



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES BIOGEOGRAFICOS Y  
FILOGEOGRAFICOS DEL GENERO  
*CHAMAEDOREA* (Palmae).**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A :  
**VICTOR MANUEL ZARCO ESPINOSA**

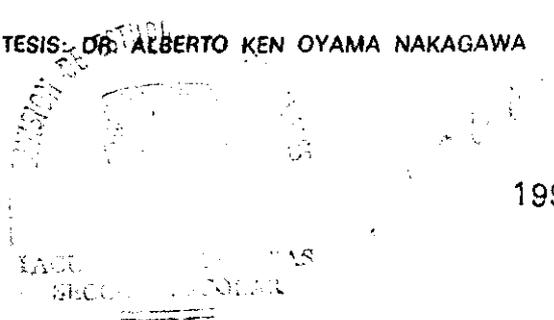


DIRECTOR DE TESIS: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA

MEXICO, D. F.

1999

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
Patrones biogeográficos y filogeográficos del género Chamaedorea  
(Palmae).

realizado por Zarco Espinosa Victor Manuel

con número de cuenta 8624439-0 , pasante de la carrera de Biólogo.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Propietario Dr. Miguel Martínez Ramos

Propietario Dr. Juan Núñez Farfán

Suplente Dr. Ana Elena Mendoza Ochoa

Suplente Dr. Rafael Durán García

*[Handwritten signatures and stamps]*

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

*Edna María Suárez Díaz*

Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

A mis padres Gelasio y Santita

Por su paciencia y cariño.

A mis hermanos Francisco y Gelasio, y Gaby y Sarita

Por todo su apoyo y confianza.

A Gabriela

Por todo tu amor y por todo lo que significas en mi vida.

*Victor M. Zarco E.*

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México. Por la oportunidad de ser universitario.

Al Dr. Ken Oyama, director de esta tesis, por haberme permitido ser su alumno y por todo su apoyo y orientación durante el desarrollo de esta.

Agradezco a los miembros del jurado Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Juan Nuñez Farfán, Dra. Ana Mendoza Ochoa y Dr. Rafael Durán García por la revisión de la tesis así como sus comentarios.

Al equipo de trabajo del proyecto "Biología evolutiva y conservación de plantas tropicales: El caso del género *Chamaedorea* en México". Dr. Ken Oyama, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. David Ackerly, Biol. Jorge Rodríguez, Biol. Fernando Ramírez, Santiago Sinaca y al Biol. Arturo Ramírez, por haberme permitido colaborar con ellos y por todo lo que aprendí de esta convivencia.

A todos los integrantes del laboratorio de Ecología Genética y Molecular, a Rosaura Luna, Pablo Cuevas, Antonio González, Miguel Ángel Pérez, Adriana Otero, Sofía Solorzano, Alejandra Serrato, Sergio Hernández y Jorge Chirinos, por todo el apoyo que me brindaron y por su amistad. Gracias.

A Cabello, Trejo, Juan, Felipe, Francisco, Rufo, Chucho, Omar, Nacho, Lucho, Daniel y Santiago a todos ellos muchas gracias por su amistad.

## ÍNDICE

|  |     |
|--|-----|
| I.- PRESENTACIÓN.  | 1   |
| II.- OBJETIVOS.  | 4   |
| 1.- ANTECEDENTES.  |     |
| 1.1. BIOGEOGRAFÍA.   | 5   |
| 1.1.1. Los enfoques histórico y ecológico de la biogeografía.                                    | 6   |
| 1.1.2. Centro de origen y vicarianza.  | 8   |
| 1.1.3. Los patrones biogeográficos.  | 9   |
| 1.1.4. Los procesos biogeográficos.  | 12  |
| 1.2. CLADISMO.   | 17  |
| 2.- EL GÉNERO <i>CHAMAEDOREA</i> .   |     |
| 2.1. IMPORTANCIA DEL GÉNERO <i>CHAMAEDOREA</i> .   | 20  |
| 2.2. ASPECTOS GENERALES DEL GRUPO.   | 21  |
| 2.3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO.   | 25  |
| 2.4. RIQUEZA DE ESPECIES.  | 28  |
| 3.- RIQUEZA DE ESPECIES DEL GÉNERO <i>CHAMAEDOREA</i> EN MÉXICO.                                 |     |
| 3.1. RESUMEN.  | 31  |
| 3.2. INTRODUCCIÓN.   | 32  |
| 3.3. OBJETIVOS.  | 33  |
| 3.4. MATERIALES Y MÉTODOS.   | 33  |
| 3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.   | 34  |
| 4.- BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO <i>CHAMAEDOREA</i> EN LA REGIÓN DE<br>LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO. |     |
| 4.1. RESUMEN.  | 43  |
| 4.2. INTRODUCCIÓN.   | 44  |
| 4.3. OBJETIVOS   | 46  |
| 4.4. MATERIALES Y MÉTODOS.   | 46  |
| 4.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.   | 48  |
| 5.- FILOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO <i>CHAMAEDOREA</i> .  |     |
| 5.1. RESUMEN.  | 55  |
| 5.2. INTRODUCCIÓN.   |     |
| 5.2.1. Biogeografía cladística.  | 56  |
| 5.2.2. Inferencia filogenética.  | 57  |
| 5.2.3. El método de grupo externo para análisis cladísticos.                                     | 63  |
| 5.2.4. Análisis de componentes.  | 64  |
| 5.2.5. Paleogeografía de Centro América.   | 65  |
| 5.2.6. Aspectos históricos de la flora de Centro América.  | 66  |
| 5.3. OBJETIVOS   | 68  |
| 5.4. MATERIALES Y MÉTODOS.   | 68  |
| 5.5. RESULTADOS.   | 72  |
| 5.6. DISCUSIÓN.  | 109 |
| 6.- DISCUSIÓN GENERAL.   | 114 |
| 7.- CONCLUSIONES   | 121 |
| 8.- LITERATURA CITADA.   | 123 |
| 9.- APÉNDICE   | 133 |

## I.- PRESENTACIÓN.

La biodiversidad, entendida como la variedad total de vida, incluidos todos los genes, especies y ecosistemas, así como los procesos biológicos de los que ellos forman parte (Bibby *et al.*, 1992) es considerada como un recurso relevante del que dispone el hombre, no sólo por los beneficios ecológicos, económicos y estéticos que representa, sino porque su pérdida es irreversible (Wilson, 1989; Ehrlich y Ehrlich, 1992; Savage, 1995). Uno de los planteamientos de la actual estrategia de conservación de la biodiversidad, es que los esfuerzos de investigación se deben de concentrar en grupos de organismos que por su relevancia biológica (local, regional o global), estética y/o socioeconómica ameriten que se lleve a cabo en ellos una exploración detallada, dada la imposibilidad real de estudiar a todos los seres vivos.

Para las regiones tropicales, se han reconocido una gran cantidad de especies de plantas que proveen de una enorme variedad de productos no maderables (Hall y Bawa, 1993), destacando dentro de este gremio, el grupo de las palmas, ya que su uso generalizado en el mundo les confieren una notable importancia biológica y comercial.

En particular, en selvas neotropicales, las palmas pertenecientes al género *Chamaedorea*, conocidas comúnmente como palmas "camedor", han sido explotadas comercialmente desde los años cuarenta; esta explotación se ha dado principalmente en las poblaciones naturales involucrando la recolecta de semillas, la poda de hojas e inclusive la extracción de individuos con distintas magnitudes de explotación y afectando varias especies del género. Por esto, resulta necesario decir que la conservación y aprovechamiento de estas especies requiere que sea sobre bases sustentables.

Es importante resaltar que la perturbación de los recursos naturales que puede deberse a causas naturales, actualmente es consecuencia principalmente del efecto que tienen determinadas actividades antropogénicas sobre ellos. Es por ello que los estudios sobre las causas socioeconómicas que originan determinados usos y manejos de recursos son relevantes.

Sin subestimar los aspectos económicos y socio-políticos, es indudable que el desconocimiento que se tiene sobre la biodiversidad representa un obstáculo muy serio para proponer políticas de manejo que aseguren la conservación de los recursos naturales (Therborgh y Winter, 1983; Gentry, 1992; Groombridge, 1992; Villaseñor, 1992; Williams-Linera *et al.*, 1992; Ibarra-Manríquez, 1996). En un principio los inventarios fueron de gran utilidad para establecer acciones que permitieran la conservación y el manejo racional de la biodiversidad. La inventarización ha permitido: i) la obtención de patrones globales, regionales y locales de la riqueza de especies, ii) la detección de áreas prioritarias para su conservación y, iii) la detección de grupos de organismos y/o localidades geográficas que requieren de un proceso de inventarización de especies más intensivo. Sin embargo, hoy también se acepta que el desarrollo de acciones conservacionistas descansa, entre otras cosas, en entender los fenómenos naturales que dan origen y mantienen la biodiversidad. Así, el entendimiento del origen es un tema relativo a fenómenos históricos y evolutivos mientras que el entendimiento del mantenimiento es un tema relativo a fenómenos ecológicos y genéticos. No obstante, debe reconocerse la estrecha relación que existe entre los fenómenos naturales que mantienen y originan la biodiversidad.

El presente trabajo se desarrolló teniendo en cuenta que para la adquisición de este conocimiento se requiere de una gama muy diversa de fuentes de información relacionada con la biología de las especies (McNeely *et al.*, 1990; Nielsen y West, 1994). En este sentido, un enfoque fundamental es el estudio de los patrones de distribución de las especies (Margules y Stein, 1989; McKenzie *et al.*, 1989; McNeely *et al.*, 1990; Gentry, 1992; Williams-Linera *et al.*, 1992; Ibarra-Manríquez, 1996).

La biogeografía es una disciplina sintética para el estudio de la distribución de los organismos, la cual vincula la Ecología, la Sistemática, la Geografía, la Geología y algunas otras ciencias (Wang *et al.*, 1996), teniendo como objetivo principal la determinación de patrones de distribución de las especies.

Durante los últimos años, la biogeografía ha vivido una revolución teórica acerca de las hipótesis que se han propuesto para explicar la naturaleza de los patrones de distribución, teniendo como resultado el desarrollo de muchos acercamientos con este

objeto y consecuentemente controversias entre ellos y sus métodos. La creciente discusión entre estos acercamientos es mayor a los alcances de esta tesis. Sin embargo, contemplaremos en una primera parte de ésta, a manera de introducción, algunos conceptos que sirvieron como marco teórico para el estudio biogeográfico de las palmas del género *Chamaedorea*.

Recientemente se ha hablado mucho sobre la palma “camedor” no sólo por el interés biológico de conocer su taxonomía, ecología y evolución, sino también por el uso que se hace de ella. La segunda parte de este estudio describe los aspectos más relevantes acumulados hasta ahora sobre el género *Chamaedorea*, prestando mayor atención en aquéllos que están directamente relacionados con la distribución geográfica, la sistemática y la biología del grupo. Dispuesta como un capítulo independiente, se encuentran los resultados de la revisión de ejemplares de herbario, desarrollada con el objeto de generar una visión regional del género *Chamaedorea*.

Desde un principio en la biogeografía se reconocieron dos enfoques: el ecológico y el histórico. El presente trabajo, se desarrolló con la certeza de que, independientemente de las diferencias ontológicas y epistemológicas de cada uno de los enfoques, ambos proporcionan información relevante para la urgente necesidad de entender los factores que mantienen y originan la biodiversidad y en particular, como elementos de importancia en el análisis de las especies del género *Chamaedorea*. La tercera parte del trabajo se subdivide en dos capítulos, el primero de los cuales describe los patrones de distribución del género *Chamaedorea* a través del gradiente altitudinal de la región de Los Tuxtlas, esto es, bajo la perspectiva del enfoque de la biogeografía ecológica. El segundo apartado considera las hipótesis y métodos de la biogeografía cladística para la descripción de los patrones de distribución. Es importante resaltar que ambos enfoques fueron considerados para intentar alcanzar un acercamiento realmente práctico y útil de la biogeografía.

Finalmente, la tesis incluye un capítulo de conclusiones generales, destacando los problemas encontrados para lograr los objetivos inicialmente planteados y las perspectivas hacia futuros trabajos.

## II.- OBJETIVOS

El presente estudio pretende describir patrones biogeográficos y filogeográficos del género *Chamaedorea*, con el objeto de aportar posibles explicaciones sobre el origen y mantenimiento de este complejo de especies, considerándolo, además, como un caso representativo de la biodiversidad vegetal de las zonas tropicales. Si bien, los objetivos de este estudio no son establecer estrategias de conservación, sí se pretende proporcionar bases para el posterior desarrollo de éstas. Para esto se exponen las características de las especies como la distribución geográfica, la especificidad en el uso de hábitat y en algunas de ellas, el tamaño poblacional. Además, se enfatiza la necesidad de darle al nombre taxonómico una entidad filogenética natural ya que solamente con este tipo de entidades taxonómicas es posible desarrollar fructíferamente el conocimiento sobre los procesos evolutivos, biogeográficos y de extinción, y con esto generar conocimiento para ayudar a preservar al máximo la diversidad genética, morfológica, química y ecológica.

En particular, se pretende:

⌘ Definir la riqueza y distribución de especies del género *Chamaedorea* presentes en México.

⌘ Describir los patrones de distribución de las especies del género *Chamaedorea* presentes en la región de “Los Tuxtlas” a través del gradiente altitudinal presente en esta área.

⌘ Generar hipótesis de ancestría-descendencia entre las especies del género *Chamaedorea* considerando cladogramas desarrollados a partir de caracteres morfológicos a nivel taxonómico de subgénero.

⌘ Definir áreas de endemismo de los subgéneros del género *Chamaedorea* considerando las áreas de distribución de las especies que conforman cada uno de ellos.

⌘ Describir los patrones de distribución del género *Chamaedorea* considerando la búsqueda de relaciones entre áreas de endemismo y la filogenia de los subgéneros.

## 1.- ANTECEDENTES.

### 1.1. BIOGEOGRAFÍA.

La biogeografía podría ser definida simplemente como el estudio de la distribución geográfica de los organismos (Myers y Giller, 1988). Dicho de otra manera, pudiéramos definirla como el conjunto de ideas, conceptos, hipótesis y teorías que se han propuesto para explicar la distribución de los seres vivos sobre la Tierra (Espinosa y Llorente 1991). Pero este concepto esconde la gran complejidad de su dominio. La biogeografía trasciende áreas clásicas del conocimiento, involucrando una gama de disciplinas científicas que incluyen geografía, geología y biología (Myers y Giller, 1983). Esta naturaleza interdisciplinaria ha traído consigo la fragmentación más que la cooperación y con ello el detrimento del dominio como un todo (Myers y Giller, 1983). Sin embargo, para los análisis biogeográficos la determinación de los patrones de distribución de las especies es un aspecto central, independientemente de la naturaleza del estudio.

Los patrones de distribución de los organismos sobre la superficie de la Tierra pueden ser demostrados como no azarosos. Definirlos requiere explicaciones en términos de procesos, seguidas de una reconstrucción de eventos evolutivos que llevaron a los patrones de distribución de especies actuales. La biogeografía se ha desarrollado a lo largo de dos líneas: la definición de patrones y la identificación de procesos, principalmente desde la sistemática, la ecología y la paleontología (Myers y Giller, 1988).

Los procesos implicados en la formación de patrones biogeográficos sean bióticos o abióticos, pueden no necesariamente tener implicaciones biogeográficas, y esto es realmente perceptible ya que los procesos biogeográficos existen *per se*. La gran escala de procesos abióticos incluyen la tectónica de placas, cambios en el nivel del mar, el clima y la circulación oceánica, en una escala más local, disturbios abióticos como incendios, huracanes, inundaciones y erupciones volcánicas que también influyen en los patrones de distribución en algunos tipos de hábitats. Los procesos bióticos pueden clasificarse en evolutivos (que incluyen adaptación, especiación y extinción) y ecológicos (incluyen

interacciones bióticas, como la depredación, la competencia y la dispersión) (Myers y Giller, 1988).

### 1.1.1. Los enfoques histórico y ecológico de la biogeografía

De Candolle fue el primer autor que distinguió entre biogeografía ecológica e histórica. De acuerdo con él, la explicación de la distribución de los seres vivos depende sobre todo de causas físicas operadas en el tiempo presente y pasado; las explicaciones ecológicas son reconocidas rápidamente como insuficientes, debido a que áreas en diferentes continentes con las mismas condiciones ecológicas pueden ser habitadas por taxa totalmente diferentes.

Myers y Giller (1988) definen la biogeografía como la distribución de los organismos a lo largo de un gradiente espacio-temporal. En un extremo, la biogeografía ecológica es *concerniente con procesos ecológicos* de temporalidad corta y escalas espaciales pequeñas. En el otro extremo, la biogeografía histórica trata con procesos evolutivos desarrollados durante millones de años en una escala geológica (Haydon *et al.*, 1994). Bajo este punto de vista, la distinción entre biogeografía ecológica e histórica es tangible y recae en el *reconocimiento*, tanto de escalas como de patrones y procesos particulares a cada disciplina y enfoque. De acuerdo con esto, la biogeografía ecológica estudia los hechos de la distribución individual de cada especie, fundamentalmente a escala local; supone que los factores que contribuyen a la conformación de un determinado patrón de distribución operan en el corto plazo y su naturaleza es netamente ecológica. En cambio, la biogeografía histórica es la biogeografía del endemismo; estudia los patrones de distribución a escala global y supone que los factores que los producen son de naturaleza histórica y por lo tanto, han actuado en intervalos de tiempo evolutivo (Espinosa y Llorente, 1993).

Espinosa y Llorente (1993) mencionan que esta separación entre ambos enfoques no obedece estrictamente al esquema propuesto por Myers y Giller (1988). Pues no se habla de la confrontación de dos puntos de vista simples y esquemáticos, sino que en realidad se trata de dos visiones del mundo, en el que el debate más bien subyace en un conjunto de

polémicas paralelas que han producido matices y hasta grandes variantes dentro de los dos grandes enfoques de la biogeografía. Se contraponen en el terreno ontológico individualismo contra integralismo, así como reduccionismo contra determinismo lógico y el inductivismo contra el deductivismo, en el terreno epistemológico (Espinosa y Llorente, 1993).

La biogeografía ecológica se basa típicamente en observaciones a una escala fina tanto en espacio y en tiempo, y por lo tanto, en modelos que asumen uniformidad espacial y constancia temporal. Al considerar además, la respuesta fisiológica, los modelos ecológicos asumen interacciones intra e interespecíficas para ser los procesos poblacionales dominantes. Así, todas las especies tienen una distribución particular, y éstas varían en rango, en frecuencia de ocurrencia y grado de continuidad geográfica. Además, las especies vegetales sobreviven y se reproducen en concordancia con sus propios requerimientos medioambientales. Así, cada especie ocupa un área precisa, y ya que ésta es específica para una especie, es además específica para especies, géneros y familias. Si bien, no se puede decir mucho acerca de la distribución individual de cada grupo taxonómico en este contexto, excepto que ellos tienen cualidades ecológicas únicas.

La biogeografía histórica por su parte es concerniente a fundamentos, conceptos básicos, métodos y relaciones entre disciplinas de la biología comparativa. Teniendo ésta como elementos básicos: i) similitudes y diferencias en los atributos del organismo; ii) la historia del organismo en espacio, y iii) la historia del organismo en el tiempo. Así, la biogeografía es la disciplina de la biología comparativa concerniente con la historia del organismo en el espacio.

En las últimas dos décadas, se tuvieron considerables progresos debido especialmente al desarrollo de biogeografía cladística. Diversos métodos cuantitativos han sido propuestos. Los cinco métodos básicos de biogeografía histórica son: i) el dispersalismo, ii) la biogeografía filogenética, iii) la panbiogeografía, iv) la biogeografía cladística y v) el análisis de parsimonia del endemismo (PAE). Estos métodos no son alternativas mutuamente excluyentes y algunas de ellas pueden ser integradas para un acercamiento particular, con la capacidad de resolver diferentes problemas, tal como el

reconocimiento de la homología espacial (panbiogeografía), la identificación de áreas de endemismo (PAE) y la formulación de hipótesis entre áreas relacionadas (biogeografía cladística).

Cuando los métodos analíticos son usados en biogeografía, se prueba que los patrones no pueden ser ni completamente históricos ni completamente ecológicos, y son necesarias pruebas y razones para distinguir los efectos del proceso causante de cualquier patrón dado (Myers y Giller 1988).

### 1.1.2. Centros de origen y vicarianza.

Los patrones de distribución constituyen las unidades de estudio de la biogeografía histórica. Cuando los patrones se refieren a distribuciones individuales hablamos de áreas de distribución y cuando las mismas se superponen en un mapa, pueden constituir áreas de endemismo (Morrone *et al.*, 1996).

El área de distribución de una especie es el área habitada por la misma. De modo tradicional, operacionalmente se le reconoce en el mapa como la superficie que encierra el conjunto de las localidades donde los individuos de la especie han sido coleccionados (Cabrera y Willink, 1973). No obstante, se advierte no perder de vista que cuando se determina el área de distribución de un taxón, una especie o una población se deberán considerar diversos aspectos de la ecología de tales entidades (Miller, 1994).

Un área de endemismo puede definirse mediante la superposición de áreas de distribución de dos o más especies diferentes (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994). Dicha superposición nunca es total, por lo que la identificación de las áreas de endemismo es, de algún modo un proceso subjetivo (Morrone *et al.*, 1996)

En el análisis del origen de las áreas de endemismo, se han propuesto dos hipótesis principales: el dispersionismo y la vicarianza. La hipótesis dispersionista supone que cada especie tiene una historia particular de dispersión, a través de una geografía estable. Cuando algunos miembros de una especie logran salvar alguna barrera, es posible que éstos lleguen a prosperar como una población independiente, que con el paso del tiempo podrá divergir hasta convertirse en una especie diferente. Bajo esta explicación, el reconocimiento previo

de las regiones no es necesario, y la tarea de la biogeografía histórica se centraría en la reconstrucción de las historias de dispersión de cada uno de los taxa que se han reconocido hasta el momento. El principio de cada una de estas historias de dispersión nos conduce necesariamente a la localización de un centro único de origen de cada grupo. Para muchos dispersionistas los centros o áreas de origen de la mayoría de los grupos coincidían con unos pocos lugares, en tanto que para otros, tal coincidencia no era tan obvia y desarrollaron varios criterios para localizarlos. Bajo la idea del dispersionismo, la conformación de las regiones, si es que existen, se debe a que las barreras distribucionales operan de igual forma para la mayoría de los grupos, confinándolos a la misma área. Sin embargo, para otros biogeógrafos el concepto de barrera es relativo según sea el taxón, su edad, el lapso de tiempo requerido para cruzarla y la edad de las barreras mismas, entre otros aspectos.

En el otro extremo, la hipótesis de la vicarianza supone que las áreas de endemismo se forman a partir de áreas de distribución ancestral que al aparecer una barrera intermedia, ya sea por eventos tectónicos o paleoclimáticos, separan subpoblaciones de una biota, cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Cada subpoblación, posteriormente diverge durante el aislamiento -alopatría - a través del tiempo, hasta formar especies nuevas. Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies deben ser congruentes y, aún más, debe existir una correlación estrecha entre la historia de la Tierra y la historia de su biota.

### **1.1.3. Los patrones biogeográficos.**

Los biogeógrafos han reconocido al menos unos ocho tipos de *patrón biogeográfico* (Espinosa y Llorente, 1993), que considerando su objeto de estudio se agrupan en tres categorías: a) los que consideran las variaciones geográficas de la riqueza de especies; b) los referentes a la distribución geográfica de las formas de vida y c) el tercer grupo que considera la distribución geográfica de los taxa.

Para la variación en la riqueza de especies (diversidad biológica) los patrones reconocidos son dos, uno que considera las tendencias geográficas de la riqueza, en este caso, con respecto al clima y a otros rasgos geográficos tales como la disminución del área

continental, bajos peninsulares y variaciones con respecto al relieve, entre otros; este patrón es abordado por la ecología de comunidades. Un segundo patrón, reconocido como tal, contempla la **relación entre riqueza y área**, y es abordado por la “biogeografía de islas” (Espinosa y Llorente, 1993).

Dentro del segundo grupo que considera como objeto de estudio a las variaciones geográficas en la distribución de formas de vida se han definido dos patrones, uno referente a la **composición de bioformas** o espectros bióticos de las comunidades, abordados por la ecogeografía y el segundo, *definido como los patrones geográficos de la adaptación* dentro del campo de estudio de la ecología (Espinosa y Llorente, 1993).

El tercer grupo de patrones sobre los que trabajan los biogeógrafos es el de la distribución de taxa. Este grupo ha generado tres diferentes orientaciones de estudio.

La primera a la que haremos referencia, trata de la descripción y análisis de áreas en términos de forma, tamaño, tendencias de formación y ubicación de barreras a la dispersión, para lo cual parte de la biogeografía fenética y aborda el estudio de la dinámica de las áreas de distribución o Areografía (Espinosa y Llorente, 1993).

Dentro de esta primera orientación encontramos a la **biogeografía fenética** que realiza clasificaciones bióticas con base en la composición taxonómica de las áreas geográficas y agrupa a éstas con base en las especies o taxa que comparten entre sí, esto sin pretender postular ni probar hipótesis acerca de las causas históricas que pudieron dar origen a sus patrones (Espinosa y Llorente, 1993).

Las otras dos orientaciones se derivan de otro patrón reconocido en la biogeografía. **Las áreas de endemismo** que se conforman cuando dos o más especies de distribución continua, que muestran una gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma son homopátridas y son denominadas endémicas. Bajo la idea de la evolución en espacio, tiempo y forma, varias especies con distintas capacidades dispersoras que conforman un área de endemismo, comparten una historia en común. El reconocimiento de tales áreas y el análisis de las causas que han generado al endemismo es el objeto de estudio de la biogeografía histórica (Espinosa y Llorente, 1993).

De la biogeografía del endemismo se desprende primero el enfoque tradicional llamado **biogeografía de la dispersión**, también conocido como biogeografía de centros de origen, escuela que reconoce la existencia de áreas de endemismo o regiones como entidades reales, y fundada en el contexto de la teoría evolutiva. Bajo este enfoque, la biogeografía reconstruye una a una las historias de dispersión de cada grupo taxonómico, de acuerdo con su distribución actual y su paleodistribución. Este enfoque aborda el estudio de las áreas de endemismo considerando a las áreas geológicas como unidades fijas que pueden ser colonizadas con especies de otras áreas pudiendo sufrir internamente procesos de extinción (Espinosa y Llorente, 1993).

De la biogeografía del endemismo se desprenden enfoques denominados filogenéticos (Llorente y Espinosa, 1993) o con mayor restricción enfoques genealógicos cuando el principio metodológico es cladístico.

La escuela de Hennig (1966) y Brundin (1988) llamada **biogeografía filogenética**, reconoce al igual que la biogeografía de la dispersión, que los centros de origen existen y que la metodología de la sistemática filogenética (cladismo) puede ser útil para localizarlos.

Las otras dos escuelas llamadas **biogeografía de la vicarianza**, desarrollada por Rosen (1976), Nelson y Platnick (1981), Humphries (1986) y Cracraft (1983), entre los más importantes, y la **pan-biogeografía**, desarrollada inicialmente por Croizat (1958, 1961) y retomada en los últimos diez años por los biogeógrafos neozelandeses, Craw (1988) y Page (1990), consideran que las áreas de endemismo son evidencia de que la historia geológica y la historia de su biota están altamente correlacionadas. Las áreas de endemismo se forman principalmente debido a eventos tectónicos, que produjeron la división de áreas de distribución ancestral. Las dos escuelas buscan por diferentes métodos, encontrar las interrelaciones genealógicas de las áreas de endemismo y sus constituyentes (Espinosa y Llorente, 1993).

Ante esta diversidad de enfoques, la distinción entre biogeografía ecológica y biogeografía histórica, anteriormente mencionada se complica. Sin embargo, se puede notar de modo general que, mientras la biogeografía ecológica estudia los patrones de variación espacial y temporal de la riqueza de especies y formas de vida, al analizar las causas de

tales variaciones, la biogeografía histórica es fundamentalmente la biogeografía del endemismo o de la insularidad propiamente dicha (Espinosa y Llorente 1993).

#### **1.1.4. Los procesos biogeográficos.**

El estudio de la evolución puede ser visualizado desde la perspectiva dentro y entre linajes. Los patrones dentro de linajes, resultan de procesos operados en escalas de tiempo pequeñas tanto como la duración individual de una especie y es referida como microevolución. siendo éste el enfoque de la ecología y genética de poblaciones (Funk y Brooks, 1990).

La perspectiva entre linajes es frecuentemente identificada como patrones macroevolutivos y son usualmente el objetivo de los análisis sistemáticos. Los procesos *macroevolutivos incluyen una variedad de fenómenos como son el incremento de complejidad morfológica sobre tiempo, tendencias morfológicas, repetición de patrones biogeográficos y restricciones filogenéticas y de desarrollo* (Funk y Brooks, 1990).

En el pasado, dos posiciones fueron temporalmente fuertes. Goldschmidt (1940) y Eldredge y Cracraft (1980), entre otros, abogaron por visualizar a los procesos macroevolutivos como cualitativamente diferentes de procesos microevolutivos, y son independientes de ellos. En contraste, Dobzhannky (1937), Mayr (1942) y Simpson (1944) forjaron un consenso en el que los procesos macroevolutivos son simplemente patrones microevolutivos de "orden largo", por lo tanto, solo existen procesos microevolutivos. Ellos argumentan que la percepción de patrones macroevolutivos es meramente el resultado de la vasta escala de los estudios sistemáticos (Funk y Brooks, 1990).

Ahora, un punto de vista surge de estos dos extremos. Bajo esta perspectiva, la evolución resulta de una variedad de procesos interactuantes, interpretados como fuerzas o limitantes. Estos procesos operan en diferentes escalas de tiempo, así su expresión puede ser encontrada en patrones dentro y entre linajes. Microevolución y macroevolución son parte de un todo más inclusivo representado por la naturaleza jerárquica de los sistemas biológicos (Funk y Brooks, 1990).

Considerando lo anterior, la flora de una región generalmente consiste de especies de plantas con una variedad de relaciones sistemáticas y patrones de distribución. Estos patrones y relaciones sistemáticas indican que cada especie con su propia historia biogeográfica involucra varios procesos, como pueden ser especiación, dispersión, expansión, fragmentación, coalescencia, contracción y/o extinción.

Para este estudio biogeográfico consideraremos enfatizar en los procesos adaptativos, de especiación y de extinción, debido a que en el contexto de esta tesis son las fuerzas que explicarán mayormente los patrones de distribución contemplados.

### Adaptación.

En un nivel muy básico, para entender por qué un organismo particular o grupo de organismos es encontrado en un lugar específico, es preciso conocer la naturaleza de la adaptación la cual permite a las especies vivir donde ellas se encuentran (Funk y Brooks, 1990).

En términos biogeográficos, la adaptación es importante en dos diferentes escalas; una espacial, influenciando los patrones de distribución a un tiempo dado; y una temporal, involucrando la diferencia de un cambio en condiciones sobre la adaptación y el efecto indirecto en los patrones de distribución sobre el tiempo (Funk y Brooks, 1990).

Diferentes razas genéticas o fenotipos de una especie, a menudo llamados ecotipos, pueden por sí mismos ser diferencialmente adaptados para sus condiciones ambientales locales y por lo tanto, estar restringidos a ciertos hábitats. Estos hábitats intraespecíficos y sus diferencias regionales conducen a ampliar los rangos de tolerancia ecológica de algunas especies (Funk y Brooks, 1990).

La biogeografía es concerniente con los patrones diferenciales de distribución de organismos sobre un hábitat característico. Dentro del contexto biogeográfico, una aproximación válida para la comprensión de la adaptación es comenzar en el nivel fenotípico y concentrarse sobre características que contribuyen a la sobrevivencia bajo condiciones de estrés. Este énfasis lo dan la genética cuantitativa y la ecología (Funk y Brooks, 1990).

La situación ideal es hacer predicciones *a priori* sobre correlaciones entre variaciones en el nivel ecológico del hábitat, y de resaltar la importancia de características fenotípicas.

Cuando la escala de tiempo es extendida como en el contexto histórico, el énfasis es casi totalmente sobre valoraciones *a posteriori* según la explicación adaptativa y son formuladas siguiendo la colección de observaciones. Aún así, el estudio de la adaptación hace revelar la subrayada importancia del estrés ambiental, la cual entonces puede ser incorporada en predicciones *a priori* de significancia para los análisis biogeográficos.

### Especiación.

Especiación es el término que denota la formación o surgimiento de nuevos linajes evolutivos a partir de una especie ancestral. Wiley (1981) sugiere que la especiación puede ser estudiada como patrones y/o mecanismos. Estos corresponden respectivamente a factores extrínsecos que determinan las condiciones bajo las cuales la especiación es iniciada y factores intrínsecos como genéticos, reproductivos, conductuales y atributos ecológicos que caracterizan y mantienen a las especies descendientes como distintos linajes.

La biogeografía se entrelaza con el uso de la sistemática filogenética en el estudio de la especiación (el estudio de una es necesario para la otra). Una combinación de análisis filogenéticos y biogeográficos puede ayudar a distinguir diferentes modos de especiación en diferentes grupos.

En el contexto biogeográfico una definición manejable de una especie es “un complejo de poblaciones las cuales pueden ser espacialmente vicariantes y que juntas forman un potencial conjunto interactuante de genes”.

Especiación es usualmente clasificada como simpátrica, alopátrica o parapátrica, en gran parte sobre las bases de los patrones de distribución.

*Especiación simpátrica:* Ocurre cuando las especies surgen sin segregación geográfica de poblaciones. Y puede ocurrir por hibridación, fraccionamiento ecológico o algún modo de aislamiento sexual o asexual de poblaciones, semejante a apomixis. Especies que son

simpátricas actualmente, pueden no haberlo sido cuando ocurrió la especiación, y una filogenia es necesaria para determinar si cualquier especie simpátrica es taxa hermano (Funk y Brooks, 1990).

*Especiación alopátrica*: Es llamada especiación vicariante o especiación geográfica y resulta de la separación física de dos poblaciones relativamente grandes de una especie ancestral con la posterior independencia de cada una de estas grandes poblaciones. Esto se refleja en biogeografía en tres aspectos: 1) El rango de la especie ancestral puede ser estimado por la suma de los rangos de las especies hijas. 2) el punto geográfico de disyunción corresponde al límite entre disyuntas o contiguas especies hermanas, y 3) muchos clados que habitan la misma área geográfica deberían mostrar los mismos patrones filogenéticos y biogeográficos (Funk y Brooks, 1990).

*Especiación alopátrica (Modelo II)*: O aislamiento periférico, supone que una nueva especie se origina en la frontera de una población grande y central. La especie parental, la cual es primitiva en morfología, debe ocupar el rango ancestral. El grupo aislado, exhibe morfología más derivada, ocupando una nueva área periférica al ancestro. Otros clados pueden esperarse, no mostrando patrones biogeográficos similares debido a que el aislamiento puede ocurrir en diferentes direcciones y en diferentes especies. Ahora bien, bajo ciertas circunstancias, tales como dispersión y especiación a lo largo de una cadena de islas, los clados pueden seguir patrones repetitivos siguiendo la *regla de progresión de Hennig* (Funk y Brooks, 1990).

*Especiación parapátrica*: Ocurre cuando dos poblaciones de una especie ancestral se diferencian aún cuando ellas mantienen una pequeña área de solapamiento a través del proceso de especiación. Esto producirá especies hermanas que inicialmente tienen distribuciones parapátricas. Otros clados no son esperados a tener el mismo patrón, así no se espera encontrar patrones biogeográficos repetidos (Funk y Brooks, 1990).

### Extinción.

Como es demostrado en el registro fósil, la extinción es el último destino de todos los linajes y especies. Por lo tanto, el proceso de extinción reduce la disponibilidad de

especies en la Tierra, y se refleja en los patrones de distribución de las especies. Esta acción viene a ser contraria al enriquecimiento de las biotas por el proceso de especiación.

La adaptación puede ser visualizada como un rearrreglo medioambiental muy lento dirigido de nichos, acompañado por cambios graduales en las especies, las cuales son siempre incompletamente adaptados y cambian su ocupación espacial en tiempo con movimientos a zonas adaptativas. Finalmente, si las condiciones continúan cambiando y la especie no tiene ninguna parte hacia donde ir (e.g. su nicho desaparece) entonces es conducido a la extinción. Extinción, puede entonces ser vista como un proceso que actúa como un filtro, afectando diferencialmente a las distintas poblaciones de las especies (Funk y Brooks, 1990).

Tres niveles de extinción pueden ser determinados generalmente basados en diferencias en escala taxonómica, espacial y temporal. La extinción local de una especie pueden ampliar las oportunidades ecológicas abiertas para especies similares, y puede también capacitar una especie previamente excluida para establecerse por sí misma (la expansión de un nicho realizado hacia un nicho fundamental conocido como liberación competitiva) (Funk y Brooks, 1990).

## 1.2. Cladismo.

Uno de los principios centrales en la biología evolutiva sostiene que toda la biodiversidad comparte una historia evolutiva común; esto significa que existe una sola genealogía para todos los organismos. En tal genealogía aunque desconocida, todos los individuos existentes y extintos están unidos por relaciones de descendencia en un patrón jerárquico de grupos anidados en otros grupos más inclusivos. Sin embargo, esta filogenia de la vida es un evento histórico que no está disponible para un estudio empírico directo. Lo único disponible empíricamente son las similitudes entre los individuos fósiles o actuales (De Luna, 1996).

La posición ontológica del enfoque fenetista es que sencillamente las inferencias filogenéticas no son posibles y por lo tanto, no deben ser la base de la clasificación, y que no es científico basar la clasificación en lo que no es posible verificar (Sneath, 1983). En contraste, la filosofía de los dos enfoques históricos (evolutivo y cladista) propone que sí es posible inferir homologías y grupos taxonómicos que reflejen historias filogenéticas comunes (De Luna, 1996).

Hennig (1966) planteó que el objetivo de la sistemática filogenética debía ser la reconstrucción de un sistema de inferencia que refleje principalmente las relaciones filogenéticas de parentesco, entendiendo este como las relaciones genealógicas que existen entre organismos o grupos de organismos. Para Hennig las relaciones de parentesco deben buscarse solamente a partir de caracteres homólogos derivados -que el denominó sinapomorfias- y deben distinguirse de aquellos caracteres que no se adquieren por herencia, sino por evolución convergente o paralela (homoplasia).

La escuela fundada por Hennig (1966) es esencialmente deductiva, de hecho una matriz de estados de carácter no representa otra cosa que un conjunto de hipótesis de ancestría- descendencia entre estados de carácter. El suponer ancestría - descendencia entre estados de carácter es con el propósito de reconocer la jerarquía de sinapomorfias que permitan reconocer los taxa hermanos. La sistemática filogenética de Hennig, hoy conocida también como cladista, es fundamentalmente de ancestría común entre taxa hermanos.

El enfoque cladista ha adoptado la alternativa de cuestionar rigurosamente cada una de las proposiciones de homología implícitas en una hipótesis filogenética mediante el principio de parsimonia como un método de evaluación de inferencias (Farris, 1983; Sober, 1983b; Kluge, 1984). En este enfoque se cuestionan cada una de las proposiciones sobre homología (sinapomorfias y simplesiomorfias), independientemente de las nociones evolutivas aceptadas convencionalmente acerca de la importancia filogenética o funcional de ciertos caracteres, del consenso o tradición del grupo de trabajo o de la autoridad y experiencia académica del taxónomo (De Luna, 1996).

En el enfoque cladista, el criterio para la validación de homologías es el principio de parsimonia inferencial. Este principio permite un examen riguroso de cada una de las inferencias iniciales sobre homología. El uso de la parsimonia inferencial presupone que entre varias explicaciones de un dominio, la más simple es la que debe ser seleccionada para describirlo. Sin embargo, el dominio del cual provienen las observaciones puede ser intrínsecamente simple o complejo. La simplicidad de la hipótesis no necesariamente implica que el dominio es simple. El uso de la parsimonia inferencial en validación de la preferencia de hipótesis filogenéticas no implica un dominio biológico y evolutivo simple en el que la transformación de caracteres sea por el camino más corto. De hecho, los procesos evolutivos de reversiones en caracteres correlacionados hacen que los patrones genealógicos de similitudes sean muy complejos (De Luna, 1996).

El uso del principio de parsimonia en sistemática implica una crítica en relación a la rareza de homoplasia (similitudes conflictivas), en una hipótesis filogenética seleccionada (Felsenstein, 1973, 1978, 1982). La hipótesis filogenética más parsimoniosa puede explicar las similitudes como sinapomorfias, es decir, como similitudes derivadas en varios grupos como resultado de herencia a partir de un ancestro común más reciente. La explicación alternativa menos parsimoniosa sería considerar tales similitudes como homoplasia, es decir como similitudes de orígenes separados en cada grupo e independientes genealógicamente. Las hipótesis filogenéticas más parsimoniosas son las de menor contenido de proposiciones de origen múltiple (homoplasia). Sin embargo, el uso de parsimonia inferencial no presupone la visión ontológica que la homoplasia es rara (Farris, 1983; Sober, 1983a).

Las similitudes de origen múltiple no son informativas taxonómicamente y por lo tanto son evidencias engañosas (homoplasia). Pero distinguir este tipo de similitudes entre las que si son evidencias confiables es un problema para cualquier método de inferencia filogenética (Estabrook, 1972; Felsenstein, 1983). El uso de parsimonia supone que todas las similitudes en principio son evidencia potencial de homología (origen común). Sin embargo, la validez de las proposiciones sobre homología y homoplasia se examina críticamente en relación a la congruencia entre evidencias. La congruencia de homologías potenciales en el cladograma más parsimonioso es la base para refutar ciertas proposiciones iniciales de homología y proponer entonces tales similitudes como proposiciones de homoplasia. Sólo en la hipótesis filogenética más parsimoniosa se pueden salvar la mayoría de las hipótesis iniciales sobre homología y minimizar las re-interpretaciones de algunas similitudes como evidencia conflictiva. La selección de cuáles caracteres son inferencias confiables se basa entonces en el principio de parsimonia para sopesar si las interpretaciones *a priori* sobre la homología potencial se mantienen o se refutan. Pero esto no presupone la ontología de que los caracteres interpretados como evidencia conflictiva u homoplasia son raros. Paradójicamente, las hipótesis filogenéticas más parsimoniosas pueden documentar que la homoplasia no es rara (Farris, 1983; Sanderson y Donaghue, 1989; Sanderson, 1991; Wilkinson, 1991).

Minimizar el contenido de proposiciones de homología y homoplasia equivale a minimizar el número de pasos o transiciones entre estados de los caracteres.

El problema de seleccionar cuáles son los caracteres informativos para la reconstrucción de filogenias y para la clasificación de un grupo de individuos requiere de criterios calificadores de las inferencias sobre homología potencial.

## 2.- EL GÉNERO CHAMAEDOREA.

### 2.1. Importancia del género.

Un grupo de organismos de interés para México son las palmas, dada su importancia biológica y su gran potencial económico (e.g., Moore, 1973; Tomlinson, 1979; Uhl y Dransfield, 1987).

Las "palmas camedor", como se les conoce comúnmente a las plantas pertenecientes al género *Chamaedorea*, son elementos ecológicos importantes de los bosques tropicales en donde habitan. Dada su abundancia, forman uno de los componentes más importantes de la biomasa aérea del sotobosque (Oyama, 1984; Oyama *et al.*, 1992), por lo que son considerados elementos determinantes de las condiciones físicas y de disponibilidad de recursos (lumínicos y nutrimentos) que imperan sobre el suelo del bosque.

Además de su relevancia biológica, la importancia socioeconómica de estas palmas es muy alta ya que han sido explotadas comercialmente desde hace varias décadas utilizándolas como plantas de ornato, como fuente de alimento o como materia prima en la construcción de casas (Standley y Steyemark, 1956; Hodel, 1992; González-Pacheco, en prensa). En algunas localidades, distintas especies de *Chamaedorea* son cultivadas para un mercado regional e internacional. Sin embargo, en la mayoría de los casos no existen programas de manejo del recurso de manera que los frutos, las hojas y los individuos completos son extraídos sin control de los bosques naturales (González-Pacheco, en prensa). Según estimaciones de este autor, se extraen más de un millón de hojas por día y aproximadamente 200 kg. de semillas durante la época de fructificación. Entre las especies que están sujetas a este proceso de extracción no regulado podemos mencionar a las siguientes especies: *Chamaedorea elegans*, *C. seifrizii*, *C. neurochlamys*, *C. ernesti-augustii*, *C. radicalis*, *C. oblongata*, *C. tepejilote*, *C. alternans*, *C. humilis* y *C. concolor* (Hodel 1992; González-Pacheco en prensa).

En México, desde hace más de 15 años, ha existido un gran interés por estudiar la ecología de especies de palmas utilizando métodos demográficos para el análisis de la dinámica poblacional (e.g. Sarukhán, 1978; Piñero y Sarukhán, 1982; Sarukhán *et al.* 1984;

Piñero *et al.*, 1986; Martínez-Ramos *et al.*, 1988; Durán y Franco 1992; Mendoza y Franco 1992). Para las especies del género *Chamaedorea*, este interés se ha extendido y hasta el momento existen estudios sobre su taxonomía (Hodel 1991, 1992; Henderson *et al.* 1995); demografía y dinámica de poblaciones (Oyama 1984, 1987, 1990, 1993; Ataroff y Schwarzkopf 1992, S. Bullock en proceso, M. Franco en proceso) y su relación con la estructura de la comunidad vegetal (Oyama *et al.*, 1992), interacción planta-herbívoro (Oyama y Dirzo, 1991), depredación de semillas (Oyama, 1991), aspectos de biología floral, asignación de recursos (Oyama 1984; Oyama y Dirzo 1988) defoliación artificial (Oyama 1987; Oyama y Mendoza, 1990) y fisiología (Broschat y Donselmant, 1986).

Además de estos trabajos, se están realizando diversos estudios sobre las especies de este género en diferentes regiones del país: estudios demográficos de *C. ernesti-augustii* en los Tuxtlas, Veracruz (S.H. Bullock y colaboradores); *C. concolor* y *C. oblongata* en los Tuxtlas, Veracruz (M. Franco y colaboradores); *C. tepejilote*, *C. elegans* y *C. elatior* en la Sierra de Santa Marta, Veracruz (M. Vázquez y colaboradores); *C. hooperiana* en la Sierra de Santa Marta, Veracruz (Fernando Ramírez y colaboradores); *C. radicalis* (Gorchov y colaboradores) en el estado de Tamaulipas y estudios de defoliación artificial en la región de la Chinantla, Oaxaca (J. Meave y colaboradores).

## 2.2. Aspectos generales del grupo.

En un principio Hodel (1992a) reconoce noventa y seis especies pertenecientes al género y posteriormente el mismo (1992b) incrementa este número reconociendo otras cuatro especies. En el género *Chamaedorea*, todas las especies son dioicas, es decir las plantas llevan cualquiera de los dos tipos de flor, masculinas o femeninas pero nunca los dos; son palmas restringidas a bosques neotropicales lluviosos y bosques fríos en las laderas del Atlántico y Pacífico desde México pasando por América Central hasta el noroeste de Ecuador y la porción amazónica de Colombia, oeste de Brasil, este de Ecuador, este de Perú y norte de Bolivia.

Moore (1986) incluye al género *Chamaedorea* dentro de la tribu Hyophorbeae de la subfamilia Ceroxyloideae (Cuadro 1), Hyophorbeae incluye cinco géneros, tres (*Synechanthus*, *Chamaedorea* y *Wendlandiella*) distribuidos desde el sur de México a Perú,

uno (*Gaussia*) en México, Puerto Rico y Cuba y uno (*Hyophorbe*) en las Islas Mascaren en el Océano Indico (Uhl y Dransfield, 1987).

**Cuadro 1.-** Ubicación taxonómica del género *Chamaedorea* considerando la clasificación de Moore (1973)

| Subfamilias          | Tribus        | Género  |
|----------------------|---------------|---|
| I Corophyoideae      | Corypheeae    |   |
|                      | Phoeniceae    |   |
|                      | Borasseae     |   |
| II Calamoideae       | Calameae      |   |
|                      | Lepidocaryeae |   |
| III Nypoideae        |               |   |
| IV Ceroxytoideae     | Cyclospatheae |   |
|                      | Ceroxyleae    |   |
|                      | Hyophorbeae   | Hyophorbe<br>Gaussia<br>Synnechanthus<br>Chamaedorea<br>Wendlandiella |
| V Arecoideae         | Caryoteae     |   |
|                      | Iriarteae     |   |
|                      | Podococceae   |   |
|                      | Cocoeae       |   |
|                      | Geonomeae     |   |
| VI Phytelphantoideae |               |   |

La subfamilia Ceroxyloideae, es caracterizada por láminas de pinas reduplicadas, por distintas bracteas pedunculares; por flores que son solitarias y arregladas espiralmente o en acérvulos especiales y por sépalos y pétalos valvados, distintos o conados y un triovulado gineceo sincárpico redondeado conteniendo abundantes ráfides alrededor de los lóculos. La estructura del gineceo es constante (Uhl y Dransfield, 1987).

La tribu Hyophorbeae es de marcada distribución disyunta (cuando dos o más áreas ocupadas por un mismo taxón (o taxones relacionados) se encuentran separadas por una distancia que excede la capacidad normal de dispersión del mismo); todos los géneros están confinados a América Central y norte de América del Sur y en las Islas Mascaren del Océano Indico. Todas Las Mascaren son islas jóvenes de origen volcánico. Moore (1978) sugiere que los ancestros de Hyophorbe probablemente arribaron en las islas via África o Madagascar donde ellas están ahora extintas. Dentro de las islas la línea ancestral que las originó, se diferenció en cinco especies. De los restantes géneros de la tribu el género

menos especializado, *Gaussia* es de distribución caribeña. La gran diversidad en *Chamaedorea* en América Central enfatiza una fuerte relación a esta región (Uhl y Dransfield, 1987). Dentro de toda la subfamilia las disyunciones australes pueden ser más fácilmente explicadas en términos de la separación de Gondwana

*Chamaedorea* es un género grande, totalmente americano y más diversificado en Centroamérica, a él pertenecen algunas de las palmas ornamentales más comúnmente cultivadas. Los tallos son verdes, con prominentes nudos usualmente solitarios o muy pocas veces agrupados, y raramente excede los tres metros de altura. Las láminas pueden ser muy variables y pueden ser enteras simples o pinadas. Las láminas simples son bífidas y frecuentemente tienen márgenes dentados. A diferencia quizá de la mayoría de las palmas del Nuevo Mundo, las láminas de *Chamaedorea* son usualmente lisas y no tomentosas o escamosas. Las inflorescencias son muy variables, ellas pueden ser espigadas o ramificadas en uno o dos órdenes, y aunque generalmente son solitarias, ellas pueden ser múltiples con más de ocho inflorescencias en cada nudo. Varias brácteas pedunculares están presentes y esto junto, con las láminas lisas, caracterizan a *Chamaedorea* de otras palmas del sotobosque, (e. g., *Geonoma*, *Hyospathe*). El arreglo de las flores es muy variable pudiendo ser solitarias, en líneas cortas o muy cercanas y algunas veces pegadas una a otra. La flor masculina es también variable y en un grupo de especies los pétalos están pegados en el ápice y también pegados al borde del pistiloide y las flores abren por aberturas laterales. Los frutos son unisemillados, globosos o variablemente ovoide o eliposoide, pequeños, negros o rojos y en algunas especies están densamente apiñados en la rama de la inflorescencia. En un grupo de especies los pétalos engrosados son persistentes en los frutos. El endospermo es homogéneo (Henderson *et al.*, 1995).

Hodel (1992a) circunscribe a las cerca de 100 especies del género dentro de ocho subgéneros:

**Collinia** (Liem. ex Mart.) H. A. Wendl.- Pétalos conados en flores de ambos sexos, corola abierta apicalmente por una apertura triangular (Hodel, 1992a).

**Eleutheropetalum** H. A. Wendl.- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, pétalos en flores pistiladas color naranja, gruesos y carnosos muy ligeramente imbricados en la base,

cupados, valvados distalmente, no engrosados en fruto pero base delgada remanente solo dentro del calix, frutos negros (Hodel, 1992a).

**Morenia.**- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, extendidos, blancos a amarillos-verdosos, imbricados basalmente, las flores estaminadas encerradas en grupos, inflorescencias estaminadas múltiples en un nodo, frutos rojos (Hodel, 1992a).

**Chamaedorea** (Mart) H. A. Wendl.- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, engrosados y persistentes en frutos, flor estaminada con pétalos conados apical y basalmente, apicalmente adnados para pistiloide y abertura de corola por aberturas laterales, presencia o ausencia de estaminoides; perianto usualmente estrecho nervado cuando seco, frutos negros, menos frecuente rojo-anaranjados, amarillentos o café oscuro (Hodel, 1992a).

**Chamaedoreopsis** Oerst.- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, engrosados y persistentes en frutos; flores estaminadas llevando sólo pétalos extendidos o erectos y no conados apicalmente (Hodel, 1992a).

**Moreniella.**- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, engrosados y persistentes en frutos; flor estaminada en cortos grupos lineares, pétalos extendidos o erectos, libres apicalmente; inflorescencias estaminadas solitarias en un nodo, frutos rojos (Hodel, 1992a).

**Moreniopsis.**- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, engrosados y persistentes en frutos; flor estaminada solitaria, sus pétalos extendidos o erectos y libres apicalmente, inflorescencia estaminada múltiple en un nodo; frutos negros (Hodel, 1992a).

**Stephanostachis** Klotzsch.- Pétalos distintos en flores de ambos sexos, engrosados y persistentes en frutos; flor estaminada densamente apiñada y continua en brotes, sus pétalos extendidos o erectos y libres apicalmente; inflorescencia usualmente solitaria, pero ocasionalmente múltiple en un nodo; frutos negros o rojizos (Hodel, 1992a).

Un fenómeno interesante se observa en los pétalos de las flores masculinas. En un grupo de especies éstos están pegados al ápice y también pegados a la parte superior del pistiloide; estas flores abren por aberturas laterales entre los pétalos. Debido a este carácter, estas especies han sido agrupadas en el subgénero *Chamaedorea*. La mayoría de especies de

este subgénero tienen su contraparte en el subgénero *Chamaedoreopsis*, caracterizado por los pétalos libres en las flores masculinas. En la mayoría de los casos las especies de cada par se presentan juntas, y algunas de ellas son notablemente similares entre sí, esto es sólido para creer que son verdaderamente especies distintas y no necesariamente representan una variación en el grado de separación de los pétalos. Ejemplos de estos pares de especies incluyen los siguientes: *C. amabilis*-*C. sullivaniorum*, *C. palmeriana*-*C. pumila*, *C. parvifolia*-*C. pittiri*, *C. pinnatifrons*-*C. oblongata*, *C. glaucifolia*-*C. plumosa*, *C. geonomiformis*-*C. rigida*, *C. graminifolia*-*C. seifrizii*, *C. liebmanii*-*C. whitelockiana*, y *C. rojasiana*-*C. dammeriana*. Solo unas pocas especies con pétalos juntos no tienen su contraparte con pétalos libres, este grupo incluye *C. warscewiczii* y dos de las más distintivas especies en el género, *C. elatior* con tallo trepador y *C. klotzchiana* con folíolos agrupados (Henderson *et al.*, 1995)

Otra marcada característica del género es que muchas especies son solitarias. En otros grandes géneros de palmas de América de sotobosque por ejemplo *Geonoma* y *Bactris* casi todas las especies son de tallos agrupados (Henderson *et al.*, 1995).

### 2.3. Distribución geográfica de las especies del género.

Un gran número de especies del género se concentran en el área montañosa del sureste de México y la porción adyacente de Guatemala, una concentración secundaria ocurre en las montañas de Costa Rica y Panamá (Hodel, 1992a).

Guatemala y México con cerca de 40 especies cada uno, constituyen un centro de diversidad relevante, aunque algunas son compartidas entre ambas. México por un lado, es largo y diverso y en algunas áreas no se ha realizado aún un buen trabajo florístico. La costa oeste del Golfo de México es particularmente rica en especies. La especie *Chamaedorea radicalis* caracterizada por su resistencia al frío se presenta en la porción norte, en el estado de Tamaulipas por encima del Trópico de Cáncer. Más al sur en Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Tabasco se encuentra el centro de *Chamaedorea* en México. Aquí se encuentran los endemismos de México. *C. alternans*, *C. cataractarum*, *C. glaucifolia*, *C. hooperiana* y *C. klotzschiana*, otras endémicas del área incluyen *C. oreophila*, *C. queroana*, *C. schiedeana* y las de hojas bifidas *C. metallica*, *C. rigida* y *C. stolonifera* (Hodel, 1992).

Otras especies presentes en el área se extienden ampliamente en Guatemala y en algunos casos dentro de Belice, Honduras y Nicaragua (*C. neurochlamys*, *C. oblongata*, *C. sartorii* y *C. ernesti-augustii*). Otra como *C. tenella* es conocida para Veracruz y Chiapas en México y en el sureste de Costa Rica (Hodel, 1992a).

Dentro del género *Chamaedorea* las especies presentan un alto rango de variación en términos de su distribución geográfica. Se han reportado especies, como *Chamaedorea pinnatifrons* que se encuentra prácticamente en todo el rango de distribución del género con excepción de Belice. En el otro extremo, se encuentra un gran número de especies endémicas (restringidas a un solo país) (Cuadro 2).

Cuadro 2.- Número de especies endémicas reportadas para cada país.

| PAISES     | ENDESMISMO DEL GENERO<br>CHAMAEDOREA |
|------------|--------------------------------------|
| México     | 19                                   |
| Costa Rica | 10                                   |
| Guatemala  | 8                                    |
| Panamá     | 5                                    |
| Perú       | 2                                    |
| Honduras   | 1                                    |
| Colombia   | 1                                    |
| TOTAL      | 46                                   |

El subgénero *Collinia* circunscribe una sola especie, *C. elegans* que descrita para México principalmente en Chiapas, Oaxaca y Veracruz, además con reportes en los estados de Hidalgo, Puebla, San Luis Potosí y Tabasco; *C. elegans* es también descrita para Guatemala y Belice.

Las especies del subgénero *Eleutheropetalum* se distribuyen en la región norte de Centro América (Belice, Guatemala, Honduras) y sureste de México, siendo *C. ernesti-augustii* la especie que cubre todo el rango de distribución del subgénero. La especie que le sigue en amplitud de distribución es *C. sartorii* con distribución en México y Honduras, para *C. metallica* y *C. stolonifera* su distribución se limita a México teniendo además que

ambas especies difieren en su distribución, *C. metallica* ha sido reportada para Veracruz y Oaxaca mientras que *C. stolonifera* sólo se ha reportado para Chiapas.

El subgénero *Morenia* se distribuye en cinco países de América del Sur (Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Bolivia) en los cuales solo *C. linearis* está presente en todos ellos, mientras que las otras dos especies del subgénero se reportan como endémicas, *C. latisecta* para Colombia y *C. smithii* para Perú .

Dentro del subgénero *Chamaedorea* se encuentra la especie con el más amplio rango de distribución del género: *C. pinnatifrons*, abarcando todos los países de distribución excepto Belice, además que el patrón de distribución del subgénero representa muy claramente los dos centros de diversidad propuestos por Hodel (1992). Así, la región adyacente de México, Guatemala, Belice e inclusive Honduras presenta una alta concentración de especies, una situación semejante ocurre en la región de Costa Rica, Panamá y Colombia; ambas regiones se encuentran marcadamente separadas por la contrastante presencia de tan solo *C. pinnatifrons* en la región de Nicaragua y El Salvador. Entre los dos centros de diversidad sólo se encuentran compartidas cuatro especies incluyendo *C. pinnatifrons* que se encuentra uniformemente distribuida en los países que conforman cada región, situación diferente a las especies compartidas (*C. geominiformis*, *C. simplex* y *C. graminifolia*) otras que están representadas en la región norte en la casi totalidad de países que la conforman mientras que para el centro de diversidad del sur tan solo se presentan en un país. Por último, se presenta la situación de *C. tenella* que en ambas regiones está pobremente representada, tan solo México y Costa Rica en cada una de las regiones distinguidas.

Otro aspecto a resaltar es la presencia de once (42.3 %) endemismos de los cuales siete pertenecen a la región del norte, particularmente México con cinco especies endémicas y Guatemala con dos especies, mientras que los endemismos de la región sur se concentran en Costa Rica con cuatro especies.

La distribución del subgénero *Chamaedoreopsis* es marcadamente Centroamericana y mexicana con su presencia en América del Sur tan solo por sus reportes en Ecuador y Colombia. En este caso, los patrones de distribución son muy variados, primero, se

corroborar la hipótesis de dos centros de diversidad propuestos por Hodel (1992), por los altos números de especies de este subgénero presentes en estos centros. Además, se observa solapamiento entre las dos regiones en la parte central por la presencia de *C. woodsoniana* y *C. stricta*. El elemento endémico es más frecuente en el centro de diversidad norte (México y Guatemala).

Dos especies integran el subgénero *Moreniella*, ambas especies son endémicas para México; *C. radicalis* en los estados de Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León y *C. microspadix* se distribuye en Hidalgo y San Luis Potosí que corresponde a la porción sureña de esta área de distribución.

El subgénero *Moreniopsis* se distribuye en América del Sur, en el límite sureño de la distribución global del género, es decir en Perú, Brasil, Colombia, Ecuador y Bolivia. Perú y Brasil presentan las dos especies del subgénero, Colombia y Ecuador solo a *C. pauciflora* y en Bolivia se reporta únicamente a *C. angusticecta*.

Las especies del subgénero *Stephanostachis* se distribuyen a lo largo de nueve países que incluyen México, todos los países de América Central y Colombia.

En particular, las cinco especies descritas para México se distribuyen en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz. *C. alternans* es la especie con la distribución más restringida ya que se ha reportado únicamente para el estado de Veracruz. *C. oreophila* se distribuye en Veracruz y Oaxaca, mientras que las otras especies se distribuyen en tres estados con diferentes combinaciones. Esto es, *C. tepejilote* en Chiapas, Veracruz y Tabasco, *C. arenbergiana* en Chiapas, Veracruz y Oaxaca, y *C. cataractarum* en Chiapas, Oaxaca y Tabasco.

*Chamaedorea tepejilote* y *C. arenbergiana* se distribuyen en ocho de los catorce países en los que se distribuye el género.

#### 2.4. Riqueza de especies.

Las especies del género *Chamaedorea* se distribuyen en catorce países del Continente Americano (Fig. 1). México cuenta con el mayor número de especies reportadas con 44 (21%) de las 96 especies inicialmente descritas por Hodel (1992a), seguida de

Guatemala (35 spp.; 17%), Costa Rica (33 spp; 16%) y Panamá (26 spp.; 13%). De acuerdo con Hodel (1992), dos posibles centros de diversificación del género *Chamaedorea* podrían estar concentrados en los límites políticos entre México y Guatemala por un lado, y por el otro, Costa Rica y Panamá.

Los países que corresponden al límite sur de la distribución de las especies son las que presentan los números más bajos como Brasil y Bolivia (sólo tres especies), Ecuador (cuatro especies), Perú (cinco especies) y Venezuela (sólo una especie).

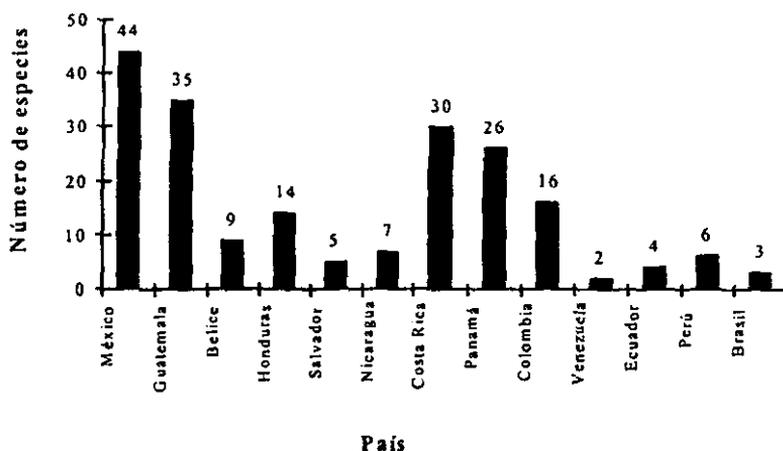


Figura 1.- Número de especies reportadas para cada país según Hodel (1992)

Considerando la información sobre la distribución geográfica de las especies del género *Chamaedorea* se desarrolló un análisis para describir las relaciones que guardan los países en los que se distribuye el género, en cuanto a la presencia y ausencia de especies. El resultado de este análisis se resume en un dendograma de similitud (Fig. 2), en el cual se observa que los países con reportes de especies del género *Chamaedorea* se dividen en dos grandes grupos. Por un lado, resultan más similares México, Guatemala, Belice y Honduras, y por el otro, los países de América del Sur y el resto de los países de Centroamérica. Panamá y Costa Rica a su vez, forman un rama y Ecuador, Perú y Colombia otra.

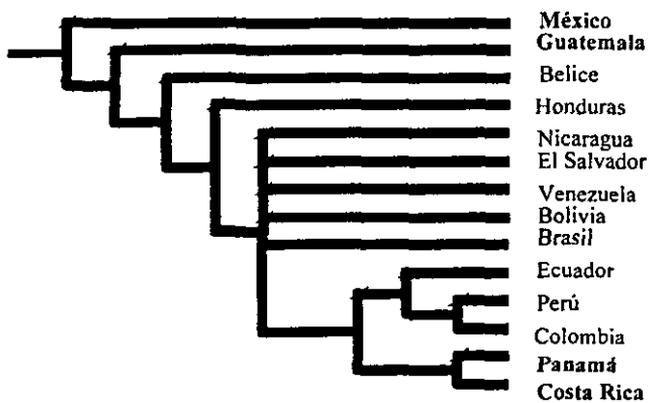


Figura 2.- Dendrograma desarrollado a partir de la presencia y ausencia de especies del género *Chamaedorea*, que muestra a los países agrupados por la similitud de especies reportadas para cada uno de ellos

### 3.- RIQUEZA DE ESPECIES DEL GÉNERO *CHAMAEDOREA* EN MÉXICO.

#### 3.1. RESUMEN

Considerando la gran importancia de la información acumulada en los herbarios para estudios biogeográficos y con el objeto de establecer la riqueza y distribución de las especies del género *Chamaedorea* presentes en México, se estructuró una base de datos con información de colecciones nacionales e internacionales. Se incorporaron datos de los ejemplares de *Chamaedorea* depositados en los herbarios del Instituto de Biología UNAM (MEXU); Instituto de Ecología, Jalapa (XAL) y New York Botanical Garden (NY). Asimismo, se consultó la literatura especializada sobre palmas. Los campos se estructuraron con base en el *Instructivo para la conformación de bases de datos compatibles con el Sistema de Información sobre Biodiversidad*. Los ejemplares que no contaron con coordenadas geográficas fueron referenciados en mapas topográficos escala 1:250,000 (INEGI 1982). Se descartó la información poco confiable y la que no permitió la georeferencia de las localidades.

La base de datos de los especímenes del género *Chamaedorea* se conformó por 441 ejemplares de 39 especies colectados en 20 estados. La región que presentó mayor diversidad de especies fue la del sureste con 32. Chiapas fue el estado más diverso con 23 especies. La región de la Costa del Golfo de México, registró 18 especies. En esta zona, el estado de Veracruz reportó 17 especies. La región de la Península de Yucatán registró 4 especies (para Quintana Roo se reportan estas cuatro mientras Yucatán y Campeche solo una) y la región del Pacífico (Guerrero, Colima, Jalisco, Michoacán, Sinaloa, Nayarit, Durango y Morelos) reportó 5 especies.

### 3.2. INTRODUCCIÓN

En el mundo existen aproximadamente 200 géneros y un número superior a las 2000 especies de palmas (Uhl y Dransfield, 1987; Tomlinson, 1990). La familia tiene una distribución pantropical y en términos generales los géneros son endémicos a áreas continentales mayores. Sesenta y siete géneros y 550 especies se presentan naturalmente en el Continente Americano. Los géneros más grandes son *Chamaedorea*, *Bactris* y *Geonoma* que juntas constituyen un tercio de todas las palmas del mundo. La mayoría, pero no todas ocurren dentro de los trópicos, el área comprendida entre el Trópico de Cáncer (23° 27' N) y el Trópico de Capricornio (23° 27' S) (Henderson *et al.* 1995).

Todas las palmas de América son generalmente confinadas (o más diversificadas) en una de las siete regiones mayores: la región Mexicana, la región Centroamericana, la región Caribeña, la región Amazónica, la región Andina, la región central Brasileña y la región Atlántica de Bosques Costeros (Henderson *et al.* 1995).

El género *Chamaedorea* es endémico para el Continente Americano y está integrado por cerca de 100 especies distribuidas desde el sur de San Luis Potosí y Tamaulipas en México hasta Perú y Brasil. Hodel (1992) reconoce dos centros de diversidad para el género, uno ubicado en el límite de Panamá y Costa Rica y otro entre Guatemala y México en la región norte, constituyendo este último un centro de diversidad relevante por la presencia de cerca de 40 especies en cada uno de los países, aunque algunas son compartidas entre ambos.

México por su lado es grande y diverso y en algunas áreas no se ha realizado aún un buen trabajo florístico. Diferentes factores han influido en la conformación de la vegetación de México: su posición geográfica, la orogenia y el vulcanismo, las emersiones e inmersiones, las fluctuaciones climáticas del Terciario y las glaciaciones, así como las migraciones que en diferentes tiempos y direcciones se han presentado. Otro aspecto que también contribuyó en gran medida a diversificar la flora y la vegetación del país ha sido el desarrollo del elemento endémico en la flora y en la vegetación.

México ha sido un escenario activo de especiación para diversos taxa que quizá pudieron haberse originado en otros lugares. El Eje Volcánico Transversal de México, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre de Chiapas son tres de las áreas que pueden ser

consideradas principales centros de endemismo para varios grupos. La dispersa distribución de los centros de endemismo de varios grupos taxonómicos sugiere que la compleja historia geológica de México ha sido una de las principales fuerzas evolutivas (Ramamoorthy *et al.*, 1993).

Considerando a México como un centro relevante de diversidad biológica y tomando al género *Chamaedorea* como un elemento representativo de esta. Con la presente revisión de herbario se espera obtener la riqueza y distribución de especies, así como la detección de localidades geográficas que requieren de un proceso de colecta más intenso.

Los patrones definidos en este capítulo de la tesis son principalmente basados en clasificaciones bióticas que toman en cuenta la composición taxonómica de las áreas geográficas y la agrupación de éstas con base en las especies que comparten entre sí, sin pretender postular ni probar hipótesis acerca de las causas históricas que pudieron dar origen a estos.

### 3.3. OBJETIVOS

El objetivo de este capítulo de la tesis, es el establecer el número y distribución de especies del género *Chamaedorea* presentes en México y con ello la descripción de los patrones regionales y locales de distribución de las especies.

### 3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron los ejemplares de las colecciones de los herbarios del Instituto de Biología, UNAM (MEXU), del Instituto de Ecología A. C., Jalapa (XAL) y el New York Botanical Garden (NY); revisándose los ejemplares de las especies del género *Chamaedorea* colectados en México. En el estudio se asumió que las identificaciones eran las correctas y únicamente se descartaron ejemplares con información incompleta; además, se revisaron las sinonimias reportadas en la literatura. La información contenida en las etiquetas curatoriales fue capturada y analizada en una base de datos la cual fue estructurada considerando el esquema propuesto por CONABIO en el *Instructivo para la conformación de bases de datos compatibles con el Sistema de Información sobre Biodiversidad*. Los ejemplares que poseían la descripción de la localidad pero que carecían de coordenadas

geográficas fueron georeferenciados en mapas topográficos a escala 1: 250 000 (INEGI 1982) esto con el objeto de generar una base de datos más completa y consistente.

En el contexto biogeográfico contemplado en este capítulo de la tesis y empleando la distribución estatal de distribución de las especies. La información de la base de datos fue analizada en términos de los rangos de distribución de cada una de las especies reportadas, así como también por la riqueza de especies de cada una de las entidades federativas que presentaron reportes de las especies del género.

Para analizar la similitud específica entre los estados que presentaron colectas, se obtuvieron los índices de similitud de Driver y Kroeber y el de Jaccard así como el de Simpson (Janson y Vegelius, 1981; Hubálek, 1982). Es importante resaltar que para el análisis de similitud no se consideraron las entidades federativas que reportaron solo una especie colectada dentro de sus límites políticos. Las fórmulas para la obtención de estos índices son:

$$\text{Driver y Kroeber} = 100(C)/[(N1)(N2)]^{1/2}$$

$$\text{Jaccard} = 100 (C)/ N1+N2-C$$

$$\text{Simpson} = 100(C)/N2$$

Donde: C = número de especies en común (compartidas)

N1 = número de especies del estado más diverso

N2 = número de especies del estado menos diverso

### 3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La base de datos de los especímenes del género *Chamaedorea* se conformó por 441 ejemplares de 39 especies y 14 registros indeterminados (Cuadro 3, Figura 3 a) colectados en 20 estados de la república (Fig. 3 b). Este número de especies contrasta con la revisión de Hodel (1992) quien registra un total de 45 especies en México. Una posible explicación a esto podría ser la falta de colectas y el depósito de estas en los herbarios revisados, así como también por que el registro de especies nuevas no necesariamente se ha realizado en los herbarios a los que se tuvo acceso, esto a pesar de que MEXU es el herbario más importante de México.

Cuadro 3.- Lista de las especies del género *Chamaedorea* reportadas en los herbarios revisados y el número de registros para cada especie.

|              | Especie                 | Número total<br>de registros |
|--------------|-------------------------|------------------------------|
| 1            | <i>aguilariana</i>      | 1                            |
| 2            | <i>alternans</i>        | 2                            |
| 3            | <i>arenbergiana</i>     | 2                            |
| 4            | <i>cataractarum</i>     | 2                            |
| 5            | <i>concolor</i>         | 43                           |
| 6            | <i>elatior</i>          | 32                           |
| 7            | <i>elegans</i>          | 37                           |
| 8            | <i>ernesti-augustii</i> | 48                           |
| 9            | <i>erumpens</i>         | 2                            |
| 10           | <i>geomomiformis</i>    | 1                            |
| 11           | <i>glaucifolia</i>      | 2                            |
| 12           | <i>graminifolia</i>     | 1                            |
| 13           | <i>humilis</i>          | 1                            |
| 14           | <i>karwinskyana</i>     | 2                            |
| 15           | <i>klotzschiana</i>     | 2                            |
| 16           | <i>lepidota</i>         | 7                            |
| 17           | <i>liebmannii</i>       | 4                            |
| 18           | <i>metallica</i>        | 2                            |
| 19           | <i>neurochlamys</i>     | 5                            |
| 20           | <i>nubium</i>           | 9                            |
| 21           | <i>oblongata</i>        | 57                           |
| 22           | <i>oreophila</i>        | 2                            |
| 23           | <i>pinnatifrons</i>     | 3                            |
| 24           | <i>pochulensis</i>      | 10                           |
| 25           | <i>queroana</i>         | 1                            |
| 26           | <i>radicalis</i>        | 12                           |
| 27           | <i>rigida</i>           | 6                            |
| 28           | <i>rojasiana</i>        | 4                            |
| 29           | <i>sartorii</i>         | 18                           |
| 30           | <i>schiedeana</i>       | 32                           |
| 31           | <i>seifrizii</i>        | 12                           |
| 32           | <i>simplex</i>          | 3                            |
| 33           | <i>stolonifera</i>      | 2                            |
| 34           | <i>tenella</i>          | 3                            |
| 35           | <i>tenerrima</i>        | 1                            |
| 36           | <i>tepejilote</i>       | 51                           |
| 37           | <i>tuerckheimii</i>     | 1                            |
| 38           | <i>wendlandiana</i>     | 1                            |
| 39           | <i>woodsoniana</i>      | 3                            |
| 40           | <i>sp</i>               | 14                           |
| <b>Total</b> | <b>39</b>               | <b>441</b>                   |

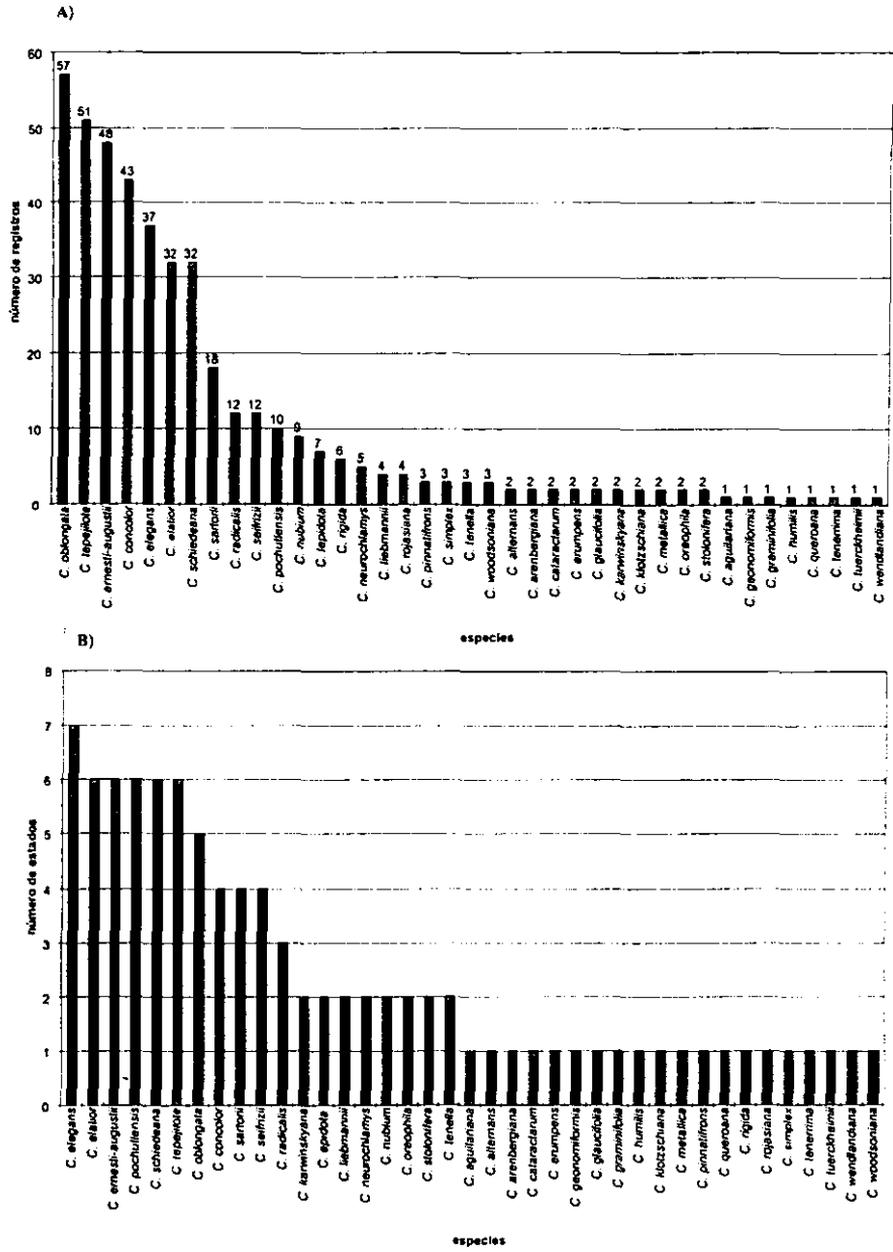


Figura 3.- Especies del género *Chamaedorea* colectadas en México, se muestra a) el número de colectas para cada una de ella y b) el número de estados en los que son reportadas.

Con el desarrollo de la revisión también se reconoce que el tratamiento taxonómico no se ha realizado adecuadamente en las colecciones revisadas ya que dentro de los ejemplares de herbario revisados se detectaron varios casos de sinonimias o errores en la determinación de las especies. Por ejemplo, *C. aguilariana* y *C. concolor* son reconocidas por Hodel (1992) como *C. pinnatifrons*. Otros casos se mencionan en el cuadro (4):

**Cuadro 4.-** Se muestra la diferencia de definición de especies entre las reportadas en los herbarios y los nombres dados por Hodel (1992)

| ESPECIES REPORTADAS EN LOS HERBARIOS | NOMBRE DADO             |
|--------------------------------------|-------------------------|
| <i>C. aguilariana</i>                | <i>C. pinnatifrons</i>  |
| <i>C. concolor</i>                   | <i>C. pinnatifrons</i>  |
| <i>C. erumpens</i>                   | <i>C. seifrizii</i>     |
| <i>C. humilis</i>                    | <i>C. geonomiformis</i> |
| <i>C. karwinskiana</i>               | <i>C. pochutlensis</i>  |
| <i>C. lepidota</i>                   | <i>C. liebmannii</i>    |
| <i>C. wendlandiana</i>               | <i>C. tepejilote</i>    |

Las coordenadas geográficas de 112 registros (25.4% de las colectas) no fueron proporcionadas por los colectores o no pudieron ser obtenidas de las cartas topográficas a partir de las descripciones de las localidades. De 31 especies con registros referenciados geográficamente, 172 (39% del total de las colectas) correspondieron a sitios diferentes, lo que significa que la mayoría de los sitios fueron colectados repetidamente para especies distintas.

Los patrones de colecta mostrados indican que en 136 sitios de colecta (61.8%) fue colectada una especie por sitio, mientras que el resto (84 sitios) fueron compartidos por dos hasta seis especies.

Para efecto del análisis de la información contenida en la base de datos, las colectas se agruparon por entidad federativa y éstas por la región que ocupan. Las regiones consideradas son: Costa del Golfo de México en la que se incluyen los estados de Veracruz, Puebla, Tabasco y Tamaulipas, en esta región también se incluyeron los estados de Hidalgo, San Luis Potosí y Querétaro. Una segunda región se denominó Sureste en la que se incluyen colectas para los estados de Chiapas y Oaxaca. La Península de Yucatán es

considerada como otra región compuesta por los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Finalmente las colectas en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Sinaloa, Nayarit y Durango son agrupadas en la región nombrada Pacífico (Cuadro 5).

**Cuadro 5 - Número de ejemplares y especies registradas por región y entidad federativa del género *Chamaedorea* en México**

| Estado                           | Número de especies | % del total | No de colectas | % del total |
|----------------------------------|--------------------|-------------|----------------|-------------|
| <b>Costa del Golfo de México</b> |                    |             |                |             |
| Veracruz                         | 17                 | 43.5        | 204            | 46.2        |
| Puebla                           | 8                  | 20.5        | 22             | 5.0         |
| Tabasco                          | 5                  | 12.8        | 6              | 1.3         |
| Hidalgo                          | 3                  | 7.6         | 5              | 1.1         |
| Tamaulipas                       | 1                  | 2.5         | 10             | 2.2         |
| San Luis Potosí                  | 1                  | 2.5         | 2              | 0.4         |
| Querétaro                        | 1                  | 2.5         | 4              | 0.9         |
| <b>Sureste</b>                   |                    |             |                |             |
| Chiapas                          | 23                 | 58.9        | 88             | 20.0        |
| Oaxaca                           | 17                 | 43.5        | 71             | 16.1        |
| <b>Península de Yucatán</b>      |                    |             |                |             |
| Quintana Roo                     | 4                  | 10.2        | 8              | 1.8         |
| Yucatán                          | 1                  | 2.5         | 4              | 0.9         |
| Campeche                         | 1                  | 2.5         | 3              | 0.6         |
| <b>Pacífico</b>                  |                    |             |                |             |
| Colima                           | 3                  | 7.6         | 3              | 0.6         |
| Guerrero                         | 2                  | 5.1         | 2              | 0.4         |
| Jalisco                          | 1                  | 2.5         | 2              | 0.4         |
| Michoacán                        | 1                  | 2.5         | 1              | 0.2         |
| Morelos                          | 1                  | 2.5         | 1              | 0.2         |
| Sinaloa                          | 1                  | 2.5         | 1              | 0.2         |
| Nayarit                          | 1                  | 2.5         | 1              | 0.2         |
| Durango                          | 1                  | 2.5         | 1              | 0.2         |
| <b>Total</b>                     | <b>39</b>          |             | <b>441</b>     | <b>100</b>  |

Los análisis muestra que los estados con mayor riqueza de especies, y en los que se ha llevado a cabo una mayor intensidad de colecta (82.5% de los ejemplares depositados en los herbarios consultados) son Chiapas, Veracruz y Oaxaca, estados que ocupan una región orográficamente heterogénea y que concentra a la mayoría de las especies del género.

Chiapas es el estado con mayor riqueza de especies del género *Chamaedorea* en México a pesar del menor número de colectas que registra en comparación con los estados de Veracruz y Oaxaca. En contraste, la región de la Península de Yucatán y la del Pacífico (estados de Guerrero, Colima, Michoacán, Jalisco y Nayarit) contiene el menor número de especies. Sin embargo, es posible que la pobreza en especies se deba a que la intensidad de colecta ha sido baja (menos del 2% del total de los ejemplares).

En relación con la distribución de las especies colectadas en los estados, se distinguieron tres grupos: a) especies con distribución amplia (cinco o más estados, 17.9% del total de las especies), b) especies con distribución intermedia (dos a cuatro estados, 30.8% del total de especies) y c) especies con distribución restringida (un solo estado, 51.3% del total de especies) (Cuadro 6).

Los cuadros 6 a-c muestran la distribución geográfica de las especies con cuatro o más colectas registradas en los herbarios y se observa el ámbito y el grado de sobreposición de la distribución entre las especies. Las especies que cumplen este criterio y tienen ámbito de distribución restringido a sólo un estado que no se comparten entre sí son *C. rigida* (solo ha sido colectada en Oaxaca) y *C. rojasiana* (colectada en Chiapas).

Otras especies de distribución intermedia, como *C. liebmannii* y *C. nubium* (colectadas en dos a cuatro estados), sobreponen en general su ámbito de distribución en algunos estados (*C. concolor* y *C. sartorii*) y en otros presentan nula sobreposición (como *C. sartorii* que se distribuye en el Sureste y Veracruz y *C. seifrizii* que en general se distribuye en la Península de Yucatán, cada una colectada en cuatro entidades federativas).

Las especies con distribución amplia como *C. elegans* y *C. schiedeana* también sobreponen su distribuciones la mayor parte de los estados en que se han colectado. La diferencia más notoria es *C. pochutlensis*, que se distribuye principalmente en la zona del Pacífico. Las diferencias en los ámbitos de distribución de las especies sugieren diferencias en sus atributos ecológicos y funcionales.

La distribución de las especies del género *Chamaedorea* en las regiones definidas para el estudio mostró que la región del sureste, caracterizada por una gran heterogeneidad ambiental, alberga una gran variedad de especies del género, incluidas especies muy

Cuadro 6.- Distribución geográfica de algunas especies de *Chamaedorea* en México según datos de los ejemplares depositados en los herbarios MEXU, XAL y NY.

a) Distribución restringida (1 estado)

| Especie          | Chiapas | Oaxaca |
|------------------|---------|--------|
| <i>rigida</i>    |         | 100.0  |
| <i>rojasiana</i> | 100.0   |        |

b) Distribución intermedia (2 a 4 estados)

| Especie             | Colima | Chiapas | Guerrero | Hidalgo | Oaxaca | Puebla | Querétaro | Q. Roo | Tamaulipas | Veracruz | Yucatán |
|---------------------|--------|---------|----------|---------|--------|--------|-----------|--------|------------|----------|---------|
| <i>liebmannii</i>   |        | 25.0    |          |         | 75.0   |        |           |        |            |          |         |
| <i>neurochlamys</i> |        | 80.0    |          |         |        |        |           | 20.0   |            |          |         |
| <i>lepidota</i>     |        | 28.6    |          |         |        |        |           |        |            | 71.4     |         |
| <i>nubium</i>       |        | 44.4    |          |         | 55.6   |        |           |        |            |          |         |
| <i>radicalis</i>    |        | 8.3     |          | 8.3     |        |        |           |        | 83.3       |          |         |
| <i>seifrizii</i>    | 25.0   | 8.3     |          |         |        |        |           | 33.3   |            |          | 33.3    |
| <i>sartorii</i>     |        |         |          |         | 47.1   | 11.8   | 23.5      |        |            | 17.6     |         |
| <i>concolor</i>     |        | 16.3    |          |         | 11.6   | 2.3    |           |        |            | 69.8     |         |

c) Distribución amplia (5 a 7 estados)

| Especie                 | Colima | Chiapas | Durango | Guerrero | Hidalgo | Jalisco | Michoacán | Nayarit | Oaxaca | Puebla | SLP | Sinaloa | Tamaulipas | Veracruz |
|-------------------------|--------|---------|---------|----------|---------|---------|-----------|---------|--------|--------|-----|---------|------------|----------|
| <i>pochutlensis</i>     | 10.0   |         | 10.0    | 10.0     |         |         | 20.0      | 10.0    | 40.0   |        |     |         |            |          |
| <i>elator</i>           | 3.2    | 9.7     |         |          |         |         |           |         | 22.6   | 3.2    |     |         |            | 58.1     |
| <i>schiedeana</i>       |        | 6.3     |         |          | 6.3     |         |           |         | 15.6   | 15.6   |     |         | 3.1        | 53.1     |
| <i>elegans</i>          |        | 24.3    |         |          | 5.4     |         |           |         | 10.8   | 10.8   |     | 2.7     | 2.7        | 43.2     |
| <i>ernesti-augustii</i> |        | 25.0    |         |          |         |         |           |         | 2.1    | 2.1    | 2.1 |         | 4.2        | 64.6     |
| <i>tepejilote</i>       | 2.0    | 15.7    |         |          |         |         |           |         | 11.8   | 2.0    |     |         | 2.0        | 66.7     |
| <i>oblongata</i>        |        | 12.3    |         |          |         |         |           |         | 14.0   | 8.8    |     |         | 1.8        | 63.2     |

Los números indican los porcentajes de las colectas, con el objeto de ubicar los estados en que cada especie ha sido mayormente colectada

restringidas en su distribución geográfica, como *C. geonomiformis*, *C. glaucifolia*, *C. humilis*, *C. pinnatifrons*, *C. queroana*, *C. rigida*, *C. rojasiana*, *C. simplex*, *C. stolonifera*, *C. tenerrima* y *C. wendlandiana*, junto con especies con amplia distribución como *C. elegans*, *C. oblongata*, *C. concolor*, *C. ernesti-augustii* y *C. elatior*.

Esto corrobora la existencia de un centro de diversidad en el sureste de México (Chiapas principalmente), la cual es marcadamente más diversa a las otras tres regiones definidas. La segunda región más diversa es la del Golfo de México en la que destaca Veracruz con el reporte de diecisiete especies, en esta región es importante mencionar además la presencia de *C. radicalis* que cubre el límite más norteño del género. La región del Pacífico caracterizada por el endemismo de *C. pochutlensis*, y el caso excepcional de la península de Yucatán en la que se localiza *C. seifrizii* son las regiones menos diversas.

La región del Golfo de México también se caracteriza por albergar una gran riqueza de especies, siendo *C. alternans*, *C. klotzschiana* y *C. metallica*, las especies que están restringidas a un estado compartiendo con la región del sureste la mayor parte de las especies de distribución amplia.

Por otro lado, existe una distinción muy marcada entre las especies localizadas en la Península de Yucatán en relación con las otras regiones, ya que las especies que se registran están muy restringidas a esta zona (especialmente *C. erumpens* y *C. graminifolia*). En esta región, *C. seifrizii* se distingue por tener el rango geográfico más amplio (registrada en los tres estados). Por su parte, en la región del Pacífico *C. pochutlensis* es la especie más representativa geográficamente.

Existen ejemplares colectados en los estados de Durango, Sinaloa y Nayarit que no corresponden con la distribución geográfica del género en México, y muy probablemente estos ejemplares provienen de palmas que fueron introducidas a estos estados por lo que son excluidos de estos análisis.

En relación con la distribución de las especies registradas en la base de datos, al igual que en el caso del número de especies por estado, es muy posible que estos datos presenten un sesgo por la heterogeneidad espacial y la intensidad con la que se ha colectado cada especie. En este sentido, las especies con distribución amplia tienen mayor

representatividad en los herbarios. Sin embargo, en algunos casos es posible que la cantidad reducida de ejemplares colectados de las especies del grupo de distribución restringida se deba a su rareza en un nivel geográfico.

Los análisis de similitud obtenidos con los estimadores de Driver y Kroeber, Jaccard y Simpson, mostraron patrones muy similares en los tres casos (Cuadro 7). Los valores más altos se obtuvieron cuando se compararon los estados de Tabasco, Puebla y Oaxaca con Veracruz. Los análisis también mostraron que Chiapas fue la entidad que compartió especies con el resto de estados considerados, no así el resto de entidades, en los que no existe relación con al menos otro estado, por ejemplo Oaxaca considerado más diverso después de Chiapas no comparte especies con Quintana Roo y este solo comparte especies con Chiapas.

El análisis también permite observar como los estados localizados en las distintas regiones son más similares entre ellos que con respecto a otras regiones; por ejemplo, Colima, Guerrero y Oaxaca que se localizan en el Pacífico, son más similares entre ellas que con otros estados, esto también se observa en los estados de Veracruz, Tabasco, Puebla e incluso Hidalgo, que pertenecen a la región del Golfo de México. Por su parte, Quintana Roo ubicado en la región de la Península de Yucatán se muestra independiente. Las tres regiones consideradas independientemente son más similares cuando se comparan con los estados de Oaxaca y Chiapas considerados centros de diversidad del género *Chamaedorea*.

Finalmente el desarrollo de esta parte del trabajo, permitió valorar la gran importancia que tiene la información contenida en los herbarios. Para este estudio biogeográfico permitió la ubicación de localidades de importancia por la presencia de especies así como el determinar especies encontradas en el campo, además de dar una visión global de la riqueza de especies en México.



## 4.- Biogeografía del género *Chamaedorea* en la región de Los Tuxtlas Veracruz, México.

### 4.1. RESUMEN

Con el objeto de describir los patrones de distribución de las especies del género *Chamaedorea* presentes en la región de los Tuxtlas, Veracruz, se realizaron muestreos procurando abarcar diferencias importantes del paisaje (por ejemplo, diferentes altitudes, tipos de suelos y condiciones topográficas). El muestreo se llevó a cabo a través de censos rápidos. Los censos se realizaron estableciendo parcelas de muestreo de 50 m x 2 m en las que se registraron a todas las palmas de cada especie del género *Chamaedorea* presentes, incluyendo plántulas e individuos de mayor talla. En cada punto de muestreo se establecieron cuando menos tres parcelas. En esta región se censó una superficie total de 0.34 ha, distribuidas en cinco localidades, a lo largo de un rango de altitud que cubrió, prácticamente, el encontrado en toda la región de Los Tuxtlas. Se cubrió este ámbito altitudinal en los dos macizos volcánicos principales (sierra de Santa Marta y Volcán San Martín Tuxtla) que componen la sierra montañosa de Los Tuxtlas, encontrándose en total trece especies. Con los datos recabados son apreciables al menos dos patrones de distribución: i) las especies con amplia distribución, como es notablemente el caso de *Chamaedorea concolor*, y ii) especies con una reducida distribución, siendo *C. tepajilote* y *C. tuerckheimii* los ejemplos extremos.

## 4.2. INTRODUCCIÓN

México quedan pocos lugares donde aún exista uno de los sistemas naturales de mayor diversidad biológica: la selva húmeda. Los 2 millones de hectáreas de selva de las zonas cálida húmeda de México que actualmente se conservan (Toledo *et al.*, 1992), se distribuyen en las zonas montañosas localizadas en la región Lacandona, El Ocote, El Soconusco, Los Chimalapas, El Uxpanapa y Los Tuxtlas, en los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz (Ramírez y Velázquez, 1993).

En la región natural de Los Tuxtlas se mantienen todavía, aunque discontinuas, unas 30 mil hectáreas de selvas y bosques tropicales, la mayor parte de ellos en la Sierra de Santa Marta (26 mil hectáreas). Esta región es depositaria de una importante diversidad biológica por la amplitud de su gradiente altitudinal (desde el nivel del mar hasta los 1750 m.s.n.m.) además de una gama de condiciones climáticas y de suelos que favorecen la diversidad de flora y fauna (Ramírez y Velázquez, 1993).

La Sierra de Los Tuxtlas, se compone de una serie de montañas de origen volcánico, relativamente restringidas geográficamente, localizadas aproximadamente entre los 18°10' y 18° 45' de latitud norte y los 94° 42' y 95° 27' de longitud oeste de orientación diagonal NW-SE. Las montañas son una densa aglomeración de cráteres pequeños, los más conspicuos de éstos son el Volcán San Martín (con una altura máxima de 1780 m.s.n.m.), el de Santa Marta (1660 m.s.n.m.) y San Martín Pajapan (1245 m.s.n.m.). El macizo montañoso se encuentra partido en dos porciones, una al noroeste, constituida por el volcán San Martín y otra hacia el sureste llamada sierra de Santa Marta, separadas por una depresión en la que se asienta el lago de Catemaco, uno de los de mayor extensión en el país (Martín del Pozzo, 1997).

A la heterogeneidad ecológica impuesta por las características descritas (clima, altitud, aislamiento, complejidad topográfica), se suma su historia geológica, marcada por un intenso vulcanismo como la gran emergencia en el Terciario sobre la que se depositó la copiosa lava del Pleistoceno, la cual a su vez sucedió a las últimas inundaciones marinas. El historial geológico culmina con la actividad volcánica más reciente, llegando a las

erupciones del San Martín en 1664, 1793, y las fumarolas del mismo volcán en 1829 (Martín del Pozzo 1997).

Para propósitos de conservación, debe reconocerse que la persistencia de una especie en una localidad está en gran medida determinada por factores ecológicos que modulan la densidad de las poblaciones y la estructura genética de las mismas (Martínez-Ramos y Oyama 1994) pero que actualmente, las principales causas de la pérdida de biodiversidad son la disminución y fragmentación de los hábitats, la sobreexplotación, la introducción de especies exóticas, la contaminación y los cambios climáticos.

Identificar la distribución, abundancia, estructura poblacional, dinámica poblacional y el efecto de colecta requiere distintas estrategias de muestreo. La captura de información sobre abundancia de especies y distribución de las mismas es un importante prerequisite para estudiar la dinámica poblacional y el impacto de recolección en la regeneración (Hall y Bawa, 1993).

La distribución y abundancia natural de una especie es particularmente una función de la variabilidad espacial en hábitats disponibles y de la capacidad de las especies para colonizar estos hábitats.

El mejor método para realizar el muestreo de una larga y heterogénea área es el establecer múltiples transectos preferentemente paralelos, los cuales corran a lo largo de cualquier clina (topográfica, climática o edafológica) que exista y con esto cubrir la variación ambiental para obtener algunos grados de replicación.

Se pueden derivar tres tipos de información de este muestreo inicial de distribución y abundancia: información estática de las poblaciones, la identificación de las poblaciones marginales y los hábitats preferidos por la especie. Esta información puede ser derivada de estos datos por construcción de una distribución edad/tamaño, categorías de hábitat, tipos e intensidad de colecta.

### 4.3. OBJETIVOS

El presente capítulo de la tesis tiene por objetivo el describir los patrones de distribución de las especies del género *Chamaedorea* presentes en la región de los Tuxtlas en el contexto de la biogeografía ecológica. Con esto se espera describir la distribución particular de las que especies encontradas a lo largo del gradiente altitudinal. Estos rangos de distribución variaran en amplitud, en frecuencia de ocurrencia y grado de continuidad geográfica dependiendo de los requerimientos medioambientales de cada una de las especies.

### 4.4. MATERIALES Y MÉTODOS

Para este estudio se estableció un protocolo de obtención de información de campo que incluye: i) la identificación de las áreas con vegetación original en estado de conservación aceptable (fragmentos de bosque de varias centenas de hectáreas) y ii) el muestreo de las poblaciones de *Chamaedorea* presentes en tales áreas. El muestreo se llevó a cabo a través de censos rápidos, que se realizaron estableciendo parcelas de muestreo de 50 m x 2 m en las que se registraron a todas las palmas de cada especie presentes, incluyendo desde las plántulas hasta los individuos de mayor talla. De cada planta se anotó: estado de desarrollo, tamaño (longitud del tallo), número de hojas, longitud de la lamina foliar de la tercer hoja a partir del meristemo de crecimiento (considerada como hoja totalmente desarrollada), número de hojas cortadas por los campesinos (generalmente se observa el raquis de la hoja con un corte homogéneo y obtuso), identidad sexual y presencia de estructuras reproductivas (flores o frutos). También se anotó la presencia de tallos de palmas que sufrieron el corte total de su copa (práctica que se usa para extraer el meristemo foliar tierno que se consume como "palmito"). Los censos se realizaron procurando abarcar diferencias importantes del paisaje (por ejemplo, diferentes altitudes, tipos de suelos, y condiciones topográficas) y en cada punto de muestreo se censaron cuando menos tres parcelas.

Los muestreos se realizaron en la región de Los Tuxtlas, en las localidades mostradas en el Cuadro 8. En esta región se censó una superficie total de 0.34 ha,

distribuidas en cinco localidades y a lo largo de un ámbito de altitud que cubrió, prácticamente, el encontrado en toda la región de Los Tuxtlas. Se cubrió este intervalo altitudinal en los dos macizos volcánicos principales (sierra de Santa Marta y volcán San Martín Tuxtla) que componen la sierra montañosa de Los Tuxtlas, considerando que este procedimiento nos puede dar una mejor representación de la distribución y abundancia de las especies en la región (es decir, se controló la altitud y se exploraron otros factores del ambiente que pueden determinar la distribución y abundancia de las especies).

**Cuadro 8.** Localidades en las que se llevaron a cabo censos rápidos de las poblaciones de *Chamaedorea* en la región de "Los Tuxtlas", Veracruz. Se indica altitud (en m.s.n.m) y el número de parcelas (2 m x 50 m cada una) utilizadas en cada localidad, así como el número de especies registradas en cada sitio. SM = localidad en la sierra de Santa Marta, MT = localidad en el volcán San Martín Tuxtla.

| Localidad                   | Altitud         | Número de parcelas | Número de especies |
|-----------------------------|-----------------|--------------------|--------------------|
| López Mateos (SM)           | 90-700          | 9                  | 9                  |
| <i>Estación de Biología</i> |                 |                    |                    |
| Tropical "Los Tuxtlas" (MT) | 150-250         | 3                  | 6                  |
| La Perla de San Martín (MT) | 600-700         | 6                  | 4                  |
| Santa Marta (SM)            | 1,300-1,650     | 10                 | 8                  |
| Volcán San Martín (MT)      | 700-1,650       | 6                  | 5                  |
| <b>Total</b>                | <b>90-1,650</b> | <b>34</b>          | <b>13</b>          |

#### 4.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

En total se encontraron trece especies (el 76.5% de las 17 registradas para el estado de Veracruz en los herbarios). Las especies encontradas en cada una de las localidades muestreadas se presentan en el Cuadro 9. El mayor número de especies (9 especies) se registró en el ejido Adolfo López Mateos, localidad perteneciente al Volcán Santa Marta. Para Santa Marta, localidad en la que se efectuaron ocho transectos, se obtuvo el registro de ocho especies dentro de las que destacan las morfoespecies denominadas "segunda" y "ceniza" (nombres dados por los pobladores locales) y que probablemente correspondan a nuevas especies. Para esta localidad también es importante destacar la presencia de *C. tuerckheimii* reportada como especie en peligro de extinción (Hodel, 1992). En las tres restantes localidades pertenecientes a la región del Volcán San Martín, el número de especies fue menor, La estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" registro 5 especies, el ejido La perla 4 especies y el Volcán San Martín 5 especies.

Cuadro 9.- Especies muestreadas en cada localidad, y el ámbito de altitud cubierto en cada una de ellas.

| Localidad  | Altitud     | <i>C. tepalote</i> | <i>C. alternans</i> | <i>C. ernesti-augustii</i> | <i>C. elattor</i> | <i>C. oblongata</i> | <i>C. hooperiana</i> | <i>C. woodsoniana</i> | <i>C. elegans</i> | <i>C. pinnaifrons</i> | <i>C. lepidota</i> | <i>C. tuerckheimii</i> | "segunda" | "ceniza" |
|--|-------------|--------------------|---------------------|----------------------------|-------------------|---------------------|----------------------|-----------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|------------------------|-----------|----------|
| López Mateos (SM)                                | 90-700      | X                  | X                   | X                          | X                 | X                   | X                    | X                     | X                 | X                     |                    |                        |           |          |
| Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (MI) | 150-250     |                    | X                   | X                          | X                 | X                   |                      |                       |                   | X                     |                    |                        |           |          |
| La Perla de San Martín (MI)                      | 600-700     |                    | X                   |                            | X                 |                     |                      | X                     |                   | X                     |                    |                        |           |          |
| Santa Marta (SM)                                 | 1,300-1,650 |                    |                     |                            | X                 | X                   | X                    |                       | X                 | X                     |                    | X                      | X         | X        |
| Volcán San Martín (MI)                           | 700-1,650   | X                  |                     |                            |                   | X                   |                      | X                     |                   | X                     | X                  |                        |           |          |

Los datos obtenidos también muestran una importante segregación de especies entre los dos macizos volcánicos. Por ejemplo, ninguna de las especies registradas en Santa

Marta, entre altitudes de 1,300 a 1,650 m.s.n.m. (*Chamaedorea elegans*, *C. hooperiana* y las morfoespecies "segunda" y "ceniza") se observaron en el volcán San Martín Tuxtla en ese mismo ámbito altitudinal. Por el contrario, aquellas especies observadas en este último sitio (*C. lepidota* y *C. woodsoniana*) no se observaron en Santa Marta. Así mismo, en la localidad de López Mateos (zona del volcán Santa Marta) se registró a *C. elegans* entre los 400 a 700 m.s.n.m. mientras que en la localidad de La Perla (zona del volcán San Martín Tuxtla) esta especie se encuentra ausente.

Con respecto a las diferencias entre los dos macizos volcánicos cuando se considera a la presencia de especies del género *Chamaedorea*, probablemente éstas se relacionan con la edad del proceso sucesional primario que ocurre sobre las laderas de estos dos volcanes. El suelo de origen basáltico del volcán San Martín Tuxtla es más joven que el de la sierra de Santa Marta. Existen reportes de que la última erupción de este volcán ocurrió durante el siglo pasado (Martín del Pozzo, 1997). Si este es el caso, las especies encontradas en el volcán San Martín Tuxtla podrían ser indicadoras de etapas sucesionales más tempranas que aquellas especies encontradas en la sierra de Santa Marta.

Con los censos se observó que algunas especies se distribuyen en manchones con densidades y condiciones microambientales particulares, *C. hooperiana* y *C. woodsoniana* crecen con mayor vigor y talla en los espacios mejor iluminados como lo son los acahuals y claros, *C. elegans* y *C. oblongata* se localizan preferentemente en lugares húmedos y sombreados y *C. tuerckheimii* y "segunda" (*Chamaedorea* sp) se encuentran bajo sombra densa, en mesetas y pendientes con poca inclinación.

Para efecto de la descripción de los patrones de distribución de las especies del género *Chamaedorea* a través del gradiente altitudinal en la región de Los Tuxtlas, se consideraron sólo las especies mejor representadas (especies en las que se cubrieron la mayoría de las categorías de tamaño) en los muestreos. Se consideró la presencia de las especies en cada una de las clinas de altitud, independientemente de la localidad muestreada. En la Figura 4 se muestran las especies con respecto a sus intervalos de distribución altitudinal, en términos de toda la población, se presentan los cocientes entre el número de individuos considerados plántulas sobre el número de adultos para representar la

composición de categorías de tamaño que integran las poblaciones a determinada altitud. Bajo la suposición de que las especies logran alcanzar etapas reproductiva en las altitudes donde encuentran los óptimos de condiciones medioambientales para cubrir sus requerimientos, se determinaron las altitudes en las que se encontró la presencia de individuos reproductivos (Figura 5). Para observar el patrón de distribución considerando toda la población y solo individuos reproductivos, se graficaron las especies consideradas con la altitud (Figura 6), en ellas son apreciables al menos dos patrones de distribución: i) las especies con ámbito amplio, como es notablemente *C. concolor* y ii) especies con un ámbito reducido de distribución, siendo *C. tepejilote* y *C. tuerckheimii* los ejemplos extremos.

Cuando sólo se consideran palmas reproductivas (Fig. 6 b) puede notarse que el ámbito de la mayoría de las especies se estrecho. Tal estrechamiento sugiere que las especies poseen ámbitos óptimos (donde se reproducen) más restringidos que aquellos donde pueden sobrevivir y crecer hasta el estado adulto. En este caso, sólo *C. concolor* y *C. elegans* muestran un ámbito amplio de distribución y puede distinguirse un grupo de especies que parece tener su ámbito óptimo a elevadas altitudes (por ejemplo, *C. tuerckheimii* y *C. lepidota*) y otro a altitudes bajas (por ejemplo, *C. tepejilote* y *C. oblongata*).

En términos de abundancia de individuos adultos en la distribución altitudinal de las especies puede observarse que casi todas las especies exhiben un pico de abundancia hacia alguna altitud determinada. Estos picos de abundancia pueden denotar posibles condiciones ambientales óptimas para el desarrollo de las especies, o bien sitios que han sido menos alterados por disturbios antropogénicos.

Es interesante notar que *C. elegans* tiene una amplia distribución geográfica en México y una amplia distribución altitudinal en Los Tuxtlas, lo cual sugiere que estas palmas poseen atributos que le permiten desarrollarse en un variado número de ambientes y circunstancias ecológicas. En el otro extremo se encuentra *C. tuerckheimii* la cual tiene una distribución geográfica restringida al estado de Veracruz y Tabasco y sólo se le encontró en

Los Tuxtlas entre los 1,300 y 1,400 m.s.n.m. Tal especie parece requerir de situaciones ecológicas muy particulares para su desarrollo.

Dado que las especies varían en sus ámbitos de distribución altitudinal y exhiben picos de abundancia a distintas altitudes, es esperable que muchas de ellas difieren en sus requerimientos ambientales y ecológicos. *Chamaedorea concolor* podría considerarse, en este sentido, una especie generalista (puede desarrollarse en diferentes ambientes), mientras que especies como *C. tepejilote* pueden considerarse como especialistas de ambientes específicos (de tierras bajas en el caso de esta especie).

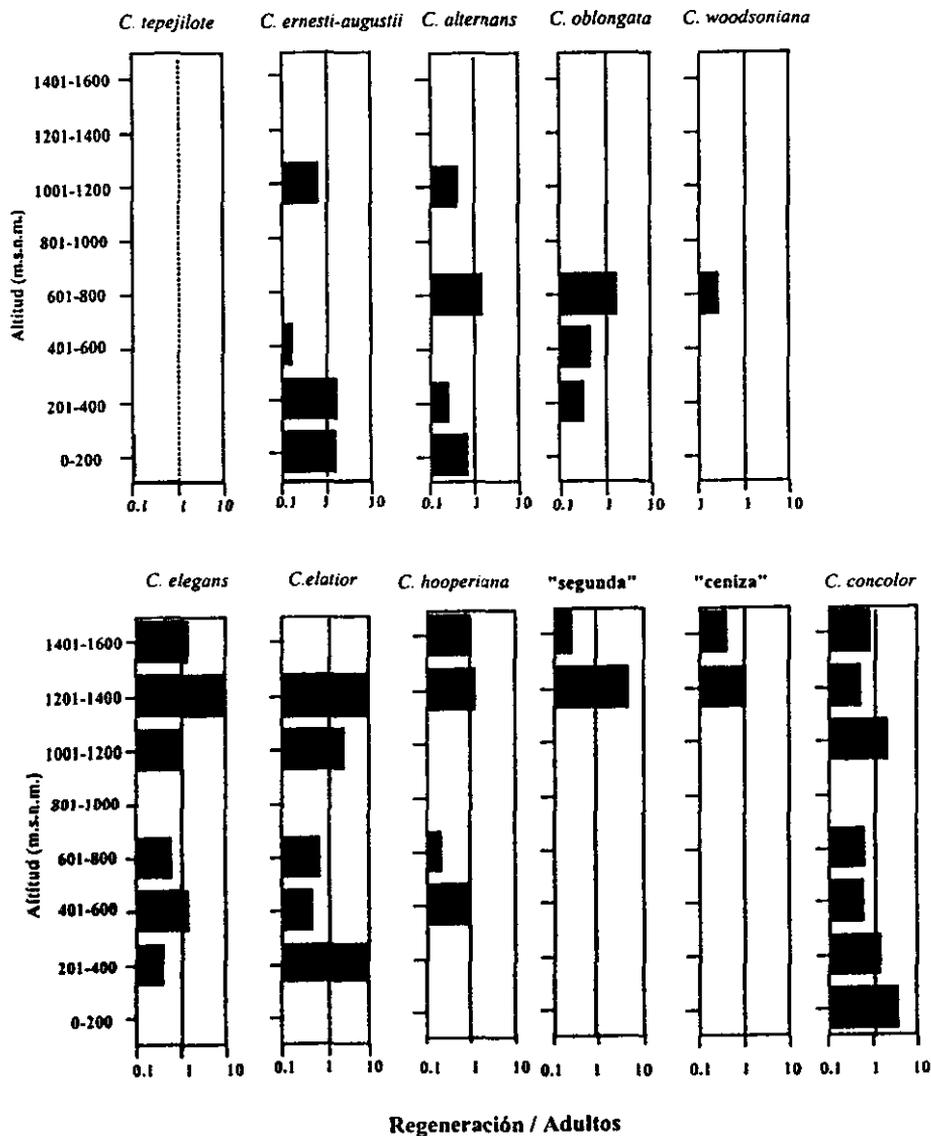


Figura 4.- Distribución de las especies en el ámbito altitudinal considerando la proporción de individuos regenerativos y adultos, para once especies del género *Chamaedorea* en la región de Los Tuxtlas.

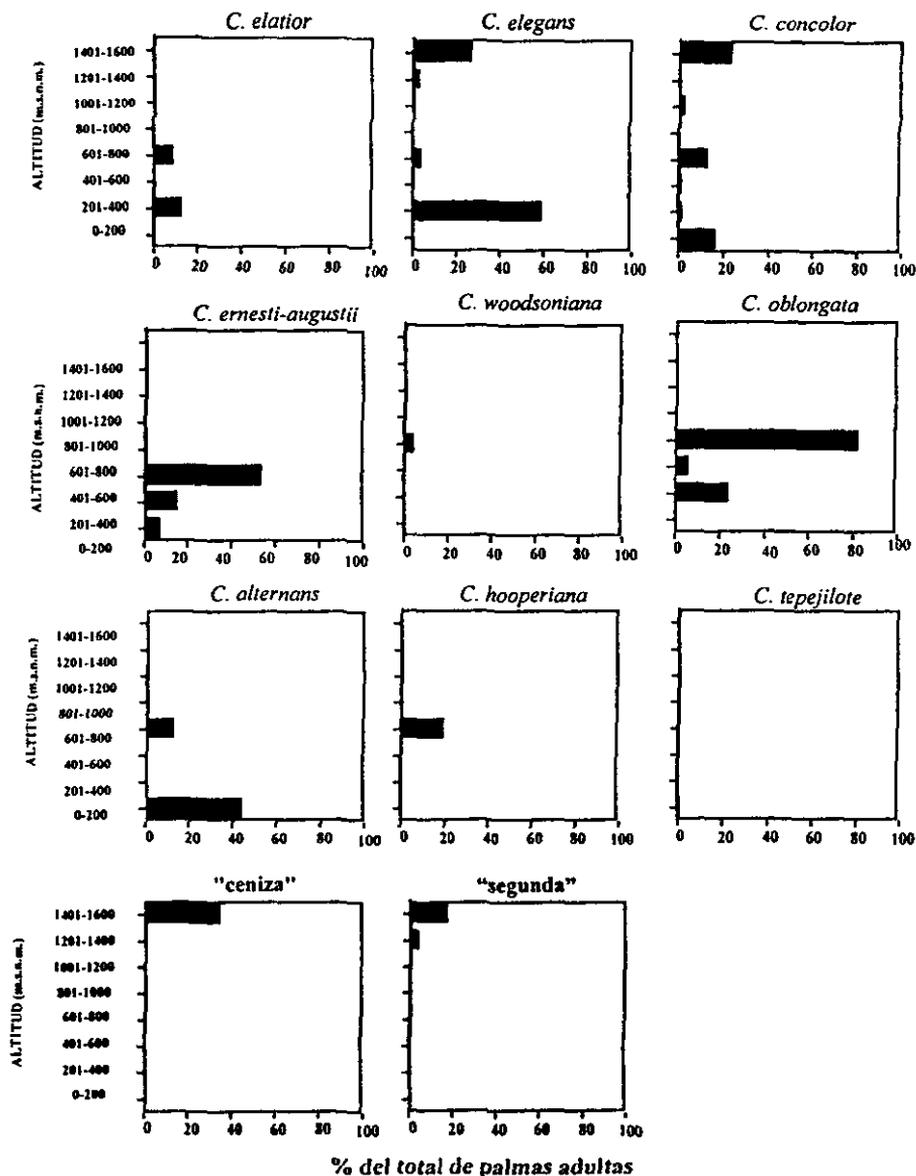
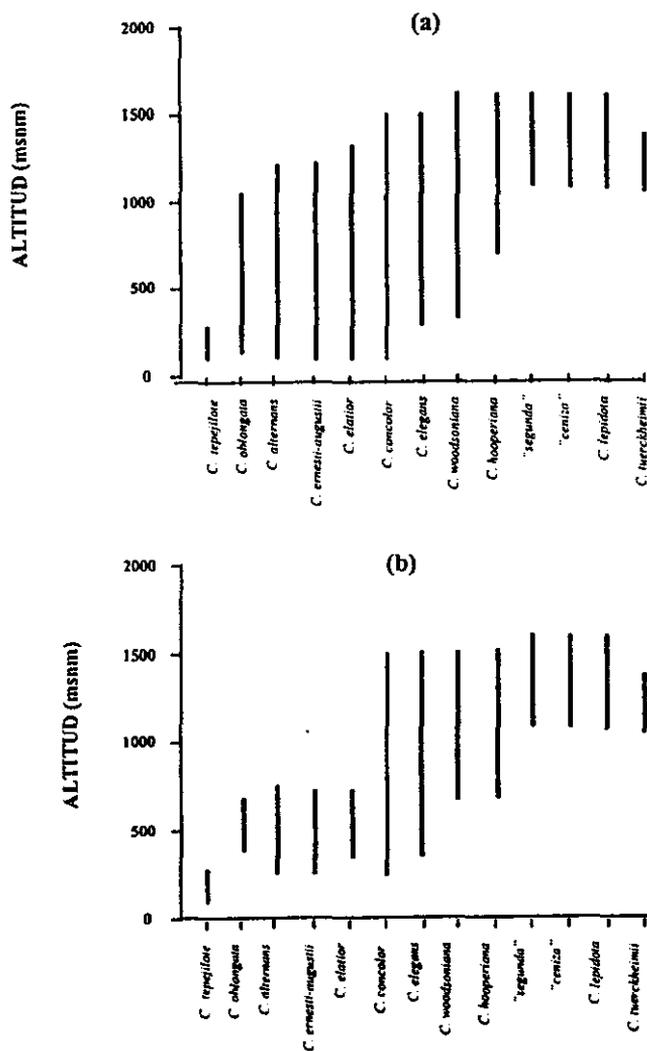


Figura 5.- Distribución de las especies en el ámbito altitudinal considerando la proporción de individuos adultos, para once especies del género *Chamaedorea* en la región de Los Tuxtlas



**Figura 6** .- Patrones de distribución altitudinal de trece especies del género *Chamaedorea* en la región de los Tuxtlas a lo largo del ámbito altitudinal  
 a) considerando todos los individuos y  
 b) solo individuos adultos

## 5.- FILOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *CHAMAEDOREA*.

### 5.1.- RESUMEN

El presente capítulo describe los patrones de distribución del género *Chamaedorea* bajo la perspectiva del enfoque de la biogeografía cladista. Con este objeto se desarrollaron filogenias morfológicas de las especies que componen este género, considerando los subgéneros definidos por Hodel (1992a). Se empleó información morfológica y morfométrica de las especies y se contemplaron las regiones geográficas en las que cada una de ellas ha sido reportada; la información empleada para los análisis filogenéticos así como la referente a la distribución fue extraída de las monografías referentes al género *Chamaedorea*, principalmente de los trabajos desarrollados por Hodel (1992a) y complementada en mapas de distribución de Henderson *et al.*, (1995).

Como resultado de este estudio se observó que los patrones de distribución del género *Chamaedorea* son el reflejo de patrones tanto vicariantes así como dispersadores. Patrones que involucran el efecto de la formación de barreras geográficas, así como de índole ecológico y medioambiental, los cuales se dieron en distintos tiempos y con distintas respuestas por parte de las especies, capaces de generar el desencadenamiento de mecanismos de aislamiento tales como fraccionamiento ecológico, aislamiento sexual y muy probablemente también por hibridación, teniendo como resultado la gran diversificación del género en comparación otros géneros emparentados.

## 5.2.- INTRODUCCIÓN

### 5.2.1. Biogeografía cladística

En 1969, Gareth Nelson clasificó la biología en general y comparada. La biología general es la que estudia los procesos biológicos, casi siempre tratando una o pocas especies. La biología comparada, en cambio, trata con patrones generales, estudiando varios taxa a la vez. La biología comparada se organiza en torno a tres elementos básicos: forma, espacio y tiempo (Croizant, 1964; Nelson y Platnick, 1981). De estos tres elementos, la biogeografía pone su énfasis en el espacio, y se puede definir como la disciplina de la biología comparada que estudia la distribución espacial de los seres vivos en el tiempo (Morrone *et al.*, 1996).

La biogeografía cladística reposa sobre una analogía entre biogeografía y sistemática, tratando a los taxa como caracteres del análisis cladístico de las áreas que habitan. La aproximación cladística (e. g. Nelson y Platnick, 1981; Kluge, 1984; Humphries y Parenti, 1986; Humphries *et al.*, 1988; Wiley, 1988a, b; Brooks, 1990; Page, 1990; Griswold, 1991; Page y Lydeard, 1994) usa relaciones cladísticamente analizadas de grupos hermanos entre taxa endémicos para diferentes áreas como el recurso primario de información acerca de las relaciones entre áreas de endemismo (Morrone *et al.*, 1996).

El objetivo central de la sistemática filogenética es construir clasificaciones basadas en hipótesis de relaciones entre grupos hermanos y que estén apoyadas por caracteres homólogos. El término homología se ha referido a una gran diversidad de conceptos que tratan de describir una correspondencia histórica o relación mecanística entre los distintos rasgos del organismo (Wiley, 1981; Wagner, 1989). Potencialmente un carácter es cualquier aspecto del fenotipo o genotipo que es comparable y varía dentro del grupo de estudio. Las fuentes de caracteres son diversas como la morfología, la fisiología, la ultraestructura y las secuencias génicas entre otros. Todos los tipos de caracteres pueden contener información histórica a algún nivel jerárquico particular (Sober, 1988; Hall, 1994). Lo que cuenta es que el carácter sea variable, es decir, que muestre variación entre la colección de unidades. También la variación debe ser heredable e independiente de otros caracteres. En resumen, un carácter informativo es un sistema de por lo menos dos

homólogos transformacionales discretos empíricamente reconocidos como estados (Stevens, 1991; De Luna y Mishler, 1997).

### 5.2.2. Inferencia filogenética.

La sistemática se ha convertido en un área de gran importancia para la biología moderna, siendo su objeto primario el generar un marco de trabajo conceptual histórico. Tal perspectiva histórica se modela en forma de hipótesis filogenéticas las cuales tienen aplicaciones siempre que se lleven a cabo comparaciones entre organismos. Los cladogramas se consideran como la base para las inferencias evolutivas sobre la historia de caracteres, grupos, procesos biológicos o interacciones ecológicas. La reconstrucción de la historia evolutiva involucra primero la reconstrucción de las conexiones génicas de organismos en el pasado (el árbol filogenético) (Keller, 1998). La reconstrucción de los árboles filogenéticos no es una tarea fácil, pero necesariamente es el punto de partida (Maddison y Maddison, 1992).

Un árbol filogenético es un diagrama que representa a los linajes de forma ramificada simple. El punto en el cual un linaje se ramifica o termina es referido como un nodo (también en algunas ocasiones llamado vértice). Entre los nodos se encuentran los internodos. Un árbol es entonces compuesto de nodos e internodos. Un árbol es enraizado si tiene un nodo que es designado como la raíz y el árbol tiene polaridad, y uno puede hablar de nodos que son ancestros o descendientes unos respecto de otros. Algunos de estos nodos son los extremos de las ramas sin descendientes, estos son los nodos terminales, y ellos corresponden a los taxa observados. Estos taxa observados podrían ser genes o especies individuales o inclusive podrían ser taxa superiores como lo son géneros y familias. Nodos ancestrales a los nodos terminales son nodos internos; ellos generalmente corresponden a linajes no observados (hipotéticos) (Maddison y Maddison, 1992).

Los nodos siempre tienen un solo ancestro inmediato a menos que se trate de reticulación o hibridización. En un árbol completamente dicotómico cada nodo tiene *exactamente dos descendientes*. Un nodo politómico tiene más de dos nodos descendientes. Existen dos interpretaciones de un nodo politómico, una en la que esta representa

incertidumbre en la relación y otra en la cual se representa una múltiple ramificación simultánea (Maddison y Maddison, 1992).

Un grupo monofilético, llamado clado, consiste de un ancestro y todos sus descendientes (Maddison y Maddison, 1992). El grupo interno es un conjunto de taxa, frecuentemente asumido como monofilético, designado como convenga al enfoque del interesado, que es comparado con los grupos externos los cuáles llevan al análisis para proveer una ampliación en el contexto filogenético ayudando en la determinación de la raíz del grupo o estados ancestrales (Maddison y Maddison, 1992).

Un caracter puede ser visualizado como un conjunto de condiciones alternativas, llamadas estados de caracter que son considerados capaces de evolucionar uno a otro. Un objetivo del análisis filogenético puede ser descubrir como estas diferentes condiciones pudieron haber evolucionado de uno a otro: cual es la condición ancestral, cómo y cuando la convergencia ha ocurrido y cuando no (Maddison y Maddison, 1992).

Dentro del contexto de un grupo de organismos particular, una apomorfía es un estado de caracter derivado dentro del grupo, mientras una plesiomorfía es el estado de caracter ancestral (el estado en el más reciente ancestro común del grupo). Un estado de caracter derivado compartido por miembros de un grupo es una sinapomorfía de los miembros del grupo, y una autoapomorfía del grupo. Cuando un estado de caracter evoluciona más que otros en diferentes ramas del árbol, es que existe homoplasia. Esto es, la homoplasia no puede ser atribuida directamente al ancestro común. Si el caracter es de un estado, y él cambia, y entonces regresa a su estado original, el proceso es llamado reversión. Si el estado evoluciona separadamente en diferentes ramas del árbol filogenético (ramas que no son ancestro-descendiente relacionadas) el proceso es llamado convergencia o paralelismo (Maddison y Maddison, 1992).

Las similitudes y diferencias entre organismos tienden a ser reconocidos como la evidencia primaria para reconstruir la filogenia, pero exactamente qué es evidencia y cuál puede ser usada es objeto de considerables debates. Los miembros de un clado comparten características únicamente entre esa misma rama del árbol con su más reciente ancestro común. Cualquier nueva característica que evoluciona en esa rama caracteriza a los

miembros del clado, mientras los no pertenecientes al clado, que son, especies no descendientes de este ancestro común, carecen de esta característica. Con esta lógica, Hennig (1966) argumenta que un clado puede ser reconocido si sus miembros comparten características que son derivadas dentro un mayor grupo de especies que son consideradas, es decir, ellos tienen sinapomorfias (Maddison y Maddison, 1992).

La reconstrucción más parsimoniosa de un estado ancestral implica un número mínimo de pasos para cada carácter del árbol desarrollado. Este número mínimo de pasos es una de las estadísticas básicas usada por muchos sistemáticos filogenéticos y es considerada como una medida de la concordancia entre los caracteres y el árbol. Para estandarizar este número de pasos varios índices son obtenidos, siendo el de mayor relevancia el de consistencia. Cuando se suma el número de pasos sobre todos los caracteres, y se consideran también el valor asignado a un cambio dependiendo de la transformación considerada (peso), se obtiene la longitud del árbol (Maddison y Maddison, 1992).

La longitud total del árbol es calculada por la suma del número de pasos para los caracteres individuales multiplicado por sus respectivos valores de cambio (Maddison y Maddison, 1992).

Varios tipos de peso pueden ser aplicados a los cambios, dependiendo de la transformación que se considere:

*Sin orden.*- Para caracteres designados como sin orden, un cambio desde cualquier estado hacia cualquier otro estado es contado como un paso ("Fitch parsimony"; Fitch [1971]; Hartigan [1973]). Así, un cambio desde 0 a 1, o de 0 a 8, o de 7 a 4, son contados cada uno como un paso (Maddison y Maddison, 1992).

*Ordenado.*- Para caracteres designados como ordenados, el número de pasos desde un estado a otro estado es contado como la (valor absoluto de él) diferencia entre su número de estados ("Wagner parsimony"; Farris [1970], Swofford y Maddison [1987]). Así, un cambio de 0 a 1 es contado como un paso, de 0 a 8 como ocho pasos, de 7 a 4 como tres pasos (Maddison y Maddison, 1992).

*Irreversible.*- Para caracteres designados como irreversibles, el número de pasos de un paso a otro es contado como la diferencia entre su número de estado, con la restricción que el decremento en número de estado no ocurre (“Camin-Sokal parsimony”; Camin y Sokal [1965]). Así, un cambio desde 0 a 1 es contado como un paso, de 0 a 8 como ocho pasos, pero cambios de 1 a 0 o 8 a 0 son imposibles (Maddison y Maddison, 1992).

*Estratigráficos.*- Basado en la noción de Fisher (1982, 1988, 1992) de parsimonia estratificada. En los caracteres asignados de este tipo, cada estado representa un estrato, El estrato más antiguo es codificado como estado 0; estratos jóvenes son codificados por sucesivamente estados altos. Un paso es contado por ausencia en un estrato, pero diferentes costos pueden ser asignados para ausencias en diferentes estratos (Maddison y Maddison, 1992).

*Dollo.*- Para caracteres Dollo, el número de pasos de un estado a otro es contado como la diferencia entre el número dado a los estados, con la restricción que cada incremento en el número de estado ocurre solo una vez (Farris, 1977). Así, un cambio de 0 a 1 es contado como un paso, de 0 a 6 como seis pasos, pero la ganancia de 1 ó 6 puede ocurrir solo una vez en el árbol (Maddison y Maddison, 1992).

#### Estadísticas derivadas de la reconstrucción.

En una revisión reciente Keller (1998) menciona que un área de controversia es la estimación de la robustez de las inferencias filogenéticas. El problema es si medir robustez con índices calculados en términos de caracteres o número de pasos (parsimonia) o si es mejor el uso de estimadores estadísticos. El índice más directo que existe para evaluar la robustez de un grupo particular es el número de sinapomorfias que soportan a ese grupo en los árboles resultantes. Esta relación lógica directa entre el número de pasos y la topología de un árbol es usada en índices como “soporte de Bremer” o “índice de decaimiento” (Bremer, 1988; Mishler *et al.*, 1991). Sin embargo, la mayoría de estos índices son de indole estadístico, basados en rutinas que replican matrices al azar (“bootstrap” Felsenstein (1985); “jackknife” Lanyon (1985); “topological permutation tail probability”, Faith (1991); “clade stability index”, Davis (1993); “jackknife monophyly index”, Siddall

(1995); “HeyJoe””, “MooToo” y MoJo”, Siddall y Wenzel (1997)). Esta proliferación de índices con un enfoque estadístico ha dado lugar a una controversia más profunda. Existe la opinión de que estos métodos estadísticos de manipulación de datos deben ser abandonados porque son epistemológicamente incompatibles con la naturaleza del problema inferencial que plantea la reconstrucción histórica (Carpenter, 1992; Kluge, 1997; Siddall y Kluge, 1997)

Distintas estadísticas concernientes al número y costo de cambios en una reconstrucción han sido propuestas. Así, considerando caracteres individuales, estos índices son el número de pasos, el número de cambios, el índice de consistencia, el índice de retención, e índice reescalado de consistencia. De la suma de estos índices sobre todos los caracteres se obtienen la longitud del árbol, los cambios en el árbol y los índices resumidos (Maddison y Maddison, 1992).

Estos índices son derivados por el escalamiento del número de pasos requerido por un árbol por el mínimo y/o máximo número concebible de pasos, el carácter puede ser en cualquier árbol posible. Ambos, carácter individual e índices de conjunto son posibles (Maddison y Maddison, 1992).

### Número de pasos.

El número de pasos en un carácter es el costo sumado de todos los cambios en una reconstrucción más parsimoniosa. Para el carácter  $i$ , el número de pasos,  $SI$ , puede ser calculado por la siguiente fórmula.

$$SI = \sum_{j,k} c_{ji} n_{ji}$$

Donde  $C_{ji}$  es el costo de un cambio desde el estado  $j$  a  $k$  en el carácter  $i$ , y  $n_{ji}$  es el número de  $j$  a  $k$  cambios en el árbol en una reconstrucción más parsimoniosa de estados ancestrales del carácter  $i$ .

### Longitud del árbol.

La longitud total del árbol es calculada como la suma del número de pasos  $w_i$  para los caracteres individuales multiplicados por sus respectivos pesos  $s_i$

$$\text{longitud del árbol} = \sum_{i=1}^n w_i s_i$$

### Cambios del árbol.

Una estadística relacionada con la longitud del árbol es el número de cambios en el árbol. Esta es la suma sin los pesos del número de cambios en todos los caracteres. El número de cambios difiere de la longitud del árbol en que este no es pesado por el costo de cada cambio, ni por los pesos de los caracteres (Maddison y Maddison, 1992).

### Índices de consistencia y retención de los caracteres

El índice de consistencia (*IC*) para cada caracter es calculado como:

$$IC = \frac{m_i}{s_i}$$

El índice de retención (*IR*) para cada caracter es calculado como:

$$IR = \frac{M_i - m_i}{M_i - s_i}$$

El índice de consistencia rescalado (*RC*) para cada caracter es calculado como:

$$RC \text{ caracter} = (\text{caracter } IC) * (\text{caracter } IR)$$

Donde  $m_i$  es el número mínimo concebible de pasos para cada caracter  $i$  en cualquier árbol;  $M_i$  es el número máximo concebible de pasos, y  $s_i$ , el número de pasos reconstruidos por caracter  $i$  en un árbol particular en cuestión. Así, el *IC* puede ser 1 si el caracter no es homoplásico, 0.5 si allí se da homoplasia.

### Índices de consistencia y retención de conjunto

El índice de consistencia IC para todos los caracteres de un árbol es la mínima longitud posible del árbol dividida por la longitud observada del árbol. Para ser claros, este es la suma de pesos del mínimo número concebible de pasos evolutivos para cada caracter de los  $n$  caracteres dividido por la suma del número observado de pasos para cada caracter (Maddison y Maddison, 1992):

$$IC \text{ árbol} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i m_i}{\sum_{i=1}^n w_i s_i}$$

Si los caracteres en la serie de datos es perfectamente congruente con cualquier otro y el árbol, y así no habrá homoplasia, entonces el número observado de pasos será igual al mínimo, y el IC podrá ser 1.0. El desorden de la información en el árbol y el crecimiento del aumento de homoplasia, es el reflejo en el número de pasos y el mayor decremento en el IC. El IC tenderá entre 1 y 0 (Maddison y Maddison, 1992).

El índice de retención IR para todos los caracteres en un árbol es calculado como la resta (Longitud máxima posible del árbol - longitud actual) / (longitud máxima posible del árbol - la mínima longitud posible del árbol) para ser específicos:

$$IR \text{ árbol} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i M_i - \sum_{i=1}^n w_i s_i}{\sum_{i=1}^n w_i M_i - \sum_{i=1}^n w_i m_i}$$

Si los caracteres en la serie de datos es perfectamente congruente con cualquiera de los otros y el árbol, el IR podrá dar un valor de 1. Si la información es máximamente homoplástica en el árbol, IR podrá dar un valor de 0 (Maddison y Maddison, 1992).

#### 5.2.3.- El método de grupo externo para análisis cladísticos.

En sistemática, las hipótesis de polaridad establecen la dirección temporal de las series de transformación de caracteres o eventos que observamos en los organismos. Tal polarización determina la relación de apomorfia y plesiomorfia entre los estados.

Uno de los principales procedimientos que se usan para polarizar caracteres es el método de grupo externo (MGE). Algunos autores mantienen que el MGE opera polarizando caracteres individuales (el MGE presupone qué estado es apomórfico y cuál es plesiomórfico en una serie de transformaciones particular). Otros autores opinan que el MGE es un procedimiento para enraizar árboles (opera postulando sitios del árbol donde se localiza la raíz y por lo tanto se determina simultáneamente los estados plesiomórficos de todos los caracteres incluidos en el análisis). Una tercera opinión es la de considerar al MGE como un procedimiento de orientación (el MGE bajo esta perspectiva no incorpora información sobre caracteres sino que integra información acerca de los grupos monofiléticos). Evidentemente las tres concepciones difieren en lo que el método presupone, las condiciones necesarias y la interpretación de los resultados (Keller, 1998).

#### **5.2.4.- Análisis de componentes.**

Una pregunta que surge cuando se desea aplicar las técnicas de análisis de la biogeografía cladista, es si el reconocimiento de endémicas y de especies es el correcto, esto es, admitir la posibilidad de omisiones debidas al desconocimiento por insuficiencia en la recolección, extinción local en las áreas de muestreo, determinación errónea de los taxa o, incluso de la jerarquía genealógica (Espinosa y Llorente 1991).

La propuesta de análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986) es para determinar una clasificación de áreas justo cuando la disponibilidad de información biogeográfica es completada con patrones aparentemente no resueltos o conflictivos. Las hipótesis de áreas interrelacionadas son más robustas cuando ellas son basadas en muchos diferentes grupos de taxa, cada uno mostrando patrones similares interrelaciones para las áreas en las cuales ellas ocurren, pero, como comúnmente ocurre, los diferentes grupos de taxa para ser combinados son deficientes en una forma u otra. El análisis de componentes intenta proveer los medios de "llenar" información perdida y resolver conflictos considerando qué patrones específicos pueden ser derivados del análisis de muchos cladogramas diferentes.

### 5.2.5.- Paleogeografía de Centro América.

La biogeografía histórica intenta la reconstrucción de la secuencia de origen, dispersión y extinción de taxa y explica como eventos geológicos y paleoclimáticos conformaron los actuales patrones bióticos de distribución. Entonces, los patrones biogeográficos regionales observados siempre son claramente el producto de largas y *especialmente extensivas interacciones* entre atributos biológicos de los organismos presentes y la historia física de la región en consideración. Los análisis cladísticos para la mayoría de taxa en América no existen. La región Caribeña en particular, así como Mesoamérica en general, ha figurado notablemente en estudios biogeográficos por la compleja historia geológica de la región (e.g. Rosen, 1976) y debido a que el área es importante como puente para rutas de dispersión de mamíferos y otros animales entre América del Norte y del Sur durante el Plioceno (e.g. Marshall, 1979; Marshall y Hecht, 1978).

*La región de América Central* se extiende desde el sureste de México hasta Panamá y desde ahí hacia las tierras bajas del Pacífico del este de Colombia y noroeste de Ecuador. La vegetación de esta región es influenciada por factores geológicos y climáticos. La angosta franja de tierra que actualmente une a los importantes reinos biogeográficos del Neártico (América del Norte) y del Neotrópico (América del Sur), no siempre ha sido como lo es ahora en la actualidad. Hoy día esta zona generalmente se incluye dentro del reino Neotropical pero es indudable que posee características propias del Neártico los cuales juegan un papel de puente filtrador (Rich y Rich, 1983).

Para la historia del área comprendida entre América del Norte y Sur, han surgido varias teorías. La mayor parte de los estudios se han ocupado únicamente de los últimos 100 ó 200 millones de años de historia (Dietz y Holden, 1970; Fox *et al*, 1971) pero algunos han intentado hacer reconstrucciones remontándose a 600 millones de años (Walper y Rowett, 1972) empezando en la era del Paleozoico (Rich y Rich, 1983).

Es un hecho que hay rocas del Paleozoico en algunas partes de América Central todas al norte de Nicaragua y algunas de ellas de hace al menos 400 millones de años, del

periodo Silúrico (Naim y Stehli 1975). Pero se desconoce que relación paleogeográfica tuvieron estas rocas entre sí, así como con otras fuera del área (Rich y Rich, 1983).

Para los estudios de la biota viviente de América Central la reconstrucción paleogeográfica de la última fase del Mesozoico y del Cenozoico resulta ser más importante cuando los mamíferos, las aves y las angiospermas se dispersaron ampliamente. Aunque aún existe desacuerdo entre los geólogos sobre la forma en que pudo formarse América Central, existe una gran cantidad de datos paleomagnéticos y de información proporcionada por estudios de los fósiles y de la geología general, que ponen mucho más limitaciones a las teorías basadas en los últimos 200 millones de años, que a las que se remontan a tiempos más antiguos (Rich y Rich, 1983).

Son varias las hipótesis sobre la configuración del continente a principios de la era del Mesozoico. Aunque estas hipótesis recogen varias opiniones divergentes, *todo parece* indicar que la separación de América del Norte y Sur, así como la separación de ambas y África, fue mínima y por consiguiente, hubo muy pocas barreras para la dispersión de las formas terrestres. Las formas marinas del Atlántico y del Pacífico se habrían visto afectadas de diferente manera según la reconstrucción que se hubiera escogido (Rich y Rich, 1983).

Aún cuando no está muy claro cual de las múltiples teorías es la correcta, si es aparente que, a partir del Mesozoico y hasta cerca del Plioceno (hace 5-6 millones de años, Raven y Axelrod, 1974), no existía conexión terrestre entre América del Norte y Sur a través de América Central, aunque muy bien podría haber existido una conexión via Europa y África (Rich y Rich, 1983).

#### **5.2.6.- Aspectos históricos de la Flora de Centro América.**

Hoy, las angiospermas, o plantas con flor, son las plantas terrestres dominantes, y han mantenido ese dominio por más de 80 millones de años. Las actuales angiospermas de América Central y en realidad toda su flora es muy similar a la de América del Sur. Al revisar estas similitudes, Raven (1975) sugiere que desde el origen de las angiospermas durante el Periodo Cretácico, África, América del Sur y quizá algunos de los fragmentos aún no consolidados de América Central se habrían constituido en un sitio de importancia

evolutiva. La mayor parte de las zonas tropicales del mundo estaban concentradas en estas áreas. Conforme se separaron África y América del Sur, a partir del Cretácico, y conforme América del Sur comenzó a converger en algunas partes con América Central se presentó una dispersión masiva y las formas suramericanas ocuparon estas áreas.

Raven y Axelrod (1974) también afirman que la dispersión en el sentido contrario, de América del Norte al Sur no fue menos sorprendente; géneros como *Abies*, *Alnus*, *Liquidambar*, *Fagus*, *Juglans* y *Ulmus* habían ya llegado a las montañas del sur de México hace 16 millones de años. Algunas de estas formas se extendieron a lo largo de Centro América hacia América del Sur, llegando *Juglans* (nogal) al norte de América del Sur por lo menos hace 8 millones de años los, *Alnus* (alisos) hace unos 700 000 años y *Quercus* hace unos 150 000 años. Hacia finales del Plioceno (2 ó 3 millones de años) las montañas eran lo suficientemente altas para ofrecer un paso seguro a las plantas adaptadas a las alturas.

Durante el Pleistoceno, aparecieron por primera vez los climas fríos en las latitudes tropicales (Raven, 1975) lo que provocó aún más la dispersión de las especies montañosas.

Por su parte las palmas son plantas muy antiguas, reconocidas en el registro fósil a partir del Cretácico Superior, aunque algunos autores le asignan una edad pre-Cretácica (Aguilar, 1986). Según Tomlinson (1990), en esta familia se han reconocido 2779 especies y 212 géneros, de los cuales más de la mitad tienen cinco o menos especies y 73 son monotípicos.

De los pocos géneros de palmas que incluyen muchas especies sólo una fracción presentan una distribución amplia. Por ejemplo, *Calamus* (370 especies) y *Daemonorops* (115 especies). *Bactris* (239 especies), *Chamaedorea* (96 especies), *Licuala* (108) y *Pinanga* (120) son géneros grandes pero con una distribución restringida, superados en distribución por géneros pequeños como *Borassus* (7), *Hyphaene* (10), *Phoenix* (17) y *Raphia* (28). Las subfamilias de palmas son características de un continente, y sólo las subfamilias Chamaedoroide y Ceroxyloide tienen representantes en el Nuevo y el Viejo Mundo.

*Chamaedorea* es el género terminal y con un mayor número de especies en una cadena de géneros relacionados. Esta comienza en las Islas Mascaren, en el Océano Índico, con *Hyophorbe* y continua con *Wendlandiella* en América del Sur, *Synechanthus* en Sur y Centro América, y *Chamaedorea* en América Central.

Moore (1986) incluyen al género *Chamaedorea* dentro de la tribu Hyophorbeae de la subfamilia Ceroxyloideae. La tribu Hyophorbeae es de marcada distribución disyunta; todos los géneros son confinados a América Central y norte de América del Sur y en las Islas Mascaren del Océano Indico. Moore (1978) sugiere que los ancestros de Hyophorbe probablemente arribaron en las islas vía África o Madagascar donde ellas son ahora extintas. Dentro de las islas la línea ancestral se diferenció en cinco especies. De los restantes géneros de la tribu el género menos especializado, *Gaussia* es de distribución caribeña. La gran diversidad en *Chamaedorea* en América Central enfatiza fuertemente una afinidad a esta región (Uhl y Dransfield 1987).

### 5.3. OBJETIVOS

Generar hipótesis de ancestría-descendencia entre las especies del género *Chamaedorea* considerando cladogramas desarrollados a partir de caracteres morfológicos a nivel taxonómico de subgénero.

Definir áreas de endemismo de los subgéneros del género *Chamaedorea* considerando las áreas de distribución de las especies que conforman cada uno de ellos.

Describir los patrones de distribución del género *Chamaedorea* considerando la búsqueda de relaciones entre áreas de endemismo y la filogenia de los subgéneros.

### 5.4.- MATERIALES Y MÉTODOS

#### Filogenias.-

Con el objeto de generar hipótesis filogenéticas se desarrollaron análisis de parsimonia para las especies del género *Chamaedorea*, a partir de información morfológica y morfométrica de las descripciones hechas por Hodel (1992). El reconoce noventa y seis especies y provee un excelente tratado sobre el género en la monografía referente al grupo;

el análisis filogenético se realizó a nivel taxonómico de subgénero, considerando las secciones definidas en la monografía como grupos monofiléticos.

Se desarrolló un análisis preliminar, empleando el programa Mac Clade versión 3 (Maddison y Maddison, 1992), esto con el objeto de depurar las matrices de caracteres y sus respectivos estados, principalmente por las facilidades que presenta dicho programa de filogenias en la edición de matriz en formato NEXUS. Esto ayudó a delimitar caracteres y sus estados para cada subgénero, ya que la matriz primera fue una extracción de la información total contenida en la monografía, esta manipulación dio como resultado matrices más depuradas. Es decir, matrices que contuvieran sólo información taxonómicamente informativa y relevante para el análisis filogenético de cada subgénero en particular. Los caracteres y estados de carácter son mostrados en el Apéndice.

El desarrollo del análisis filogenético final fue mediante el programa PAUP versión 3.1. (Swofford, 1993) empleando las matrices resultantes del análisis preliminar. En la totalidad de los análisis realizados los caracteres fueron designados *sin orden* ("Fitch parsimony"; Fitch [1971]; Hartigan [1973]) y se consideró el Método de Grupo Externo para establecer la temporalidad relativa entre los clados monofiléticos. Se eliminaron caracteres no informativos y la diferencia en número de especies que conforman los distintos subgéneros determinó el tipo de búsqueda. A manera de resumen, el Cuadro 10. muestra los parámetros bajo los cuales el análisis filogenético se llevó a cabo para cada subgénero en particular, se incluye además los grupos externos que fueron empleados en cada caso:

#### **Grupos externos.-**

*Wendlandiella* es un género que es considerado muy cercanamente relacionado a *Chamaedorea*, pero en realidad es emparentado a *Synechunthus* (Henderson *et al.*, 1995). *Wendlandiella* contiene una especie, *Wendlandiella gracilis* (W) (Dammer U. 1905, Henderson 1994), distribuida en el oeste de la región Amazónica. En esta especie se reconoce la necesidad del desarrollo de una mayor colecta y estudio para determinar su relación con otros géneros. La cercanía con *Chamaedorea*, condujo a elegirla como grupo externo ya que además de estar incluido en la misma tribu (Moore, 1973), es el género que

comparte su distribución geográfica aunque mucho más restringida, compartiendo con *Chamaedorea* también la cualidad del dioicismo, característica que fue importante por la información de ambas flores, femenina y masculina.

Intentando observar el comportamiento de las topologías de los árboles resultantes de los análisis cladísticos, cuando se empleaba otro grupo externo, se seleccionaron dos especies de dentro de las especies de otros subgéneros, con la cualidad de estar bien descritos y teniendo una distribución regular. Las especies que consideramos cumplían estas características fueron *C. pinnatifrons* (P) perteneciente al subgénero *Chamaedorea* y *C. woodsoniana* (WO) incluida en el subgénero *Chamaedoreopsis*, ambos subgéneros ampliamente distribuidos en el área total de distribución del género.

**Cuadro.10.** Se muestran los subgéneros del género *Chamaedorea* y los parámetros bajo los cuales se realizaron los análisis de parsimonia.

| SUBGÉNERO               | NUM. ESPECIES | NUM. CARACTERES | GRUPO EXTERNO   | TIPO DE PARSIMONIA | TIPO DE BUSQUEDA |
|-------------------------|---------------|-----------------|---|--------------------|------------------|
| <i>Collinia</i>         | 1             | 82              |   | Fitch              | Exhaustiva       |
| <i>Eleutheropetalum</i> | 4             | 44              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i> | Fitch              | Exhaustiva       |
| <i>Morenia</i>          | 3             | 14              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i> | Fitch              | Exhaustiva       |
| <i>Chamaedorea</i>      | 26            | 73              | <i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i>                           | Fitch              | Heurística       |
| <i>Chamaedoreopsis</i>  | 47            | 80              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>Wendlandiella</i>                          | Fitch              | Heurística       |
| <i>Moreniella</i>       | 2             | 29              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i> | Fitch              | Exhaustiva       |
| <i>Moreniopsis</i>      | 2             | 38              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i> | Fitch              | Exhaustiva       |
| <i>Stephanostachis</i>  | 10            | 64              | <i>C. pinnatifrons</i><br><i>C. woodsoniana</i><br><i>Wendlandiella</i> | Fitch              | Exhaustiva       |

### **Áreas de endemismo.-**

Considerando que la biogeografía histórica estudia los patrones a escala global, la determinación de las áreas de distribución se limitó a los reportes hechos por Hodel (1992a) a nivel de país (división política) en los que las especies eran reportadas. Aquí es necesario reconocer la carencia del conocimiento de las características ecológicas y medioambientales particulares de cada especie para definir unidades naturales de área de distribución.

Gómez-Pompa (1985) reconoce 27 biotopos mayores en un contexto biogeográfico para el reino Neotropical entre los límites Estados Unidos/México y Panamá/Colombia (él excluye unas áreas de Estados Unidos continental y las Islas Caribeñas). Estos amplios biotopos incorporan el análisis de distribución de vegetación y fauna y los patrones climáticos. Sin embargo, se dificultó ubicar a las especies en estas áreas naturales por lo que se consideró prudente para este análisis biogeográfico emplear a las unidades políticas (país o estado) en los que las especies han sido reportadas para definir los rangos de distribución, y complementar esta información con mapas de distribución. Estos mapas fueron tomados de Henderson, *et al.* (1995) quienes intentaron dar una idea de la distribución total de las especies de palmas de América, con base en una revisión de las monografías y floras más recientes, especímenes de herbario y sus observaciones personales. Así, las áreas de endemismo fueron generadas por la suma de áreas de distribución tanto de mapas como de unidades políticas.

### **Análisis de componentes.-**

Los conjuntos de árboles (cladogramas de taxa) más parsimoniosos fueron convertidos a cladogramas-área por el reemplazamiento de los taxa terminales con las áreas en las que ellos ocurren. Los árboles fueron comparados usando el programa de comparación de árboles COMPONENT Versión 2.0 para Windows (Page, 1992). Se seleccionó el mismo grupo externo con el cual se había realizado el análisis de similitud.

#### 5.4. - RESULTADOS

Las distintas reconstrucciones filogenéticas fueron evaluadas y comparadas por medio de los parámetros estadísticos que definen sinapomorfias y homoplasia en los árboles, longitud del árbol (L), índice de consistencia (IC), índice de homoplasia (IH), índice de retención (IR) e índice rescalado (RC). Todos estos índices fueron considerados para cada árbol en conjunto y fueron contemplados como indicadores de la robustez de los análisis filogenéticos. Para los objetivos de este estudio se descartó el análisis de los mismos índices para cada carácter individual. Los resultados del análisis filogenético son resumidos en el Cuadro 11 y posteriormente son descritos individualmente para cada subgénero.

**Cuadro 11.-** Resumen de los parámetros resultantes del análisis filogenético desarrollado en PAUP (Swofford, 1993) para cada subgénero con los distintos grupos externos. Se muestran longitud (L), índice de consistencia (IC), índice de homoplasia (IH), índice de retención (IR) e índice rescalado (RC).

| SUBGENERO               | GPO<br>EXT | No. de<br>árboles<br>salvados | L   | IC    | IH    | IR    | RC    |
|-------------------------|------------|-------------------------------|-----|-------|-------|-------|-------|
| <b>Collinia</b>         |            |                               |     |       |       |       |       |
| <b>Eleutheropetalum</b> | P          | 1                             | 34  | 0.765 | 0.235 | 0.500 | 0.382 |
|                         | W          | 2                             | 17  | 0.765 | 0.235 | 0.556 | 0.425 |
|                         | WO         | 1                             | 32  | 0.750 | 0.250 | 0.529 | 0.397 |
| <b>Morenia</b>          | P          | 1                             | 5   | 1.000 | 0.600 | 1.000 | 1.000 |
|                         | W          | 3                             | 4   | 1.000 | 0.500 | 0/0   | 0/0   |
|                         | WO         | 1                             | 3   | 1.000 | 0.333 | 1.000 | 1.000 |
| <b>Chamaedorea</b>      | W          | 4                             | 463 | 0.607 | 0.626 | 0.437 | 0.265 |
|                         | WO         | 10                            | 492 | 0.598 | 0.638 | 0.423 | 0.253 |
| <b>Chamaedoreopsis</b>  | P          | 6                             | 748 | 0.348 | 0.652 | 0.397 | 0.138 |
|                         | W          | 40                            | 733 | 0.356 | 0.644 | 0.397 | 0.141 |
| <b>Moreniella</b>       | P          | 1                             | 10  | 0.900 | 0.500 | 0.500 | 0.450 |
|                         | W          | 1                             | 12  | 1.000 | 0.417 | 1.000 | 1.000 |
|                         | WO         | 1                             | 11  | 0.909 | 0.636 | 0.500 | 0.455 |
| <b>Moreniopsis</b>      | P          | 1                             | 15  | 0.867 | 0.667 | 0.000 | 0.000 |
|                         | W          | 1                             | 8   | 1.000 | 0.750 | 1.000 | 1.000 |
|                         | WO         | 1                             | 49  | 0.959 | 0.286 | 0.600 | 0.576 |
| <b>Stephanostachis</b>  | P          | 10                            | 174 | 0.688 | 0.604 | 0.419 | 0.288 |
|                         | W          | 2                             | 165 | 0.706 | 0.566 | 0.442 | 0.312 |
|                         | WO         | 2                             | 173 | 0.678 | 0.603 | 0.425 | 0.288 |

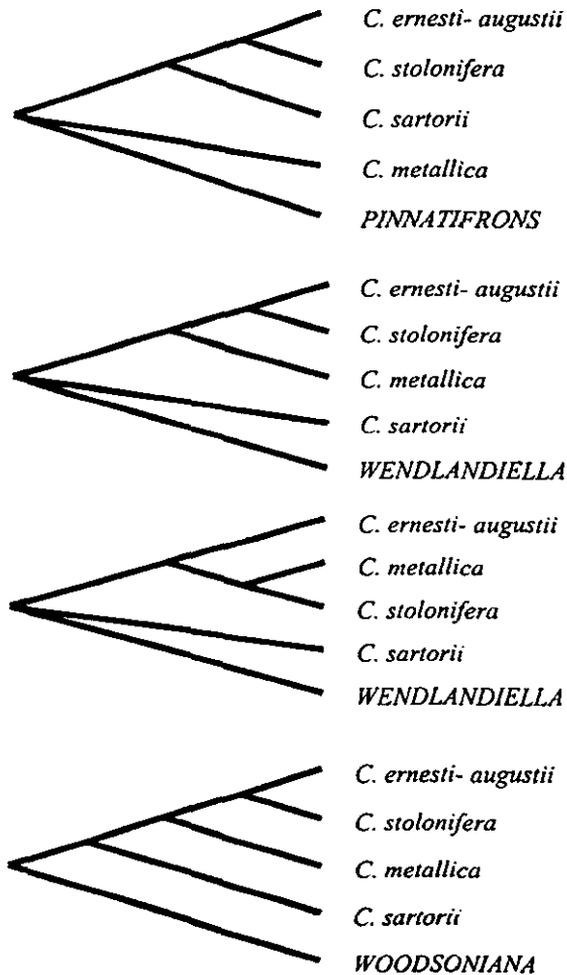
#### 5.4.1. - Subgénero *Eleutheropetalum*.

##### FILOGENIA

El subgénero *Eleutheropetalum* se compone de cuatro especies *C. ernesti-augustii*, *C. stolonifera*, *C. metallica* y *C. sartorii* (Hodel 1992). El desarrollo de las filogenias resolvió un árbol para el caso en que se empleó como grupo externo a la especie de *C. pinnatifrons* (P), dos árboles para *Wendlandiella* (W) y tres árboles cuando se empleó a *C. woodsoniana* (Wo) como grupo externo; en el caso de (W) se obtuvo la distancia menor (de 17), para los otros dos análisis la longitud fue de 34 (P) y 32 (WO) (Fig. 7).

El índice de consistencia (IC) del árbol desarrollado cuando se consideró a Wo como grupo externo fue menor (0.750) al obtenido con los otros dos grupos externos (ambos (P) y (W) de 0.765).

Para los árboles resultantes de la búsqueda desarrollada considerando como grupo externo a (W) se desarrolló un consenso estricto, el cual no resolvía el clado en el que se encuentran *C. ernesti-augustii*, *C. stolonifera* y *C. metallica*. Sin embargo, en este árbol consenso se mantiene *C. sartorii* en un clado independiente. Esta posición de *C. sartorii* es también apreciable en el árbol cuando se considera a (Wo) como grupo externo. Tomando en cuenta todo esto, consideramos que la topología que más podría reflejar la historia del subgénero sería la representada en estos dos árboles (W<sup>2</sup> y Wo<sup>1</sup>)



**Figura 7.** - Hipótesis filogenéticas del subgénero *Eleutheropetalum*, generadas mediante el análisis de parsimonia considerando los tres grupos externos.

## ÁREA DE ENDEMISMO

El área de distribución del subgénero *Eleutheropetalum* es mostrada en la Figura 8, es observable que el subgénero se distribuye en el sureste de México y la porción norte de Centroamérica, esta área de endemismo podría considerarse como una continua área en la que se aprecia que *C. metallica* y *C. stolonifera* ocupan áreas periféricas y de menor proporción, además se observa que *C. sartorii*, única especie del subgénero con distribución disyunta ocupa los dos extremos de esta larga y estrecha área. Por su parte, *C. ernesti-augustii* es la especie más ampliamente distribuida dentro del área y que podría decirse vincula a las especies integrantes del subgénero en una área continua.

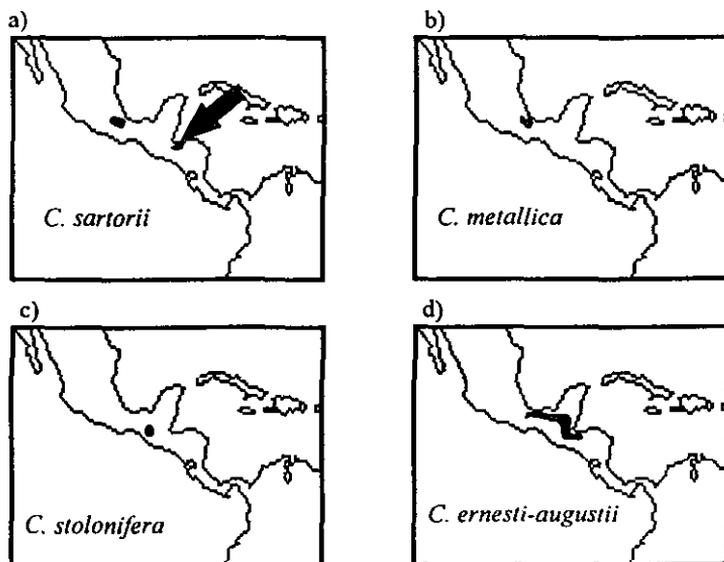


Figura 8. - Áreas de distribución de las especies pertenecientes al subgénero *Eleutheropetalum*.

## ANÁLISIS DE COMPONENTES

El desarrollo del análisis de componentes dio como resultado que la distribución de *C. sartorii* considerado el taxón más primitivo, persiste en México y Honduras con una disyunción en su distribución. Se observa también que *C. stolonifera* y *C. metallica* consideradas especies derivadas presentan su distribución en México; aquí es necesario reconocer que no se trata de la misma área ni tampoco de áreas contiguas, sino más bien de áreas periféricas del área de endemismo. Por su parte, *C. ernesti-augustii*, especie que es considerada más reciente según las filogenias realizadas, abarca el área entre la disyunción de *C. sartorii* y es contigua a las áreas de *C. stolonifera* y *C. metallica*.

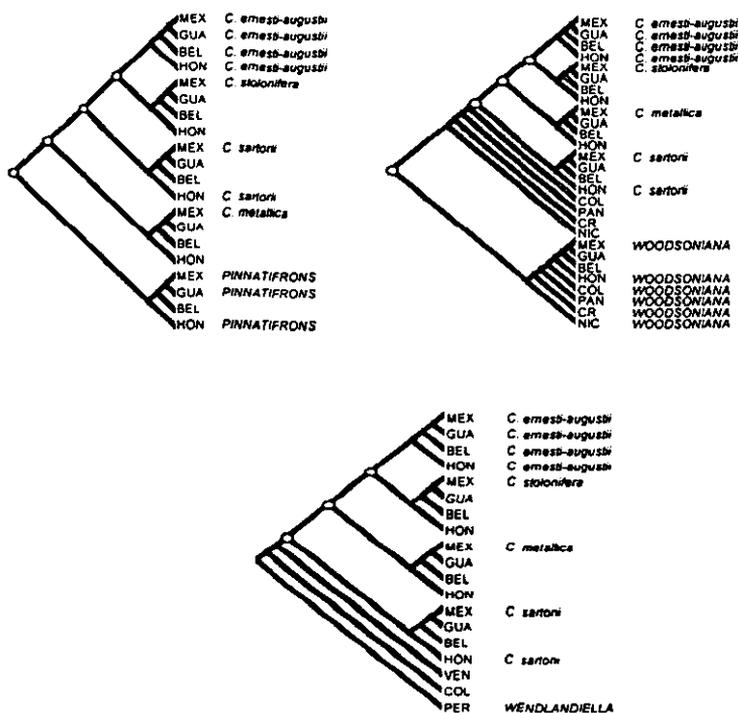


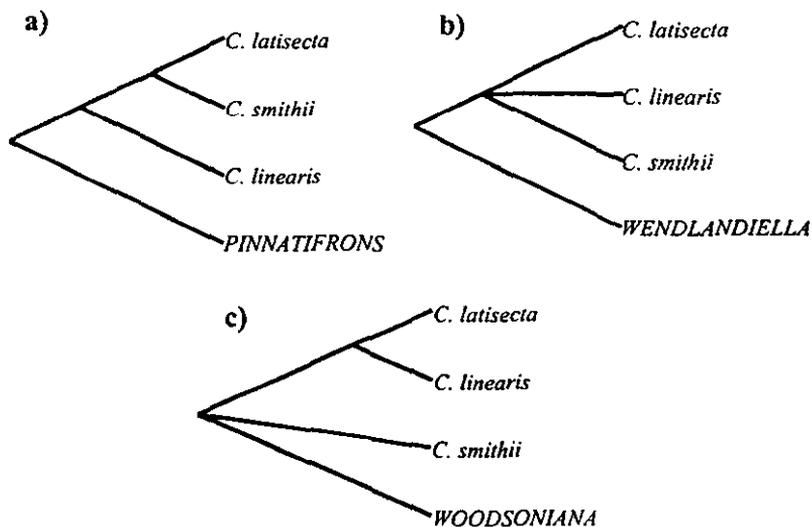
Figura 9. - Cladogramas – área, resultantes del análisis de componentes para el subgénero *Eleutheropetalum*.

### 5.4.2.- Subgénero *Morenia*.

#### FILOGENIA

El subgénero *Morenia* es integrado por tres especies: *C. latisecta*, *C. linearis* y *C. smithii* todas de distribución en América del Sur. Todos los árboles salvados fueron de longitudes entre 3 a 5, correspondiéndole la menor longitud (3) al árbol resultante de la búsqueda que consideró a *Wo* como grupo externo y la máxima (5) cuando se empleó a *P* como grupo externo, la longitud intermedia se presentó en la búsqueda que empleó a *W* como grupo externo (3 árboles resultantes), todos los árboles indicaron un IC de 1.0.

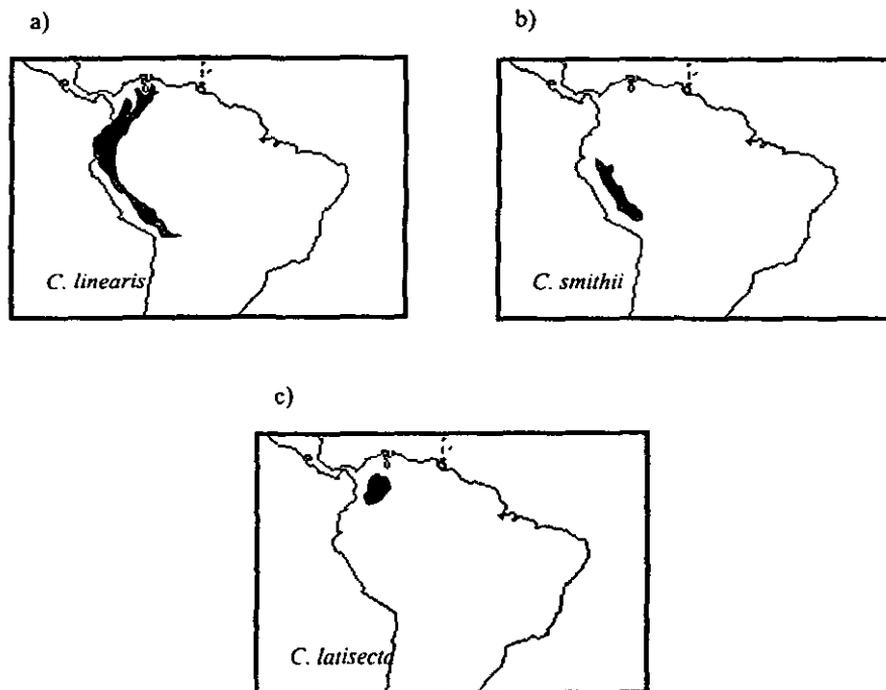
Las topologías observadas fueron muy distintas, teniendo que las dos hipótesis derivadas de *P* y *Wo* resultaban similares a alguno de los árboles resultantes de la búsqueda desarrollada con *W*, así el consenso de este (Fig. 10 b), resultó con una politomía.



**Figura 10.-** Árboles filogenéticos desarrollados en el análisis de filogenia para el subgénero *Morenia*, los grupos externos son mostrados en mayúsculas.

## ÁREA DE ENDEMISMO

El subgénero *Morenia* se distribuye en la parte noroeste de Sudamérica en una larga y continua franja. Esta franja comienza en la parte oeste de Venezuela desde el Océano Atlántico y corre hacia el sur por la ladera del Océano Pacífico, pasando por Colombia, Ecuador y Perú. *C. linearis* ocupa el área total de endemismo, mientras *C. latisecta* y *C. smithii* solo regiones particulares de esta área de endemismo, *C. latisecta* ocupa la región en Colombia mientras que *C. smithii* la porción sureña en Perú.



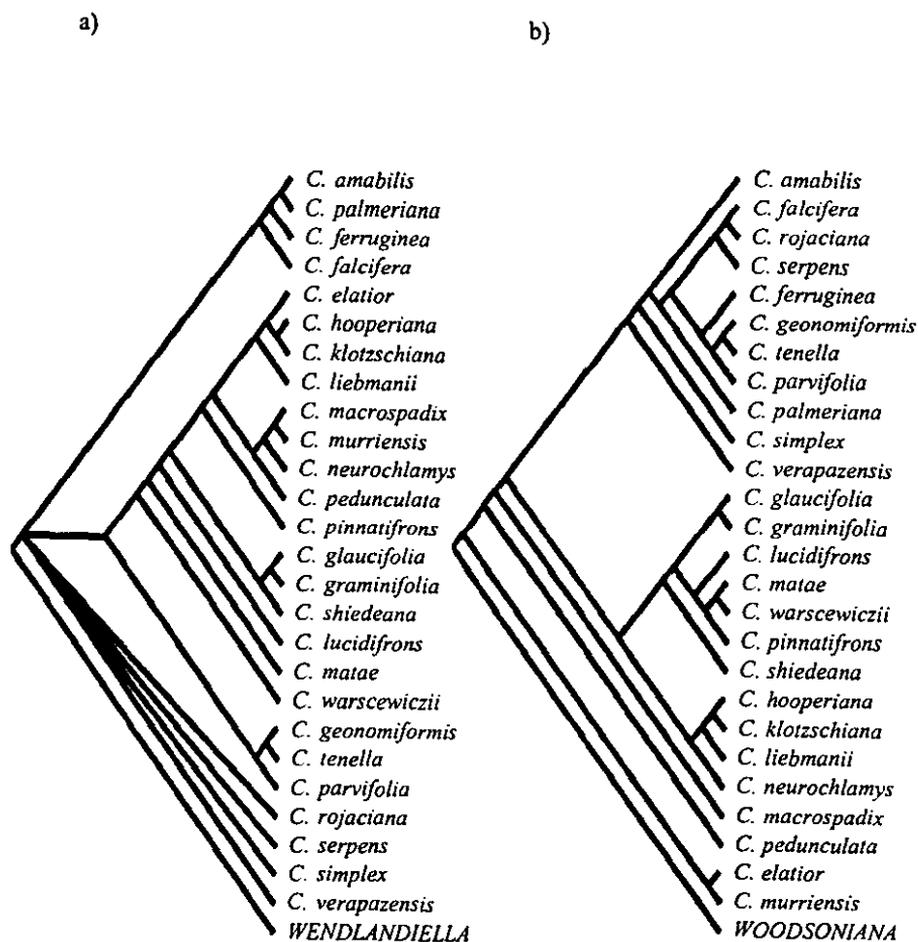
**Figura 11.-** Mapas que muestran las áreas de distribución de las tres especies que constituyen el subgénero *Morenia*.



### 5.4.3.- Subgénero Chamaedorea

#### FILOGENIA

Chamaedorea es uno de los subgéneros más diversificados; está constituido por 26 especies (Hodel, 1992) por lo que el desarrollo de las filogenias fue mediante el procedimiento de búsqueda heurística debido al alto número de taxones considerados. Cuando los árboles fueron enraizados con **W** se obtuvo una longitud menor de 463 (IC: 0.607, IH: 0.626, IR: 0.437 y RC: 0.265), para los cuatro árboles resultantes se obtuvo un consenso por medio del algoritmo de Nelson (Figura 13 a), la topología de este árbol fue distinta a la obtenida por la búsqueda realizada con **WO** como grupo externo, en este caso se obtuvieron 10 árboles de longitud 492 (IC: 0.598, IH: 0.638, IR: 0.423 y RC: 0.253) y el procedimiento de consenso fue el mismo (Figura 13 b). Las topologías en los consensos fue muy distinta; para los árboles resultantes de la búsqueda con **W** el consenso resulta con una politomía no resuelta compuesta por las especies *C. rojariana*, *C. serpens*, *C. simplex* y *C. verapacensis* y en este árbol se logran distinguir cinco clados. Para el árbol representado en la Fig. 13 b no se dan politomías y se logran distinguir cuatro clados básicamente. Entre ambos árboles existen clados que se mantuvieron aún cuando su posición cambió, en esta condición se encuentran las especies *C. glaucifolia* y *C. graminifolia*; otro clado que se mantuvo fue *C. hooperiana*, *C. klotzchiana* y *C. liebmanii* que en (a) se encontraban junto con *C. elatior*, *C. geonomiformis*, *C. tenella* y *C. parvifolia* también se mantuvieron en ambos árboles. Para el resto de especies, hubo cambios tanto de posición como con su relación con otras especies, así por ejemplo *C. neurochlamys*, *C. macrospadix* y *C. pedunculata* que en (a) se presentaban juntas en un clado fueron separadas y dispuestas en distinta posición para el árbol (13 b). Otro caso es que la politomía fue resuelta para el árbol **Wo**, *C. rojariana* y *C. serpens* se ubicaron junto con *C. falsifera* en un clado bien definido; por su parte, *C. simplex* y *C. verapacensis* fueron separadas como clados independientes pero se mantuvieron juntas.



**Figura 13.-** Consensos para los árboles del subgénero *Chamaedorea* considerando el algoritmo de Nelson (a) 2 árboles de una búsqueda heurística y (b) 10 árboles con el mismo tipo de búsqueda.

## ÁREA DE ENDEMISMO

El subgénero *Chamaedorea* es principalmente Centroamericano y el área de endemismo está representada por el área de distribución de *C. pinnatifrons*, aunque ninguna de las especies que integran el subgénero se distribuye tan al sur como esta especie. Dentro del subgénero son apreciables los dos centros de diversificación mencionados por Hodel (1992). Para la región del sureste de México y la parte adyacente de Guatemala. Son notables los casos de, *C. hooperina*, *C. klotzchiana*, *C. schiediana* y *C. elatior*, en la parte más norte en México y en la región del límite político de estos dos países la concentración de especies es alta, *C. graminifolia*, *C. glaucifolia*, *C. liebmannii*, *C. rojaciana* y *C. simplex*. Para el segundo centro de diversidad localizado entre los límites políticos de Costa Rica y Panamá se encuentra una concentración de especies del subgénero, las especies aquí encontradas son *C. warscewiczii*, *C. lucidifrons*, *C. murriensis*, *C. macrospadix* y *C. palmeriana*. Entre ambos centros se encuentran compartidas solo *C. geonomiformis* y *C. pinnatifrons*. (Figura 14 a,b,c,)

Dentro del subgénero existe diferencia entre las especies reconocidas; para Henderson *et al.* (1995), *C. serpens*, *C. neurochlamys* y *C. falcifera* reconocidas por Hodel (1992a) como especies distintas, son variantes de *C. pinnatifrons*; *C. pedunculata* es variedad de *C. macrospadix*; *C. ferruginea* de *C. liebmannii*; *C. matae* de *C. warscewiczii* y *C. tenella* de *C. geonomiformis*. Henderson *et al.* (1995) mencionan que Hodel reconoció tales especies basado en diferencias mínimas. Para efecto del estudio se consideraron las descripciones y localidades que refiere Hodel aún cuando se careció de los mapas de distribución.

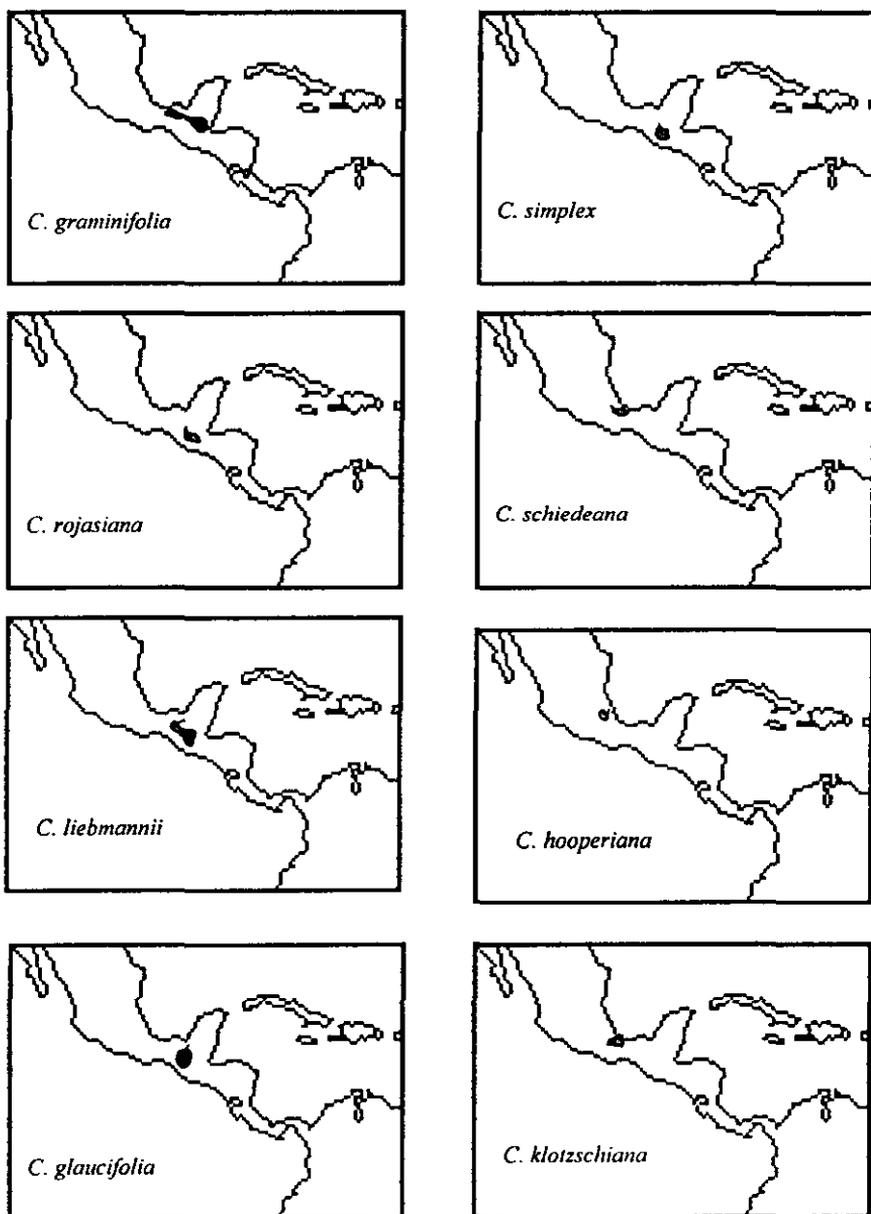


Figura 14 a.- Mapas de distribución para especies del subgénero *Chamaedorea* modificados de Henderson *et al.*, (1995)(continúa...)

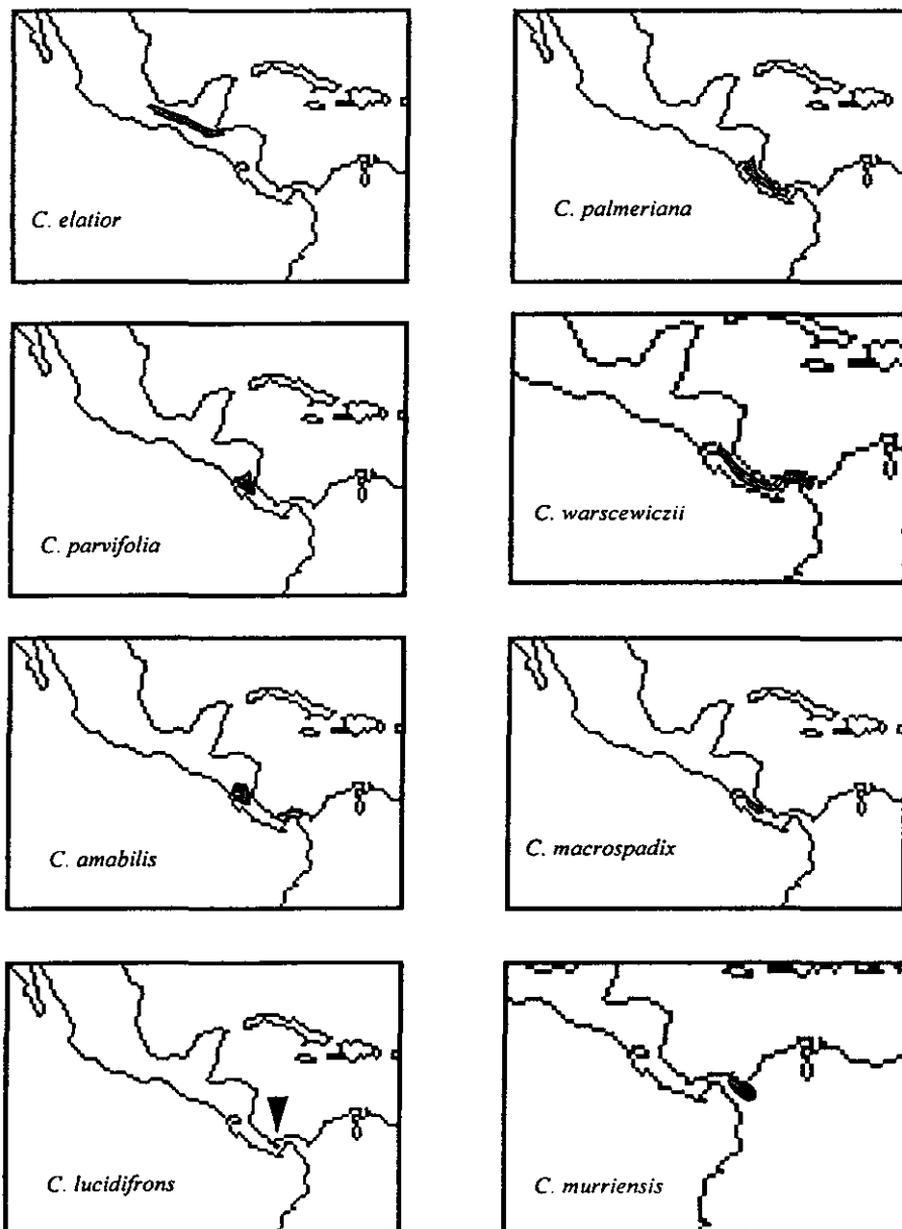


Figura 14 b.- (continuación) Mapas de distribución para especies del subgénero *Chamaedorea* modificados de Henderson *et al.*, (1995)(continúa...)

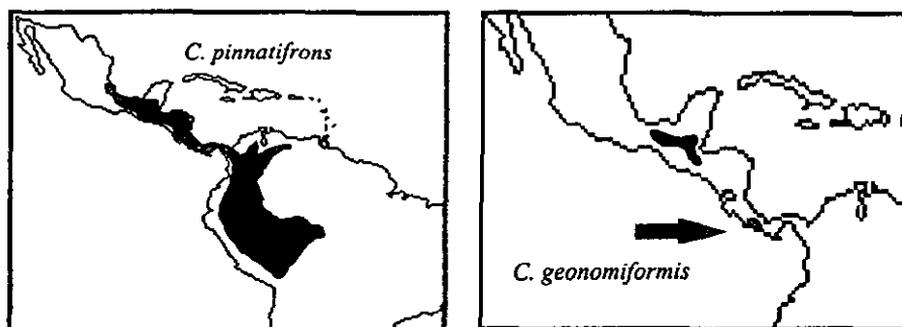


Figura 14 c.- (continuación) Mapas de distribución para especies del subgénero *Chamaedorea* modificados de Henderson *et al.*, (1995)

#### ANÁLISIS DE COMPONENTES

Considerando que para el subgénero *Chamaedorea* la distribución de las especies seguía un patrón de concentración en los dos centros de diversidad, se decidió realizar una reclasificación de las áreas de distribución considerando las regiones de máxima diversidad de especies. Esta nueva clasificación de zonas contempla a México como un área (MEX), al centro de diversidad entre México y Guatemala (CA1) como una segunda región, en donde se integran todos los reportes en países del norte de Centro América (Belice y El Salvador), una tercera región compuesta por los países del centro de Centro América (CA) Honduras y Nicaragua, el centro de diversidad referido como el límite político entre Costa Rica y Panamá fue considerado como otra área de distribución (CA2) y debido a que algunas especies se distribuyen en la región de América del Sur, ésta se considero otra región (SA) que incluye Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú.

La diferencia en topologías entre ambas búsquedas fue apreciable en el análisis de componentes. Sin embargo, se observa que los nodos más ancestrales son referidos a la

región de Centro América en Panamá y Costa Rica y los nodos más derivados a las especies de distribución en los límites del área de endemismo tanto al norte como al sur, así como a las especies más ampliamente distribuidas dentro de todo el rango de distribución.

Para el análisis que consideró a *W* como grupo externo (Figura 15 a) las especies contenidas en la politomía (*C. rojacziana*, *C. serpens*, *C. simplex* y *C. verapazensis*) fueron asignadas en un nodo cada una de ellas, todas en la base del árbol y con distribución en los dos centros de diversidad (CA1 y 2). Siguiendo en este orden se encuentra el grupo monofilético compuesto de *C. ferruginea*, *C. amabilis*, *C. palmeriana* y *C. falcifera* con distribución en CA1, CA2 y MEX y la ausencia de estas especies en CA y SA, la rama más plesiomórfica en este particular grupo lo ocupa *C. falcifera* distribuida en CA1. El siguiente nodo agrupa dos grupos, uno compuesto por *C. parvifolia* (CA1), *C. tenella* (CA2 y MEX) y *C. geonomiformis* (MEX, CA1 y 2) como una especie más derivada. Finalmente, la Figura 15 a es notable el clado más diversificado, en el que las especies más basales, *C. warszewiczii*, *C. matae* y *C. lucidifrons*, son de distribución en CA2; el resto de este grupo de especies se encuentra ausente en CA y SA, siendo la excepción *C. pinnatifrons* que está ampliamente distribuido en el área de endemismo. El resto de especies se distribuyen de la siguiente manera: *C. schiedeana* (MEX), *C. graminifolia* en CA1 y 2 y *C. glaucifolia* en MEX; *C. hooperiana* y *C. klotzchiana* en MEX, *C. elatior* en MEX y CA1, *C. liebmanii*, *C. neurochlamis*, *C. macrospadix*, *C. murriensis* y *C. pedunculata* en CA1 y CA2.

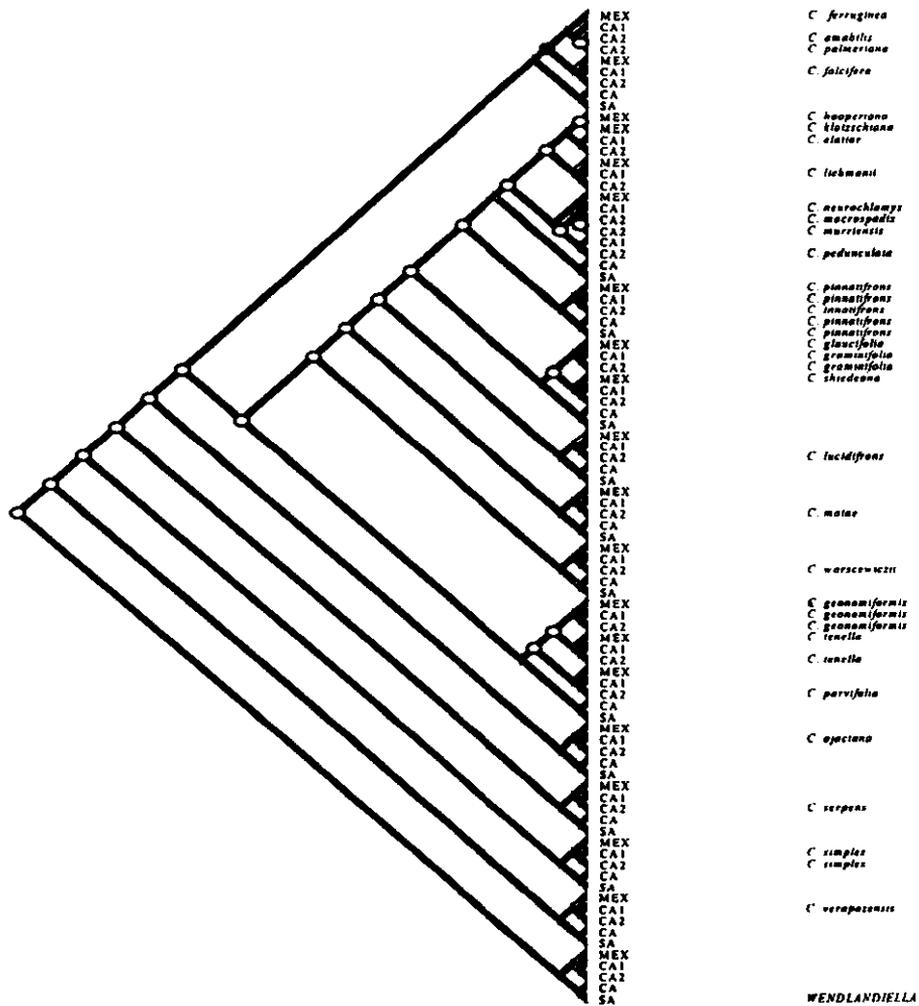


Figura 15 a.- Árbol resultante del análisis de componentes para el subgénero *Chamaedorea* considerando a *Wendlandiella* como grupo externo.



#### 5.4.4.- Subgénero *Chamaedoreopsis*

##### FILOGENIA

*Chamaedoreopsis* es el subgénero más diversificado del género, Hodel (1992) reconoce 46 especies, en tanto que Henderson *et al* reconocen. (39 especies)(1995). El desarrollo de los análisis filogenéticos se realizaron mediante búsquedas heurísticas empleando **P** y **W** como grupos externos. Con **P** se obtuvieron cuatro árboles un poco más largos que con **W** (40 árboles), para **P** la longitud fue de 748 (IC 0.348, IH 0.652, IR 0.397, RC 0.138); en los árboles de **W** la longitud fue de 733 (IC 0.356, IH 0.644, IR 0.397, RC 0.141). Los índices tan bajos de sinapomorfias en los árboles así como los números tan altos de homoplasia son consecuencia del número de taxa considerados. Aquí es importante mencionar que la búsqueda “exhaustiva” se descartó y la búsqueda por medio del algoritmo de “Branch and Bound” se realizó sin resultados favorables debido también al alto número de taxa. Para los conjuntos de árboles más parsimoniosos resultantes de las búsquedas se realizaron consensos en ambos casos, considerando el algoritmo de Nelson.

Aún cuando entre las búsquedas la diferencia en longitud fue mínima, estos presentaron topologías muy distintas y para efecto de este análisis, consideraremos el árbol de longitud menor (**W**) (Figura 16). En él, todas las especies se encuentran resueltas y se aprecian siete clados principalmente. *C. deneversiana* es la especie que se encuentra más basalmente en el árbol y le continúan los clados más pequeños uno integrado por *C. selvae* y *C. volcanensis*, *C. dammeriana* se encuentra sola en un nodo, *C. parvisecta*, *C. skutchii* y *C. tenerrima* constituyen otro clado pequeño; *C. nubium*, *C. pachecoana* y *C. rhizomatosa* son especies que se encuentran también en la base del árbol constituyendo un clado bien definido, *C. correae* precede a los clados constituidos de más especies. El primero de ellos es el integrado por *C. chazdoniae* en un nodo independiente, *C. castillo-montii*, *C. microphylla* y *C. pittieri* son especies que constituyen un clado, en otro *C. fractiflexa*, *C. lehmannii* y *C. rigida* son agrupados, así también *C. queroana* y *C. undulatifolia*. *C. seifrizii* y *C. gunteriana* son las especies más cercanas al clado constituido por *C. woodsoniana*, *C. carchensis*, *C. scheryi*, *C. vulgata* y *C. foveata* especies en nodos independientes en este particular clado y *C. brachioclada*, *C. quezalteca*, *C. costaricana* y *C.*

*pochutlensis* agrupadas en un clado más terminal. Siguiendo en este orden se encuentra *C. stricta* que esta antes del clado constituido por ocho especies (*C. brachiopoda*, *C. stenocarpa*, *C. pigmaea*, *C. minima*, *C. pumila*, *C. sullivaniorum*, *C. tuerckheimii* y *C. verecunda*). Finalmente, en la parte terminal se encuentra el grupo de especies integrado por *C. adscendens*, *C. fragrans*, *C. robertii*, *C. oblongata*, *C. paradoxa* y *C. whitelockiana*.

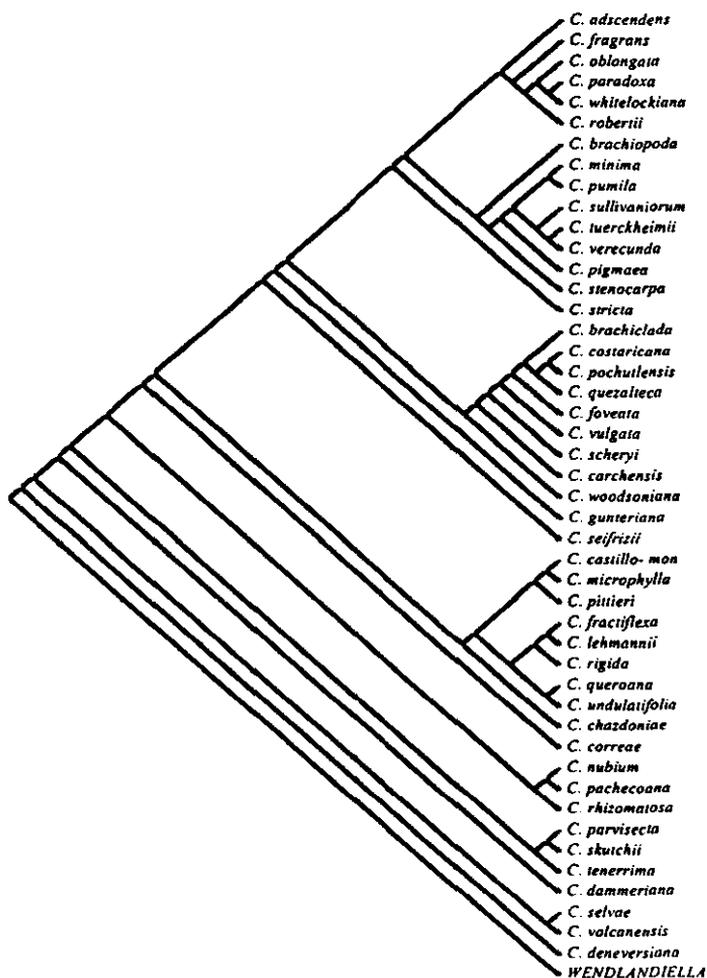


Figura 16.- Consenso considerando el algoritmo de Nelson para las especies del subgénero *Chamaedoreopsis* empleando a *Wendlandiella* como grupo externo

## ÁREA DE ENDEMISMO

El subgénero *Chamaedoreopsis* es el más diversificado de las palmas camedor así como también el más ampliamente distribuido. Su área de endemismo podría ser definida como la totalidad del área de distribución del género *Chamaedorea*. En él se integran a especies endémicas tan particulares como *C. pochulensis* en la ladera de la costa del Pacífico de México, también se encuentra *C. seifrizii* distribuida en la Península de Yucatán; en América del Sur el subgénero está representado por *C. fragrans* y una población de *C. deneversiana*. En México y el centro de diversidad norte (CA1) existe una alta concentración de especies *C. rigida*, *C. tuerckheimii*, *C. whitelockiana*, *C. rizomatosa*, *C. queroana*, *C. adscendens* y *C. castillo-montii* son las especies más ampliamente distribuidas en México. En el CA1 las especies presentes son *C. nubium*, *C. lehmannii*, *C. fractiflexa*, *C. carchensis*, *C. tenerrima*, *C. parvisecta*, *C. pachecoana* y *C. brachypoda*. Para el centro de diversidad del sur (CA2) las especies reportadas son *C. dammeriana*, *C. brachyclada*, *C. microphyla*, *C. guntheriana*, *C. correae*, *C. pittieri* y una población de *C. dneversiana*. Entre ambos centros las especies compartidas son *C. woodsoniana* y *C. costaricana* con distribución continua y *C. stricta* con tres poblaciones aisladas.

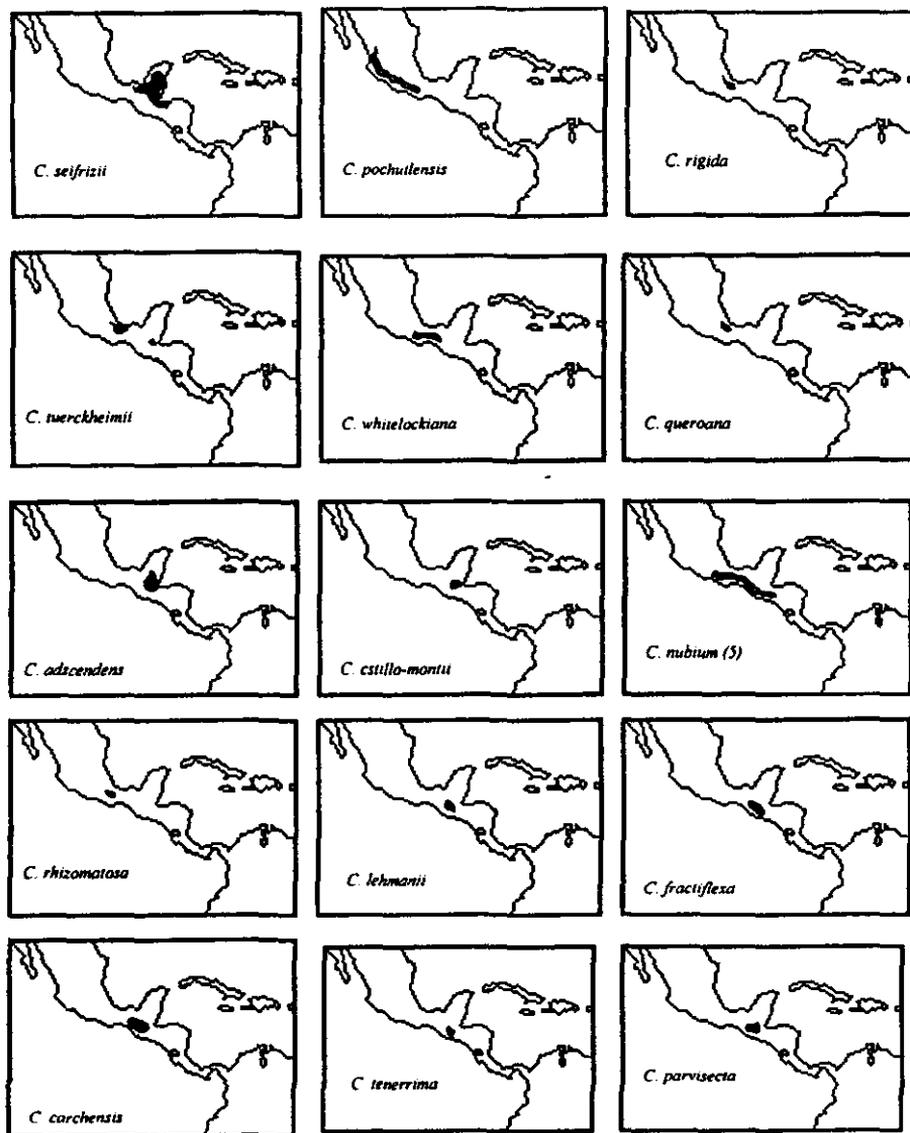


Figura 17a.- Áreas de distribución para las especies del subgénero *Chamaedoreopsis*, Mapas modificados de Henderson *et al.* (1995). (continúa.....)

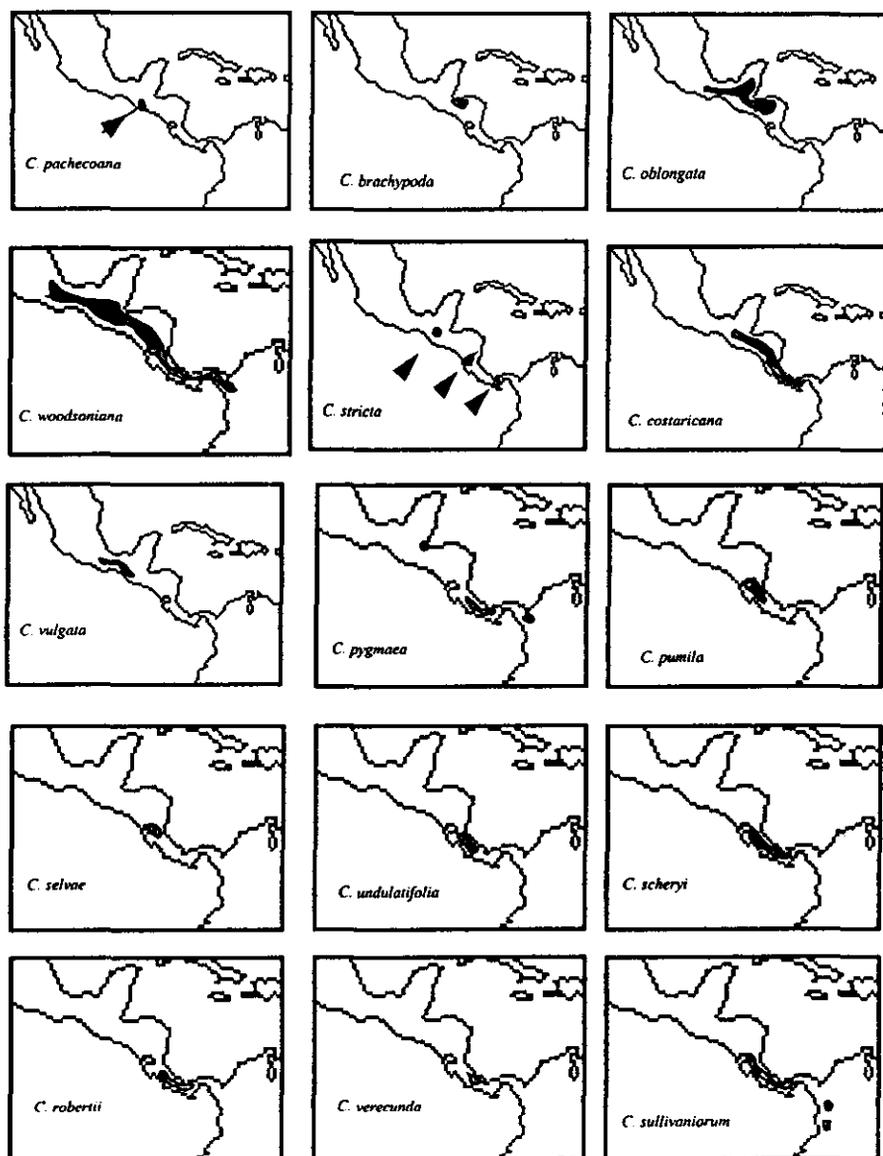


Figura 17 b. - (continuación) Áreas de distribución para las especies del subgénero *Chamaedoreopsis*, mapas modificados de Henderson *et al.* (1995). (continúa...)

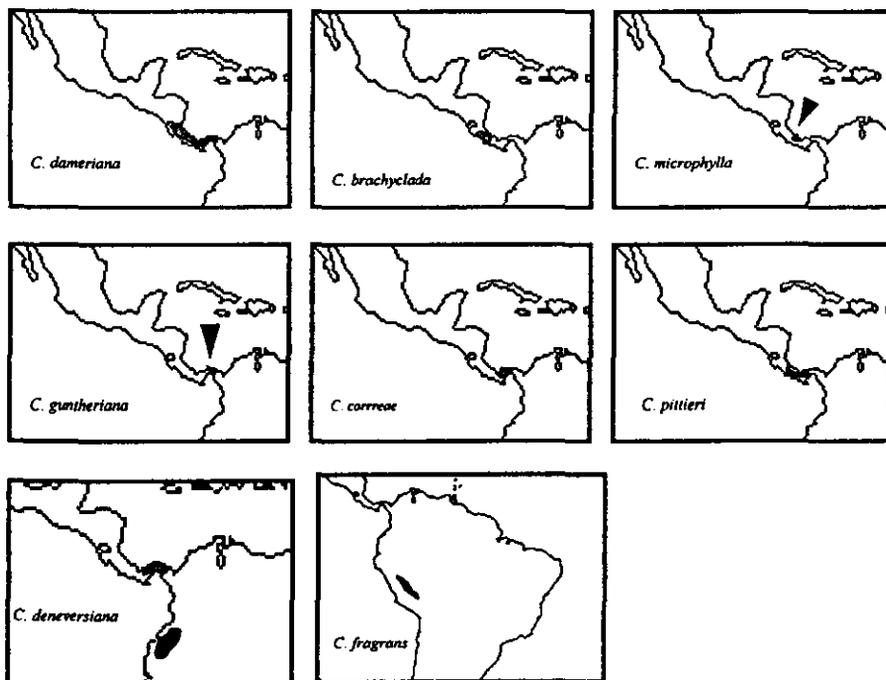


Figura 17 c.- (continuación) Áreas de distribución para las especies del subgénero *Chamaedoreopsis*, mapas modificados de Henderson *et al.* (1995).

#### ANÁLISIS DE COMPONENTES.

Para el subgénero *Chamaedoreopsis* se empleó la reclasificación de áreas considerada en *Chamaedorea* (MEX, CA1, CA, CA2 y SA) esto por los beneficios del uso de menos unidades de distribución, en comparación de catorce unidades correspondientes a los catorce países en los que se distribuye *Chamaedoreopsis*.

El efecto del número tan grande de especies considerado fue también notado en el desarrollo del árbol taxa-área contemplado en el análisis de componentes, en este se presentaron 39 nodos para las 46 especies que componen el subgénero (se excluye el nodo

del grupo externo). En el diagrama referente a la relación de taxa - área no es observable algún patrón, tan solo diremos que en este caso, que a grandes rasgos se aprecia que los dos centros de diversidad son ubicados en los niveles más basales del árbol, no así las especies distribuidas en la periferia del área de endemismo (MEX y SA), de las especies distribuidas en SA salvo *C. fragrans* tienen su total distribución en esta área mientras *C. deneversiana* mantiene una población en CA2

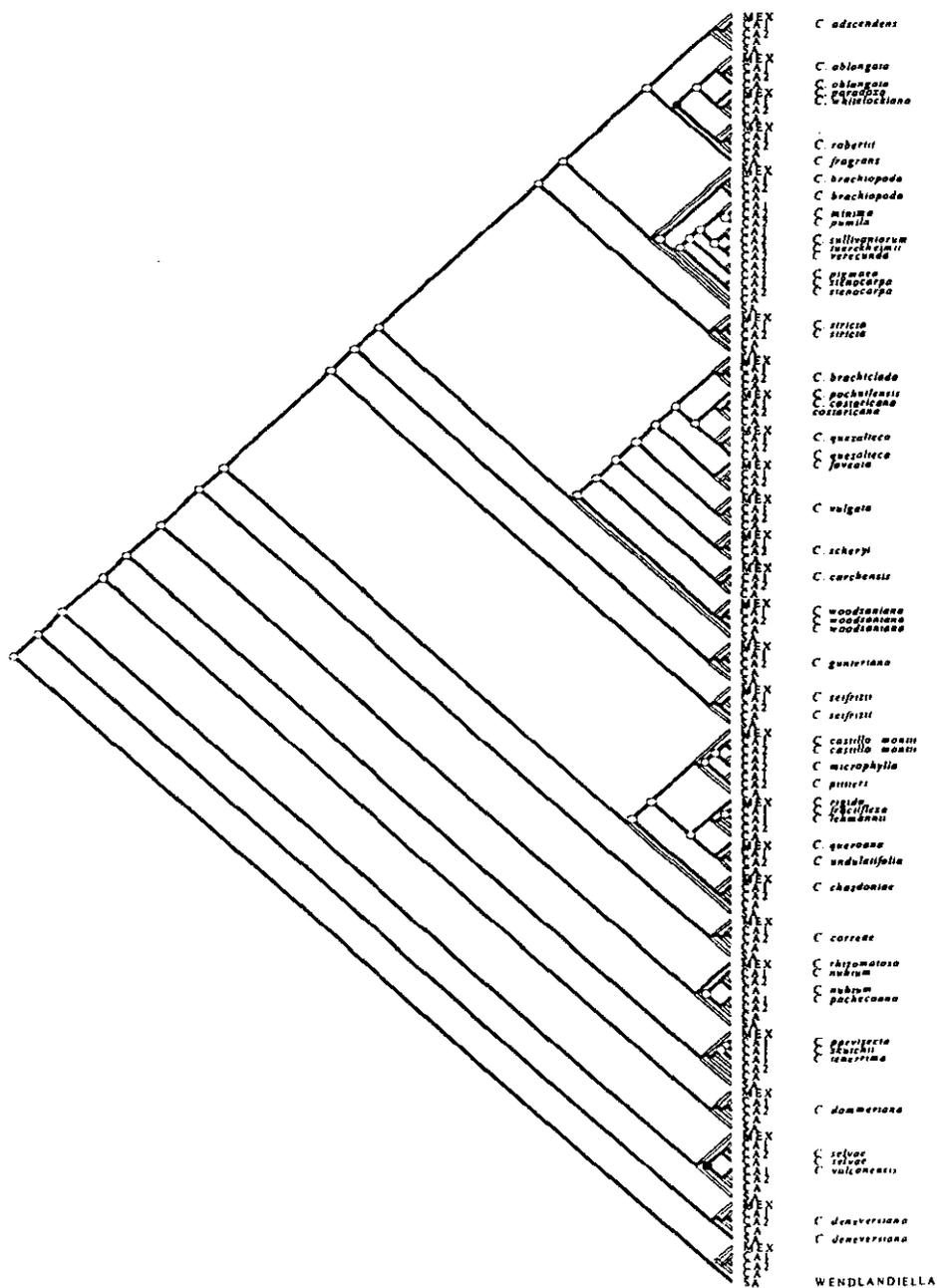


Figura 18 .- Cladograma - área derivado del análisis de componentes para el subgénero *Chamaedoreopsis*

#### 5.4.5.- Subgénero *Moreniella*

##### FILOGENIA

El subgénero es endémico para México, está integrado por dos especies *C. radicalis* y *C. microspadix* que cubren la distribución más norteña del género. Para este caso en particular las filogenias presentaron dificultades al ser sólo dos especies, ya que el programa de filogenias (PAUP) requiere de al menos cuatro especies para realizar una búsqueda. Para nuestros fines se resolvió manejar para este caso los árboles resultantes de la búsqueda del programa Mac Clade en los que no se presentaron diferencia entre árboles ni se logró discernir entre ambas especies. (Figura 19)

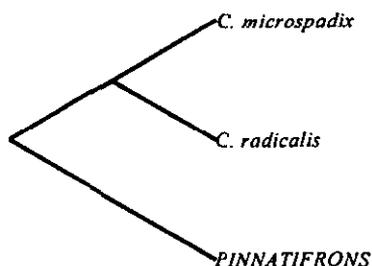


Figura 19.- Árbol no resuelto para las dos especies integrantes del subgénero *Moreniella*.

##### ÁREA DE ENDEMISMO

El subgénero *Moreniella* ocupa el límite norteño del género *Chamaedorea* en el norte de México, particularmente en la vertiente del Golfo de México. El área de endemismo abarca los estados de Nuevo León y Tamaulipas en el norte, presentándose en San Luis Potosí y llegando más al sur en el estado de Hidalgo. Por su parte, *C. radicalis* tiene su área de distribución con reportes en el total del área, no así *C. microspadix* que se restringe a los estados de Hidalgo y San Luis Potosí, al sur del área de endemismo (Figura 20).

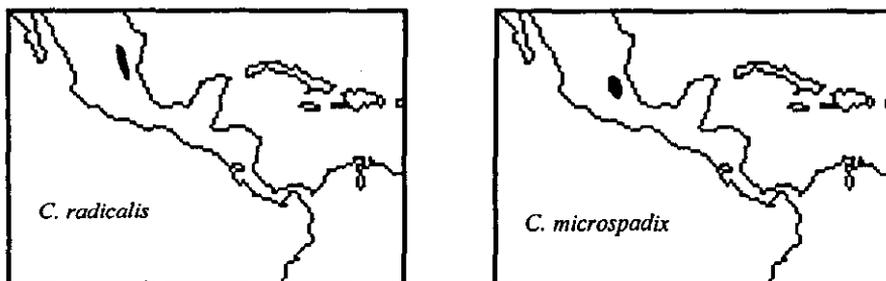


Figura 20.- Área de distribución de las dos especies pertenecientes al subgénero Moreniella.

### ANÁLISIS DE COMPONENTES.

Tomando en cuenta la restringida distribución del subgénero en el contexto global, el análisis de componentes se realizó contemplando su distribución regional considerando los reportes en entidades federativas (estados), así, el único componente que integra a las dos especies son los de Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León, para el cual *C. microspadix* sólo se presenta en Hidalgo y San Luis Potosí (Figura 21).

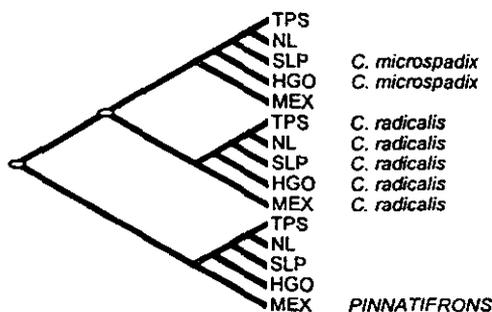


Figura 21.- Diagrama resultante del análisis de componentes para las especies del subgénero Moreniella.

#### 5.4.6.- Subgénero *Moreniopsis*

##### FILOGENIA.

Para el subgénero *Moreniopsis* las dificultades al generar el análisis filogenético fueron similares al presentado en el subgénero *Moreniella* al ser sólo dos especies a considerar, ya que, se dificulta el discernir entre dos especies. Sin embargo, la diferencia en la longitud de los árboles fue contrastante, se presentaron longitudes de 49 con (Wo), 15 con (P) y una mínima longitud de 8 cuando el grupo externo fue (W); así mismo, el índice de consistencia en los tres casos fue muy cercano a 1, siendo la búsqueda con (W) el árbol más consistente con un valor de 1.0 igual que su índice de retención en el mismo árbol (Figura 22).

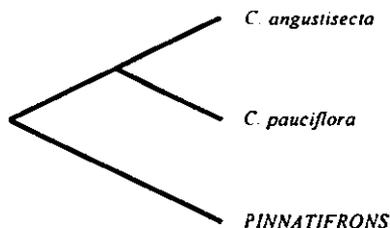


Figura 22.- Análisis filogenético para las especies del genero *Moreniopsis*.

##### ÁREA DE ENDEMISMO.

El subgénero *Moreniopsis* es de distribución Sudamericana ocupando el área más sureña del género. *C. pauciflora* ocupa la región oeste del amazonas en Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia, *C. angustisecta* ocupa el área de las faldas de montañas andinas del Perú, Brasil y Bolivia, no así Ecuador y Colombia como *C. pauciflora* que sobrepuestas conforman el área de endemismo del subgénero (Figura 23).



### 5.4.7.- Subgénero *Stephanostachis*

#### FILOGENIA

*Stephanostachis* es un subgénero compuesto de diez especies (Hodel, 1992), para efecto de las filogenias se contó con un total de 64 caracteres. El resultado de la búsqueda con *P* como grupo externo fueron diez árboles de longitud 174; cuando se utilizó *W* la búsqueda produjo dos árboles con 165 de longitud y con *W*<sub>0</sub> también 2 árboles de longitud 173. En la Figura (25) se muestran los consensos para las tres búsquedas (con los diferentes grupos externos). En particular, el caso de la búsqueda considerando *W*<sub>0</sub> y *W* como grupos externos se muestran árboles seleccionados al azar ya que los consensos resultan en politomías no resueltas de la casi totalidad de especies que conforman el subgénero. Cuando se considera a *W* el clado no resuelto se limita al conformado por las especies *C. alternans*, *C. tepejilote*, *C. arenbergiana*, *C. cataractarum* y *C. oreophila*.

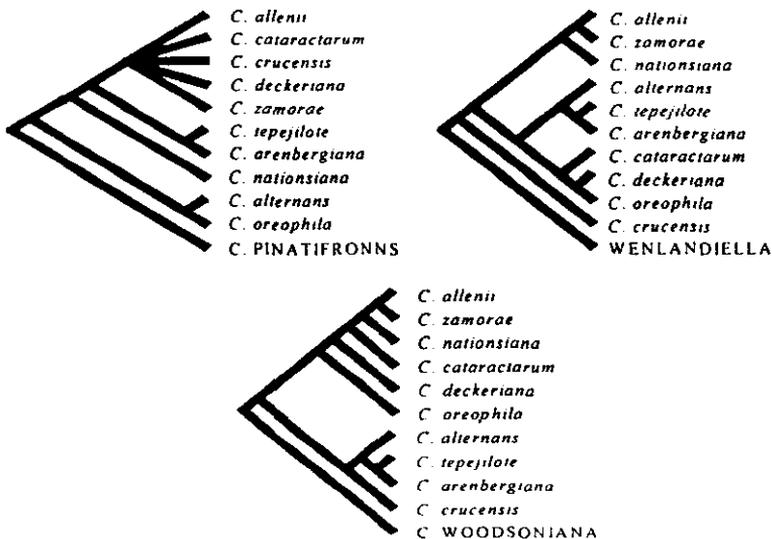


Figura 25.- Árboles filogenéticos para las especies del subgénero *Stephanostachis*.

## ÁREA DE ENDEMISMO

El subgénero es totalmente Centroamericano, siendo *C. tepejilote* la especie más ampliamente distribuida, en la casi totalidad del rango de distribución; el resto de especies que conforman el subgénero son de distribución mas restringida y sobrelapada con la de *C. tepejilote*. Es posible apreciar dos grupos de especies respecto a la distribución; las especies de distribución al norte *C. arenbergiana*, *C. alternans*, *C. cataractarum*, *C. nationstana* y *C. oreophila*, y las especies distribuidas al sur *C. deckeriana*, *C. allenii*, *C. curcensis* y *C. zamorae*.

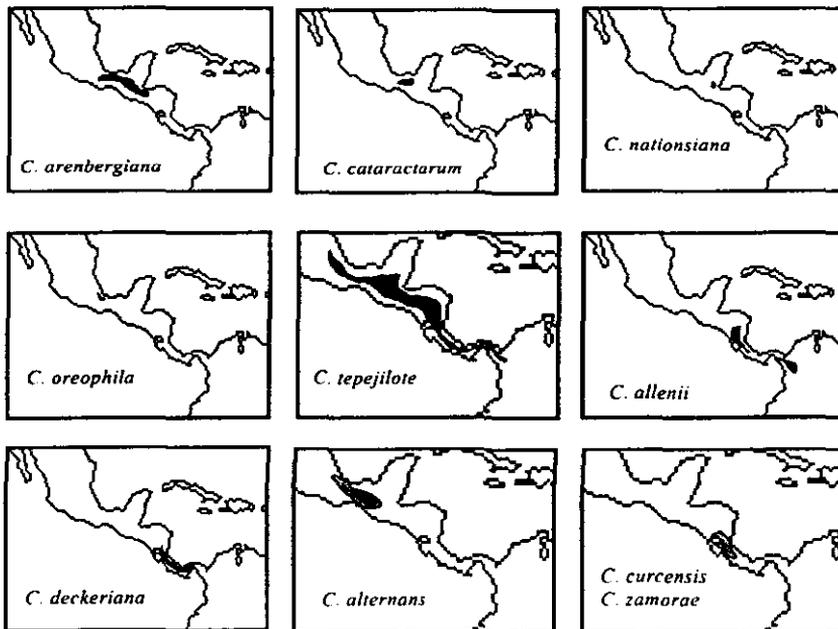


Figura 26.- Áreas de distribución para las especies del subgénero *Stephanostachis*, mapas modificados de Henderson *et al.* (1995)

## ANÁLISIS DE COMPONENTES

El análisis de componentes considerando a **P** resultó con diez componentes (Fig. 27 a) de los cuales los más inclusivos son los de distribución norteña. Así, *C. alternans* y *C. oreophila* se encuentran incluidas en el componente único de México; continúan *C. arenbergiana* y *C. nationsiana* también con distribución en el norte llegando a Honduras como límite de distribución. El componente que continua incluye a las especies de distribución sureña y a la más ampliamente distribuida, teniendo que en un componente se separan *C. tepejilote* y *C. cataractarum* y por otro lado, las especies de distribución más sureña *C. allenii*, *C. deckeriana*, *C. curcensis* y *C. zamorae*.

Cuando se consideró **W** el resultado fue distinto (Fig. 27 b), aquí **W** fue excluido de los componentes pues su distribución es completamente fuera del rango de distribución del subgénero, también es notable el comportamiento de *C. curcensis* que esta ubicado en la parte inicial del árbol, debido al análisis filogenético empleado para el análisis de componentes. En el resto de análisis son apreciables dos casos en los que los componentes agruparon especies con distribución en regiones del sur y norte, así por ejemplo un componente agrupa a *C. allenii* (sur), *C. zamorae* (sur) y *C. nationsiana* (norte) y otro componente agrupa a *C. cataractarum* (norte), *C. oreophila* (norte) y *C. deckeriana* (sur). Finalmente, un componente agrupa por un lado a *C. alternans* de distribución en México y por otro lado, a un componente en el que se ubica a las especies más ampliamente distribuida *C. tepejilote* y *C. arenbergiana*

Con **W<sub>0</sub>** como grupo externo (Fig. 27 c) *C. alternans*, *C. tepejilote* y *C. arenbergiana* se comportaron de manera similar que cuando se empleo a **W** como grupo externo, no así las demás especies, por ejemplo, en un componente por un lado se ubicó a *C. cataractarum*, *C. nationsiana*, *C. allenii* y *C. zamorae* y por otro, a *C. deckeriana*; este componente es derivado de otro en el que se encuentra a *C. oreophila*. En la topología del análisis son marcados dos grupos de especies: uno en el que se encuentran las especies de distribución norte *C. alternans*, *C. tepejilote* y *C. arenbergiana* teniendo asociada a *C. curcensis* de distribución sur; por otra parte, se ubica a *C. nationsiana*, *C. allenii*, *C. zamorae* y *C. deckeriana* de distribución sur a estas especies se relaciona *C. cataractarum* y *C. oreophila* de distribución Norte.



## Relación entre los Subgéneros

Con el objeto de observar la relación que guardan los subgéneros integrantes de *Chamaedorea*, se realizó un análisis filogenético en el que se consideraron las especies más representativas de cada subgénero, este análisis se llevo a cabo mediante el procedimiento de búsqueda exhaustiva el que dio como resultado dos árboles de longitud 208 (IC: 0.832, IH: 0.433, IR: 0.470, RC: 0.391).

En ambos árboles la topología es muy similar, variando únicamente la relación de *C. pauciflora* (Moreniopsis) y *C. pinnatifrons* (Chamaedorea) con respecto a *C. sartorii* (Eleutheropetalum), esta variación en el clado entre los dos árboles no se resolvió con un consenso. El resto de especies no cambió, teniendo que en la base del árbol se encuentra el clado constituido por *C. radicalis* (Moreniella), *C. woodsoniana* (Chamaedoreopsis) y *C. linearis* (Morenia). *C. tepejilote* (Stephanostachis) y *C. elegans* (Collinia) se mantuvieron, en su posición pero formando parte del clado derivado.

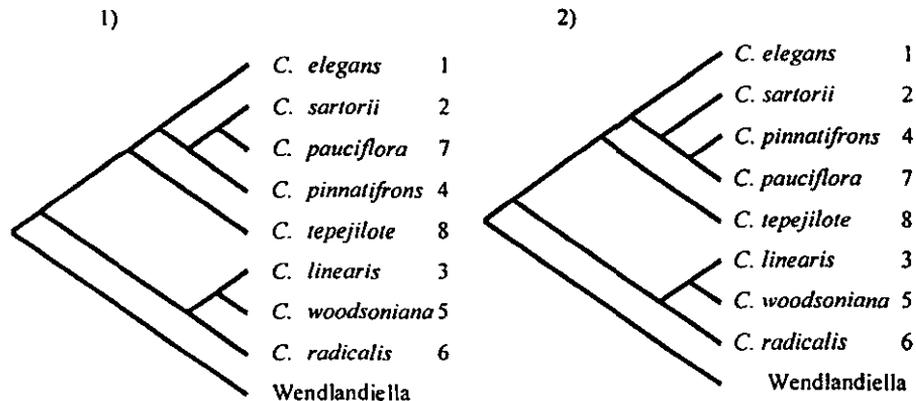
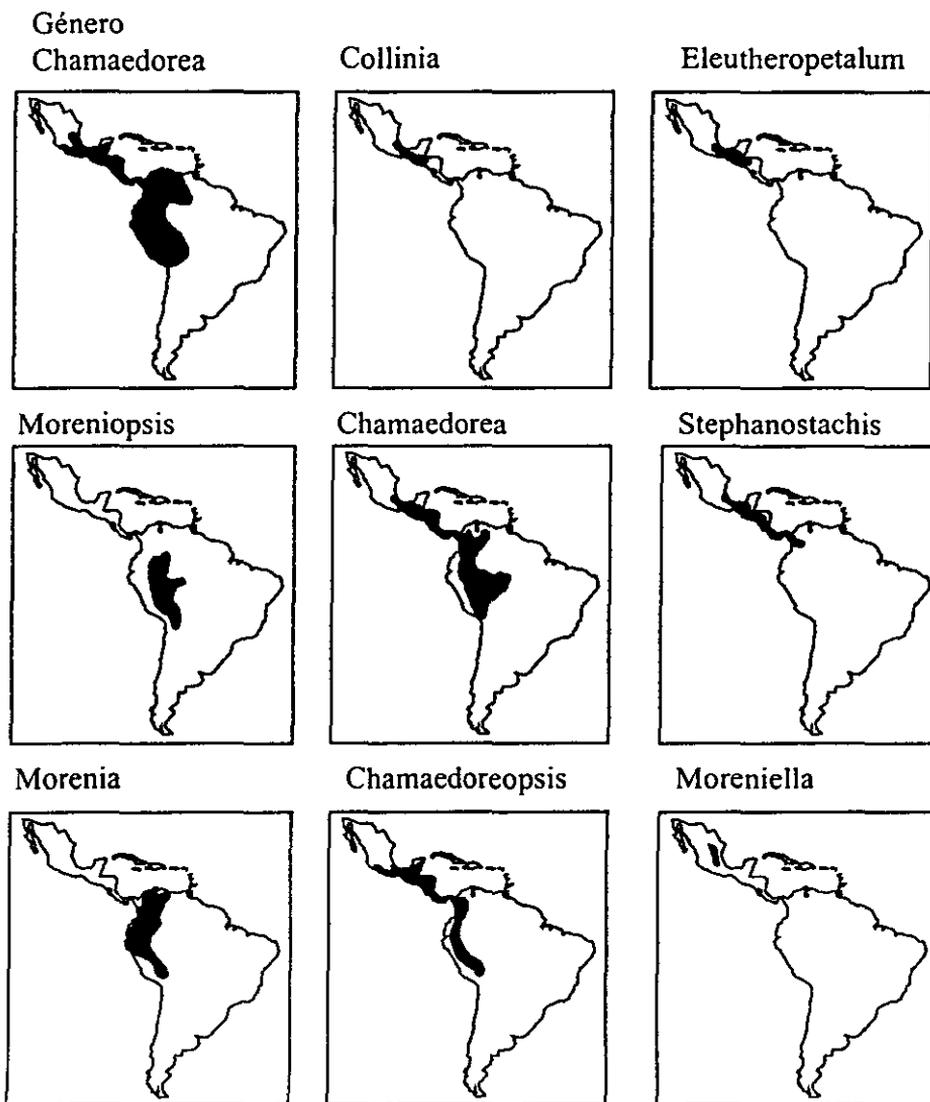


Figura 28.- Se muestra la relación entre ocho especies pertenecientes a los subgéneros del género *Chamaedorea*.

## ÁREAS DE ENDEMISMO

Para las áreas de endemismo de los subgéneros se logran apreciar tres grupos, 1) los subgéneros de distribución norte *Moreniella*, *Collinia* y *Eleutheropetalum*. 2) subgéneros de distribución Sur *Moreniopsis* y *Morenia* y 3) subgéneros de distribución amplia, *Chamaedorea*, *Chamaedoreopsis* y *Stephanostachis* (Figura 29).



## ANÁLISIS DE COMPONENTES

Considerando la filogenia de las especies integrantes de los ocho subgéneros se desarrolló un análisis de componentes para observar el comportamiento entre el cladograma y los árboles área. En este análisis se distinguen dos clados principales en cada uno de los cuales existen subgéneros con los distintos ámbitos de distribución. El clado basal está constituido por *C. radicalis* (Moreniella) de distribución norte y por otro lado un componente en donde *C. linearis* (Morenia) es de distribución sur y *C. woodsoniana* de una distribución amplia (NA, CA1, CA2 y SA). El segundo clado está constituido por cinco de los ocho subgéneros, en el que los subgéneros más basales de este clado, particular la distribución predominante es norte. Así, *C. tepejilote* (Stephanostachis) tiene distribución en NA, CA1 y CA2, y *C. elegans* (Collinia) y *C. sartorii* (Eleutheropetalum) con distribución en NA y CA1, finalmente en este clado de los subgéneros más derivados *C. pinnatifrons* (Chamaedorea) se encuentra ampliamente NA, CA1, CA2 y SA, por su parte *C. pauciflora* (Moreniopsis) es de distribución en SA. (Figura 30)

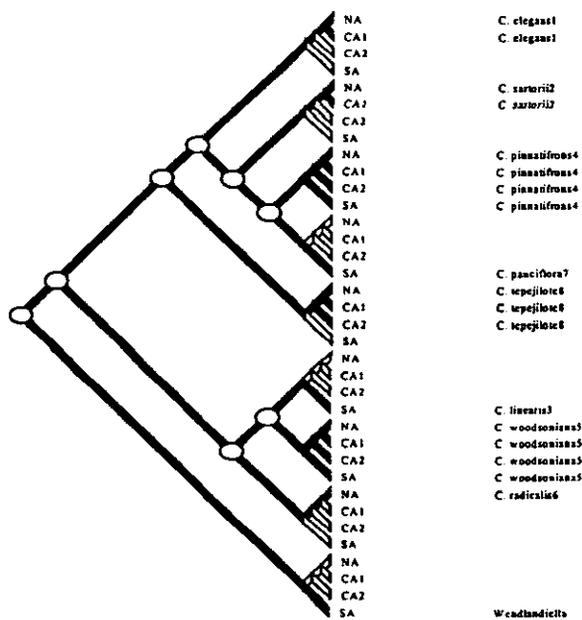


Figura 30.- Árbol resultante del análisis de componentes para las 8 especies pertenecientes a los 8 subgéneros.

## 5.6. DISCUSIÓN.

Para el subgénero *Eleutheropetalum* consideraremos como hipótesis filogenética el cladograma 7 c (L: 17, IC: 0.765, IH: 0.235, IR: 0.556, RC: 0.425) en el se empleó a W como grupo externo, en este árbol se obtuvieron los valores que demuestran la mayor consistencia entre los caracteres y el árbol en conjunto en comparación del resto de hipótesis generadas. En este árbol, *C. sartorii* se presenta como especie ancestral en el nodo más basal, de este se desprende el clado constituido por las tres especies restantes, de este clado se derivan dos nuevos nodos, en el primero de los cuales se separa *C. ernesti-augustii* de *C. metallica* y *C. stolonifera* en el nodo más derivado.

Así, *C. sartorii*, que es considerada la especie ancestral, se presenta en los extremos del área de endemismo, siendo la especie con áreas ausentes en su distribución (GUA y BEL). Por su parte, *C. ernesti-augustii* es la especie más ampliamente distribuida en el subgénero y sobrelapa su distribución con las demás especies; *C. metallica* y *C. stolonifera* son especies endémicas para México (MEX) y tienen una distribución restringida, las poblaciones de ambas especies son reportadas en zonas periféricas del área de endemismo.

Considerando las relaciones filogenéticas que existen entre las especies y como resultado de los análisis realizados es apreciable que existe el sobrelapamiento entre las especies integrantes del subgénero y la disyunción entre las poblaciones de *C. sartorii* responde probablemente a la extinción en las áreas ausentes. Aquí es importante mencionar que esta especie es reportada para ámbitos de altitud entre los 100-1300 metros (Hodel, 1992), ámbito que es mayor en amplitud respecto al resto de las especies, teniendo que *C. ernesti-augustii* se encuentra a bajas altitudes pero encontrándose en algunos casos cerca de los 1000 metros. Para *C. metallica* y *C. stolonifera* (especies más derivadas) el rango de distribución altitudinal se estrecha teniendo 50-600 y 600-800, respectivamente.

En el subgénero *Morenia* los IC fueron igual a 1.0 en todos los casos lo que significaría que todos los árboles fueron altamente congruentes. Sin embargo, los IH no muestran lo mismo, éstos indican números altos de homoplasia, a pesar de que en las búsquedas se eliminaron los caracteres no informativos. Para efecto de esta discusión

consideraremos como hipótesis filogenética a uno de los árboles resultantes de la búsqueda con P, árbol en el que *C. linearis* es ubicado en el nodo ancestral y *C. smithii* y *C. latisecta* en el nodo derivado.

Henderson *et al.* (1995) incluyen a las especies derivadas dentro de *C. linearis* y mencionan que esta es muy variable y ampliamente distribuida, las tres especies sobrelapan su distribución en el área de endemismo y *C. linearis* se describe dentro de 50–2800 metros de altitud, *C. smithii* a los 1800 metros y *C. latisecta* entre los 2000 y 2300 metros. Para el subgénero es muy probable que el proceso que está determinando el patrón de distribución sea la especiación simpátrica, de manera similar que en el subgénero *Eleutheropetalum* y que las condiciones ecológicas particulares de cada área de distribución de las especies estén modulando los mecanismos de aislamiento entre ellas.

Hodel (1992a) reconoce para el género dos subgéneros compuestos de un alto número de especies, *Chamaedorea* con 26 especies y *Chamaedoreopsis* con 47 especies, en éstos el número de especies repercutió notablemente en el desarrollo de los análisis.

El subgénero *Chamaedorea* presentó la longitud menor (463) y los índices más consistentes con W (IC: 0.607, IH: 0.623, I R: 0.437, RC: 0.265), los valores tan altos de homoplasia y consecuentemente los menores de sinapomorfias se dan por el alto número de especies consideradas, número que sobrepasa los sugeridos por los autores de programas de parsimonia (PAUP y Mac Clade), sin embargo, el IC no es menor a 0. 500 y consideramos que de alguna manera las tipologías de W representan hipótesis cercanas a la filogenia del subgénero.

Para *Chamaedorea* se aprecia un alto número de especies endémicas en las distintas regiones consideradas y un menor número de especies ampliamente distribuidas. Esto dificulta el determinar los patrones de distribución del subgénero, principalmente por la presencia de áreas redundantes (cuando una misma área es habitada por más de un taxón); esto se observa en los endemismos que se concentran en CA2 y CA1 y además, por los taxones ampliamente distribuidos (cuando un taxón terminal se distribuye en más de una de las áreas analizadas), que es el caso de *C. pinnatifrons* y *C. graminifolia* ubicados en ramas

más derivadas. En sí, la temporalidad relativa de las especies del subgénero, así como el determinar la especie o grupo de especies ancestrales y las derivadas se dificultó.

Como se mencionó, *Chamaedoreopsis* es el más diversificado de los subgéneros con 46 especies, por lo que superó por mucho el límite recomendado para los análisis filogenéticos, resultando en reconstrucciones altamente homoplásicas y mínimamente sinapomórficas (con W: IC: 0.348, IH: 0.652, I R: 0.397, RC: 0.138) y por ende en filogenias poco robustas. En este caso el asumir temporalidades entre las especies basados en estas hipótesis sería riesgoso y poco confiable, aquí se recomendaría el desarrollo de estudios más a fondo para intentar seccionar el subgénero en fracciones más pequeñas y así para generar filogenias parciales o quizá el empleo de otros algoritmos, para poder discernir procesos y patrones que modulan los patrones de distribución de las especies de *Chamaedoreopsis*.

*Moreniella* es el subgénero endémico para México en el límite norte del área de endemismo del género *Chamaedorea*. Como se mencionó anteriormente, el poseer sólo dos especies, *C. radicalis* y *C. microspadix*, dificultó discernir relaciones filogenéticas entre ellas y quizá para resolver esta relación sea necesario posteriormente buscar relaciones con especies cercanas, pertenecientes a otros subgéneros relacionados.

Las especies de *Moreniella* sobrelapan su distribución, *C. microspadix* ocupa el área sur del área de endemismo del subgénero reportándose a medianas altitudes en bosques húmedos (Hodel 1992a), mientras *C. radicalis* ocupa el total del área de endemismo reportándose a los 1000 m de altitud en bosques de encino y a latitudes por arriba del Trópico de Cáncer. Debido al sobrelapamiento entre la distribución de las especies y también a que el área de endemismo podría considerarse dentro de una misma provincia la de la Sierra Madre Oriental

*Moreniopsis* ocupa el límite sur del área de endemismo del género *Chamaedorea* y al incluir dos especies como *Moreniella*, también presentó dificultades en el análisis. Ambas especies muestran sobrelapamiento en su distribución pero *C. pauciflora* está más ampliamente distribuida y principalmente en altitudes bajas pero alcanza los 1000 metros. Por su parte, *C. angustisecta* se localiza en un ámbito altitudinal más restringido a los 700

metros. Si consideráramos la hipótesis de que las especies más ampliamente distribuidas son las más primitivas, *C. pauciflora* sería la especie ancestral y *C. pauciflora* la especie derivada.

Por su parte, Stephanostachis presentó los valores más consistentes con W al presentar la longitud mínima de 165 (IC: 0.706, IH: 0.566, IR: 0.442, RC: 0.312) en los dos árboles resultantes.

En este subgénero, se encuentran puntos encontrados entre el número de especies que lo integran, Henderson *et al.* (1995) menciona que *C. alternans* separada como una especie (Hodel, 1992 a) es probablemente solo una forma local de *C. tepejilote*. Estos autores mencionan además que *C. curcensis* y *C. zamorae* fueron separadas de *C. allenii* por Hodel (1992 a) basado en detalles mínimos.

En el subgénero se observa que *C. tepejilote*, especie derivada, es la especie de amplia distribución y el resto de especies sobrelapan su distribución con ella. Estas especies están distribuidas en ambos centros de diversidad y las relaciones filogenéticas muestran que especies de distribución en CA1 pueden estar relacionadas con especies de CA2 y viceversa. *C. nationsiana* de distribución norte esta relacionada con *C. allenii* y *C. zamorae* de distribución sur; *C. oreophila* y *C. cataractarum* de distribución norte se relacionan con *C. deckeriana* de distribución sur. Por su parte, *C. alternans* y *C. arenbergiana* sobrelapan su distribución en el norte del área de endemismo con *C. tepejilote*.

Con respecto al análisis en el que se intentó observar la relación que guardan los subgéneros es importante mencionar que se realizaron en este caso, búsquedas considerando distintas combinaciones de especies pertenecientes a los distintos subgéneros y la reconstrucción que se muestra es la que resultó con los valores más consistentes, con 2 árboles de longitud 208 (IC: 0.832, IH: 0.433, IR: 0.470, RC: 0.391).

En esta hipótesis los subgéneros ampliamente distribuidos se muestran en los clados más derivados no así los subgéneros más restringidos ubicados en la base de los clados principales que se observan en ambas reconstrucciones.

En el nodo basal se ubican los subgéneros que cubren los extremos del área de endemismo del género *Chamaedorea*, *Moreniella* en el norte y *Moreniopsis* en el sur, además, el subgénero mayormente diversificado *Chamaedoreopsis*, que juntos cubren el área de endemismo del género. En el clado derivado se encuentran subgéneros de distribución restringida como *Collinia* y *Eleutheropetalum* de distribución norte (MEX y CA1) que sobrelapan su distribución con los subgéneros ampliamente distribuidos de este clado, estos son *Stephanostachis* y *Chamaedorea*; este último sobrelapando su distribución con *Moreniopsis* de distribución sur.

Los resultados de este análisis sugieren que dentro de *Moreniella*, *Moreniopsis* e incluso *Chamaedoreopsis* se encuentra la especie o grupo de especies ancestrales del género *Chamaedorea*, la cual ocupó gran parte del área de endemismo del género. Dentro de esta área se dieron procesos vicariantes así como dispersadores que involucraron la formación de barreras geográficas así como también de índole ecológico y medioambiental en distintos tiempos. Así, las especies del género *Chamaedorea* son el resultado de distintas respuestas a esta variedad de procesos, respuestas tan variables capaces de generar la gran diversidad de formas y hábitos presente en el género *Chamaedorea*. Considerando lo anterior, la alta concentración de especies en los dos centros de diversidad para el género *Chamaedorea* representaría un efecto de las condiciones que imperan en las zonas tropicales caracterizadas por propiciar altos niveles de diversidad más que como centros de origen del género.

## DISCUSIÓN GENERAL

### Riqueza de especies del género *Chamaedorea* en México.

La revisión de herbario, dio como resultado una riqueza de 39 especies del género *Chamaedorea* presentes en México, la cual difiere del número de 45 especies reportado por Hodel (1992a). Esta diferencia se debe a que en los herbarios se encuentran ejemplares determinados como especies que Hodel ha denominado como sinonimias de otras, así por ejemplo *C. concolor* y *C. aguilariana* reportadas en los herbarios consultados son descritas por el autor como *C. pinnatifrons*, y en esta situación se encuentran seis especies más: *C. erumpens* es definida como *C. seifrizii*, *C. humilis* como *C. geonomiformis*, *C. karwinskiana* como *C. pochutlensis*, *C. lepidota* como *C. liebmanii* y *C. wendlandiana* como *C. tepejilote*; incluso en los herbarios aparece una colecta determinada *C. ibarrae* que no es reconocida por Hodel, sin embargo Henderson *et al.* (1995) sí la reconocen como tal. Considerando esto, la diferencia en el número de especies reportadas de esta revisión con Hodel se incrementa de seis a catorce de las 45 especies de Hodel, ya que en la riqueza descrita por el autor no están consideradas estas. Por otro lado, la diferencia de 14 especies estaría dada por el nuevo reporte de especies para México: *C. atrovirens*, *C. carchensis*, *C. ferruginea*, *C. foveata*, *C. fractiflexa*, *C. hooperiana*, *C. microspadix*, *C. parvisecta*, *C. quezalteca*, *C. rhizomatosa*, *C. stricta*, *C. vulgata* y *C. whitelockiana*, especies que han sido depositadas en herbarios distintos a los que se tuvo acceso. Como resultado de esta revisión, se reconoce la necesidad de un mayor trabajo florístico y taxonómico del género en México.

Con respecto a la distribución de la riqueza de especies observada en esta revisión, se corroboró la existencia de un centro de diversidad del género en el sureste de México distinguido por Hodel (1992a), especialmente en el estado de Chiapas (23 especies). A esta entidad le continuaron en diversidad los estados de Oaxaca y Veracruz reportando cada uno de ellos 17 especies.

Los tres índices de similitud específica empleados para comparar las entidades federativas presentaron los valores más altos cuando se compararon Chiapas, Oaxaca y

Puebla con Veracruz, también cuando se comparo Puebla y Tabasco. En el análisis también se observa que Chiapas compartió especies con todos los estados.

El resto de estados de la república Mexicana reportaron un menor número de especies de las cuales al menos una es compartida con alguno de los tres estados más diversos. Con los análisis de similitud se observó también los estados son más similares entre sí con aquellos que se encuentran en la misma región (Pacífico, Golfo y Península de Yucatán) y ellas comparten especies con la región Sureste.

#### **Biogeografía del género *Chamaedorea* en la región de Los Tuxtlas Veracruz, México.**

En la región de Los Tuxtlas se encontraron once especies de las diecisiete reportadas para el estado de Veracruz y dos especies no registradas y denominadas "segunda" y "ceniza" (*Chamaedorea* sp.).

Los patrones de distribución analizados mostraron que las especies del género *Chamaedorea* en la región de Los Tuxtlas, poseen distintas amplitudes de distribución altitudinal distinguiéndose al menos dos categorías: una representada por *C. concolor* con amplia distribución y especies con un reducido rango de distribución en el gradiente altitudinal, siendo *C. tuerckheimii* y *C. tepejilote* los casos extremos.

Para la región existe el antecedente de los trabajos de Ramírez y Velázquez (1993) desarrollados en la Sierra de Santa Marta sobre la distribución de especies del género en el gradiente altitudinal en especial para cinco especies de importancia económica. Estas cinco especies se presentaron en los censos realizados y los patrones de distribución fueron distintos. *C. hooperiana* es reportada por Ramírez y Velázquez en el rango de 900 y 1500 m.s.n.m. mostró un rango más amplio al ser encontrada a los 500 m en la localidad López Mateos perteneciente también a la Sierra de Santa Marta. *C. woodsoniana* fue poco representada en los censos realizados y solo se presentó en el intervalo de altitud de 600 a 800 m.s.n.m., mientras Ramírez y Velázquez la reportan por arriba de los 1 000 m. Para *C. oblongata* el rango de distribución fue mayor en los datos de los autores encontrando esta incluso a los 1 300 m. En *C. elegans* y "segunda" (*Chamaedorea* sp.) los rangos de distribución altitudinal coincidieron con los autores, así, *C. elegans* presentó un intervalo de distribución amplio (100 - 1400 m.s.n.m.) y "segunda" un rango reducido a elevadas

altitudes (1 200 - 1 600). Ramírez y Velázquez mencionan que la distribución actual de especies del género en la localidad Santa Marta ha sido en gran medida moldeada por actividades agropecuarias o incendios, los cuales han restringido la presencia de especies a altitudes mayores. Esto fue evidente con los muestreos realizados en la localidad López Mateos, ejido perteneciente también a la Sierra de Santa Marta en donde se abarcaron altitudes menores y en donde se presentaron los rangos de distribución más bajos de *C. elatior*, *C. hooperiana*, *C. elegans* y *C. pinnatifrons*. En esta localidad los fragmentos de selva son mas conservados debido a que las actividades humanas interfieren en menor escala sobre ellos.

En las especies restantes, los rangos de distribución de las especies fue comparado con los reportes de Hodel, presentado diferencia en todos los casos, diferencias que atribuimos a que Hodel considera la totalidad de distribución de las especies, a pesar de esto, en la mayoría de las especies los rangos de distribución de las poblaciones muestreadas caen dentro de estos intervalos. Es importante mencionar que las especies encontradas generalmente se distribuyen en manchones de diverso tamaño y con densidades y condiciones microambientales variables.

Como resultado de los muestreos realizados, en la mayoría de las especies se aprecian picos en la distribución de los individuos reproductivos, sin embargo, no sucedió en todos los casos como se esperaba y *C. elegans* así como *C. concolor*, muestran densidades significativas de individuos reproductivos en los límites de sus intervalos de distribución altitudinal.

#### **Filogeografía del género *Chamaedorea*.**

Para cubrir el estudio filogeográfico del género *Chamaedorea* se realizaron hipótesis filogenéticas basadas en el análisis de parsimonia. El resultado de estos análisis fue en gran medida determinado por el número de taxa que constituyen cada uno de los subgéneros, así como por el grupo externo empleado para cada caso. En general, se observa que los análisis que emplearon a *Wendlandiella* (W) como grupo externo presentaron los valores más consistentes, es decir, los de menor valor de homoplasia para los caracteres empleados en las distintas reconstrucciones. La diferencia con los valores cuando se empleó a *C.*

*pinnatifrons* y *C. woodsoniana* muy probablemente responda a que al ser más cercanos al grupo interno exista la posibilidad que estas especies o los subgéneros a los que pertenecen sean derivados del resto de subgéneros como se demuestra en el análisis que consideró a ocho especies de los ocho subgéneros y con ello se incrementaron los índices de homoplasia.

El subgénero *Eleutheropetalum* es constituido por cuatro especies y en la filogenia seleccionada *C. sartorii* es considerada la especie ancestral; esta especie es reportada en dos poblaciones aisladas en México y Honduras, que corresponderían a los dos extremos del área de endemismo. En esta reconstrucción las tres especies restantes son derivadas y *C. ernesti-augustii* se presenta en un clado independiente del constituido por *C. metallica* y *C. stolonifera*. El área de distribución de *C. ernesti-augustii* abarca el área de endemismo del subgénero, mientras *C. metallica* y *C. stolonifera* sobrelapan su distribución con *C. ernesti-augustii*. El subgénero en si no presenta una segregación geográfica y muy probablemente sea el reflejo de un proceso de especiación simpátrica.

El subgénero *Morenia* es constituido por tres especies *C. linearis*, *C. latisecta* y *C. smithii* (Hodel, 1992). Henderson *et al.* (1995) a diferencia de Hodel integran a *C. latisecta* y *C. smithii* junto con *C. linearis* la cual mencionan ellos es ecológicamente tolerante, ampliamente distribuida y muy variable. Esto es importante resaltarlo ya que las hipótesis generadas para este subgénero presentaron distintas topologías, y los valores en todos los casos fueron muy consistentes, probablemente como consecuencia de las pocas diferencias morfológicas que presentan las especies. Considerando las áreas de distribución y el área de endemismo no es difícil pensar a *C. linearis* como especie ancestral con distribución amplia y *C. smithii* y *C. latisecta* especies derivadas con una distribución restringida. En el subgénero la distribución podría ser reflejo de algún tipo de aislamiento ecológico de las especies derivadas y al no existir una segregación geográfica es probable que en el subgénero se este dando un proceso de especiación simpátrica.

Para el subgénero *Chamaedorea* el desarrollo de las filogenias fue mediante el procedimiento de búsqueda heurística debido al número de especies que lo constituyen (26 Hodel 1992 a) y presentó los índices más consistentes con W, el resultado de este análisis

fueron cuatro árboles, el consenso (ver Fig. 13a) muestra una politomía de 6 clados, 4 de ellos para especies independientes *C. verapazensis*, *C. simplex*, *C. serpens* y *C. rojasiana*, los otros dos clados agrupan más especies, uno cuatro, y el último a las restantes dieciocho especies. Como patrón general, se observa que las especies más ampliamente distribuidas se localizan en los clados más derivados, tal es el caso de *C. pinnatifrons*, *C. geonomiformis* y *C. graminifolia*, no así las especies de distribución restringida que en general se encuentran en clados ancestrales. La excepción que es importante resaltar es *C. simplex* ubicada en la politomía basal y la que es reportada en los dos centros de diversidad para *Chamaedorea*. Las tres especies restantes de la politomía son localizadas en alguno de los centros de diversidad, *C. serpens* en particular para el centro de diversidad Costa Rica-Panamá (C2), *C. verapazensis* y *C. rojasiana* en el centro de diversidad México-Guatemala (C1). El clado constituido por cuatro especies muestra este mismo patrón con las especies ancestrales en C1 y las derivadas en C2. Para el clado del resto de las especies, los clados más ancestrales corresponden a especies de distribución restringida, principalmente en C2, y los más derivados se observan principalmente en C1 y algunos solo en México (MEX).

Con la información observada en este análisis, la hipótesis que se podría sugerir es la que en un principio el subgénero fue ampliamente distribuida en Centroamérica y que de esta distribución ancestral surgieron dos líneas de diversificación una en el centro de diversidad de Costa Rica y Panamá (C2) y otra en México y Guatemala (C1); cada una de estas líneas es más afín a alguno de los dos centros pero con especies compartidas entre ambos, generalmente las especies más derivadas del subgénero y siendo el C1 más diversificado que C2.

Para el subgénero *Chamaedoreopsis* se obtuvieron índices bajos de homología y consecuentemente altos de homoplasia; esto fue resultado del número alto de taxa considerados. Como se mencionó para este caso, sería riesgoso generar conclusiones considerando la hipótesis generada, y como consecuencia de esto se puede observar que en el árbol no es perceptible un patrón de distribución como tal. En general, se encuentran especies de distribución restringida de uno u otro centro de diversidad tanto en clados derivados como ancestrales, asimismo especies con amplia distribución son encontrados en distintos niveles filogenéticos del árbol. Por ejemplo, en la base del árbol se encuentran

especies de distribución restringida principalmente en C2 (*C. deneversiana*, *C. dammeriana* y *C. correae*) y por otro lado, se encuentran clados que agrupan a más de una especie de amplia distribución; un clado es integrado por *C. selvae* y *C. volcanensis* con distribución en C1, CA y C2, y uno que agrupa *C. rhizomatosa*, *C. nubium* y *C. pachecoana* en MEX, C1 y CA. El resto de especies del subgénero se agrupa en siete clados principales y al igual que las ramas ancestrales no es perceptible un patrón.

Para este subgénero en particular, y considerando los resultados obtenidos, sería prudente recomendar un mayor trabajo taxonómico, así como el empleo de técnicas distintas de análisis de la información y el empleo de otras fuentes, quizá moleculares.

Moreniella es un subgénero constituido por dos especies distribuidas en el extremo más al norte del género, al estar constituido por dos especies se dificultó el establecer relaciones de ancestría-descendencia entre ellas; ambas especies sobrelapan su distribución y *C. radicalis* es la más ampliamente distribuida llegando ésta a los estados de Tamaulipas e incluso reportándola Hodel (1992a) cerca de Nuevo León por arriba del Trópico de Cáncer. Por otro lado el subgénero está emparentado con *Chamaedoreopsis* y *Morenia* en el análisis que consideró a los ocho subgéneros ocupando *Moreniella* la rama basal de este clado. Es importante resaltar la importancia del subgénero en este sentido, pudiendo constituir este una posibilidad viable de taxón ancestral del género *Chamaedorea*, en base a los resultados de este análisis filogenético.

El subgénero *Moreniopsis* al igual que *Moreniella* está constituido por dos especies y presentó las mismas dificultades al establecer relaciones filogenéticas entre las especies que lo constituyen. En este caso, *C. angustisecta* presentó una distribución extrema en el límite sur de distribución del género y *C. pauciflora* una distribución más al norte; ambas especies sobrelapan su distribución, aunque este sobrelapamiento no es total. El subgénero está relacionado con *Moreniopsis* y *Chamaedorea* en el clado más derivado del análisis que consideró a la totalidad de los subgéneros.

En el subgénero *Stephanostachis* existen diferencias de definición de especies entre los especialistas; Henderson *et al.* (1995) mencionan que *C. alternans* separada como una especie por Hodel (1992a) es probablemente solo una forma local de *C. tepejilote*. Estos

autores mencionan además que *C. curcensis* y *C. zamorae* fueron separadas de *C. allenii* por Hodel (1992 a) basado en detalles mínimos. En este subgénero se observa que *C. tepejilote*, es la especie de mayor distribución y el resto de las especies sobrelapan su distribución con ella. Las especies del subgénero están distribuidas en C1 y C2 y las relaciones filogenéticas muestran que especies de distribución en CA1 pueden estar relacionadas con especies de CA2 y viceversa. *C. nationsiana* de distribución norte está relacionada con *C. allenii* y *C. zamorae* de distribución sur; *C. oreophila* y *C. cataractarum* de distribución norte se relacionan con *C. deckeriana* de distribución sur. Por su parte, *C. alternans* y *C. arenbergiana* sobrelapan su distribución en el norte del área de endemismo con *C. tepejilote*. El subgénero constituye un clado independiente en el análisis del género y está ubicado en una posición intermedia, en la base del clado más derivado constituido por los subgéneros *Collinia*, *Eleutheropetalum*, *Chamaedorea* y *Moreniopsis*.

El análisis de la relación entre los subgéneros, muestra en el clado basal a *Moreniella* y *Moreniopsis*, ambos con distribución restringida en los dos extremos del área total de distribución del género, emparentados con el subgénero más ampliamente distribuido (*Chamaedoreopsis*). En el clado derivado se encuentran *Collinia* y *Eleutheropetalum* de distribución norte, relacionados con *Stephanostachis* y *Chamaedorea* este último con amplia distribución.

Considerando los resultados de este estudio filogeográfico resulta probable pensar que dentro de *Moreniella*, *Moreniopsis* e incluso *Chamaedoreopsis* se encuentra la especie o el grupo de especies ancestral el género *Chamaedorea* las cuales ocuparon gran parte del área de endemismo del género, dentro de la cual se dieron procesos vicariantes y dispersantes junto con la formación de barreras geográficas y ecológicas en distintos momentos de la historia evolutiva de este género.

Tomando en cuenta las dificultades en el desarrollo del análisis filogenético y la diferencia en el criterio de reconocimiento de especies resulta relevante resaltar la necesidad de una mayor atención en la sistemática del grupo. Por ejemplo, Henderson *et al.* (1995) mencionan que la formación de individuos híbridos entre especies del género no es difícil en condiciones experimentales y no descartan que en condiciones naturales sea un evento frecuente.

## CONCLUSIONES

El desarrollo de la presente tesis permitió mediante un enfoque biogeográfico integrar distintos aspectos relacionados con la biología de las especies del género *Chamaedorea*, género que indiscutiblemente requiere una atención especial por su importancia económica y sobre todo biológica en las regiones tropicales. Se integraron aspectos tan particulares de las especies como lo fueron los ámbitos de distribución en un gradiente altitudinal así como la especificidad que guardan las especies con respecto a su medioambiente, esto en una escala local. En la escala regional y con ayuda de la revisión de herbario se logró establecer la riqueza de especies, así como los patrones de distribución de estas para una región determinada (México). Los aspectos globales del género fueron abarcados mediante empleo de los métodos de la biogeografía cladística, la cual con ayuda del desarrollo de filogenias así como con la determinación de áreas de endemismo cubrió los aspectos relacionados con la historia del género. En si, la tesis permitió el ejercicio de metodologías que llevarán al entendimiento de los fenómenos naturales que originan y mantienen la biodiversidad, siendo la biogeografía la disciplina que permitió el estudio de fenómenos históricos y evolutivos relacionados con el origen de las especies así como aspectos ecológicos a los que se atribuye el mantenimiento de ellas.

Por otra parte, la tesis demostró la dificultad que implica cubrir las varias posibilidades que existen dentro de la escala espacio-temporal y los pesos que tienen los procesos y patrones para cada grupo en particular.

Finalmente como resultado del presente trabajo se puede concluir:

1. – Que para el género *Chamaedorea*, se reconoce la necesidad de estudios respecto a la sistemática y definición de subgéneros, así como en la determinación de especies, ya que existe un gran desacuerdo entre los especialistas del género y sus puntos de vista.

2. – En las especies del género se observa una gran variedad de rangos de distribución, tanto en el contexto ecológico como en el geográfico, y esto se aprecia por el alto número de endemismos así como por la presencia de especies con amplia distribución, tanto como el género mismo.

3. – Los patrones de distribución en el género *Chamaedorea* son el reflejo de un gran espectro de procesos, en el que no se descartan procesos de especiación vicariantes así como dispersionistas y en los que han influido factores ecológicos, geográficos y adaptativos para el desencadenamiento de mecanismos de especiación.

4. – Al establecer una jerarquía de prioridades considerando criterios biogeográficos y filogenéticos, resulta claro que la región del sureste mexicano requiere una mayor atención, destacando dentro de la región los fragmentos de selva tropical presentes en los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz.

## LITERATURA CITADA.

- Aguilar A. R. I. 1986. L género *Chamaedorea* Willd (Palmae) en el estado de Veracruz. Tesis profesional Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. México.
- Andersson L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 23: 269-277.
- Ataroff M. y T. Schwarzkopf, 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea artlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92: 250-256.
- Barton N.H. y I. Wilson, 1995. Genealogies and geography. *Philosophy Trans Royal Society of London* 349: 49-59.
- Bibby C.J., N.J. Collar, M.J. Crosby, M.F. Heath, Ch. Imboden, T.H. Johnson, A.J. Long, A.J. Stattersfield y S.J. Thrigood, 1992. *Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation*. International Council for Bird Preservation. Cambridge.
- Briggs J.C. 1991. Historical biogeography: the pedagogical problem. *Journal of Biogeography* 18: 3-6.
- Brooks D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30
- Broschat T. K. y H. Donselman, 1986. Effects of several plant growth substances on height, flowering, and lateral shoot development of *Chamaedorea seifrizii*. *Principes* 30: 135-137.
- Brundin L. 1988. Phylogenetics and biogeography. En: Myers, A. A. y Giller P. S. Eds. *Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London. Pp. 343-369.
- Cabrera A.L. y A. Willink, 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografías de la OEA, Serie de Biología, Num. 13, Washington, D.C.
- Camin J.H. y R.R. Sokal, 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311- 326.
- Carpenter J. 1992. Random cladistics. *Cladistics* 8: 147-153.
- Cox C. Barry, 1990. New geological theories and old biogeographical problems. *Journal of Biogeography* 17: 117-130.

- Cracraft J. 1983. The significance of phylogenetic classifications for systematics and evolutionary biology. En: Felsenstein J. (Ed.). *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg 1-17pp
- Craw R. C. 1988. Panbiogeography : method and syntheses in biogeography. En: Myers, A. A. y Giller P. S. Eds. *Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London. pp. 405-435.
- Croizat L. 1958. Panbiogeography. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
- Croizat L. 1961. Principia Botanica. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
- Croizat L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
- Dammer U. 1905. Zwei neue amerikanische Palmen. *Botanische Jahrbücher Für Systematik* 36 (Beiblatt 80): 31
- De Luna E. 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 43-53.
- Dietz R.S. y J.C. Holden, 1970. Reconstruction of Pangea: breakup and dispersion of continents, Permian to present. *Journal of Geophysics Research* 75:4939-4956.
- Durán R. y M. Franco, 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bulletin Institut francais études andines*. 21 (2): 609-621
- Ehrlich A. H. y P. R. Ehrlich, 1992. Causes and consequences of the disappearance of diversity. En: J. Sarukhán y R. Dirzo (Comp.). *México ante los retos de la biodiversidad.. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D.F.* pp 43-55.
- Eldredge N. y J. Cracraft, 1980. *Phylogenetic pattern and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. Columbia University Press. New York.
- Espinosa D. O. y J. B. Llorente, 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. U. N. A. M. CONABIO, México. D.F.
- Espinosa D. O. y J. B. Llorente, 1991. Biogeografía de la vicarianza: historia e introducción a los fundamentos y métodos. En Llorente J. (Ed.) *Historia de la biogeografía centros de origen y vicarianza*. Facultad de Ciencias, Servicios Editoriales. pp35-96.
- Estabrook G. F. 1972. Cladistic methodology: a discussion of the theoretical basis for the induction of evolutionary history. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 427-456.
- Farris J. S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Systematic Zoology* 26: 77-88.

- Farris J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick N.I. y Funk V.A. (Eds.) *Advances in cladistic*. Columbia University Press, New York. pp. 1-36.
- Farris J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- Felsenstein J. 1973. Maximum likelihood and minimum steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Systematic Zoology* 22: 240-249.
- Felsenstein J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401-410.
- Felsenstein J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Quarterly Review of Biology* 57: 127-141.
- Felsenstein J. 1983. Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313-333.
- Fisher D. C. 1982. Phylogenetic and macroevolutionary patterns within the Xiphosurida. N. Amer. Paleont. Conv III, proc., Univ. Michigan, 171: 1-127.
- Fisher D. C. 1988. Stratocladistics: integrating stratigraphic and morphologic data in phylogenetic inference. *Geol. Soc. Amer., Abst. Prog.*, 20: A186.
- Fisher D. C. 1992. Stratigraphic parsimony. En W.P. Maddison and D.R. Maddison, *Mac Clade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, pp. 124-129.
- Fitch W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Fox P.J., E Schreiber y B. C. Heezen, 1971. The geology of the Caribbean crust: Tertiary sediments, granitic and basic rocks from the Aves ridge. *Tectonophy* 12: 89 -109.
- Funk V. A. y D. R. Brooks, 1990. *Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gentry A. H. 1992. Tropical forest diversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19-28.
- Gómez-Pompa A. 1985. Biotic units of neotropical region. The Nature Conservancy, International Program, Science Division. Washington, D.C. 55 pp + 3 maps. Unpublished.
- González-Medrano F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 129-136.

- Griswold C. E. 1991. Cladistic Biogeography of afro-montane spiders. *Australian Systematic Botany* 32: 167-172.
- Groombridge B. 1992. Global Biodiversity: status of the Earth's living resources. World Conservation Monitoring Centre. Chapman & Hall. London.
- Hall, P. y K. Bawa. 1993. Methods to assess the impact of extraction of non-timber tropical forest products on plant populations. *Economic Botany* 47: 234-247.
- Hartigan J. A. 1973. Minimum mutation to a given tree. *Biometrics* 29: 53-65.
- Haydon D.T., B.I. Crother y E.R. Pianka, 1984. New directions in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 403-406.
- Henderson A. 1994. The palms of the Amazon. Oxford University Press, New York.
- Henderson A., G. Galeano y R. Bernal, 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hengeveld R. 1994. Biogeographical ecology. *Journal of Biogeography* 21:341-351.
- Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Hjertson M.L. 1995. Taxonomy, phylogeny and biogeography of *Lindenbergia* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 265-321.
- Hodel D. R. 1992 a. *Chamaedorea* Palms: The species and their cultivation. Allen Press, Lawrence, Kansas USA.
- Hodel D. R. 1992 b. Additions to *Chamaedorea* Palms: new species from Mexico and Guatemala and miscellaneous notes. *Principes* 36: 188-202.
- Hubálek Z. 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biological Review* 57: 669-689.
- Humphries C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee 1988. Cladistic biogeography. En Myers A.A. y P. S. Giller (Eds.) Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall London. pp 371-404.
- Humphries C.J. y L.R. Parenti, 1986. Cladistic biogeography. Clarendon Press, Oxford, G.B.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. 113: 81-101.
- Ibarra-Manríquez G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32:147-155.

- Ibarra-Manriquez G. 1996. Biogeografía de los árboles nativos de la Península de Yucatán: un enfoque para evaluar su grado de conservación. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, U. N. A. M. México.
- Janson S. y J. Vegelius, 1981. Measures of ecological association. *Oecologia* 49: 371-376.
- Keller P. R. A. 1998. Bases metodológicas del uso de grupo externo en los análisis cladísticos. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, U. N. A. M. México.
- Kluge A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan T. Y T. F. Stuessy (Eds.) *Cladistic: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press. New York. pp24-38.
- Kluge A. G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistichypothesis. *Cladistics* 13: 81-96.
- Maddison W. P. y D.R. Maddison 1992. *Mac Clade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Inc-Publishers, Mass. U.S.A.
- Margules C. R. y J. L. Stein, 1989. Patterns in the distributions of species and the selection of nature reserves: an example from eucalyptus forest in south-eastern New South Wales. *Biology and Conservation* 50: 219-238.
- Marshall L.G. 1979. A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology* 5: 126-132.
- Marshall L.G. y M.K. Hecht, 1978. Mammalian faunal dynamics of the American interchange: an alternative interpretation. *Paleobiology* 4: 203-206.
- Martin-Del Pozzo A. L. 1997. Geología. En: González S.E., R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología.UNAM, Instituto de Ecología, UNAM y CONABIO, México.
- Martínez-Ramos M. y K. Oyama, 1994. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*. Proyecto de investigación CONABIO, México (inédito).
- Martínez-Ramos M., J. Sarukhán y D. Piñero, 1988. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas rain forest. En D.J. Davy *et. al.* (Eds.) . *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 293-313.
- Mc Neely A. J., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier y T. B. Werner, 1990. *Conserving the world's biological diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute. Conservation

International, World Wildlife Fund-US and the World Bank. Gland, Switzerland and Washington.

- McKenzie N. L., L. Belbin, C.R. Margules y G. B. Keighery, 1989. Selecting representative reserve systems in remote areas: a case study in the Nullarbor region, *Australia. Biological Conservation* 50: 239-261.
- Mendoza A. y M. Franco 1992. Integración clonal en una palma tropical. *Bulletin Institut francais études andines*. 21: 623-635
- Miller R.I. Ed. 1994. Mapping the diversity of nature. Chapman & Hall, London.
- Moore H. E. Jr. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herbarry*11: 27-141.
- Morrone J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone J.J. y J.V. Crisci, 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26: 373-401.
- Morrone J. J., D.O. Espinosa y J.B. Llorente, 1996. Manual de biogeografía histórica. U.N.A.M. México, 155 p.
- Müller T. 1973. The dispersal centres of the terrestrial vertebrates in the neotropical realm: A study in the evolution of the neotropical biota and its native landscapes. Junk, The Hague.
- Myers A. A. y P.S. Giller (Eds.) 1988. Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distribution. Chapman & Hall, London.
- Nairn E.M. y F.G. Stehli, 1975; The ocean basins and margins. Vol 3 The Gulf of Mexico and the Caribbean. Plenum Press, New York.
- Nelson G. y N. I. Platnick, 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York.
- Nielsen E.S. y J.G. West, 1994. Biodiversity research and biological collections: transfer of information. En Forey P. L., C. J. Humphrics y I. Vanc-Wright (Eds.). Systematics and conservation evaluation. Systematics Associations Special Volume No. 50. Clarendon Press, Oxford. pp. 101-121.
- Oyama K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

- Oyama K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Oyama K. 1991. Seed predation by a curculionid beetle on the dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Principes* 35: 156-160.
- Oyama K. 1992. Conservation and exploitation of tropical resources: the case of *Chamaedorea* palms. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 17-20.
- Oyama K. 1993. Are age and height correlated in *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae). *Journal of Tropical Ecology* 9: 381-385.
- Oyama K. y A. Mendoza, 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a Neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Oyama K. y R. Dirzo, 1988. Biomass allocation in the dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biology* 3: 27-33.
- Oyama K. y R. Dirzo, 1991. Ecological aspects of the interaction between *Chamaedorea tepejilote*, a dioecious palm and *Calyptocephala marginipennis*, a herbivorous beetle, in Mexican rain forest. *Principes* 35: 86-83.
- Oyama K., R. Dirzo y G. Ibarra - Manríquez. 1992. Population structure of the dominant palm species in the understory of a Mexican rain forest. *Tropics* 2: 23-28.
- Page R. D. M. 1993. COMPONENT user's manual. Release 2.0. The Natural History Museum, Londres.
- Page R. D. M. 1990. Component analysis: A valiant failure? *Cladistic* 6: 119-136.
- Page R. D. M. y C. Lydeard, 1994. Towards a cladistical biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10: 21-41.
- Piñero D., M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Alvarez-Buylla y J. Sarukhán, 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* 30: 108-116.
- Piñero D. y J. Sarukhán, 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*. 70: 461-472.
- Platnick N.I. 1991. Comentario: On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: xi-xii.

- Prance G.T. 1995. Systematics, conservation and sustainable development. *Biodiversity and Conservation* 4: 490-500.
- Ramírez F. y E. Velázquez, 1993. Aprovechamiento de especies de palma Camedor en una comunidad de la Sierra de Santa Martha, Veracruz. Proyecto Sierra de Santa Martha, U.N.A.M.- CARLETON UNIVERSITY Xal, Ver. México.
- Raven P.H. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *Scientific American* 63: 420-29.
- Raven P.H. y D.I. Axelrod, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annales of Missouri Botanical Garden* 61:539-673.
- Rich P.V. y T.H. Rich, 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. En: Janzen D.H., Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Rosen D. E. 1976. A vicariance model Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24: 434-464.
- Sanderson M. J. 1991. In search of homoplastic tendencies: statistical inference of topological patterns in homoplasy. *Evolution* 45: 351-358.
- Sanderson M. J. y M. J. Donoghue, 1989. Patterns of variations in levels of homoplasy. *Evolution* 43: 1781- 1795.
- Santos del Prado K.G. 1996. Divesidad y Conservación de mamíferos en México: Un enfoque Taxonomico y Filogenético. Tesis profesional, Facultad de Ciencias U.N.A.M. México.
- Sarukhán J. 1978. Studies on the demogrophy of tropical trees. En: P.B. Tomlinson y H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems. Academic Press, Cambridge, pp. 163-184.
- Sarukhán J., M. Martínez-Ramos y D. Piñero, 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. En: R. Dirzo y J. Sarukhán (Eds.). Perspectives on plant population ecology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pp. 141-165.
- Savage J. M. 1995. Systematics and the biodiversity crisis. *Bioscience* 45: 673-679.
- Siddall, M. E. y A.G. Kluge, 1987. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 11: 33-56.
- Sneath P. H. A. 1983. Philosophy and method in biological classification. En: Felsenstein J. (Ed.). *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp 22-37.

- Sober E. 1983a. Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and inference. MIT Press.
- Sober E. 1983b. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Systematic Zoology* 30: 309-325.
- Standley P. C. y J. A. Steyemark, 1958. Flora de Guatemala, I. Fieldiana, Bot. 24: 217-253.
- Swofford D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Champaign: Illinois Natural History Survey.
- Swofford D. L. y W. P. Maddison, 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner Parsimony. *Mathematical Bioscience* 87: 199-229.
- Thorpe R. S., A. Malhotra, H. Black, J. C. Daltry y W. Wüster, 1995. Relating geographic pattern to phylogenetic process. *Philosophy Trans Royal Society of London B* 349: 61-68.
- Toledo V. M., A. Batis, R. Becerra, E. Martinez y C. H. Ramos, 1992. Products from the tropical rain forests of Mexico: an ethnoecological approach. En M. Plotkin, y L. Famolare (Eds.). Sustainable harvest and marketing of rain forest products. Island Press, Washington, D.C. pp. 99-109.
- Tomlinson P. B. 1979. Systematics and ecology of the palmae. *Annual Review of Ecology and Systematic* 10: 85-107.
- Tomlinson P. B. 1990. The structural biology of palms. Oxford University Press.
- Uhl W. N. y J. Dransfield, 1987. Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold E. Moore. Jr. Allen Press, Lawrence, Kansas. U.S.A.
- Van Zuijlen C. M., J. Koek-Noorman y P. J. M. Maas, 1995. A phylogenetic analysis of *Duguetia* (Annonaceae) based on morphological data. *Plant Systematic and Evolution* 194:173-188.
- Walper J.L. y C.L. Rowett, 1972. Plate tectonics and the origin of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico. *Trans. Gulf Coast Assoc. Geol. Soc.* 22:105-16.
- Wang Q., W.B.I. Thornton y T.R. New, 1996. Biogeography of the phoracanthine beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Biogeography* 23: 75-94.
- Whitmore T.C. y G.T. Prance, 1987. Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Clarendon Press, Oxford, G. B.
- Wiley E. O. 1981. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botany* 5: 194-220.

- Wiley E. O. 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 37: 271-290.
- Wiley E. O. 1988b. Parsimony analysis and vivariance biogeography. *Systematic Botany* 24: 431-464.
- Wilkinson M. 1991. Homoplasy and parsimony analysis. *Systematic Zoology* 40: 105-109.
- Wilson E. O. 1989. Threats to biodiversity. *Scientific American* (septiembre) pp 108-116.
- Williams-Linera G., G. Halffter y E. Ezcurra, 1992. Estado de la biodiversidad en México. En: G. Halffter (Comp.) La diversidad biológica de Iberoamérica. Programa Iberoamericano de Ciencia. Instituto de Ecología A.C. y Secretaria de Desarrollo Social. México.

Cuadro 12.- Caracteres y estados de caracter empleados para la filogenia del subgénero *Eleutheropetalum*.

|   |  |  |  |
|---|--|--|--|
| <b>HABITO.</b><br>0: cespitoso<br>1: solitaria<br>2: estolonifera   | <b>ANCHO LAMINA.</b><br>0: 6.0-19.8<br>1: 19.8-33.6  | <b>CALIZ BASE.</b><br>0: 0.25-0.90<br>1: 0.90-1.55<br>2: 1.55-2.20                       | <b>BRACTEA.</b><br>0: acutado<br>1: acuminado<br>2: fibroso<br>3: lanceolado                       |
| <b>FORMA FRUTO.</b><br>0: globoso<br>1: subgloboso<br>2: elipsoide<br>3: ovoide                           | <b>PEDÚNCULO</b><br><b>INFLORESCENCIA</b><br><b>MÁXIMO</b><br>0: 5.5-32.4<br>1: 32.4-59.3<br>2: 59.3-86.2  | <b>CÁLIZ ALTO.</b><br>0: 2.2-2.9<br>1: 2.9-3.6<br>2: 3.6-4.3                             | <b>CÁLIZ.</b><br>0: sup. lobado<br>1: prof. lobado   |
| <b>COLOR FRUTO.</b><br>0: negro<br>1: rojo<br>2: naranja<br>3: azul<br>4: verde<br>5: café<br>6: amarillo | <b>RAQUIS</b><br><b>INFLORESCENCIA</b><br><b>MÍNIMO.</b><br>0: 1.0-7.5<br>1: 14.0-20.5   | <b>PÉTALO BASE.</b><br>0: 2.2-2.8<br>1: 2.8-3.4<br>2: 3.4-4.0                            | <b>SÉPALO BASE.</b><br>0: conado<br>1: imbrincado<br>2: libre<br>3: transversalmente oblic         |
| <b>INFLORESCENCIA.</b><br>0: interfoliar<br>1: infrafoliar  | <b>RAQUIS</b><br><b>INFLORESCENCIA</b><br><b>MÁXIMO.</b><br>0: 2.0-11.6<br>1: 21.2-30.8  | <b>PÉTALO ALTURA.</b><br>0: 1.290-2.032<br>1: 2.032-2.774<br>2: 2.774-3.516              | <b>SÉPALO APICAL.</b><br>0: acutado<br>1: redondeado   |
| <b>HOJA</b><br>0: Pinada<br>1: Bífida   | <b>FLOR ESTAMINADA</b><br><b>LARGO.</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br>2: 3.4-4.2  | <b>FRUTO DIAMETRO</b><br><b>MÁX.</b><br>0: 6.36-9.24<br>1: 9.24-12.12<br>2: 12.12-15.00  | <b>FILAMENTO.</b><br>0: conado<br>1: corto   |
| <b>INTERNUDO MEDIA.</b><br>0: 5-6.4<br>1: 18.2-24.1   | <b>FLOR ESTAMINADA</b><br><b>ANCHO.</b><br>0: 2.48-3.32<br>1: 3.32-4.16<br>2: 4.16-5.0   | <b>TALLO.</b><br>0: anillado<br>1: prominentemente anillado                              | <b>CÁLIZ.</b><br>0: lobado<br>1: prof lobado   |
| <b>INTERNUDO MÁXIMO.</b><br>0: 1.0-7.8<br>1: 28.2-35.0  | <b>CÁLIZ ALTURA.</b><br>0: 1.4-2.3<br>1: 2.3-3.2<br>2: 3.2-4.1   | <b>NERVADURA.</b><br>0: estriado<br>1: conspic estriado                                  | <b>SÉPALO BASE.</b><br>0: conado<br>1: imbrincado  |
| <b>NO. HOJAS MEDIA.</b><br>0: 3.0-5.4<br>1: 5.4-7.8<br>2: 12.6-15.0                                       | <b>PÉTALO BASE.</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br><b>PÉTALO ALTURA.</b><br>0: 1.7-2.4<br>1: 2.4-3.1   | <b>PECIOLO.</b><br>0: acanalado<br>1: aplanado<br>2: redondo<br>3: escasamente acanalado | <b>SÉPALO APICAL.</b><br>0: acutado<br>1: redondo  |
| <b>NO. HOJAS MÁXIMO</b><br>0: 4.0-6.4<br>1: 6.4-8.8<br>2: 13.6-16.0                                       | <b>ANTERA LARGO</b><br><b>MÍNIMO.</b><br>0: 0.5-0.8<br>1: 0.8-1.1<br>2: 1.1-1.4<br><b>PISTILO LARGO.</b><br>0: 1.4-2.3<br>1: 2.3-3.2<br>2: 3.2-4.1 | <b>PINA.</b><br>0: lanceolada<br>1: lanceolada-oblongada                                 | <b>PÉTALO DISPOSICIÓN.</b><br>0: imbrincado<br>1: valvado  |
| <b>LARGO RAQUIS MEDIA.</b><br>0: 1.25-33.00<br>1: 33.00-64.75   |  |  | <b>ESTIGMA.</b><br>0: sesiles<br>1: separados<br><b>PISTILO ANCHO.</b><br>0: 2.6-3.4<br>1: 3.4-4.2 |
| <b>LARGO LÁMINA.</b><br>0: 15.0-32.0<br>1: 49.0-66.0  |  | <b>BRACTEA.</b><br>0: fibroso<br>1: tubular<br>2: flexible<br>3: redondo                 |  |

**Cuadro 13.- Caracteres y estados de caracter empleados para el desarrollo de la filogenia del subgénero *Morenia*.**

|   |  |  |   |
|---|--|--|---|
| <b>HABITO.</b><br>0: cespitoso<br>1: solitaria<br>2: estolonifera | <b>INF RAQ MIN.</b><br>0: 1.0-7.5<br>1: 7.5-14.0<br>2: 14.0-20.5 | <b>TALLO MEDIA.</b><br>0: 3.2-5.9<br>1: 8.6-11.3<br>2: 11.3-14.0 | <b>INF PED MED.</b><br>0: 4.5-23.6<br>1: 23.6-42.7<br>2: 42.7-<br>MAYORES |
| <b>FORMA FRUTO.</b><br>0: globoso<br>1: elipsoide                 | <b>TALLO.</b><br>0: anillado<br>1: prominentemente<br>anillado   | <b>PINA MEDIA.</b><br>0: 2.0-13.6<br>1: 13.6-25.2<br>2: 25.2-36. | <b>ESTIGMA.</b><br>0: sesiles<br>1: separados                             |
| <b>COLOR FRUTO.</b><br>0: rojo<br>1: naranja                      | <b>NERVADURA.</b><br>0: estriado<br>1: conspic estriado          | <b>PINA ANCHO.</b><br>0: 4.96-8.72<br>1: 8.72-12.48              | <b>ESTIGMA.</b><br>0: erecto<br>1: recurvado                              |
| <b>INFLORESCENCIA</b><br>.<br>0: interfoliar<br>1: infrafoliar    | <b>HOJA.</b><br>0: Pinada<br>1: Bífida                           |  |   |

Cuadro 14.- Caracteres y estados de caracter empleados para el desarrollo de la filogenia del subgénero *Chamaedorea*.

|  |   |   |  |
|--|---|---|--|
| <b>HÁBITO</b><br>0: cespitoso<br>1: solitaria  | <b>NO. HOJAS MED.</b><br>0: 3.0-5.4<br>1: 5.4-7.8<br>2: 7.8-10.2  | <b>PINA ANCH.</b><br>0: 1.2-4.96<br>1: 4.96-8.72<br>2: 8.72-12.48<br>3: 12.48-16.24<br>4: 16.24-20.0  | <b>PETAL. BAS.</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br>2: 3.4-4.2<br>3: 4.2-5.0                   |
| <b>HÁBITO 2</b><br>0: erecta<br>1: decumbente<br>2: erecta frec. decum                               | <b>NO. H MÁX.</b><br>0: 4.0-6.4<br>1: 6.4-8.8<br>2: 8.8-11.2<br>3: 11.2-16.0                                      | <b>LÁMINA ANCH.</b><br>0: 6.0-19.8<br>1: 19.8-33.6  | <b>PÉTALO ALT.</b><br>0: 1.7-2.4<br>1: 2.4-3.1<br>2: 3.1-3.8<br>3: 3.8-4.5                   |
| <b>FORMA FRUTO.</b><br>0: globoso<br>1: subgloboso<br>2: elipsoide<br>3: ovoide<br>4: oblongado      | <b>LAR. HOJA. MED.</b><br>0: 2.5-28.0<br>1: 28.0-53.5<br>2: 53.5-130.0  | <b>INF. PED. MED.</b><br>0: 4.5-23.6<br>1: 23.6-42.7<br>2: 42.7-61.8<br>3: 61.8-80.9<br>4: 80.9-100.0 | <b>ANTERA. L. MIN.</b><br>0: 0.5-0.8<br>1: 0.8-1.1<br>2: 1.1-1.4<br>3: 1.4-1.7<br>4: 1.7-2.0 |
| <b>COLOR FRUTO.</b><br>0: negro<br>1: rojo<br>2: naranja<br>3: azul<br>4: café                       | <b>LAR. HOJA MÁX.</b><br>0: 4.0-33.2<br>1: 33.2-62.4<br>2: 62.4-120.8   | <b>INF. PED. MÁX.</b><br>0: 5.5-32.4<br>1: 32.4-59.3<br>2: 59.3-86.2                                  | <b>PISTILO. LARG.</b><br>0: 0.5-1.4<br>1: 1.4-2.3<br>2: 2.3-3.2                              |
| <b>INFLORESCENCIA.</b><br>0: interfoliar<br>1: infrafoliar   | <b>LAR. RAQ. MED.</b><br>0: 1.25-33.00<br>1: 33.00-64.75<br>2: 64.75-96.50<br>3: 96.50-128.25<br>4: 128.25-160.00 | <b>INF. RAQ. MIN.</b><br>0: 1.0-7.5<br>1: 7.5-14.0<br>2: 14.0-20.5<br>3: 20.5-27.0                    | <b>PISTILO. ANCH.</b><br>0: 1.0-1.8<br>1: 1.8-2.6<br>2: 2.6-3.4<br>3: 3.4-4.2                |
| <b>HOJA.</b><br>0: Pinada<br>1: Bífida   | <b>LAR. RAQ. MÁX.</b><br>0: 1.5-61.2<br>1: 61.2-120.9<br>2: 180.6-240.3<br>3: 240.3-300.00                        | <b>INF. RAQ. MÁX.</b><br>0: 2.0-11.6<br>1: 11.6-21.2<br>2: 21.2-30.8                                  | <b>CÁLIZ. BASE.</b><br>0: 0.25-0.90<br>1: 0.90-1.55  |
| <b>TALLO. MEDIA.</b><br>0: 3.2-5.9<br>1: 5.9-8.6<br>2: 8.6-11.3<br>3: 11.3-14.0                      | <b>PINNAE MED.</b><br>0: 2.0-13.6<br>1: 13.6-25.2<br>2: 25.2-36.8<br>3: 36.8-48.4                                 | <b>ESTAM. LARG.</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br>2: 3.4-4.2   | <b>CÁLIZ. ALT.</b><br>0: 1.5-2.2<br>1: 2.2-2.9<br>2: 2.9-3.6<br>3: 3.6-4.3                   |
| <b>TALLO. MÁXIMO.</b><br>0: .690-4.552<br>1: 4.552-8.414<br>2: 8.414-12.276<br>3: 12.276-16.138      | <b>PINA MÁX.</b><br>0: 4.0-17.2<br>1: 17.2-30.4<br>2: 30.4-43.6<br>3: 43.6-56.8<br>4: 56.8-70.0                   | <b>ESTAM. ANCH.</b><br>0: 1.64-2.48<br>1: 2.48-3.32<br>2: 3.32-4.16                                   | <b>PÉTALO. BASE.</b><br>0: 1.0-1.6<br>1: 1.6-2.2<br>2: 2.2-2.8<br>3: 2.8-3.4                 |
| <b>INTERNUDO MEDIA.</b><br>0: .5-6.4<br>1: 6.4-12.3<br>2: 12.3-18.2<br>3: 18.2-24.1<br>4: 24.1-30.00 | <b>PINA LARG.</b><br>0: 11.0-25.8<br>1: 25.8-40.6<br>2: 40.6-55.4<br>3: 55.4-70.2                                 | <b>CÁLIZ. ANCH.</b><br>0: 0.40-0.92<br>1: 0.92-1.44<br>2: 1.44-1.96<br>3: 1.96-2.48<br>4: 2.48-3.00   | <b>PÉTALO ALT.</b><br>0: 1.290-2.032<br>1: 2.032-2.774<br>2: 2.774-3.516<br>3: 3.516-5.000   |
| <b>INTERNUDO MÁX.</b><br>0: 1.0-7.8<br>1: 7.8-14.6<br>2: 14.6-21.4<br>3: 21.4-28.2<br>4: 28.2-35.0   |   | <b>CÁLIZ ALT.</b><br>0: 0.5-1.4<br>1: 1.4-2.3<br>2: 2.3-3.2<br>3: 3.2-4.1                             | <b>PISTILO BASE.</b><br>0: 1.0-1.8<br>1: 1.8-2.6<br>2: 2.6-3.4                               |

|  |   |   |   |
|--|---|---|---|
| <b>PISTILO ALTURA.</b><br>0: 1.0-1.7<br>1: 1.7-2.4<br>2: 2.4-3.1<br><br><b>FRUTO DIA. MÁX.</b><br>0: 3.48-6.36<br>1: 6.36-9.24<br>2: 9.24-12.12<br>3: 12.12-15.00<br><br><b>FRUTO DIA. MIN.</b><br>0: 4.4-7.8<br>1: 7.8-11.2<br>2: 11.2-14.6<br><br><b>TALLO</b><br>0: anillado<br>1: prominentemente anillado<br><br><b>TALLO TEX.</b><br><br>hoja<br>0: tubular<br>1: peciolada<br><br><b>NERVADURA.</b><br>0: promin estriado<br>1: estriado<br>2: estriado long<br>3: conspic estriado<br><br><b>PECIOLO.</b><br>0: acanalado<br>1: aplanado<br>2: redondo<br>3: triangular<br>4: escasamente acanalado<br><br><b>RAQUIS</b><br>0: triangular redondo<br>1: redondo<br>2: lig angulad<br>3: aplanado a redondo<br>4: angulado-redondeado<br>5: angulado<br>6: afilado angulado-redon<br>7: afilado angul | <b>FORMA.</b><br>0: sigmoide<br>1: sigmoide - falcada<br>2: escasamente sigmoide<br>3: no sigmoide<br>4: fuertemente sigmoide<br><br><b>APICE.</b><br>0: acutado acuminado<br>1: acuminada<br><br><b>PEDUNCULO.</b><br>0: aplanado<br>1: redondo<br>2: delgado<br>3: muy delgado<br>4: aplanado a redondo<br><br><b>PEDUNCULO DIR.</b><br>0: erecto<br>1: horizontal<br>2: extendido<br>3: curvado<br>4: penduloso<br>5: arqueado<br><br><b>BRACTEA.</b><br>0: acuminado<br>1: bifido<br>2: acutado<br>3: fibroso<br><br><b>BRACTEA.</b><br>0: fibroso<br>1: tubular<br>2: membranoso<br><br><b>RAQUIS DIR.</b><br>0: penduloso<br>1: erect<br>2: recto<br><br><b>RAQUIS.</b><br>0: angulos obtusos<br>1: aplanados<br>2: delgados<br>3: extendidos<br>4: flexibles<br>5: rigido<br>6: simple | <b>RACHIS DIR.</b><br>0: ascendente<br>1: curvado<br>2: erecto<br><br><b>CÁLIZ.</b><br>0: lobado<br>1: sup. lobado<br>2: prof. lobado<br>3: conado<br>4: anudado<br><br><b>SÉPALO BASAL.</b><br>0: conado<br>1: imbrincado<br>2: libre<br><br><b>SÉPALO APICAL.</b><br>0: acutado<br>1: conado<br>2: redondeado<br>3: truncado<br>4: triangular<br>5: adnate<br><br><b>PÉTALO BASE</b><br>0: acutado<br>1: adnate<br>2: conado<br>3: redondo<br><br><b>PÉTALO APICAL</b><br>0: adnate<br>1: valvado<br>2: pistiloide<br><br><b>FILAMENTO</b><br>0: adnado<br>1: conado<br>2: corto<br>3: engrosado<br><br><b>ANTERA.</b><br>0: bifido<br>1: bilobado<br>2: oblongado<br>3: entero<br>4: ovoide<br>5: elongado | <b>CALIZ.</b><br>0: lobado<br>1: prof lobado<br>2: redondeado<br>3: suborbicular<br>4: superficialmente lobado<br><br><b>SÉPALO BASAL.</b><br>0: conado<br>1: brevemente imbrincado<br>2: imbrincado<br><br><b>SÉPALO APICAL.</b><br>0: acutado<br>1: obtuso<br>2: recto<br>3: redondo<br>4: triangular<br>5: truncado<br><br><b>PÉTALO BAS.</b><br>0: acutado<br>1: conado<br>2: ovado<br>3: suborbicular<br><br><b>PETAL DISP.</b><br>0: imbrincado<br>1: libre<br><br><b>PISTILO.</b><br>0: columnnar<br>1: ovoide<br>2: oblongado<br>3: obtuso<br>4: depresed<br>5: globoso<br>6: elipsoide<br>7: subgloboso<br><br><b>ESTIGMA i</b><br>0: sesies<br>1: separados<br><br><b>ESTIGMA ii</b><br>0: erecto<br>1: escasamente recurvado<br>2: recurvado |
|--|---|---|---|

Cuadro 15.- Caracteres y estados de caracter utilizados para el desarrollo de la filogenia del subgénero *Chamaedoropsis*.

|                       |                  |                |              |                |
|-----------------------|------------------|----------------|--------------|----------------|
| HABIT                 | NO. H MED.       | PINA ANCH      | CALIZ ANCH   | CALIZ ALT      |
| 0: cespitoso          | 0: 3.0-5.4       | 0: 1.2-4.96    | 0: 0.40-0.92 | 0: 1.5-2.2     |
| 1: solitaria          | 1: 5.4-7.8       | 1: 4.96-8.72   | 1: 0.92-1.44 | 1: 2.2-2.9     |
|                       | 2: 7.8-10.2      | 2: 8.72-12.48  | 2: 1.44-1.96 | 2: 2.9-3.6     |
| HABIT2                | 3: 10.2-12.6     | 3: 12.48-16.24 | 3: 1.96-3.00 | 3: 3.6-4.3     |
| 0: erecta             | 4: 12.6-15.0     |                |              |                |
| 1: decumbente         |                  | BLADE LARG.    | CÁLIZ ALT    | PETAL BASE     |
| 2: erecta frec. decum | NO. H MÁX.       | 0: 15.0-32.0   | 0: 0.5-1.4   | 0: 1.0-1.6     |
| 3: erecta rara. decum | 0: 4.0-6.4       | 1: 32.0-49.0   | 1: 1.4-2.3   | 1: 1.6-2.2     |
|                       | 1: 6.4-8.8       | 2: 49.0-66.0   | 2: 2.3-3.2   | 2: 2.2-2.8     |
|                       | 2: 8.8-11.2      | 3: 66.0-83.0   | 3: 3.2-4.1   | 3: 2.8-3.4     |
| FORM FRUT             | 3: 11.2-13.6     |                |              | 4: 3.4-4.0     |
| 0: globoso            | 4: 13.6-16.0     | BLADE ANCH.    | PETAL BAS    | PETAL ALT      |
| 1: subgloboso         | L.H.MED          | 0: 6.0-19.8    | 0: 1.0-1.8   | 0: 1.290-2.032 |
| 2: elipsoide          | 0: 2.5-28.0      | 1: 19.8-33.6   | 1: 1.8-2.6   | 1: 2.032-2.774 |
| 3: ovoide             | 1: 28.0-53.5     | 2: 33.6-47.4   | 2: 2.6-3.4   | 2: 2.774-3.516 |
| 4: oblongado          | 2: 53.5-79.0     | 3: 47.4-61.2   | 3: 3.4-4.2   | 3: 3.516-4.258 |
|                       | 3: 79.0-105.0    | INF PED MED.   | PETAL ALT    | 4: 4.258-5.000 |
| COLOR FRUT.           | L.H. MÁX.        | 0: 4.5-23.6    | 0: 1.0-1.7   |                |
| 0: negro              | 0: 4.0-33.2      | 1: 23.6-42.7   | 1: 1.7-2.4   | PISTIL BASE    |
| 1: rojo               | 1: 33.2-62.4     | 2: 42.7-61.8   | 2: 2.4-3.1   | 0: 1.0-1.8     |
| 2: naranja            | 2: 62.4-91.6     | 3: 61.8-80.9   | 3: 3.1-4.5   | 1: 1.8-2.6     |
| 3: amarillo           | 3: 91.6-120.8    | 4: 80.9-100.0  |              | 2: 2.6-3.4     |
|                       |                  |                | ANTER L MIN  | 3: 3.4-4.2     |
| INFLORESCENCIA        | L.RAQ. MED       | INF PED MAX    | 0: 0.5-0.8   | PISTIL ALT     |
| A                     | 0: 1.25-33.00    | 0: 5.5-32.4    | 1: 0.8-1.1   | 0: 1.0-1.7     |
| 0: interfoliar        | 1: 33.00-64.75   | 1: 32.4-59.3   | 2: 1.1-1.4   | 1: 1.7-2.4     |
| 1: infrafoliar        | 2: 64.75-96.50   | 2: 59.3-86.2   | 3: 1.4-1.7   | 2: 2.4-3.1     |
|                       | 3: 96.50-128.25  | 3: 86.2-113.1  | 4: 1.7-2.0   | 3: 3.1-3.8     |
| HOJA                  | 4: 128.25-160.00 | INF RAQ MIN    | ANTER L MAX  | FRUT D MAX     |
| 0: Pinada             |                  | 0: 1.0-7.5     | 0: 0.64-0.98 | 0: 0.60-3.48   |
| 1: Bifida             |                  | 1: 7.5-14.0    | 1: 0.98-1.32 | 1: 3.48-6.36   |
|                       |                  | 2: 14.0-20.5   | 2: 1.32-1.66 | 2: 6.36-9.24   |
| TALLO MED             | L.RAQ MÁX.       | 3: 20.5-27.0   | 3: 1.66-2.00 | 3: 9.24-12.12  |
| 0: 0.5-3.2            | 0: 1.5-61.2      | 4: 27.0-33.5   |              | 4: 12.12-15.00 |
| 1: 3.2-5.9            | 1: 61.2-120.9    | INF RAQ MÁX.   | PISTIL LARG  | FRUT D. MIN.   |
| 2: 5.9-8.6            | 2: 120.9-180.6   | 0: 2.0-11.6    | 0: 0.5-1.4   | 0: 4.4-7.8     |
| 3: 8.6-11.3           | PINA MED         | 1: 11.6-21.2   | 1: 1.4-2.3   | 1: 7.8-11.2    |
| 4: 11.3-14.0          | 0: 2.0-13.6      |                | 2: 2.3-3.2   | 2: 11.2-14.6   |
|                       | 1: 13.6-25.2     | ESTAM LARG     | 3: 3.2-4.1   |                |
| TALLO MAX             | 2: 25.2-36.8     | 0: 1.0-1.8     | 4: 4.1-5.0   |                |
| 0: .690-4.552         | PINNAE MÁX.      | 1: 1.8-2.6     |              |                |
| 1: 4.552-8.414        | 0: 4.0-17.2      | 2: 2.6-3.4     | PISTIL ANCH  |                |
| 2: 8.414-12.276       | 1: 17.2-30.4     | 3: 3.4-4.2     | 0: 1.0-1.8   |                |
| 3: 12.276-16.138      | 2: 30.4-43.6     | 4: 4.2-5.0     | 1: 1.8-2.6   |                |
| 4: 16.138-20.000      |                  |                | 2: 2.6-3.4   |                |
|                       |                  |                | 3: 3.4-4.2   |                |

|   |   |   |  |   |
|---|---|---|--|---|
| <p>INTERN MED</p> <p>0: 5-6.4</p> <p>1: 6.4-12.3</p> <p>2: 12.3-18.2</p> <p>3: 18.2-24.1</p> <p>INTERN MAX</p> <p>0: 1.0-7.8</p> <p>1: 7.8-14.6</p> <p>2: 14.6-21.4</p> <p>3: 21.4-28.2</p> <p>4: 28.2-35.0</p>   | <p>PINNAE LARG</p> <p>0: 11.0-25.8</p> <p>1: 25.8-40.6</p> <p>2: 40.6-55.4</p> <p>3: 55.4-70.2</p>  | <p>ESTAM ANCH</p> <p>0: 0.8-1.64</p> <p>1: 1.64-2.48</p> <p>2: 2.48-3.32</p> <p>3: 3.32-4.16</p> <p>4: 4.16-5.0</p>   | <p>CÁLIZ BASE</p> <p>0: 0.25-0.90</p> <p>1: 0.90-1.55</p> <p>2: 1.55-2.20</p> <p>3: 2.20-2.85</p>  | <p>TALLO</p> <p>0: anillado</p> <p>1: conspicuamente anillado</p> <p>2: densamente anillado</p> <p>3: prominentemente anillado</p>  |
| <p>HOJA</p> <p>0: tubular</p> <p>1: lanceolada</p> <p>2: triangular</p> <p>DISPOCIÓN</p> <p>0: oblicuo</p> <p>1: long open</p> <p>2: long oblicua</p> <p>NERV</p> <p>0: promin estriado</p> <p>1: estriado</p> <p>2: estriado long</p> <p>3: densa estriado long</p> <p>4: densa estriado</p> <p>5: conspic estriado</p> <p>PECIOLO</p> <p>0: acanalado</p> <p>1: aplanado</p> <p>2: redondo</p> <p>3: triangular</p> <p>4: escasamente acanalado</p> <p>RAQIS</p> <p>0: redondo</p> <p>1: escasa angulad-redondo</p> <p>2: aplanado a redondo</p> <p>3: angulado-redondeado</p> <p>4: angulado obtuso redondo</p> <p>5: angulado</p> <p>6: afilado</p> <p>angulado-redon</p> | <p>APICE</p> <p>0: long acuminada</p> <p>1: acutado</p> <p>acuminado</p> <p>2: acutado</p> <p>3: acuminada</p> <p>4: acuminada angosta</p> <p>PEDUNCUL</p> <p>0: aplanado</p> <p>1: redondo</p> <p>2: delgado</p> <p>3: muy delgado</p> <p>4: robusto</p> <p>5: aplanado a redondo</p> <p>PEDUN DIR.</p> <p>0: ascendente</p> <p>1: erecto</p> <p>2: extendido</p> <p>3: curvado</p> <p>4: penduloso</p> <p>5: arqueado</p> <p>6: recto</p> <p>BRACT</p> <p>0: acuminado</p> <p>1: bifido</p> <p>2: acutado</p> <p>3: oblicuo</p> <p>4: obtuso</p> <p>BRACT XX</p> <p>0: fibroso</p> <p>1: tubular</p> <p>2: membranoso</p> <p>3: tubular angosto</p> | <p>BRACT</p> <p>0: acutado</p> <p>1: acuminado</p> <p>2: bifido</p> <p>3: membranoso</p> <p>RACHIS</p> <p>0: delgados</p> <p>1: extendidos</p> <p>2: flexibles</p> <p>3: angulado</p> <p>4: rigido</p> <p>5: simple</p> <p>RACHIS DIR</p> <p>0: ascendente</p> <p>1: curvado</p> <p>2: inclinado</p> <p>3: erecto</p> <p>4: recto</p> <p>5: penduloso</p> <p>6: horizontal</p> <p>CÁLIZ</p> <p>0: lobado</p> <p>1: sup. lobado</p> <p>2: prof. lobado</p> <p>3: membranoso</p> <p>4: truncado</p> <p>SEPALBAS</p> <p>0: conado</p> <p>1: imbrincado</p> <p>2: libre</p> | <p>APIC</p> <p>0: acutado</p> <p>1: conado</p> <p>2: incurvado</p> <p>3: erecto</p> <p>4: extendido</p> <p>5: recurvado</p> <p>6: oblongado</p> <p>7: ovado</p> <p>8: ovoide</p> <p>PETAL APIC*</p> <p>0: adnate</p> <p>1: libre</p> <p>2: valvado</p> <p>FILAM</p> <p>0: adnado</p> <p>1: pistiloide</p> <p>2: angulado</p> <p>3: columnar</p> <p>4: conado</p> <p>5: corto</p> <p>6: delgado</p> <p>7: engrosado</p> <p>ANTER</p> <p>0: bifido</p> <p>1: bilobado</p> <p>2: oblongado</p> <p>3: delgado</p> <p>4: elipsoide</p> <p>5: entero</p> <p>6: ovoide</p> <p>7: curvado</p> <p>8: elongado</p> <p>9: reniforme</p> | <p>SEPAL APIC</p> <p>0: acutado</p> <p>1: obtuso</p> <p>2: recto</p> <p>3: redondo</p> <p>PETAL BAS</p> <p>0: acutado</p> <p>1: conado</p> <p>2: deltoide</p> <p>3: eliptic</p> <p>4: ovado</p> <p>5: lobado</p> <p>6: oblongado</p> <p>7: triangular</p> <p>PETAL DISP.</p> <p>0: imbrincado</p> <p>1: libre</p> <p>2: valvado</p> <p>PETAL APIC.</p> <p>0: acutado</p> <p>1: mucronado</p> <p>2: redondeado</p> <p>3: erecto</p> <p>4: extendido</p> <p>5: orbicular</p> <p>6: truncado</p> <p>PISTAL</p> <p>0: conico</p> <p>1: ovoide</p> <p>2: oblongado</p> <p>3: obtuso</p> <p>4: depresed</p> <p>5: globoso</p> <p>6: subgloboso</p> <p>7: ovoovoid</p> |

|   |  |   |   |  |
|---|--|---|---|--|
| <p>PINA</p> <p>0: rombica<br/>1: lanceolada<br/>2: oblongada<br/>3: rectangular<br/>4: ovovado<br/>5: eliptico<br/>6: oblongado angosto<br/>7: linear lanceolada<br/>8: lanceolada angosta<br/>9: lanceolada long</p> <p>FORMA</p> <p>0: subfalcada<br/>1: sigmoide<br/>2: falcada<br/>3: sigmoide - falcada<br/>4: escasamente sigmoide<br/>5: no sigmoide</p> | <p>RACHIS</p> <p>0: corpulento<br/>1: delgado<br/>2: extendido<br/>3: flexible<br/>4: simple<br/>5: ondulado</p> <p>RACDIR</p> <p>0: penduloso<br/>1: erect<br/>2: inclinado<br/>3: curvado<br/>4: recto</p> | <p>SEPALAPIC</p> <p>0: acutado<br/>1: conado<br/>2: redondeado<br/>3: truncado<br/>4: recto<br/>5: triangular</p> <p>PETALBAS</p> <p>0: acutado<br/>1: conado<br/>2: deltoid<br/>3: ovado<br/>4: oblongado<br/>5: redondo<br/>6: triangular</p> <p>PETAL BAS *</p> <p>0: valvado<br/>1: libre<br/>2: imbrincado</p> | <p>CÁLIZ</p> <p>0: lobado<br/>1: prof lobado<br/>2: superficialmente lobado<br/>3: truncado o simp. muesc apic</p> <p>SEPAL BAS</p> <p>0: conado<br/>1: brebemente imbrincado<br/>2: brebemente conado<br/>3: imbrincado<br/>4: redondeado<br/>5: libre<br/>6: triangular</p> | <p>-STIGMA</p> <p>0: sesiles<br/>1: separados</p> <p>ESTIGMA</p> <p>0: erecto<br/>1: escasamente recurvado<br/>2: fuertemente recurvado<br/>3: recurvado</p> |
|---|--|---|---|--|

Cuadro 16.- Caracteres y estados de carácter empleados para el desarrollo de la filogenia del subgénero *Moriniella*.

|                 |                |                           |                           |
|-----------------|----------------|---------------------------|---------------------------|
| HABIT           | L.RAQ. MED     | PETAL BAS                 | PEDUNCUL                  |
| 0: cespitoso    | 0: 33.00-64.75 | 0: 2.6-3.4                | 0: aplanado               |
| 1: solitaria    | 1: 64.75-96.50 | 1: 4.2-5.0                | 1: redondo                |
| 2: estolonifera |                |                           |                           |
|                 | PINNAE MED     | PISTIL LARG               | RACHIS                    |
| FORM FRUT       | 0: 2.0-13.6    | 0: 2.3-3.2                | 0: aplanado               |
| 0: globoso      | 1: 13.6-25.2   | 1: 4.1-5.0                | 1: delgado                |
| 1: elipsoide    |                |                           |                           |
|                 | PINNAE LARG    | PETAL BASE                | SEPALBAS                  |
| COLOR FRUT.     | 0: 11.0-25.8   | 0: 2.2-2.8                | 0: conado                 |
| 0: rojo         | 1: 25.8-40.6   | 1: 3.4-4.0                | 1: imbrincado             |
| 1: naranja      |                |                           | 2: libre                  |
|                 | PINA ANCH      | PISTIL BASE               | 3: transversalmente oblic |
| INFLORESCENCIA  | 0: 1.2-4.96    | 0: 3.4-4.2                |                           |
| 0: interfoliar  | 1: 4.96-8.72   | 1: 4.2-5.0                | SEPAL. APIC               |
| 1: infrafoliar  |                |                           | 0: acutado                |
|                 | INF PED MED.   | FRUT D MAX                | 1: redondeado             |
| HOJA            | 0: 4.5-23.6    | 0: 0.60-3.48              |                           |
| 0: Pinada       | 1: 80.9-100.0  | 1: 9.24-12.12             | PETALBAS                  |
| 1: Bifida       |                |                           | 0: acutado                |
|                 | STAM LARG      | RAQIS                     | 1: conado                 |
| TALLO MED       | 0: 2.6-3.4     | 0: triangular redondo     |                           |
| 0: 3.2-5.9      | 1: 4.2-5.0     | 1: escasa angulad-redondo | ESTIGMA                   |
| 1: 5.9-8.6      |                | 2: afilado angul          | 0: sesiles                |
|                 | CÁLIZ ANCH     |                           | 1: separados              |
| INTERN MED      | 0: 0.40-0.92   |                           |                           |
| 0: 6.4-12.3     | 1: 1.44-1.96   | PINA                      | ESTIGMA                   |
| 1: 12.3-18.2    |                | 0: lanceolada             | 0: erecto                 |
|                 | CÁLIZ ALT      | 1: linear lanceolada      | 1: recurvado              |
|                 | 0: 0.5-1.4     |                           |                           |
|                 | 1: 2.3-3.2     |                           |                           |

**Cuadro 17.-** Caracteres y estados de caracter empleados para el desarrollo de las filogenias del subgénero *Moreniopsis*.

|  |   |   |   |
|--|---|---|---|
| <b>HABIT</b><br>0: cespitoso<br>1: solitaria   | <b>PINNAE ANCH</b><br>0: 1.2-4.96<br>1: 4.96-8.72<br>2: 8.72-12.48<br>3: 12.48-16.24<br>4: 16.24-20.0 | <b>TALLO</b><br>0: anillado<br>1: prominentemente anillado  | <b>BRACT</b><br>0: bifido<br>1: acutado<br><br>bract XX<br>0: tubular<br>1: membranosos |
| <b>COLOR FRUT.</b><br>0: negro<br>1: rojo<br>2: naranja<br>3: azul<br>4: verde<br>5: cafe<br>6: amarillo | <b>INF PED MAX</b><br>0: 5.5-32.4<br>1: 32.4-59.3<br>2: 59.3-86.2<br>3: 86.2-113.1<br>4: 113.1-140.0  | <b>DISPOSICIÓN</b><br>0: oblicuo<br>1: long open<br>2: long oblicua<br>3: brebe oblicua                   | <b>BRACT</b><br>0: bifido<br>1: membranosos<br>2: truncado                              |
| <b>HOJA</b><br>0: Pinada<br>1: Bifida  | <b>INF RAQ MIN</b><br>0: 1.0-7.5<br>1: 27.0-33.5  | <b>NERV.</b><br>0: estriado long<br>1: conspic estriado   | <b>RACHIS</b><br>0: extendidos<br>1: angulado   |
| <b>NO. H MED.</b><br>0: 3.0-5.4<br>1: 5.4-7.8<br>2: 7.8-10.2<br>3: 10.2-12.6<br>4: 12.6-15.0             | <b>INF RAQ MÁX.</b><br>0: 2.0-11.6<br>1: 40.4-50.0  | <b>PECIOLO</b><br>0: acanalado<br>1: redondo  | <b>PETALBAS</b><br>0: acutado<br>1: ovado   |
| <b>L.H.MED</b><br>0: 2.5-28.0<br>1: 28.0-53.5<br>2: 53.5-79.0<br>3: 79.0-104.5<br>4: 104.5-130.0         | <b>STAM LARG</b><br>0: 1.0-1.8<br>1: 3.4-4.2  | <b>RAQIS</b><br>0: triangular redondo<br>1: angulado-redondeado   | <b>PETAL BAS *</b><br>0: valvado<br>1: libre  |
| <b>L.H.MED</b><br>0: 2.5-28.0<br>1: 28.0-53.5<br>2: 53.5-79.0<br>3: 79.0-104.5<br>4: 104.5-130.0         | <b>CÁLIZ ALT</b><br>0: 0.5-1.4<br>1: 1.4-2.3<br>2: 2.3-3.2<br>3: 3.2-4.1<br>4: 4.1-5.0                | <b>PINA</b><br>0: lanceolada<br>1: linear lanceolada  | <b>SEPAL APIC</b><br>0: acutado<br>1: ovado<br>2: redondo                               |
| <b>L.H. MÁX.</b><br>0: 4.0-33.2<br>1: 33.2-62.4<br>2: 62.4-91.6<br>3: 91.6-120.8<br>4: 120.8-150.0       | <b>PETAL BAS</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 3.4-4.2  | <b>FORMA</b><br>0: subfalcada<br>1: sigmoide<br>2: falcada<br>3: no sigmoide                              | <b>PETAL DISP.</b><br>0: imbrincado<br>1: libre   |
| <b>L.RAQ MÁX.</b><br>0: 1.5-61.2<br>1: 120.9-180.6   | <b>PETAL ALT</b><br>0: 1.0-1.7<br>1: 1.7-2.4<br>2: 2.4-3.1<br>3: 3.1-3.8<br>4: 3.8-4.5                | <b>APICE</b><br>0: acutado acuminado<br>1: acuminada  | <b>ESTIGMA</b><br>0: sesiles<br>1: separados  |
| <b>PINA MED</b><br>0: 2.0-13.6<br>1: 25.2-36.8   | <b>PETAL BASE</b><br>0: 1.6-2.2<br>1: 2.2-2.8   | <b>PEDUNCUL</b><br>0: redondo<br>1: delgadoo<br><br>pedun dir.<br>0: erecto<br>1: extendido<br>2: curvado |   |
| <b>PINA MÁX.</b><br>0: 4.0-17.2<br>1: 30.4-43.6  |   |   |   |

**Cuadro 18.-** Caracteres y estados de caracter empleados en el desarrollo de la filogenia del subgénero *Stephanostachys*.

|  |   |  |  |
|--|---|--|--|
| <b>HABIT</b><br>0: cespitoso<br>1: solitaria                                 | <b>PINNAE MAX.</b><br>0: 4.0-17.2<br>1: 17.2-30.4<br>2: 30.4-43.6<br>3: 43.6-56.8<br>4: 56.8-70.0 | <b>PETAL ALT</b><br>0: 1.0-1.7<br>1: 1.7-2.4<br>2: 2.4-3.1<br>3: 3.1-3.8                 | <b>PISTIL ALT</b><br>0: 1.7-2.4<br>1: 2.4-3.1<br>2: 3.8-4.5  |
| <b>HABIT2</b><br>0: erecta<br>1: erecta frec. decum                          | <b>PINNAE LARG</b><br>0: 25.8-40.6<br>1: 40.6-55.4<br>2: 55.4-70.2                                | <b>ANTER L MIN</b><br>0: 0.5-0.8<br>1: 0.8-1.1   | <b>FRUT D MAX</b><br>0: 0.60-3.48<br>1: 9.24-12.12<br>2: 12.12-15.00   |
| <b>FORM FRUT</b><br>0: globoso<br>1: subgloboso<br>2: elipsoide<br>3: ovoide | <b>PINNAE ANCH</b><br>0: 1.2-4.96<br>1: 4.96-8.72<br>2: 8.72-12.48<br>3: 12.48-16.24              | <b>ANTER L MAX</b><br>0: 0.30-0.64<br>1: 0.64-0.98<br>2: 0.98-1.32                       | <b>TALLO</b><br>0: anillado<br>1: conspicuamente anillado<br>2: prominentemente anillado                                 |
| <b>COLOR FRUT.</b><br>0: negro<br>1: rojo<br>2: naranja                      | <b>INF PED MAX</b><br>0: 5.5-32.4<br>1: 32.4-86.2<br>2: 86.2-140.0                                | <b>PISTIL LARG</b><br>0: 1.4-2.3<br>1: 2.3-3.2<br>2: 3.2-4.1                             | <b>HOJA</b><br>0: tubular<br>1: auriculiforme  |
| <b>INFLORESCENCIA</b><br>0: interfoliar<br>1: infrafoliar                    | <b>INF RAQ MAX</b><br>0: 1.0-7.5<br>1: 7.5-14.0<br>2: 14.0-20.5                                   | <b>PISTIL ANCH</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br>2: 3.4-4.2<br>3: 4.2-5.0               | <b>NERV</b><br>0: estriado<br>1: estriado long<br>2: conspic estriado  |
| <b>HOJA</b><br>0: Pinada<br>1: Bífida  | <b>STAM LARG</b><br>0: 1.8-2.6<br>1: 2.6-3.4<br>2: 3.4-4.2  | <b>CÁLIZ BASE</b><br>0: 0.25-0.90<br>1: 0.90-1.55  | <b>PECIOLO</b><br>0: acanalado<br>1: aplanado<br>2: redondo<br>3: triangular<br>4: escasamente acanalado                 |
| <b>TALLO MAX</b><br>0: .690-4.552<br>1: 4.552-8.414<br>2: 8.414-12.276       | <b>STAM ANCH</b><br>0: 0.8-1.64<br>1: 2.48-3.32<br>2: 3.32-4.16<br>3: 4.16-5.0                    | <b>CÁLIZ ALT</b><br>0: 1.5-2.2<br>1: 2.2-2.9<br>2: 2.9-3.6<br>3: 4.3-5.0                 | <b>RAQIS</b><br>0: angulado-redondeado<br>1: angulado obtuso redondo   |
| <b>INTERN MAX</b><br>0: 1.0-7.8<br>1: 7.8-14.6<br>2: 14.6-21.4               | <b>CÁLIZ ANCH</b><br>0: 0.40-0.92<br>1: 0.92-1.44<br>2: 1.44-1.96<br>3: 1.96-2.48<br>4: 2.48-3.00 | <b>PETAL BASE</b><br>0: 1.0-1.6<br>1: 1.6-2.2<br>2: 2.2-2.8<br>3: 2.8-3.4                | <b>PINA</b><br>0: lanceolada<br>1: oblongada<br>2: ovovado<br>3: eliptico<br>4: lanceolada angosta<br>5: lanceolada long |
| <b>NO. H MÁX.</b><br>0: 4.0-6.4<br>1: 6.4-8.8<br>2: 8.8-13.6                 | <b>CÁLIZ ALT</b><br>0: 1.4-2.3<br>1: 2.3-3.2  | <b>PETAL ALT</b><br>0: 2.032-2.774<br>1: 2.774-3.516<br>2: 3.516-4.258<br>3: 4.258-5.000 |  |
| <b>L.H.MAX</b><br>0: 2.5-28.0<br>1: 28.0-53.5                                |   |  |  |

|  |   |  |   |
|--|---|--|---|
| <p>L.RAQ MÁX.<br/>0: 1.5-61.2<br/>1: 61.2-120.9<br/>2: 120.9-180.6</p>   | <p>2: 3.2-4.1<br/>3: 4.1-5.0<br/>PETAL BAS<br/>0: 1.0-1.8<br/>1: 1.8-2.6<br/>2: 2.6-3.4<br/>3: 3.4-4.2</p>  | <p>PISTIL BASE<br/>0: 1.0-1.8<br/>1: 1.8-2.6<br/>2: 2.6-3.4</p>  | <p>FORMA<br/>0: sigmoide<br/>1: falcada<br/>2: sigmoide - falcada<br/>3: escasamente sigmoide<br/>4: no sigmoide</p>  |
| <p>PICE<br/>0: long acuminada<br/>1: acutado acuminado<br/>2: acutado<br/>3: acuminada</p> <p>PEDUNCUL<br/>0: aplanado<br/>1: redondo<br/>2: muy delgado<br/>3: robusto<br/>4: escasamente aplanado</p> <p>pedun dir.<br/>0: ascendente<br/>1: erecto<br/>2: horizontal<br/>3: extendido<br/>4: curvado</p> <p>BRACT<br/>0: acuminado<br/>1: bifido<br/>2: acutadotado<br/>3: fibroso<br/>4: oblicuo</p> <p>RAC DIR<br/>0: penduloso<br/>1: inclinado</p> <p>RACHIS<br/>0: aplanados<br/>1: carnosos<br/>2: extendidos<br/>3: rigido</p> | <p>RACHIS DIR<br/>0: curvado<br/>1: inclinado<br/>2: erecto<br/>3: recto<br/>4: penduloso<br/>5: horizontal</p> <p>CÁLIZ<br/>0: lobado<br/>1: sup. lobado<br/>2: prof. lobado<br/>3: membranoso</p> <p>SEPAL. BAS<br/>0: conado<br/>1: libre</p> <p>SEPAL. APIC<br/>0: redondeado<br/>1: recto</p> <p>PETALBAS<br/>0: conado<br/>1: deltoid<br/>2: ovado<br/>3: oblongado<br/>4: redondo<br/>5: triangular</p> <p>PETAL BAS<br/>0: valvado<br/>1: libre<br/>2: imbrincado</p> <p>APIC<br/>0: acutado<br/>1: erecto<br/>2: extendido</p> | <p>PETAL APIC<br/>0: libre<br/>1: valvado</p> <p>FILAM<br/>0: aplanado<br/>1: cilindrico<br/>2: corto<br/>3: engrosado</p> <p>ANTER<br/>0: bilobado<br/>1: oblongado<br/>2: elipsoide<br/>3: ovoide</p> <p>CÁLIZ<br/>0: lobado<br/>1: prof lobado<br/>2: superficialmente lobado<br/>3: superficialmente trilobado<br/>4: superficialmente ondulado<br/>5: truncado o simp. muesc apic</p> <p>SEPAL BAS<br/>0: conado<br/>1: imbrincado<br/>2: libre</p> <p>SEPAL APIC<br/>0: recto<br/>1: redondo<br/>2: truncado</p> | <p>PETAL BAS<br/>0: suborbicular<br/>1: triangular</p> <p>PETAL APIC.<br/>0: acutado<br/>1: redondeado<br/>2: erecto<br/>3: ovado</p> <p>PISTAL<br/>0: columnar<br/>1: conico<br/>2: ovoide<br/>3: depreped<br/>4: globoso<br/>5: subgloboso</p> <p>ESTIGMA<br/>0: sesiles<br/>1: separados</p> <p>ESTIGMA<br/>0: erecto<br/>1: recurvado</p> |