



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

**ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE ESPECIES EPIFITAS
EN MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

XENIA MITZI YETLANEZI VELÁZQUEZ CÁRDENAS

DIRECTOR: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2014



La Tierra está escrita, pero sus mensajes están siempre encapsulados unos en otros, envueltos y enrollados en un pergamino infinito...

J.L. Pardo, 1991

Agradecimientos

Madre y hermana: mis dos pilares en la vida, me han mostrado que siempre la lucha y el esfuerzo deben de ir acompañados del amor para seguir adelante. Gracias por estar presentes en todos los momentos de mi vida. Son mi impulso e inspiración, las amo.

Padre: la vida en sus comienzos nos puso situaciones hostiles; sin embargo, gracias a ti, sé que las personas cuando lo desean pueden cambiar, abrir su corazón y volver a ganarse la confianza de los seres que ama. Gracias por los consejos, la complicidad y los aprendizajes que hemos tenido.

Mamabuelita, tías, primos y primas: les agradezco a todos ustedes por sus sabios consejos, por su admirable paciencia y comprensión, gracias por siempre ser las personas cuyas pláticas me hacen recordar lo afortunada que soy por formar parte de una familia como la nuestra.

Luyis: gracias por no abandonare en esos años ccheros, por mostrarme que el camino universitario fue lo mejor que pude haber elegido, gracias por la amistad que tuvimos y todos aquellos momentos que quizá volvamos a vivir.

Eva: la Universidad nos unió como colegas y las vivencias hicieron que te quisiera como una hermana. Gracias por no entenderme, pero siempre apoyarme; por compartir las risas y los llantos. Gracias por ser mi mejor amiga y sobre todo: “gracias por conocerme tanto y no salir huyendo, te quiero mucho”.

Cesar, Lisandro, Miroslava, Gabriela, Estephany: Amigos biólogos, la carrera no se hubiese disfrutado sin ustedes, grandiosas vivencias hemos tenido juntos. Les agradezco los aprendizajes recibidos, la paciencia, el cariño y el apoyo que me han brindado. Los quiero mucho.

Dr. David N. Espinosa: Gracias por todo el apoyo que he recibido de usted, los conocimientos que me ha brindado, gracias por impulsarme en todo momento, por ser un maestro estupendo y sobre todo un increíble ser humano. Doctor lo quiero y lo admiro mucho.

Dr. Alfredo Bueno: Gracias por darme el tiempo para conocerlo, aprender de usted, compartir risas y anécdotas. Gracias por su amistad, lo quiero mucho.

Isaura Escalante Vargas, Carlos Pérez Malvárez y Genáro Montaña Arias: Les agradezco por darse el tiempo para la revisión de esta tesis, por escucharme y aconsejarme en los cambios para que este proyecto mejorara.

CONTENIDO

Agradecimientos	III
Contenido	V
Lista de Figuras	VII
Lista de Tablas	VIII
Resumen	XIX
Abstract	X
Introducción	1
Marco Teórico	4
1. - Biogeografía	4
2.- Análisis de parsimonia de endemismos (PAE)	12
3.- Provincias biogeográficas	13
4. – Epifitas	15
Justificación y Objetivos	19
1.- Justificación	19
2. – Objetivos	20
Material y Método	21
1.- Validación taxonómica	21
2.- Análisis Panbiogeográfico	22
Resultados	25
1.- Trazos generalizados	28
1.1.- Trazo generalizado I. Mesoamericano húmedo y subhúmedo	28

1.2.- Trazo generalizado II. Serranías meridionales	30
1.3.- Trazo generalizado III. Bosques templados subhúmedos de Mesoamérica	32
1.4.- Trazo generalizado IV. Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semiárido	34
2. Nodos	36
Discusión	38
Conclusiones	44
Referencias	46
Anexo 1	56

Lista de Figuras

Figura 1. Regiones biogeográficas clásicas

Figura 2. Obtención de un trazo individual

Figura 3. Tres trazos generalizados, que se superponen en un nodo

Figura 4. Trazos generalizados y nodos panbiogeográficos (1-5) por

Figura 5. Límites entre las regiones Neártica y Neotropical

Figura 6. Sistemas orográficos de la Zona de Transición Mexicana

Figura 7. Provincias reconocidas en el esquema biogeográfico de Rzedowski

Figura 8. Componente Mexicano de Montaña

Figura 9. Diagrama de flujo del método.

Figura 10. Cladograma de áreas obtenido de la matriz original mediante NONA y WINCLADA.

Figura 11. Trazo Generalizado I. Mesoamericana Húmeda y Subhúmeda

Figura 12. Trazo Generalizado II. Serranías Meridionales

Figura 13. Trazo Generalizado III. Bosques Templados Subhúmedos de Mesoamérica

Figura 14. Trazo Generalizado IV. Vertiente del Golfo de México en la Transición de Subhúmedo a Semiárido

Figura 15. Nodos

Lista de Tablas y gráficas

Gráfica 1. Tipos de Vegetación en los que habitan las epifitas del estudio

Tabla 1. Resultados obtenidos a partir del análisis de PAE-PCE

Resumen

Se realizó un análisis panbiogeográfico de 252 especies en registros existentes, pertenecientes a las cinco familias epifitas más diversas en México: Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Cactaceae y Piperaceae. A partir de los trazos individuales generados, se reconocieron y analizaron cuatro trazos generalizados: Mesoamericano húmedo y subhúmedo, Serranías meridionales, Bosques templados subhúmedos de Mesoamérica y la Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semiárido, siendo éste último el único que mostró un cambio de un medio húmedo a subhúmedo. Los trazos generalizados y los nodos coinciden con otros estudios previamente reconocidos para diferentes taxones. Las zonas nodales reconocidas en el estudio fueron: la huasteca Zongolica, la Faja Volcánica-Balsas, la Sierra Madre del Sur-Pacífico, la Sierra de Juárez-Tuxtla, la Triqui-Misteca y la Sierra Norte de Chiapas; las cuales pueden considerarse como áreas de importancia en la conservación de especies. Sin embargo, es necesario incorporar mayor información para poder llegar a una delimitación geográfica más sólida que contemple variables tanto bióticas como abióticas.

Palabras claves: biogeografía, panbiogeografía, epifita, trazos generalizados, nodos y provincias biogeográficas.

Abstract

A panbiogeographic analysis was accomplished using 252 species belonging to five epiphytic families diverse in Mexico: Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Cactaceae and Piperaceae. Four generalized tracks were derived from individually tracks: “Mesoamericano húmedo y subhúmedo”, “Serranías meridionales”, “Bosques templados subhúmedos de Mesoamérica” and “Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semárido”, the last one, it was the only track which showed the change from a wet to humid environment. The generalized tracks and nodes match with others different taxa. The nodal zones recognized was: “Huasteca Zongolica”, “Faja Volcánica-Balsas”, “Sierra Madre del Sur-Pacífico”, “Sierra de Juárez-Tuxtla”, “Triqui-Mixteca” and “Sierra Norte de Chiapas”, this nodal zones could be considered as important areas for species conservation. However, it is necessary to add more information to obtain a better biogeography definition that includes biotic and abiotic variables.

Keywords: biogeography, panbiogeography, epiphyte, generalized tracks, nodes and biogeographic province.

INTRODUCCIÓN

La comprensión de la dimensión espacial de los seres vivos, a partir del análisis de sus distribuciones geográficas, es un prerrequisito para los estudios evolutivos, ya que la geografía es el sustrato sobre el cual tiene lugar la historia de la vida (Morrone, 2002).

Dentro de la biología comparada, se encuentra la biogeografía, disciplina que se encarga de estudiar la distribución de los seres vivos en espacio y tiempo, al reconocer patrones de distribución, la biogeografía propone hipótesis acerca de los procesos que los causaron y proporciona un sistema de regionalización biótica del planeta (Morrone, 2004).

Desde un punto de vista biogeográfico, México presenta una compleja historia geológica, responsable de su abrupta topografía y de un amplio mosaico de climas y de tipos de vegetación (Rzedowski, 1978), que lo han convertido en una de las regiones donde más se concentra la diversidad de organismos vegetales (Rzedowski, 1991). Además, su situación geográfica entre las dos regiones continentales boreal y meridional ha sido escenario de migraciones de plantas que constituyen una zona de influencia mixta de los elementos florísticos neotropical y holártico (Rzedowski, 1978).

Según Rzedowski (2005), la composición de la flora mexicana está integrada por tres elementos principales: meridionales, boreales y endémicos y, a su vez, México ha sido sitio de origen y evolución de gran número de linajes vegetales, particularmente en:

a] Zonas áridas y semiáridas del norte de México, donde ha tenido su origen una flora moderadamente rica con sello propio y con formas biológicas especializadas.

b] Floras de las regiones semihúmedas, donde se desarrollaron en gran proporción con base en elementos que existen en otras partes del mundo.

c] Flora de las regiones húmedas, sobre todo las cálido-húmedas del este y sureste del país, que son muy variadas aunque para las cuales hasta el momento no existen muchos indicios de que México pudiera haber sido un centro importante de su evolución, sino solo de una especiación reciente.

Como resultado de la adaptación a las diversas condiciones ambientales en que viven las plantas, éstas han desarrollado algunas estrategias en sus formas de vida. Un caso especialmente interesante dentro de estas formas de vida vegetal es el de las epifitas. El término epifito deriva del griego *epi*, arriba, y *phyton*, planta, lo que literalmente nos indica que son plantas que crecen encima de otras, nombradas forófito; abandonado así el hábito terrestre y adaptándose a vivir sobre otras plantas para obtener los recursos que necesitan y así desarrollarse (Ceja *et al.*, 2008).

Las epifitas han desarrollado modificaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten captar, absorber y almacenar el agua, así como evitar su pérdida y la de los solutos en ella disueltos. Además, éstas han modificado sus flores e inflorescencias para favorecer su éxito reproductivo, lo cual les ha permitido colonizar nichos ecológicos específicos en una gran diversidad de hábitats (Ceja *et al.*, 2008).

Existen 84 familias a nivel mundial con representantes epifitos, 42 de ellas en América tropical (Gentry y Dodson 1987). Aguilar León en 1992 ha estimado que existen 1 377 especies de epifitas en México, 28 familias y 217 géneros, de los cuales 191 son plantas con semilla y 26 de helechos (Rzedowski, 2005).

Las epifitas constituyen hasta 40% de la flora de una zona tropical (Nieder, 1996, en: García, 2012) y el 10% de todas las plantas vasculares del mundo pertenecen a esta categoría (Gentry y Dodson 1987), por lo que su representación

es significativa en la biodiversidad de los trópicos. Otra de las funciones en epifitas es proveer de hábitat y alimento a muchas especies de insectos y aves (Barthlott *et al.*, 2001) y participan activamente en la dinámica de nutrientes y agua retenidos en el dosel. De igual manera, las epifitas pueden ser bioindicadores de cambios climáticos, contaminación y del grado de perturbación de su hábitat (Nadkarni, 1992, en: Barthlott *et al.*, 2001).

A pesar de su importancia, poco se sabe acerca de la biogeografía de las epifitas. En particular, no se tiene conocimiento de su estructura espacial a grandes escalas (Nieder *et al.*, 2000), ni de sus patrones de ocupación en los diferentes tipos de hábitat (Bernal *et al.*, 2005). Por ello, el análisis de distribución geográfica en este grupo de plantas resulta fundamental para comprender el proceso evolutivo en tiempo y espacio, ya que la disposición espacial de las epifitas es básicamente el resultado de la formación vicariante de los grupos taxonómicos involucrados (Craw *et al.*, 1999).

MARCO TEÓRICO

1.- Biogeografía

La biogeografía es una ciencia que surge durante el siglo XVIII, cuya tarea es explicar los patrones de distribución de la biota, con base en las relaciones genealógicas de los taxones que la componen (Espinosa *et al.*, 2002). Vargas (1992) propone que el objetivo fundamental de la biogeografía consiste en la definición de patrones y en la identificación de sus procesos causales. El desarrollo de los procesos precede a la formación de los patrones y posteriormente averigua los agentes causales que lo han configurado.

Puesto que la existencia de un patrón se diagnostica por recurrencia o repetición de distribuciones de datos independientes con respecto a una o más variables, la biogeografía intenta caracterizar esos patrones respecto al espacio o tiempo. La permanencia de una especie en un lugar está determinada por variables ambientales, pero la presencia de una especie o taxón en un lugar no se explica por causas exclusivamente ecológicas y es en este punto donde las explicaciones históricas toman relevancia.

Así, los patrones de diversidad que exhiben diferentes grupos de organismos son resultado de los procesos comunes que han operado a través del tiempo. Bajo la idea de la evolución en espacio, tiempo y forma, varias especies con distintas capacidades dispersoras, que conforman un área de endemismo y comparten una historia espacial común. El reconocimiento de tales áreas y el análisis de las causas que han generado el endemismo es el objeto de estudio de la biogeografía histórica (Espinosa y Llorente, 1993). La disyunción, por otro lado, es una discontinuidad real en el área de distribución de uno o varios taxones, así,

cuando es reiterativa, se considera evidencia de la fragmentación de una biota ancestral única (Escalante *et al.*, 2003).

Nelson y Platnick propusieron tres etapas de desarrollo para la biogeografía reconociendo un periodo clásico, uno Darwiniano-Wallaceano y otro moderno (Espinosa *et al.*, 2002).

Periodo Clásico:

Las ideas y concepciones más antiguas sobre la distribución del hombre, las plantas y los animales sobre la superficie del planeta se encuentran en varios mitos y leyendas de las religiones más antiguas. Las concepciones de centro de origen de la biota y su proceso dispersorio para alcanzar la distribución actual predominaron por casi dos milenios.

Uno de los primeros en proponer estas concepciones fue San Agustín en *La Ciudad de Dios*, además de postular al hombre como agente dispersorio. Sin embargo, el descubrimiento de nuevos continentes con sus elementos autóctonos obligó a repensar la biogeografía de corte bíblico.

Fue entonces que Joseph D'Acosta consideró la posibilidad de una conexión con el continente americano por alguna parte al Viejo Mundo y rechazó la idea de la Atlántida como puente intercontinental. También el mismo D'Acosta inauguró el postulado que Buffon desarrolló un siglo y medio más tarde, esto es, reconoció el endemismo de las especies ligadas a América, como distintas a las del viejo mundo (Espinosa *et al.*, 2002).

Tiempo después, en 1744 Linneo, publicó la primera gran teoría biogeográfica de los tiempos modernos. El naturalista sueco consideró tres conjuntos de datos:

1.- La distribución altitudinal de las plantas de Ararat con la correspondiente distribución latitudinal que estudió Tournefort.

2.- La interdependencia de los seres vivos y de éstos con el ambiente, según la Física-Teología de aquel entonces.

3.- El aparente aumento de las costas de Suecia, causado por el descenso del nivel del mar (Papavero *et al.*, 1997, en: Espinosa *et al.*, 2002).

Linneo aceptaba que Dios sólo había creado una pareja o un único individuo hermafrodita de cada especie. Concluyó que el Creador colocó todas las especies vivas, al inicio, en un solo lugar de la Tierra, que posteriormente funcionaría como el centro de origen y dispersión de las biotas (Espinosa *et al.*, 2002).

Otro naturalista importante en la biogeografía es Buffon, quien con su obra *Histoire Naturelle*, inicia la biogeografía histórica. Destacó que cada área poseía sus propios animales, aun cuando tuvieran condiciones ecológicas semejantes, refutando la teoría de Linneo.

Humboldt y Aimé Bonpland proponen *la ley de la distribución de las formas*, la cual indica la proporción o porcentaje de especies registradas de una familia dada de plantas para una latitud determinada, que corresponde a un clima típico.

Agustín Pyrame De Candolle insistió en que el término “estación” se relaciona esencialmente con el clima y el terreno de un lugar dado, y el de “habitación” se relaciona más con la circunstancias geográficas y geológicas, destacando que la confusión de estos dos conceptos es una de las causas que más han atrasado esta ciencia y le han impedido adquirir exactitud.

De Candolle reconoció que hay barreras naturales que impiden que la diseminación de una especie se extienda por toda la Tierra, a la vez que reconoció varios factores o medios de transporte que facilitan la dispersión, como el agua, las

condiciones atmosféricas, algunos animales y el mismo hombre. Más adelante definió las regiones botánicas, de las cuales reconoció 20 en todo el globo terrestre. De Candolle introdujo otros conceptos y términos, como el endemismo y grupos esporádicos.

Por su parte Cuvier, al admitir la fijeza de las especies y a la vez reconocer grandes procesos de extinción, propuso la teoría de grandes evoluciones del globo terrestre con creaciones sucesivas; las creaciones eran discontinuas y separadas por grandes cataclismos o catástrofes, la última de las cuales, afirmaba él, podría atribuirse al Diluvio Universal (Espinosa *et al.*, 2002).

El gran sintetizador de la biogeografía durante la primera mitad del siglo XIX fue Charles Lyell, quien sugirió que las especies surgían y se extinguían de modo paulatino a lo largo del tiempo, no había periodos de generación ni de extinción masiva, refutando a Lamarck y Cuvier. Tampoco aceptaba que la generación de especies surgiera como progresión, como una tendencia hacia una mayor perfección (Papavero *et al.*, 2002, en: Espinosa *et al.*, 2002).

En 1858 Philip Sclater, al estudiar la distribución de las aves del mundo, resolvió establecer los “centros de creación” o las “divisiones ontológicas primarias de la superficie del globo”. De ese trabajo resultó la división de los continentes terrestres en seis grandes regiones biogeográficas (Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana), que utilizamos hasta hoy en día (Figura 1).

Sclater argumentaba que se podía reconocer, que cuando comparáramos las áreas por los taxones que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso fue el método comparativo en la biogeografía, método que se consolidaría cien años más tarde, a partir del libro de Willi Henning en 1968.

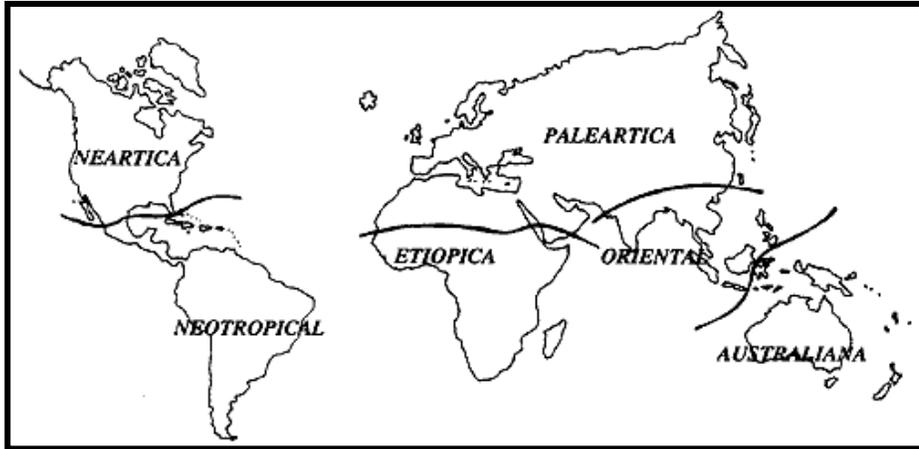


Figura 1. Regiones biogeográficas clásicas (Sclater-Wallace).

Periodo Darwiniano-Wallaceano

En 1859, con la aparición de *El origen de las especies*, y con la obra de Wallace, se sentaron las bases de la biogeografía que predominó hasta la década de 1970, durante más de cien años. El concepto central de la tradición darwiniana en biogeografía era la idea predominante de la dispersión “improbable” sobre una barrera preexistente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

Según Darwin, las áreas de endemismo están constituidas por diversos elementos con distintas historias de dispersión; especies provenientes de lugares y tiempo diferentes. Esto es, áreas que son producto de numerosas vicisitudes históricas y que son consideradas como nodos o áreas de convergencia tectónica en el sentido de Croizat.

Periodo moderno: Biogeografía contemporánea

A mediados del siglo XX, se inicia el desarrollo de la panbiogeografía propuesta por el botánico italiano León Croizat, el cual enfatiza el papel de la localidad y del lugar en la historia de la vida y como eje fundamental de la biogeografía (Craw *et al.*, 1999).

La idea central de Croizat consiste en la suposición de dos tipos de procesos que caracterizan dos etapas en la historia de cualquier área biogeográfica, las cuales siempre se suceden periódicamente:

1.- Primero, en la etapa de movilidad, en ausencia de barreras y bajo condiciones favorables, los organismos expanden su área de distribución, generación tras generación y a partir de sus medios usuales de supervivencia.

2.- Después, en la etapa de inmovilidad, una vez que las áreas de distribución alcanzan los límites establecidos por barreras distribucionales infranqueables, dichas áreas pueden sufrir fragmentación por el surgimiento de barreras intermedias. Esto a través del tiempo da lugar a la formación de nuevas especies, proceso conocido como vicarianza.

El método panbiogeográfico consiste básicamente en representar las localidades de recolecta o las áreas de distribución de un taxón particular en mapas; dicho taxón puede ser una especie, un grupo de especies, un género o una familia. Las localidades o las áreas de distribución se unen con sus vecinas más cercanas mediante una línea llamada trazo individual (figura 2) y representa las coordenadas primarias del taxón en el espacio y es donde se ha llevado a cabo su evolución (Croizat, 1958).

Una vez delineado el trazo individual se le da una dirección, es decir se le orienta, lo cual puede hacerse bajo alguno de los siguientes criterios: 1) hipótesis filogenética, 2) línea de base y 3) centro de masa (Crisci y Morrone, 1992). En el primer caso es necesario conocer la filogenia del grupo, lo cual resulta problemático para ciertos taxones pues implica contar con el cladograma del taxón, debido a que para muchos de ellos no se han realizado análisis filogenéticos. El segundo caso es uno de los más utilizados y consiste en reconocer cualquier rasgo geológico que se pueda identificar en un mapa, representado por una cadena montañosa, un valle o una cuenca oceánica. Por último, el centro de masa se refiere a la máxima concentración de diversidad de un taxón (Espinosa y Llorente, 1993).

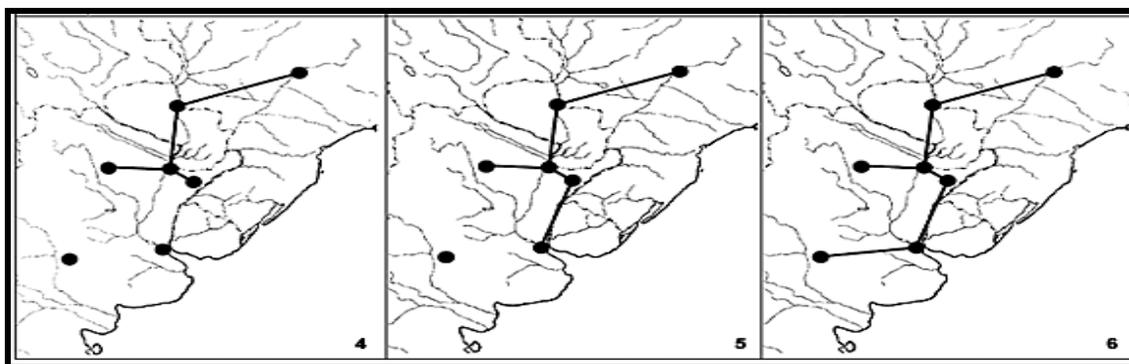


Figura 2. Obtención de un trazo individual, uniendo las localidades de distribución de una especie, de modo que cada una de ellas se conecte con la más cercana (Morrone, 2004).

Cuando se dibujan los trazos individuales de varios taxones, en ocasiones existe una coincidencia entre ellos, no obstante que presenten diferentes capacidades de dispersión; esta congruencia llamó la atención de Croizat y la nombró trazo generalizado, esto es, la línea resultante de la congruencia de dos o más trazos individuales (Figura 3). Estos trazos generalizados u homologías biogeográficas indican la preexistencia de biotas ancestrales que subsecuentemente se fueron fragmentando debido a cambios climáticos o procesos tectónicos (Morrone y Crisci, 1995). En ocasiones dos o más trazos generalizados se interceptan o convergen en un área determinada; dicha zona es reconocida como nodo (Figura 3) y representa un área compuesta en lo que se refiere a sus elementos bióticos y complejos en cuanto a su historia geológica, representan zonas de contacto de dos o más placas tectónicas. La importancia de estos nodos radica en la riqueza de especies así como en su origen espacio/temporal.

Bajo este enfoque se enfatiza la importancia de la dimensión geográfica para la comprensión de los procesos evolutivos (Craw *et al.*, 1999). Tiene una amplia potencialidad de aplicación para zonas tectónicamente complejas como es el caso de México, por lo que ha promovido la discusión de las interrelaciones históricas que mantiene la biota mexicana con otras biotas situadas hacia el norte, el sur, el Caribe y con las situadas al otro lado del Pacífico.

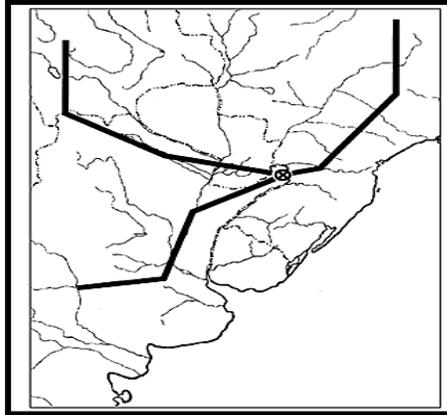


Figura 3. Tres trazos generalizados, que se superponen en un nodo (Morrone y Crisci, 1995).

México queda incluido en el análisis global de Croizat (1958) como uno de los cinco grandes nodos panbiogeográficos del mundo, que son áreas donde convergen dos o más líneas de fragmentación biótica-geológica (Figura 4). Los cinco nodos de Croizat coinciden con las áreas de mayor riqueza de especies en el mundo. Según este mapa de trazos generalizados, México tiene al menos tres historias tectónicas: neárticas, neotropicales y transpacíficas que produjeron una extraordinaria fragmentación de biotas. Si aceptamos que la Tierra y la biota evolucionan de manera conjunta se entiende por qué México tiene una biota de constitución taxonómica tan compleja o híbrida.

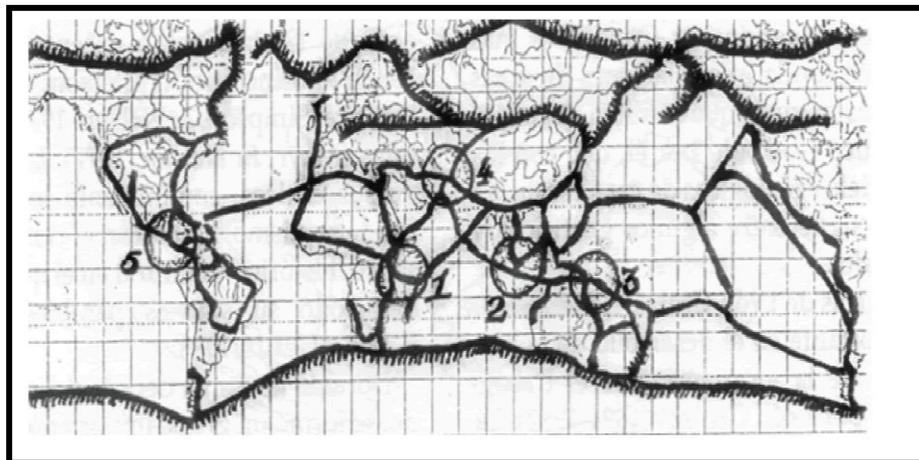


Figura 4. Trazos generalizados y nodos panbiogeográficos (1-5) por Croizat, donde se muestra la naturaleza compuesta de la biota mesoamericano-caribeña en la que se ubica México (Croizat, 1958).

2.- Análisis de parsimonia de endemismo (PAE)

A través del desarrollo de la biogeografía han surgido diversos métodos que se han utilizado para su análisis; uno de ellos es el análisis de parsimonia de endemismos o PAE por sus siglas en inglés (Parsimony Analysis of Endemicity), es un método sugerido originalmente por Rosen (1984), siendo posteriormente modificado por Craw (1988) y Morrone (1994).

El PAE emplea un algoritmo de parsimonia con el propósito de obtener distribuciones de distintos taxones monofiléticos que habiten un conjunto de áreas que se pretende analizar, donde los taxones compartidos, que representan a los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) de los taxones (caracteres) se utilizan para formular hipótesis de relaciones históricas (filogenia) de áreas (taxones). Luna *et al.* (1999) y Morrone (2004) sugieren que el análisis de parsimonia de endemismos, permite clasificar áreas de acuerdo con sus taxones compartidos.

Con los datos de distribución de los grupos seleccionados se construye una matriz de taxones por áreas y se analiza bajo algún programa de cómputo que tenga implementado un algoritmo de parsimonia. Con la finalidad de enraizar el cladograma se utiliza un área hipotética que se codifica con ceros en la matriz (Luna *et al.*, 1999), lo cual resulta controversial debido a que se elige arbitrariamente (Glasby y Álvarez, 1999).

Los cladogramas resultantes de un PAE representan una jerarquía de las áreas analizadas, donde los clados de áreas pueden ser interpretados como trazos generalizados (Luna *et al.*, 1999; Morrone y Márquez, 2001; Escalante *et al.*, 2005). Este método tiene la ventaja de no requerir cladogramas taxonómicos, además de que puede utilizar la información biogeográfica brindada por taxones ampliamente distribuidos (Glasby y Álvarez, 1999).

3.- Provincias biogeográficas

Las condiciones geológicas, tectónicas y climáticas, similares en grandes extensiones de tierra y diferentes a las otras regiones, ha permitido la regionalización del territorio mexicano en provincias bióticas (Morrone, 2001).

Los primeros trabajos trataron principalmente sobre el establecimiento de las dos regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical) que se encuentran en México y sus límites (Darlington 1957, en: Corona *et al.* 2005). Trabajos posteriores se basaron en el establecimiento de divisiones biogeográficas a nivel de reinos, regiones y provincias en México, por medio de las distribuciones de plantas y animales (Rzedowski, 1978; Ortega y Arita, 1998 y Halffter, 2003), varios de los más recientes se han realizado con la ayuda de los métodos de biogeografía cladística y de la panbiogeografía (Morrone, 2002).

Halffter (1987) definió la Zona de Transición Mexicana mencionando que el centro de dicha zona es el límite entre las regiones Neártica y Neotropical, el cual corresponde en el este y oeste a las Sierras Madre, y en el sur de la separación entre el Eje Neovolcánico, los valles altos de Oaxaca, las tierras altas de Chiapas y Guatemala, y las tierras bajas que las rodean (Figura 6).

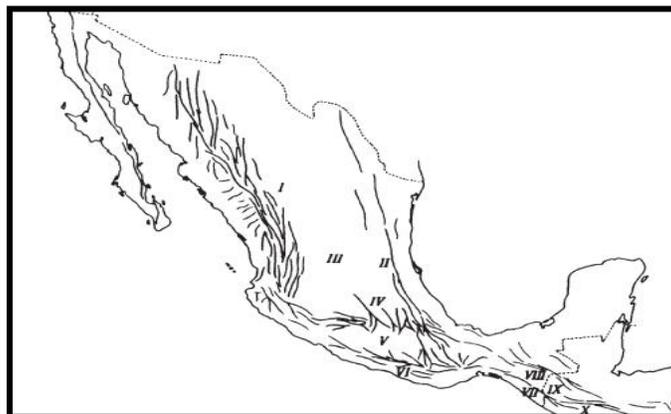


Figura 6. Sistemas orográficos de la Zona de Transición Mexicana: I. Sierra Madre Occidental; II. Sierra Madre Riental; III. Altiplano Mexicano; IV. Faja Volcánica Transmexicana; V. Cuenca del Balsas; VI. Sierra Madre del Sur; VII. Sierra Madre de Chiaps; VIII. Macizo Central del Balsas; IX y X. Núcleo Centroamericano (Halffter, 1987).

Rzedowski (1978) definió 17 provincias florísticas para México, las cuales asignó a dos reinos y cuatro regiones. Este autor consideró que toda la zona montañosa, que abarca las Sierras Madre Occidental y Oriental, y las Serranías Meridionales y Transístmicas (exceptuando el norte de Baja California), constituye una zona mixta o de transición entre los reinos florísticos Holártico y Neotropical (Figura 7).

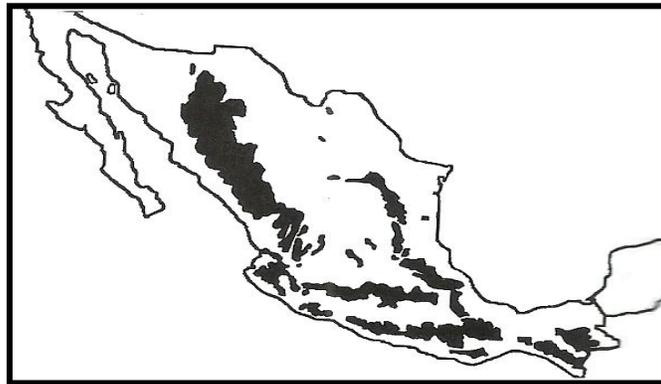


Figura 7. Provincias reconocidas en el esquema biogeográfico de Rzedowski (1978).

Morrone y Márquez (2003) infirieron la existencia de cinco trazos generalizados o componentes bióticos principales para México: Neártico Californiano, Neártico Continental, Mexicano de Montaña, Mesoamericano y Antillano, a partir del análisis de los resultados de trabajos previos (Morrone *et al.*, 1995, Espinosa *et al.*, 2002; Morrone y Márquez, 2001) que realizaron análisis de parsimonia de endemismos basados en insectos, plantas y aves (Figura 8).

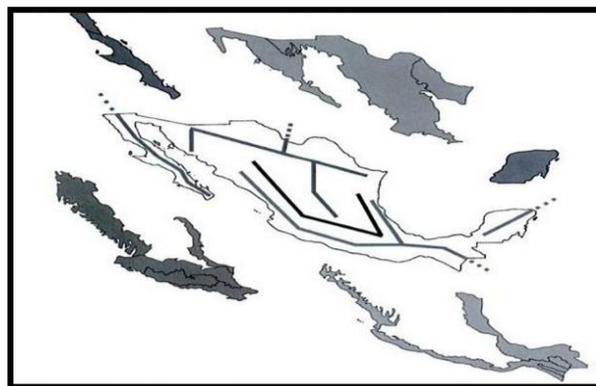


Figura 8. Componente Mexicano de Montaña, Morrone y Márquez (2003).

4.- Epifitas

Se han propuesto varias definiciones en el concepto de epifitas; sin embargo, dado que el grupo es bastante heterogéneo y ocupa una gran diversidad de hábitats en los que la humedad, la radiación solar y los nutrientes disponibles se presentan en numerosas combinaciones, la tarea ha sido compleja por lo que no existe hasta ahora una clasificación única y aceptada (Ceja, 2008).

Por ello, existen definiciones en las que se considera básicamente la dependencia que presentan las plantas epifitas de los forófitos sobre los que crecen y el porcentaje de individuos que presentan esta forma de vida: epifitas obligada, epifitas accidentales, epifita facultativa, hemiepifitas, hemiepifitas primarias y hemiepifitas secundarias. Sin embargo, todas estas definiciones coinciden con que toda planta considerada como epifita será aquella que crezca sobre otro vegetal usándolo solamente como soporte (Benzing, 1973), alimentándose de partículas que flotan en el aire del material depositado en los troncos y ramas de los árboles sobre los que viven (FOTOSÍNTESIS, 2012).

Johansson (1975) sostuvo que el patrón de distribución espacial de las epifitas parecía ser el resultado de la interacción entre la necesidad por captar altas intensidades lumínicas y la capacidad de tolerar la fuerza de evaporación del aire. Puesto que las hojas son el lugar principal en donde se lleva a cabo la fotosíntesis, éstas deben mantener un intercambio de gases adecuado con el aire circundante, lo que conlleva una pérdida de agua inevitable. Cualquier planta sujeta a escasez de agua, debe poseer modificaciones en la morfología, anatomía y fisiología de sus hojas, y la estructura de estas, también debe reflejar la respuesta de la planta a los recursos que se encuentran a su disposición.

Por lo anterior, en muchas especies de epifitas encontramos: plantas con rosetas de hojas anchas formando un tipo de tanque; órganos especiales, por ejemplo pseudobulbos de las orquídeas y los tricomas o pelos especializados de

bromelias. Otra adaptación fisiológica muy importante es el metabolismo ácido de crasuláceas (CAM), una modalidad de fotosíntesis que reduce el uso de agua y es acompañado por succulencia de hojas o tallos, frecuentemente en bromelias, orquídeas, cactáceas y peperomias (Hietz & Hietz, 1994).

Las plantas epifitas, principalmente las de tipo roseta, acumulan grandes cantidades de agua entre sus hojas, proporcionando una vía alterna en la dinámica de este recurso dentro del bosque, además, la biomasa de las epifitas establecidas en las ramas interiores de los árboles, alberga un alto contenido de nutrimentos esenciales, como fósforo y nitrógeno, los cuales posteriormente son reciclados, brindando rutas alternas al ciclo de nutrimentos y a la dinámica del agua en la comunidades (Dickson, *et al.*, 1993).

Se ha hipotetizado que las epifitas deberían tener estrategias de establecimiento generalistas, que les permitan colonizar cualquier hospedero, haciendo irrelevante la identidad del mismo (Callaway *et al.* 2002). Sin embargo, el número de especies y la abundancia de epifitas que el hospedero puede soportar es muy variable. Mientras que algunos forófitos pueden soportar más de 50 especies de epifitas, otras especies de árboles no tienen epifitas en ellos, sugiriendo que algunas especies de hospederos son especialmente difíciles para ser colonizados por ellas (Freiberg, 1996).

Las características que afectan la colonización de las epifitas en los forófitos son el tamaño del árbol, lo cual puede regular la intensidad de luz captada por las epifitas del dosel o del interior; la estructura del árbol, el número de ramas gruesas será proporcional a la cantidad de materia orgánica en las epifitas; la textura de la corteza y características químicas, una corteza rugosa tiene un efecto positivo sobre la colonización de epifitas, aunque algunas sustancias emitidas pueden ocasionar lo contrario; la disponibilidad de agua y nutrimentos también son necesarios para el establecimiento de epifitas (ter Steege y Cornelissen 1989,

Hietz y Hietz-Seifert 1995, Krömer *et al.* 2007, en: Martínez-Meléndez, *et al.*, 2008).

Las plantas epifitas son un producto evolutivo de la gran lucha para sobrevivir principalmente en bosques y selvas tropicales, los cuales son los ecosistemas terrestres más diversos y complejos del planeta. De todas las plantas vasculares tropicales y subtropicales, aproximadamente el 10% son epifitas, y en bosques tropicales húmedos pueden representar más del 60% del total de individuos de plantas vasculares y más del 35% de todas las especies vasculares presentes (Hietz & Hietz, 1994). El epifitismo involucra a un 10% de los vegetales vasculares en el mundo, desempeñando un papel sobresaliente en la dinámica de las comunidades al ofrecer una gran variedad de nichos y recursos que son aprovechados por diversos grupos de organismos, incluido el ser humano, contribuyendo así al incremento y mantenimiento de la biodiversidad de los sitios en los cuales se encuentran (Ceja Romero *et al.*, 2008).

En México las familias de epifitas vasculares más importantes son Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Cactaceae y Piperaceae (Damon, 2006). La familia Orchidaceae es en su mayoría de hábitos epifitos. En México, los géneros con mayor número de especies son: *Epidendrum*, *Encyclia*, *Lepanthes*, *Stelis* y *Laelia* (Soto, 1994). De acuerdo a Espejo Serna, en la familia Bromeliaceae los géneros comúnmente epifitos son *Tillandsia*, *Catopsis* y *Aechmeae*. En el caso de la familia Araceae, se han registrado 121 especies y 18 géneros, siendo los géneros *Anthurium*, *Philodendron*, *Monstera* y *Syngonium* los más numerosos en especies (Espejo y López-Ferrari, 1993, en: Acebey, 2008). Dentro de la familia Piperaceae, el género epifito representado en México es *Peperomia* (Martínez-Colín, 2006).

Las cactáceas primitivas habitaron las zonas húmedas del Caribe, de donde emigraron hacia el norte y hacia el sur del continente adaptándose al ambiente árido. Entre las descendientes de estas cactáceas se encuentran géneros como

Disocactus, *Epiphyllum*, *Heliocereus*, *Hylocereus*, *Rhipsalis* y *Selenicereus*, algunos de los cuales están establecidos creciendo como epifitas o trepadoras (Bravo-Hollis, 1978).

Estas plantas son fuente importante para la conservación de la humedad de los bosques, debido a la presencia de especies con roseta en forma de tanque en donde almacena agua, la cual funge también como reservorio hídrico para otros seres vivos. Igualmente son fuente importante de alimento para una variada fauna (ej. aves, murciélagos e insectos) ya sea a través del néctar y/o frutos (Benzing, 2000). Cabe destacar que, además de la importancia ecológica, tienen gran impacto económico y cultural, ya que se han empleado desde tiempos prehispánicos para ceremonias religiosas, como plantas medicinales y para uso alimenticio (Ceja *et al.*, 2008).

Los estudios de conservación de comunidades de plantas raras veces abarcan la conservación de las epifitas, aunque algunas sean de gran valor económico y ecológico. Las epifitas son generalmente olvidadas y únicamente son consideradas como plantas que habitan en el dosel de los árboles (Holbrook, 1991). Sin embargo, la alteración que sufren los ambientes donde se distribuyen, representa una amenaza para esta forma de vida, así como por el riesgo que corren debido a la dependencia ecológica y económica que se tiene sobre ellas (Wolf *et al.*, 2007).

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

1.- Justificación

La composición de las biotas, la distribución de las especies, las afinidades entre conjuntos de especies y la zonificación biogeográfica de la biosfera han sido temas centrales de la biogeografía desde su origen como disciplina (Brown y Lomolino, 1998).

La flora de México ha sido considerada como una de las más ricas y variadas del mundo; a ello ha contribuido su compleja historia geológica, su situación geográfica, lo accidentado de su fisiografía y sus climas variados, así como también las intensas migraciones recibidas tanto de Norteamérica como de América del Sur y su notable grado de endemismo (Bravo-Hollis, 1978).

Una atrayente forma de crecimiento son las plantas epifitas, las cuales son de gran importancia, ya que proveen hábitat y alimento a muchas especies de insectos y aves (Barthlott *et al.* 2001) y participan activamente en la dinámica de nutrimentos y agua retenidos en el dosel, los cuales son reincorporados al medio, a través del escurrimiento de agua o por la caída y muerte de epifitas desde el dosel (Gentry y Dodson 1987).

Recientes inventarios de epifitas en bosques y selvas corroboran la hipótesis de Gentry y Dodson (1987) de que la riqueza de especies es mayor en ecosistemas con alto grado de precipitación (Wolf *et al.*, 2007). Por ello, con ayuda del método panbiogeográfico se podrá observar cual es la relación espacial, histórica, temporal y ambiental de la distribución de las cinco familias de epifitas analizadas en los ecosistemas terrestres de México.

2.- OBJETIVOS:

Objetivo general:

- Describir el patrón espacial, ambiental e histórico en la distribución de la riqueza de especies epifitas en México.

Objetivos particulares:

- Analizar cuál es el tipo de vegetación que presenta mayor abundancia de epifitas en el país.
- Definir la relación que presentan las provincias biogeográficas.
- Determinar los sitios de mayor riqueza de especies con métodos panbiogeográficos y así proponer posibles áreas de conservación.

MATERIA Y MÉTODO

Se llevó a cabo una revisión exhaustiva en literatura, donde se mencionan familias y géneros de epifitas en México. Se buscó cuales eran las familias más diversas en el país y con mayor número de representantes epifitos. Éstos fueron Orchidaceae (*Encyclia*, *Epidendrum*, *Laelia*, *Lepanthes*, *Stelis*), Bromeliaceae (*Aechmea*, *Catopsis* y *Tillandsia*), Araceae (*Anthurium*, *Monstera*, *Philodendron* y *Syngonium*), Cactaceae (*Disocactus*, *Epiphyllum*, *Heliocereus*, *Hylocereus*, *Rhipsalis* y *Selenicereus*) y Piperaceae (*Peperomia*).

Al tener los 20 géneros de las familias epifitas más representativas de México, se procedió a consultar en la literatura cuáles de ellos presentaban especies exclusivamente o generalmente epifitas, seleccionando 252 especies.

Una vez determinado el conjunto definitivo de especies epifitas, se procedió a la formación de la base de datos, tomando en cuenta únicamente aquellas especies que tuviesen tres o más localidades geográficas en su distribución. Los datos de distribución se obtuvieron del Herbario Nacional MEXU, el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB), de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y de Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>). Esta información se reunió en una base de datos en el programa Access 2007 (Microsoft®, 2007), la cual incluyó el arreglo taxonómico de la especie y su georreferencia.

1.- Validación taxonómica

La validación consistió en corregir errores tipográficos y actualizar la información taxonómica, manteniendo únicamente nombres válidos y actualizados. Para ello se depuraron y verificaron en su nomenclatura utilizando las páginas

<http://www.theplantlist.org/>, <http://www.tropicos.org/>, para constatar su nombre científico.

2.- Análisis Panbiogeográfico

Se realizaron cortes de la información, los cuales fueron exportados a formato DBase IV, y agrupados en diferentes carpetas a nivel de género.

Se elaboraron mapas de localidades por cada taxón terminal (especies o variedad) con ayuda del programa ArcView™ 3.2 (ESRI, 1999). Para la verificación de la georreferencia de cada especie, se sobrepusieron los mapas de tipo de vegetación, hipsometría y provincias bióticas (siendo esta última la base para la distribución de las especies) con el fin de corroborar si su distribución cumplía con las características ecológicas y geográficas, de acuerdo a la literatura.

Una vez validados geográficamente, se generaron trazos individuales de cada una de las especies en ArcView™ 3.2 (ESRI, 1999), con la extensión Trazos 2004® (Rojas-Parra, 2005) a partir de un conjunto de localidades donde se distribuye un taxón. Trazos 2004® (Rojas-Parra, 2005) construye redes de tendido mínimo (redes de Steiner), uniendo las localidades geográficas a través de la línea de menor distancia, la cual es medida no como segmentos de recta, sino como arcos sobre un geoide, donde se tomaron en cuenta solo aquellos taxones que cuentan con al menos tres localidades.

Los trazos generalizados se obtuvieron mediante un análisis de parsimonia de endemismos de Craw (1988) para expresar trazos panbiogeográficos en un esquema jerárquico. Se construyó una matriz de incidencia presencia-ausencia en formato *.txt*, siendo las provincias biogeográficas (filas) por taxones (columnas) (Crisci *et al.*, 2000). La presencia del trazo en cada una de las 13 provincias biogeográficas se codificó como presencia “1” y la ausencia “0” y se añadió un área hipotética que funciona como grupo externo, la cual se codificó con “0” en

todas las columnas, y que tuvo como fin enraizar el árbol. Las matrices se analizaron en los programas Winclada VER. 1.00.08 (Nixon, 1999) y NONA (Goloboff, 1999). El primero también fue utilizado para la edición de los cladogramas, aplicando método heurístico con los consensos de Nelson y de mayoría para ambos supuestos y por cada hipótesis de áreas de endemismo. Se utilizó el consenso de Nelson porque, a diferencia del consenso estricto, no sólo recupera las agrupaciones que se presentan en todos los árboles, sino que analiza los cladogramas por medio del clique más largo y que se replica más frecuentemente. Si se obtiene más de un clique, entonces el cladograma resultante se obtiene a partir de las agrupaciones comunes en los cliques (Page, 1994).

De acuerdo con Luna *et al.*, (2000) y aplicando el PAE-PCE (Análisis de Parsimonia de Endemismos con Eliminación Progresiva de Caracteres), se efectuó un procedimiento repetitivo en el que cada que se obtuvo un cladograma se identificaron las especies que definían los clados del árbol (sinapomorfías) eliminándose de la matriz original. La matriz resultante se sometió nuevamente a una búsqueda heurística hasta no encontrar más sinapomorfías. Para cada cladograma se obtuvieron los estadísticos básicos: longitud de árbol, índice de consistencia (IC) e índice de retención (IR). A partir de los resultados del PAE-PCE, se tomaron los clados definitivos donde dos o más taxones que sustentan un clado se consideran como taxones geográficamente homólogos e integran un trazo generalizado (Escalante, *et. al.*, 2005). Finalmente se obtuvieron los nodos, que se definen como la intersección de dos o más trazos generalizados (Morrone, 2001).

Para la interpretación y análisis, cada uno de los trazos generalizados se superpusieron en los siguientes mapas de coberturas proporcionados por CONABIO (1997): regiones biogeográficas, tipo de vegetación e hipsometría (Figura 9).

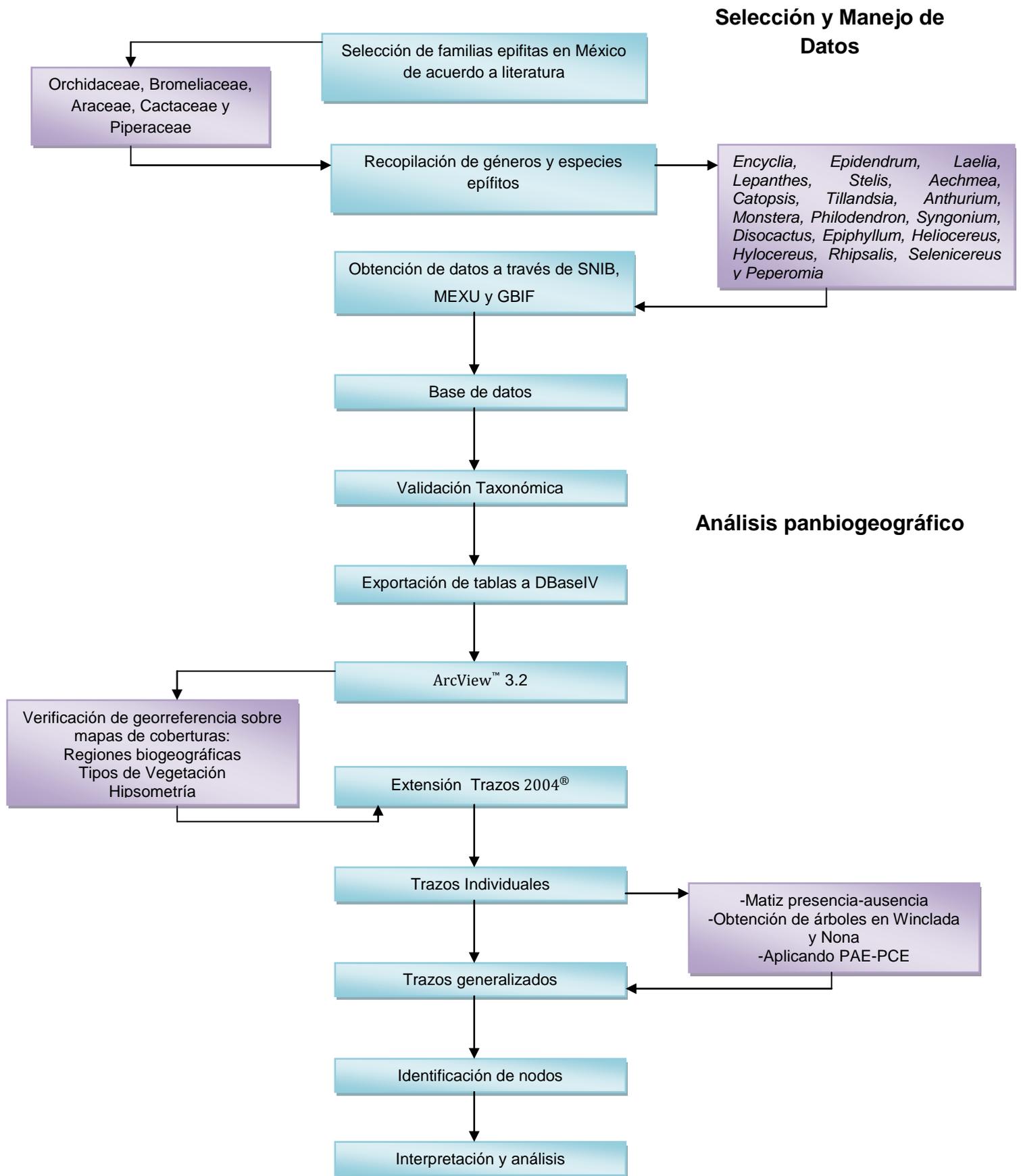


Figura 9. Diagrama de flujo del método.

RESULTADOS

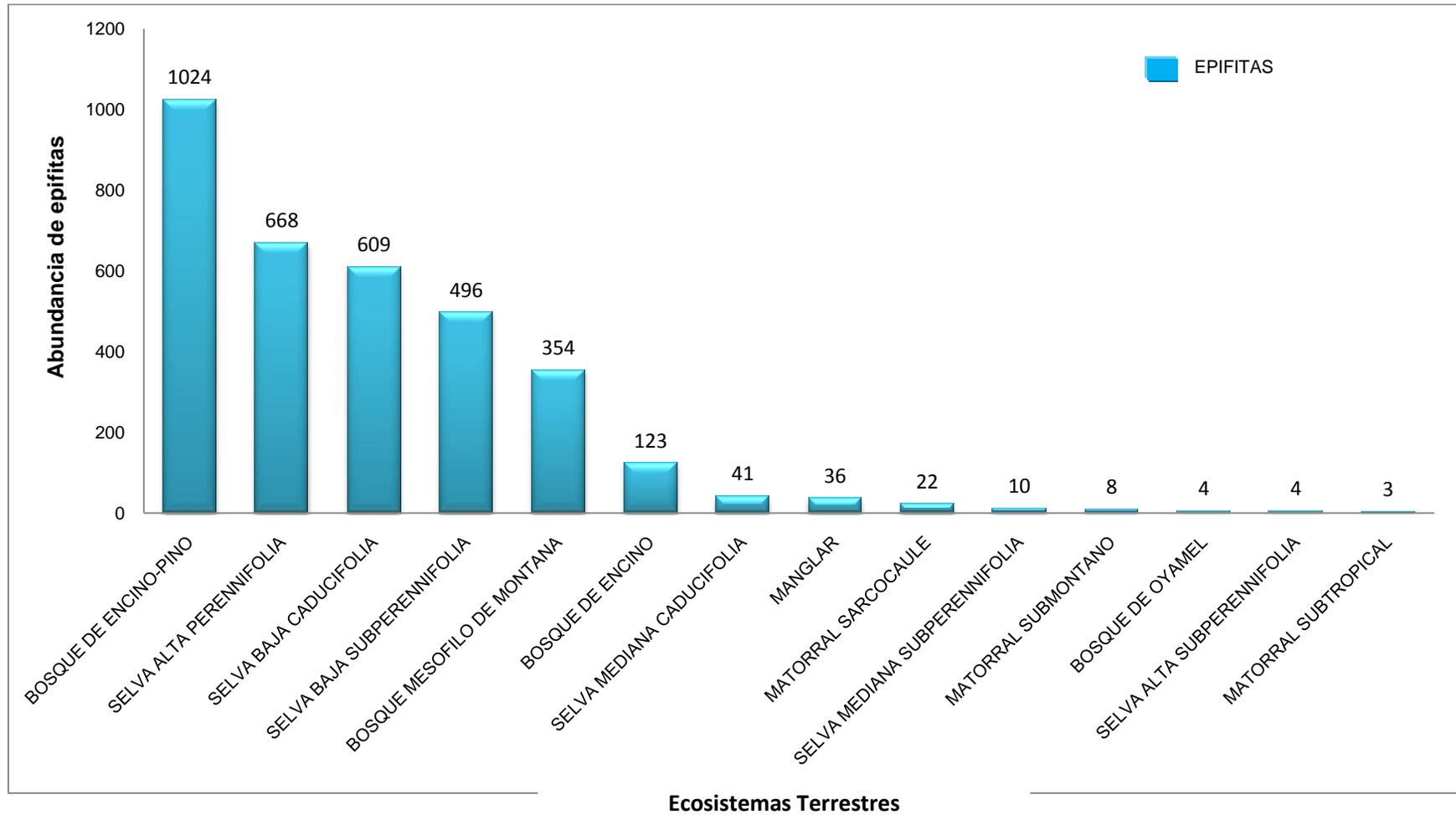
Para conocer aspectos ecológicos de las especies del estudio, al realizar la superposición de las coberturas de tipos de vegetación e hipsometría, se obtuvo el tipo de vegetación en el que se encuentran las epifitas analizadas, los cuales se presentan resumidos en la Gráfica 1.

Al aplicar el método panbiogeográfico, del total de especies e infraespecies analizadas, se obtuvieron 252 trazos individuales; hay que aclarar que cinco de ellos, pese a tener tres puntos de georreferencia, no mostraban homologías biogeográficas para el estudio con ningún otro taxón, correspondientes a los siguientes géneros:

Aechmeae (5), *Anthurium* (11), *Catopsis* (9), *Disocactus* (4), *Encyclia* (19), *Epidendrum* (42), *Epiphyllum* (6), *Heliocereus* (4), *Hylocereus* (2), *Laelia* (8), *Lepanthes* (6), *Monstera* (4), *Peperomia* (29), *Philodendron* (10), *Rhipsalis* (1), *Selenicereus* (5), *Stelis* (20), *Syngonium* (6) y *Tillandsia* (61) (Anexo 1).

A partir del análisis de PAE-PCE se obtuvo una matriz de datos de 13 provincias y un área externa de referencia para agrupar el resto de las áreas. Se realizaron seis búsquedas heurísticas sucesivas con consenso de Nelson (Cuadro 1). De la primera búsqueda, se generó un único cladograma más parsimonioso con 571 pasos, IC= 0.42 e IR= 0.42 (Figura 10). Solo a partir de las cuatro primeras búsquedas se obtuvieron trazos generalizados y nodos (Figura 11-14).

TIPOS DE VEGETACIÓN



Gráfica 1. Tipos de Vegetación en los que habitan las epifitas del estudio.

BÚSQUEDA	SINAPOMORFÍAS	IC	IR	LONGITUD	TRAZOS GENERALIZADOS
1	69	0.42	0.42	571	I, II
2	41	0.39	0.42	438	III
3	18	0.4	0.37	328	IV
4	17	0.4	0.38	282	V
6	0	0.32	0.2	176	

Tabla 1. Resultados obtenidos a partir del análisis de PAE-PCE. Se proporcionan las sinapomorfías participantes por cada búsqueda, los estadísticos básicos y los trazos generalizados obtenidos. IC= Índice de consistencia; IR= índice de retención.

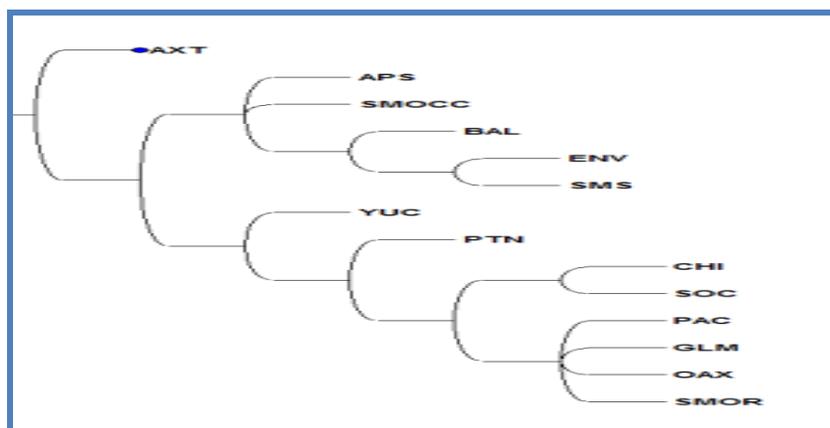


Figura 10. Cladograma de áreas obtenido de la matriz original mediante NONA y WINCLADA. Provincias biogeográficas: APS, Altiplano Sur; SMOCC, Sierra Madre Occidental; BAL, Depresión del Balsas; ENV, Eje Volcánico; SMS, Sierra Madre de Sur; YUC, Yucatán; PTN, Petén; CHI, Los Altos de Chiapas; SOC, Soconusco; PAC, Costa del Pacífico, GLM, Golfo de México; OAX, Oaxaca; SMOR, Sierra Madre Oriental. AXT. Grupo ext.

1 Trazos generalizados

1. 1. Trazo Generalizado I. Mesoamericano húmedo y subhúmedo

Las 74 especies epifitas se distribuyen en el occidente del país a través de la parte media de la Costa del Pacífico. Mientras que del lado oriental de la República Mexicana, las especies epifitas recorren las provincias del Golfo de México, el Sur de la Sierra Madre Oriental, descendiendo y conectándose con la Costa del Pacífico a través de la Sierra Madre del Sur. Las especies continúan su distribución hacia el sur de México, presentándose en las provincias de Oaxaca, el Petén, el Soconusco, la Provincia del Petén y Yucatán (Figura 11-a).

Las especies de este trazo habitan bosques de encino, pino-encino, oyamel, mesófilo de montaña, manglar, selva alta perennifolia, baja caducifolia, baja subperennifolia, mediana caducifolia y mediana subperennifolia (Figura 11-b). Las altitudes en las que se encuentran van desde de los 200 hasta 3000 m s.n.m. (Figura 11-c).

Las especies que se incluyen en el trazo son las siguientes:

Aechmea: *Aechmea bracteata*; **Anthurium:** *Anthurium andicola*, *A. chiapasense*, *A. montanum*, *A. pentaphyllum*, *A. scandens*, *A. subovatum*; **Catopsis:** *Catopsis nutans*, *C. subulata*; **Disocactus:** *Disocactus martianus*; **Encyclia:** *Encyclia asperula*, *E. bractescens*, *E. cordigera*, *E. incumbens*, *E. selligera*, *E. tuerckheimii*; **Epidendrum:** *Epidendrum arbuscula*, *E. blancheanum*, *E. ciliare*, *E. citrosmum*, *E. coriifolium*, *E. isomerum*, *E. macroclinium*, *E. melistagum*, *E. mixtum*, *E. nocturnum*, *E. polyanthum*, *E. propinguum*, *E. ramosum*, *E. repens*, *E. rigidu*; **Epiphyllum:** *Epiphyllum crenatum*, *E. oxypetalum*; **Heliocereus:** *Heliocereus cinnabarinus*; **Laelia:** *Laelia furfuraceae*, *L. superbiens*; **Lepanthes:** *Lepanthes galeottiana*; **Monstera:** *Monstera acuminata*, *M. lechleriana*, *M. siltepecana*; **Peperomia:** *Peperomia asarifolia*, *P. berlandieri*, *P. collocata*, *P. dendrophila*, *P. lancifolia*, *P. macrostachya*, *P. major*, *P. obtusifolia*, *P. pellucida*, *P. pseudoalpina*, *P. rotundifolia*, *P. uracarpoides*; **Philodendron:** *Philodendron advena*, *P. anisotomum*, *P. hederaceum*, *P. inaequilaterum*, *P. radiatum*, *P. sagittifolium*, *P. seguine*, *P. tripartitum*; *P. warszewiczii*; **Syngonium:** *Syngonium neglectum*, *S. podophyllum*; **Selenicereus:** *Selenicereus inermis*. **Tillandsia:** *Tillandsia argentea*, *T. grandis*, *T. guatemalensis*, *T. imperialis*, *T. limbata*, *T. multicaulis*, *T. polystachia*, *T. punctulata*, *T. streptophylla* y *T. supermexicana*.

Trazo Generalizado I. Mesoamericano húmedo y subhúmedo

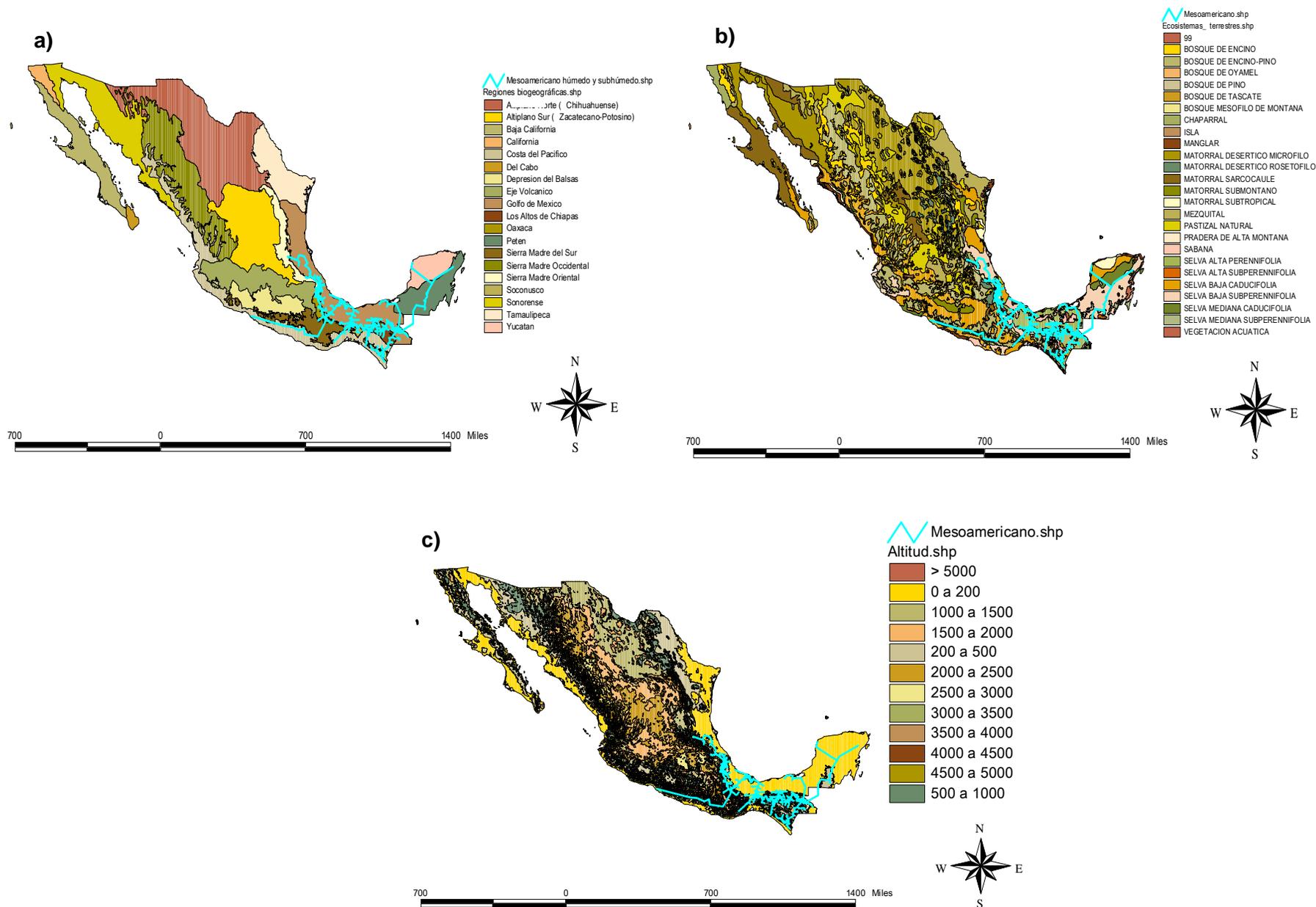


Figura 11. Trazo Generalizado I. Mesoamericana Húmeda y Subhúmeda. Obtenido a partir de la primera búsqueda en PAE-PCE. a) Regiones Biogeográficas, b) Ecosistemas Terrestres y c) Altitud.

1. 2. Trazo Generalizado II. Serranías meridionales

Las 14 especies que conforman el trazo generalizado de las Serranías Meridionales se presentan en las provincias del Eje Neovolcánico, descendiendo por la Depresión del Balsas para llegar a la porción occidental de la Sierra Madre del Sur (Figura 12-a).

Los tipos de vegetación en los que habitan las especies que soportan el trazo generalizado de las Serranías Meridionales son: Bosque de encino, encino-pino, selva baja caducifolia y baja subperennifolia (Figura 12-b). El intervalo altitudinal que presentan, va de los 1000 a 3000 m s.n.m (Figura 12-c).

Las especies que se incluyen en el trazo son las siguientes:

Disocactus: *Disocactus speciosus*; **Encyclia:** *Encyclia microbulbon*, *E. spatella*; **Heliocereus:** *Heliocereus speciosus*; **Laelia:** *Laelia albida*; **Peperomia:** *Peperomia bracteata*, *P. tetraphylla*; **Stelis:** *Stelis resupinata*, *S. retusa*, *S. villosa*; **Tillandsia:** *Tillandsia andrieuxii*, *T. bourgaei*, *T. dugesii*, *T. oaxacana*.

Trazo Generalizado II. Serranías meridionales

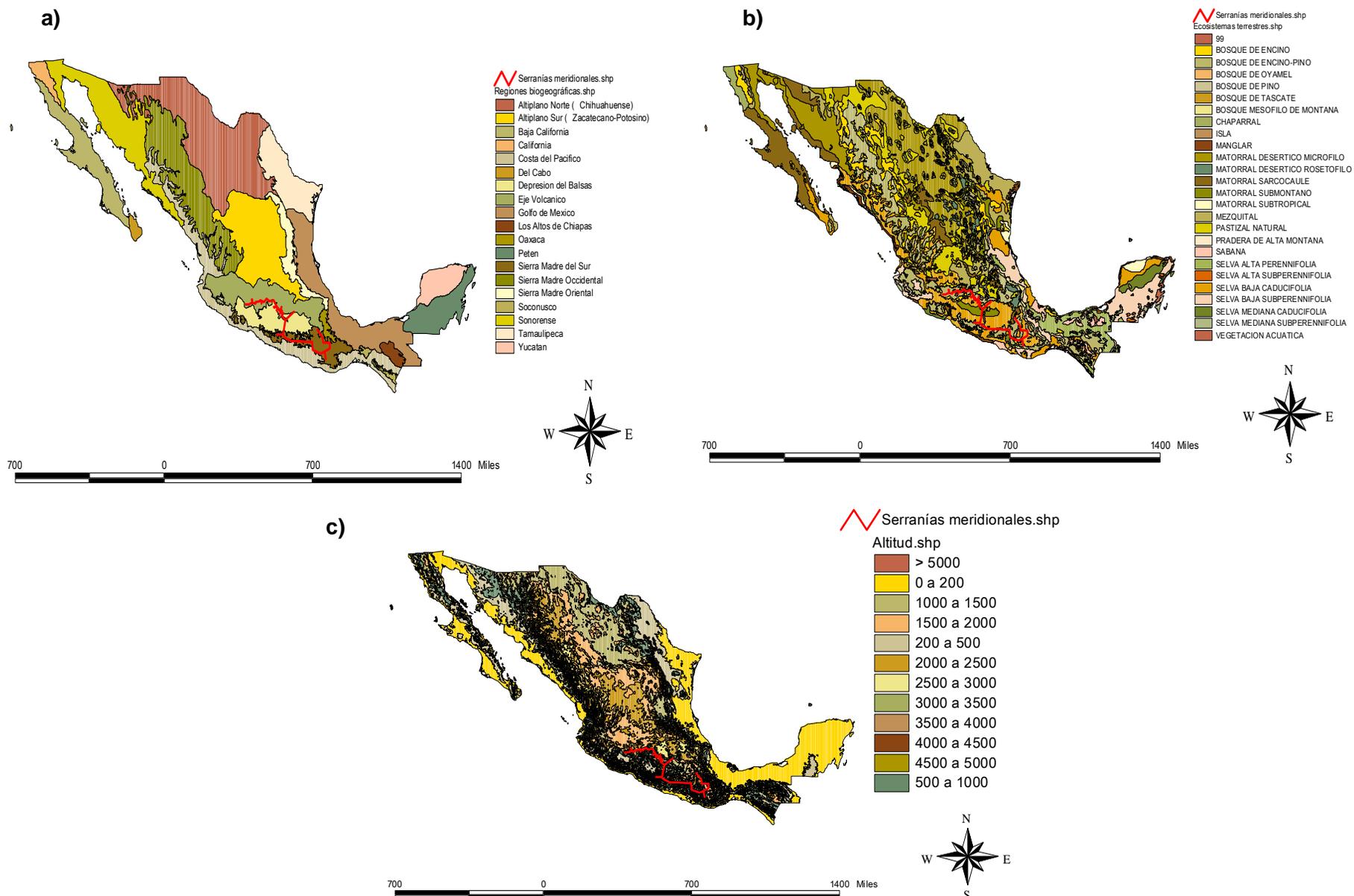


Figura 12. Trazo Generalizado II. Serranías Meridionales. Obtenido a partir de la primera búsqueda en PAE-PCE. a) Regiones Biogeográficas, b) Ecosistemas Terrestres y c) Altitud.

1. 3. Trazo Generalizado III. Bosques templados subhúmedos de Mesoamérica

Este trazo generalizado conformado por 18 plantas epifitas, muestra una distribución por el centro de la Provincia de la Costa del Pacífico, elevándose al norte del Eje Volcánico donde desciende a la Sierra Madre del Sur. Ascende a la vertiente del Golfo de México por la Provincia de Oaxaca, descendiendo nuevamente hacia el Sur de esta provincia hasta llegar a los Altos de Chiapas (Figura 13-a).

Los bosques de encino, de encino-pino, de oyamel, el bosque mesófilo de montaña y las selvas altas perennifolias, bajas caducifolias, bajas subperennifolias y mediana caducifolia; son los tipos de vegetación en los que las especies del trazo generalizado de los Bosques Templados Subhúmedos de Mesoamérica habitan (Figura13-b). El rango altitudinal en los cuales se encuentran estas especies es de 500 a 2500 m s.n.m.(Figura 13-c).

Las especies que se incluyen en el trazo son las siguientes:

Catopsis: *Catopsis morreniana*, *C. nítida*; **Epidendrum:** *Epidendrum chlorops*, *E. diffusum*, *E. laucheanum*, *E. longipetalum*; **Peperomia:** *Peperomia blanda*, *P. galioides*, *P. glabella* var. *nigropunctata*, *P. lanceolatopeltata*, *P. petrophila*, *P. quadrifolia*; **Tillandsia:** *Tillandsia capitata*, *T. ionantha*, *T. irchhoffiana*, *T. nolleriana*, *T. prodigiosa*, *T. viridiflora* var. *viridiflora*.

Trazo Generalizado III. Bosques templados subhúmedos de mesoamérica

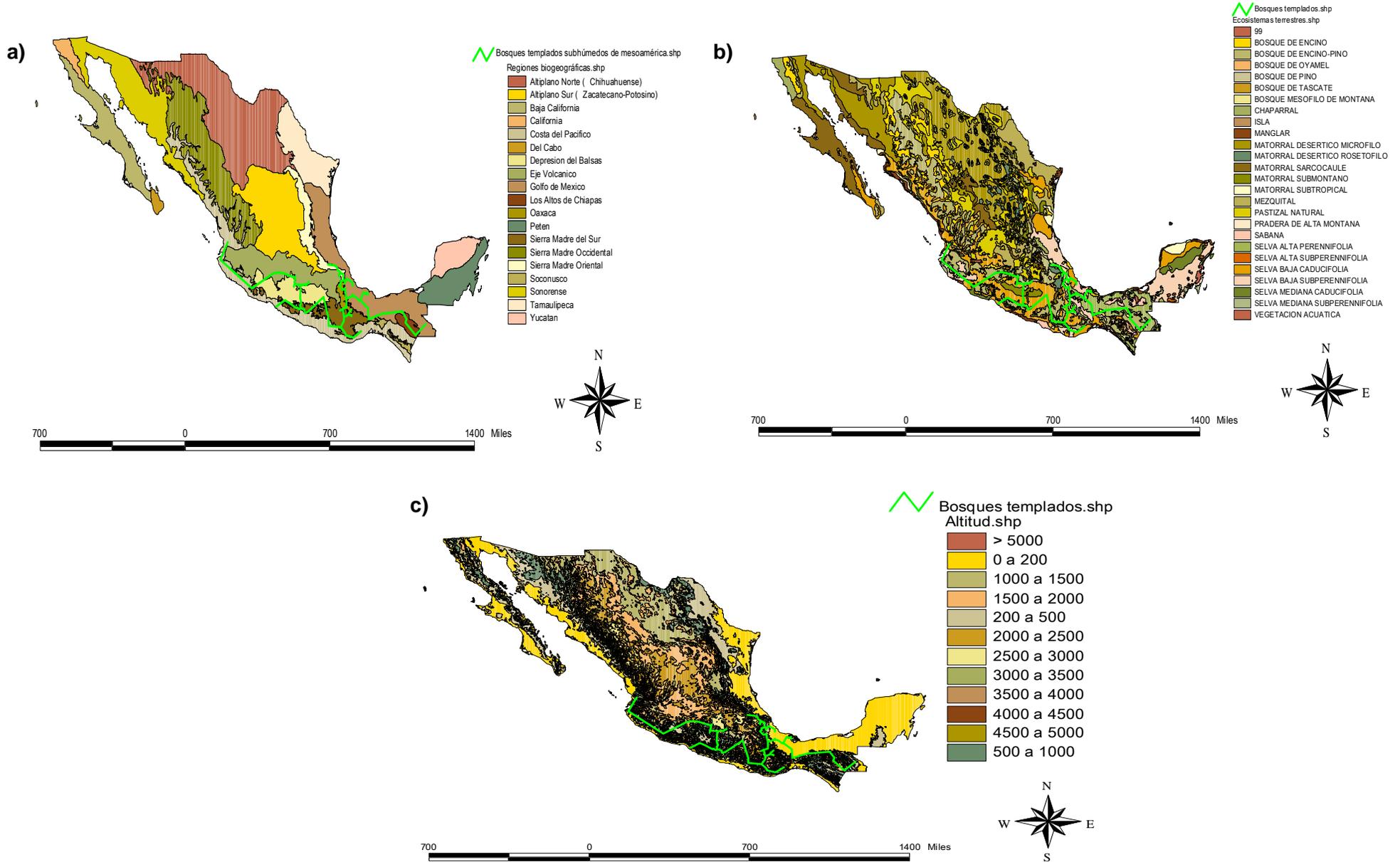


Figura 13. Trazo Generalizado III. Bosques Templados Subhúmedos de Mesoamérica. Obtenido a partir de la tercera búsqueda PAE-PCE. a) Regiones Biogeográficas, b) Ecosistemas Terrestres y c) Altitud.

1. 4. Trazo Generalizado IV. Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semiárido

El trazo generalizado de la Vertiente del Golfo de México en la Transición de Subhúmedo a Semiárido es sustentado por 16 especies; las cuales tienen una distribución marcada hacia el Golfo de México; distribuyéndose a través del centro de la Sierra Madre Oriental hasta llegar a la Provincia de Oaxaca, donde sigue su curso hacia el sur del país atravesando la región norte de los Altos de Chiapas, hasta llegar a los límites que tiene ésta con Guatemala (Figura 14-a).

El bosque de encino, encino-pino, mesófilo de montaña, matorral desértico rosetófilo, matorral sarcococle, matorral submontano, selva alta perennifolia, selva baja caducifolia y baja subperennifolia; son los tipos de vegetación en los cuales habitan las especies que conforman este trazo (Figura 14-b). La altitud a la que se encuentran es de 200 hasta 3000 m s.n.m. (Figura 14-c).

Las especies que se incluyen en el trazo son las siguientes:

Aechmea: *Aechmea mexicana*; **Anthurium:** *Anthurium flexile* subsp., *A. lucens*, *A. microspadix*; **Catopsis:** *Catopsis floribunda*; **Epidendrum:** *Epidendrum eustirum*, *E. peperomia*; **Epiphyllum:** *Epiphyllum hookeri*; **Laelia:** *Laelia anceps*, *L. eyermaniana*; **Peperomia:** *Peperomia tenerrima*; **Rhipsalis:** *Rhipsalis baccifera*; **Stelis:** *Stelis longispicata*; **Tillandsia:** *Tillandsia deppeana* *T. recurvata* y *T. viridiflora*

Trazo Generalizado IV. Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semiárido

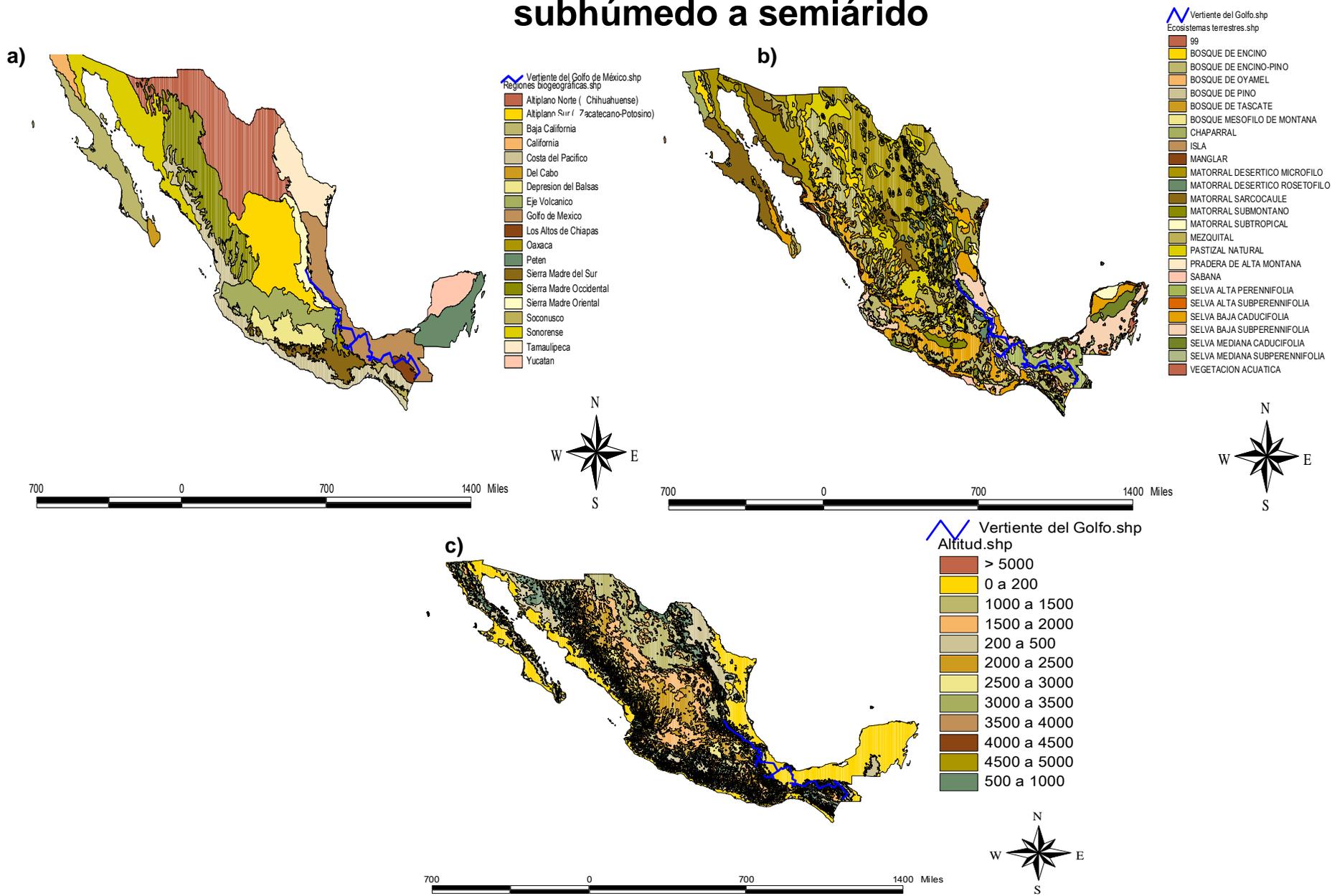


Figura 14. Trazo Generalizado IV. Vertiente del Golfo de México en la Transición de Subhúmedo a Semiárido. Obtenido a partir de la cuarta búsqueda PAE-PCE. . a) Regiones Biogeográficas, b)Ecosistemas Terrestres y c) Altitud.

2 Nodos

La superposición de los cuatro trazos generalizados mencionados anteriormente permitió el reconocimiento de las siguientes zonas nodales: 1) Faja Volcánica Transmexicana-Balsas. 2) Huasteca-Zongolica. 3) Sierra Madre del Sur-Pacífico. 4) Sierra de Juárez-Tuxtlas. 5) Triqui-Mixteca. 6) Sierra Norte de Chiapas; tal como se muestra espacialmente en la figura 15.

Las zonas nodales del Occidente tienen su mayor influencia del lado del Golfo del México, a través de las Sierras de Puebla, cruzando la Sierra Madre de Oaxaca descendiendo por el Macizo Mixteco; cruza por el Istmo del Tehuantepec hasta llegar a la Sierra Lacandones y la Depresión Central de Chiapas.

En la región Central del país, se observan algunos nodos a lo largo de la Altiplanicie Meridional, correspondientes a la Provincia del Eje Volcánico.

NODOS

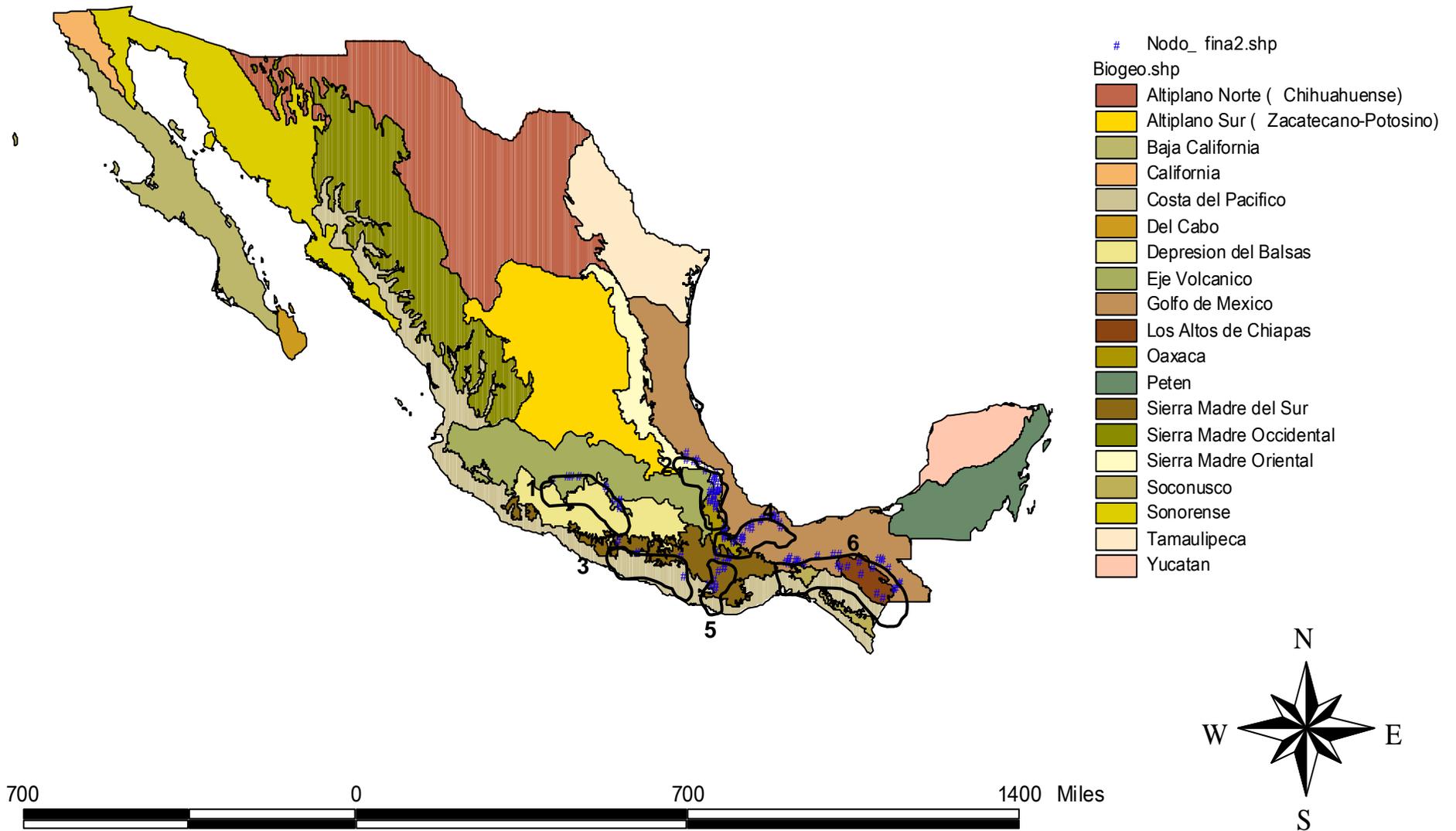


Figura 15. Nodos. Obtenidos a partir de Trazos Generalizados I-IV. 1) Faja Volcánica Transmexicana-Balsas. 2) Huasteca-Zongolica. 3) Sierra Madre del Sur-Pacífico. 4) Sierra de Juárez-Tuxtlas. 5) Triqui-Mixteca. 6) Sierra Norte de Chiapas

DISCUSIÓN

Las epifitas vasculares son un importante componente en la biodiversidad, particularmente en la Región Neotropical (Gentry y Donson, 1987). Aguirre León (1992) indica que en México, la mayor diversidad de epifitas se encuentra distribuida principalmente en las selvas y bosques tropicales. Esto es comprobado en este estudio, donde de acuerdo a la Gráfica 1, se puede observar de manera muy notoria, que la diversidad de especies epifitas se encuentra principalmente en el bosque de encino-pino, con un total de 1024 registros, en las cuales se ha documentado que las epifitas permanecen posadas sobre *Quercus* debido a que la corteza presenta una rugosidad y extensión de sus ramas adecuadas para que las epifitas habiten sobre ese forófito, caso contrario a lo que ocurre con el género *Pinus* donde se ha comprobado que no existe preferencia de ninguna epifita por él, debido a que la resina que desprenden estos árboles daña a las raíces y a otras funciones que la epifita debe cumplir para su supervivencia (Benzing, 2000).

Las selvas altas perennifolias ocupan el segundo sitio con mayor abundancia de epifitas, con 668 representantes epifitas, debido a que sus condiciones climáticas son muy favorables para las plantas epifitas, al tener precipitaciones superiores de 2 000 mm anuales (Challenge y Soberón, 2008); siendo uno de los factores que origina un aumento en la humedad en el ambiente, la cual favorece el crecimiento de la forma de vida epifita (Aguirre León, 1992).

Las selvas bajas caducifolias y selva baja subcaducifolia con 609 y 496 registros respectivamente, se caracterizan por presentar temperaturas superiores a los 20 °C y precipitaciones anuales de 1 200 mm como máximo, provocando que el porcentaje de humedad sea menor al existir una mayor temperatura y una disminución en la precipitación; esto podría ser uno de los factores por los cuales

se observa una disminución de especies en estos tipos de vegetación (Aguirre León, 1992).

A partir del PAE-PCE, el cladograma muestra divididas a las provincias biogeográficas en dos clados principales: el centro occidental y el suroriental.

El clado centro occidental señala un grupo basal formado por la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico, siendo su grupo hermano la Depresión del Balsas; este clado forma el patrón Mexicano de Montaña descrito por Morrone y Márquez (2001), exceptuando la Sierra Madre Oriental, en la cual en este estudio queda incluida en el segundo clado. En el clado centro occidental también se observan las provincias de la Sierra Madre Occidental y el Altiplano Sur; aunque con los taxones empleados, no es posible conocer la relación que se tiene con estas provincias, puesto que la posición no está soportada por ninguna sinapomorfía. Sin embargo, autores como Llorente *et al.* (2006), mencionan que la Sierra Madre Occidental y el Altiplano Mexicano aparecen más relacionadas con las provincias neárticas que con las neotropicales, como es posible observarlo en el cladograma de este estudio (Figura 10).

El clado suroriental, muestra dos sub-clados. El primero de ellos agrupa a la Sierra Madre Oriental, la Provincia de Oaxaca, el Golfo de México y la Costa del Pacífico; y su grupo hermano a los Altos de Chiapas y al Soconusco. El Petén es la provincia hermana de estos dos sub-clados y Yucatán es la provincia más basal. Este clado muestra el componente Mesoamericano propuesto por (Morrone y Llorente, 2006).

La distribución de las especies de epifitas analizadas en este estudio corresponde a los componentes bióticos Mexicano de Montaña, Antillano y Mesoamericano descritos por Morrone (2002).

Cada uno de los cuatro trazos encontrados a partir de PAE-PCE indica una distribución neotropical, lo cual es reflejo de la filiación de los géneros aquí tratados. La repetición del patrón en los mismos géneros nos muestra que los taxones estuvieron sometidos a las mismas presiones en un mismo tiempo y espacio.

El trazo generalizado Mesoamericano húmedo y subhúmedo muestra un patrón similar a lo expuesto por Vargas-Fernández *et al.* (2006), excepto que en su estudio el trazo no se prolonga sobre la provincia de Yucatán, donde recorre las provincias orientales del país, atravesando los Altos de Chiapas y ascendiendo hasta el Petén. El recorrido que hacen las especies por el centro de la costa del Pacífico y el Golfo de México del país muestra mayor capacidad para soportar tanto condiciones de mayor humedad como de estrés hídrico en el ambiente; ya que esas especies se presentan tanto en selva baja caducifolia como en selva alta perennifolia.

De acuerdo con la división de las provincias biogeográficas de Morrone (2004), la península de Yucatán es una sola provincia; mientras que CONABIO (1997), divide a la península de Yucatán en dos Provincias: el Petén y Yucatán. Este estudio abala la división que se tiene en esta provincia biogeográfica, ya que, como se observa en el trazo generalizado Mesoamericano húmedo y subhúmedo, existe una disyunción hacia los límites del estado de Yucatán y noroeste de Quintana Roo. Esto podría ser explicado por el parecido que tiene la flora de Yucatán con las Antillas y la expansión que su flora ha tenido en el país (Miranda 1958, en: Rzedowski 1978; Antonelli *et al.*, 2011).

El Eje Neovolcánico, la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur se unen en el trazo generalizado de las Serranías Meridionales, mostrando la parte suroccidental del trazo norteño de Morrone y Márquez (2001). Las especies que conforman este trazo generalizado son especies cuya latitud se encuentra entre

los 1000 m.s.n.m. sin sobre pasar los 3000 m.s.n.m.; indicando una preferencia por ambientes altos.

El trazo generalizado de Bosques Templados Subhúmedos de Mesoamérica incluye a los traxones cuya distribución se desplaza más hacia el noroccidente del país, este trazo es similar a los trazos generalizados 1, 6, y 7 de Papilionidae expuestos por Oñate-Ocaña (2006), en conjunto estos trazos muestran la unión del occidente con el oriente del país a través de la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Oriental.

La trayectoria que muestra el trazo generalizado de la Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo a semiárido coincide con los trazos generalizados de la familia Buprestidae por Corona *et al.* (2005) y con los trazos generalizados de la familia Cerambycidae de Toledo (2006); estos trazos se sitúan al oriente del país, desde el Sur de la Sierra Madre Oriental al sur de los Altos de Chiapas.

Debido a que la Sierra Madre Oriental no se considera una provincia natural, Luna *et al.* 1999 ha dicho que debe de considerarse la división de la porción norte y la porción sureña. Algunos autores concluyen que la porción sur se puede reconocer como una unidad natural (Espinosa *et al.*, 2004), con base en la distribución de taxones endémicos. Los cladogramas de áreas así como los trazos generalizados Mesoamericano húmedo y subhúmedo, el trazo generalizado de los Bosques Templados subhúmedos de Mesoamérica y el trazo generalizado de la Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo; los cuales se distribuyen a través del Golfo de México, pueden mostrar que en la parte sur de Sierra Madre Oriental se relaciona con las Provincias de Oaxaca, Golfo de México y Costa del Pacífico. Por ello, su distribución no excede de los límites centrales de la Provincia de la Sierra Madre Oriental, afirmando que la provincia de la Sierra Madre Oriental podría ser dividida de acuerdo a la distribución de estos taxones.

Durante parte del Eoceno Superior (hace 42 millones de años), la conexión entre América del Norte y del Sur por el puente centroamericano se interrumpió; no obstante, el Istmo de Tehuantepec permaneció. Sin embargo, a finales de Mioceno y principios del Plioceno (aproximadamente hace 12 millones de años) el Istmo conformó la barrera geológica y climática más importante en el intercambio de las biotas del norte y sur de América, ya que permaneció interrumpido (Halffter, 2003). El trazo generalizado de las Serranías Meridionales, presenta cierto límite en su distribución en la Sierra Madre del Sur; mientras que los trazos generalizados Mesoamericano húmedo y subhúmedo y el trazo generalizado de la Vertiente del Golfo de México en la transición de subhúmedo no muestran que el Istmo de Tehuantepec funja como límite en su distribución, ya que los trazos generalizados se distribuyen desde el sur de la Sierra Madre Oriental hasta Los Altos de Chiapas.

Las zonas nodales representan áreas donde confluyen elementos taxonómicos con diferentes historias biogeográficas, la mayoría se ubican en la porción sur-oriental del país, mostrando mayor aceptación de las especies por regiones con mayor humedad. Toda esta región conforma una zona en la que existe una convergencia de biotas de diferentes orígenes biogeográficos además de contener gran diversidad de especies.

De acuerdo a Yañez y Trujano-Ortega (2006), la zona nodal del Norte de Puebla, corresponde con uno de los nodos de su estudio. Así mismo, Cuevas (2003) indica que el área de los lagos y Volcanes de Anahuac y Karts huasteco son un centro importante para la diversificación y conservación de múltiples especies, lo que concuerda con nuestro estudio.

Otra zona nodal de importancia es la que se observa al sureste de Veracruz, en la provincia biogeográfica del Golfo de México y Chiapas, la cual concuerda con lo descrito por diversos autores (Toledo *et al.*, 2006; Corona *et al.* 2005 y Corona 2005) como áreas de confluencia de diferentes tipos de biotas.

La zona que se encuentra a lo largo de la Cordillera del Sur y Costa del Sur, Yañez y Trujano-Ortega (2006) con escarabajos y García (2003) con mamíferos terrestres neotropicales, reportan esta zona como área de importancia para la conservación de diferentes tipos de linajes.

CONCLUSIONES

Se debe enfocar mayor atención al estudio de epifitas en otros ecosistemas terrestres. Tal es el caso del bosques mesófilos de montaña, ya que, de acuerdo a Ceja *et al.*, (2008) este ecosistema terrestre es el que presenta mayor diversidad en epifitas (Gráfico 1).

Los géneros *Aechmea* y *Anthurium*, son representantes estrictamente de ambientes húmedos.

El cladograma de áreas, muestra la separación de la Región Neártica y neotropical del país. Incluyendo en la primera a la provincia del Balsas, el Eje neovolcánico y la Sierra Madre del Sur. Y para la Región Neotropical a las provincias de Yucatán, Petén, Chiapas, el Soconusco, el Pacífico, el Golfo de México, Oaxaca y la Sierra Madre Oriental (Figura 10).

En las provincias del Altiplano del Sur y la Sierra Madre Occidental, no fue posible conocer la relación que estas guardan con el resto de las otras provincias biogeográficas, ya que no fueron soportadas por ninguna sinapomorfía. Por ello, es posible que al ampliar el estudio con otros géneros epifitos se pueda tener una relación de estas dos provincias.

Los trazos generalizados y nodos resultados de este trabajo coinciden con otros estudios donde ocupan otros grupos de plantas, mamíferos, mariposas, coleópteros y aves; mostrando la correspondencia entre geografía, especiación, tiempo y ambiente. Por ello, se reconocen homologías biogeográficas primarias para organismos con diferentes capacidades de dispersión.

Las zonas nodales de la Faja Volcánica Transmexicana-Balsas, la Huasteca-Zongolica, la Sierra Madre del Sur-Pacífico, la Sierra de Juárez-Tuxtlas, la Triqui-Mixteca y la Sierra Norte de Chiapas han sido reconocidas como áreas de importancia para la conservación y manejo apropiado de plantas, aves, mamíferos e insectos.

Son necesarios estudios en los cuales se muestren áreas clave para su conservación, así como estudios posteriores en los cuales se tenga un mejor conocimiento de las interacciones en las que las epifitas se ven relacionadas.

REFERENCIA

- Acebey Amparo y Krömer Thorsten. 2008. *Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Revista Mexicana de Biodiversidad. Vol. 79. Pp. 465-471.
- Aguirre León, E. 1992. *The vegetative basis of vascular epiphytism*. Selbyana. Núm. 9. Pp. 22-43.
- Antonelli Alexandre y Sanmartin I. 2011. *Why are there so many species in the Neotropics?* TAXON. Vol. 60. No. 2. Pp. 403-414.
- Barthlott, W.; V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder & S. Engwald. 2001. *Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes*. Plant Ecology. Holanda. Vol. 152. Pp. 145-156.
- Benzing D.H. 1973. *The monocotyledons: their evolution and comparative biology. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae*. Quart Rev Biol. Vol. 48. Pp. 277-279.
- Benzing D.H. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernal Rocio, Valverde Teresa, Hernández Laura. 2005. *Habitat preference of the epiphyte Tillandsia recurvata (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico*. Canadian Journal of Botany. Vol. 83. Núm. 10. Pp. 1238-1247.

- Bravo-Hollis Helia. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 118-123.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2ª edición, Sinauer, Sunderland. Pp. 691.
- Callaway RM, Reihart KO, Moore GW, Moore DJ, Pennings SC. 2002. *Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions*. *Oecologia*. Vol. 132. Pp. 221–230.
- Ceja Romero, Jaqueline, Espejo Serna Adolfo, López Ferrari Ana Rosa, García Cruz Javier, Mendoza Ruiz Aniceto y Pérez García Blanca. 2008. *Las plantas epífitas, su diversidad e importancia*. *Ciencias*. No. 91. Pp. 36-41.
- Challenger, A., y J. Soberón. 2008. *Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México. Pp. 87-108.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (1997). 'Provincias biogeográficas de México'. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Corona A. M. 2005. *Patrones de distribución de la familia Buprestidae (Coleoptera) en México*. En: J. J. Morrone y J. Llornete (eds.) *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. UNAM.
- Corona Angélica M., Acosta R. y Morrone J. J. 2005. *Estudios biogeográficos en insectos de la Zona de Transición Mexicana*. En J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en*

Iberoamérica y tópicos afines (Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática). CONABIO-Facultad de Ciencias. UNAM. México. Pp. 375-378.

- Craw, R. C. 1988. *Continuing the synthesis between panbiography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands*. Syst. Zool. Vol. 32. Pp. 291-310.
- Craw R, C, J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series 11. Nueva York, EEUU. Pp. 229.
- Crisci J y Morrone JJ. 1992. *Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica*. Ciencias (México) Esp. Vol. 6. Pp. 87-97.
- Crisci, J. V., Katinas L. y Posadas P. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, Argentina.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Editado por el autor, Caracas.
- Cuevas, P. 2003. *Revisión genérica de la familia Dryophthoridae (Coleoptera: Curculionoidea) para México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 69.
- Damon, A. 2006. *Orquídeas del Soconusco*. ECOSUR. <http://orquideas.tapecosur.edu.mx/epi.htm>. Pp., 24.

- Dickson, K.J.M., A.F. Mark & B. Darwins, 1993. *Ecology of lianoid / epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, haast Ecological District, New Zealand*. Journal of Biogeography. Vol. 20. Pp. 687 – 706.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. Llorente-Bousquets. 2003. *Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: ejemplos en México*. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 303-307.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ. 2005. *Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales*. Rev. Mex. Biodiv. Vol. 76. Pp. 199-205.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografía filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM – CONABIO, México.
- Espinosa, D., J.J. Morrone, J. Llorente, y O. Flores-Villela. 2002. *Análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las prensas de ciencias. UNAM. México, DF.
- Espinosa-Organista, D., C. Aguilar y S. Ocegueda. 2004. *Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental y posibles subdivisiones bióticas*. En: Luna-Vega I., J. J. Morrone y D. Espinosa- Organista (Eds.). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México. Pp. 487-500.
- ESRI. 1999. *ArcView 3.2 GIS*. Environmental Systems Research Institute Inc. Nueva York, EEUU.

- FOTOSÍNTESIS. 2012. Proyecto Oleoducto Bicentenario. *Guía ilustrada de las plantas epífitas del tramo Araguaney-Banadía*. Bogotá Colombia, Pp. 22-24.
- Freiberg M. 1996. *Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana*. Biotropica. Núm. 28. Pp. 345–355.
- García, M. G. 2003. *Áreas prioritarias para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México con base en métodos biogeográficos*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, D.F. Pp. 111.
- García Balcázar Noé Hervé. 2012. *Preferencia de hospederos y distribución espacial de epífitas vasculares en un fragmento de Bosque Mesófilo de Montaña de la reserva de la biósfera “El Cielo”, Gómez Farías, Tamaulipas*, de: http://www.fcf.uanl.mx/sites/default/files/files/14_%203%C2%B0%20NiveI%20No%C3%A9%20Herv%C3%A9%20Garc%C3%ADa%20Balc%C3%A1zar.pdf
- Gentry, A. H. y Dodson, C. D. 1987. *Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes*. Annal Missouri Botanical Garden. Núm. 74. Pp. 205-215.
- Glasby CJ, B Álvarez. 1999. *Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida)*. J. Biogeogr. Núm. 26. Pp. 507-533.
- Goloboff, P. 1999. NONA ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina

- Halffter, G. 1987. *Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America*. Annu. Rev. Ent. Vol. 32. Pp 95-114.
- Halffter, G. 2003. *Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central*. En Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México. Pp. 87-97.
- Hietz P. & U. Hietz-Seifert, 1994. *Epiphytes of Veracruz an illustrated guide for the regions of Xalapa and los Tuxtlas, Veracruz, Xalapa, Veracruz, México*. Pp. 1-9.
- Holbrook NM. 1991. *Small plants in high places: the conservation and biology of epiphytes*. Tree 6(10):314
- Johansson, D.A. 1975. *Ecology of epiphytic orchids in west African rain forest*. Amer. Orchid Soc. Bull. Vol. 44. Pp. 125–136.
- Llorente-Bousquets, J., M. Trujano-Ortega, A. Luis-Martínez, J. Castro e I. Vargar-Fernández. 2006. *Patrones de distribución de Pieridae (Lepidoptera) de México*. Pp. 715-770. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (Eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana (Vol. 2)*. La Prensa de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Luna Vega I, Alcántara O, Espinosa D, Morrone JJ. 1999. *Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa*. J. Biogeogr. Vol. 26. Pp. 1299-1305.

- Luna, I., O. Alcántara, J. J. Morrone y D. Espinosa. 2000. *Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, México. Diversity and Distributions*. Vol. 6. Pp. 137-143.
- Martínez-Colín, Marco A., Mark, Engleman, E., Koch, Stephen D. 2006. *Contribución al conocimiento de Peperomia (Piperaceae): fruto y semilla Boletín de la Sociedad Botánica de México*. Núm. 78. Pp.:83-94.
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. y Flores Palacios A. 2008. *Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México*. Rev. Biol. Trop. Vol. 56 No. 4. Pp.2069-2086.
- Morrone, J. J. 1994. *On the identification of areas of endemism*. Syst. Biol. Vol. 43 Núm.3. Pp. 438-441.
- Morrone, J.J. 2001. *Toward a cladistic model of the Carribean: Delimitation of areas of endemism*. Caldasia. Vol. 23 Núm.1. Pp. 43-76.
- Morrone, J. J. 2002. *El espectro del dispersalismo: De los centros de origen a las áreas ancestrales*. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina Vol. 61. Pp 1-14.
- Morrone JJ. 2004. *Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición*. Revista Brasileña de Entomología Vol. 48. Pp. 149-162.
- Morrone JJ, y Crisci JV. 1995. *Historical biogeography: Introduction to methods*. Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 26. Pp. 373-401.

- Morrone J. J. y Llorente-Bousquets J. 2006. En Morrone, J.J. y Llorente Bousquets J. (eds.), *Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana*. Las prensas de Ciencias. UNAM. México. D.F.
- Morrone JJ y Márquez J. 2001. *Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology*. J. Biogeogr. Vol. 28. Pp. 365-650.
- Morrone, J.J. y J. Márquez. 2003. *Aproximación a un Atlas Biogeográfico de México: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas*. Pp. 217-220. En: Morrone, J.J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva de Ciencias*. UNAM. México, D.F.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., y Barthlott, W. 2000. *Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) on a plain Amazon Rain Forest (Suromoni Crane Plot) of southern Venezuela*. Biotropica. Vol. 32. Pp. 385-396.
- Nixon, K. C. 1999. *The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis*. Cladistics. Vol. 15. Pp. 407-414.
- Oñate-Ocaña, L., M., Trujano-Ortega, J., Llorente-Bousquets, A. Luis Martínez. Vargas-Fernández. 2006. *Patrones de distribución de la familia Papilionidae (Lepidoptera)*. Pp.: 661-714. En Morrone, J.J. y Llorente Bousquets J. (eds.), *Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana*. Las prensas de Ciencias. UNAM. México. D.F.
- Ortega, J. y H.T. Arita. 1998. *Necotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats*. J. Mammal. Vol. 79. Núm.3. Pp. 772-781.

- Page, R. 1994. *Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas*. Systematic Biology. Vol. 43. Pp.58-77.

- Rojas-Parra, C. 2005. *Automatización del método de la panbiogeografía: Identificación de centros de diversidad*. Tesis, maestría. Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM. México. Pp. 68.

- Rosen BR. 1984. *Reef coral biogeography and climate through the Late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands*. En Brenchley P (Ed.) Fossils and Climate. Wiley. Londres, RU. Pp. 201-262.

- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, DF. Pp. 432.

- Rzedowski, J. 1991. *Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México*. Acta Botánica Mexicana. Vol.14. Pp. 3-21. http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085-56262004000200001

- Rzedowski, J. 2005. *México como área de origen y diversificación de linajes vegetales*. En J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática). CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM, México. Pp. 375-378.

- Santiago Dayam, Ruíz S., Adriano L., Salvador M y Ovando-Mediana I., 2006. *Current List of the Native Bromeliads of Soconusco, Chiapas, Southeast Mexico*. International Journal of Botany. Vol. 2. No. 1. Pp. 64-68.

- Smith, H. M. 1941. *An analysis of the biotic provinces of Mexico, as indicated by the distribution of the lizard of the genus Sceloporus*. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Vol. 2 Núm. 1. Pp. 95-103.
- Soto Arenas, M.Á. 1994. *Population studies in Mexican orchids*. En A. Pridgeon (ed.) *Proceedings of the 14 the World Orchid Conference*, Glasgrow, 1993, Pp. 155.
- Toledo, V. H. y A. M. Corona. 2006. *Patrones de distribución de la familia Cerambycidae (Coleoptera)*. Pp. 425-474. En: Morrone, J. J. y J. Llorente Bousquets (Eds.), *Componentes Bióticos Principales de la Entomofauna Mexicana*. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Vargas, J. M. 1992. *Un ensayo en torno al concepto de biogeografía*. *Monografías en Herpetología*. Vol. 2. Pp. 7-20.
- Vargas-Fernández, I., M. Trujano, J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 2006. *Patrones de distribución de las Subfamilias Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Pp. 867-943. En Morrone, J.J. y Llorente Bousquets J. (eds.), *Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana*. Las prensas de Ciencias. UNAM. México. D.F
- Wolf Jan H. D. y Flamenco Alejandro. 2007. *Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico*. *Journal of Biogeography*. Vol. 30. Pp. 1689-1707.
- Yañez O. y Trujano-Ortega M. 2006. *Patrones de distribución de la Tribu Meliponini (Hymenoptera: Apidae)*. Pp. 563-590. En Morrone, J.J. y Llorente Bousquets J. (eds.), *Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana*. Las prensas de Ciencias. UNAM. México. D.F.

ANEXO 1. Listado de especies epifitas utilizadas.

DIVISIÓN	CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	
ANGIOSPERMAE	MAGNOLIIDAE	PIPERALES	Piperaceae	<i>Peperomia</i>	<i>asarifolia</i>	
					<i>berlandieri</i>	
					<i>blanda</i>	
					<i>bracteata</i>	
					<i>chrysolepida</i>	
					<i>cobana</i>	
					<i>collocata</i>	
					<i>dendrophila</i>	
					<i>deppeana</i>	
					<i>galioides</i>	
					<i>glabella</i> var. <i>nigro</i>	
					<i>punctata</i>	
					<i>lanceolatopeltata</i>	
					<i>lancifolia</i>	
					<i>liebmannii</i>	
					<i>macrostachya</i>	
					<i>major</i>	
					<i>obtusifolia</i>	
					<i>pellucida</i>	
					<i>peltimba</i>	
					<i>pereskiaefolia</i>	
	<i>petrophila</i>					
	<i>pseudoalpina</i>					
	<i>quadrifolia</i>					
	<i>rotundifolia</i>					
	<i>schizandra</i>					
	<i>subblanda</i>					
	<i>tenerrima</i>					
	<i>tetraphylla</i>					
	<i>uracarpoides</i>					
	MONOCOTYLEDONEAE		ALISMATALES	Araceae	<i>Anthurium</i>	<i>andicola</i>
						<i>cerrobaulense</i>
						<i>chiapasense</i>
<i>flexile</i>						
<i>huixtlense</i>						
<i>lucens</i>						
<i>microspadix</i>						
<i>montanum</i>						
<i>pentaphyllum</i>						
<i>scandens</i>						
<i>subovatum</i>						

					<i>anceps</i>
					<i>anisatum</i>
					<i>arbuscula</i>
					<i>atroscriptum</i>
					<i>blancheanum</i>
					<i>cardiophorum</i>
					<i>chlorops</i>
					<i>ciliare</i>
					<i>citrosmum</i>
					<i>cnemidophorum</i>
					<i>coriifolium</i>
					<i>difforme</i>
					<i>diffusum</i>
					<i>eustirum</i>
					<i>flexuosum</i>
					<i>isomerum</i>
					<i>laucheanum</i>
					<i>longipetalum</i>
					<i>macroclinium</i>
					<i>magnoliae</i>
					<i>melistagum</i>
					<i>mixtum</i>
					<i>myodes</i>
					<i>nitens</i>
					<i>nocturnum</i>
					<i>parkinsonianum</i>
					<i>peperomia</i>
					<i>polyanthum</i>
					<i>pseudoramosum</i>
					<i>radioferens</i>
					<i>ramosum</i>
					<i>raniferum</i>
					<i>repens</i>
					<i>rigidum</i>
					<i>rosilloi</i>
					<i>schlechterianum</i>
					<i>succulentum</i>
					<i>umbelliferum</i>
					<i>vandifolium</i>
					<i>veroscriptum</i>
				<i>Laelia</i>	<i>albida</i>

			<i>anceps</i>
			<i>autumnalis</i>
		<i>Laelia</i>	<i>eyermaniana</i>
			<i>furfuraceae</i>
			<i>rubescens</i>
			<i>speciosa</i>
			<i>superbiens</i>
		<i>Lepanthes</i>	<i>acuminata</i>
			<i>disticha</i>
			<i>galeottiana</i>
			<i>moorei</i>
			<i>nagelii</i>
			<i>tenuiloba</i>
		<i>Stelis</i>	<i>cobanensis</i>
			<i>coniflorus</i>
			<i>emarginata</i>
			<i>gracilis</i>
			<i>greenwoodii</i>
			<i>hymenantha</i>
			<i>immersa</i>
			<i>longispicata</i>
			<i>martinezii</i>
			<i>microchila</i>
			<i>ornata</i>
			<i>oxypetala</i>
			<i>pachyglossa</i>
			<i>purpurascens</i>
			<i>quadrifolia</i>
			<i>resupinata</i>
			<i>retusa</i>
			<i>rubens</i>
			<i>vespertina</i>
			<i>villosa</i>
		<i>Aechmea</i>	<i>bracteata</i>
			<i>lueddemanniana</i>
			<i>mexicana</i>
			<i>nudicaulis</i>
			<i>tillandsioides</i>
		<i>Catopsis</i>	<i>berteroniana</i>
			<i>compacta</i>
			<i>floribunda</i>
	Orchidaceae		
		Bromeliaceae	
ASPARAGALES			
		POALES	
MONOCOTYLEDONEAE			
ANGIOSPERMAE			

ANGIOSPERMAE	EUDICOTYLEDONEAE	CARYOPHYLLALES	Cactaceae	<i>Hylocereus</i>	<i>purpusii</i>
				<i>Rhipsalis</i>	<i>baccifera</i>
					<i>undatus</i>
				<i>Selenicereus</i>	<i>donkelaarii</i>
					<i>grandiflorus</i>
					<i>inermis</i>
					<i>spinulosus</i>
					<i>testudo</i>