

Informe final* del Proyecto G003
Patrones biogeográficos de las cactáceas columnares de México

Responsable: Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Ecología
Campus Morelia
Dirección: Apartado Postal 27-3 (Xangari), ND, Morelia, Mich, 58089 , México
Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta,
Morelia, Mich, 58190 , México
Correo electrónico: eezcurra@servidor.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel/Fax: 01(43)20 0830
Fecha de inicio: Junio 15, 1995
Fecha de término: Abril 27, 1997
Principales resultados: Base de datos, cartografía, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Ezcurra Real de Azúa, E., 1998. Patrones biogeográficos de las cactáceas columnares de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. G003. México D. F.

Resumen:

El principal objetivo de este estudio fue el análisis de la distribución de la riqueza de especies de las cactáceas columnares de México. Se determinó el grado de asociación entre la riqueza específica y el recambio de especies con variables ambientales, potenciales determinantes de la variación biológica. Los endemismos se analizaron según la regla empírica de Rapoport, que establece un paralelismo entre dos tendencias biogeográficas a gran escala: el rango latitudinal de las especies decrece hacia los trópicos y el número de especies aumenta hacia los trópicos. Se presentaron tres centros de alta diversidad de especies de cactáceas columnares en las zonas áridas y semiáridas del país: hacia el Oeste, la península de Baja California y una zona transicional (holártica-neotropical) sinaloense y hacia el centro-sur del país, una franja en la Depresión del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, extendiéndose hacia la Provincia Oaxaqueña. En estos centros de alta riqueza específica, se ubican los 7 cuadros de residuales positivos, es decir de zonas de extraordinaria riqueza biológica en relación a lo que sería posible esperar, por ejemplo, bajo un modelo de regresión; es decir, son puntos donde en principio convendría dirigir esfuerzos de conservación. Desde el punto de vista del recambio de especies es decir, la b-diversidad - éste es mayor para las cactáceas columnares en las zonas de transición entre grandes unidades naturales; y es particularmente elevado en las regiones del sur del país y en el ltsmo de Tehuantepec. De igual manera, el grado de endemismo, descrito por la curva latitud media vs. rango latitudinal también conocida como "Regla de Rapoport", aumenta sensiblemente hacia el sur de México, y muestra especies altamente endémicas y micro-areales en el triángulo Tehuacán-Balsas-Tehuantepec. De manera que, si los esfuerzos de conservación se dirigen hacia la conservación de especies raras - más que de riqueza de especies en sí misma - estas regiones del sur de México aparecen como de máxima prioridad para la conservación de las cactáceas columnares.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

INTRODUCCIÓN

El principal objetivo del presente estudio fue el análisis de la distribución de la diversidad alfa y beta de las cactáceas columnares de México y de sus endemismos. La diversidad alfa fue definida aquí como la riqueza de especies y la diversidad beta como el recambio de especies a lo largo de gradientes ambientales o entre comunidades o regiones florísticas (Whittaker 1960, 1972, 1977; Magurran 1988; Southwood 1978). Se analizó el grado de asociación entre la riqueza específica y el recambio de especies con variables ambientales, potenciales determinantes de la variación biológica. En particular, se evaluaron factores ambientales directos (media altitudinal, temperatura media anual, evapotranspiración real, etc.) y las variaciones espaciales de estos factores como posibles predictores del recambio de especies. Son escasos los trabajos que abordaron los efectos de factores ambientales sobre algunas medidas de la diversidad beta (Meave 1991, Harrison et al. 1992; Cody 1993; Scheiner & Benaya 1994). Hasta el presente, no se conoce ningún estudio que haya descrito la relación entre el recambio espacial de las especies con el recambio o heterogeneidad espacial de las variables ambientales; es decir que hayan relacionado la diferencia en composición de especies entre dos o más sitios con la diferencia de los valores de las variables ambientales en esos mismos sitios.

El análisis de los endemismos se exploró según la Regla empírica de Rapoport (Rapoport 1982, Stevens 1989). Esta regla establece un paralelismo entre dos tendencias biogeográficas a gran escala: el rango latitudinal de las especies decrece hacia los trópicos y el número de especies aumenta hacia los trópicos.

MÉTODOS

Base de datos

Para los análisis de distribución de la riqueza de especies (distribución de la diversidad alfa) y para los de recambio de especies en el espacio (diversidad beta), contamos con una base de datos de 60 especies de cactáceas columnares con un número total de 2086 registros. Los registros se obtuvieron en diversos herbarios (ARIZ, ASU, B, BCMEX, CAS, DES, ENCB, F, IBUG, MEXU, NY, UC, US, XAL) y de referencias bibliográficas (ver informes de base de datos). Se incluyeron en este análisis referencias geográficas a sitios de colecta encontrados en bibliografía general de cactáceas, como por ejemplo, Britton & Rose (1919-1922), Backeberg (1935, 1958-1962, 1977) y Bravo-Hollis (1978).

Digitalización de variables ambientales

Se digitalizaron las variables ambientales en una escala de 1°X 1°. Del INEGI (1982) se obtuvieron en una escala de 1:1 000 000 las siguientes variables: la temperatura media anual (TMA), la precipitación total anual (PTA) y la heterogeneidad topográfica (SD), el rango altitudinal (RN) y la altitud promedio (MED) a partir de la carta topográfica (Carta n°2). Del Instituto de Geografía (1990) se obtuvieron en una escala de 1:4 000 000 la evapotranspiración real (EVA) y en una escala de 1:8 000 000, las temperaturas máximas (TMAX) y mínimas

(TMIN), la insolación anual (INA) y los días con heladas (HEL). El porcentaje de precipitación que cae en los meses cálidos, de Abril a Septiembre, (PRO) se calculó interpolando los valores de las estaciones meteorológicas publicadas por el INEGI.

Diversidad alfa

La diversidad alfa es considerada en este estudio como el número de especies presentes en un cuadro geográfico de 1°X 1°. En cada uno de los 249 cuadros de 1°X 1° que conforman México, se contaron el número total de especies registradas. En el caso de no encontrarse ningún registro en un determinado cuadro, se asignaba el valor 0.

Densidad de colecta

En cada cuadro de 1°X 1°, se calculó el número de registros totales y se elaboraron dos índices de esfuerzo de colecta: el número de especies dividido el número de registros (SPC) y la inversa de esta relación (número de registros / el número de especies, CSP). Se presenta un mapa de México indicando el esfuerzo de colecta por cuadro mediante la relación CSP (Figura 1).

Diversidad beta

La diversidad beta o el recambio de especies entre cuadros de 1°X 1° se calculó de dos maneras: (a) estimando el recambio a lo largo de gradientes que siguen transectos latitudinales y longitudinales y (b) evaluando para cada cuadro individualmente el recambio de especies entre ese cuadro y sus 8 cuadros vecinos.

Diversidad beta a lo largo de transectos

Para los análisis de transectos, se usaron cuatro medidas de recambio de especies: tres de Whittaker y una de Wilson & Shmida (Magurran 1988, Harrison et al. 1992). Dos medidas, β_{med} y $\beta_{m\acute{a}x}$, fueron calculados a partir de la fórmula original de Whittaker (S/a) -1 para transectos de distinto tamaño, según Harrison et al. 1992 (S es la diversidad regional o el número total de especies en el transecto y a es la diversidad alfa media o el número promedio de especies en el transecto). En el caso de β_{med} , a es la riqueza promedio y en el caso de $\beta_{m\acute{a}x}$, a es el valor máximo de la diversidad alfa en todos los cuadros de un transecto. La tercer medida de Whittaker es $\beta_w = k / \ln 2$, en la cual k es un parámetro derivado de una función exponencial negativa $S = e^{-kx}$ que predice como la similitud entre cuadros (S) disminuye con la distancia (x) a lo largo de un transecto (Whittaker 1972). La similitud se calculó usando el índice de Jaccard (Whittaker 1960, 1972; Pielou 1979; Wilson et al. 1983). La medida resultante de beta, β_w , se da en cambios medios de diversidad por unidad de distancia.

La medida de Wilson & Shmida, corregida por el tamaño del transecto, resultó $\beta_{sh} = (g + 1) / [2\alpha(n-1)]$, en la cual g es el número acumulado de especies que se ganan a lo largo de un

transecto, l es el número acumulado de especies que se pierden, α es el número promedio de especies por cuadro y n es el número de cuadros en el transecto.

β_{sh} mide para todo el transecto el cambio medio relativo entre cuadros adyacentes (Wilson & Shmida 1984; Shmida & Wilson 1985).

Diversidad beta en cuadros individuales

Para este análisis, calculamos la similitud entre cada cuadro y sus ocho vecinos adyacentes por medio del índice de Wilson & Shmida ($\beta_{sh} = (g + l) / 2\alpha$) presentado en la sección anterior). En este caso, g es el número de especies presentes en el cuadro vecino pero ausente en el cuadro central, l es el número de especies presentes en el cuadro central pero ausentes en el vecino y α es la riqueza de especies promedio en ambos cuadros. La diversidad β de un cuadro (β_q) es el promedio de los n valores de recambio florístico con los cuadros vecinos, donde $0 < n \leq 8$ es el número de vecinos con especies presentes. Los valores resultantes de β_q fueron mapeados en tres categorías: cuadros con alta diversidad beta (0.661-1.0), cuadros con diversidad beta intermedia (0.331-0.66) y cuadros con baja diversidad beta (0-0.33).

Diversidad alfa y beta en relación a los predictores ambientales

Diversidad alfa y los predictores ambientales

Se usaron modelos de regresión (McCullagh et al. 1983) para identificar los mejores predictores ambientales. Se relacionaron las variables ambientales y la riqueza específica de cada cuadro. Se incorporó la densidad de colecta como posible predictor y se mapearon los residuales de los modelos de regresión.

Diversidad beta y los predictores ambientales

Se estimó la heterogeneidad espacial de las variables climáticas y topográficas (descritas en **Digitalización de las variables ambientales**) calculando (a) la media y la varianza de cada variable entre los cuadros de los transectos latitudinales y longitudinales y (b) la varianza entre el valor de la variable ambiental de cada cuadro y los valores de los ocho cuadros vecinos. Para el análisis de transectos, se hizo una regresión de la media y la varianza de cada variable ambiental en el transecto (variables independientes) con los distintos estimados de la diversidad beta ($\beta_{m\acute{a}x}$, β_{med} , β_w y β_{sh}) para ese determinado transecto. Para el análisis de cuadros individuales, se hicieron regresiones de los valores de la variable ambiental en un cuadro particular y de la variación espacial de esa variable con la diversidad beta de ese cuadro (β_q). En el análisis de cuadros y en el de transectos, la densidad de colecta y la variación espacial de ésta fueron incorporados como posibles predictores.

Endemismos según la Regla Rapoport

Se calcularon el rango latitudinal, el rango longitudinal, la latitud media y el área de distribución de cada especie. Para obtener una serie de puntos que cumplan ciertos criterios estadísticos de la regresión (por ejemplo, puntos totalmente independientes) fue necesario agrupar las especies en grupos de 5. Para cada uno de estos grupos, se calculó, como variable independiente, la latitud media del grupo como el promedio de las latitudes medias de cada especie del grupo y como variables dependientes, el rango latitudinal medio, el rango longitudinal medio, el área de distribución media y la desviación estándar de estos últimos valores. Para cada latitud, se estimó el ancho continental promedio y la heterogeneidad de hábitat. Esta dos variables se incluyeron en los modelos de regresión como variables independientes.

Con modelos de regresión log-lineales, se hizo una regresión entre la riqueza de especies por cuadro y la latitud, a fin de poner a prueba si existe una tendencia latitudinal en la riqueza de especies.

RESULTADOS

Diversidad alfa y densidad de colecta

Se presentan tres centros de alta diversidad de especies de cactáceas columnares en las zonas áridas y semi-áridas del país: hacia el Oeste, (a) la península de Baja California y (b) una zona transicional (holártica-neotropical) sinaloense y hacia el centro-sur del país, una franja en la Depresión del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, extendiéndose hacia la Provincia Oaxaqueña (Figura 2). A pesar de que la mayor parte del país ha sido escasamente colectado, en estos centros de alta diversidad, se encuentran algunos cuadros con alta (7-10) y media (4-6.99) densidad de colecta (relación número de registros / número de especies) (Figura 1).

Las zonas de menor densidad de especies se ubican (a) hacia el centro-norte del país: en la planicie costera del NE hacia el Golfo de México (sur de Tamaulipas y Veracruz) y en parte de la Altiplanicie central; correspondiente a los desiertos de Sonora y Chihuahua y (b) en el sur del país, en las regiones de Yucatán, Chiapas y Campeche, que incluyen selvas altas, semi-decíduas y bosques de niebla. En general, las zonas de baja densidad de especies coinciden con las de baja densidad de colecta (Figuras 1 y 2).

Diversidad alfa y los predictores ambientales

Los mejores predictores ambientales fueron una variable climática, el número de días con heladas (HEL) y una variable topográfica, la heterogeneidad altitudinal (SD). Si bien estos predictores ambientales explican un porcentaje bajo de la varianza total ($r^2=0.13$ y $r^2=0.12$, respectivamente) son ambos altamente significativos ($P=0.001$). A menor número de heladas al año y a mayor heterogeneidad topográfica, la riqueza específica aumenta (Cuadro 1). El esfuerzo de colecta, como SPC, resultó un predictor de baja varianza explicada ($r^2=0.06$) y entró en el tercer lugar, en el modelo de regresión.

Residuales

En la figura 3 se pueden observar 7 cuadros de residuales positivos. En estos cuadros la diversidad de especies es mayor que la descrita por el modelo de regresión. Estos cuadros se ubican en la región de Tehuacán-Cuicatlán hacia Oaxaca y en la frontera de los estados de Sonora y Sinaloa coincidiendo con algunos sitios de alta densidad de especies. No se encontraron residuales negativos significativos.

Diversidad beta

Diversidad beta en cuadros individuales

La mayor proporción de cuadros en los cuales se calculó la diversidad beta presentan valores intermedios de recambio de especies (Figura 4). Estos cuadros conforman una franja del centro-norte del país entre las latitudes 24°N y 16°N y otros se ubican en el desierto de Sonora y en el norte de Sinaloa. En la franja central del país se observan dos cuadros de alta diversidad beta: uno, ubicado en la intersección de tres estados (Guerrero, Estado de México y Morelos) en el cual confluyen varios tipos de vegetación (bosque de pino-encino, pastizal semi-desértico y mezquital).y otro hacia el Golfo de México, en la selva alta. Este último cuadro de alta diversidad beta podría interpretarse como un artefacto de la ubicación de borde.

En el tercer cuadro, hacia el Sur del país, confluyen tres provincias ecogeográficas (Provincia de las Sierras del Sur de Chiapas, Provincia Sierras Orientales y Provincia Llanura Costera Veracruzana). Sin embargo, el valor alto de diversidad beta de este cuadro podría deberse a un efecto de borde dado que no se han reportado especies en algunos de los cuadros vecinos.

La península de Baja California y una zona de la región costera del norte del Golfo de California presentan los cuadros con la diversidad beta más baja.

Predictores ambientales de la diversidad beta en cuadros individuales

Ni la densidad de colecta (SPC o CSP) ni su variación espacial presentaron una asociación significativa con la diversidad beta de los cuadros individuales. Los mejores predictores resultaron ser valores absolutos de las variables en los cuadros y no, la variación espacial de estos valores (Cuadro 2). La evapotranspiración real (EVA) explicó un 42% de la varianza total pero la proporción de lluvias en los meses cálidos (PRO), aunque significativa, sólo explicó un 6%. La relación diversidad beta y predictores fue positiva, es decir, a mayor evapotranspiración real y a mayor proporción de lluvias en los meses cálidos, el recambio de especies fue más alto.

Diversidad beta en transectos

Para la estimación de β_w , en todos los transectos, el ajuste no-lineal al modelo exponencial de Whittaker fue altamente significativo. Los residuales se ajustaron a los supuestos de independencia y de azar (Draper & Smith 1981, Figura 5). Ni la colecta ni la variación espacial en la colecta, fueron buenos predictores del recambio de especies en los transectos longitudinales y latitudinales. La riqueza de especies tampoco resultó una variable significativa en ningún modelo de regresión.

Transectos latitudinales

Diferentes predictores resultaron de los análisis de regresión con la diversidad beta, calculada como β_w , β_{Sh} , β_{med} y $\beta_{m\acute{a}x}$. (Cuadro 3). Dos medidas de Whittaker, β_w y $\beta_{m\acute{a}x}$ presentaron como mejor predictor una variable topográfica (la heterogeneidad topográfica y la variación en la media altitudinal, respectivamente). β_{med} se encontró significativa y negativamente asociado a la proporción de lluvias en los meses cálidos. En transectos con mayor proporción de lluvias, el recambio de especies fue menor. El mejor predictor de β_{Sh} fue una variable térmica, la media de las temperaturas mínimas en el transecto. El recambio de especies fue mayor en transectos con las temperaturas mínimas más altas.

Transectos longitudinales

Los mejores predictores de beta (β_w , β_{Sh} , β_{med} y $\beta_{m\acute{a}x}$) fueron algún índice de la variación espacial de las variables ambientales en el transecto y no los valores medios de estas variables en el transecto (Cuadro 3). Cabe señalar que el mejor predictor de β_w y de β_{Sh} fue la variación en la temperatura media anual ($r^2 = 0.38$, $p=0.013$ y $r^2 = 0.30$, $p=0.009$, respectivamente). Este resultado puede ser bastante sorprendente dado que β_w y β_{Sh} describen distintos tipos de recambio. β_{Sh} enfatiza el recambio de especies a nivel local y los efectos de la heterogeneidad ambiental a corta distancia. β_w analiza el recambio a lo largo de distancias extensas reflejando más el efecto de la amplitud de distribución de las especies en el gremio.

Los mejores predictores de $\beta_{m\acute{a}x}$, β_w y β_{Sh} , fueron variables térmicas (temperatura mínima anual o temperatura media anual) o relacionadas con la temperatura, como es en el caso de β_{med} , una variable topográfica, la variación en la media altitudinal (Cuadro 3).

Para todas las betas ($\beta_{m\acute{a}x}$, β_w , β_{Sh} y β_{med}), la relación entre el recambio de especies y las variables ambientales fue positiva. Se observó un recambio de especies más alto en transectos donde la variación en la temperatura media anual o en la media altitudinal, y la temperatura mínima anual fueron mayores.

Endemismos según la Regla Rapoport

El rango latitudinal medio se correlacionó significativamente con la latitud media ($r = 0.91$, $P = 0.00004$, fig. 6) y con el ancho medio continental ($r = 0.57$, $P = 0.05$). Además el área de distribución media de las especies y el rango longitudinal medio se correlacionaron significativamente con la latitud y el ancho del continente ($r = 0.89$, $P = 0.0001$ y $r = 0.87$, $P =$

0.0002 para el área de distribución con la latitud y el ancho continental y $r = 0.60$, $P = 0.04$ y $r = 0.63$, $P = 0.003$ para el rango longitudinal con las mismas variables).

Se observó una relación significativa inversa entre la riqueza de especies y la latitud ($r^2 = 0.20$, $P < 0.0001$) concluyendo que la riqueza de especies disminuye al aumentar la latitud. (fig.7).

Identificación de prioridades para la conservación.

La riqueza de especies de cactáceas columnares en México muestra máximos valores en la región de Tehuacán-Cuicatlán, en Tehuantepec, Oaxaca, y en la Depresión del Balsas. Secundariamente, existen áreas de alta biodiversidad en las selvas secas de la región del Río Mayo y la Sierra de Álamos al sur del Estado de Sonora, en la península de Baja California, y en el corredor seco que corre al oeste de la Sierra Madre Oriental, en los piedemontes de Puebla, Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León (Figura 2).

De mayor interés que la riqueza de especies es la distribución de "puntos calientes" (*hot-spots*) de diversidad biológica, identificados en este estudio como cuadros donde los residuales de los modelos de regresión fueron significativamente positivos (Figura 3). Los puntos de residuales positivos corresponden con áreas donde la riqueza de especies es extraordinaria en relación a lo que sería posible esperar bajo un criterio estadístico estricto; es decir, son puntos donde en principio convendría dirigir esfuerzos de conservación. Estos puntos coinciden muy bien con las regiones de Tehuacán-Cuicatlán, la Depresión del Balsas, el altiplano oaxaqueño, y la zona de Tehuantepec, al sur del país, y el área de selvas secas del sur de Sonora al norte, incluyendo la Sierra de Álamos y las serranías sonorenses ricas en elementos del matorral tropical sinaloense. Es interesante notar que esta zona de Sonora, donde el Desierto Sonorense se encuentra con las selvas secas del trópico, ha sido destacada por varios autores (e.g. H.S. Gentry, *Rio Mayo Plants*; Paul Martin, *The Secret Forest*) como un área de inmensa importancia para la conservación.

Desde el punto de vista del recambio de especies — es decir, la β -diversidad — éste es mayor para las cactáceas columnares en las zonas de transición entre grandes unidades naturales; y es particularmente elevado en las regiones del sur del país y en el Istmo de Tehuantepec (Figura 4). De igual manera, el grado de endemismo, descrito por la curva latitud media vs. rango latitudinal también conocida como "Regla de Rapoport", aumenta sensiblemente hacia el sur de México, y muestra especies altamente endémicas y micro-areales en el triángulo Tehuacán-Balsas-Tehuantepec. De manera que, si los esfuerzos de conservación se dirigen hacia la conservación de especies raras — más que de riqueza de especies en sí misma — estas regiones del sur de México aparecen como de máxima prioridad para la conservación de las cactáceas columnares.

CONCLUSIONES

1.- Los cuadros de alta riqueza específica no coinciden con los cuadros de alto recambio de especies. Sin embargo, casi todos los cuadros de alto esfuerzo de colecta (excepto uno) se encuentran en zonas de alta diversidad alfa. Esto nos haría suponer que los cuadros de alto recambio de especies podrían ser resultado de sesgos en la colecta (cuadros de baja densidad de colecta; Harrison et al. 1992; Prendergast et al. 1993a).

Aunque los cuadros de alto recambio de especies corresponden a zonas transicionales de vegetación, al presentar una baja diversidad alfa y especies no incluidas en la categoría de raras o en peligro de extinción (por el Department of the Environment, 1994 o por el Diario Oficial de la Federación, 1994), en principio, no estarían sujetos, a ninguna prioridad de conservación.

2.- La densidad de colecta estuvo significativamente asociada a la riqueza de especies pero muy débilmente a la diversidad beta. Se podría concluir que las diferentes medidas de la diversidad beta son menos sensibles estadísticamente a los sesgos de colecta que las medidas de la diversidad alfa. Sin duda, un análisis más preciso de los sesgos en la colecta y de su potencial efecto en la diversidad alfa y beta podría llevarse a cabo con los modelos de funciones de acumulación de especies publicados por Soberón & Llorente (1993) o con las técnicas de corrección de Prendergast et al. (1993b).

3.- Es interesante notar, tanto para la riqueza de especies como para el recambio de especies en transectos latitudinales y longitudinales, los mejores predictores estuvieron altamente asociados a variables térmicas o relacionadas con la temperatura (como las variables topográficas). La literatura abunda en referencias que documentan la alta sensibilidad de las cactáceas columnares a las bajas temperaturas (Nobel 1981, 1982; Gibson & Nobel 1986). Sin embargo, el mejor predictor de la diversidad beta calculada en cuadros individuales, la evapotranspiración real, no es compartido por ninguna otra medida de diversidad. β_q , para las cactáceas columnares de México, es muy sensible estadísticamente a un índice de aridez y a otro de estacionalidad de las lluvias (la proporción de lluvias que caen en los meses cálidos). Dado que β_q describe un recambio más local que cualquiera de las medidas de beta en los transectos y dada la distribución de la evapotranspiración real en México, era esperable que su mejor predictor no coincidiera con los mejores predictores de la diversidad beta en transectos.

4.- De las medidas de Whittaker ($\beta_{m\acute{a}x}$, β_w y β_{med}), β_w es sin duda la medida más confiable para describir cambios a distancias mayores que las locales. Esto se justifica porque (1) el ajuste de los datos al modelo exponencial negativo de Whittaker fue altamente significativo y (2) como k es un parámetro de la regresión, se puede calcular un error estándar para β_w , derivado de k .

5.- La diversidad beta en transectos longitudinales se relacionó principalmente con la variación en las variables ambientales dentro del transecto. En los transectos latitudinales, el recambio de especies se relacionó tanto con las medias como con la variación de las variables ambientales en los transectos. Es probable que este resultado este relacionado también con la distribución de las variables ambientales en México. Los transectos longitudinales, que corren de Norte a Sur atraviesan un número mayor de climas, en particular de temperaturas, que los transectos que corren de Este a Oeste. Por lo tanto, la variación climática presente en los primeros transectos es

mayor que en los segundos y el recambio de especies se correlacionó significativamente con estas variaciones.

6.- La diversidad beta está influenciada por dos grandes grupos de factores: las características del hábitat o del medio ambiente y las características de las especies.

En este trabajo, sólo hemos analizado las características del hábitat en relación a la riqueza de especies y al recambio ambiental. No hemos evaluado directamente ni los factores históricos ni las características de las especies como tipos de polinización y de dispersión que afectan los patrones de diversidad en general.

7.- Desde el punto de vista de la riqueza de especies, existen en México dos grandes "*hot-spots*" de diversidad de cactáceas columnares: éstos son el triángulo Tehuacán-Depresión del Balsas-Tehuantepec, al sur del país, y la Sierra de Álamos junto con el valle del Río Mayo en el Estado de Sonora, al norte. Los esfuerzos orientados a la protección y conservación de cactáceas columnares deberían considerar estas dos áreas como prioritarias para el establecimiento de áreas protegidas.

8.- Desde el punto de vista de la diversidad β y del grado de microendemismo (rareza biogeográfica), el mismo triángulo Tehuacán-Depresión del Balsas-Tehuantepec mencionado en el punto anterior aparece como el área de más importancia para la conservación.

BIBLIOGRAFÍA

- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. vol I. 2a. Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 743 pp.
- Backeberg, C. & Knuth, F. 1935. *Kaktus-ABC*. Denmark
- Backeberg, C. 1958-1962. *Die Cactaceae*. 6 Bände. Fischer Verlag, Jena
- Backeberg, C. 1977. *Cactus-lexicon (1966-1973)*. Blandford Press. Poole. Dorset
- Britton N. L. & Rose J. N. 1919-1922. *The Cactaceae I-IV*, Carnegie Institution, Washington.
- Cody, M. L. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia in Species diversity In: Ricklefs, R. & Schluter, D.(eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, pp.147-158. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Department of the Environment. 1994. CITES Guide to Plants in Trade. B. Mathew (ed.). Royal Botanical Gardens. Kew. England.
- Draper, N. R. & Smith, H. 1981. *Applied Regression Analysis*, 2nd ed. Wiley & Sons, New York, NY.
- Gentry, H. S. 1942. Rio Mayo plants: study of the flora and vegetation of the Valley of the Rio Mayo, Sonora. Carnegie Institution of Washington Publication 527. Washington D.C.
- Gibson, A. C. & Nobel, P. S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, London, England.
- Harrison, S., Ross, S. J. & Lawton, J. H. 1992. β diversity on geographic gradients in Britain. *J. of Anim. Ecol.* 61: 151-158.

- INEGI (1982) *Atlas Nacional del Medio Físico*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Secretaría de Programación y Presupuesto. México. 224 pp.
- Instituto de Geografía (1990). *Atlas Nacional de México*. vol II. Instituto de Geografía. Universidad Autónoma de México.
- Diario Oficial. 1994. NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establecen especificaciones para su protección. Tomo CDLXXXVIII. No. 10.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. 1989. *Generalized Linear Models*, 2nd. ed. Chapman and Hall, London.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Martin, P. 1995. *The Secret Forest*. Albuquerque. New Mexico.
- Meave, J. A. 1991. Maintenance of tropical rain forest plant diversity in riparian forests of tropical savannas. Ph.D. Thesis. York University. Toronto. Ontario. Canada.
- Nobel, P. S. 1981. Influence of freezing temperatures on a cactus, *Coryphanta vivipara*. *Oecologia* 48: 194-198.
- Nobel, P. S. 1982. Low temperature tolerance and cold hardening of cacti. *Ecology* 63: 1650-1656.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography*, Wiley & Sons, NY.
- Prendergast, J. R., R.M. Quinn, J.H. Lawton, B.C. Eversham & D.W. Gibbons. 1993a. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365: 335-337

- Prendergast, J. R., S. N. Wood, J.H. Lawton & B.C. Eversham. 1993b. Correcting for variation in recording effort in analyses of diversity hotspots. *Biodiversity Letters* 1: 39-53
- Scheiner, S. M. & Rey-Benayas, J. M. 1994. Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* 8: 1-18.
- Shmida, A. & Wilson, M. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Soberón, J. & Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7: 480-488.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall. London.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-256.
- Rapoport, E. H. 1982. *Aerography:geographical strategies of species*. Trans. B. Drausal. Voll. Pergamon, New York.
- Whittaker, R. M. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker, R. M. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R. M. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- Wilson, M. & Mohler, C. L. 1983. Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio* 54: 129-141.
- Wilson, M. & Shmida, A. 1984. Measuring ? diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 1055-1064.

PIE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de México mostrando zonas de baja (1-3.99), intermedia (4-6.99) y alta (7-10) densidad de colecta (relación colecta / número de especies). Los espacios blancos corresponden a colecta cero.

Figura 2. Mapa de la riqueza de especies columnares de México.

Figura 3. Mapa de residuales positivos, resultado del modelo de regresión de la riqueza de especies.

Figura 4. Mapa de México describiendo áreas de baja (0-0.33), intermedia (0.331-0.66) y alta (0.661-1.0) diversidad beta en cuadros individuales. Cuadros con menos de tres especies no fueron incluidos en los análisis.

Figura 5. Puntos de similitud vs. distancia entre cuadros y el ajuste exponencial negativo del modelo de Whittaker para dos transectos: A) un transecto latitudinal y B) un transecto longitudinal en México ($r^2 = 0.6164$, $P < 0.001$ y $r^2 = 0.61$, $P < 0.001$). Se presentan dos de los transectos con mayor número de especies totales.

Figura 6. Relación entre la latitud media y el rango latitudinal medio para grupos de 5 especies. Se indica la línea de regresión.

Figura 7. Relación entre la latitud y la riqueza de especies para cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$.

Proyecto G003:

Patrones biogeográficos de las cactáceas
columnares de México

Cuadro 1. Predictores de la riqueza de especies.

Predictor	Símbolo	r^2	Signo	P
Número de días con heladas al año	HEL	0.13	- "	0.001
Heterogeneidad topográfica	SD	0.12	+	0.001
Inversa del esfuerzo de colecta	SPC	0.06	+	0.002
Total		0.31		

Cuadro 2. Predictores del recambio de especies en cuadros individuales.

Predictor	Símbolo	r^2	Signo	P
Evapotranspiración real media	EVA	0.42	+	<0.001
Variación en la temperatura mínima anual	PRO	0.06	+	0.016
Total		0.48		

Cuadro 3. Predictores del recambio de especies en transectos latitudinales (fila) y longitudinales (columna).

Variable dependiente	Transecto Fila				Transecto columna			
	Predictor	r^2	Signo	P	Predictor	r^2	Signo	P
β_{Sh}	TMIN	0.49	+	0.002	TMA*	0.29	+	0.009
β_{Med}	PRO*	0.38	-	0.008	MED*	0.37	+	0.002
β_{Max}	MED*	0.38	+	0.001	TMIN*	0.30	+	0.009
β_{Wh}	SD	0.80	+	<0.001	TMA*	0.38	+	0.013

Nota: El signo * de algunas variables describen la variación en el transecto de las variables señaladas.













