y global (Grehan 1993, Craw 1999), ya que a partir de la identificación de trazos generalizados y de sus zonas de intersección, se pueden identificar sitios con altas concentraciones de especies. Asimismo, el análisis de simplicidad de endemismos, que da como resultado la identificación de áreas de endemismo, ha sido propuesto como una selección a priori de áreas con especies de distribución restringida para su conservación (Posadas 1996). De este modo, el análisis de simplicidad de endemismo aplicado a las distribuciones potenciales de las especies

Áreas ricas en especies endémicas

Para identificar las áreas con mayor riqueza de plantas endémicas en esta región, se emplearon las matrices de presencia-ausencia generadas para el análisis de la distribución de estas especies (Capítulo II). Con ello se identificaron los cuadros (25 km² aproximadamente cada uno) que presentaron el mayor número de registros de estas especies, tanto para las distribuciones conocidas como para las distribuciones potenciales.

Tipos de Vegetación presentes en las ANPs

Para obtener la superficie ocupada por cada uno de los tipos de vegetación presentes dentro de las ANPs se emplearon los mapas de vegetación de las reservas Ria Lagartos (González-Iturbe *et al.* 1995), Yum Balam (González-Iturbe *et al.* 1997), Bocas de Dzilam (Tun-Dzul *et al.* 1998), Ria Celestún (Tun-Dzul *et al.* 1999), El Palmar (Tun-Dzul *et al.* 2001), Sian Ka'an (López-Ornat 1983) y Calakmul (García-Gil *et al.* 2001). Los tipos de vegetación presentes en Los Petenes de Campeche y Laguna de Términos, así como sus superficies bajo régimen de protección, fueron estimados del mapa de vegetación de la península de Yucatán (González-Iturbe *et al.* 1999). Los tipos de vegetación presentes en las ANP de Guatemala y Belice se obtuvieron del mapa de las Selvas Mayas de Conservación Internacional (2000). Para el Parque de Dzibilchaltún no fue necesario un mapa, ya que sólo presenta un tipo de vegetación (selva baja caducifolia). Los mapas de vegetación de las Reservas Maya, Calakmul, Sian Ka'an, y las áreas protegidas del norte de Belice fueron digitalizados y convertidos a formatos de imágenes georeferenciadas mediante los programas Carta Linx e Idrisi 32. Las imágenes georeferenciadas de las otras áreas se obtuvieron directamente de los autores. A partir de cada imagen se estimó la superficie de cada tipo de vegetación bajo régimen de protección y ésta se comparó con las superficies de vegetación correspondiente en el mapa de vegetación potencial de la península de Yucatán.

Áreas de endemismo

Los polígonos de las áreas de endemismo obtenidas con base en la distribuciones potenciales, generados en el Capítulo II de este trabajo, fueron ubicados geográficamente en un mapa de la península y superpuestos al mapa digital de las ANPs mediante el programa Idrisi 32. Con ello se estimó la superficie presente de cada una de las áreas de endemismo incluida dentro de los límites de cada ANP de esta región.

Análisis

Una vez generados los mapas digitales georeferenciados bajo los mismos formatos y escalas, de las ANPs, de los sitios donde han sido registradas las especies endémicas, de los tipos de vegetación en cada ANP, así como de las áreas de endemismo, se procedió a la superposición de estas capas de información. Los mapas en formato raster fueron superpuestos mediante el programa Idrisi 32, lo cual permitió realizar operaciones entre las distintas capas de información previamente generadas, a fin de identificar las especies presentes dentro de los límites geográficos de las ANPs, la superficie de los distintos tipos de vegetación y de las áreas de endemismo albergados por cada área. Con ello, se compararon las ANPs en cuanto a los siguientes parámetros: el número de taxa endémicos que resguardan, el número de taxa endémicos exclusivos y el número de tipos de vegetación presentes en cada una de estas ANPs, además de la superficie comprendida por cada área. Asimismo, se discute la contribución de las ANPs en la conservación de las áreas de endemismo identificadas para esta región.

RESULTADOS

Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán

Con base en la extensión reportada para cada una de las ANPs (tabla 4.1, figura 4.1) se estimó que la proporción de la superficie para la porción mexicana de la península

bajo algún régimen de protección es de aproximadamente 25%. Si se considera toda el área peninsular (aproximadamente 181,000 km²), así como las áreas protegidas en las porciones correspondientes a Guatemala y Belice (Tabla 4.2), aproximadamente 27% de la región se encuentra bajo algún régimen de protección.

Tabla 4.1 Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán (porción mexicana).

ESTATUS	ANP	ESTADO	SUPERFICIE (ha)	DECRETO OFICIAL
Reserva de la Biosfera				
	Ria Lagartos	Yucatán	60,347.82	21 de mayo de 1999
	Ria Celestún	Yucatán	81,482	27 de noviembre de 2000
	Calakmul	Campeche	723,185	23 de mayo de 1989
	Los Petenes	Campeche	282,857	24 de mayo de 1999
	Arrecifes de Sian Ka'an	Quintana Roo	34927	2 de febrero de 1998
	Banco Chinchorro	Quintana Roo	144360	19 de julio de 1996
	Sian Ka'an	Quintana Roo	528000	20 de enero de 1986
Área de protección de Flora y Fauna				
	Laguna de Términos	Campeche	706,148	6 de junio de 1994
	Otoch Ma'Ax Yetel Kooch	Yucatán Quintana Roo	5,367	5 de junio del 2002
	Uaymil	Quintana Roo	89,118	17 de noviembre de 1994
	Yum-Balam	Quintana Roo	154,052	6 de junio de 1994
Parque Nacional				
	Dzibichaltún	Yucatán	539	14 de abril de 1987
	Arrecifes de Cozumel	Quintana Roo	11988	19 de julio de 1996
	Arrecifes de Puerto Morelos	Quintana Roo	9067	2 de febrero de 1998
	Isla Contoy	Quintana Roo	5126	2 de febrero de 1998
	Isla Mujeres, Punta Cancún, Punta Nizuc	Quintana Roo	8673	19 de julio de 1996
	Tulum	Quintana Roo	664	23 de abril de 1981
Parque Marino Nacional				
	Arrecife alacranes	Yucatán	333,768	6 de junio de 1994
Reserva Estatal				
	Bocas de Dzilam	Yucatán	61,706	25 de junio de 1989
	El Palmar	Yucatán	50,177	29 de enero de 1990

Continuación Tabla 4.1

Parque Estatal				
	Kabah	Yucatán	947	9 de junio de 1993
	Lagunas de Yalahau	Yucatán	5683	9 de junio de 1999
Reserva Municipal				
	Zona sujeta a conservación ecológica Cuxtal	Yucatán	10,757	14 julio de 1993
Area Natural Protegida de valor Escénico, Histórico y Cultural				
	ExHacienda "San Juan Bautista TABI"	Yucatán		7 de junio de 1994
Zona sujeta a Conservación Ecológica				
	Balam Kin	Campeche	110,990	
Reservas privadas				
	El Edén	Quintana Roo		1990
TOTAL			3419928	

Fuente: www.semarnat.gob.mx, Secretaría de Ecología, Periódico Oficial del Estado de Campeche y Periódico oficial del Estado de Yucatán.

Tabla 4.2 Áreas Naturales Protegidas del norte de Guatemala y de Belice.

BELICE			
ESTATUS	ANP	SUPERFICIE (ha)	DECRETO OFICIAL
Reserva Natural	Burdon Canal	2126.69	1992
	Tapir Mountain	2729.29	1994
Reserva Forestal	Freshwater Creek	24353.63	1997
	Terra Nova	2744.27	1993
	Manatee	42039.42	1959
	Sibun	43056.84	1977
	Mountain Pine Ridge	51326.07	1977
	Vaca	21186.85	1991
	Sittee river	38104.93	1977
	Commerce Bight	2206.42	1997
Santuario de Vida Silvestre	Crooked Tree	16712.89	1984
	Cockscomb Basin	35180.16	1990
Parque Nacional	Monkey Bay	728	1994
	Five Blue Lakes	1643.48	1994
Monumento Natural	Victoria Peak	1961.58	1998
Reserva Arqueológica	Caracol	10117.5	1995
Privada	Shipstern	7624.9	1994
	Río Bravo Conservation and Management area	99484.16	1995
	Community Baboon Sanctuary	5253	1987
TOTAL		408580.08	
GUATEMALA			
Reserva de la Biosfera	Maya	1612598.88	1989
TOTAL		1612598.88	

Fuente: Protected areas conservation trust (PACT). Belize protected areas (www.pactbelize.org). National parks, natural reserves & wildlife sanctuaries (<http://ambergriscaye.com/pages/town/parkintro.html>). National Parks managed by the Belize Audubon Society (www.belizeaudubon.org/parks.html)

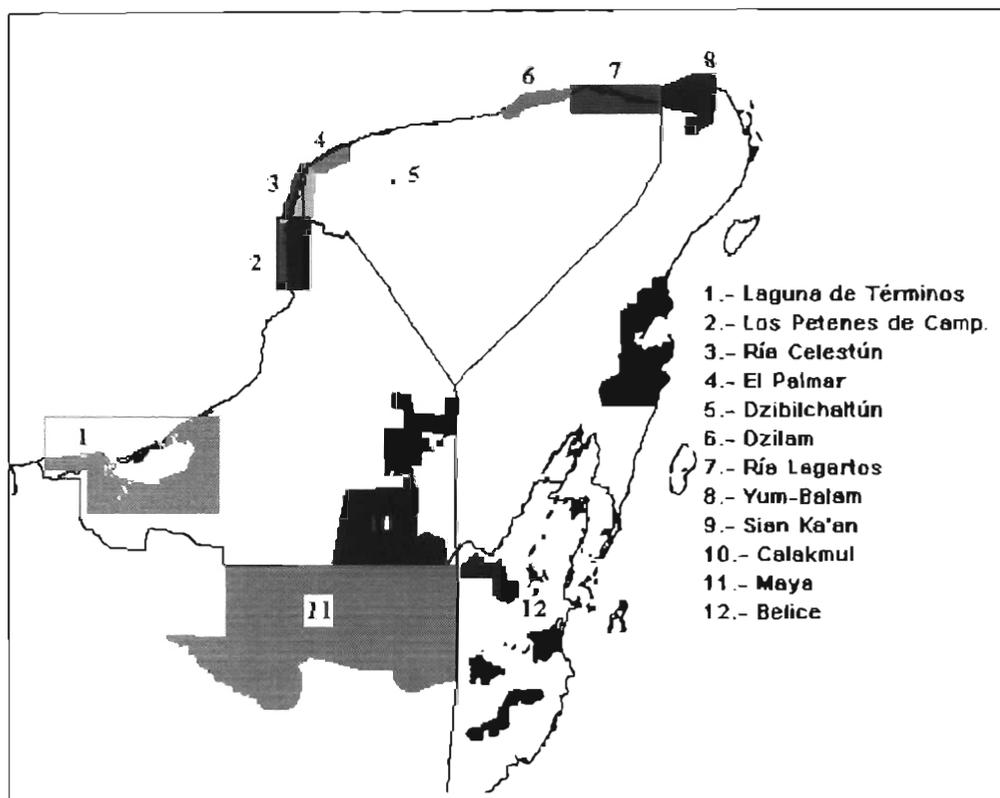


Figura 4.1 Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán.

Distribución de las especies endémicas en las ANPs

Mediante la superposición de los mapas de distribución conocida de cada uno de las especies y el mapa digital de las ANPs se cotejó la participación de estas áreas en la conservación del elemento endémico. Este análisis permitió detectar que 34 de las especies endémicas no han sido registradas en ninguna de las áreas protegidas (Fig. 4.2), en tanto que 49 especies han sido recolectadas sólo en una ANP. Es decir, sólo la mitad de las plantas endémicas se encuentra en más de dos ANPs. Asimismo, los resultados muestran que sólo 19% de los taxa han sido recolectados en más de cuatro ANPs, pero ninguna especie ha sido observada en 11 ó 12 ANPs.

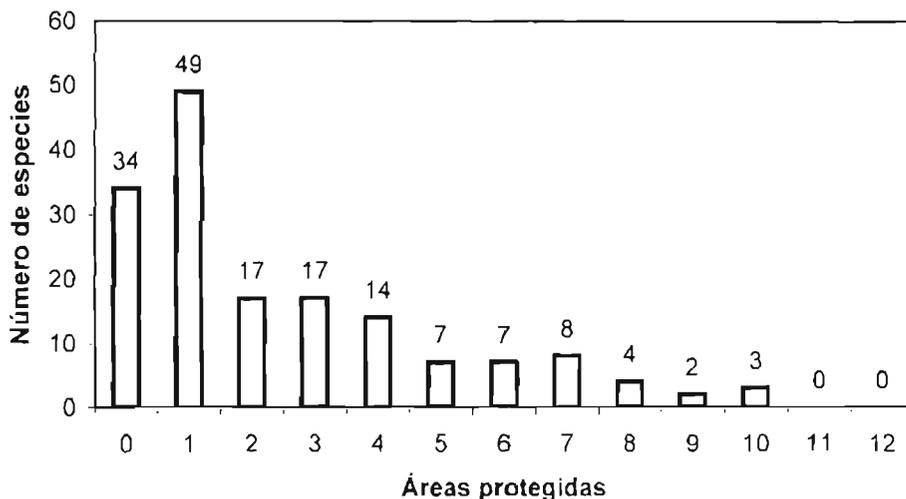


Figura 4.2 Distribución de frecuencia de la incidencia de especies endémicas en las Áreas Naturales Protegidas de la península de Yucatán.

Las 34 especies que no están protegidas en ninguna de las áreas se distribuyen preferentemente en la porción central y sur del estado de Yucatán, que es una zona desprovista de áreas bajo regímenes de protección. Las especies que se presentan en una sola área protegida son raras en cuanto a su distribución geográfica, es decir, tienen áreas de distribución restringidas a pequeñas porciones en la península, principalmente en el norte y en el sureste.

En cuanto a la contribución de cada una de las ANP a la conservación de la flora endémica de la península, los resultados indican una destacada participación de las reservas Ría Lagartos, Sian Ka'an y la Reserva de la Biosfera Maya en la protección de estas especies, ya que en cada una de ellas se registran más de 50 especies de plantas endémicas (Fig. 4.3). Asimismo, 30% de las plantas endémicas reconocidas en una sola ANP se reportan principalmente en Ría Lagartos, Reserva Maya y en las reservas del norte de Belice.

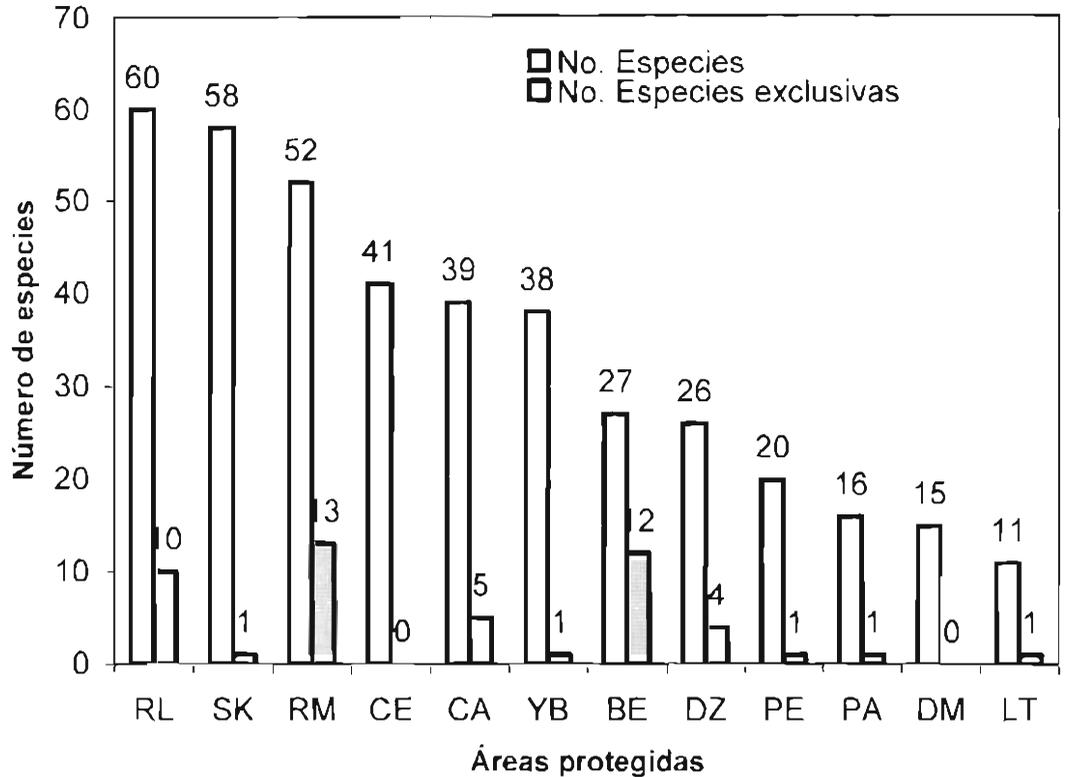


Figura 4.3 Especies endémicas presentes en cada una de las Áreas Naturales Protegidas. Se señalan además las especies endémicas que exclusivamente se encuentran en cada área. Ver la explicación de las abreviaturas de las ANP en el texto.

Las distribuciones potenciales de las especies endémicas sugieren su presencia en áreas donde no habían sido registradas, por lo que los resultados indican una reducción en el número de taxa no presentes (25) en las ANPs de la península y en el número de taxa presentes sólo en una de éstas (27). También con estos resultados se prevé que un mayor número de especies se encuentren en más de cinco ANPs (59) (Fig. 4.4). Estos resultados sugieren que existe una mayor participación de estas áreas en la conservación del elemento endémico.

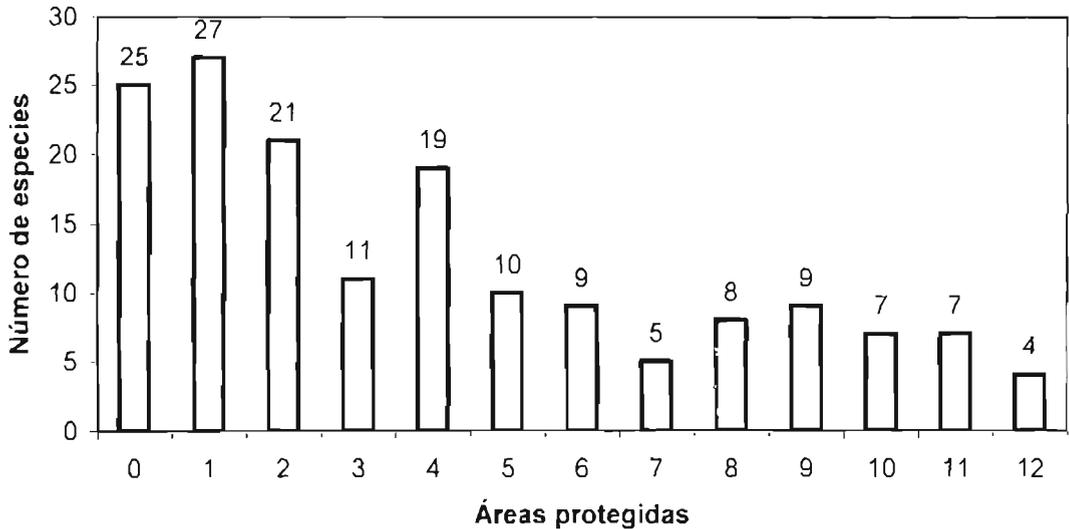


Figura 4.4 Distribución potencial de las especies endémicas en las Áreas Naturales Protegidas de la península.

De igual forma, cambia el panorama en cuanto al número de especies que potencialmente existen de modo exclusivo en cada área (Fig. 4.5). Tal es el caso de la reserva de Ria Lagartos, ya que de acuerdo con la distribución conocida, 10 especies se presentan allí de forma exclusiva, pero este número se reduce considerablemente (una especie) cuando se toma en cuenta la distribución potencial de las especies. Por otra parte, las reservas Los Petenes, El Palmar, Bocas de Dzilam y Laguna de Términos incrementan notablemente el número de especies que potencialmente albergan en el interior de sus límites. No obstante, las reservas Sian Ka'an, Maya y Ria Lagartos persisten como las áreas ocupadas por un mayor número de taxa endémicos, incorporándose a este grupo la reserva de Calakmul que de acuerdo con los datos potenciales albergaría más de 60 especies.

Por otra parte, es importante recalcar la contribución de la reserva Maya y las áreas protegidas de Belice en la conservación de las plantas endémicas, ya que dentro de los límites de éstas se reconocen 10 y 8 especies, respectivamente, que sólo se distribuyen en el sureste de la península. Asimismo, en el Parque Nacional de

Dzibilchaltún se registran de modo exclusivo dos especies (*Matelea aenea* (Standl.) Woodson, *Jacobinia leucothamna* Standl.), cuya área de distribución prácticamente se restringe a este parque.

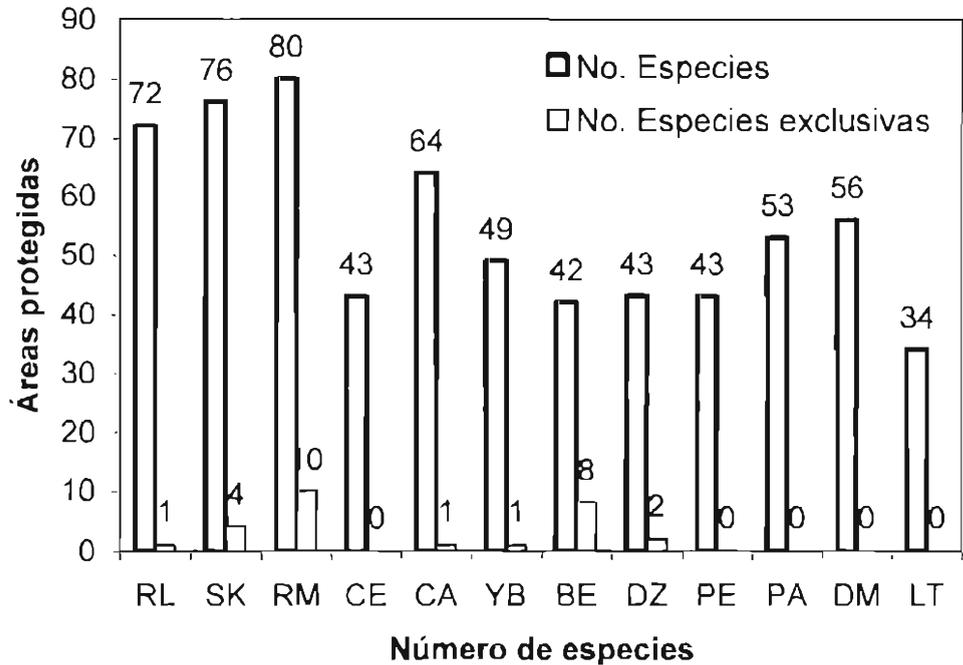


Figura 4.5 Taxa endémicos potencialmente presentes en cada una de las Áreas Naturales Protegidas. Se señalan los taxones que exclusivamente se encuentran en cada área.

Áreas ricas en especies endémicas

La matriz de presencia de las especies endémicas, con distribuciones conocidas, se usó para identificar los sitios más ricos en endemismos, con lo cual se determinaron las áreas (cuadros) con mayor número de especies presentes y su ubicación en la región. Del mismo modo, se realizó un ejercicio utilizando para ello los datos de distribución potencial de las especies. La figura 4.6 muestra los cuadros ricos en especies endémicas encontradas a partir de los datos conocidos, en tanto que en la figura 4.7 se presentan estos cuadros con base en las distribuciones potenciales. Los sitios más ricos se encuentran principalmente en la porción norte de la península; con

base en las distribuciones conocidas destacan el centro-este y el norte del estado de Yucatán, así como la porción central del borde este de Quintana Roo y el sur de El Petén. De acuerdo con las distribuciones potenciales de las especies, las áreas más ricas en plantas endémicas se localizan de igual modo en el norte de la península, pero a diferencia de los datos conocidos, los resultados potenciales señalan la porción este del Estado de Yucatán y la parte central de Quintana Roo. Asimismo, sobresalen con esta información las áreas del norte del estado de Campeche.

Estos resultados enfatizan la importancia de la zona norte de la península, debido a la concentración de un mayor número de plantas endémicas a esta porción de la península. En cuanto a la protección de este conjunto de especies, las ANPs Sian Ka'an y Ría Lagartos contribuyen parcialmente a ello, ya que dentro de sus límites se encuentran dos de las áreas identificadas como ricas en endemismos. De acuerdo con los datos conocidos la Reserva Maya contribuiría de manera importante, ya que en ella se localiza el área identificada en el sur de El Petén. No obstante, se observa que la mayoría de los cuadros ricos en plantas endémicas identificadas en este trabajo no se encuentran bajo algún régimen de protección.

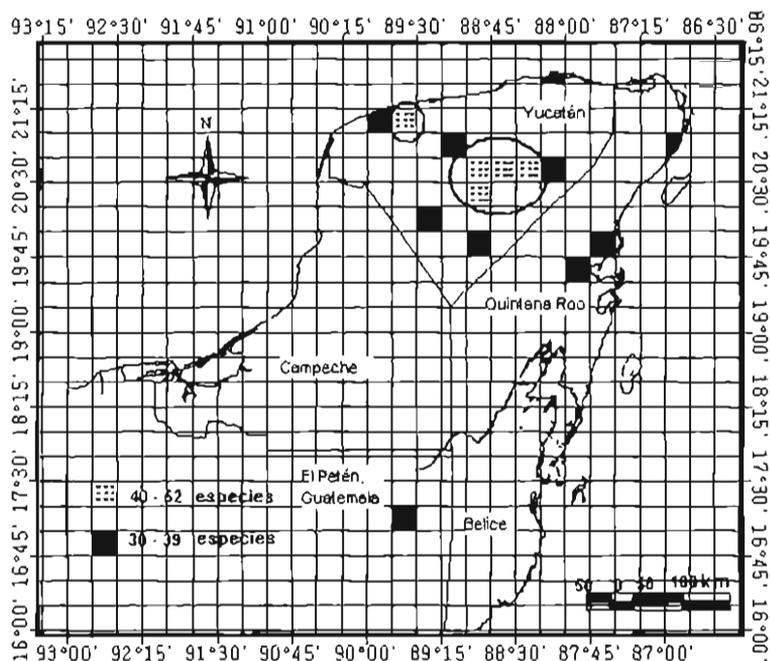


Figura 4.6 Áreas ricas en plantas endémicas, de acuerdo con los registros de las colectas botánicas.

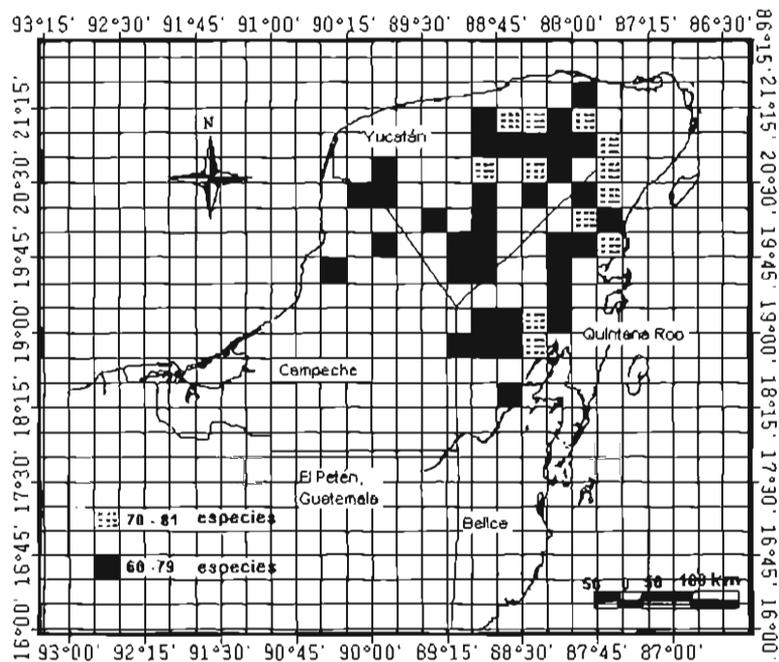


Figura 4.7 Áreas potencialmente ricas en plantas endémicas.

Tipos de vegetación representados en las ANPs

La identificación de las ANPs con un mayor número de plantas endémicas, así como de las especies mejor representados en estas áreas, permite tener una idea de la contribución de cada una de estas áreas en la conservación del elemento endémico. Las especies no se encuentran en todos los tipos de vegetación, ya que sus patrones de distribución están influenciados por diversos factores ambientales, ecológicos e históricos. Por ello, es importante destacar los tipos de vegetación presentes en cada una de las ANPs, así como las superficies que ocupan en cada una de estas áreas.

En la Tabla 4.3 se especifican los tipos de vegetación presentes en cada ANP donde se ha registrado la presencia de plantas endémicas, así como la proporción del área que ocupan al interior de las ANPs. La selva baja caducifolia constituye no sólo uno de los tipos de vegetación más peculiares de la península, debido a su composición taxonómica, sino también uno de los más importantes, ya que un conjunto de 45 especies endémicas se distribuyen preferentemente en este tipo de vegetación. De acuerdo con los mapas de vegetación, la superficie estimada de selva baja caducifolia presente en las ANPs es tan sólo de 2.1% de la superficie total potencial estimada para este tipo de vegetación en la península. Las reservas Ría Celestún, Ría Lagartos, El Palmar, Bocas de Dzilam, Dzibilchaltún y Calakmul contienen una superficie pequeña de este tipo de vegetación (tabla 4.3). Con excepción de Calakmul, el establecimiento de estas áreas ha sido enfocado a la protección de los humedales costeros del estado de Yucatán, lo cual puede explicar en cierto modo la pobre representatividad de la selva baja caducifolia en estas ANPs.

La selva mediana subcaducifolia es otro de los tipos de vegetación pobremente representado en las ANPs, ya que sólo se presenta en Yum-Balam (0.3%), Sian Ka'an (0.3%) y Calakmul (0.326%). La superficie de la selva mediana subperennifolia bajo régimen de conservación es 10.2%, y son Ría Lagartos, Yum-Balam y principalmente Sian Ka'an y Calakmul las que contribuyen a su conservación. A diferencia de los tipos de vegetación mencionados, la selva alta subperennifolia goza de una representatividad relativamente alta en la Reserva Maya y en las reservas del norte de

Belice. En cuanto al matorral de duna costera, si bien el porcentaje bajo régimen de protección es el más alto de todos, alcanza su mayor representatividad en el área de Laguna de Términos (29%), superficie cuya importancia biogeográfica para la conservación del elemento endémico es relativamente menor, en comparación con Ría Lagartos, Ría Celestún y El Palmar, en las cuales el matorral de duna costera alberga un número considerable de taxa endémicos.

Tabla 4.3 Tipos de vegetación presentes en las ANPs. Se presentan las estimaciones de la superficie presente en hectáreas y el porcentaje con respecto a la vegetación potencial de la península. MDC: matorral de duna costera, SBC: selva baja caducifolia, SBC/CC: selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes, SMSC: selva mediana subcaducifolia, SMSP: selva mediana subperennifolia, SASP: selva alta subperennifolia, SBI: selva baja inundable, NP: no presente.

ANP	MDC	SBC	SBC/CC	SMSC	SMSP	SASP	SBI
Yum-Balam	2662.8 5.6%	3854.2 0.212%	NP	10389 0.33%	13622.64 0.23%	NP	NP
Dzibilchaltún	NP	539 0.03%	NP	NP	NP	NP	NP
Bocas de Dzilam	270.46 0.57%	9763.43 0.54%	NP	NP	NP	NP	4837.32 0.37%
Sian Ka'an	2000 4.25%	NP	NP	11700 0.38%	108500 1.86%	NP	13260 1.011%
Ría Lagartos	3589.75 7.63%	5610.77 0.31%	886.73	NP	5989.7 0.103%	NP	2561.12 0.19%
Ría Celestún	1347.76 2.86%	155.15 0.0085%	NP	NP	NP	NP	994.76 0.075%
El Palmar	6 0.013%	11840.4 0.65%	NP	NP	NP	NP	238.69 0.018%
Calakmul	NP	2469.78 0.136%	NP	10108.6 0.326%	471650.2 8%	9781.5 0.28%	188206 14.35%
Los Petenes	6049 12.85%	4093.2 0.225%	NP	NP	NP	NP	28028 2.14%
Laguna de Términos	14052.5 29.86%	NP	NP	NP	740.35 0.012%	NP	413.46 0.032%
Biosfera Maya	NP	NP	NP	NP	NP	508531 14.8%	220163.5 16.78%
Belice	NP	NP	NP	NP	NP	306988 8.9%	44825.3 3.4%
TOTAL	33.77%	2.11%	886.7	1.04%	10.2%	24%	38.4%

Por otra parte, entre los tipos de vegetación destaca la asociación de selva baja caducifolia con cactáceas candelabrifformes porque alberga seis de las siete especies de cactáceas endémicas registradas para la península. Si bien este tipo de asociación está escasamente representada en Ria Lagartos, la superficie total que ocupa en la península aún no ha sido estimada claramente.

Áreas de endemismo

Los resultados de la superposición de los mapas de las áreas de endemismo Zona seca de Yucatán, Yucatán, Petén y Belice con el mapa digital indica que las ANPs que más contribuyen en términos relativos a la protección del endemismo son principalmente Bocas de Dzilam, El Palmar y las reservas de Belice (tabla 4.4). Las áreas de endemismo Zona seca de Yucatán y Belice son las que presentan una mayor superficie dentro de las ANPs de la región. El área Petén presenta una superficie aproximada de 5% dentro de los límites de la reserva de la Biosfera Maya y 6% en las áreas protegidas de Belice. Asimismo, para el área de endemismo denominada Belice se observa 23% aproximadamente de su superficie en las reservas de Belice.

El área de endemismo Zona seca Yucatán presenta aproximadamente 25% de su superficie en las ANPs Bocas de Dzilam y El Palmar, principalmente. La superficie bajo algún régimen de protección del área de endemismo Yucatán es aproximadamente 8%.

Tabla 4.4 Porcentaje de la superficie de las áreas de endemismo presente en las ANPs de la península: ZSY: zona seca de Yucatán, SEP: sureste de la península, YUC: Yucatán, para mayor información de estas áreas ver Capítulo II.

Áreas de endemismo	Superficie (ha)	El Palmar	Ria Celestún	Los Petenes	Bocas de Dzilam	Ria Lagartos	Dzibilchaltún	Maya	Belice	Calakmul	% Total
ZSY	422277	8.9	2.0	0	11.3	3.5	0.1	0	0	0	25.8
YUC	4721732	0.9	0.9	3.4	1.3	1.6	0.0	0	0	0	8.1
PETEN	2772612	0	0	0	0	0	0	5.8	6.4	0.1	12.2
BELICE	894421	0	0	0	0	0	0	0	23.7	0	23.7

DISCUSIÓN

En términos relativos, la península de Yucatán es una de las regiones del país con mayor superficie bajo régimen de protección. Sin embargo, numerosas ANPs, particularmente en el estado de Yucatán, se encauzan a la protección de los humedales costeros, tales como las reservas Ría Celestún (INE 2000) y Ría Lagartos (INE 1999), para las que cerca de la mitad de su superficie bajo protección corresponde a los ambientes marinos. Del mismo modo, Yum-Balam (Olmsted *et al.* 1999) y Sian Ka'an en Quintana Roo (INE 1993), y Los Petenes de Campeche (Periódico Oficial 1996) y Laguna de Términos en el estado de Campeche fueron establecidas con fines similares.

La participación de estas áreas en la conservación del elemento arbóreo endémico fue evaluado a través de los listados florísticos reportados para 5 de las ANPs ubicadas en la porción mexicana de la península de Yucatán (Ibarra-Manríquez *et al.* 2002). De acuerdo con los resultados del presente trabajo, se obtiene un porcentaje similar para el número de especies ubicadas en al menos un área protegida (alrededor de 80%), con base en las distribuciones conocidas (79%) y potencial (84%) de 162 especies endémicas reconocidas para la península (Durán *et al.* 1998) y considerando toda el área peninsular. A pesar de que la metodología empleada para evaluar la participación de las ANPs fue diferente de la empleada por Ibarra-Manríquez *et al.* (2002), se obtuvieron resultados similares en cuanto a señalar una mayor participación de las ANPs Ría Lagartos y Sian Ka'an. Los resultados en este trabajo destacan la importancia de la Reserva de la Biosfera Maya en la conservación de las especies que se distribuyen en el sureste de esta región.

Asimismo, los resultados basados en las distribuciones potenciales sugieren una mayor presencia de las especies endémicas en las ANPs (Fig. 4.4), así como una disminución de la presencia exclusiva de estas especies (Fig. 4.5). Aunque esto señala la potencialidad de las ANPs en la conservación de las plantas endémicas, no se conoce su participación en el mantenimiento de las áreas de distribución de las mismas.

En cuanto a la participación de las ANPs en la conservación de los cuadros con mayor concentración de especies endémicas, ésta es casi nula. Estos cuadros se ubican principalmente en zonas del norte de la península, que corresponden a las selvas baja caducifolia y mediana subcaducifolia. Asimismo, estos tipos de vegetación están escasamente representados en las áreas protegidas de la región, ya que su inclusión responde sólo a la amplitud de los límites de las áreas de protección, y no corresponde a una política que privilegie su conservación. Estos resultados corroboran la escasa correspondencia entre los sitios de concentración de la diversidad biológica (Krees *et al.* 1998), y en particular de los taxa amenazados y endémicos (Keith 2000), con las Áreas Naturales Protegidas.

En lo que se refiere a la conservación de los tipos de vegetación, el Parque Nacional Dzibilchaltún, aunque abarca tan sólo 539 ha que albergan a la selva baja caducifolia, protege entre los taxa registrados en su circunscripción a dos especies de plantas endémicas, que de acuerdo con la clasificación de Rabinowitz (1981), corresponden a especies muy raras, por su restricción geográfica, sus requerimientos específicos de hábitat y por su tamaño poblacional pequeño. No obstante, su decreto como área protegida responde más a la conservación de los vestigios arqueológicos en su entorno que a la conservación de la selva baja caducifolia.

Las selvas más húmedas (selvas bajas inundables y selvas altas subperennifolias) son los tipos de vegetación que se encuentran relativamente mejor representados en las ANPs, principalmente en la reserva de la Biosfera Calakmul, Maya y en las reservas del norte de Belice. Asimismo, como se ha señalado en los resultados, el matorral de duna costera es uno de los tipos de vegetación con mayor superficie bajo régimen de protección, pero como se ha recalcado, en términos biogeográficos no corresponde con la distribución de las especies endémicas reconocidas en la península.

Cabe señalar que la vegetación de la península de Yucatán es modificada constantemente por las presiones humanas. De acuerdo con el mapa de vegetación (datos de la década de 1990; González-Iturbe *et al.* 1999) se estimó que

aproximadamente 52% de la superficie peninsular correspondiente a la porción mexicana ha sido transformada para usos agropecuarios (10%) y como vegetación secundaria (42%). Para el estado de Yucatán se estimó que 71% de su superficie fue transformada para uso agropecuario (16%) y como vegetación secundaria (29%). Con base en el mapa de uso del suelo del estado de Yucatán, elaborado con imágenes de satélite de los años 2000 y 2001, se estimó que la superficie agropecuaria aumentó un 5%, la vegetación secundaria disminuyó un 17% aproximadamente y las selvas aumentaron en un 10% de su superficie (SEMARNAT 2003), con respecto a los datos de la década de 1990.

Con base en la información de las décadas de 1990, se estima para los estados de Campeche y Quintana Roo una transformación aproximada de 50% de su vegetación para uso agropecuario y como vegetación secundaria. La situación para las porciones de Guatemala y Belice, no parece ser tan alarmante por su pequeña urbanización y desarrollo agropecuario, pero debido a sus valiosos recursos forestales sus selvas han sido explotadas desde la época de los mayas. La dinámica de las transformaciones es importante en cuanto a su extensión y su ubicación geográfica, dado que las especies endémicas en esta región presentan patrones particulares en cuanto a su distribución.

Los factores que limitan más fuertemente la aplicación de las múltiples teorías y técnicas para la conservación de la diversidad biológica son la falta de información acerca de la distribución de las especies (Prendergast *et al.* 1999) y de sus áreas de distribución (Pimm *et al.* 1995). Se ha planteado que la predicción de la distribución espacial de los taxa puede ser una alternativa viable para contribuir con la solución de este problema (Carpenter *et al.* 1993, Cawling y Samways 1995, Hortal *et al.* 2001, O'Connor *et al.* 1996, Prendergast *et al.* 1999, Teixeira *et al.* 2001).

En la península, la modelación de la distribución de las plantas endémicas mediante Domain ha permitido identificar sitios potenciales de la concentración de este elemento, así como también estimar una posible mayor participación de algunas de las ANPs en la conservación de estas plantas. Sin embargo, el hecho de identificar la presencia de las especies endémicas, en más de cinco ANPs, no nos permite evaluar

el estado de su conservación. Debido a que sólo se está considerando a las especies endémicas, y la biodiversidad representa un arreglo de los organismos con el ambiente (Grehan 1993), por lo que es importante considerar el medio biótico y abiótico en el que interactúan las especies. Por ello, es importante tomar en cuenta la participación de las ANPs en términos del mantenimiento de los procesos que regulan la distribución de las especies.

Considerando que métodos biogeográficos como el análisis de simplicidad de endemismos (PAE) proporciona información de la relación espacial de los taxa, la aplicación de este análisis a las distribuciones potenciales de las plantas endémicas aporta información de la homología espacial de estos taxa en estrecha relación con los factores ambientales relacionados con su distribución. Asimismo, su representación espacial y continua, mediante herramientas como los sistemas de información geográfica, permite realizar estimaciones de su presencia en las ANPs de la península. A pesar de que la presencia en las ANPs, de las áreas de endemismo de menor superficie (Zona seca de Yucatán y Belice), es mayor con respecto a las otras áreas de endemismo, ésta es tan sólo de un 23% aproximadamente. Además, este porcentaje abarca los bordes de las áreas de endemismo, de tal modo que la distribución del área Zona seca de Yucatán se ve limitada, ya que las ANPs donde se ha registrado su presencia (Bocas de Dzilam, El Palmar, Ría lagartos y Ría Celestún) se extienden hacia los humedales de la costa peninsular y no hacia las porciones de la selva baja caducifolia donde se distribuyen principalmente las especies que conforman esta área.

La representación de la homología espacial de las especies aunada a los factores ambientales relacionados con su distribución, puede aportar información de los procesos históricos. Esta información es requerida para el diseño de los planes de manejo enfocados a conservar los procesos biogeográficos que afectan la distribución de las especies más vulnerables (Arita *et al.* 1997, Kerr 1997). Asimismo, la delimitación espacial de las áreas de endemismo brinda información acerca de la superficie geográfica que ocupa, lo cual nos puede ofrecer información del grado de su restricción geográfica y por lo tanto de su vulnerabilidad.

Se ha sugerido que la protección de los ecosistemas representa la forma más efectiva para sustentar la diversidad genética, poblacional y la diversidad de especies (Vitousek *et al.* 1997). Asimismo, se han establecido teóricamente que las funciones de las grandes reservas son proteger los hábitats de las especies, minimizar el impacto negativo de los bordes y mantener poblaciones con bajas tasas de extinción (Schwartz 1999). Sin embargo, éstas y otras teorías, así como diversas técnicas desarrolladas para hacer más eficiente la conservación de la diversidad biológica, son frecuentemente poco empleadas para la delimitación de las reservas y para su manejo (Prendergast *et al.* 1999). Esto se debe, no sólo a la falta de información, sino también a la falta de presupuesto y de personal capacitado. Asimismo, aun si los responsables de implementar los planes de conservación consideraran los estudios teóricos realizados, los intereses económicos y políticos, así como las altas tasas de transformación de los ecosistemas limitarían en gran medida su implementación.

Es evidente que los seres humanos, al igual que los demás organismos con los cuales comparte el planeta, han modificado su ambiente para producir bienes y servicios (Vitousek *et al.* 1997). Estas transformaciones no son estáticas y deben ser estimadas a nivel regional e incluso local para determinar el grado de impacto (extensión geográfica de la transformación) que presentan sobre los ecosistemas. En la actualidad, las herramientas como la percepción remota y los sistemas de información geográfica permiten evaluar la ubicación espacial y temporal de las tasas de transformación de los ecosistemas.

Asimismo, debido a que la mayoría de las decisiones acerca de los planes de conservación son tomadas a nivel estatal, se enfatiza la importancia del estado de Yucatán, el cual contiene dentro de sus límites políticos a cinco de los cuadros con mayor número de especies endémicas, así como la superficie total estimada para el área de endemismo Zona seca de Yucatán, y la mayor porción de la superficie estimada para el área de endemismo Yucatán. Además, es el estado en la península que ha sufrido una mayor transformación de sus selvas, y es el que posee la menor superficie bajo algún régimen de protección (18%), considerando la porción mexicana

de la península (tabla 4.1). De la superficie bajo algún régimen de protección, se estima para los estados de Campeche y Quintana Roo 53% y 29% respectivamente.

Por ello, es importante fomentar las colaboraciones de los tomadores de decisiones de los estados que conforman esta península, así como de los países vecinos. En la actualidad se están llevando a cabo planes de conservación que se desarrollan a nivel ecoregional y que involucran a los centros de investigación, organizaciones no gubernamentales y dependencias del gobierno relacionadas con la conservación de la diversidad biológica, así como con los aspectos sociales. Este tipo de planeación puede aportar información sobre la ubicación de sitios prioritarios con base en el consenso de distintos grupos taxonómicos, en la fluidez de la información hacia los tomadores de decisiones, así como en el impacto social y su viabilidad de conservación.

Referencias bibliográficas

- Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del-Prado (1997) Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* **11**, 92-100.
- Bojórquez-Tapia, L.A., P. Balvanera y A.D. Cuarón (1994) Biological inventories and computer data bases: their role in environmental assessments. *Environment Management* **18**, 775-785.
- Carpenter, G., A.N. Gillison y J. Winter (1993) DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* **2**, 667-680.
- Cawling, R.M. y M.J. Samways (1995) Predicting global patterns of endemic plant species richness. *Biodiversity Letters* **2**, 127-131.
- Conservación Internacional (2000) Mapa de Vegetación de la Selva Maya. Escala 1: 750,000. El Petén, Guatemala.
- Craw, R.C., J.R. Grehan y M.J. Heads (1999) *Panbiogeography. Tracking the History of Life*. Oxford Biogeography Series No. 11. Oxford University Press, Oxford. 229 pp.
- Durán, R., J.C. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez (1998) Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany* **3**, 265-316.
- Eastman, R. (1999) *Idrisi 32, Version 32.01. Clark Laboratories*. Clark University, Worcester, MA.
- García-Gil, G., I. March-Mifsut y M.A. Castillo-Santiago (2001) Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, **46**, 45-57.
- González-Iturbe, J.A., F. Tun-Dzul y R. Durán García (1997) *Mapa de Vegetación de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos*. Escala 1: 75,000. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Pronatura Península de Yucatán, Mérida, Yucatán.
- González-Iturbe, J.A., I. Olmsted y J. Granados (1995) *Mapa de vegetación de Yum-Balam*. Escala 1: 75,000. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Mérida, Yucatán.
- González-Iturbe, J.A., J. Granados, F. Tun-Dzul e I. Olmsted (1999) *Mapa de los Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán*. Escala 1: 1,400,000. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida, Yucatán.

- Grehan, J.R. (1993) Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space/time. *Biodiversity Letters* **1**, 134-140.
- Hagan, J.E., J.R. Eastman y J. Auble (1999) CartaLinx. The Spatial Data Builder V. 1.0. Clark University. Worcester, MA.
- Hortal, J., J.M. Lobo y F. Martín-Piera (2001) Forecasting insect species richness scores in poorly surveyed territories: the case of the Portuguese dung beetles (Col. Scarabaeinae). *Biodiversity and Conservation* **10**, 1343-1367.
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor, R. Durán-García y J. Meave (2002) Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* **29**, 17-29.
- INE (Instituto Nacional de Ecología) (1993) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. SEDESOL, México, D.F. 97 pp.
- INE (Instituto Nacional de Ecología) (1999) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ria Lagartos. SEMARNAT. México, D.F. 203 pp.
- INE (Instituto Nacional de Ecología) (2000) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ria Celestún. SEMARNAT. México, D.F. 193 pp.
- Keith, P. (2000) The part played by protected areas in the conservation of threatened French freshwater fish. *Biological Conservation* **92**, 265-273.
- Kerr, J.T. (1997) Species richness, endemism and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**, 1094-1100.
- Krees, W.J., W.R. Hever, P. Acevedo, J. Coddington, D. Cole, T.L. Erwin, B.J. Meggers, M. Pogue, R.W. Thorington, R.P. Vari, M.J. Weitzman y S.H. Weitzman (1998) Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* **7**, 1577-1587.
- López-Ornat, A. (1983) *Mapa de Vegetación y Uso del Suelo de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an*. Escala 1: 200,000. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Puerto Morelos, Q. Roo.
- Mittermeier, R.A. y C.G. Mittermeier (1992) La importancia de la diversidad biológica de México. En: *México ante los Retos de la Biodiversidad*. J. Sarukhán y R. Dirzo (Eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 63-73.
- Mooney, H.A. (1991) Lessons from Mediterranean-climate regions. En: *Biodiversity*. E.O. Wilson (Ed.). National Academy Press, Washington, D.C. pp.157-165.

- Myers, N. (1988) Threatened biota: "Hot Spots" in tropical forests. *The Environmentalist* **8**, 187-208.
- Myers, N., R. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca y J. Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858.
- Nelson, B.W., C.A. Ferreira, M. da Silva y M. Kawasaki (1990) Endemism centres, refuges and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* **345**, 714-716.
- O'Connor, R.J., M.T. Jones, D. Wait, C. Hunsaker, T. Loveland, B. Jones y E. Preston (1996) Spatial partitioning of environmental correlates of avian biodiversity in the coterminous United States. *Biodiversity Letters* **3**, 97-110.
- Olmsted, I., J.A. González-Iturbe, J. Granados, R. Durán y F. Tun-Dzul (1999) Tipos de Vegetación. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. A. García de Fuentes, J. Córdoba y Ordóñez y P. Chico Ponce de León (Eds.). Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. pp. 187-194.
- Periódico Oficial (1996) Caracterización Ecológica Ambiental y de los Recursos Naturales de la Región de los Petenes de Campeche. Gobierno Constitucional del Estado de Campeche. Sección Administrativa. Año V No. 1198.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman y T.M. Brooks (1995) The future of biodiversity. *Science* **269**, 347-354.
- Posadas, P. (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica* **72**, 161-177.
- Prendergast, J.R., R.M. Quinn y J.H. Lawton (1999) The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. *Conservation Biology* **13**, 484-492.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. En: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Hugh Syngé (Ed.). John Wiley and Sons, Nueva York. pp. 205-217.
- Rzedowski, J. (1993) Diversity and origins of the phanerogamic Flora of Mexico. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press, Nueva York. pp. 129-146.
- Schwartz, M.W. (1999) Choosing the appropriate scale of reserves for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**, 83-108.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) (2003) Estudio de Ordenamiento Ecológico del Estado de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Teixera, J., N. Ferrand y J.W. Arntzen (2001) Biogeography of the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica*: a field survey and spatial modelling approach. *Ecography* **24**, 618-624.

Toledo, V.M. y M. de J. Ordóñez (1993) The biodiversity scenarios of Mexico: an analysis of terrestrial habitats. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press, Nueva York. pp.757-777.

Toledo, V.M. (1988) La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **81**, 17-30.

Tun-Dzul, F., C. Espadas-Manrique, J.A. González-Iturbe y R. Durán (2001) *Mapa de Vegetación de la Reserva Estatal El Palmar*. Escala 1: 75,000. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Mérida, Yucatán.

Tun-Dzul, F., J.A. González-Iturbe y R. Durán García (1999) *Mapa de Vegetación de la Reserva Ecológica Estatal Bocas de Dzilam*. Escala 1: 75,000. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Biocenosis A.C., Mérida, Yucatán.

Tun-Dzul, F., J.A. González-Iturbe y R. Durán-García (1998) *Mapa de Vegetación de la Reserva Ria Celestún*. Escala 1: 75,000. Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Pronatura Península de Yucatán, The Nature Conservancy, Mérida, Yuc.

Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**, 494-499.

World Conservation Monitoring Centre (WCMC) (1992) *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman and Hall, Londres. 585 pp.

CAPÍTULO V

Discusión general y Conclusiones

DISCUSIÓN GENERAL

Existe un amplio acuerdo en los círculos académicos en el sentido de que la Península de Yucatán debe ser reconocida como una provincia, considerando diversos elementos y puntos de vista, tanto bióticos (Smith 1940, Goldman y Moore 1946, Barrera 1962, Rzedowski 1978) como abióticos (Ferrusquía-Villafranca 1993). Sin embargo, también hay consenso en que las especies animales y vegetales no presentan una distribución homogénea al interior de esta región, lo cual ha sido evidente desde los primeros estudios biogeográficos (Lundell 1934, Barrera 1962), los cuales han destacado la existencia de una heterogeneidad ambiental.

Los avances en las investigaciones florístico-taxonómicas de la región indudablemente han sido significativos. La documentación botánica en la península de Yucatán se ha venido desarrollando desde finales del siglo XIX con los trabajos de Millspaugh (1895). Destacan los trabajos de mediados del siglo XX de Standley (1930) y Lundell (1934), así como trabajos más recientes de diversos autores (Sosa *et al.* 1985, Ibarra-Manríquez *et al.* 1995, Durán *et al.* 1998, 2000, Carnevali *et al.* 2003). Sin embargo, la información documental acerca de los sitios de presencia de las especies ha mostrado un patrón vinculado con las vías de comunicación (carreteras, caminos, brechas), como ocurre con la distribución conocida de las plantas endémicas de esta región. Este hecho tiene implicaciones, no sólo en los estudios taxonómicos y fitogeográficos, sino también en la conservación de la diversidad biológica, dada la poca disponibilidad de recursos económicos y humanos destinados a esta labor.

A pesar de las limitaciones de la información florística y taxonómica, el avance del conocimiento biológico ha sido afortunado para la península de Yucatán, pues se ha avanzado en la descripción de los patrones de distribución de algunos grupos faunísticos (Barrera 1962, Lee 1980), así como florísticos (Ibarra-Manríquez *et al.*

2002, Olmsted y Gómez-Juárez 1996). Indiscutiblemente, aún falta mucho por hacer en estos rubros, pero la información que existe actualmente es fundamental y también potencialmente aplicable para generar información nueva, de utilidad para futuros estudios biogeográficos.

El desarrollo de la información cartográfica, particularmente a través de la generación de mapas temáticos, ha permitido describir las características geológicas, edáficas, climáticas, así como clasificar los tipos de vegetación de la región peninsular. Asimismo, en los últimos 30 años se ha avanzado sustancialmente en el conocimiento del paleoclima y de la palinoflora de los últimos 36,000 años para esta región, lo cual puede contribuir no sólo en la caracterización, sino también en la reconstrucción de la historia biológica de la región.

Actualmente, herramientas informáticas como los programas de bases de datos y los sistemas de información geográfica facilitan enormemente la recopilación, el manejo y la integración de la información cartográfica con las bases de datos biológicas. En otros campos de la investigación se ha avanzado también en el desarrollo y la aplicación de métodos para analizar los patrones de distribución. Estos métodos han sido comúnmente empleados en los estudios filogenéticos, pero actualmente se están aplicando al análisis de los patrones de distribución, cuando sólo se cuenta con datos de presencia. Asimismo, el empleo de herramientas matemáticas que relacionan información ambiental con la distribución conocida de las especies, permite obtener la distribución potencial de las mismas, lo cual puede usarse para analizar dichos patrones de distribución.

Los estudios biogeográficos pueden fortalecerse a través de la integración de las distintas herramientas metodológicas actualmente disponibles, para analizar conjuntamente las distribuciones conocidas y potenciales de las especies. Asimismo, en la exploración de los factores ambientales que influyen sobre la conformación de las áreas de distribución, deben ser consideradas las condiciones ambientales, tanto actuales como pasadas, que en conjunto pueden ayudar en la reconstrucción de la historia biológica de un área.

En este trabajo, a través de la modelación de la distribución potencial de las plantas endémicas de la península, mediante la herramienta Domain, se compensa el sesgo geográfico de los registros de campo. De este modo las especies pueden ser agrupadas con base en sus afinidades a determinadas condiciones ambientales.

Asimismo, la aplicación del Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) en el estudio fitogeográfico de la distribución conocida y potencial de las especies endémicas permitió no sólo identificar áreas de endemismo en la región, sino también comparar los resultados de ambos tipos de información. Cabe señalar que muchas especies que fueron excluidas en el análisis de las distribuciones conocidas, por contar con sólo un registro y ser calificadas como no informativas, fueron incluidas en el análisis de las distribuciones potenciales. Aunque el número de especies informativas aumentó al considerar la información potencial, aumentó también el número de especies de amplia distribución. Para contrarrestar el efecto de estas especies en los resultados, se aplicó la función propuesta por Linder (2001) para igualar la contribución que cada especie aporta al análisis.

Las áreas de endemismo varían a través del espacio y el tiempo. Su identificación representa no sólo una heterogeneidad ambiental actual, sino también fluctuaciones climáticas en el tiempo. En la península, las áreas de endemismo pueden ser explicadas mediante evidencias paleoclimáticas y palinológicas de los últimos 36,000 años, que señalan diferencias ambientales, así como fluctuaciones climáticas para distintas zonas de esta región, las cuales coinciden con las áreas identificadas, y que además pueden potencialmente ser relacionadas con ellas. Aunque esta relación no fue probada estadísticamente en este trabajo, en la actualidad se están desarrollando modelos que pueden analizar la influencia de los factores ambientales del pasado en la concentración de taxa endémicos (Jansson 2003).

Entre los factores que favorecen el endemismo, los considerados con mayor frecuencia en los análisis son los geográficos, tales como la latitud y el grado de aislamiento geográfico de las áreas (Johnson y Ward 2002, Willerslev *et al.* 2002). Sin embargo, zonas que por sus características climáticas y edáficas son particulares en

una región dada, pueden funcionar como islas o barreras para la dispersión de los organismos, y de este modo contribuir al aislamiento de las especies. Entre las variables climáticas se han analizado la precipitación y la humedad ambiental, las cuales explican pobremente los patrones de endemismo (Crisp *et al.* 2001, Johnson *et al.* 1998, Linder 2001). En este trabajo se aporta evidencia sobre la relación de la riqueza conocida y potencial de las áreas de endemismo con la humedad en el suelo, en tanto que la precipitación, la vegetación, la geología y los tipos de suelo están relacionados con la riqueza potencial de estas áreas. En otras regiones del planeta, se ha reportado que las áreas de endemismo del género *Thamnocorthus* (Restionaceae) siguen los patrones de humedad y aridez, lo cual sugiere que las fluctuaciones de la precipitación han influido en la especiación de este género (Linder y Man 1998).

La modelación de la distribución potencial permite establecer una relación directa de las variables ambientales con los datos de distribución de las especies. Con ello, las áreas de endemismo resultantes reflejan no sólo un patrón de distribución común, sino también un patrón ambiental, como puede observarse en los resultados del análisis de clasificación obtenidos en este trabajo, donde los cuadros que conforman las áreas de endemismo se agrupan también de acuerdo con sus características ambientales.

Las especies endémicas son poco consideradas en la selección de áreas para su protección, conservación o manejo, a pesar de que muchas veces presentan una distribución restringida y una alta especificidad de hábitat. Potencialmente, las áreas naturales protegidas (ANPs) tendrían una mayor participación en la conservación de las plantas endémicas de la península. No obstante, su contribución en la conservación de los sitios donde se concentra la mayor riqueza de estas especies es casi nula. Situaciones similares se han evidenciado en otras regiones del planeta (Keith 2000, Krees *et al.* 1998).

Por otra parte, reconocer la presencia de una especie en por lo menos una ANP no es garantía para su conservación. Los recursos económicos y humanos son limitados para poner en práctica medidas de conservación, así como vigilar su cumplimiento. Además, los factores que regulan la distribución y la abundancia de las especies han

sido poco explorados, por lo que los requerimientos para el establecimiento y el mantenimiento de las áreas de distribución de las especies no han sido reconocidos. La aplicación conjunta de Domain y PAE para identificar las áreas de endemismo puede aportar información de gran utilidad en la conservación de este grupo de especies. Las áreas reconocidas pueden ser visualizadas como porciones en una región, donde las especies han estado expuestas a los mismos procesos, por lo que comparten una historia común. De este modo, la conservación se enfocaría no sólo a la conservación de las especies, sino también a los hábitats y a los procesos biogeográficos que influyen sobre los patrones de distribución.

En la península, la participación estimada de las ANPs en la conservación de las áreas de endemismo reconocidas es muy baja. Además, la transformación de los ecosistemas naturales de la península es alrededor de 50%, por lo que las áreas de endemismo, no sólo están perturbadas, sino también limitadas a las zonas que han sido poco perturbadas o que están actualmente en estado de recuperación.

Innegablemente, en la península aún falta conocer los patrones de distribución de otros grupos biológicos. Pero, la información conocida para algunos grupos ha tenido poco impacto en la toma de decisiones en relación con la conservación de la diversidad biológica. Las causas pueden ser atribuidas a intereses socioeconómicos, pero también a la falta de comunicación entre los investigadores y los tomadores de decisiones. En la actualidad, en diversos sitios del país se están instrumentando programas de ordenamiento ecológico territorial, donde la toma de decisiones debe considerar y conciliar intereses en favor de la conservación de la diversidad biológica y del desarrollo social y económico de una región. Además de los tomadores de decisiones, estos programas deben contar con la participación de expertos en las distintas disciplinas involucradas.

Referencias bibliográficas

- Barrera, A. (1962) La Península de Yucatán como Provincia Biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* Tomo **XXIII**, 71–104.
- Carnevali, G., I.M. Ramírez y J.A. González-Iturbe (2003) Flora y vegetación de la Península de Yucatán. En: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*. P. Colunga-GarcíaMarín y A. Larqué-Saavedra (Eds.). Academia Mexicana de Ciencias-CICY, Mérida, Yuc. 255 pp.
- Crisp, M.D., S. Laffan, H.P. Linder y A. Monro (2001) Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**, 183–198.
- Durán, R., J.C. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez (1998). Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatan. *Harvard Papers in Botany* **3**, 265-316.
- Durán, R., G. Campos, J.C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui (2000) *Listado Florístico de la Península de Yucatán*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Mérida, Yucatán. 259 pp.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1993) Geology of Mexico: A synopsis. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). Oxford University Press, Oxford. pp. 3-108.
- Goldman, E.A. y R.T. Moore (1946) The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* **26**, 346-360.
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor y R. Durán-García (1995) Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**, 49–77.
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor, R. Durán-García y J. Meave (2002) Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **29**, 17-29.
- Jansson, R. (2003) Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society, London B* **270**, 583-590.
- Johnson, D.D.P., S.I. Hay y D.J. Rogers (1998) Contemporary environmental correlates of endemic bird areas derived from meteorological satellite sensors. *Proceedings of the Royal Society, London* **265**, 951-959.
- Johnson, R.A. y P.S. Ward (2002) Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography* **29**, 1009-1026.

- Keith, P. (2000) The part played by protected areas in the conservation of threatened French freshwater fish. *Biological Conservation* **92**, 265-273.
- Krees, W.J., W.R. Hever, P. Acevedo, J. Coddington, D. Cole, T.L. Erwin, B.J. Meggers, M. Pogue, R.W. Thorington, R.P. Vari, M.J. Weitzman y S.H. Weitzman (1998) Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* **7**, 1577-1587.
- Lee, J.C. (1980) An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatán Peninsula. *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* **67**, 1-79.
- Linder, H.P. (2001) Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* **28**, 169-182.
- Linder, H.P. y D.M. Mann (1998) The phylogeny and biogeography of *Thamnochortus* (Restionaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **128**, 319-357.
- Lundell, C.L. (1934) Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. *Contributions to American Archaeology* **12**, 257-321.
- Millspaugh, C.F. (1895) Contribution to the flora of Yucatán. *Publications Field Museum of Natural History, Botanical Series* **1**, 1-56.
- Olmsted, I. y M. Gómez-Juárez (1996) Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatan Peninsula. *Selbyana* **17**, 58-70.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F. 432 pp.
- Smith, L.B. (1940) Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.* **2**, 95-110.
- Sosa, V., J.S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J.J. Ortiz (1985) Lista florística y sinonimia maya. En: *Etnoflora Yucatanense 1*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán.
- Standley, P.C. (1930) Flora de Yucatán. *Fieldiana Botany* **3**, 157-429.
- Willerslev, E., A.J. Hansen, K.K. Nielsen y H. Adersen (2002) Number of endemic and native plant species in the Galápagos Archipelago in relation to geographical parameters. *Ecography* **25**, 109-119.

CONCLUSIONES

El conocimiento de la distribución de las especies de plantas se ve en gran medida limitado por los sesgos de las colectas de campo. La aplicación de DOMAIN permitió no sólo tener una mejor idea acerca de la distribución de las plantas endémicas en la península, sino también conocer los sitios que potencialmente pueden albergarlos e identificar los factores ambientales que presentan una mayor correlación con la distribución de estas especies.

El estudio de la distribución de las especies endémicas mediante el Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) ha permitido identificar las áreas de endemismo para esta región: Zona secas de Yucatán, Yucatán, El Petén y Belice. El patrón Yucatán es una de las áreas donde se encuentra un mayor número de especies y puede considerarse ambientalmente como uno de los más áridos. El patrón Zonas secas de Yucatán, como su nombre lo indica, constituye también una de las áreas más áridas de la península, pero se caracteriza principalmente por los taxones de distribución restringida y alta especificidad de hábitat. Los patrones del sureste que presentan condiciones contrastantes con las del norte de la península, albergan asimismo a especies de distribución restringida. Podemos concluir que en la península la concentración del elemento endémico corresponde a los sitios más áridos.

La distribución de las especies endémicas en la península parece estar influenciada por los cambios climáticos del Pleistoceno y por las condiciones ambientales actuales. Las condiciones cálidas y secas del norte de Yucatán han representado un sitio propicio para el establecimiento y la especiación de especies afines a ambientes áridos. Con base en los datos disponibles y de acuerdo con los resultados obtenidos, las condiciones ambientales que parecen estar fuertemente relacionadas con la distribución de la riqueza de estas especies y que podrían explicar sus patrones de distribución son la humedad en el suelo y la continentalidad para las distribuciones conocidas, en tanto que para las distribuciones potenciales son la precipitación total anual, la humedad en el suelo, la vegetación, la geología y los suelos. Es evidente que sólo la variable humedad en el suelo parece estar relacionada con ambos tipos de

información. Asimismo, los patrones ambientales analizados en este trabajo coinciden en gran medida con las áreas de distribución.

En cuanto a la conservación de este elemento, a pesar de que la península es una de las regiones con mayor superficie bajo algún régimen de protección, los resultados obtenidos en el presente trabajo señalan la escasa correspondencia entre los sitios de concentración de especies endémicas y las áreas protegidas. Lo anterior no desacredita la participación de las reservas del norte y del sureste, las cuales albergan un número considerable de especies de distribución restringida.

Es importante señalar que la aplicación conjunta de los sistemas de información geográfica, Domain y el Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) constituyen herramientas valiosas para identificar los factores que regulan la distribución de las especies, así como para inferir cuáles han sido los procesos que operan sobre la variabilidad y la evolución de los seres vivos.





CICY

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.