




Casa abierta al tiempo

Universidad Autónoma Metropolitana

Unidad Iztapalapa

**Análisis biogeográfico de la distribución conocida y potencial de
cuatro taxa del género *Prosopis* L. (Leguminosae-Mimosoideae)
en xico**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN BIOLOGÍA
PRESENTA

Biól. Azucena Ramírez Martínez

Director de tesis: Dr. Noé Manuel Montaña Arias (UAM-Iztapalapa)
Asesores: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde (UAM-Iztapalapa)
M. en C. Genaro Montaña Arias (FES-Zaragoza, UNAM)

México D.F., noviembre del 2015

**La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al
Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT**

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de Biosistemática de Leguminosas, Área de Botánica, Departamento de Biología, de la UAM-Iztapalapa (UAM-I) y en la Unidad Multidisciplinaria de Investigación Experimental Zaragoza (UMIEZ), de la Facultad de Estudios Superiores (FES)-Zaragoza, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), bajo la tutoría de:

Dr. Noé Manuel Montaña Arias (Director, Departamento de Biología, UAM-I)

Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde (Asesora, Departamento de Biología, UAM-I)

M. en C. Genaro Montaña Arias (Asesor, UMIEZ, FES-Zaragoza, UNAM)

Forma sugerida para citar esta tesis:

Ramírez-Martínez A. 2015. Análisis biogeográfico de la distribución conocida y potencial de cuatro taxa del género *Prosopis* L. (Leguminosae-Mimosoideae) en México. **Tesis de Maestría.** Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. Distrito Federal (92 pp).

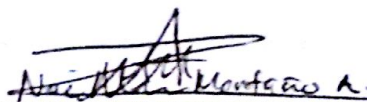
El Jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud,
de la Unidad Iztapalapa, aprobó la tesis que presentó

Biól. Azucena Ramírez Martínez

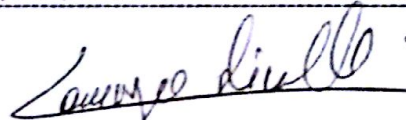
El día 19 de noviembre del 2015

Comité Tutoral y Síno

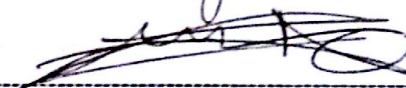
Director de Tesis: Dr. Noé Manuel Montaña Arias



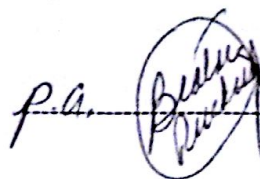
Asesora Interna: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde



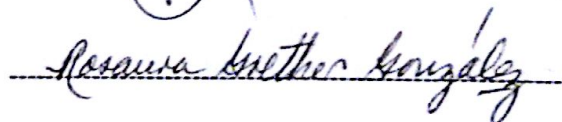
Asesor Externo: M. en C. Genaro Montaña Arias



Sinodal: Dr. David Nahum Espinosa Organista



Sinodal: Dra. Rosaura Grether González



DEDICATORIA

A mis padres

Isabel Martínez Flores y Mario Ramírez Ontiveros, gracias por su cariño, pero principalmente por el apoyo incondicional y el esfuerzo, ambos conjuntamente me han permitido lograr este objetivo.

A mis hermanos

F. Haydee y J. Alberto, por sus consejos, paciencia y apoyo. Este logro también es de ustedes.

A mis sobrinos

Mario y Valentina, porque cuando llegaba a casa, ellos me hacían sonreír y encontrar un motivo más para continuar.

A mis amigos y amigas

Laura, Eduardo, Jessica, Claudia, Susana y Erika, por su cariño y apoyo en todo momento; gracias por todo lo que hemos aprendido juntos y por todas las alegrías compartidas.

A Armando Rosas

Por ser mi acompañante en este camino y, seguramente, en muchos más; gracias por darme aliento en cada momento difícil y hacerme saber que siempre se puede lograr lo que uno se propone con dedicación y empeño.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mi Maestría (CVU/ Becario: 479731/283805).

A la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, por el apoyo, estancia y formación académica en el Posgrado de la Maestría en Biología.

A la Comisión de la Maestría en Biología, particularmente al Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando (Coordinador), del Departamento de Biología, de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, por brindarme apoyo logístico durante mi permanencia en el posgrado.

Al Dr. Noé Manuel Montaña Arias, Director de esta tesis, por su apoyo incondicional durante el desarrollo del proyecto, su paciencia, espíritu de enseñanza y disposición; así como por sus valiosas aportaciones que me permitieron culminar este trabajo. Me encuentro profundamente agradecida por su amistad, y por todos y cada uno de los consejos brindados para mi desarrollo profesional.

A mis asesores de tesis, la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde y el M. en C. Genaro Montaña Arias, por sus correcciones y tiempo. A la Dra. Camargo, agradezco los comentarios y correcciones que mejoraron esta tesis. Al M. en C. Montaña, por toda su ayuda desde el comienzo de este trabajo, por su apoyo técnico y tiempo para realizar los modelos y el análisis en la Unidad Multidisciplinaria de Investigación Experimental Zaragoza.

A los Doctores Rosaura Grether González y David Nahum Espinosa Organista, por su valiosa participación como sinodales de mi examen de Maestría, su tiempo, comentarios y sus importantes observaciones, que sin duda permitieron mejorar la versión final de esta tesis.

Asimismo, agradezco al M. en C. Genaro Montaña Arias y al Dr. David Nahum Espinosa Organista, por impartirme el curso “Sistemas de Información Geográfica”, así como por sus valiosos comentarios y tiempo invertido.

A la Dra. Claudia Ballesteros Barrera, le agradezco la impartición del curso “Cambio Climático: Modelos y proyecciones”, sus comentarios y el tiempo dedicado a discutir ideas.

A la Dra. Rosaura Grether González, por todo su apoyo y asesoría en la identificación y validación taxonómica de los ejemplares de herbario de los taxa estudiados en este trabajo; así como por enseñarme y guiarme en el reconocimiento taxonómico de los taxa de *Prosopis* y prestarme literatura referente al tema de estudio.

Al inicio de la presente tesis, los comentarios, observaciones y críticas del Dr. Enrique Martínez Mayer, fueron esenciales para definir la dirección de esta tesis.

El apoyo del Biól. Gilberto Hernández Cárdenas con literatura para el uso de los sistemas de información geográfica y la evaluación de la autocorrelación espacial, fue importante para el desarrollo de esta tesis. Asimismo, al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, quien asistió a mis tutorales, agradezco su apoyo durante la realización de esta tesis. Un especial reconocimiento a la Dra. Rosalva García Sánchez, por sus importantes observaciones a esta investigación, aportando sus valiosos conocimientos sobre el mezquite.

A mis maestros, por sus excelentes cátedras: Ma. del Rocío Zarate Hernández, Alejandra Serrato Díaz, Cecilia L. Jiménez Sierra, Isaías H. Salgado Ugarte, Adolfo Espejo Serna, Pedro Luis Valverde Padilla, José Alejandro Zavala Hurtado y Javier García Cruz. Asimismo, al Dr. Abel Sentíes Granados y a la Dra. Beatriz Rendón Aguilar, les agradezco sus comentarios durante el desarrollo esta tesis como parte de la Comisión de la Maestría en Biología.

A mis amigos Eduardo Chimal, Laura Guzmán, Claudia Peralta, Anahid Márquez, Jessica Miguel, Susana Adriana Montaña Arias y Martha Ramírez, por las diferentes discusiones académicas sobre los modelos de distribución y las ideas expresadas en esta tesis.

Agradezco a los Doctores Octavio Rojas, Ángela Cuervo, Juan Luis Parra y Enrique Martínez-Meyer, por sus clases en el curso “Modelado de nicho ecológico” y por sus comentarios, sugerencias y críticas para la elaboración del Modelo de dispersión del mezquite en México.

Finalmente, agradezco profundamente también a las siguientes personas, herbarios e instituciones, por todo el apoyo logístico que facilitó la consulta de ejemplares y, en algunos casos, de las bases de datos. A la Dra. Hilda Flores Olvera, del Herbario Nacional (MEXU); al M. en C. Ramiro Cruz Durán, del Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), ambos de la UNAM; a la Dra. María del Socorro Gonzáles Elizondo, del Herbario Regional de Durango (CIIDIR-IPN), del Instituto Politécnico Nacional; a la M. en C. Ana Rosa López Ferrari, del Herbario Metropolitano (UAMIZ), de la UAM-I; a la Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas y al Dr. Luis Hernández del Herbario QMEX, de la Facultad de Ciencias Naturales, de la Universidad Autónoma de Querétaro; al Dr. Sergio Zamudio, del Herbario del Centro Regional del Bajío (IEB-INECOL), del Instituto de Ecología, A.C.; y a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por facilitar la consulta de la base de datos de *Prosopis*, como parte del Proyecto JM050: “Modelación de la distribución real y potencial de especies de dos géneros de Mimosoideae: *Mimosa* y *Prosopis* (Leguminosae) en México”, bajo la responsabilidad de la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde y el Dr. Noé Manuel Montaña Arias.

RESUMEN

En México, *Prosopis* se ha estudiado esencialmente desde una perspectiva taxonómica, biológica, ecológica y cultural; pero el conocimiento de su distribución es limitado, ya que solo se ha documentado a través de estudios florísticos, geográficos regionales y, prácticamente, se desconoce su historia biogeográfica en el país. Los objetivos de este estudio fueron *i*) Determinar la distribución conocida y potencial de cuatro taxa de *Prosopis*: *P. glandulosa* Torr. var. *glandulosa*., *P. glandulosa* Torr. var. *torreyana* (L.D. Benson) M.C. Johnst., *P. juliflora* (Sw.) DC., y *P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst., y *ii*) Realizar un análisis biogeográfico y reconocer las posibles rutas de su dispersión en México. Se depuró y validó la información obtenida de colecciones (herbarios) y bases de datos biológicos, para conformar una base de datos final con 585 registros. Para cada taxon, se obtuvo la distribución conocida con ArcMap, y se modeló su distribución potencial con el algoritmo MaxEnt y las 19 coberturas climáticas de WorldClim, tanto actuales como al Holoceno Medio. Mediante ArcMap se realizó la multiplicación de los mapas de distribución potencial para detectar relaciones de área entre los taxa. Se elaboró el perfil bioclimático de cada taxon a partir de las 19 coberturas de WorldClim, y de las de clima y vegetación para México. Mediante el índice de Jackknife y correlaciones de *r*-Pearson, se seleccionaron las variables climáticas que mejor determinan la distribución potencial de cada taxon. La distribución conocida y potencial reveló que *P. glandulosa* var. *glandulosa* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, se localizan en el Altiplano Norte y Sur, *P. juliflora* en la Costa del Pacífico; mientras que *P. laevigata* se distribuye desde el Altiplano Sur hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. La distribución de *P. juliflora* fue definida mayormente por variables de precipitación; mientras que las variables asociadas a la temperatura determinaron la distribución de los otros tres taxa. La temperatura y precipitación promedio para los taxa fueron: 18°C y 394 mm para *P. glandulosa* var. *glandulosa*; 19°C y 324 mm para *P. glandulosa* var. *torreyana*; 27°C y 912 mm para *P. juliflora*; 19°C y 568 mm en el caso de *P. laevigata*. En el Altiplano Sur, se detectó alelopatría entre ambas variedades de *P. glandulosa* y *P. laevigata*, pero en el Altiplano Norte, ambas variedades de *P. glandulosa*, presentaron homopatría. Entre *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. juliflora* se detectó parapatría en Baja California, y alelopatría en la Provincia Sonorense. *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*, presentaron una área probable de coincidencia en la provincia de Oaxaca. Por su parte, el área potencial en el presente y al Holoceno Medio indicó dos probables rutas para su dispersión a partir del Istmo de Tehuantepec: *i*) Hacia el Centro y Norte del país, y *ii*) Por la Costa del Pacífico hasta el Sur de Sonora y Baja California. Asimismo, la modelación al Holoceno Medio, apoya la hipótesis de que, al menos, los cuatro taxa pudieron dispersarse, de Sur a Norte en México y que la primera ruta de dispersión, explica la distribución de tres de los cuatro taxa estudiados.

Palabras clave: Biogeografía, Dispersión, Leguminosas, Mezquites, Modelos de Distribución.

ABSTRACT

In Mexico, *Prosopis* has been studied mainly from the taxonomical, biological, ecological and cultural perspectives; whereas its distribution is limited to regional-geographic and floristic studies, restricting its biogeographic knowledge. The objectives of this study were to *i)* Determine the current and potential distribution of four taxa of *Prosopis*: *P. glandulosa* Torr. var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana* (L.D. Benson) M.C. Johnst., *P. juliflora* (Sw.) DC., and *P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst., and *ii)* Analyze their biogeography to identify their possible routes of dispersion in Mexico. The information obtained from biological collections (herbarium) and databases, was depurated and validated to obtain a final database with 585 records. Current distribution was obtained using ArcMap, while the potential distribution was modeled using MaxEnt algorithm, and the 19 climate layers for current-time and Middle Holocene obtained from WorldClim. Using ArcMap, the potential distribution maps were multiplied to obtain area relationships among taxa. A bioclimatic profile of each taxon was obtained using WorldClim layers, as well as layers of climate-and-vegetation from Mexico. The climate layers that best determined the potential distribution of each taxon were selected with the Jackknife Index and *r*-Pearson correlations. Current and potential distributions revealed that *P. glandulosa* var. *glandulosa* and *P. glandulosa* var. *torreyana* are located in the Mexican Plateau, and *P. juliflora* occurs in the Pacific Coast; whereas *P. laevigata* occurs from the Southern Plateau to the Valley of Tehuacan-Cuicatlan. The distribution of *P. juliflora* was mostly defined by variables of precipitation; whilst the variables associated to temperature explained the distribution of the other taxa. Mean temperature and precipitation for each taxon were: 18°C and 394 mm to *P. glandulosa* var. *glandulosa*; 19°C and 324 mm to *P. glandulosa* var. *torreyana*; 27°C and 912 mm to *P. juliflora*, and 19°C and 568 mm to *P. laevigata*. An aleopatry between both varieties of *P. glandulosa* and *P. laevigata*, was detected in the Southern Plateau; whilst, in the Northern Plateau, both varieties of *P. glandulosa*, presented homopatry. In Baja California, *P. glandulosa* var. *torreyana* and *P. juliflora* showed a parapatry, and an aleopatry in the Sonorensis Province. *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora*, and *P. laevigata* presented a possible area of coincidence in the Oaxaca province. Likewise, both the potential area to the present and the one shown in the Middle Holocene, indicated two possible dispersion routes from the Tehuantepec Isthmus: *i)* Towards the Center and the North of Mexico, and *ii)* Through the Pacific Coast to Southern Sonora and Baja California. The model for the Middle Holocene, supports the hypothesis that the four taxa could have dispersed, from the South to the North of Mexico, and that the first dispersion route, here proposed, explains the distribution of three of the four taxa studied.

Key words: Biogeography, Dispersion, Distribution models, Legumes, Mesquites.

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. Antecedentes	
2.1. El género <i>Prosopis</i>	5
2.2. <i>Prosopis</i> en México.....	5
2.3. Reconocimiento taxonómico y ambiental de los taxa.....	6
2.4. Distribución de <i>Prosopis</i> en México.....	9
3. Justificación.....	16
4. Preguntas de Investigación.....	17
5. Hipótesis.....	17
6. Objetivos general y particulares.....	18
7. Materiales y métodos	
7.1. Base de datos	
7.1.1. Revisión de literatura y de ejemplares de herbario.....	19
7.1.2. Depuración, validación de información y elaboración de la nueva base de datos.....	20
7.2 Modelos	
7.2.1. Modelación de la distribución conocida.....	23
7.2.2. Modelación de la distribución potencial.....	24
7.2.2.1 Evaluación de los modelos de predicción.....	27
7.3 Análisis eco-geográfico	
7.3.1. Perfil bioclimático.....	28
7.3.2. Variables ecológicas: afinidades con altitud, clima y tipo de vegetación.....	28
7.4 Análisis biogeográfico	
7.4.1. Relaciones de área potencial.....	29
7.4.2. Modelación de las posibles rutas de dispersión de los cuatro taxa de <i>Prosopis</i> en México.....	29
7.4.3. Análisis biogeográfico integral para los cuatro taxa estudiados.....	30

8. Resultados

8.1. Base de datos

8.1.1. Revisión de literatura y de ejemplares de herbario.....	33
8.1.2. Depuración, validación de información, y elaboración de una nueva base de datos.....	34

8.2 Modelos

8.2.1. Modelación de la distribución conocida.....	36
8.2.2. Modelación de la distribución potencial.....	40

8.3. Análisis eco-geográfico

8.3.1. Perfil bioclimático.....	45
8.3.2. Variables ecológicas: afinidades con altitud, clima y tipo de vegetación.....	47

8.4. Análisis biogeográfico

8.4.1. Relaciones de área potencial.....	49
8.4.2. Posible ruta de dispersión de los cuatro taxa de <i>Prosopis</i> en México.....	52

9. Discusión

9.1. Fuentes de información.....	55
9.2. Depuración, validación de información y elaboración de la base de datos final.....	56
9.3. Modelación de la distribución conocida.....	57
9.4. Modelación de la distribución potencial.....	61
9.6. Posible ruta de dispersión de los cuatro taxa de <i>Prosopis</i> en México.....	67

10. Conclusiones..... 73

11. Literatura citada..... 76

12. Anexos..... 86

1. INTRODUCCIÓN

La biogeografía estudia los patrones espacio-temporales y las causas que determinan la distribución de la biodiversidad, y su objeto de estudio es el área de distribución de los organismos (Zunino y Zullini 2003). La distribución conocida de un taxon es la fracción del espacio geográfico en el que está presente e interactúa con los componentes bióticos y abióticos, en función de su historia evolutiva (Zunino y Zullini 2003). Las áreas de distribución se definen, principalmente, por los elementos (e.g. precipitación y temperatura) y factores (e.g. altitud y latitud) del clima. Éstos, en conjunto con factores históricos (e.g. barreras, puentes y corredores geográficos) y ecológicos (e.g. competencia, simbiosis o depredación) (Matías 2012) determinan la distribución de los taxa a largo plazo (Espinosa et al. 2008), ya que éstos son exitosos dentro de intervalos ambientales específicos (Gitay et al. 2002). Así, el área de distribución de los taxa puede cambiar a través del tiempo como respuesta a cambios climáticos y geológicos (Gitay et al. 2002, Zunino y Zullini 2003).

Actualmente, una manera de explicar la distribución de los taxa es por medio de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y algoritmos de modelación. Éstos permiten integrar gran cantidad de información a diferentes escalas espacio-temporales (González et al. 1997, Bocco et al. 1999). La información que integran se obtiene de colecciones y bases de datos biológicos. Sin embargo, ésta debe ser confiable y precisa (Escalante et al. 2000). Además, han sido utilizados conjuntamente para generar información sobre la distribución conocida y potencial de los taxa (Peterson et al. 2011). La distribución potencial es la representación cartográfica del espacio, en un tiempo determinado, para la presencia de un taxón –distribución conocida-, en función de un conjunto de variables abióticas (Mateo et al. 2011). Los SIG y algoritmos de modelación podrían ayudar a localizar y explicar la alta diversidad biológica y riqueza florística de México, las cuales son más, que sólo la

confluencia de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, ya que los taxa presentan distintas historias y patrones de dispersión a través del espacio y del tiempo (Rzedowski 1978, Challenger 1998, Pérez-García et al. 2012).

En México, una de las familias más diversas de las angiospermas, después de las Orchidaceae y las Asteraceae, es la familia Leguminosae, con 139 géneros y 1850 especies (Grether 2007). Uno de estos géneros es *Prosopis* L., el cual se asocia con climas cálidos, secos (áridos) o semihúmedos (Rzedowski 1978), y cuyo origen se plantea en África tropical (Rzedowski 1988). A nivel mundial, *Prosopis* está conformado por ca. 45 especies (Burkart 1976), concentradas principalmente en América, y agrupadas en dos complejos: el argentino-paraguayo-chileno, y el mexicano-texano. Este último con nueve taxa presentes en México (Rzedowski 1988). En esta tesis la clasificación para los taxa de *Prosopis*, distribuidos en México, es la utilizada por Rzedowski (1988), y los taxa seleccionados fueron: *i) P. glandulosa* Torr. var. *glandulosa*; *ii) P. glandulosa* Torr. var. *torreyana* (L.D. Benson) M.C. Johnst., localizadas al Noreste y Noroeste de México, respectivamente, *iii) P. juliflora* (Sw.) DC; localizado a lo largo de la Costa del Pacífico, y *iv) P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd) M.C. Johnst., que se encuentra en la Altiplanicie, la Depresión del Balsas y la Planicie Costera Nororiental (Rzedowski 1988). La clasificación aquí utilizada, se basa también en el trabajo realizado por Burkart (1976), que es una exhaustiva revisión a escala mundial, y es el resultado de prolongados estudios de herbario y campo, que permitieron obtener la mayor cantidad de información de *Prosopis*, que es considerado un género de gran dificultad e importancia taxonómica. Sin embargo, es importante mencionar que existen otros trabajos a menor escala y con diferentes enfoques como los de Johnston (1962), Isely (1972), Ffolliott y Thames (1983) y Palacios (2006), los cuales se basan en exhaustivas exploraciones de campo, revisiones taxonómicas, así como en la caracterización del hábitat y de su área de distribución.

En México, la distribución y dispersión de la flora ha sido explicada con base en tres enfoques: *i*) Dispersalista, *ii*) Vicariancista, y *iii*) Refugios Pleistocénicos (Rzedowski 1978, Luna-Vega 2008), que permiten reconocer eventos históricos para explicar la diversidad florística del país. Los trabajos que sintetizan la información al respecto sugieren que la flora mexicana no tiene un origen biogeográfico único, ya que diferentes rutas ancestrales de dispersión de los taxa, posiblemente influyeron en el intercambio florístico entre las regiones Neártica y Neotropical (Rzedowski 1978, Pérez-García et al. 2012). Entonces, aún es necesario realizar estudios biogeográficos que permitan explorar y analizar la distribución y las rutas de dispersión de la mayoría de los taxa de la flora mexicana (Pérez-García et al. 2012). Éste es el caso de los taxa de *Prosopis*, cuya distribución y dispersión en México han sido poco estudiadas. Trabajos recientes indican que la dispersión de los taxa de *Prosopis* coincide con la expansión de las zonas áridas, dada su estrecha relación con el clima y su rápida respuesta a las condiciones secas para la diversificación del género (Bessega et al. 2006, Catalano et al. 2008). Por otro lado, se plantea la hipótesis de que los taxa de *Prosopis* en las regiones áridas de América se han originado a partir de linajes ancestrales que se limitaban a regiones más húmedas (Catalano et al. 2008). En consecuencia, existen tres teorías sobre la distribución y dispersión de *Prosopis*, que han sido consideradas por diversos autores (Rzedowski 1988, Bessega et al. 2006, Catalano et al. 2008): *i*) La existencia de una mayor continuidad de regiones de clima árido en épocas pasadas, *ii*) La dispersión a larga distancia y *iii*) La evolución convergente a partir de los antecesores propios de climas húmedos. Estas tres teorías se basan en la disyunción de las áreas de distribución que presentan algunos de los taxa de *Prosopis* presentes en México, y en su relación con las áreas de Sudamérica en las que se distribuyen. Con base en estas teorías, en la presente tesis se plantean las siguientes hipótesis indicando que los cuatro taxa seleccionados tuvieron probablemente rutas de dispersión estrechamente ligadas a su

afinidad climática en dos posibles direcciones: *i*) De regiones cálido-subhúmedas a cálido-secas, o bien *ii*) De regiones cálido-secas a cálido-subhúmedas y de sur a norte en México. De esta manera, definir la distribución y dispersión de estos taxa con base en los elementos y factores del clima en el espacio, así como en el reconocimiento de barreras y de sus relaciones de área, podría ayudar a la comprensión de su distribución conocida.

Para abordar lo anterior, es prioritario conocer y explicar con precisión la distribución geográfica de los taxa de *Prosopis*, ya que las dos revisiones existentes para México se contradicen y son espacialmente imprecisas (Rzedowski 1988, Palacios 2006). En ambos casos, la distribución de los taxa está representada como un conjunto de puntos que aluden a regiones en donde se han colectado, pero que no permiten definir sus áreas de distribución ni sitios particulares de colecta. La distribución de los taxa de *Prosopis* seleccionados para esta tesis se conoce a través de estudios locales y regionales con énfasis florístico (ejemplares de herbario; Grether 2006, Grether 2007), mapas basados en observaciones de campo y, más recientemente, en mapas con localidades a nivel regional (Guevara-Escobar et al. 2008), que limitan el análisis biogeográfico a mayor escala. En consecuencia, a nivel nacional, es necesario precisar la distribución conocida y potencial de los taxa mediante la integración de los SIG y modeladores de distribución, para poder analizar biogeográficamente los factores que influyen en su distribución y determinan sus patrones de dispersión en México. Para los taxa de *Prosopis*, éste tipo de información, es crucial para poder diseñar estrategias adecuadas para su conservación y manejo; además, identificar y delimitar las posibles relaciones del área de cada taxon en estudio, podría contribuir a comprender la hibridación entre los taxa. En conjunto, el análisis biogeográfico de la distribución de los cuatro taxa seleccionados, sería pionero en abordar, con base en modelos de distribución, las hipótesis acerca de las rutas de dispersión de *Prosopis* en México.

2. ANTECEDENTES

2.1. El género *Prosopis*

El género *Prosopis* L. pertenece a la familia Leguminosae; es un grupo primitivo de la subfamilia Mimosoideae, debido a que presenta una flor común actinomorfa, pentámera, con diez estambres, bisexual, con una glándula pedicelada en el ápice de las anteras, y fue establecido en 1767 por Linneo (Burkart 1976), aunque su estudio sistemático se llevó a cabo 200 años después. Entre los trabajos taxonómicos y de distribución, destacan los realizados por Johnston (1962), Isely (1972), Burkart (1976), Ffolliott y Thames (1983), Rzedowski (1988) y Palacios (2006).

Prosopis comprende ca. 45 especies a nivel mundial (Burkart 1976), clasificadas en cinco secciones (Johnston 1962, Burkart 1976, Rzedowski 1988): i) *Anonychium* (1 sp.) con distribución en África, ii) *Prosopis* (3 spp.) en Asia, iii) *Monilicarpa* (1 sp.), iv) *Strombocarpa* (9 spp.) y v) *Algarobia* (30 spp.), con distribución americana. De acuerdo con Rzedowski (1988), en América se encuentra la mayor concentración de las especies, agrupadas en dos complejos: i) El Sudamericano (argentino-paraguayo-chileno), y ii) El Norteamericano (mexicano-texano). En México, se ubican nueve taxa, con cuatro endemismos asociados al complejo norteamericano (Rzedowski 1988), en donde se les conoce comúnmente como mezquites. Cabe señalar que los taxa estudiados en esta tesis corresponden a la sección *Algarobia*.

2.2. *Prosopis* en México

Para México, Rzedowski (1988) reconoce nueve especies de *Prosopis*: *P. articulata* S. Watson, *P. juliflora* (Sw.) DC., *P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex. Willd.) M.C. Johnst., *P. odorata* Torr. & Frém., *P. palmeri* S. Watson, *P. tamaulipana* Burkart, *P. velutina* Wooton, y

dos más, con sus variedades: *P. glandulosa* Torr. var. *glandulosa*, *P. glandulosa* Torr. var. *torreyana* (L.D. Benson) M.C. Johnst.; *P. reptans* Benth. var. *cinerascens* (A.Gray) Burkart y *P. reptans* Benth. var. *reptans*, algunas de ellas no son exclusivas del territorio mexicano, como *P. glandulosa* var. *glandulosa* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, que se localizan también al Sur de los Estados Unidos de América, y *P. juliflora* que, además, se encuentra en Centroamérica y partes de Sudamérica. De estas nueve especies, *P. laevigata*, *P. juliflora* y las dos variedades de *P. glandulosa*, son las más estudiadas en México, debido a que son consideradas multipropósito, al favorecer la fertilidad del suelo, formar islas de recursos y ofrecer múltiples servicios como madera, alimento y hábitat para otros organismos (Galindo y García-Moya 1986, Frías-Hernández et al. 2000, Montaña et al. 2006, Perroni-Ventura et al. 2010); además, son las que tienen menos problemas taxonómicos y presentan una amplia distribución en el territorio mexicano. Así, aportar elementos para comprender con precisión la distribución y biogeografía de estos cuatro taxa es el objetivo principal de este trabajo.

2.3. Reconocimiento taxonómico y ambiental de los taxa

Prosopis presenta una gran diversidad y discontinuidad morfológica, con la frecuente existencia de formas de transición entre los taxa, lo cual revela una amplia variabilidad fenotípica que conduce a dudas y dificultades para su delimitación e identificación taxonómica (Johnston 1962, Isely 1972, Burkart 1976, Rzedowski 1988, Palacios 2006). Por lo anterior, en el Cuadro 1 se presenta una síntesis de las principales características morfológicas con mayor valor taxonómico que permiten diferenciar a los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados, y en el Cuadro 2, se hace una breve descripción de sus requerimientos ambientales. Esto, en conjunto permitió tener un amplio conocimiento de los taxa en cuestión, que además fuera de utilidad para interpretar su distribución.

Cuadro 1. Características morfológicas con valor taxonómico de cuatro taxa del género *Prosopis* L. presentes en México. Este cuadro comparativo presenta los caracteres con valor taxonómico para reconocer y diferenciar entre las especies y entre las variedades. Información obtenida de Ffolliott y Thames (1983), Galera (2000) y Grether (2007).

Género <i>Prosopis</i>				
	<i>P. glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	<i>P. glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>P. laevigata</i>
Forma de vida	<ul style="list-style-type: none"> Árboles de 5-9 m de altura, algunas veces arbustos. 	<ul style="list-style-type: none"> Árboles de 7-13 m de altura, algunas veces arbustos. 	<ul style="list-style-type: none"> Árboles o arbustos de 3- 8 m de altura. 	<ul style="list-style-type: none"> Árboles de 3-9(10) m o arbustos de 2-3 m de altura
Espinas	<ul style="list-style-type: none"> Espinas axilares de 1-4.5 cm de largo, encontrándose en pares o solitarias 	<ul style="list-style-type: none"> Espinas axilares de 1-4.5 cm de largo, encontrándose en pares 	<ul style="list-style-type: none"> Espinas axilares y en pares, algunas veces solitarias y no se presentan sobre todas las ramas, miden de 0,5- 5 cm de largo 	<ul style="list-style-type: none"> Espinas caulinares, pareadas rectas de 0.5 a 6.5 cm de largo
Hojas	<ul style="list-style-type: none"> 1 ó 2 pares de pinnas 6-17 pares de folíolos por pinna Folíolos lineares y oblongos de 30-45 mm de largo y de 3-6 mm de ancho, distanciados entre sí por 7 mm, y notable nervadura inferior 	<ul style="list-style-type: none"> 1 ó 2 pares de pinnas 10-15 pares de folíolos por pinna Folíolos lineares y oblongos de 15-25 mm de largo y de 5-8 veces más largos que anchos, y notable nervadura inferior 	<ul style="list-style-type: none"> 4 pares de pinnas 10-16 pares de folíolos por pinna Folíolos elípticos, oblongos de 6-23 mm de largo y de 1.6 a 5.5 mm de ancho y, generalmente, glabros 	<ul style="list-style-type: none"> 1 ó 2 pares de pinnas 20 ó 30 pares de folíolos por pinna Folíolos glabros, lineares, oblongos ,de 5-10 mm de largo y 2 a 7 veces más largos que anchos
Inflorescencias y flores	<ul style="list-style-type: none"> Espiga de 5-14 cm de largo Pétalos de 2.5 -3.5 mm de largo. 	<ul style="list-style-type: none"> Espiga de 5-14 cm de largo Pétalos de 2.5 -3.5 mm de largo. 	<ul style="list-style-type: none"> Espiga de 7-15 cm de largo. Flores blanco-verdosas que viran a amarillo en la madurez. Pétalos de 2.5-3 mm de largo. 	<ul style="list-style-type: none"> Espiga de 4-10 cm de largo Flores blanco-verdosas Pétalos de 3-4 mm de largo.
Legumbre y semilla	<ul style="list-style-type: none"> Vaina de 8-20 cm de largo. 13 mm de ancho y 5 mm de espesor. Linear aplanada 	<ul style="list-style-type: none"> Vaina de 10-20 cm de largo. 10 mm de ancho y 5 mm de espesor. Derecha o curvada. 	<ul style="list-style-type: none"> Vaina de 8-29 cm de largo. 9-17 mm de ancho y de 4-8 mm de espesor. Aplanada y derecha o curvada en el ápice. 	<ul style="list-style-type: none"> Vaina de 4(6)-20(21) cm de largo. 7 – 11 mm de ancho. Aplanada y derecha o curvada en el ápice.

Prosopis glandulosa var. *glandulosa* es la variedad típica, ésta crece en zonas con precipitación promedio de 150 mm anuales, así como en lugares con suelos neutros y

alcalinos, donde la precipitación es mayor a 750 mm anuales, prosperando en temperaturas promedio anuales de 22°C (Cuadro 2) y en altitudes de hasta 1,500 msnm. Por otra parte, *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* soporta condiciones ambientales extremas, con una precipitación promedio de 150 mm y una temperatura promedio mayor de 22°C (Cuadro 2), en altitudes de hasta 2,500 msnm, y en suelos neutros y alcalinos. Hoyle y Mader (1964), observaron que su crecimiento está relacionado con el estado nutritivo del árbol; por ejemplo, la altura con los niveles de calcio, el área basal con el nivel de potasio, y su volumen con la humedad del suelo. Ambas variedades de *P. glandulosa* crecen en matorrales desérticos o en zonas áridas, en dunas de arena y en otras áreas donde la capa freática es superficial. Además, en relación con los otros dos taxa, tienen un mayor potencial invasivo debido a su rápida tasa de crecimiento, alta capacidad de aclimatación (plasticidad fenotípica) y dispersión; así como a su fácil hibridación, lo que promueve una alta variabilidad genética (Saidman et al. 2000). Así, en algunos lugares, ambos taxa pueden resultar, una amenaza y causar daño a plantas nativas al encontrarse fuera de su hábitat natural y, en alguna medida, ser causantes de daño económico y ambiental (Castro-Díez et al. 2004).

Prosopis juliflora se distribuye en zonas costeras con precipitación media anual de 1500 mm, temperatura mayor a los 20°C y en altitudes que van desde 0 a 1,600 msnm. Asimismo, éste taxon está presente en suelos aluviales con condiciones rocosas, arenosas y arcillosas, así como con elevados niveles de salinización (Ribaski y Lima 1997). Este taxon es de clima cálido-subhúmedo (Cuadro 2) y está asociado a bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (Rzedowski 1988, Lott 2002). *P. juliflora* tiene un rápido crecimiento y presenta correlaciones entre sus nutrientes foliares y la capacidad de intercambio catiónico del suelo, que evidencia su tolerancia a la salinidad (Sharma 1984). También, exhibe gran variabilidad fenotípica en su intervalo natural de distribución, tanto en su forma como en su

producción de biomasa. Sin embargo, no se ha documentado su variabilidad genética en relación con su área de distribución (Galera 2000).

Prosopis laevigata prospera en donde la precipitación promedio es de 300 mm anuales (Rzedowski 1988), forma parte de matorrales xerófilos de zonas semiáridas; aunque, también se registra en bosques espinosos, con una temperatura promedio que oscila alrededor de los 18°C en el año (Galera 2000), y en altitudes próximas a los 2,500 msnm (Cuadro 2). Se establece en suelos con alto contenido de arena, profundos y con buen drenaje; también se desarrolla en suelos arcillosos (Galera 2000).

Cuadro 2. Altitud, precipitación anual y temperatura promedio anual en los que se ha reportado la presencia de *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata* (Ffolliott y Thames 1983; Rzedowski 1988).

	<i>P. glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	<i>P. glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>P. laevigata</i>
Altitud (msnm)	2,500	1,500	0-1,600	ca. 2,500
Precipitación (mm)	150 anuales en promedio	150 ó >750	1,500 anuales en promedio	300 anuales en promedio
Temperatura (°C)	>22	Promedio anual de 22	>20	Promedio anual de 18

NOTA: Los valores corresponden a la información publicada disponible y, en la mayoría de los casos, no es posible determinar claramente los intervalos de variación ambiental para todos los taxa.

2.4. Distribución de *Prosopis* en México

En México, los estudios sobre la distribución de *Prosopis* señalan que *P. glandulosa* var. *glandulosa*, se encuentra, principalmente, en el Altiplano Norte, en dirección al Noreste de México, abarcando el Este de Coahuila, Nuevo León y Norte de Tamaulipas. Su área de distribución está limitada por la Sierra Madre Occidental (SMOc) y la Sierra Madre Oriental (SMOr), así como por el Eje Volcánico (EV) (Rzedowski 1988, Palacios 2006). Este taxon coexiste con *P. laevigata* y *P. glandulosa* var. *torreyana*. Por su parte, *P. glandulosa* var. *torreyana* concentra su distribución hacia el Noroeste de México, en la Península de Baja

California, Chihuahua, Coahuila, Sinaloa y San Luis Potosí (Rzedowski 1988). No obstante, las dos variedades de *P. glandulosa* están bien diferenciadas morfológicamente en la mayor parte de sus áreas respectivas; aunque, en el Sur de Arizona existe un área de contacto donde prevalecen individuos híbridos (Rzedowski 1988, Galindo et al. 1992).

Prosopis juliflora se distribuye en zonas costeras y se extiende del lado del Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas. Este taxon se encuentra limitado principalmente por la Sierra Madre Occidental, la parte Oeste del Eje Volcánico y la Sierra Madre del Sur; no obstante, está también presente en el lado Oeste de la Cuenca del Balsas (Fernández et. al 1998). Rzedowski (1988) menciona que muy probablemente, la distribución geográfica actual de *P. juliflora* parece sugerir una ruta migratoria hacia las zonas áridas en épocas pasadas, en donde el clima no era tan húmedo, como donde actualmente se distribuye.

P. laevigata es el taxon con mayor distribución geográfica en el territorio mexicano. Rzedowski (1988) menciona que este taxon está localizado en el Altiplano Sur, la Depresión del Balsas (DB) y la Planicie Costera Nororiental, regiones con individuos que muestran diferencias morfológicas y que, en épocas pasadas (probablemente desde el Paleozoico), las montañas no obstaculizaban su dispersión y distribución; pero que, en la actualidad, la distribución de *P. laevigata* está limitada por la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur, la parte Oeste y Sur del Eje Volcánico y la Depresión del Balsas (Palacios 2006).

De acuerdo con lo anterior, la distribución espacial de los cuatro taxa de *Prosopis* mencionados, podría presentar, varias relaciones de área, que en caso de ser delimitadas, podrían ayudar a explicar su hibridación, ya que los mezquites presentan un elevado potencial para hibridar, que está influyendo en la variabilidad morfológica de sus poblaciones (Galindo et al. 1992); hasta ahora, estas áreas no han sido claramente delimitadas ni analizadas biogeográficamente. Las relaciones de área son simpátricas o alopátricas. En las

áreas simpátricas ocurre algún tipo de solapamiento entre las distribuciones de dos o más taxa y no hay aislamiento por distancia (Espinosa et al. 2005, Montaña 2012). Los diferentes tipos de solapamientos de las áreas de distribución se definen como: *i)* Aleopatría, si dos áreas tienen solapamiento parcial; *ii)* Endopatría, cuando un área de distribución queda totalmente anidada en otra; y *iii)* Homopatría, que consiste en el solapamiento total de las áreas. Mientras que la distribución de alopatria hace referencia al no solapamiento entre las áreas, es decir, son excluyentes y presentan aislamiento por distancia. Las relaciones de área pueden verse modificadas ante cambios en las condiciones ambientales, bajo las cuales prosperan los taxa, de manera que éstos pueden mantener sin cambio, aumentar o disminuir su área de solapamiento (Espinosa et al. 2005). Al respecto, Rzedowski (1988) considera que, posiblemente, *P. laevigata* ha sido desplazada por *P. glandulosa* var. *torreyana*, en los estados de Nuevo León y Coahuila, por lo cual sus relaciones de área se pueden estar reflejando en procesos de hibridación entre ambos taxa. Este mismo autor considera también que estos taxa, además de *P. juliflora*, podrían estar evolutivamente activos, por lo que es importante conocer de manera precisa su distribución y sus relaciones de área.

Actualmente para México, hay dos propuestas que analizan la distribución de *Prosopis*: la de Palacios (2006), y la de Rzedowski (1988), pero éstas son contradictorias entre sí, ya que Palacios (2006) reporta características taxonómicas de ejemplares de herbario y áreas de distribución, mientras que Rzedowski (1988), sólo analiza la distribución en la que un punto periférico, es decir, usan diferentes aproximaciones, lo que podría indicar la contradicción en la distribución de algunos taxa, como por ejemplo *P. juliflora*. Además, éstas son poco precisas en lo referente al área de distribución de cada taxa de *Prosopis*, ya que sus áreas han sido definidas con base en la unión de los puntos periféricos que aluden a regiones en donde cada taxon se ha recolectado. Hasta ahora no se ha

delimitado con precisión (georreferenciación), la distribución de este género en México. A nivel regional, existen trabajos encaminados a conocer la distribución de estos taxa, predominando el enfoque taxonómico-florístico (Grether 2006, Grether 2007), o bien, usando Sistemas de Información Geográfica (SIG) como por ejemplo, el estudio realizado por Guevara-Escobar et al. (2008), quienes en el Altiplano Central determinaron la distribución potencial de leguminosas arbustivas multipropósito, entre ellas, *P. laevigata*. En conjunto, lo anterior revela que hay esfuerzos para documentar la distribución de algunos taxa de *Prosopis*, pero presentan limitaciones espaciales y de integración de la información, lo que, a su vez, limita la comprensión de su biogeografía en el país. En consecuencia, documentar la distribución conocida y potencial de, al menos, cuatro de los taxa de *Prosopis* presentes en México, podría contribuir a explicar sus áreas de distribución, sus relaciones de área y su dispersión, con la finalidad de contribuir a comprender su biogeografía en México.

Para documentar y explicar la distribución de los taxa, actualmente se utilizan los SIG y los algoritmos de modelación. Éstos permiten documentar la distribución conocida y potencial de los taxa a partir de la integración de una gran cantidad de información a diferentes escalas espacio-temporales (González et al. 1997, Bocco et al. 1999). Los algoritmos -“modeladores”- de distribución o predicción más usados son (Cuadro 3): Bioclimatic Modelling (BIOCLIM) (Nix 1986), Genetic Algorithm for Rule Set Production (GARP) (Stockwell y Noble 1991) y Máxima Entropía (MaxEnt) (Peterson et al. 2011). Este último ha sido sugerido como uno de los mejores modeladores (Elith et al. 2006). De esta manera, el uso conjunto de los SIG y el algoritmo MaxEnt podría contribuir a realizar un análisis biogeográfico más preciso de las áreas de distribución de los cuatro taxa de *Prosopis*, con la finalidad de generar conclusiones más robustas para comprender su distribución y dispersión en el territorio mexicano.

Cuadro 3. Comparación entre los algoritmos más utilizados para modelar la distribución de las especies. Se muestran sus ventajas y desventajas, en relación con su uso.

Algoritmos (“modeladores”) para delimitar la distribución de especies		
Los algoritmos de distribución de especies, basados en un sistema de información geográfica, son herramientas útiles para predecir la distribución potencial de las especies y contribuyen a la toma de decisiones tentativas para la conservación		
BIOCLIM -Bioclimatic Modelling- (Busby 1991)	GARP -Genetic Algorithm for Rule Set Prediction- (Stockwell 1999)	MAXENT -Máxima Entropía- (Phillips et al. 2006)
<ul style="list-style-type: none"> • Encuentra una regla sencilla que identifica todas las áreas con un clima similar, en las zonas de ocurrencia de la especie. • Para cada variable ambiental, el algoritmo encuentra la media y la desviación típica (asumiendo una distribución normal), asociadas con los puntos de presencia de la especie. • Puede usar variables no climáticas. • Tiende a sobrepredicir la distribución, asignando localidades donde la combinación de las condiciones son demasiado severas para la especie. • El resultado gráfico es una serie de mapas binarios. 	<ul style="list-style-type: none"> • Genera una serie de reglas: <ul style="list-style-type: none"> ❖ La primera iteración genera la primera regla y evalúa los errores de omisión y comisión del modelo. ❖ Las siguientes iteraciones generan más reglas que son incluidas o excluidas del conjunto, según el grado de ajuste del modelo. ❖ El algoritmo se detiene cuando ya no se pueden crear mejores modelos o se alcanza el número máximo de interacciones. ❖ El conjunto final de reglas consiste en una serie de declaraciones del tipo “si ..., entonces”. ❖ Relativamente robusto en casos en los que hay pocas muestras iniciales. ❖ Es una caja negra. ❖ Los mapas no son determinísticos. 	<ul style="list-style-type: none"> • Método genérico para hacer estimaciones o inferencias a partir de información incompleta. • “La mejor aproximación es la que satisface todas las restricciones de la distribución desconocida, la distribución debería de tener la mínima entropía”. • Para caracterizar algunos eventos desconocidos con un modelo estadístico, se debe elegir siempre el que tiene máxima entropía. • Se basa sólo en datos de presencia y entorno.
Desventajas de BIOCLIM <ul style="list-style-type: none"> • No toma en cuenta las posibles relaciones entre las variables utilizadas. • Todos los predictores tienen el mismo “peso”. 	Desventajas de GARP <ul style="list-style-type: none"> • Los resultados son binarios, no continuos. • Consume muchos recursos informáticos. • Tiende a generar errores por comisión: lugares no aptos considerados como tales. 	Desventajas de MaxEnt <ul style="list-style-type: none"> • Tendencia a sobreajustar los datos. • Consume muchos recursos informáticos.

La dispersión de un taxon es la expansión de su área de distribución inicial, lo que generalmente está relacionado con los factores abióticos (e.g. altitud, temperatura y precipitación), a través del espacio y tiempo (Contreras et al. 2001). En relación con la dispersión de los taxa a través del tiempo, se puede emplear la teoría del “conservadurismo de nicho”, ya que los taxa, al dispersarse, tienen nichos ecológicos relativamente estables, lo que implica que las condiciones por las que el nicho puede evolucionar, siguiendo un cambio ambiental fuerte, son muy restringidas; es decir, los taxa tienen baja capacidad de adaptarse a condiciones diferentes a las de su nicho ancestral (Soberon y Miller 2009, Elosa et al. 2010). Así, esta teoría sugiere que se pueden asociar algunos factores abióticos del nicho fundamental (distribución potencial) de los taxa de interés con el hábitat y con las áreas de

distribución que ocupan, para detectar y explicar su dispersión. Además, si esta información es complementada a futuro por la filogenia de los taxa, se podría determinar si existe una correlación positiva entre los componentes históricos y ecológicos que permitan comprender los patrones de su distribución (Eliosa et al. 2010). En este sentido, es importante señalar que existen trabajos recientes que presentan una filogenia basada en 30 especies (Catalano et al. 2008) y 21 especies (Bessega et al. 2006) de las 45 pertenecientes al género *Prosopis*. Estos trabajos analizan la distribución del género a partir de estudios a nivel molecular, con la finalidad de contribuir a explicar su posible área ancestral, así como sus rutas de dispersión y diversificación. Estos estudios coinciden en que la diversificación y dispersión de las especies americanas de *Prosopis*, corresponden con la expansión de las zonas áridas principalmente en el Mioceno Tardío (11.2 - 5.3 ma) y continuando en el Plioceno (5.3 ma) y Pleistoceno (1.8 ma) (Catalano et al. 2008). En el caso de México, se reconoce que la vegetación semiárida y los climas desérticos se originaron principalmente en el Mioceno, pero solo en el Pleistoceno e inicios del Holoceno (10,000) el ambiente árido se expandió y ocupó una superficie tan extensa como la del presente (Briones 1994). Lo anterior indica una fuerte influencia del clima en la diversificación de *Prosopis* en México. Asimismo, Saidman et al. (2000) reportan una alta variabilidad genética entre los taxa, proponiendo barreras reproductivas débiles, lo cual resalta la importancia de los híbridos de *Prosopis*. Así, los estudios de Saidman et al. (2000), Catalano et al. (2008) y Bessega et al. (2006) sugieren que la distribución actual y diversificación del género, podrían ser explicadas por su alto potencial de hibridación, su estrecha relación con el clima y su rápida respuesta a la aridez (Catalano et al. 2008).

Para el caso de los taxa mexicanos de *Prosopis* hay menos estudios sobre su filogenia. Por ejemplo, con respecto a los cuatro taxa seleccionados para este estudio, mediante marcadores moleculares, Juárez-Muñoz et al. (2002, 2006) analizaron

polimorfismos en cinco poblaciones de *P. glandulosa*, *P. juliflora*, así como *P. laevigata* y reportaron que *P. laevigata* presentó un coeficiente de similitud de 0.939 entre sus poblaciones; mientras que *P. glandulosa* y *P. juliflora* tuvieron una similitud de 0.79 y 0.63, respectivamente, en relación con *P. laevigata*. No obstante que la filogenia de *Prosopis* es aún un tema de discusión, la modelación de su distribución conocida y potencial (actual y al pasado cercano, e.g. Holoceno) y la teoría de conservadurismo de nicho, podrían permitir realizar un análisis biogeográfico para reconocer las posibles rutas de dispersión de los cuatro taxa de *Prosopis* seleccionados para este estudio.

En resumen, la información que hasta hoy se conoce sobre la distribución de *Prosopis* es poco precisa y, de cierta manera, limitada. Por lo tanto, el estudio de la distribución conocida y potencial de los cuatro taxa de *Prosopis* permitirá explorar zonas de idoneidad para la distribución de los taxa, delimitar sus áreas geográficas de simpatria y explicar parte de su biogeografía, lo que implica comprender, mediante un análisis biogeográfico, sus rutas de dispersión reciente, lo cual podría ayudar, en futuros estudios, a comprender su diversificación. Asimismo, la información generada por este estudio, contribuirá con más datos e información útil, como por ejemplo las variables ambientales asociadas a la distribución de los taxa, que de modificarse ante cambios en el clima, podrían reducir o ampliar las áreas de distribución y por lo tanto su dispersión. Ésta información podría contribuir a trabajos relacionados con la distribución de los otros taxa de *Prosopis* presentes en México y la cual puede asociarse a trabajos filogeográficos.

3. JUSTIFICACIÓN

Esta tesis aportará información para conocer de manera precisa, mediante SIG y modeladores, la distribución conocida y potencial de *Prosopis* con el fin de analizar la relación de las áreas de simpatria de cuatro de sus taxa presentes en México, con un enfoque biogeográfico, que permita comprender su dispersión en el país. En este contexto, el análisis biogeográfico de la distribución potencial ayudará a comprender cómo los taxa responden a cambios en la temperatura y precipitación, y a sugerir otras posibles áreas de simpatria que ayuden a comprender su hibridación, dispersión y diversificación.

De acuerdo con Pérez-García et al. (2012), este tipo de información es esencial para documentar el origen y evolución de la flora mexicana, en particular del género *Prosopis*, considerado un género multipropósito, ya que sus taxa favorecen la fertilidad del suelo, forman islas de recursos, ofrecen múltiples servicios como madera, alimento y hábitat para otros organismos y son indicadores del manto freático (Galindo y García-Moya 1986, Frías-Hernández et al. 2000, Montaña et al. 2006, Perroni-Ventura et al. 2010). Asimismo, éste es uno de los primeros trabajos que, a partir de variables ambientales y modeladores de distribución, realiza un análisis biogeográfico para inferir y explicar los posibles patrones de dispersión de varios taxa de *Prosopis*. Con base en lo anterior, el propósito de esta tesis es delimitar y analizar biogeográficamente la distribución conocida y potencial de los cuatro taxa de *Prosopis* seleccionados, sus relaciones de área potencial y sus afinidades ambientales, lo que permitirá inferir y explicar los factores que determinan su distribución y sus probables rutas de dispersión en México.

4. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la distribución conocida y potencial de cuatro taxa de *Prosopis*: *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*, en México?

¿Es posible, a partir de la distribución potencial de los cuatro taxa estudiados, inferir sus posibles rutas de dispersión espacial en el territorio mexicano?

5. HIPÓTESIS

- a) Con base en las variables asociadas a la distribución conocida de cada taxon se espera delimitar el área de distribución potencial de los cuatro taxa y que ésta refleje que las variedades de *Prosopis glandulosa* se distribuyen en regiones más áridas, *P. laevigata* en semiáridas y *P. juliflora* en áreas menos semiáridas, permitiendo, además, delimitar las áreas de simpatría entre estos taxa.
- b) Si la distribución de los cuatro taxa de *Prosopis* es el resultado de respuestas ecológicas y evolutivas; entonces, los cuatro taxa se distribuyeron de acuerdo con barreras geográficas y ecológicas, por lo que el análisis biogeográfico de su distribución conocida y potencial permitirá inferir los patrones espaciales de su dispersión en México.

6. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar y analizar biogeográficamente la distribución conocida y potencial de cuatro taxa de *Prosopis*, presentes en el territorio mexicano, para inferir su dispersión en México.

Objetivos particulares

1. Elaborar una base de datos validada con la información existente en colecciones y bases de datos biológicos para *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. juliflora* y *P. leavigata*.
2. Establecer la distribución conocida de los cuatro taxa de *Prosopis* seleccionados.
3. Determinar las variables ambientales que mejor expliquen la distribución conocida de estos taxa para modelar su distribución potencial y sus relaciones de área.
4. Realizar un análisis biogeográfico de la distribución conocida y potencial de los cuatro taxa estudiados para inferir su dispersión en México.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Base de datos

7.1.1. Revisión de literatura y de ejemplares de herbario

Se realizó una revisión exhaustiva de la literatura taxonómica y sobre distribución geográfica sobre el género *Prosopis* (Johnston 1962, Burkart 1976, Rzedowski 1988, Palacios 2006); además de los estudios florísticos realizados en México, como la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Grether 2006), la Flora del Bajío y de regiones adyacentes, Grether 2007) y la Flora Novo Galicana (McVaugh 1987). Lo anterior, con la finalidad de reconocer a los taxa seleccionados y contar con antecedentes sobre su distribución y requerimientos ambientales. Asimismo, se recopiló e integró información sobre los cuatro taxa, a partir de la consulta de herbarios y bases de datos. Los herbarios consultados fueron: Herbario Nacional de México (MEXU), Instituto de Biología, UNAM; Herbario Metropolitano (UAMIZ), Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa; Herbario de la Facultad de Ciencias Naturales (QMEX), Universidad Autónoma de Querétaro; Herbario del Centro Regional del Bajío (IEB), Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Michoacán y el Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional. Durante cada consulta, se realizó un reconocimiento de los caracteres morfológicos con valor taxonómico para cada taxon y, mediante el uso de claves taxonómicas (Burkart 1976, Grether 2007), se verificó la identificación de cada ejemplar bajo la clasificación utilizada por Rzedowski (1988). Ejemplares sin posibilidad de ser identificados o con información incompleta, fueron descartados. También se tomaron fotografías de cada ejemplar y de sus etiquetas. Las dos bases de datos de donde se obtuvo información fueron: la base de Mimosoideae de la

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), y Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Los ejemplares considerados fueron aquellos que contaban con información completa y que habían sido identificados por un especialista en el género. Ésto permitió obtener la mayor cantidad posible de registros y de información sobre los cuatro taxa seleccionados.

7.1.2 Depuración, validación de información y elaboración de la nueva base de datos

A partir de la información contenida en las etiquetas de los ejemplares de herbario y la proveniente de las dos bases de datos revisadas, se elaboró una nueva base de datos, la cual contiene 32 campos organizados de acuerdo con el Sistema Darwin Core (Anexo I). Este sistema internacional fue aprobado por la Global Biodiversity Information Facility (GBIF <http://www.gbif.org>), y contiene una estructura que ha sido desarrollada con los estándares mínimos para la búsqueda y recuperación de información (Rodríguez-Tapia y Escalante 2006). La información contenida en la base de datos con el Sistema Darwin Core fue depurada. Ésto consistió en no considerar aquellos registros con errores o inconsistencias como: sinonimias, registros sin localidad, estado o municipio, registros repetidos, sin datos de colector, sin determinador, sin coordenadas geográficas, registros que se encontraban en islas o aquellos que no estaban circunscritos a la distribución *a priori* reportada en la literatura, ya que este tipo de errores limitan la confiabilidad de la base de datos. Algunos de los registros se corrigieron de acuerdo con las localidades, o bien, se completó la información, tal como las coordenadas geográficas, las que se obtuvieron a partir del gacetero geográfico del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2005), el cual permite asociar sitios con localidades de referencia.

Adicionalmente, a la base de datos se le anexaron localidades georreferenciadas externas al país provenientes de GBIF y MEXU; en el caso del MEXU, los registros fueron

validados taxonómica, geográfica y estadísticamente; mientras que para las dos bases de datos revisadas, la validación sólo fue geográfica y estadística. Lo anterior, se realizó para el caso de *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, y *P. juliflora*, ya que estos taxa no limitan su distribución a México y, de no considerar registros externos, se podría incurrir en un sesgo al modelar su distribución. Para las dos variedades de *P. glandulosa*, se utilizaron puntos georreferenciados de Estados Unidos de América y, para el caso de *P. juliflora*, se utilizaron puntos de Centroamérica, principalmente de Guatemala y Belice. La incorporación de estos registros estuvo sustentada en el modelo de Megaméxico III, propuesto para la flora fanerogámica de México (Rzedowski 1998).

La información taxonómica se validó mediante las claves existentes para el género (Burkart 1976, Grether 2007), siguiendo la clasificación considerada por Rzedowski (1988). Durante este proceso, se revisó: el nombre correcto del taxon, la sinonimia, el número de colecta, nombre de quien colectó y determinó el ejemplar, fecha de determinación, correcciones de identificación (fechas recientes), y se verificó que quien determinó el ejemplar fuera especialista o tuviera experiencia en la identificación de estos taxa. Algunos ejemplares fueron identificados o su determinación fue corregida mediante el uso de las claves antes mencionadas. Además, en el caso de los registros provenientes de la base de datos de CONABIO (SNIB), se tomaron en cuenta sólo aquellos registros que decían “revisado”; mientras que en el caso de la base de GBIF, sólo se consideraron aquéllos que decían “especimen preservado”. Asimismo, para incorporar la información de estas bases de datos, se revisaron otros aspectos que permitieron detectar errores tipográfico-ortográficos; así como asegurar que la determinación del ejemplar fuera correcta por considerar sólo aquellos registros con nombre del determinador.

La información geográfica para México, también fue validada por medio del gacetero del INEGI (2005), sobre ArcView 3.2 (Análisis espacial). Asimismo, se validó la posible

presencia de un taxon en una coordenada dada, con base en la distribución reportada *a priori* en la literatura para dicho taxon. Lo anterior, se realizó con la finalidad de tener una base de datos confiable para la modelación de la distribución de los taxa; además, ésto permite la búsqueda, recuperación y obtención de la información para los cuatro taxa de *Prosopis*. En ArcView 3.2, con el uso de la extensión Trazos2004©, se eliminaron las localidades repetidas de los registros contenidos en la base de datos. Esto con la finalidad de tener localidades únicas y evitar un sesgo en la modelación por sobre-colectas en ciertas localidades. La herramienta Trazos2004©, crea una matriz de distancias entre localidades identificadas por un número único y calcula las distancias mínimas entre cada una de las localidades con respecto a otras. Después, crea una matriz espacial para la cobertura del trazo individual que contiene dos columnas, una que indica las localidades que se están relacionando y otra que contiene las distancias entre localidades. Estas distancias se relacionan con las distancias mínimas de la matriz inicial, seleccionando las localidades que cumplen con tener las distancias mínimas. Así, esta herramienta toma como base la columna que contiene los recorridos menores y elimina las localidades repetidas, uniendo estos puntos mediante el principio de distancia mínima y generando un árbol de tendido mínimo en un archivo con formato Shapefile (*shp*) y una base de datos con localidades únicas de los taxa (Rojas 2004).

También, se realizó un análisis de autocorrelación espacial mediante la herramienta de modelado de distribución de especies (SDM) de la interface entre ArcMap y MaxEnt 3.3.3k (ArcToolbox/ SDM Tools/ 1 Universal Tools/ Spatially Rarefy Occurence Data for SDMs/ Spatially Rarefy Occurence Data for SDMs [to reduce spatial autocorrelation]). La autocorrelación se evaluó a intervalos de un kilómetro; así, los registros que se consideraron no presentan autocorrelación espacial, lo que fortalece la validación geográfica y evita el sesgo de los datos en la modelación.

Una vez obtenida la base de datos validada taxonómica y geográficamente mediante ArcMap 10.2.2, se realizó un cruce entre esta base de datos y las 19 coberturas climáticas provenientes de WorldClim (Cuadro 4; Hijmans et al. 2005), las cuales proporcionan información de las variantes de temperatura y precipitación que definen el clima de un lugar. Estas variables han sido utilizadas en la modelación de la distribución potencial, ya que permiten identificar áreas en donde hay condiciones para que los taxa prosperen. El cruce, antes mencionado, permitió fortalecer la validación de la base de datos mediante técnicas estadísticas. Ésto implicó identificar, estadísticamente, datos atípicos (*outliers*) en función de las 19 variables ambientales que permitieron visualizar los intervalos de respuesta ambiental de los taxa. El análisis de los datos atípicos fue por medio de diagramas de cajas (Box-Plot) con ayuda del software NCSS (2007), versión 07.1.18 (Hintze 2009). Así, los datos de cada variable fuera de los valores mínimos y máximos conocidos para los taxa, fueron verificados con base en lo reportado en la literatura y, cuando éstos no correspondieron, fueron eliminados de la base de datos. De este modo, la base de datos final, para los cuatro taxa, fue validada taxonómica, geográfica y estadísticamente.

7.2. Modelos

7.2.1 Modelación de la distribución conocida

Los mapas de distribución conocida se obtuvieron a partir de una consulta geográfica de la base de datos final, donde se rescataron las coordenadas geográficas (latitud y longitud) de cada taxon. Estas coordenadas geográficas fueron visualizadas en ArcMap 10.2.2 como localidades en donde han sido colectados y registrados cada uno de los taxa. Las localidades fueron sobrepuestas en un mapa con límites estatales de México a una escala 1:250000, proveniente de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO 2008). Esto en conjunto, permitió obtener la distribución conocida,

representada por las localidades de recolecta de los taxa y fue reportada en un mapa por taxon y un mapa que contiene a los cuatro taxa.

7.2.2 Modelación de la distribución potencial

Los mapas de distribución potencial se generaron con el algoritmo de Máxima Entropía, MaxEnt (Phillips et al. 2006). Para esto, se requirió de las coordenadas geográficas (latitud y longitud) de las localidades donde fue recolectado cada taxon, datos provenientes de la base de datos final. Con el objeto de considerar la movilidad de los taxa, se usaron localidades externas al territorio mexicano para los taxa: *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. juliflora*. La movilidad (“M”) de un taxon está definida por las áreas accesibles que el taxon, ha explorado, a través del tiempo, en función de su historia de vida y capacidad de dispersión. La movilidad es un aspecto crítico para la modelación, debido a que tiene influencia para definir el área ocupada por un taxon y la posible área potencial (área invadible), con respecto a las características bióticas y abióticas que crean el escenario geográfico y ecológico para el taxon en cuestión (Soberón y Peterson 2005, Peterson et al. 2011). De esta manera, la “M” para los taxa con amplia distribución en América, como las dos variedades de *P. glandulosa*, quedó definida por el modelo de Megaméxico I y para *P. juliflora* por el modelo de Megaméxico II (Rzedowski 1998). En contraste, la “M” para *P. laevigata* fue definida por sus registros restringidos a México.

Además, el modelador MaxEnt requiere de variables climáticas, las cuales están contenidas en las 19 coberturas provenientes de WorldClim (Hijmans et al. 2005). Estas proporcionan una caracterización de las variaciones anuales de temperatura y precipitación. Sin embargo, el incluir las 19 variables, no necesariamente explica por completo la distribución potencial de los taxa, debido a que algunas pueden estar correlacionadas. Por

esta razón, se seleccionaron las variables que mejor explicaran la distribución de cada taxon estudiado. A continuación, se explica el proceso de selección.

Un primer modelo de entrenamiento de la distribución potencial de cada taxon se hizo incluyendo las 19 variables provenientes de WorldClim, los ajustes utilizados fueron: 75% de las localidades de recolecta usadas como puntos de entrenamiento y 25% como puntos de prueba. Se ejecutaron análisis consecutivos con un máximo de 1000 repeticiones y se estableció un umbral de convergencia de 0.00001; estos valores están preestablecidos en el software MaxEnt 3.3.3k. Este primer modelo, permitió obtener las ganancias de entrenamiento para cada una de las variables mediante el Índice de Jackknife. Así, se hizo un análisis basado en el promedio de las ganancias explicativas de cada variable. Las variables con valores por arriba de ese promedio, fueron las seleccionadas como aquéllas que mejor explican el modelo de distribución, lo que permitió acotar el número de variables y obtener un primer grupo de éstas.

$$\bar{X} = \frac{\text{suma de la ganancia de las variables}}{\text{número total de las variables}}$$

Posteriormente, usando el software NCSS (2007), versión 07.1.18 (Hintze 2009), se realizó una correlación de *r-Pearson* entre el primer grupo de variables seleccionadas, provenientes del análisis de los promedios de las ganancias de entrenamiento (Índice de Jackknife). En la correlación, se eliminaron aquéllas variables con altas correlaciones significativas ($P=0.05$; $r \geq 0.60$), las que podrían estar compartidas y/o incluidas en otras variables, lo que permitió reducir el número de variables y hacer una selección estadística estricta de las que mejor explican la distribución potencial de cada taxon.

Las variables seleccionadas por medio de la correlación de *r-Pearson* fueron utilizadas para hacer, nuevamente, la modelación de la distribución de cada taxon, con los

ajustes antes mencionados, obteniendo un segundo modelo de entrenamiento de distribución potencial.

Cuadro 4. Variables ambientales de WorldClim (Hijmans et al. 2005) utilizadas para la modelación de la distribución potencial de los cuatro taxa de *Prosopis* seleccionados para este estudio.

BIO 1	Temperatura promedio anual (°C)
BIO 2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
BIO 3	Isotermalidad (°C) (cociente entre parámetros 2 y 7)
BIO 4	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %)
BIO 5	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
BIO 6	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
BIO 7	Oscilación anual de la temperatura (°C) (cociente entre parámetros 5 y 6)
BIO 8	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
BIO 9	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)
BIO 10	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
BIO 11	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
BIO 12	Precipitación anual (mm)
BIO 13	Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
BIO 14	Precipitación del periodo más seco (mm)
BIO 15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %)
BIO 16	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
BIO 17	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
BIO 18	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
BIO 19	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)

Sin embargo, antes de proceder al modelo ajustado, se revisaron los porcentajes de contribución de las variables, los cuales son proporcionados en los archivos HTML de MaxEnt 3.3.3k, y, si alguna variable presentaba un valor igual a 0, ésta no fue considerada para la modelación final. De esta manera, la selección estadística de las variables permitió obtener el modelo final de la distribución potencial de cada taxa (modelo ajustado); es decir, el modelo que muestra la probabilidad de donde se encuentran las condiciones idóneas para que los diferentes taxa puedan prosperar.

Finalmente, el modelador proporcionó un archivo .asc, el cual fue visualizado en ArcMap10.2.2, utilizando la extensión “análisis espacial”. Posteriormente, el archivo se exportó a un formato grid para su interpretación y edición. Para representar la distribución potencial de los taxa en México, se hizo una extracción por medio de una “máscara” del mapa base estatal de México. Los mapas resultantes fueron clasificados en tres categorías de probabilidad: alta, media y baja, cuyos valores difirieron entre los taxa. Con la finalidad de

contar con una mejor interpretación de las distribuciones, los mapas obtenidos fueron sobrepuestos en un mapa de las Provincias Biogeográficas de México (CONABIO 1997), escala 1:4000000. La sobreposición permitió acotar las distribuciones de los taxa a entidades bióticas discretas.

7.2.2.1. Evaluación de los modelos de predicción

La evaluación de cada modelo se realizó mediante el uso de curvas ROC (*Receiver Operating Characteristics*), un método estándar para evaluar la exactitud de modelos predictivos de distribución (Lobo et al. 2007, Peterson et al. 2011). La curva ROC describe la tasa de identificación correcta de presencias (*sensitivity*, eje de las “y”) contra falsos positivos (*1-specificity*, eje de las “x”); los falsos positivos representan los errores de comisión que son considerados menos graves que los de omisión; es decir, idealmente se busca que las curvas estén en el extremo superior izquierdo, lo que indica que no hay ningún error de omisión o bien el 100% de sensibilidad y ningún error de comisión, es decir, 100% de especificidad; mientras que el *Area under curve* (AUC), es una medida global de la prueba diagnóstica (curva ROC). En la interpretación de las curvas ROC, cuando el AUC tiende hacia el extremo superior derecho, eje de la abscisa=especificidad, equivalente a 1 (clasificación perfecta), indica un mayor número de datos que predicen el modelo. Asimismo, las curvas que no se acercan al extremo superior izquierdo, eje de la ordenada=sensibilidad, representan problemas en el modelo para la predicción de los datos (Lobo et al. 2007). En el modelo, la prueba diagnóstica del AUC, indica que 0.90-1.0 es excelente; 0.80-0.90 es buena, y 0.70-0.80 es regular; mientras que 0.60-0.70 es pobre, y por debajo de estos valores, indicaría un fallo en la predicción (Burgueño et al. 1995). Las curvas ROC fueron obtenidas a partir de los archivos provenientes del modelador MaxEnt 3.3.3k.

7.3. Análisis eco-geográfico

7.3.1. Perfil bioclimático

Para cada taxon de *Prosopis*, el perfil bioclimático fue elaborado con las 19 variables climáticas, resaltando las variables que mejor explicaran la distribución potencial de cada taxon. Estas últimas fueron graficadas por medio de un diagrama de caja (Box-Plot) (Anexo III a-d) en el software NCCS (2007), versión 07.1.18 (Hintze 2009). Asimismo, se generó el perfil bioclimático para cada taxon utilizando medidas de tendencia central (promedio) y de dispersión (máximos, mínimos y error estándar), las que permitieron obtener los rangos en los que se distribuye cada taxon en función de las 19 variables climáticas y de aquéllas utilizadas en la modelación (Cuadro 8). Cada perfil bioclimático muestra las condiciones climáticas de las áreas de distribución de los taxa estudiados, lo que permitió caracterizar las variaciones anuales en la temperatura y precipitación asociadas a su distribución.

7.3.2. Variables ecológicas: afinidades con altitud, clima y tipo de vegetación

Para conocer la afinidad de los taxa a la altitud, clima y tipo de vegetación, se cruzó la información de la base de datos final de cada taxon, con el modelo digital de elevación (MDE), las coberturas de clima (García 1990; escala 1:1000000 y García 1998; escala 1:1000000), y la vegetación potencial (Rzedowski, 1990; escala 1: 4000000). El cruce final de cada cobertura, permitió realizar, en Microsoft® Excel 2010, tablas dinámicas con los datos obtenidos de los cruces para cada taxon. Estos valores fueron estandarizados y graficados como porcentajes, con respecto al valor total de registros para los cuatro taxa de *Prosopis* (585 registros). En el caso del MDE, sólo se obtuvieron los valores mínimos, máximos y promedio de las altitudes en las que ocurren los registros por taxon, debido a que este proporciona principalmente valores numéricos.

7.4. Análisis biogeográfico

7.4.1 Relaciones de área potencial

Las relaciones de área potencial indican áreas separadas (alopatría) o áreas sobrepuestas en, al menos, una porción (simpatría). Dentro de la simpatría se reconocen cuatro variantes: homopatría, alelopatría, endopatría y parapatría (Espinosa et al. 2002).

Los modelos finales de distribución potencial obtenidos con MaxEnt 3.3.3 k en formato .asc., fueron proyectados en ArcView 3.2, con las mismas categorías de probabilidad (baja, media y alta); lo anterior, con la finalidad de elaborar un mapa binario (presencia-ausencia) de cada taxon, considerando la presencia a partir del valor de la probabilidad media. Este mapa binario en ArcView 3.2, se obtuvo por medio de la herramienta de consulta "Query tools". Una vez obtenido el mapa binario para cada taxon, se realizaron combinaciones de pares de áreas para comparar de dos en dos a los taxa. Las combinaciones permitieron realizar multiplicaciones de los mapas binarios de distribución potencial (las multiplicaciones sólo indican datos de presencia de los taxa). Estas multiplicaciones fueron obtenidas en ArcView 3.2, con la herramienta "Map calculator" y convertidas a formato grid para representarlas en ArcMap 10.2.2. Las relaciones de área fueron proyectadas en varios mapas para poder visualizarlas entre pares de taxa.

7.4.2. Modelación de las posibles rutas de dispersión de los cuatro taxa de *Prosopis* en México

El mapa para detectar las posibles rutas de dispersión de los taxa, se generó mediante la misma base de datos final, pero tomando de manera conjunta a los registros de los cuatro taxa. Se utilizó el modelador MaxEnt 3.3.3k para obtener un modelo que mostrara las condiciones para la distribución de los cuatro taxa en conjunto, o bien, las áreas para su probable dispersión. En el modelo, se seleccionó la probabilidad media y alta de distribución

y se exportó a ArcMap 10.2.2. En este modelo, se consideró una pequeña área potencial en las fronteras Sur y Norte de México, con la finalidad de orientar la dirección de la dispersión de los cuatro taxa en México. El mapa considera la expansión del área de distribución en ausencia de barreras distribucionales, debido a que es el modo de dispersión más común y, además, permite detectar relaciones de área (Espinosa et al. 2002).

Con la finalidad de reforzar el modelo de la posible dispersión de los taxa seleccionados, se realizaron, mediante MaxEnt 3.3.3k, proyecciones del clima hacia el pasado cercano -Holoceno Medio- en México (ca. 6000 años), época caracterizada por el descenso de los niveles lacustres y el aumento de la aridez hacia el Noroeste del país (Arroyo-Cabral et al. 2008), esto para asociar la dispersión de los taxa seleccionados en relación con el clima. Estas proyecciones fueron basadas en dos modelos de circulación general CCSM4 y MIROC-ESM, que indican un escenario seco y un escenario húmedo, respectivamente; ambos disponibles en WorldClim y en CMPI5 (<http://worldclim.org/paleo-climate> y <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/>) (Hijmans et al. 2005). Para hacer las proyecciones, se usaron las 19 variables provenientes de WorldClim (<http://worldclim.org/>), con la finalidad de evaluar la coincidencia de las áreas actuales y potenciales con las condiciones que pudieron haber explorado los cuatro taxa en el Holoceno Medio (pasado cercano). Lo anterior, se hizo con base en la teoría del “conservadurismo de nicho” que considera la baja capacidad de los organismos para adaptarse a condiciones climáticas distintas a las de su nicho ancestral (Eliosa et al. 2010), por lo que modelar la distribución de los cuatro taxa en conjunto reflejaría la distribución del ancestro en común.

7.4.3. Análisis biogeográfico para los cuatro taxa estudiados

Con la distribución conocida y potencial de los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados, sus relaciones de área, las variables e intervalos ambientales que definen su distribución, así

como sus afinidades altitudinales, climáticas y de tipo de vegetación, se realizó un análisis biogeográfico de los taxa seleccionados, con especial atención en sus probables rutas de dispersión en México. Este análisis se realizó con base en las Provincias Biogeográficas de México (CONABIO 1997), las cuales son áreas continuas caracterizadas por una o más asociaciones ecológicas y que integran, espacialmente, condiciones ambientales, lo que, en conjunto, las define como entidades bióticas discretas (Escalante et al. 2007). Así, con el análisis biogeográfico se buscó tener una aproximación holística del conocimiento sobre los cuatro taxa del género *Prosopis* seleccionados para este estudio. En la Fig. 1 se presenta una síntesis del procedimiento metodológico abordado en esta tesis.

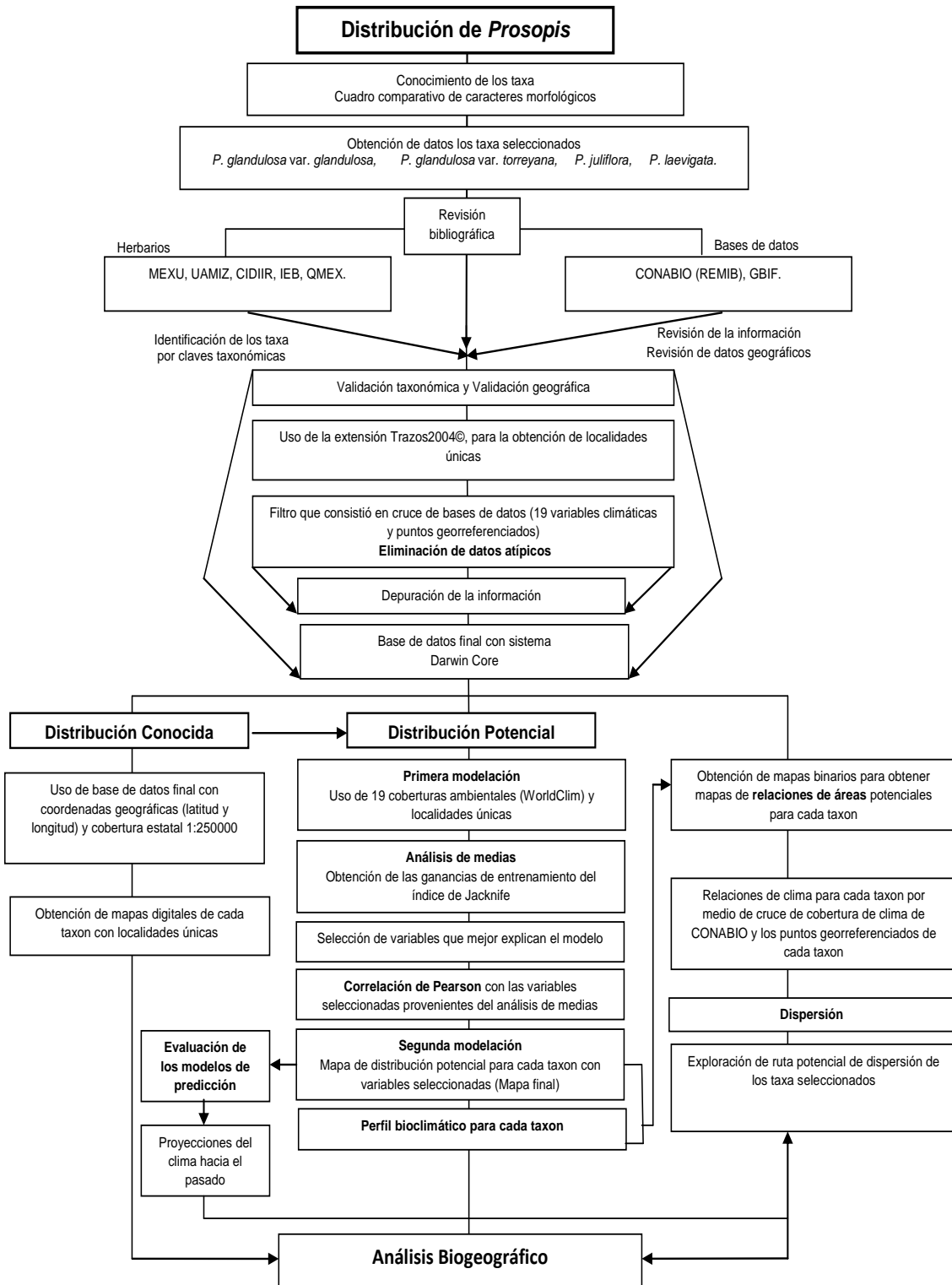


Figura 1. Diagrama de flujo de los métodos utilizados para determinar la distribución conocida y potencial de *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*, distribuidos en México.

8. RESULTADOS

8.1. Base de datos

8.1.1 Revisión de literatura y de ejemplares de herbario

Las fuentes de información biótica que aportaron registros para los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados fueron los cinco herbarios visitados y las dos bases de datos examinadas. El análisis de la contribución de las distintas fuentes de información biótica, al total de registros, tanto iniciales como finales (depurados y validados), indicó que la base de datos de la CONABIO (SNIB) fue la que contribuyó con mayor número registros (451), seguida de los herbarios IEB (44 registros) y MEXU (30 registros). Además, los registros externos (fuera del territorio mexicano), provenientes de GBIF y MEXU, también aportaron un número considerable de registros. En contraste, las fuentes de información que contribuyeron con un menor número de registros fueron los herbarios UAMIZ, CIDIIR y QMEX, los cuales, de manera general, aportaron menos de 30 registros (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número de registros totales, iniciales y finales (depurados y validados), obtenidos de cada fuente de información consultada, e incorporados a la base de datos final de los cuatro taxa estudiados de *Prosopis*

Fuente de Información	Total inicial	Total final
CONABIO (SNIB)	873	451
QMEX	19	7
MEXU	91	30
IEB	95	44
CIDIIR	29	21
UAMIZ	19	7
EXTERNOS (GBIF, MEXU)*	40	25
Total	1166	585

*Se integraron a la base de datos final localidades externas al territorio de México, obtenidas de ejemplares depositados en el herbario MEXU y provenientes de la base de datos GBIF.

El número de registros, para cada taxon, no fue equivalente, ya que hubo más registros para *P. laevigata*, seguido de *P. juliflora*, y la menor cantidad de registros fue para *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. glandulosa* var. *glandulosa*. En el caso de *Prosopis*

glandulosa var. *glandulosa*, la única fuente de información que aportó registros fue la base de datos SNIB, proveniente de la CONABIO. Los herbarios UAMIZ y QMEX, no presentaron registros relacionados con ninguna de las dos variedades de *P. glandulosa*; asimismo, los herbarios QMEX y CIDIIR no contuvieron registros de *P. juliflora* (Fig. 2).

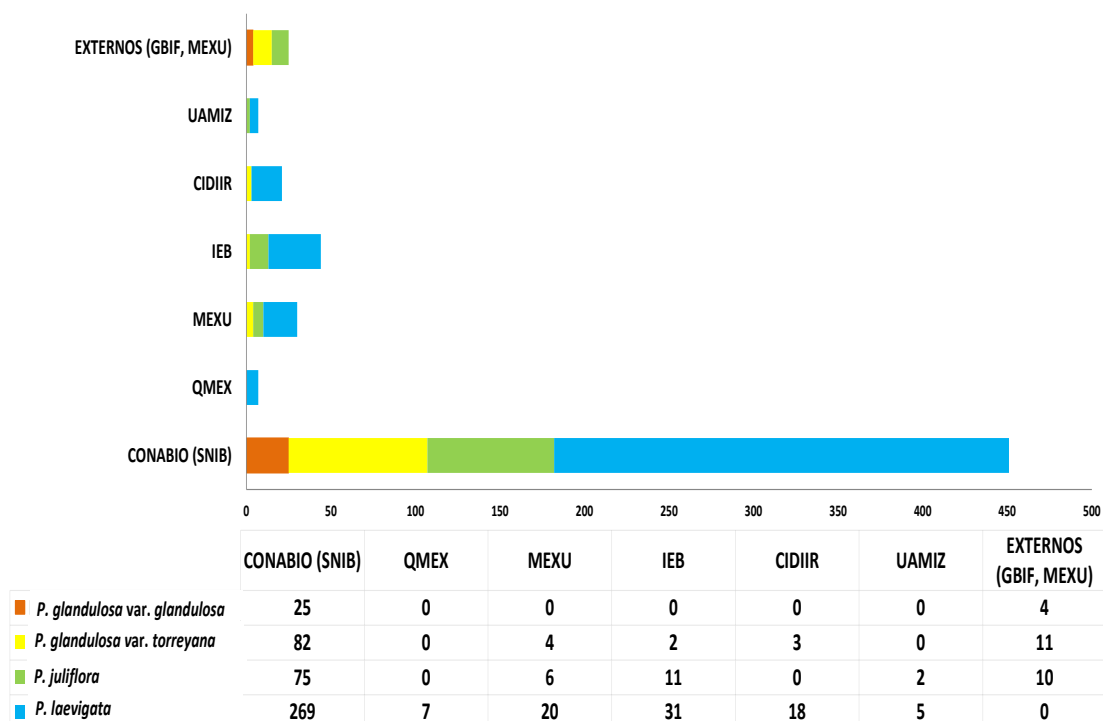


Figura 2. Número de registros depurados y validados obtenidos a partir de las distintas fuentes de información biótica para cada taxon, e incorporados a la base de datos final, para los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados.

8.1.2. Depuración, validación de información y elaboración de la nueva base de datos

A partir de un total de 1,166 registros iniciales, se detectaron 581 registros con inconsistencias y los errores más frecuentes fueron: registros repetidos, es decir, con la misma localidad (33%) y datos estadísticamente atípicos (22%). Los registros que presentaron problemas de georreferenciación, de acuerdo con las coberturas estatales usadas en ArcView 3.2, representaron entre el 6% y 9% (Fig. 3).

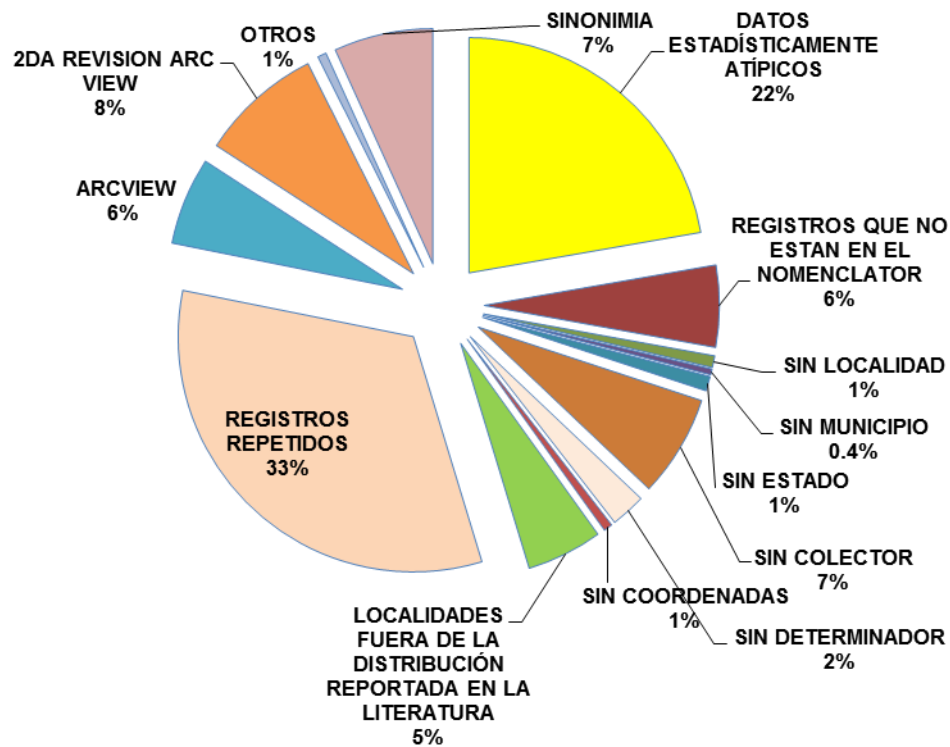


Figura 3. Porcentaje de cada tipo de error o inconsistencias detectados durante la depuración, validación y elaboración de la base de datos final, de los cuatro taxa del género *Prosopis*, distribuidos en México.

Asimismo, un 6% de los registros no se encontraron en el nomenclátor del INEGI (2005) y un 5% de los mismos no correspondieron a la distribución *a priori* reportada en la literatura. Los registros sin colector y con problemas de sinonimia, representaron un 7% cada uno; mientras que menos del 1% de los registros no tuvieron datos suficientes sobre la localidad, estado o coordenadas, entre otros (e.g. datos erróneos en las etiquetas de herbario o que se localizan en islas).

En los cuatro taxa estudiados, durante el proceso de depuración y validación en sus diferentes etapas, el número de registros totales se redujeron en más del 50% (Cuadro 6). Los registros de *P. glandulosa* var. *glandulosa* disminuyeron 64.6%, en *P. glandulosa* var. *torreyana* la disminución fue del 39.2%, en *P. juliflora* del 45.2% y, en *P. laevigata*, fue del 51.2%. Por lo anterior, la base de datos final tuvo un 49% menos de registros; es decir, ésta

quedó finalmente conformada por un total de 585 registros (Cuadro 6). No obstante, el número de registros para cada taxon no fue similar, ya que se obtuvieron 350 registros (60%) para *P. laevigata*, 104 registros (18%) para *P. juliflora*, 102 registros (17%) para *P. glandulosa* var. *torreyana*, y 29 registros (5%) de *P. glandulosa* var. *glandulosa* (Cuadro 6).

Cuadro 6. Depuración y validación de los registros. Se muestran los registros: no validados, validados taxonómica y geográficamente, validados con el uso de la extensión trazos, validados estadísticamente y registros finales utilizados para la modelación de la distribución de los cuatro taxa de *Prosopis*.

Taxon	Inicio	Validados			Final
	No validados	Taxonómica y geográficamente	Trazos	Estadística	No. de registros validados
<i>P. glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	82	40	36	29	29
<i>P. glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	168	122	120	102	102
<i>P. juliflora</i>	190	163	162	104	104
<i>P. laevigata</i>	726	460	447	350	350
Total	1166				585

8.2. Modelos

8.2.1 Modelación de la distribución conocida

Los mapas de distribución conocida, obtenidos para cada taxon se muestran en la Figura 4. Éstos indican que: i) *P. glandulosa* var. *glandulosa* (Fig. 4a) presentó registros en Chihuahua (28%), Coahuila (20%), Zacatecas (12%) y Nuevo León (40%); así, la distribución conocida para este taxon abarca las provincias biogeográficas del Altiplano Norte y Sur y Tamaulipeca; ii) *P. glandulosa* var. *torreyana* (Fig. 4b) se distribuye en el Norte del país, en los estados de Baja California y Baja California Sur con un 15.0%, Sonora (16.1%), Chihuahua (25.8%), Coahuila (21.5 %), Norte de Durango (2.1%), Nuevo León (15.0%),

Tamaulipas (1.0%) y Zacatecas (3.2%). La distribución conocida de este taxon corresponde, en su mayoría, a las provincias biogeográficas de California, Baja California, Sonorense, Altiplano Norte y Tamaulipeca, *iii*) *P. juliflora* (Fig. 4c) presentó registros en la Costa del Pacífico, desde el centro de Sinaloa hasta Chiapas, y su distribución conocida, con base en el número de registros, ocurre en Jalisco (10.2%), Guerrero (18.3%) y Oaxaca (46.9%); y en menor medida, en Baja California Sur (1.0%), Colima (1.0%), Nayarit (4.0%), Michoacán (7.1%), Morelos (1.0%), Puebla (1.0%) y Chiapas (4.0%). Este taxon presentó sólo un registro validado en el estado de Baja California Sur, su distribución conocida corresponde, mayormente, a la provincia biogeográfica Costa del Pacífico; y *iv*) *P. laevigata* (Fig. 4d), cuyos registros indican una distribución conocida en el centro del país, abarcando los estados de Zacatecas con un 10.1% de los registros, Guanajuato (9.6%), Puebla (20.6%) y Oaxaca (11.01%); aunque, también se distribuye en Durango (4.2%), Sur de Nuevo León (0.3%), San Luis Potosí (8.2%), Suroeste de Tamaulipas (4.2%), Aguascalientes (1.4%), Jalisco (2.8%), Querétaro (7.3%), Hidalgo (7.6%), Noreste de Michoacán (7.3%), Estado de México (3.9%) y Veracruz (0.8%); y su distribución conocida corresponde mayormente a las provincias biogeográficas: Altiplano Sur, Eje Volcánico, Este de la Depresión del Balsas, Oaxaca y el Noroeste de la Sierra Madre del Sur.

La distribución conocida para los cuatro taxa estudiados, sugiere que en el Noroeste del Altiplano Norte coexisten las dos variedades de *P. glandulosa*; mientras que en el Noreste del Altiplano Sur, coexisten *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. laevigata* (Fig. 5), por lo que más adelante se delimitaron las relaciones potenciales de área entre los cuatro taxa.

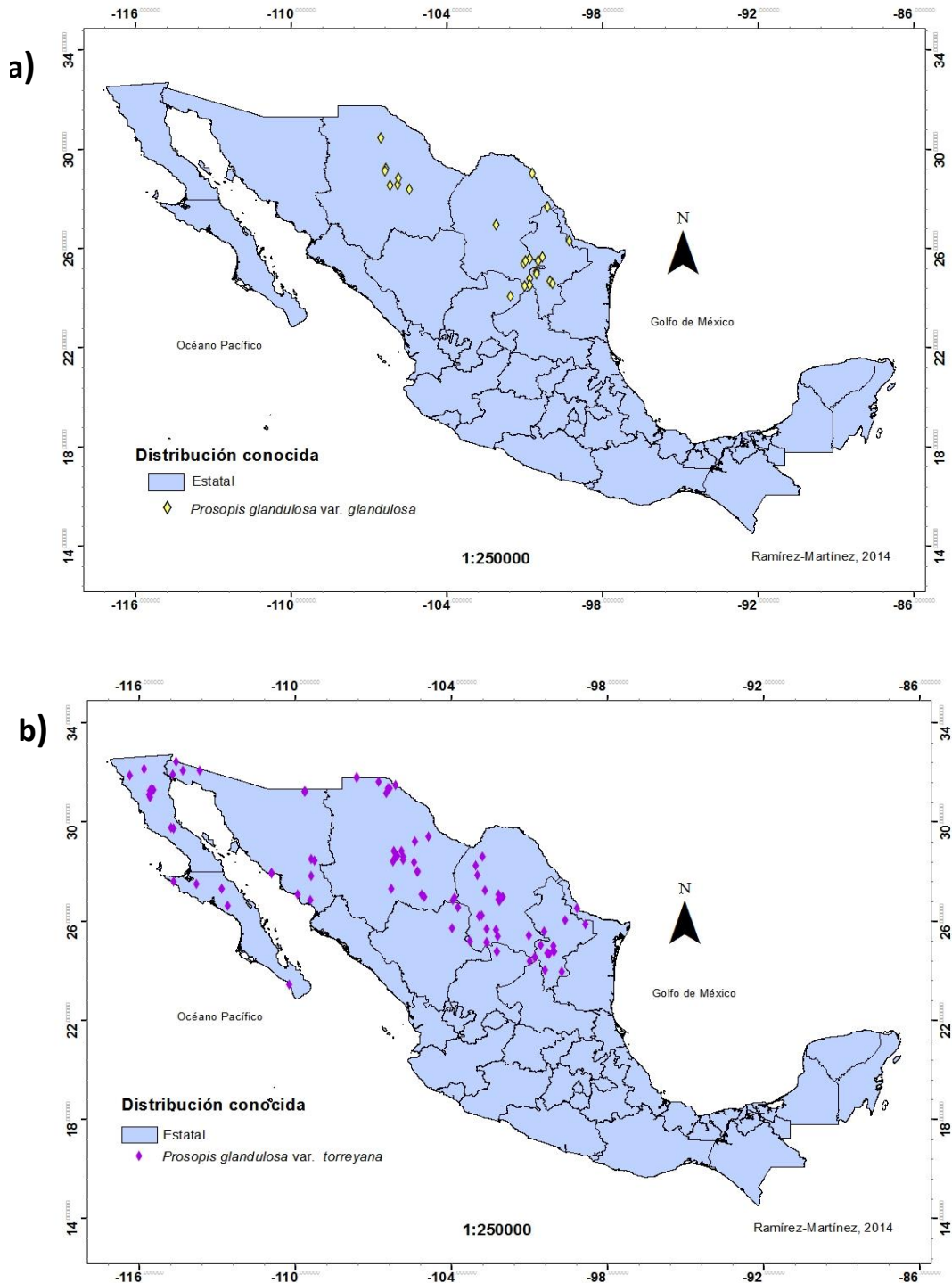


Figura 4. Distribución conocida de **4a)** *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* y **4b)** *P. glandulosa* var. *torreyana* en México.

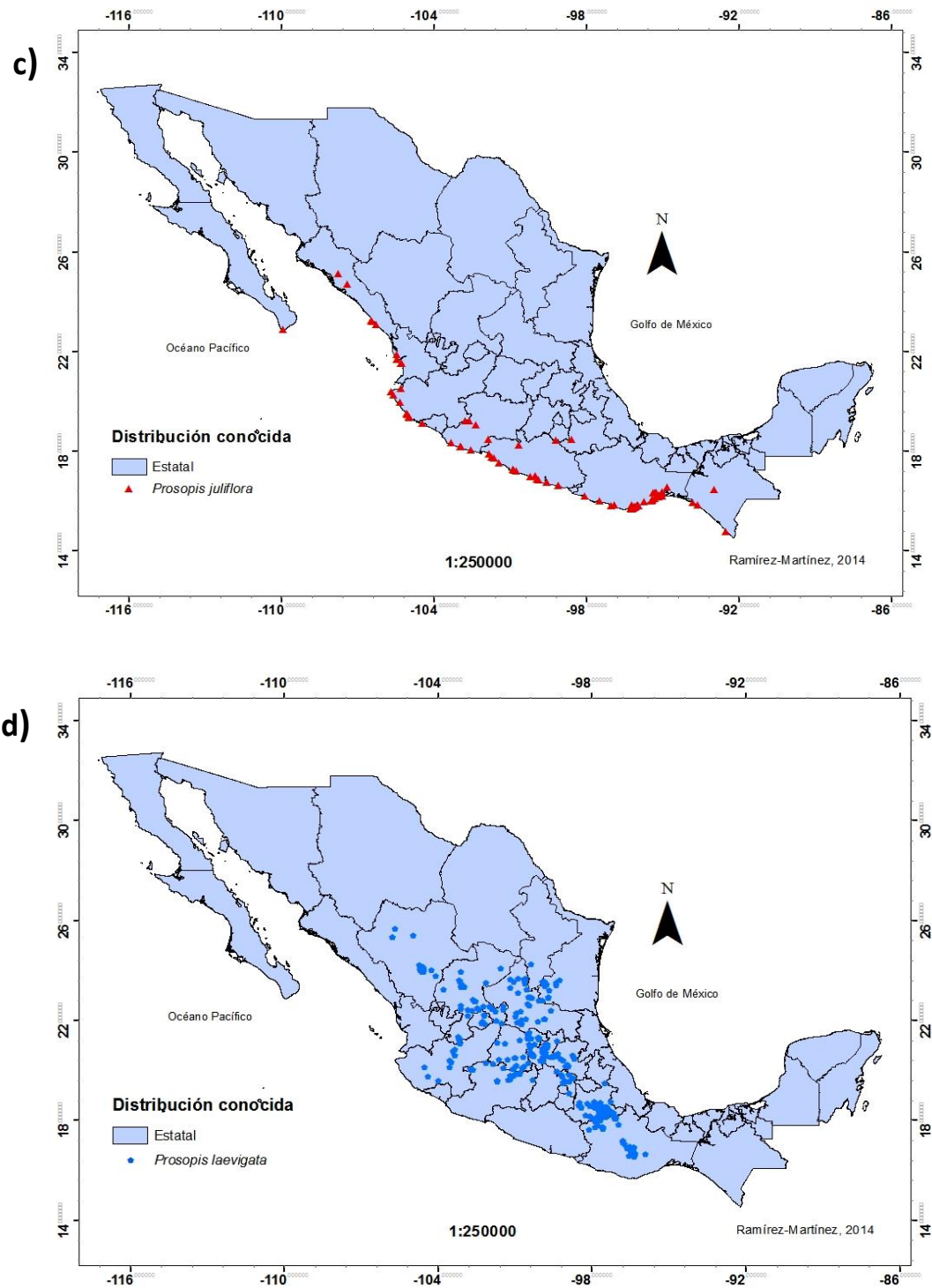


Figura 4. Distribución conocida de **4c)** *Prosopis juliflora* y **4d)** *P. laevigata* en México.

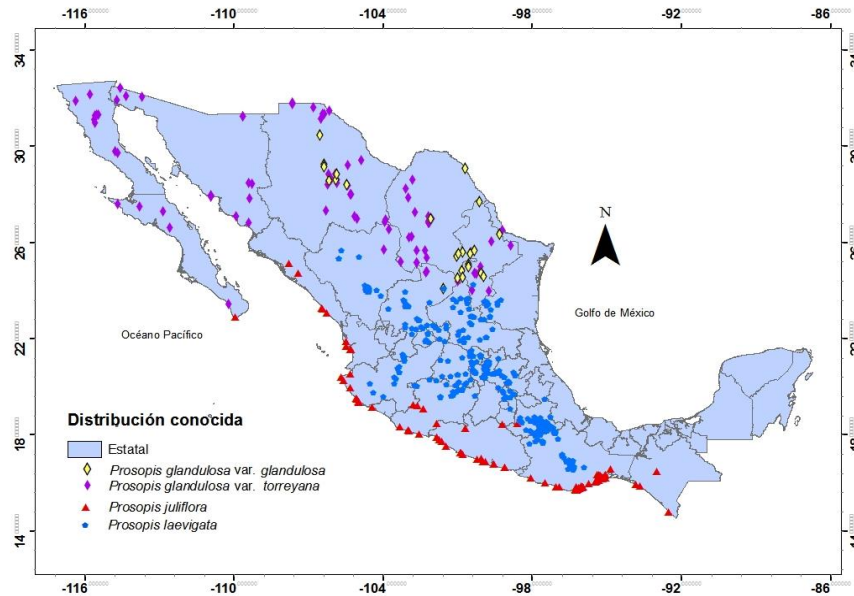


Figura 5. Distribución conocida de cuatro taxa del género *Prosopis*: *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata* en México.

8.2.2. Modelación de la distribución potencial

El modelo de distribución potencial de *i) P. glandulosa* var. *glandulosa* (Fig. 6a), muestra que las áreas con las condiciones abióticas idóneas para que este taxon se distribuya, ocurren en el Noreste del país.

Las variables climáticas que mejor explicaron el modelo de distribución potencial de este taxon fueron (Cuadro 7, Anexo IIIa): temperatura promedio del cuatrimestre más frío, precipitación anual, precipitación del cuatrimestre más seco, precipitación del cuatrimestre más frío, isothermalidad, estacionalidad de la temperatura y temperatura promedio del cuatrimestre más seco. La evaluación del modelo (Anexo IVa) indicó, en la curva ROC, que el AUC de los datos fue de 0.925 ± 0.027 (promedio \pm desviación estándar) que, de acuerdo con Burgueño et al. (1995), el modelo de distribución potencial se considera excelente. El área con mayor probabilidad (0.90) para que esta variedad se distribuya está al Norte y Este del Altiplano Norte (Chihuahuense) y al Noreste del Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino). La

provincia Tamaulipeca y el Oeste del Altiplano Norte, también presentaron condiciones para este taxon, pero con probabilidades medias (0.43).

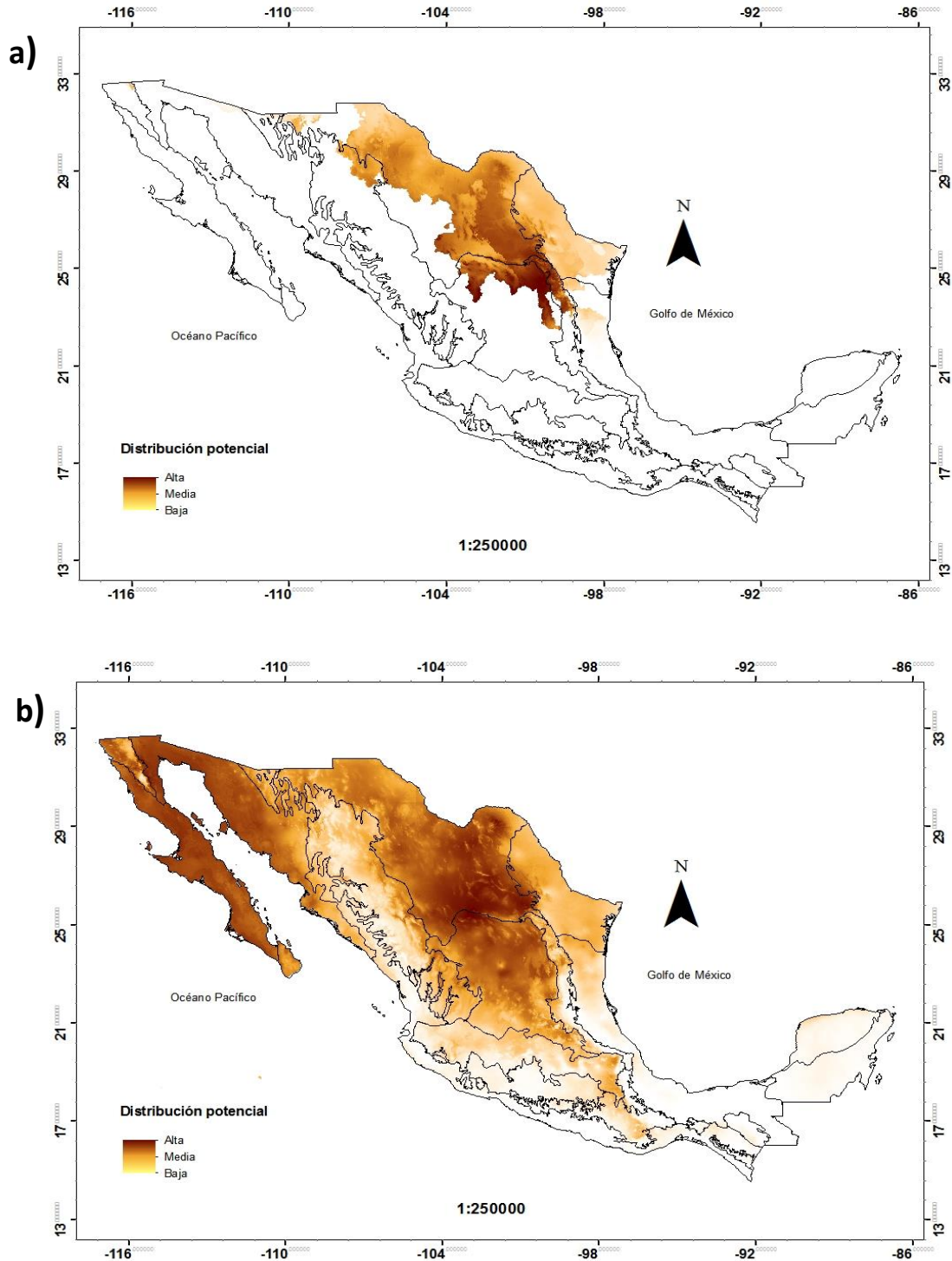


Figura 6. Distribución potencial de 6a) *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* y 6b) *P. glandulosa* var. *torreyana*.

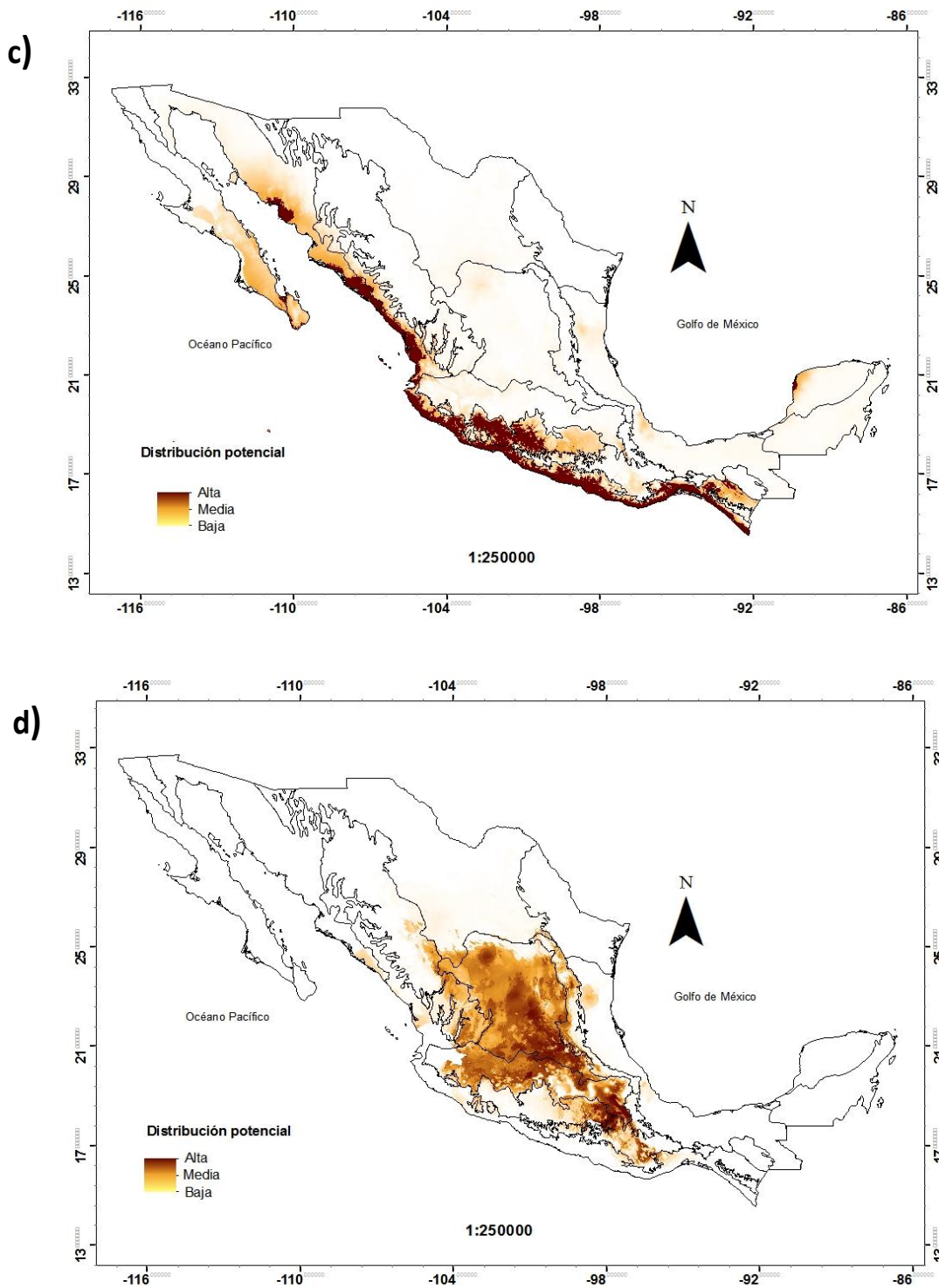


Figura 6. Distribución potencial de 6c) *Prosopis juliflora* y 6d) *P. laevigata*.

Cuadro 7. Valores promedio \pm error estándar de las variables que mejor explicaron la distribución potencial en México de los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados.

Variables		<i>P. glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	<i>P. glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>P. laevigata</i>
BIO1	Temperatura promedio anual (°C)		18.7 \pm 0.2	26.9 \pm 0.1	
BIO2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)			12.3 \pm 0.1	
BIO3	Isotermalidad (°C)	0.5 \pm 0.01	0.5 \pm 0.0		0.6 \pm 0.00
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (°C)	50.6 \pm 2.93	53.3 \pm 1.3	13.4 \pm 0.7	24.01 \pm 0.3
BIO6	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)				5.9 \pm 0.13
BIO7	Oscilación anual de la temperatura (°C)				24.4 \pm 0.1
BIO8	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)			25.9 \pm 0.1	
BIO9	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)	13.5 \pm 0.3			16.3 \pm 0.1
BIO11	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)	10.8 \pm 0.6	11.8 \pm 0.3	25.1 \pm 0.1	15.1 \pm 0.1
BIO12	Precipitación anual (mm)	394.2 \pm 19.2	324.2 \pm 14.4		
BIO14	Precipitación del periodo más seco (mm)		4.4 \pm 0.3	233.3 \pm 7.9	
BIO17	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)	34.4 \pm 3.0	20.2 \pm 1.4	8.75 \pm 0.3	22.1 \pm 0.4
BIO19	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)	42.9 \pm 3.5			29.8 \pm 0.6

El modelo de distribución potencial de *ii) P. glandulosa* var. *torreyana* (Fig. 6b), muestra que el área con las condiciones abióticas idóneas para que esta variedad se distribuya se localiza, esencialmente, en el Noroeste del país. Asimismo, las variables climáticas que mejor explicaron su distribución potencial fueron (Cuadro 7, Anexo IIIb): temperatura promedio anual, isotermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura promedio del cuatrimestre más frío, precipitación anual, precipitación del periodo más seco y precipitación del cuatrimestre más seco. La evaluación del modelo (Anexo IVb) indicó, por medio de la curva ROC, que el AUC de los datos fue de 0.922 ± 0.014 (promedio \pm desviación estándar) que, de acuerdo con Burgueño et al. (1995), el modelo de distribución potencial es considerado excelente. Así, el área potencial con mayor probabilidad (0.78) para

que este taxon se distribuya está al centro del Altiplano, particularmente en la unión entre las provincias Altiplano Norte (Chihuahuense) y Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino). Asimismo, este taxon también tiene una alta probabilidad para distribuirse al Oeste de Sonora y en la Península de Baja California. No obstante, el área con probabilidad media para su distribución corresponde a las provincias de California, Tamaulipeca y al centro del país, principalmente en el Eje Volcánico y la Sierra Madre del Sur.

El modelo de distribución potencial de *iii) P. juliflora* (Fig. 6c), indicó que el área con las condiciones ambientales idóneas para su distribución está, principalmente, en la Costa del Pacífico. Las variables climáticas que mejor explicaron su distribución fueron (Cuadro 7, Anexo IIIc): temperatura promedio anual, estacionalidad de la temperatura, oscilación anual de la temperatura, temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso, temperatura promedio del cuatrimestre más frío, precipitación del período más seco y precipitación del cuatrimestre más seco. La evaluación del modelo (Anexo IVc) indicó, en la curva ROC, que el AUC de los datos fue de 0.965 ± 0.006 (promedio \pm desviación estándar) que, de acuerdo con Burgueño et al. (1995), el modelo de distribución potencial es considerado excelente. El área potencial con mayor probabilidad (0.64) para la distribución de este taxon está al Sur de la provincia de Baja California y en la Costa del Pacífico, desde el Sur de Sonora hasta el Suroeste de Chiapas; aunque, el área abarca una porción menor al Noroeste de Yucatán. Este taxon extiende su área de distribución, con mayor probabilidad, al Oeste de la Depresión del Balsas; mientras que el área con probabilidad media (0.32) se encuentra en el centro de la Península de Baja California, al Centro del país y en Veracruz.

Finalmente, el modelo de distribución potencial de *iv) P. laevigata* (Fig. 6d), sugiere que el área con las condiciones abióticas idóneas para su distribución está, esencialmente, en el centro del país. Las variables climáticas que mejor explicaron este modelo fueron (Cuadro 7, Anexo III d): isothermalidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura mínima

promedio del periodo más frío, oscilación anual de la temperatura, temperatura promedio del cuatrimestre más seco, temperatura promedio del cuatrimestre más frío, precipitación del cuatrimestre más seco y precipitación del cuatrimestre más frío. La evaluación del modelo (Anexo IVd) indicó, en la curva ROC, que el AUC de los datos fue de 0.84 ± 0.018 (promedio \pm desviación estándar) que, de acuerdo con Burgueño et al. (1995), el modelo de distribución potencial es considerado bueno. El área potencial con mayor probabilidad (0.76), para la distribución de este taxon, corresponde al Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino), el Eje Volcánico, el Este de la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur. No obstante, el área con probabilidad media (0.33) fue de menor tamaño y está en el Sur de la provincia Sonorense, el Oeste del Altiplano Sur, el Sureste de la Sierra Madre Occidental, y el Noroeste de la provincia del Golfo de México.

8.3. Análisis eco-geográfico

8.3.1. Perfil bioclimático

Los valores promedio de la estacionalidad de la temperatura (BIO4) y de la oscilación anual de la temperatura (BIO7), fueron mayores en las áreas potenciales para las dos variedades de *P. glandulosa*, en comparación con las áreas en las que se pudieran distribuir *P. laevigata* y *P. juliflora*. Los valores promedio de estacionalidad de la precipitación (BIO 15), precipitación del cuatrimestre más lluvioso (BIO 16) y precipitación del cuatrimestre más cálido (BIO 18), fueron mayores en el área potencial de distribución de *P. juliflora*, seguido de las áreas potenciales de *P. laevigata* y de las dos variedades de *P. glandulosa*.

Las variables utilizadas en la modelación final y que mejor explicaron el modelo de distribución potencial de cada taxon (Cuadro 7, Anexo IIIa-d), no fueron siempre las mismas. Los taxa con mayor afinidad por variables ligadas a la temperatura fueron *P. juliflora* (78%) y *P. laevigata* (75%). En cambio, ambas variedades de *P. glandulosa* mostraron mayor

Cuadro 8. Perfiles bioclimáticos de los cuatro taxa del género *Prosopis* estudiados. Valores mínimos y máximos; entre paréntesis el promedio y el error estándar. La columna de la izquierda corresponde a las variables climáticas de WorldClim, referidas en el Cuadro 4.

Variable	<i>Prosopis glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	<i>Prosopis glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	<i>Prosopis juliflora</i>	<i>Prosopis laevigata</i>
BIO1	11.7-23(17.5 ± 0.5)	9.7-24.8(18.7 ± 0.2)	23.9-29.2(26.9 ± 0.1)	13.8-24.2(18.5 ± 0.1)
BIO2	12.1-19.3(15.6 ± 0.3)	11.2-20(16.05 ± 0.1)	9.4-17.5(12.3 ± 0.1)	13.2-19.6(16.1 ± 0.06)
BIO3	0.4-0.67(0.5 ± 0.01)	0.37-0.66(0.5 ± 0.0)	0.53-0.84(0.7 ± 0.0)	0.5-0.7(0.6 ± 0.00)
BIO4	25.03-75.1(50.6 ± 2.93)	25.76-83.61(53.3 ± 1.3)	5.84-40.5(13.4 ± 0.7)	11.6-43.2(24.01 ± 0.3)
BIO5	27-37.6(31.9 ± 0.6)	23.8-41(33.9 ± 0.3)	32.3-40.2(34.9 ± 0.1)	24.3-36.6(30.3 ± 0.11)
BIO6	-5.6-8(2.2 ± 0.6)	-4.9-12.2(3.3 ± 0.3)	10.2-21.4(18.0 ± 0.2)	-0.3-13.1(5.9 ± 0.13)
BIO7	22.4-38.5(29.6 ± 0.9)	21.8-39.3(30.6 ± 0.4)	13.4-26.3(16.9 ± 0.2)	18.7-32.1(24.4 ± 0.1)
BIO8	18.5-27.6(22.4 ± 0.5)	4.8-31.6(22.3 ± 0.5)	21.4-29.1(25.9 ± 0.1)	15.2-25.6(20.4 ± 0.11)
BIO9	8.9-16.4(13.5 ± 0.3)	9.4-26.3(17.2 ± 0.4)	25.1-29.8(28.0 ± 0.08)	11.5-22.9(16.3 ± 0.1)
BIO10	19.1-30.2 (23.6 ± 0.6)	16.1-32.4(25.3 ± 0.3)	26-31.1(28.5 ± 0.08)	15.8-26.9(21.2 ± 0.1)
BIO11	3.2-15.2 (10.8 ± 0.6)	4.3-18.8(11.8 ± 0.3)	19.4-28.2(25.1 ± 0.1)	9.4-21.4(15.1 ± 0.1)
BIO12	221-612(394.2 ± 19.2)	57-787(324.2 ± 14.4)	190-1967(911.7 ± 31.1)	306-1573(568.0 ± 8.4)
BIO13	40-145(79.2 ± 4.6)	11-198(69.2 ± 3.7)	0-4(1.57 ± 0.09)	45-327(125.0 ± 2.2)
BIO14	2-18(8.7 ± 0.92)	0-18(4.4 ± 0.3)	56-514(233.3 ± 7.9)	1-11(5.2 ± 0.1)
BIO15	43-108 (71.2 ± 3.8)	34-113(77.6 ± 1.9)	92-130(110.6 ± 0.6)	48-119(89.0 ± 0.6)
BIO16	94-306(199.1 ± 10.0)	27-466(177.7 ± 9.0)	132-1327(580.3 ± 20.7)	112-959(316.5 ± 6.2)
BIO17*	12-62 (34.4 ± 3.0)	0-66(20.2 ± 1.4)	1-17(8.75 ± 0.3)	5-49(22.1 ± 0.4)
BIO18	74-261(168.5 ± 8.0)	8-419(136.1 ± 8.2)	103-1244(383 ± 20.1)	108-560(203.2 ± 3.0)
BIO19*	19-98(42.9 ± 3.5)	13-363(57.0 ± 5.5)	2-839(30.7 ± 85.94)	5-73(29.8 ± 0.6)

NOTA: En negritas, se señalan las variables que permiten observar un contraste ambiental entre los cuatro taxa.

afinidad (42%) por variables ligadas a la precipitación. Los promedios de la mayoría de las variables que explican la distribución potencial de las dos variedades de *P. glandulosa* fueron muy cercanos. Asimismo, las variables asociadas con la distribución potencial de *P. laevigata* tuvieron valores intermedios entre los que presentaron las dos variedades de *P. glandulosa* y *P. juliflora* (Cuadro 8).

8.3.2. Variables ecológicas: afinidades con altitud, clima y tipo de vegetación

P. glandulosa var. *torreyana* presentó un intervalo altitudinal mayor, 5-2589 msnm, con respecto a *P. glandulosa* var. *glandulosa* que se encuentra en altitudes de 118-2302 msnm (Cuadro 9). Estos dos taxa mostraron mayor afinidad a los climas muy árido (BW), árido (BS₀) y semiárido (BS₁), y menor al cálido subhúmedo (Aw) (Fig. 7a), requiriendo de una precipitación anual y temperatura promedio anual no mayores de 400 mm y 19°C, respectivamente (Cuadro 9). Asimismo, su mayor afinidad fue por la vegetación xerófila (Fig. 7b). En contraste, *P. juliflora* se establece en un intervalo altitudinal menor de 1-1111 msnm y en áreas con precipitación anual (911.73) y temperatura promedio anual mayor (26.99°C) (Cuadro 9), que los taxa antes mencionados. Este taxon presentó mayor afinidad por el clima cálido subhúmedo (Aw) y menor a los climas muy árido (BW), árido (BS₀) y semiárido (BS₁) (Fig. 7a), mientras que tuvo una mayor afinidad por el bosque tropical, ya sea subcaducifolio o caducifolio (Fig. 7b).

Cuadro 9. Intervalos de altitud, precipitación anual y temperatura promedio anual, en los que se reportan a *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. laevigata* y *P. juliflora*, en México.

	<i>P. glandulosa</i> var. <i>glandulosa</i>	<i>P. glandulosa</i> var. <i>torreyana</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>P. laevigata</i>
Altitud (msnm)	118 (1,404) 2,302	5 (1,121) 2,589	1 (77) 1,111	641 (1,745) 2,694
Precipitación anual (mm)	221 (394.27) 612	57 (324.25) 787	190 (911.73) 1,967	306 (568.01) 1,573
Temperatura promedio anual (°C)	11.7 (17.57) 23	9.7 (18.75) 24.8	23.9 (26.99) 29.2	13.8 (18.56) 24.2

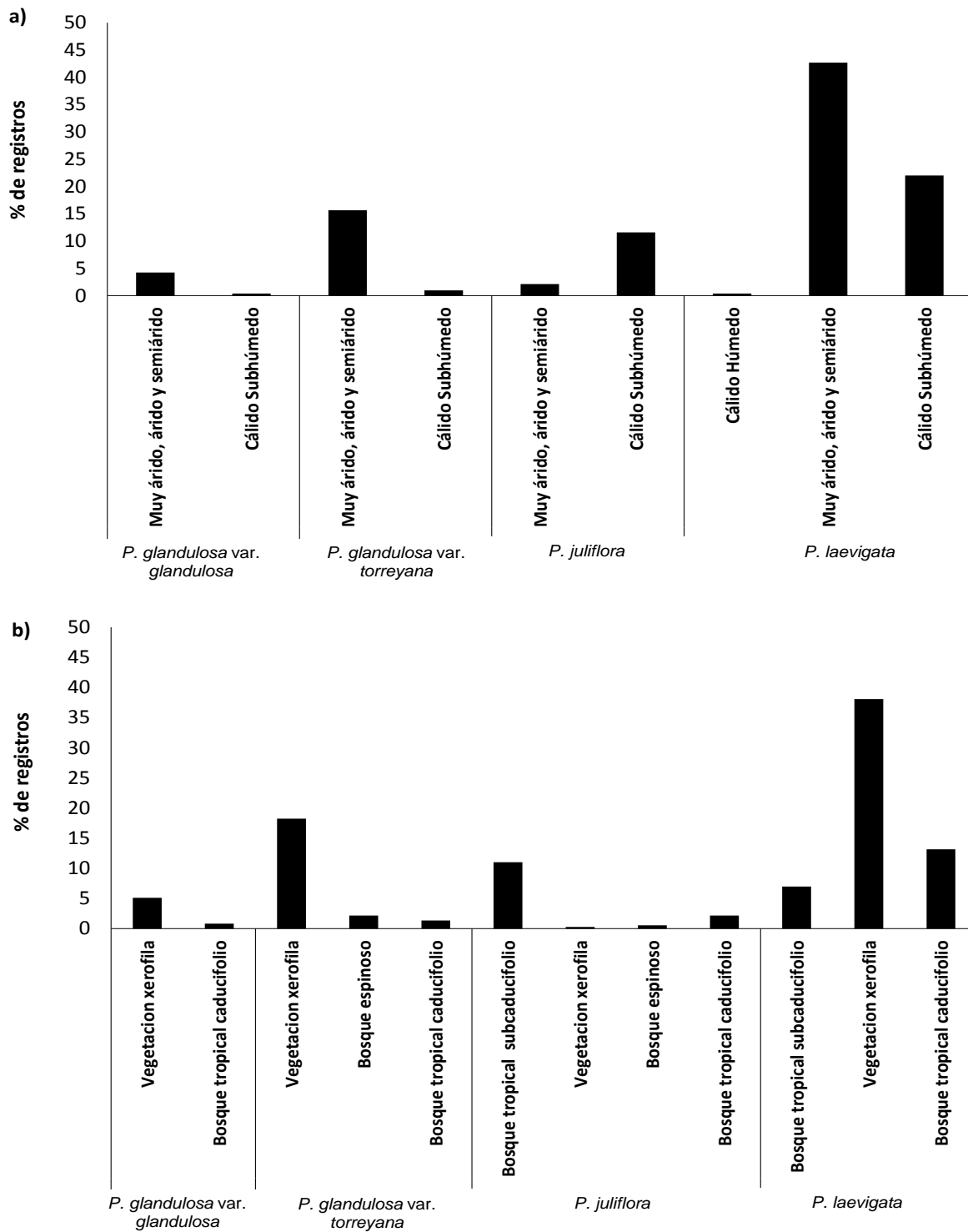


Figura 7. Porcentaje de registros en relación al número de registros totales que muestran la afinidad de cada uno de los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados a tipos de: a) Clima, y b) Tipos de vegetación, en México

Por otra parte, *Prosopis laevigata* se localiza en un intervalo altitudinal de 641-2694 msnm y en áreas que presentan, en promedio, mayor precipitación anual (600 mm) que las áreas de las dos variedades de *P. glandulosa*. Sin embargo, tanto *P. laevigata* como las dos variedades de *P. glandulosa*, ocurren en áreas con similar temperatura promedio anual (19°C) (Cuadro 9) y tienen afinidad por los mismos tipos de clima; aunque, además, *P. laevigata* es también afín al clima cálido húmedo -Am- (Fig. 7a). *P. laevigata* además también muestra afinidad, principalmente, a la vegetación xerófila, al bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Fig. 7b).

8.4. Análisis biogeográfico

8.4.1. Relaciones de área potencial

A partir de la multiplicación de mapas binarios (Anexo II), se obtuvieron las relaciones de área entre los taxa estudiados, las cuales muestran las condiciones para que los taxa puedan establecerse. Las Figuras 8 y 9 muestran las relaciones de área (Fig. 11) entre los taxa, éstas fueron:

- 1) ***P. glandulosa* var. *glandulosa* - *P. glandulosa* var. *torreyana***: mostraron homopatría, en las provincias del Altiplano Norte y Norte del Altiplano Sur (Fig. 8a).
- 2) ***P. glandulosa* var. *glandulosa* - *P. juliflora***: tienen alopatría entre sus áreas (Fig. 9).
- 3) ***P. glandulosa* var. *glandulosa* - *P. laevigata***: presentan alelopatría en el Norte del Altiplano Sur y en el Norte de la Sierra Madre Oriental (Fig. 8b).
- 4) ***P. glandulosa* var. *torreyana* - *P. juliflora***: presentan alelopatrías al Oeste de Sonora y Sinaloa (provincia Sonorense), sobre la Costa del Pacífico y en la provincia de Oaxaca, al Norte de la Sierra Madre del Sur, así como parapatría al Sur de la Península de Baja California (Figs. 8c y d).

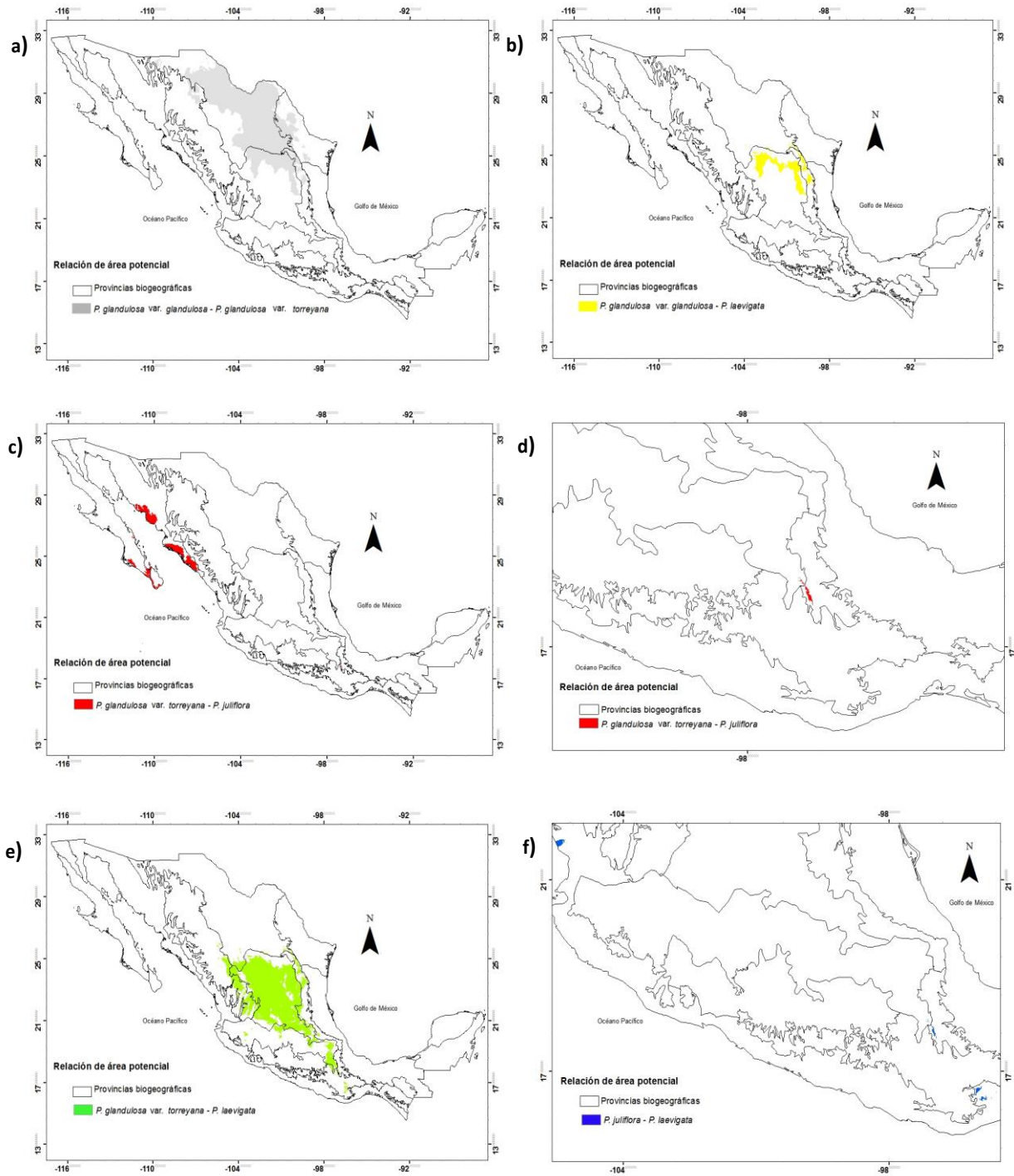


Figura 8. Mapas que muestran la relación (superposición) de las áreas potenciales de cuatro taxa de *Prosopis* en México: a) *P. glandulosa* var. *glandulosa* - *P. glandulosa* var. *torreyana*, b) *P. glandulosa* var. *glandulosa* - *P. laevigata*, c y d) *P. glandulosa* var. *torreyana* - *P. juliflora*, e) *P. glandulosa* var. *torreyana* - *P. laevigata* y f) *P. juliflora* - *P. laevigata*.

- 5) *P. glandulosa* var. *torreyana* - *P. laevigata*: presentan alelopatría en el Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino), al extremo Este del Eje Volcánico y al Norte y Sur de la Sierra Madre del Sur (Fig. 8e).
- 6) *P. juliflora* - *P. laevigata*: mostraron alelopatría en tres áreas pequeñas, las cuales se ubican: 1) En el estado de Nayarit en la Costa del Pacífico, 2) En la provincia de Oaxaca, específicamente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y 3) En el extremo Sur de Oaxaca en la provincia Costa del Pacífico (Fig. 8f).

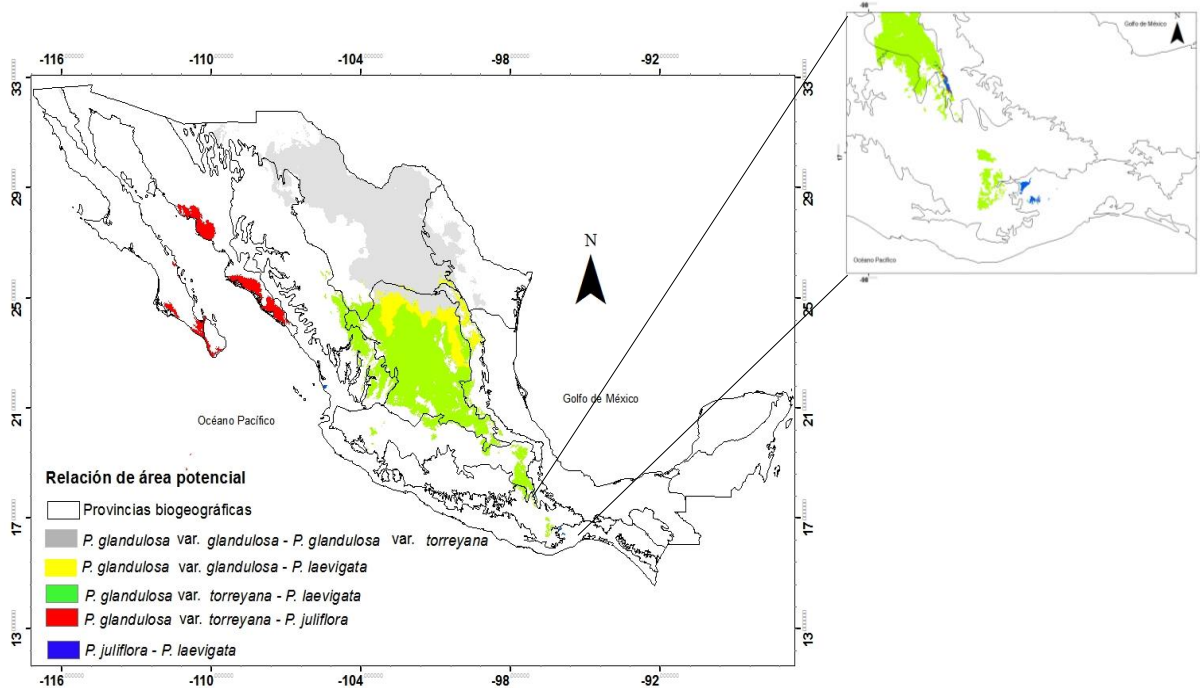


Figura 9. Modelo de consenso de las diferentes relaciones de área de distribución potencial entre cuatro taxa del género *Prosopis* en México.

El mapa de consenso general (Fig. 9) de las relaciones potenciales de área indican que, al menos, tres de los taxa estudiados podrían tener algún tipo de simpatría potencial en el Altiplano Sur (*P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. laevigata*);

mientras que en la provincia de Oaxaca, particularmente al Este del Eje Volcánico, ocurre simpatria (alelopatría) entre *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*.

8.4.2 Posible ruta de dispersión de los cuatro taxa de *Prosopis* en México

Los mapas de distribución potencial de los cuatro taxa en conjunto (Fig. 10a-c), tanto en el presente y como al pasado cercano (Holoceno Medio), mostraron condiciones ambientales idóneas (condiciones que permitirían a los taxa establecerse y distribuirse) que sugieren dos posibles rutas para su dispersión reciente en el territorio mexicano. Ambas rutas confluyen en Chiapas, en donde *Prosopis* ocupó, posiblemente, una pequeña área en la región Sur del Soconusco; sin embargo, a partir del Istmo de Tehuantepec, esta área tuvo algún cambio geomorfológico (Ferrusquía 1998) promoviendo la divergencia de sus rutas de dispersión al interior del territorio mexicano.

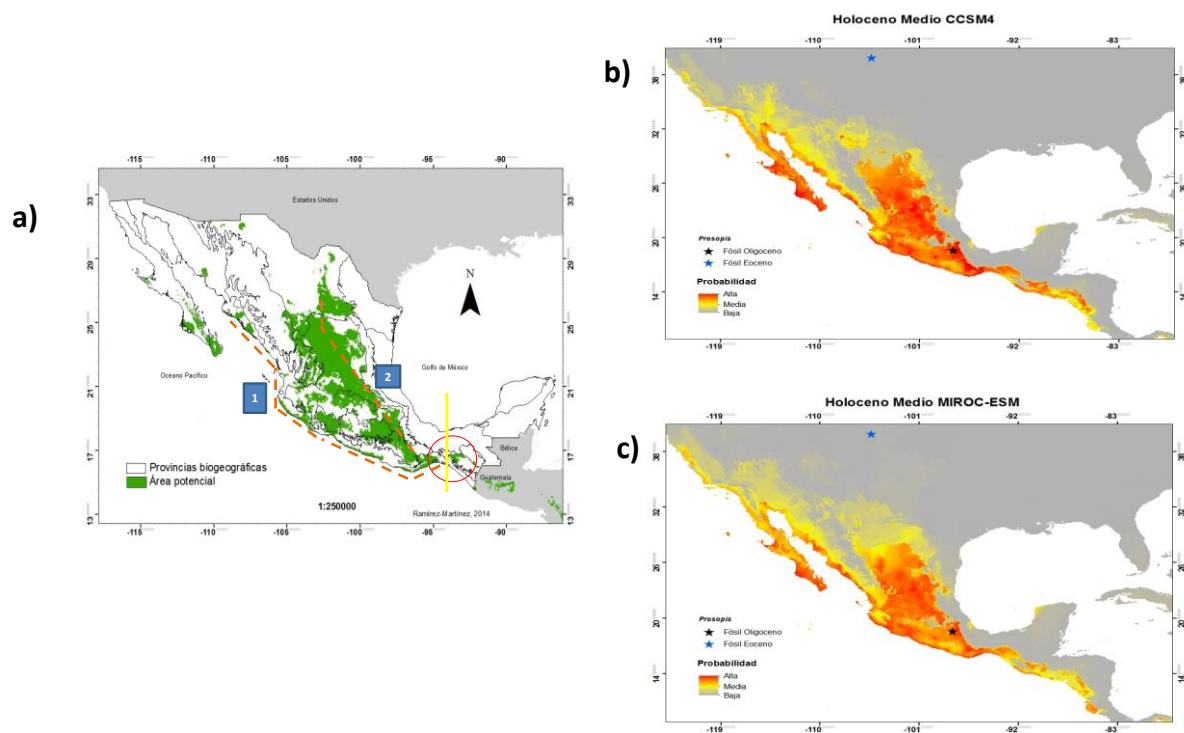


Figura 10. Mapas de la posible ruta potencial de dispersión de los cuatro taxa *Prosopis* estudiados en México y modelados en conjunto: a) Al presente, b) Al pasado cercano: Holoceno Medio (CCMS4, escenario seco), y c) Holoceno Medio (MIROC-ESM, escenario húmedo).

La primera ruta potencial de dispersión se llevó a cabo desde la región Norte del Soconusco hacia el centro del país, ocupando, principalmente, el Este de la Sierra Madre del Sur, el Este de la Depresión del Balsas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y el Noreste del Eje Volcánico, para, posteriormente, extenderse hacia el Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino) y el Sureste del Altiplano Norte (Chihuahuense), hasta ocupar, prácticamente, toda la región Norte de México. Por su parte, la segunda posible ruta ocurrió por toda la Costa del Pacífico, desde Chiapas hasta el centro de Sonora y el Sur de la Península de Baja California.

La modelación de la distribución potencial al Holoceno Medio (pasado cercano; 6000 años antes del presente) en México, en ambos escenarios, CCSM4 (seco) y MIROC-ESM (húmedo), apoya la existencia de estas dos rutas de dispersión y, además, soporta la idea de que, en México, la dirección de la dispersión pudo ocurrir de Sur a Norte (Fig.10a-c).

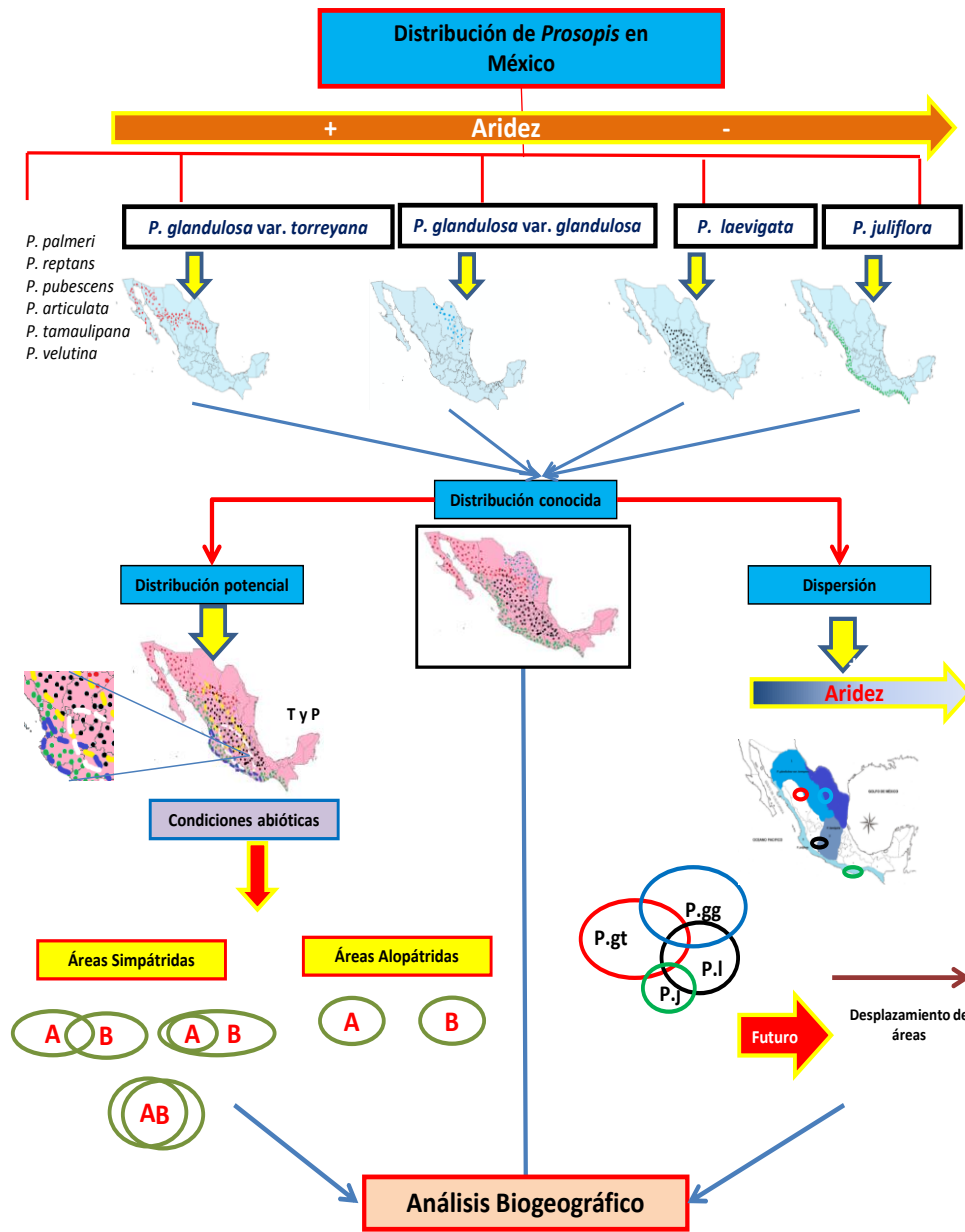


Figura 11. Modelo conceptual hipotético sobre el conocimiento de la distribución de *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*, en México.

9. DISCUSIÓN

9.1 Fuentes de información

El mayor número de registros aportado por la base de datos de CONABIO (SNIB), tanto al inicio, como al final de la validación, se debe a que esta base de datos contiene información de diferentes herbarios a nivel nacional e internacional; es decir, es una red interinstitucional de información biológica, que incluye las contribuciones de colecciones científicas de distintas instituciones (<http://www.conabio.gob.mx/institucion/snib/doctos/acerca.html>). En contraste, los herbarios QMEX y UAMIZ aportaron menos registros, ya que contienen, ejemplares incorporados a partir de estudios florísticos locales y regionales, y además, probablemente tienen un bajo intercambio de ejemplares. Esto sugiere incentivar el intercambio y la incorporación de más registros para estas taxa a partir de trabajos de investigación a otras escalas. El alto número de registros para *P. laevigata* se debe principalmente a que es el taxon en el que se enfocan la mayoría de los estudios ecológicos, económicos, culturales y distribucionales sobre *Prosopis* (Galindo y García Moya 1986, Rzedowski 1988, Frías-Hernández et al. 2000, Montaña et al. 2006, Palacios 2006). Los bajos aportes de otros herbarios como QMEX, con escasos registros de *P. laevigata* y UAMIZ, con registros para sólo dos taxa (*P. laevigata* y *P. juliflora*), indican también que estas colecciones presentan información local o regional. Lo anterior, es importante ya que en estudios como el presente, el escaso número de registros podrían no ser suficientes para determinar su distribución mediante modelación. Por lo tanto, es necesario incrementar el número de registros para algunos taxa mediante estudios florísticos a diferentes escalas, como es el caso de las variedades de *P. glandulosa*; así como recabar mayor información ambiental de los sitios de colecta (eg. clima, temperatura, precipitación, altitud), ya que, actualmente, esta información es esencial para modelar su distribución conocida y potencial. Lo anterior, implica un gran esfuerzo que involucra al investigador, colector, determinador y

capturista, quienes tienen como finalidad dar a conocer y preservar la información de estas fuentes, para estudios a futuro.

9.2. Depuración, validación de información y elaboración de la base de datos final

Los registros con localidades frecuentemente repetidas, detectados durante la depuración y validación de la base de datos de los cuatro taxa de *Prosopis*, se deben a la duplicidad de registros durante el intercambio interinstitucional de ejemplares entre herbarios (MEXU 2008), o bien, a que las mismas localidades de colecta fueron visitadas en diferentes años o fechas del año. El uso y fusión de bases de datos también crea duplicidad de los registros, indicando que se debe tener precaución en el manejo de más de una fuente de información (Muñoz et al. 2004). Martínez y Yáñez-Espinosa (2012), sugieren que, hasta los últimos 10 años, el objetivo de las colecciones biológicas fue la acumulación de ejemplares, pero sin visualizar de manera global que la información de las colecciones biológicas podría ser utilizada a futuro para fines de modelar distribuciones. Para el caso de los estudios de distribución, el número de registros repetidos se puede reducir con una estrategia adecuada de colecta y selección de sitios, privilegiando las colectas en distintos ambientes, así como la homogeneidad de la colecta; por ejemplo, definiendo distancias regulares de colecta que minimice la correlación espacial (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011).

Los registros estadísticamente atípicos, generalmente corresponden a ejemplares taxonómicamente mal identificados (Soberón y Peterson 2004, Mateo et al. 2011). Éstos son los errores más difíciles de identificar, por lo que es esencial contar con el apoyo de un especialista taxónomo que corrobore la información antes de ser capturada (Castillo et al. 2014), así como apoyarse en el análisis de validación, basado en el perfil bioclimático, para detectar los requerimientos ambientales (temperatura y precipitación) típicos de cada taxon y asociarlos con su distribución.

La eliminación de otros tipos de errores e inconsistencias distintos a los antes mencionados y con una frecuencia menor al 22%, también contribuyó a la depuración y validación de la base de datos. Soberón y Peterson (2004), Mateo et al. (2011), Pliscoff y Fuentes-Castillo (2011) y Castillo et al. (2014), indican que los errores comunes en una base de datos biológicos (e.g. omisión, tipográficos, redundancia, convención, uniformidad e identificación taxonómica), están ligados a otro tipo de errores menos frecuentes, pero que podrían representar una cascada de inconsistencias; por ejemplo, un error tipográfico podría indicar, a su vez, una falsa localidad y, en consecuencia, una mala georreferenciación.

La información errónea detectada en las bases de datos y colecciones biológicas para los taxa de *Prosopis* abordados en esta tesis, indica que se requiere de criterios estrictos y exhaustivos de revisión y manejo de los registros, que hagan confiable su uso en la modelación de las áreas de distribución como lo proponen otros autores (Escalante et al. 2000, Soberón y Peterson 2004, Simmons y Muñoz-Saba 2005). Asimismo, se sugiere que la validación y depuración de una base de datos, sean realizadas por especialistas en los taxa y por biólogos con conocimiento de tecnologías de la información, con el fin de asegurar la calidad de la información de cualquier taxon en estudio, ya que, en muchos casos, la información de las bases de datos es de dudosa confianza para ser usada en los análisis de la biodiversidad (Villaseñor 2015). Además, con base en el análisis de la información para los taxa de *Prosopis* estudiados, es indispensable contrastar la base de datos y los modelos que de ella se generen, con la finalidad de confirmar la existencia de los taxa en el espacio geográfico, lo que implica complementar los proyectos de distribución con trabajo de campo.

9.3. Modelación de la distribución conocida

El mayor número de localidades de las dos variedades de *P. glandulosa*, en las provincias biogeográficas de: California, Baja California, Sonorense, Altiplano Norte, Altiplano

Sur y la Tamaulipeca, indican que ambos taxa tienen requerimientos ambientales similares, lo que explica su distribución, preferentemente, en climas muy áridos, áridos y semiáridos, con precipitación promedio anual menor a 400 mm y vegetación xerófila. Espinosa et al. (2008), reportan en estas provincias matorrales xerófilos y precipitaciones anuales ca. 400 mm, lo que coincide con las condiciones ambientales para estos taxa. Adicionalmente, la concentración de ambos taxa infraespecíficos en estas provincias está posiblemente limitada por la presencia de la Sierra Madre Oriental (SMOr), la cual promovió las condiciones de aridez del Oeste, debido a su efecto de sombra orográfica (Briones 1994, Ferrusquía 1998). Para *P. glandulosa* var. *glandulosa* no se reportan registros más allá de la Sierra Madre Occidental (SMOc), ya que ésta tiene un clima templado subhúmedo con bosques de coníferas (1500-3000 msnm) y encinos (1200-2800 msnm), que aíslan las condiciones de aridez del Altiplano (Rzedowski 2006, Espinosa et al. 2008), lo que posiblemente limita la distribución de este taxon en la provincia Sonorense y hasta la Península de Baja California. Sin embargo, Johnston (1962), reporta que las poblaciones más occidentales de este taxon se localizan al Este de la SMOc y llegan a la porción Norte de esta Sierra, hasta la altiplanicie de Arizona. Lo anterior sugiere que la SMOc actúa como una barrera física que limita la distribución de *P. glandulosa* var. *glandulosa* hacia el Oeste del país (Johnston 1962, Rzedowski 1988). En contraste, la SMOc no limita la distribución de *P. glandulosa* var. *torreyana* hacia el Noroeste del país, debido a su mayor adaptación a climas más áridos (precipitación anual < 400 mm), los cuales predominan en el 97% de la provincia de Baja California, con variantes del matorral xerófilo (Rzedowski 1978, Espinosa et al. 2008, Wehncke et al. 2012), aunque, es importante mencionar que en Baja California Sur, la presencia de la Sierra de la Giganta y la Sierra Guadalupe también pudieron limitar su presencia en ciertas áreas de la Península de Baja California (CONANP 2014),

particularmente hacia la provincia Del Cabo. Esto explica la distribución conocida, basada en los registros de este taxon en áreas con mayor aridez.

La concentración de registros de *P. juliflora* en regiones con precipitación promedio anual de 911.7 mm y temperatura promedio anual de 26.9°C, refleja que se distribuye, principalmente, en ambientes cálido-subhúmedos y menos xéricos. Espinosa et al. (2008), reportan que la Costa del Pacífico presenta un clima cálido-subhúmedo, con tendencia a semi-seco y precipitaciones anuales oscilando entre 500 y 1500 mm, lo que favorece al bosque tropical caducifolio y subcaducifolio en el 60% de su superficie. Asimismo, Macías et al. (2014) reportan dos bioclimas dominantes en la Costa del Pacífico, el Tropical Xérico y el Tropical Pluviestacional, que indican la existencia de condiciones cálido-húmedas. Lo anterior, en conjunto con los resultados de esta tesis, apoya la hipótesis de que *P. juliflora* es el taxon menos xérico de los mezquites mexicanos estudiados (Rzedowski 1988).

Los modelos sugieren que las barreras físicas más importantes que limitan la distribución de *P. juliflora* a la Costa del Pacífico son: la porción Oeste de la SMOc, el Oeste del Eje Volcánico y la SMS, ya que promueven condiciones másicas al interior de esa provincia (Espinosa et al. 2008). En la parte Norte de la Costa del Pacífico, donde inicia la provincia Sonorense, los registros de *P. juliflora* disminuyen, posiblemente, como consecuencia de una mayor aridez. Macías et al. (2014), reportan en esta región una transición de bioclimas Tropicales Xéricos a Tropicales Desérticos e Hiper-desérticos. Asimismo, Johnston (1962) indica que la presencia de *P. juliflora* al Sur del desierto de Sonora y en la costa Norte de Sinaloa, es de especial interés, ya que se trata de una zona de transición entre el clima cálido-húmedo y el cálido-seco, lo que, probablemente, explique la presencia de otros taxa morfológicamente similares pertenecientes al género *Prosopis* en esas áreas.

La mayor cantidad de registros de *P. laevigata*, desde el Altiplano Sur hasta la Sierra Madre del Sur, está posiblemente explicada por el amplio intervalo ambiental en el que se establece este taxon. La distribución de *P. laevigata* en el Centro y Sur del país, no se restringe a una sola provincia biogeográfica. El área de *P. laevigata* está limitada por la SMO_r, la SMO_c, la Depresión del Balsas, y la Sierra Madre del Sur que, en su mayoría, delimitan su distribución desde el Altiplano Norte que es más árido, el Altiplano Sur que es más heterogéneo y menos árido, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán que es semiárido, hasta el Sur de Oaxaca, donde la humedad es mayor (Espinosa et al. 2008). De esta forma, dichas barreras podrían estar determinando los extremos de su intervalo ambiental, desde el muy árido hasta el subhúmedo, con vegetación que va principalmente desde xerófila hasta tropical caducifolia. Esto podría tener implicaciones para comprender su alta variabilidad morfológica (Johnston 1962, Rzedowski 1988, Palacios 2006) y cromosómica, ya que, autores como Tapia-Pastrana et al. (1999) y Gómez-Acevedo y Tapia-Pastrana (2003), sugieren que *P. laevigata* presenta una estrecha relación entre los factores ambientales y su longitud cromosómica; asimismo, indican que los factores climáticos y ecológicos promueven la reorganización cromosómica y su adaptación a ciertas condiciones ambientales.

La superposición de los registros de *P. laevigata* y los de las dos variedades de *P. glandulosa*, indican su coexistencia en la parte Norte del Altiplano Sur, lo que coincide con lo reportado por otros estudios (Galindo y García-Moya 1986, Rzedowski 1988, Tapia-Pastrana et al. 1999, Gómez-Acevedo y Tapia-Pastrana 2003, Palacios 2006). Rzedowski (1988) menciona una ancha franja de contacto entre *P. glandulosa* y *P. laevigata*, pero no indica una zona específica. Los resultados de esta tesis sugieren que en el Norte de San Luis Potosí, Norte de Zacatecas y Sur de Nuevo León, están en contacto ambas variedades de *P. glandulosa* y *P. laevigata*. Asimismo, la superposición de registros de las dos variedades de *P. glandulosa* sugiere que la zona de contacto mencionada por Rzedowski (1988) para estos

taxa se localiza en el Altiplano Norte, al centro de Chihuahua, en donde hay condiciones ambientales idóneas para ambos taxa. La detección de estas zonas de contacto es importante para futuros estudios espaciales sobre los procesos de hibridación entre los taxa en cuestión.

9.4. Modelación de la distribución potencial

La temperatura promedio anual (BIO1) y la precipitación anual (BIO12) fueron las variables que mejor definieron la distribución potencial de los cuatro taxa. Estas indican que tres de los cuatro taxa estudiados se localizan en ambientes cálido-secos y que el único taxon que se distribuye en clima cálido-subhúmedo es *P. juliflora*, lo cual coincide con su distribución conocida reportada en esta tesis y con lo mencionado por otros estudios (Ffolliott y Thames 1983, Rzedowski 1988, Galera 2000). Los cuatro taxa de *Prosopis* son caducifolios y presentan características morfológicas como: folíolos pequeños, espinas, cutícula gruesa, estomas situados en depresiones y un sistema radicular ancho y profundo, que les permiten prosperar en ambientes xéricos (Ffolliott y Thames 1983, Tapia-Pastrana et al. 1999, Galera 2000), lo que da soporte a que la estacionalidad de la temperatura (BIO4), la temperatura promedio del cuatrimestre más frío (BIO11) y la precipitación del cuatrimestre más seco (BIO17), expliquen su distribución potencial en ambientes donde la oscilación de la temperatura es mayor y la disponibilidad de agua es menor.

La distribución potencial indicó que el área con condiciones idóneas para que los cuatro taxa en estudio puedan establecerse, es mayor que el área en donde actualmente se distribuyen. La alta probabilidad para la distribución potencial de las dos variedades de *P. glandulosa* en el Altiplano, se atribuye a que en esta área ocurren la mayor cantidad de los registros y a que ambas tienen mayor afinidad por ambientes muy áridos con vegetación xerófila. Esto se apoya en que su distribución potencial fue explicada en un 42% por

variables asociadas a la precipitación, así como por su endopatría, reportada en esta tesis. La distribución potencial de ambas variedades, también sugiere que éstas difieren en sus requerimientos ambientales, ya que, *P. glandulosa* var. *torreyana* puede distribuirse al Noroeste del país abarcando hasta la Península de Baja California, en donde las condiciones ambientales para este taxon son más extremas, con una temperatura promedio anual de 9.7°C a 24.8°C y una precipitación anual que varía de 57mm a 787mm. En contraste, *P. glandulosa* var. *glandulosa* tiene condiciones idóneas para distribuirse hacia el Noreste de México, en donde la variación de la temperatura y precipitación es menos extrema (temperatura: 11.7-23°C y precipitación: 221-612mm).

El modelo de distribución potencial de *P. glandulosa* var. *glandulosa* sugiere, además, otras áreas con alta probabilidad de localizarse, pero en las que no hay registros de presencia, como ocurre en la parte Norte del Altiplano Sur, en donde su área potencial coincide con la de *P. laevigata*. Esto posiblemente se debe a que: *i*) La cantidad de registros utilizados en la modelación no fue representativa de las condiciones en las que se distribuye el taxon; o bien, *ii*) Se trata de áreas con condiciones para que se distribuya, pero aún inexploradas. Peterson et al. (2011), mencionan que estas son las alternativas más comunes cuando se modela el nicho ecológico de las especies.

La alta probabilidad para la distribución potencial de *P. glandulosa* var. *torreyana*, coincide con el mayor número de registros donde el taxon está presente. No obstante, la mayor parte del Altiplano Sur presentó condiciones idóneas con probabilidades medias, pero con registros sólo en la parte Norte de esta provincia. Lo anterior indica que, a pesar de ser un taxon del Norte del país, este podría distribuirse hacia la parte más sureña del Altiplano, hasta llegar al centro del país, particularmente, al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, coincidiendo con el área conocida y potencial de *P. laevigata*. Esta coincidencia sugiere tres posibilidades: *i*) El área potencial podría, en realidad, estar indicando el área del taxon filogenéticamente

más cercano (*P. laevigata*), de acuerdo con lo propuesto por Juárez-Muñoz et al. (2002) y (2006), para poblaciones distribuidas en México; *ii*) El área probable donde pueden encontrarse híbridos entre estos taxa; y *iii*) Un área en la que *P. glandulosa* var. *torreyana*, al tener condiciones para su distribución, pudiera a largo plazo desplazar a *P. laevigata*, como menciona Rzedowski (1988). Lo anterior está sustentado por las relaciones de área potencial (Figs. 8e y 9), las cuales muestran una alelopatría entre estos taxa en el Altiplano Sur. En conjunto estas tres posibilidades, podrían ayudar a explicar la distribución de los taxa y sus posibles relaciones de área, pero requieren ser demostradas.

La alelopatría entre *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. laevigata* indica que estos tres taxa establecen una estrecha relación en el Altiplano Sur, debido a que esta provincia presenta ambientes áridos y semiáridos con vegetación xerófila (Fig. 7b), así como intervalos de temperatura y precipitación que favorecen su distribución, como lo sustentan los perfiles bioclimáticos (Cuadro 9). De acuerdo con Galindo et al. (1992), al menos dos de estos taxa (*P. glandulosa* var. *torreyana* y *P. laevigata*), confluyen en el Altiplano Sur, reflejando, mediante su morfología, evidencias de hibridación, lo cual sugiere una ausencia de barreras geográficas y ecológicas al interior de la provincia como ha sido señalado por otros estudios (Johnston 1962, Rzedowski 1988, Palacios 2006).

La distribución potencial de *P. juliflora* en la provincia Costa del Pacífico, se ajusta claramente a su distribución conocida, lo que indica la ausencia de barreras físicas en dicha provincia biogeográfica. La dominancia de los bioclimas Tropicales, Pluviestacionales y Xéricos, en la Costa del Pacífico, coincide con los requerimientos ambientales reportados en esta tesis para este taxon (Precipitación anual de 911.73 mm y temperatura media anual de 27°C), sugiriendo que se trata del taxon menos xérico. La alelopatría registrada entre el área potencial de *P. juliflora* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, en el Sur de la provincia Sonorense, y la parapatría entre estos taxa en la provincia del Cabo, coinciden con la zona de transición

de bioclima Tropical Xérico a Tropical Desértico, en la Costa Pacífica (Macías et al. 2014). Además, al pertenecer ambas provincias a la región Neotropical, es posible que los taxa tengan una relación ecológico-climática (Alvarez-Castañeda et al. 1995), además de la geográfica. Esta última, debido a la aparición del Mar de Cortes, que permitió la separación de la Península de Baja California de la parte continental (Ferrusquía 1998). Lo anterior indica que ambas provincias tienen una estrecha relación que se refleja en las áreas de presencia de estos taxa. Cabe destacar que *P. glandulosa* var. *torreyana* tiene también una ligera afinidad al clima subhúmedo en el que se registra *P. juliflora*, lo que explica su coexistencia en la región Norte de la provincia Costa del Pacífico, la cual ha sido mencionada por otros autores (Johnston 1962, Burkart 1976, Rzedowski 1988). La otra pequeña área en donde podrían coexistir *P. juliflora* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, se localiza en la provincia de Oaxaca, particularmente al Norte del estado de Oaxaca (municipios de San Juan Bautista Cuicatlán, Valerio Trujano, Santa María Ixcatlan, Santa María Tecomavaca y San Antonio Nanahuatipam); sin embargo, esta área no había sido reportada antes, aunque los modelos sugieren la coexistencia de estos taxa. Considerando que, actualmente, en esta área no hay registros de *P. glandulosa* var. *torreyana* ni de *P. juliflora*, es posible que se trate de un área relicto de algún taxon ancestral. El registro fósil de *Prosopis lazarii* del Oligoceno-Mioceno, en la región de Puebla, podría apoyar esta hipótesis (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994, Cevallos-Ferriz y Calvillo 2012). Por otra parte, en esta área si ha sido reportada la presencia de *P. laevigata*, y los modelos de distribución conocida y potencial, muestran que *P. laevigata* y *P. juliflora* presentan una cercanía en el extremo Este de la Depresión del Balsas.

La alelopatría entre las áreas de distribución potencial de *P. juliflora* y *P. laevigata*, sugieren tres pequeñas áreas para su coexistencia: *i*) En la Costa del Pacífico, en el estado de Nayarit, *ii*) En la Costa del Pacífico, al Sur del estado de Oaxaca, y *iii*) En la provincia de

Oaxaca, al Norte del estado de Oaxaca. Cabe destacar que estas dos últimas áreas potenciales están separadas por la Sierra Madre del Sur (SMS), lo que pudo generar condiciones de mayor humedad hacia el Sur, cerca de la Costa, y de mayor aridez en el Norte de la SMS (Ferrusquía 1998). Esta relación de área potencial también coincide con el área de la probable coexistencia de *P. juliflora* y *P. glandulosa* var. *torreyana* en el estado de Oaxaca. La coincidencia de la relación potencial de área entre los tres taxa puede deberse a que *P. laevigata* tiene una amplitud ambiental mayor, cuyos extremos se sobreponen con las amplitudes ambientales de *P. juliflora* y *P. glandulosa* var. *torreyana*. Esta coincidencia de áreas, en el estado de Oaxaca, podría ser importante para explicar la probable diferenciación de los taxa, ya que en esta área existen condiciones ambientales idóneas para los tres taxa y además podría estar reflejando el área de algún taxon ancestral (Eliosa et al. 2010).

Por otra parte, el modelo de distribución potencial de *P. juliflora* también sugiere condiciones idóneas para su distribución al Noroeste de la Península de Yucatán; sin embargo, no hay registros en esta área. Palacios (2006) menciona que este taxon podría estar presente, lo que coincide con lo reportado en los listados florísticos regionales (Carnevali et al. 2010); aunque se debe señalar que Miranda (1978) no menciona este taxon en las asociaciones vegetales primarias ni secundarias de la Península de Yucatán. Lo anterior, indica la necesidad de: *i*) Realizar estudios que permitan explorar más ampliamente esa área para determinar la distribución de *P. juliflora* en la Península de Yucatán, *ii*) Considerar si se trata de algún taxon filogenéticamente cercano, o bien, *iii*) Si es un taxon introducido.

Las condiciones idóneas para la distribución potencial de *P. laevigata* ocurren en el Altiplano Sur y en el Este de la Depresión del Balsas, áreas que presentan un clima seco y subhúmedo, respectivamente (Espinosa et al. 2008). Esto sugiere la preferencia de este taxon por condiciones más heterogéneas, pues su intervalo ambiental es más amplio que el

de los otros taxa, coincidiendo con su distribución conocida. Rzedowski (1988) y Palacios (2006) mencionan que *P. laevigata* es una entidad no uniforme en sus afinidades ecológicas, debido a que se localiza en un área sumamente extensa, que de acuerdo con los resultados de esta tesis, presenta amplios intervalos de temperatura y precipitación (Cuadro 9) y una afinidad tanto a vegetación xerófila como a bosque tropical caducifolio (Fig. 7a-b). Lo anterior, se ve reflejado en su distribución, la cual está limitada por la Depresión del Balsas (excepto el Este) y parte del Eje Volcánico. El área ocupada por este taxon al Sur del Eje, tiene clima semiárido; mientras que el área al Norte del Eje, es más árida. Lo anterior, sugiere que el Eje Volcánico es una barrera física importante para *P. laevigata* que incluso podría estar diferenciando morfológica y genéticamente a las poblaciones de este taxon.

Otros estudios, a escala regional, reportan una probabilidad media para la distribución potencial de *P. laevigata* al Norte del Bajío (Guevara-Escobar et al. 2008); sin embargo, el modelo obtenido en esta tesis indica que este taxon presenta una alta probabilidad para distribuirse al Norte del Bajío, lo que muestra que la escala en que se estudia a los taxa, modifica la probabilidad de presencia, como ha sido señalado en otros estudios, en donde la movilidad de la especie, la escala geográfica y la representatividad de los registros son cruciales en la modelación de la distribución potencial (Anderson y Peterson 2003, Rodríguez-Tapia y Escalante 2006, Peterson et al. 2011).

En conjunto, lo anterior indica que, los cuatro taxa de *Prosopis* aquí estudiados se distribuyen de acuerdo con sus requerimientos ecológicos que están estrechamente ligados, a los climas cálido-subhúmedo y cálido-seco, al tipo de vegetación y, en consecuencia, a las barreras geográficas. Lo anterior en conjunto forma parte de un proceso histórico, el cual puede estar relacionado con sus rutas de dispersión en el territorio mexicano.

9.6. Posible ruta de dispersión de los cuatro taxa de *Prosopis* en México

Con base en la distribución conocida y potencial de los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados, así como en sus relaciones de área y en sus afinidades climáticas y de vegetación, se propone una hipótesis que podría contribuir a explicar su biogeografía y dispersión en el territorio mexicano. Los resultados, en conjunto, muestran dos posibles rutas de dispersión para los cuatro taxa, las cuales son consistentes en el presente y al Holoceno Medio (pasado cercano, ca. 6000 años). El inicio del Holoceno, hace ca. 11000 años, se caracterizó por un aumento gradual de la temperatura (Arroyo-Cabrales et al. 2008). La atmósfera y los océanos eran más calientes y propiciaron un aumento de las lluvias en gran parte del país, en especial hacia el Sur; mientras que los vientos del Oeste dejaron de alcanzar el Norte de México, lo que redujo la precipitación en esta región del país (Arroyo-Cabrales et al. 2008). En consecuencia, en el Holoceno Medio (ca. 6000 años), los niveles lacustres descendieron y la aridez aumentó hacia el Noroeste del país (Sonora y Baja California), prevaleciendo hasta la actualidad (Arroyo-Cabrales et al. 2008). Briones (1994) menciona que las evidencias biogeográficas, palinológicas y de la flora y fauna fósiles, indican un origen reciente de las zonas áridas en México, que se puede datar al Holoceno (ca. 10000 años) y que el establecimiento de la flora xérica del país ocurrió en el Holoceno Tardío (ca. 4000 años). Catalano et al. (2008), también indican que la diversificación de *Prosopis* es reciente y se corresponde con la difusión de las zonas áridas en América. Así, el incremento de la aridez en México, particularmente en el Holoceno Medio, soporta la idea de que una modelación al pasado cercano, podría contribuir a explicar la dispersión de los cuatro taxa estudiados en México.

Las dos posibles rutas de dispersión de los cuatro taxa estudiados sugieren una divergencia a partir del Istmo de Tehuantepec (IT), que es un estrechamiento geográfico originado en el Cuaternario (1.64 ma) y que une al Sureste del país con el resto del territorio

mexicano (Padilla 2007). Estas rutas potenciales podrían explicar la dispersión y surgimiento de los cuatro taxa de *Prosopis*, a partir de un taxon ancestral (Fig. 10a-c). El taxon ancestral, al dispersarse a pequeñas áreas hacia el Centro-Sur del país, se adaptó y diferenció en función de las condiciones ecológicas condicionadas posiblemente por la SMS. La SMS, originada principalmente durante el Paleozoico (570 ma) y el Mesozoico (208-146.6 ma) (Ferrusquía 1998), actuó como barrera, favoreciendo probablemente una especiación alopatrida por dispersión, debido a que ésta tiene componentes de origen más antiguo que la propia diversificación de *Prosopis*, que pudo haber ocurrido durante el Mioceno Tardío (11.2 ma-5.3 ma) (Catalano et al. 2008), dando lugar, a largo plazo, al surgimiento de *P. juliflora* y *P. laevigata* (Fig. 12). Lo anterior, se puede sustentar por la elevada similitud florística que, actualmente, presentan la cuenca alta del Istmo de Tehuantepec y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Pérez-García et al. 2012); así como por la alelopatría registrada en esta tesis en el estado de Oaxaca entre *P. juliflora* y *P. laevigata*. Así, se propone que *P. laevigata* pudo haberse dispersado ampliando su área de distribución hasta áreas del Centro y Norte del país. Posteriormente, el área de *P. laevigata* pudo ser fragmentada por el Eje Volcánico (Fig. 13), el cual tiene un origen geológico relativamente más reciente que el género *Prosopis* (Mioceno Tardío) (Catalano et al 2008), ya que sus elevaciones más importantes son del Plioceno (5.200 ma) y Pleistoceno (1.640 ma) (Demant 1978). Es posible que la fragmentación del área de distribución de *P. laevigata*, en Norte y Sur, por el Eje Volcánico, haya promovido que el taxon en el área al Norte del Eje, se dispersara al Altiplano, particularmente hasta las Sierras Transversales (Sierra Zacatecas, Sierra de la Breña y Sierra de San Luis); las cuales separan el Altiplano Norte del Altiplano Sur, y en donde actualmente, coexisten *P. laevigata* y las dos variedades de *P. glandulosa* (Figs. 8b y e). Lo anterior, sugiere que probablemente las variedades de *P. glandulosa* se pudieron haber originado en el Altiplano Sur, a partir de *P. laevigata*. Esto se apoya en la similitud genética

reportada entre estos taxa (Juárez-Muñoz et al. 2002, 2006), así como, en el perfil bioclimático (Cuadro 8), sus afinidades con el clima y tipo de vegetación (Fig. 7a-b) y sus relaciones de área. Las dos variedades de *P. glandulosa*, a partir de las Sierras Transversales, pudieron dispersarse y diferenciar sus áreas hasta ocupar *P. glandulosa* var. *glandulosa* el Noreste de México, manteniendo su mayor afinidad al clima árido y menor al cálido-subhúmedo; mientras que *P. glandulosa* var. *torreyana* también con afinidad mayor por el clima árido, pudo dispersarse al Noroeste de México, donde las condiciones de aridez son más extremas (Espinosa et al. 2008). Esta primera ruta potencial de dispersión (Fig. 10a-c), podría estar también relacionada con la distribución de los otros taxa de mezquites mexicanos, no abordados en esta tesis, principalmente aquellos que están al Noreste (Fig. 13) como: *P. reptans* var. *cinerascens* (Tamaulipas, Coahuila, San Luis Potosí y Nuevo León) y *P. tamaulipana* (Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz) (Rzedowski 1988); no obstante, se requieren de más estudios al respecto.

La segunda ruta potencial de dispersión (Fig. 13), abarca principalmente la Costa del Pacífico, se corresponde con la distribución de *P. juliflora* e implica un ambiente méxico que comparte ca. 53% de su flora con el Centro y Sur de América (Pérez-García et al. 2012). Esta segunda ruta de dispersión, posiblemente, ayudaría a explicar la dispersión y surgimiento de aquellos taxa de *Prosopis* del Noroeste como *P. articulata* (Baja California Sur), *P. palmeri* (Baja California) y *P. velutina* (Sonora) (Johnston 1962, Rzedowski 1988). Probablemente, el taxon ancestral se dispersó también a partir del Istmo de Tehuantepec; sin embargo, este taxon pudo estar limitado por la SMS, la cual presenta un clima Aw, principalmente en las laderas orientadas hacia el Océano Pacífico, lo que indica que el taxon ancestral cercano a *P. juliflora* pudo haberse dispersado por la Costa del Pacífico hasta el Sur de la provincia Sonorense, antes de la aparición del Mar de Cortés, que ocurrió en el Terciario (Oligoceno 35.4 ma y Mioceno 23.3 ma; Ferrusquía 1998). La fragmentación del

área de *P. juliflora*, al Norte de Sinaloa, podría haber favorecido la dispersión por vicarianza y el surgimiento de los taxa restantes reportados en la Península de Baja California, Sinaloa y Sonora (Rzedowski 1988, Palacios 2006) (Fig. 11). Es interesante señalar que Catalano et al. (2008), mencionan que *P. juliflora* y *P. glandulosa*, están filogenéticamente cercanas y se diversificaron recientemente en el Plioceno, hace ca. 5 ma, lo que permite suponer como una hipótesis alternativa, que *P. glandulosa* pudo también haberse originado a partir de *P. juliflora* y por lo tanto su dispersión podría haber ocurrido a través de la segunda ruta aquí propuesta. No obstante, es necesario demostrar estas hipótesis ampliando los estudios de distribución y filogenia para todo el complejo Norteamericano con el fin de reconstruir la historia biogeográfica de los mezquites mexicanos.

Es importante mencionar que las dos posibles rutas de dispersión de los taxa de *Prosopis* propuestas en estudio, sugieren que estos taxa se dispersaron, probablemente, conservado el nicho ecológico de un taxon ancestral, debido a que los nichos ecológicos no cambian abruptamente; es decir, son relativamente estables, lo que implica que las condiciones por las que el nicho puede evolucionar, son muy restringidas (Eliosa et al. 2010). Esto es esencial, ya que si los taxa conservan su nicho a través del tiempo, entonces, en el pasado, el ancestro de estos cuatro taxa de *Prosopis* presentes en México, se distribuyó en áreas con condiciones muy similares a las de sus descendientes.

Las dos probables rutas de dispersión propuestas para los cuatro taxa estudiados de *Prosopis*, tanto al presente, como al pasado cercano (Holoceno Medio) (Fig. 10), sugieren también que su dispersión pudo ser de Sur a Norte en México, independientemente de un escenario seco o húmedo. Al respecto, existe un registro fósil de *Prosopis linearifolia* del Eoceno-Oligoceno (56.5-33.7 ma) en Norteamérica (Fig. 11 b-c), específicamente en Colorado, EUA (Sousa y Delgado 1998), el cual supone que la dispersión de *Prosopis* hacia México pudo ser de Norte a Sur (a través de Laurasia Meridional); sin embargo, éste no

concuera con las rutas potenciales de dispersión modeladas en esta tesis para los cuatro taxa de *Prosopis*, ni en el presente, ni al pasado cercano. Rzedowski (1988), menciona que no hay que descartar el hecho de que los taxa de *Prosopis* presentes en México hayan llegado por el Norte, por medio de la ruta de Laurasia Meridional y posteriormente hayan migrado; dando la posibilidad de que este registro fósil, probablemente, puede ser explicado mediante una escala temporal más antigua que al Holoceno Medio. Por el contrario, el fósil de la vaina de *Prosopis lazarii*, en la palaeoflora de Puebla, México (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz 1994, Cevallos-Ferriz y Calvillo 2012), coincide con la primera ruta de dispersión aquí propuesta para los cuatro taxa de *Prosopis*.

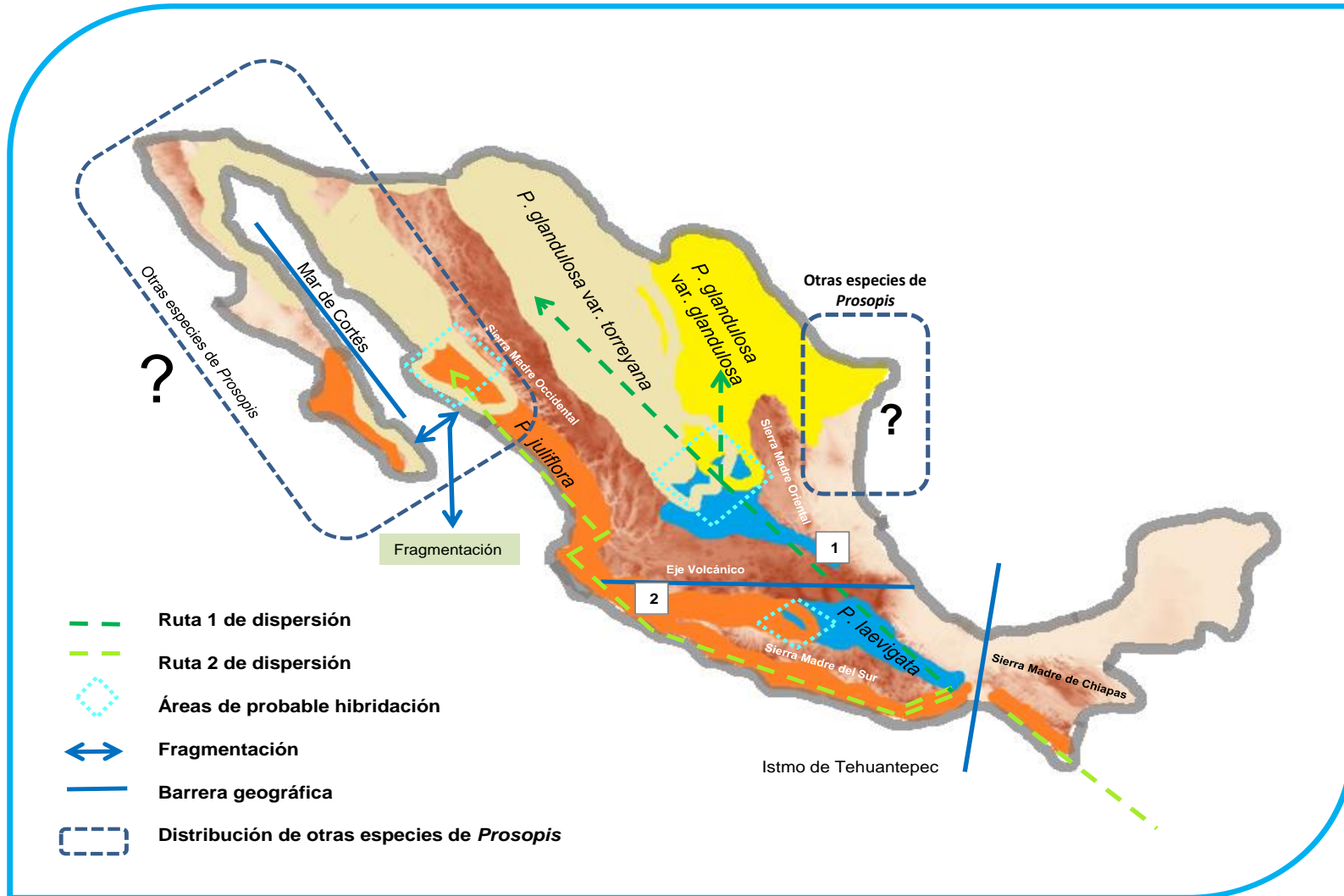


Figura 12. Modelo conceptual hipotético para comprender la historia biogeográfica de los cuatro taxa de *Prosopis* en México.

CONCLUSIONES

- Para los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados se obtuvo, por primera vez, una base de datos actualizada, depurada, validada y homogenizada a un estándar internacional (*DarwinCore*), que contiene información de calidad para modelar la distribución conocida y potencial de los taxa, con fines biogeográficos o de conservación.
- La distribución conocida de los taxa de *Prosopis* aquí estudiados, es más precisa que con respecto a otros trabajos antes reportados, ya que se encuentra georreferenciada mediante SIG. Ésta indicó que *P. glandulosa* var. *glandulosa* y *P. glandulosa* var. *torreyana* se localizan en regiones áridas, al Noroeste y Noreste de México, respectivamente. En forma adicional, *P. glandulosa* var. *torreyana* se distribuye en áreas con mayor aridez que la otra variedad. En contraste, *P. juliflora* se encuentra principalmente en la Costa del Pacífico en regiones subhúmedas; mientras que *P. laevigata*, con distribución en el Centro y Sur de México, presenta una mayor amplitud ambiental, cuyos extremos se sobreponen con los de *P. juliflora* y *P. glandulosa*.
- Por primera vez, se reporta la distribución potencial para cuatro taxa de *Prosopis* a nivel nacional y en relación a sus afinidades climáticas. El área potencial con las condiciones idóneas para las variedades de *P. glandulosa* en el Altiplano, está confinada en la parte Norte del Altiplano Sur, y ésta coincide en parte con el área potencial de *P. laevigata*, con afinidad al clima semiárido; mientras que *P. juliflora*, podría crecer en condiciones idóneas más méxicas para su distribución en la Costa del Pacífico, es decir, se localiza

en ambientes cálido-subhúmedos, mientras que los otros tres taxa se localizan en ambientes cálido-secos.

- La distribución conocida y potencial muestra que *P. glandulosa* var. *glandulosa* está limitada por la SMO_r, SMO_c y el Eje Volcánico, como barreras geográficas principales que rodean el Altiplano; sin embargo, para *P. glandulosa* var. *torreyana* el Norte de la SMO_c, no limita su distribución hacia el Noroeste de país. La distribución de *P. juliflora* en la Costa del Pacífico está limitada por la SMO_c, el Este del Eje Volcánico y la SMS. Mientras que las barreras que limitan y condicionan la distribución de *P. laevigata* son la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur.
- Mediante modelos de nicho ecológico, se confirmaron, identificaron y delimitaron relaciones de área que sugieren la probable coexistencia de los taxa estudiados. Los cuatro taxa tienen algún tipo de simpatria (alelopatría, parapatria y endopatria) en las provincias: Altiplano Sur y Norte, Baja California y Sonorense. Nuevas áreas de probable coexistencia se detectaron en: los estados de Nayarit y Oaxaca, al Norte y Sur de la Sierra Madre del Sur. El área nueva al Norte de Oaxaca indica alelopatría entre *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata*. Estos dos últimos taxa podrían estar en el área actualmente, pero la ausencia de registros de *P. glandulosa* var. *torreyana* en esta provincia, permite suponer una posible área relictual, asociada a la presencia o dispersión algún taxon ancestral.
- Existe una correspondencia entre los modelos de distribución potencial en el presente y al Holoceno Medio, que indica dos probables rutas de dispersión para los cuatro taxa a

partir del Istmo de Tehuantepec: *i*) Hacia el Centro y Norte del país, y *ii*) Por la Costa del Pacífico hasta el Sur de Sonora y Baja California. Esta correspondencia apoya la hipótesis de que, al menos, estos cuatro taxa pudieron dispersarse de Sur a Norte en México, conservando las condiciones de su nicho ancestral, y que la primera ruta de dispersión podría explicar la distribución de tres de los cuatro taxa estudiados.

- Es necesario probar las hipótesis sobre la dispersión de los taxa, mediante metodologías de análisis de reconstrucción filogenética y de nicho ecológico, que integren a los taxa existentes en Norteamérica, incluyendo las nueve especies presentes en México, con la finalidad de proponer futuros trabajos filogeográficos sobre *Prosopis*.

10. LITERATURA CITADA

- Alvarez-Castañeda S.T., Salinas-Zavala C.A. y De Lachica F. 1995. Análisis biogeográfico del Noroeste de México con énfasis en la variación climática y mastozoológica. *Acta Zoológica Mexicana* 66: 59-86.
- Anderson R.P., Lew D. y Peterson T.A. 2003. Evaluating predictive models of species' distribution: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162: 211-232.
- Arroyo-Cabrales J., Carreño A.L., Lozano-García S. y Montellano-Ballesteros M. 2008. La diversidad en el pasado. Pp. 227-262. En: Soberon J., Halfter G., Llorente-Bousquets J. (comps.). *Capital Natural de México*. CONABIO, D.F. México.
- Bessegga C., Vilardi J.C. y Saidman B.O. 2006. Genetic relationships among American species of the genus *Prosopis* (Mimosoideae, Leguminosae) inferred from ITS sequences: evidence for long-distance dispersal. *Journal of Biogeography* 33: 1905-1915.
- Bocco G., Palacio J.L. y Valenzuela R.C. 1999. Integración de la percepción remota y los sistemas de información geográfica. *Ciencia y Desarrollo* 17: 79-88.
- Briones O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45: 263-279.
- Busby J.R. 1991. BIOCLIM A bioclimate analysis and prediction system. Pp. 64-68. En: Margules C.R. y Austin M.P. (eds.). *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. CSIRO, Melbourne.
- Burgueño M.J., García-Bastos J.L. y González-Buitrago J.M. 1995. Las curvas ROC en la evaluación de pruebas diagnósticas. *Medicina Clínica* 104: 661-670.
- Burkart A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 57: 217-249.
- Carnevali F.C., G., Tapia-Muñoz R., Duno S. y Ramírez M.I. 2010. Flora Ilustrada de la Península de Yucatán. Listado Florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán. México, 328 pp.

- Catalano S.A., Vilardi J.C., Tosto D. y Saidman B.O. 2008. Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnaean Society* 93: 621-640.
- Castillo M., Michán L. y Martínez A.L. 2014. La biocuración en biodiversidad: procesos, aciertos, errores, soluciones y perspectivas. *Acta Botánica Mexicana* 108: 81-103.
- Castro-Díez P., Valladares F. y Alonso A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13(3): 61-68
- Cevallos-Ferriz S.R.S. y Calvillo L. 2012. La historia que cuentan las plantas. Instituto de Geología, UNAM, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Secretaría del Medio Ambiente e Historia Natural, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Gobierno del Estado de Chiapas, 212 pp.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Agrupación Sierra Madre, S.C. México, 845 pp.
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- CONABIO. 2008. División política estatal de México. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2014. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del área natural protegida de competencia de la Federación con la categoría de Reserva de la Biosfera "Sierras La Giganta y Guadalupe", en el estado de Baja California Sur, 297 pp.
- Contreras R., Luna-Vega I. y Morrone J.J. Conceptos biogeográficos. 2001. *Elementos* 41: 33-37
- Demant A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Trásmexicano y sus problemas de interpretación. *Revista del Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México* 2(2): 172-187.

- Eliosa H., Nieto A. y Navarro Ma. del C. 2010. Conservadurismo filogenético del nicho ecológico: un enfoque integral de la evolución. *Ciencias* 98: 64-98.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S. y Zimmermann N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Escalante T., Llorente J., Espinosa D. y Soberón J. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Aplicaciones en Biogeografía. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas, Físicas y Naturales* 24(92): 325-341.
- Escalante T., Morrone J.J. y Rodríguez-Tapia G. 2007. La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica natural de México. Pp. 9-17. En: Sánchez-Rojas G. y Rojas-Martínez (eds.). *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de los mamíferos*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Espinosa D., Morrone J.J., Llorente J. y Flores O. 2002. Patrones de relaciones de áreas de endemismos. Pp. 91-131. En: Soberón J., Halffter G. y Llorente-Bousquets J. (comps.). *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Espinosa D., Morrone J.J., Llorente J. y Flores O. 2005. Patrones corológicos. Pp. 39-47. En: Soberón J., Halffter G. y Llorente-Bousquets J. (comps.). *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Espinosa D., Ocegueda S., Aguilar C., Flores O. y Llorente-Bousquets J. 2008. El conocimiento Biogeográfico de las especies y su regionalización natural. Pp. 33-65. En: Soberon J., Halfter G. y Llorente-Bousquets J. (eds.). *Capital Natural de México*. Conocimiento Actual de la Biodiversidad. CONABIO, México.

- Fernández N.R., Rodríguez J.C, Arreguín S.M. y Rodríguez J.A. 1998. Listado florístico de la Cuenca del Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-151.
- Ferrusquía I. 1998. Geología de México: una sinopsis. Pp. 3-108. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (eds.). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ffolliott P.F. y Thames J.L. 1983. Recolección, manipuleo y pre-tratamiento de las semillas de *Prosopis* en América Latina. Departamento de documentos de la FAO, Italia. 50 pp.
- Frías-Hernández J.T., Olalde V. y Vernon-Carter J. (eds.) 2000. *El Mezquite Árbol de Usos Múltiples: Estado Actual del Conocimiento en México*. Universidad de Guanajuato, México, 247 pp.
- Galera F.M. 2000. Los Algarrobos: las especies del género *Prosopis* (algarrobos) de América Latina con especial énfasis en aquellas de interés económico. FAO. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. 269 pp.
- Galindo S. y García-Moya E. 1986. Usos del mezquite (*Prosopis* sp.) en el Altiplano Potosino. *Agrociencia* 63: 7-15.
- Galindo S., García-Moya E., Wendt T.L. y Gonzáles F. 1992. Potencial de hibridación natural en el mezquite (*Prosopis laevigata* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, Leguminosae) de la Altiplanicie de San Luis Potosí. *Acta Botánica Mexicana* 20: 101-117.
- García E. 1990. Rangos de humedad. CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- García E. 1998. Cobertura de Climas. CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Gitay H., Suarez A., Watson R.T. y Dokken D.J. (eds.) 2002. *Climate change and biodiversity*. Documento Técnico V, Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Geneva, 77 pp.

- Gómez-Acevedo S.L. y Tapia-Pastrana F. 2003. Estudio genecológico en *Prosopis laevigata*, *Acacia farnesiana* y *Acacia schaffneri* (Leguminosae). *Darwiniana* 41(1-4): 47-54.
- González C., Mur P. y Landa R. 1997. Tendencias del deterioro ambiental por medio de los sensores remotos en comunidades rurales en la montaña de Guerrero, México. *Boletín Selper*. 42: 6-25.
- Grether R. 2006. *Prosopis* L. Pp. 99-104. En: Novelo A. y Medina-Lemus R., (eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 44. Mimosaceae Tribu Mimoseae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Grether R. 2007. *Prosopis* L. Pp. 202-209. En: Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G (eds.). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 150. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Guevara-Escobar A., Gonzáles-Sosa E., Susán-Azpiri H., Malda-Barrera G., Martínez y D.M., Gómez-Sánchez M., Hernández-Sandoval L., Pantoja-Hernández Y. y Olvera-Valerio D. 2008. Distribución potencial de algunas leguminosas arbustivas en el Altiplano Central de México. *Agrociencia* 42: 703-716.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hintze J. 2009. NCSS 2007. NCSS. LLC.Kaysville. Utah
- Hoyle M.C. y Mader D.L. 1964. Relationships of foliar nutrient to growth of red Pine in western Massachusetts. *Forest Science* 10(3): 337-347.
- Isely D. 1972. Legumes. *Prosopis*. *Madroño* 21: 287-298.
- Johnston M.C. 1962. The North American Mesquites *Prosopis* Sect. *Algarobia* (Leguminosae). *Brittonia* 14(1): 72-90.

- Juárez-Muñoz J., Carrillo-Castañeda G. y Rubluo A. 2002. Inter-and intra- genetic variation of four wild populations of *Prosopis* using rapd–pcr fingerprints. *Biodiversity and Conservation* 11: 921-930.
- Juárez-Muñoz J., Carrillo-Castañeda G. y Rubluo A. 2006. Polymorphism determination in two natural mezquite (*Prosopis laevigata*) populations using RAPD. *Biotecnología Aplicada* 23: 229-235.
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A. y Real R. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.
- Lott E.J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. Pp. 99-136. En: Noguera F., Vega-Rivera J., García-Aldrete A.N. y Quesado-Avedaño M. (eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Luna-Vega I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 217-241.
- Macías M.A., Peinado M., Giménez de Azcárate J., Aguirre J.L. y Delgadillo J. 2014. Clasificación bioclimática de la vertiente del Pacífico Mexicano y su relación con la vegetación potencial. *Acta Botánica Mexicana* 109: 133-165.
- McVaugh R. 1987. *Prosopis* L. En: Anderson W.R. (ed.). *Flora Novo Galiciana*. 5: 240-243.
- Magallón-Puebla S. y Cevallos-Ferriz S.R.S.1994. Fossil legume from tertiary strata of Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 72: 1027-1038
- Martínez Ma. R. y Yáñez-Espinosa L. 2012. La situación actual de los herbarios en México: problemas y desafíos. *Revista Tlatemoani*. 10. Agosto, en línea. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Disponible en: < <http://www.eumed.net/rev/tlatemoani/10/mcye.html> >
- Mateo R.G., Felicísimo A.M. y Muñoz J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 217-240.
- Matías L. 2012. Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21(3): 91-96

- MEXU. 2008. Reglamento del Herbario Nacional de México (MEXU). Pp. 3-15. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Miranda F. 1978. Vegetación de la Península Yucateca: Rasgos fisiográficos. Segunda Impresión. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México, 271 pp.
- Montaño G. 2012. Diversidad, distribución y exploración de mecanismos de especiación de *Bursera* afines al "linaloe", *Bursera linaloe* (Llave) Rzed. Calderón y Medina (Burseraceae), en México. Tesis de Maestría. UNAM. D.F. México, 114 pp.
- Montaño N.M., García-Sánchez R., Ochoa-de la Rosa G. y Monroy-Ata. A. 2006. Relación entre la vegetación arbustiva, el mezquite y el suelo de un ecosistema semiárido en México. *Terra Latinoamericana* 24: (2)193-205.
- Muñoz M., Hernández J.C., Colín J. 2004. Georreferenciación de las localidades de colectas biológicas. *Biodiversitas* 54: 8-15.
- Nix H.A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 109-115. En: Longmore R. (ed.) *Atlas of elapid snakes of Australia*. Australian Government Publishing Service. Australia.
- Padilla R.J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 69(1): 19-42.
- Palacios R. 2006. Los mezquites mexicanos: biodiversidad y distribución geográfica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41(1-2): 99-121.
- Pérez-García E.A., Meave J.A. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana* 100: 149-193.
- Perroni-Ventura Y., Montaña C. y García-Oliva F. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* 24: 233-242.

- Peterson T.A., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M. y Araújo M.B. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princenton University Press. New Jersey. United States of America, 314 pp.
- Phillips S., Anderson R. y Schapired R. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Pliscoff P. y Fuentes-Castillo T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48: 61-79.
- Ribaski J. y Lima P.C.F.1997. *Especies arbóreas y arbustivas para las zonas áridas y Semiáridas de América Latina*. Publicación en el marco del programa FAO/PNUMA. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Santiago Chile, 347pp.
- Rodríguez-Tapía G. y Escalante T. 2006. Manejo e importancia de las bases de datos en colecciones biológicas. Pp.133-145. En: Lorenzo C., Espinosa E., Briones M. y Cervantes F.A. (eds.). *Colecciones Mastozoológicas de México*. Instituto de Biología. UNAM. Asociación Mexicana de Mastozoología. D.F., México.
- Rojas C.A. 2004. Automatización del método de la Panbiogeografía: identificación de centros de diversidad del Parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatépetl, Zoquiapan y anexas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski J. 1988. Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana* 3: 7-19.
- Rzedowski J. 1990. *Vegetación potencial*. CONABIO. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Rzedowski J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-154. En: Ramammorthy T.P. Bye R. Lot A. y Fa J. (eds.). *Diversidad Biológica en México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología. UNAM. México.

- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Saidman B., Bessega C., Ferreyra L., Julio N. y Vilardi J. 2000. Estudios evolutivos y poblacionales en el género *Prosopis* utilizando marcadores bioquímicos y moleculares. *Multequina* 9(2): 81-93.
- Sharma B.M. 1984. Scrub forest studies-foiar and soil nutrient status of *Prosopis juliflora* DC. *Indian Forester* 110(4): 367-74
- Simmons J. y Muñoz-Saba Y. 2005. *Cuidado, manejo y conservación de las colecciones biológicas*. Instituto de Ciencias Naturales, Conservación Internacional. Bogotá, Colombia, 288 pp.
- Soberón J. y Peterson T.A. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions The Royal Society London Britannia: Biological Sciences* 359(1444): 689-698.
- Soberón J. y Peterson T.A. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soberón J. y Miller C. 2009. Evolución de los nichos ecológicos. *Miscelánea Matemática* 49: 83-99.
- Stockwell D. y Noble I. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers Simulation* 32: 249-254.
- Stockwell D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13(2): 143-158.
- Sousa M. y Delgado A. 1998. Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismos y orígenes. Pp. 449-500. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología de la UNAM, México.

- Tapia-Pastrana F., Mercado-Ruaro P.G. y Monroy A. 1999. Cambios en la longitud cromosómica total en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Implicaciones genecológicas y evolutivas. Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica 70 (1): 13-28.
- Villaseñor J.L. 2015. ¿La crisis de la biodiversidad es las crisis de la taxonomía? Botanical Sciences 93(1): 1-12.
- Wehncke E.V., Rebman J., López-Medellín X. y Ezcurra E. 2012. Sierra de la Libertad: A major transition between two desert regions in Baja California, México. Botanical Sciences 90(3): 239-261.
- Zunino M. y Zullini. A. 2003. Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. D.F. México, 359 pp.

11. Anexos

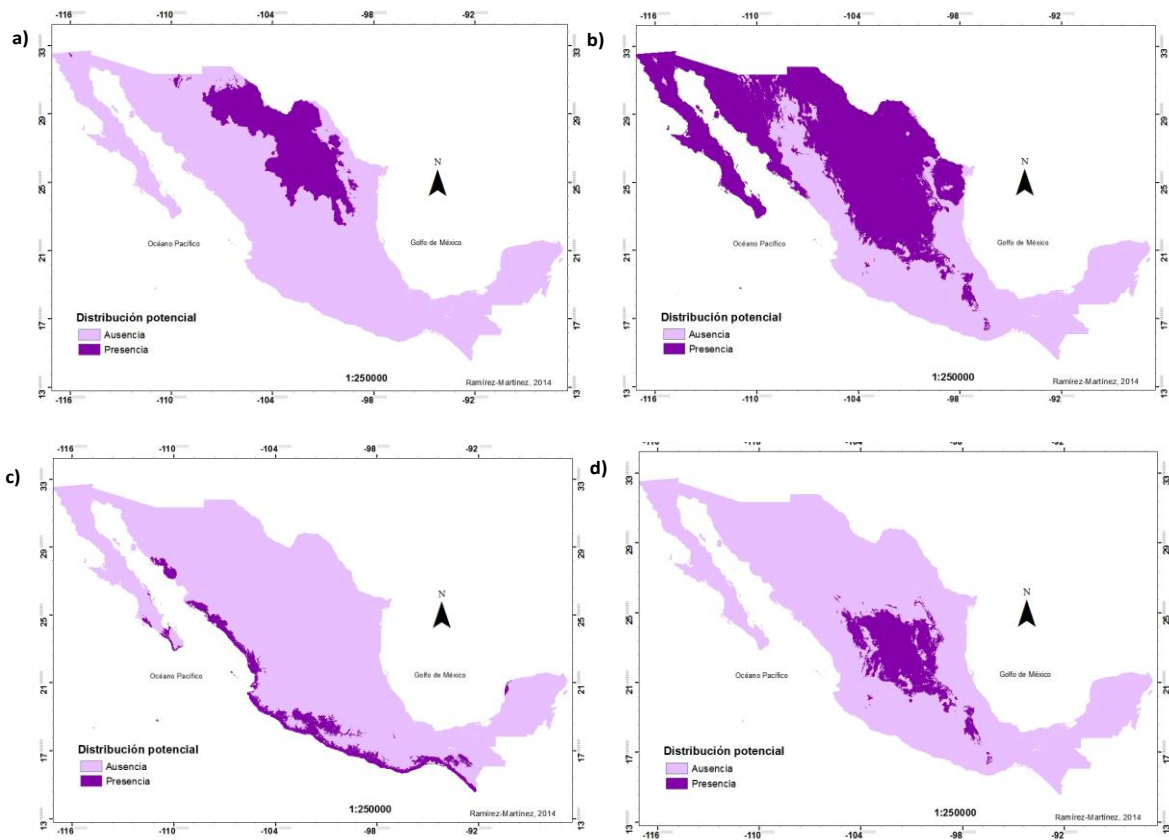
Anexo I

Campos que se utilizaron en la base de datos, organizados de acuerdo con el sistema DarwinCore para los taxa *P. glandulosa* var. *glandulosa*, *P. glandulosa* var. *torreyana*, *P. juliflora* y *P. laevigata* en México.

Campos	Descripción
Colectioncode	Código o acrónimo oficial que identifica la colección que resguarda el espécimen o al conjunto de datos del ejemplar observado
Institutioncode	Código o acrónimo oficial que identifica la institución que resguarda el espécimen o que avala la información referida del ejemplar observado
Datasetname	El nombre que identifica la base de datos del que procede el registro
Basisofrecord	Origen (de donde se obtuvo) del registro
ocurrenceID	Identificador único del espécimen o registro observado
CatalogNumber	Identificador (preferentemente único) del espécimen asignado por la colección o del ejemplar observado incluido en la base de datos.
recordedBy	El(los) nombre(s) y el(los) apellido(s) de (de las) persona(s) que realizaron la recolección u observación del espécimen
OcurrenceStatus	Indicación sobre la presencia o ausencia de un taxón en el área de recolecta u observación.
individualCount	El número de individuos, en el evento de recolecta u observación
Year	Año de inicio del evento de recolecta u observación del ejemplar
Month	Mes de inicio del evento de recolecta u observación del ejemplar
Day	Día de inicio del evento de recolecta u observación del ejemplar
Country	Nombre del país donde el espécimen fue recolectado u observado
stateProvince	Nombre del estado, provincia o división administrativa equivalente, en el cual el espécimen fue recolectado u observado
Municipality	El nombre de la división administrativa menor al estado o provincia, (municipio, condado, etcétera) en el cual el organismo fue recolectado u observado
Locality	Descripción detallada de la ubicación del lugar de recolecta u observación del espécimen
decimalLatitude	La latitud geográfica (en grados decimales utilizando el valor espacial de referencia dado por el geodeticDatum) donde se observó o recolectó el espécimen
decimalLongitude	La longitud geográfica(en grados decimales utilizando el valor espacial de referencia dado por el geodeticDatum) donde se observó o recolectó el espécimen

geodeticDatum	La elipsoide, el datum geodésico o el sistema espacial de referencia, en el cual la latitud y longitud está referida
identifiedBy	El(los) nombre(s) y el(los) apellido(s) de(de las) persona(s) asignaron el nombre al espécimen
dateIdentified	Fecha en la cual el espécimen fue identificado
IdentificationQualifier	Término comúnmente utilizado, cuando el determinador indica que hay incertidumbre en la identificación taxonómica
typeStatus	Tipo nomenclatural asignado al espécimen
scientificName	Nombre científico asignado al espécimen. Corresponde al nombre asignado previo a la última identificación
acceptedName	Nombre válido (Zool.) o correcto (Bot.) del taxón
Family	Nombre de la familia
Genus	Nombre del género
specificEphitet	Nombre del epíteto específico
infraespecificEphitet	Nombre del epíteto infra específico
taxonRank	Categoría taxonómica específica del nombre científico
scientificNameAuthorship	Autor del nombre científico y año de publicación
TaxonomicStatus.	Estatus del taxón

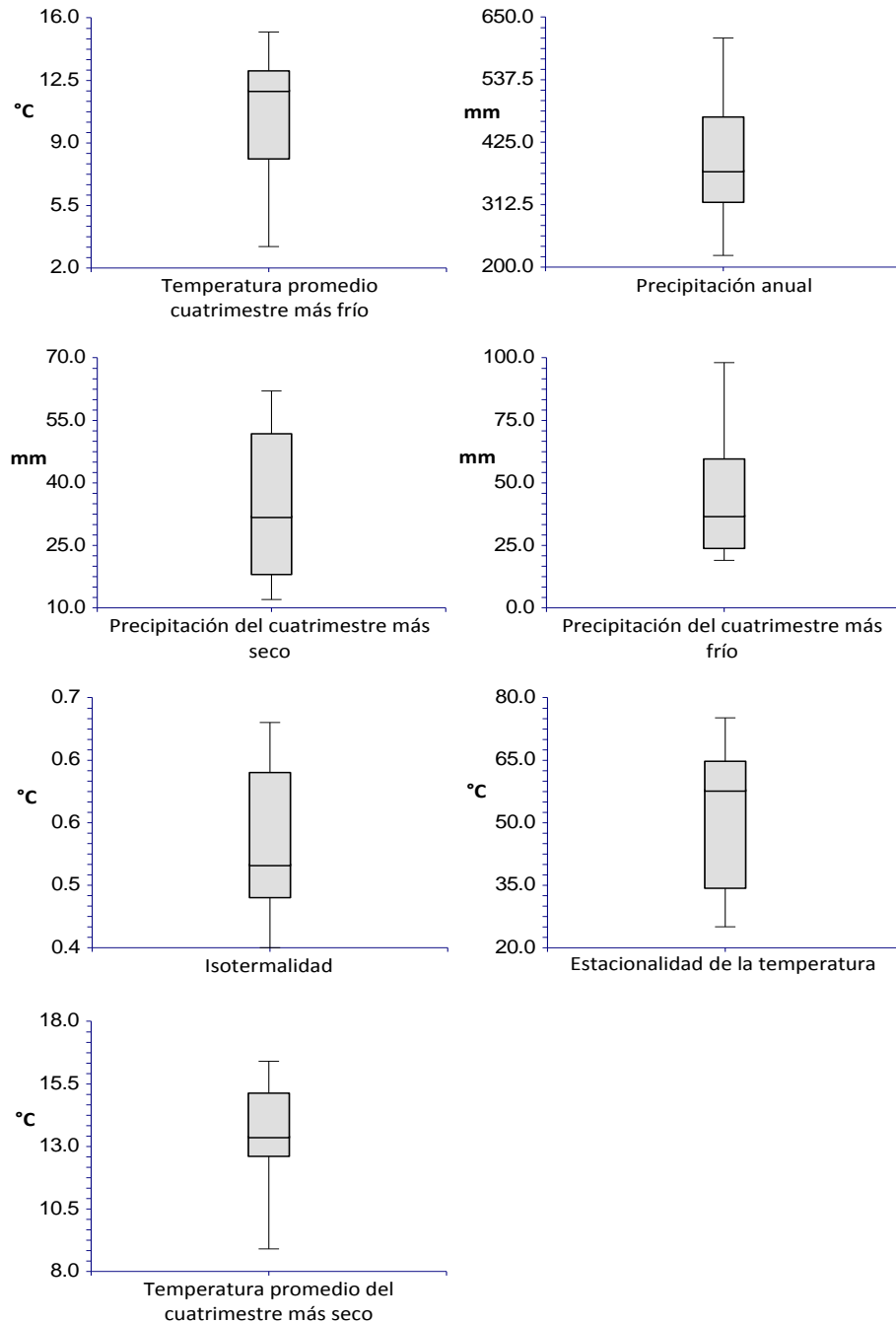
Anexo II



Mapas binarios (presencia-ausencia) elaborados con la presencia a partir de la probabilidad media para los cuatro taxa de *Prosopis* estudiados y presentes en México: a) *P. glandulosa* var. *glandulosa*, b) *P. glandulosa* var. *torreyana*, c) *P. juliflora* y d) *P. laevigata*.

Anexo III

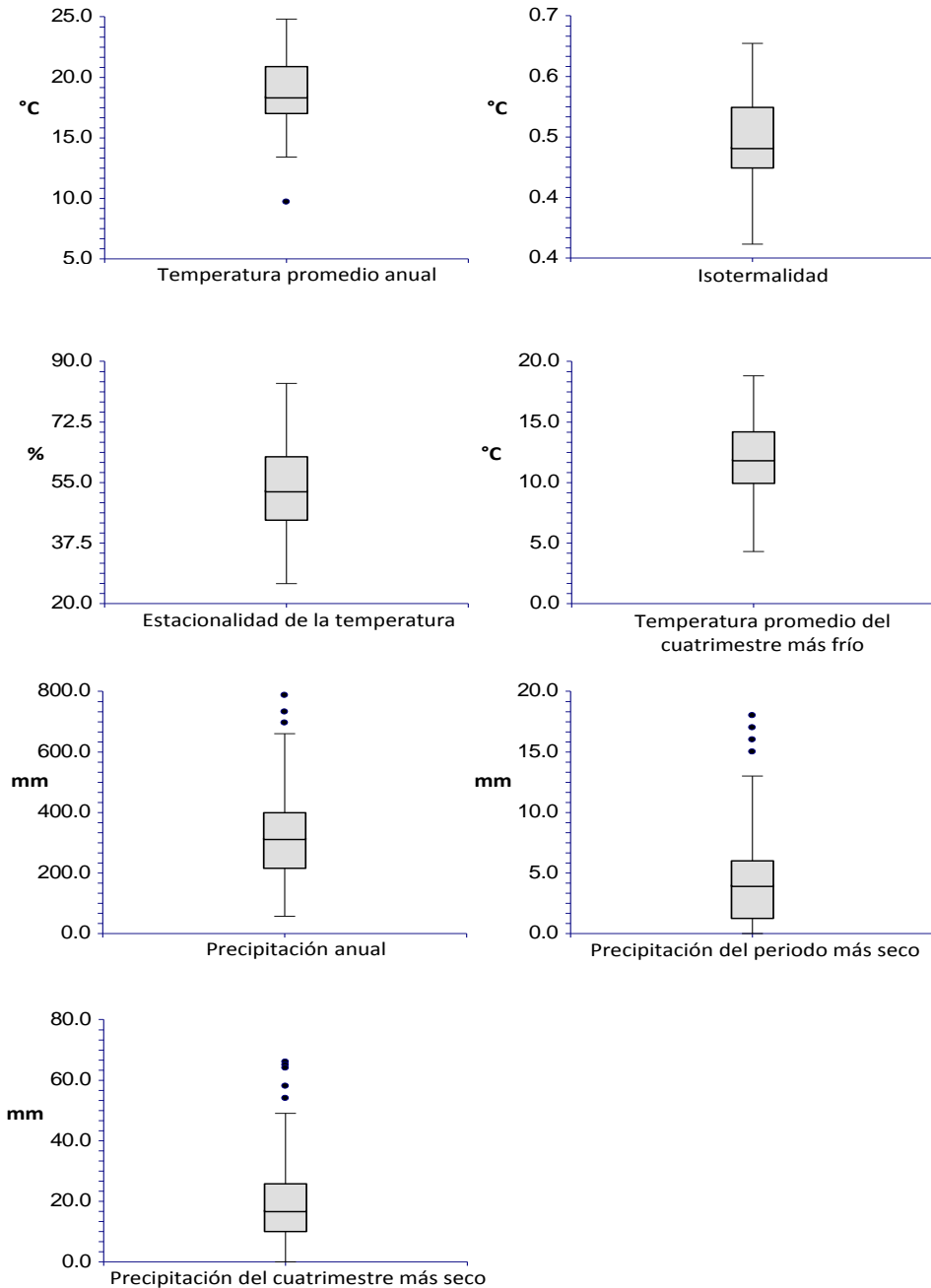
a)



Variables climáticas que mejor explican la distribución y, por lo tanto, utilizadas para la generación del modelo de distribución potencial de *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* presente en México.

Anexo III (continuación)

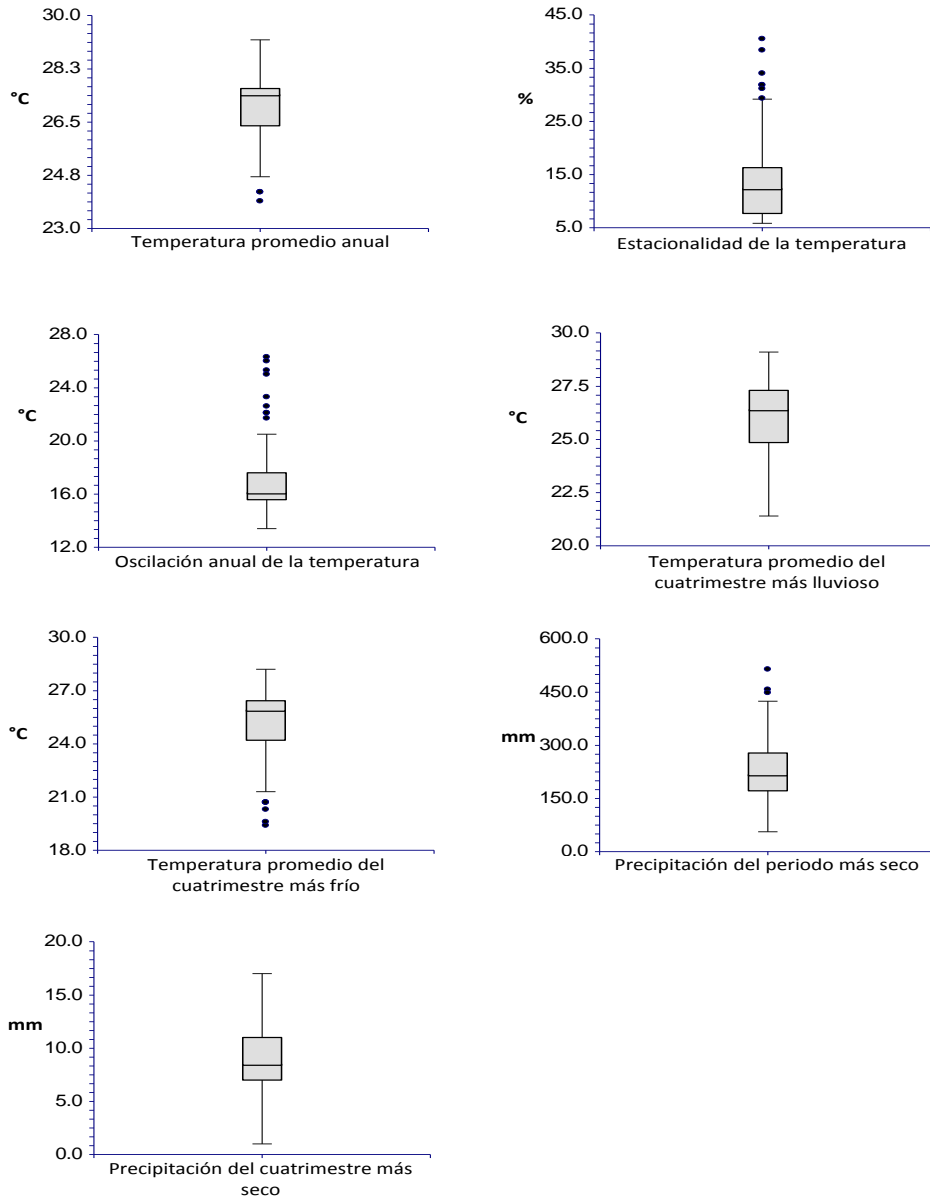
b)



VARIABLES CLIMÁTICAS QUE MEJOR EXPLICARON LA DISTRIBUCIÓN Y, POR LO TANTO, UTILIZADAS PARA LA GENERACIÓN DEL MODELO DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* PRESENTE EN MÉXICO.

Anexo III (continuación)

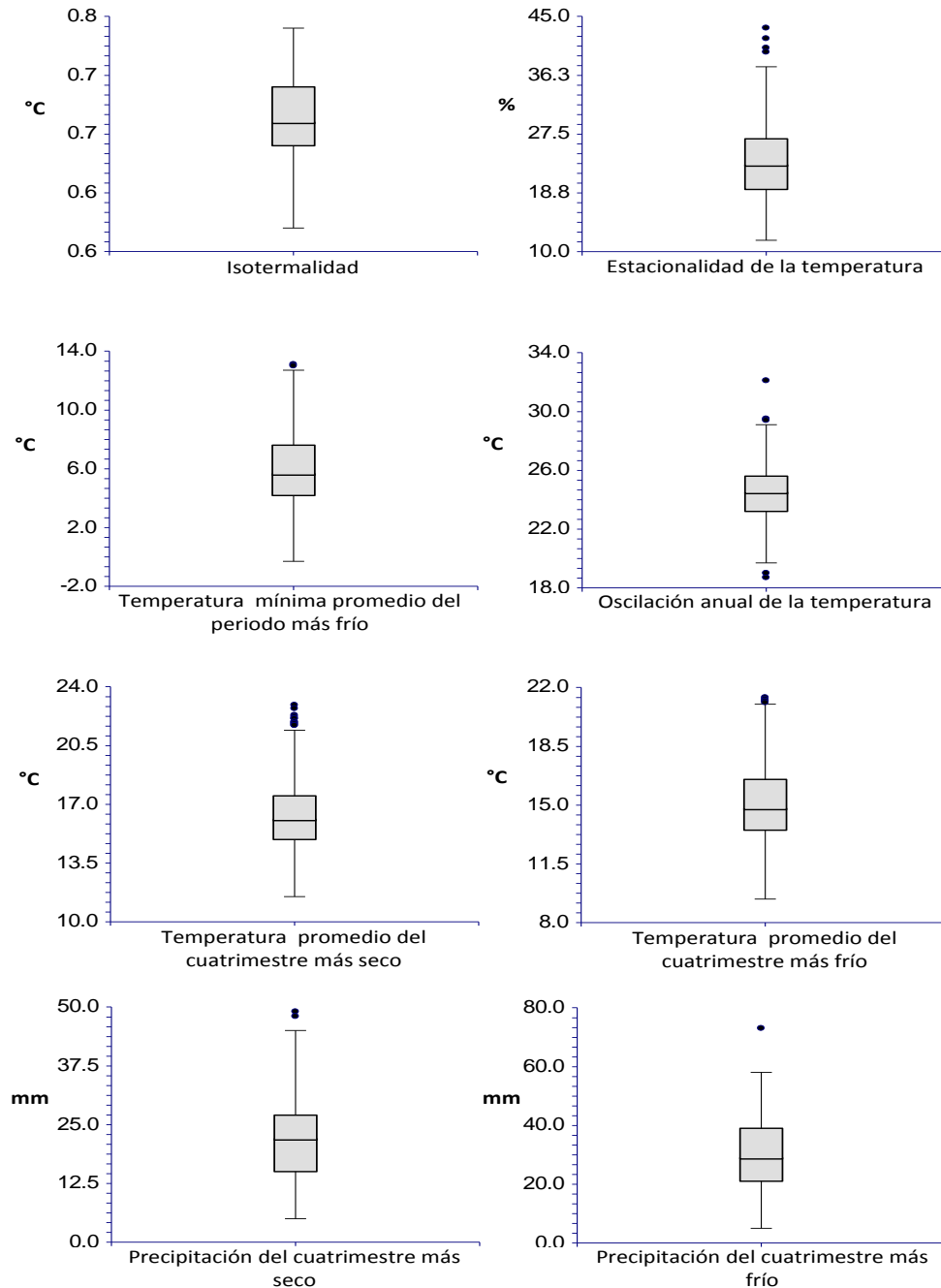
c)



Variáveis climáticas que mejor explicaron la distribución y, por lo tanto, utilizadas para la generación del modelo de distribución potencial de *Prosopis juliflora* presente en México.

Anexo III (continuación)

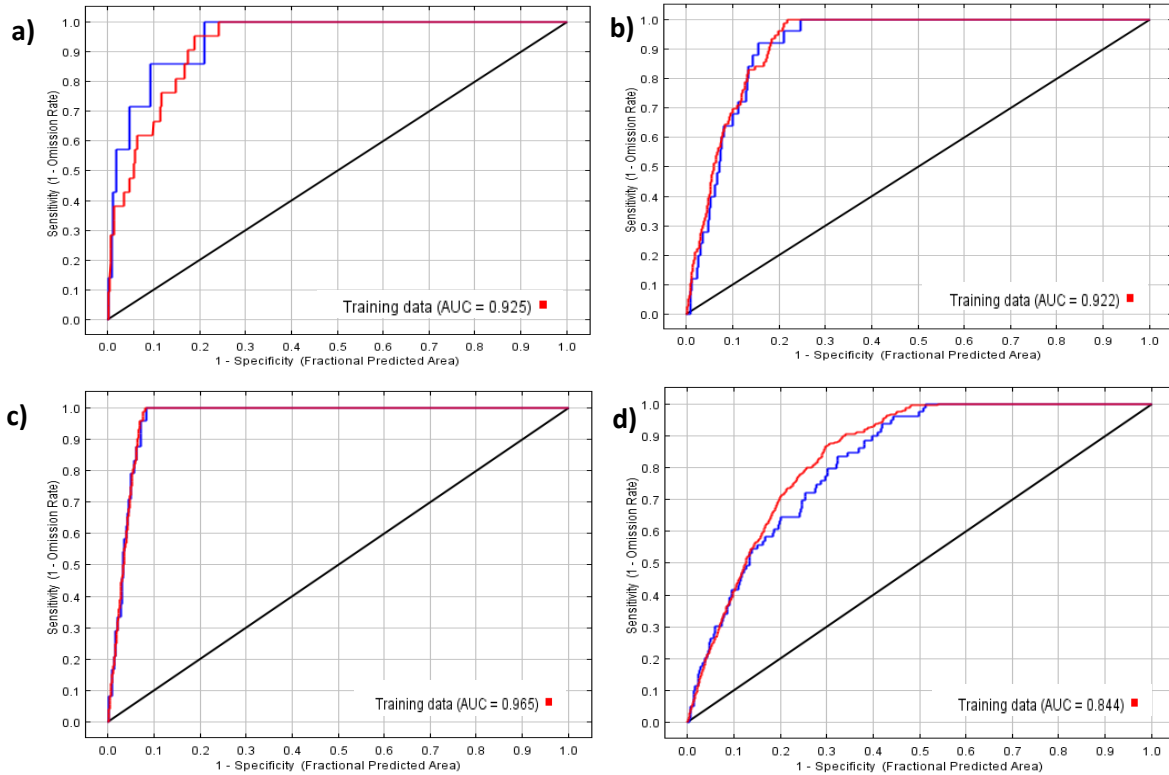
d)



Variables climáticas que mejor explicaron la distribución y, por lo tanto, utilizadas para la generación del modelo de distribución potencial de *Prosopis laevigata* presente en México.

Anexo IV

Curvas de Sensibilidad vs. 1- Especificidad



Curva Receiver Operating Characteristics (ROC) y Area under curve (AUC) de los modelos de distribución generados para los cuatro taxa del género *Prosopis* presentes en México: **a)** *P. glandulosa* var. *glandulosa*, **b)** *P. glandulosa* var. *torreyana*, **c)** *P. juliflora* y **d)** *P. laevigata*.