



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOGEOGRAFÍA DE HELECHOS
DE LA SIERRA MADRE ORIENTAL, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

CELIA ESPERANZA SANGINÉS FRANCO

DIRECTORA

ISOLDA LUNA VEGA



Cd. MÉXICO

SEPTIEMBRE 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

DEDICATORIA

Les dedico este trabajo a mis padres Héctor Sanginés García y Glafira Franco Franco por el apoyo que me han brindado en todas las decisiones que he tomado a lo largo de mi vida para poder culminar este trabajo.

Por hacerme ver mis virtudes y mis defectos para tener un crecimiento personal pleno y por el ejemplo que siempre me han dado para ser la persona que soy.

A mis hermanos Isabel y Francisco por ser mis cómplices y mis amigos en todo momento y por todos los momentos y cosas que hemos descubierto juntos.

Es verdaderamente libre
aquel que desea solamente lo
que es capaz de realizar y que
hace lo que le agrada.

Jean Jacques Rousseau

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la doctora M. Isolda Luna Vega por su apoyo incondicional, sus observaciones y sabios comentarios, por el tiempo que amablemente me dedicó para que este trabajo se culmine de forma satisfactoria.

Al doctor Raúl Contreras por sus comentarios y el interés que mostró al revisar el documento.

A la doctora Susana Valencia y al maestro David Espinosa por el tiempo que se tomaron para la revisión minuciosa del documento.

A la maestra Mónica Palacios por sus comentarios y por el tiempo dedicado al enseñarme a determinar ejemplares.

Al biólogo Othón Alcántara por toda la ayuda recibida en cualquier momento, por la facilidad en que transmite todos sus conocimientos por la paciencia que siempre mostró resolviendo cualquier duda y por la amistad que me ha brindado a lo largo del taller y del proceso de la tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y a la Facultad de Ciencias por los conocimientos brindados a lo largo de mi formación.

A los herbarios: Herbario Nacional de México, UNAM (MEXU); al Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB); al Herbario del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa y Centro Regional del Bajío (XAL e IEB), por todo el apoyo recibido en la consulta del material, en especial al Dr. Sergio Zamudio del Centro Regional del Bajío por la atención que me brindó en el Herbario.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis papas Héctor Sanginés y Glafira Franco por todo el apoyo que me han brindado en las diferentes etapas de mi vida y por siempre respetar las decisiones tomadas para poder lograr las metas que he trazado en mi vida.

A mis hermanos Isabel y Francisco por demostrarme que no son solo mis hermanos sino mis amigos y mis aliados, por demostrarme que se puede lograr lo que sea que te propongas en la vida.

A Roberto Sanginés y Eloisa Franco por ser más que mis primos al tener siempre tiempo para escucharme, platicar y compartir diferentes aventuras.

A los profesores del Taller, Isolda Luna, Othón Alcántara, Raúl Contreras, Alberto González y Carlos Ruiz por enseñarme la maravilla de la biogeografía y por saberme guiar en todo el proceso de aprendizaje, así como por enseñarme el trabajo en campo.

A mis compañeros del taller Katia, Paco, Horey, Jazmín y Carlos por las aventuras y travesuras por hacer de cada salida de campo una aventura llena de conocimientos y travesuras.

A Hugo Balleza y Alberto Pinal por compartir conmigo todo, por ser mis aliados y mis hermanos, por su apoyo en todos los momentos por su complicidad y los mejores momentos de la carrera, por sus comentarios y sugerencias. Gracias.

A César Torres por las pláticas sobre los temas de interés mutuo y por darme una visión mas objetiva de mi trabajo.

A Hugo, Alberto, Guillermo, Ana, Katia, Yadira, Gaby, Erick, Jonathan, Laura, Eric, Anuar, Emmanuel, Guadalupe, Manuel y Carlos gracias por estar durante toda la carrera a mi lado por darme la mano para seguir adelante. Por todas las aventuras que vivimos a lo largo de la carrera y porque gracias a ustedes y su apoyo no fue tan pesado terminar.

A Ivonne Kuri por muchos años de amistad y de confianza, siempre saber que decir y como decirlo.

A Tania, Alfredo, Said e Ivonne por mas de 10 años de amistad y cariño.

A Hugo Heman, por el amor y la confianza que siempre me dio.

Brenda, Gaby, Jorge, Santiago, Nayeli, Gloria, Liliana, Hugo, Tona, Aura, Federico, Raymundo, Ernesto, Rosalía, Pilar, Montserrat, Guillermo, Pedro, Antonio, Luis Armas y Keila por su amistad de toda la vida por el cariño y todas las aventuras, que hemos vivido y por las que faltan.

A David Cisneros por ayudarme a tomar la decisión de entrar a biología y por todos los consejos que me ha dado.

A mis primos David, Daniel, César, Oscar, Leslie, Irlanda y Paulina.

A mi familia en general por acompañarme en los momentos importantes de mi vida.

Y a todas las personas en general que de alguna forma han estado conmigo en las diferentes etapas de mi vida, que me han apoyado y vivido diferentes etapas.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
Biogeografía histórica	1
Biogeografía ecológica	1
Área de distribución	1
Areografía	2
Panbiogeografía	3
Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE)	5
Características de los helechos	5
OBJETIVOS	8
Objetivos particulares	8
ÁREA DE ESTUDIO	9
ANTECEDENTES	10
La Sierra Madre Oriental (SMO)	10
MÉTODOS	12
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	14
Areografía	15
Panbiogeografía	18
Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE)	31
REGIONES TERRESTRES PRIORITARIAS	35
CONCLUSIONES	37
LITERATURA CITADA	39
APÉNDICES	43

ÍNDICE DE CUADROS

- CUADRO 1.** Lista de los taxones elegidos para llevar a cabo el análisis según la clasificación de Mickel y Smith (2004). 14
- CUADRO 2.** Cuadros en los que se dividió la SMO; se marcan los cuadros con mayor número de especies. N: Número de cuadro. Z: Número de especies presentes. 15
- CUADRO 3.** Número de veces que aparece una especie por cuadro (z), resaltando en gris aquellos que tienen distribución restringida. 17
- CUADRO 4.** Matriz de datos conteniendo 41 áreas y 38 especies para el análisis de simplicidad de endemismos (nombres de las especies en el Apéndice 2). 33

ÍNDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1.** Delimitación de la Sierra Madre Oriental según Cervantes-Zamora et al. (1990). Límites de la SMO.....9
- FIGURA 2.** Cuadros de la SMO.....13
- FIGURA 3.** Cuadros de mayor riqueza. En verde limón 10 sp.; en rosa 11 sp.; en morado 12 sp.; en azul 13 sp.; en verde 14 sp. y en café 23 sp.....16
- FIGURA 4.** Cuadros que contienen especies endémicas y/o de distribución restringida. En café *Cheilanthes marsupianthes*; en verde *Notholaena grayi*; en azul *Notholaena affinis*; en rojo *Phlebodium areolatum*.....18
- FIGURA 5.** Trazo individual de *Anemia mexicana* Klotzsch s.l.....19
- FIGURA 6.** Trazo individual de *Argyrochosma formosa* (Liebm.) Windham.....19
- FIGURA 7.** Trazo individual de *Argyrochosma pallens* (Weath. ex R.M. Tryon) Windham.....19
- FIGURA 8.** Trazo individual de *Astrolepis crassifolia* (Houlston et Moore) Benham et Windham.....19
- FIGURA 9.** Trazo individual de *Bommeria ehrenbergiana* (Klotzsch) Underw.....20
- FIGURA 10.** Trazo individual de *Cheilanthes aemula* Maxon.....20
- FIGURA 11.** Trazo individual de *Cheilanthes purpusii* T. Reeves.....20
- FIGURA 12.** Trazo individual de *Ctenitis mexicana* A.R. Smith.....20
- FIGURA 13.** Trazo individual de *Elaphoglossum obscurum* (E. Fourn.) C. Chr.....20
- FIGURA 14.** Trazo individual de *Elaphoglossum vestitum* (Schltdl. et Cham.) Schott ex T. Moore.....20
- FIGURA 15.** Trazo individual de *Holodictyum ghiesbreghtii* (E. Fourn) Maxon.....21
- FIGURA 16.** Trazo individual de *Llavea cordifolia* Lag.....21

FIGURA 17. Trazo individual de <i>Melpomene leptostoma</i> (Fée) A.R. Sm. et R.C. Moran.....	21
FIGURA 18. Trazo individual de <i>Mildella fallax</i> (M. Martens et Galeotti) Nesom.....	21
FIGURA 19. Trazo individual de <i>Notholaena affinis</i> (Mett.) Hook. ex T. Moore.....	22
FIGURA 20. Trazo individual de <i>Notholaena aschenborniana</i> Klotzsch.....	22
FIGURA 21. Trazo individual de <i>Notholaena galeottii</i> Fée.....	22
FIGURA 22. Trazo individual de <i>Notholaena grayii</i> Davenp.....	22
FIGURA 23. Trazo individual de <i>Notholaena jacalensis</i> Pray.....	22
FIGURA 24. Trazo individual de <i>Notholaena standleyi</i> Maxon.....	22
FIGURA 25. Trazo individual de <i>Pellea cordifolia</i> (Sessé. et Moç.) A.R. Sm.....	23
FIGURA 26. Trazo individual de <i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.....	23
FIGURA 27. Trazo individual de <i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schltdl. et Cham.) C. Presl.....	23
FIGURA 28. Trazo individual de <i>Phanerophlebia remostipora</i> E. Fourn.....	23
FIGURA 29. Trazo individual de <i>Phanerophlebia umbonata</i> Underw.....	23
FIGURA 30. Trazo individual de <i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore var. <i>polylepis</i>	23
FIGURA 31. Trazo individual de <i>Polypodium arcanum</i> Maxon s.l.....	24
FIGURA 32. Trazo individual de <i>Polypodium californicum</i> Kaulf.....	24
FIGURA 33. Trazo individual de <i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. et Cham.....	24
FIGURA 34. Trazo individual de <i>Polypodium guttatum</i> Maxon.....	24
FIGURA 35. Trazo individual de <i>Polypodium liebmannii</i> C. Chr.....	24
FIGURA 36. Trazo individual de <i>Polypodium madrense</i> J. Sm.....	24
FIGURA 37. Trazo individual de <i>Polypodium martensii</i> Mett.....	25
FIGURA 38. Trazo individual de <i>Polypodium villagranii</i> Copel.....	25

FIGURA 39. Trazo individual de <i>Polystichum ordinatum</i> (Kunze) Liebm.....	25
FIGURA 40. Trazo individual de <i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor...	25
FIGURA 41. Trazo individual de <i>Thelypteris schafnerii</i> (Fée) C.F. Reed.....	25
FIGURA 42. Trazo individual de <i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.....	25
FIGURA 43. Trazo generalizado 1. Sureste.....	27
FIGURA 44. Trazo generalizado 2. Noreste.....	28
FIGURA 45. Trazo generalizado 3. Del sur.....	28
FIGURA 46. Trazo generalizado 4. Sierra Gorda de Querétaro-Sur.....	29
FIGURA 47. Trazo generalizado 5. Norte.....	29
FIGURA 48. Trazos generalizados y nodos.....	30
FIGURA 49. Líneas de base. DES. Zona desértica de Coahuila; SM. Fallas y deformaciones de Saltillo-Monterrey; PAN. Cuenca del Río Pánuco; CC. Cambios climáticos del cuaternario en el sur de la SMO.....	31
FIGURA 50. Árbol consenso estricto. L=177, Ci=2, Ri=42.....	35
FIGURA 51. Trazos Generalizados y nodos comparados con las RTPs (las zonas verdes corresponden con las RTP para la SMO).....	37

INTRODUCCIÓN

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando los procesos que dieron lugar a dicha distribución (Morrone *et al.*, 1996). La biogeografía presenta dos vertientes: la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica (Morrone *et al.*, 1996).

Biogeografía histórica

El principal objetivo de la biogeografía histórica es la reconstrucción de los patrones de distribución que existen en la biodiversidad, tanto en la variedad de formas como en su distribución geográfica y temporal; uno de sus principales objetivos es explicar las áreas de endemismo. Esta se divide en dos, la dispersalista que supone que los taxones se movieron desde su centro de origen a través de rutas de dispersión, entre los principales autores de este enfoque se encuentran Matthew, Simpson, Mayr y Darlington. La vicarianza se da a partir de la teoría de la deriva continental de Wegener (1915) y supone que la distribución de las especies se dio junto con el movimiento de los continentes, y con el surgimiento de barreras comenzaron los procesos de especiación. Dentro de la vicarianza está la panbiogeografía y la biogeografía cladista. Hasta la segunda mitad del siglo XX, en la biogeografía predominaban las ideas dispersalistas, formuladas por Wallace y Darwin (Morrone 1997).

Biogeografía ecológica

Es la rama de la biogeografía que trata de interpretar las distribuciones geográficas de los seres vivos y de las asociaciones entre ellos, estudia las causas presentes que conforman la distribución de la biota actual; un ejemplo es la biogeografía de islas de McArthur y Wilson (1967 en Zunino y Zullini, 2003).

Área de distribución

El área de distribución se define como el área habitada por una especie y puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad (Rapoport, 1975). Se le reconoce como el conjunto de localidades donde han sido colectados o registrados los ejemplares de cada especie y por lo general es altamente irregular. Cuando se describe el área de distribución de dos o más especies entonces pueden ser alopátridas o simpátridas. Las alopátridas suponen una disyunción total entre dos áreas de distribución, las simpátridas suponen que los taxones comparten el área de distribución y a su vez se dividen en homopátrica (solapamiento total de las áreas), endopátrica (relación entre dos áreas, una es un subconjunto propio de la otra) y alelopátrica (áreas diferentes con intersección no vacía) (Morrone *et al.*, 1996).

Areografía

La areografía es el método para estudiar las áreas geográficas. Se pueden utilizar mapas reticulados con tal de que la deformación no sea muy grande como ocurre en la proyección de Mercator; se inscribe el área a medir en el mapa base y se recuentan directamente las unidades de área elegidas (Rapoport, 1975).

Para definir el área geográfica tenemos que tener en cuenta factores como son la forma del continente, el clima y el microclima, la topografía (paisajes, barreras), la paleogeografía, el suelo y otras especies de las cuales dependen o con las cuales tienen que competir. Estos factores tenderán a deformar el área de un círculo concéntrico a polígonos (Rapoport, 1975). La barrera geográfica es una condición física o una combinación de factores físicos y ecológicos, que fragmentan o limitan el flujo de especies, por lo que no permiten que las especies sigan dispersándose, es decir, que alcanzan un límite en su distribución y pueden ser ríos, montañas, desiertos, océanos, entre otros. Las barreras geográficas no están ubicadas aleatoriamente por lo que las deformaciones de las áreas geográficas de las especies se ven afectadas por la existencia de dichas barreras, por lo tanto las áreas de dispersión de las especies tendrían que mostrar algún patrón principal (Rapoport, 1975).

Las áreas geográficas de los taxones generalmente se establecen a partir de mapas de puntos, en los cuales cada punto corresponde a una localidad donde la especie o género ha sido colectado. El problema de dibujar los límites del área es que existen muchos criterios para definirla. Existen varios métodos:

1. **Mano alzada**; se dispone de una nube de puntos y el biogeógrafo marca los límites de extensión de la especie. A veces, se pueden extrapolar los límites de extensión del taxón hasta zonas donde nunca ha sido hallada, pero donde existen sospechas que allí residirá. El método es sumamente ambiguo (Rapoport, 1975).
2. **Retículo cuadrangular o gradilla**; se utilizan mallas de diferente resolución espacial, dependiendo del criterio del investigador, sobre el área de distribución o sobre la nube de puntos. El hallazgo de por lo menos un ejemplar de la especie en uno de los cuadros, permite la colocación de un punto en el mapa. La forma y tamaño del área geográfica de la especie dependerá del grosor de la gradilla elegida. Una gradilla relativamente fina no nos servirá para delimitar el área de distribución de una especie, al igual que una gradilla muy grande. Este método se considera arbitrario, aunque no ambiguo (Rapoport, 1975).
3. **Método de la propincuidad media**; una vez que se ubican en un mapa los puntos de distribución, se conectan los vecinos más cercanos mediante arcos, formando círculos de máxima propincuidad, los cuales una vez establecidos, deberán conectarse con los círculos más

cercanos. Después se miden los arcos y se calcula la media aritmética y los estadísticos que se deseen. Con un compás y radio igual a la media se procede a trazar un contorno alrededor de cada nódulo y a ambos lados de los arcos y, por último, el contorno en general. Automáticamente quedan aisladas las poblaciones separadas por distancias mayores que dos medias aritméticas. Este método tiene un procedimiento matemático y uno estadístico (Rapoport, 1975).

En la actualidad, el establecimiento de las cartas corológicas es en gran medida automatizado y ejecutado en programas computacionales. Un sistema de información geográfica (SIG) puede ser descrito como un mecanismo para capturar, administrar y disponer en una referencia espacial los datos, y de esta manera asociarlos a un sistema de coordenadas referenciales (latitud, longitud), generalmente ortogonales. Un SIG se compone de dos partes: una base de datos, que contiene información relevante de los componentes y sus características, y un sistema de computación, que lleva a cabo el manejo y proceso de la información. Los datos pueden quedar organizados en dos formas distintas: lista de valores y tabla de frecuencias. Este último tipo de organización en ocasiones procede de la propia fuente original. En otros casos, una amplia lista de valores se sintetiza en forma de tabla de frecuencias. En este tipo de presentación no se cuenta con datos de todas y cada una de las unidades de observación, únicamente es posible conocer cuántos elementos existen en cada clase.

Con el establecimiento de las cartas corológicas se pueden identificar especies endémicas o especies pandémicas o zonas de endemismo. Una especie endémica es aquella que “solo habita en un lugar”, no importa cuan grande o pequeño sea ese lugar, mientras que una especie pandémica es aquella que “habita en todos los lugares” (Rapoport, 1975). El término de endemismo es relativo para diferentes escalas, por lo que cuando se van a comparar dos regiones, continentes, países o localidades, las áreas a comparar deben ser equivalentes (Rapoport, 1975).

Panbiogeografía

La panbiogeografía fue propuesta por Croizat (1958) y reconoce a la vicarianza como el proceso por el cual los organismos poseen una determinada distribución geográfica (Craw *et al.*, 1999). La dispersión no es reconocida como proceso sino como la expansión gradual del área de distribución bajo condiciones favorables del medio, lo que permite la ampliación del área de distribución original de una especie sin atravesar barreras (Espinosa y Llorente, 1993; Craw *et al.*, 1999).

Este método enfatiza el análisis de las localidades a todo lo largo de la distribución de los taxones (Craw *et al.*, 1999) y presupone que existe una estrecha correlación entre la historia de la biota y la Tierra. La idea principal de Croizat consiste en la superposición de dos etapas en la historia de cualquier área biogeográfica: la etapa de movilidad en ausencia de barreras y bajo

condiciones favorables, los organismos expanden su área de distribución y la etapa de inmovilidad, una vez que las especies alcanzan los límites establecidos por barreras infranqueables, puede ocurrir fragmentación por surgimiento de barreras intermedias, lo que a través del tiempo da lugar a la formación de nuevas especies proceso que se conoce como vicarianza (Craw *et al.*, 1999).

La panbiogeografía se basa en varios conceptos básicos: trazo individual, trazo generalizado, nodo, línea de base y centro de masa (Morrone, 1995).

- El trazo individual consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades de registro de un taxón o de un grupo de taxones relacionados, de tal forma que la longitud de la línea sea mínima, para obtener un árbol de tendido mínimo, el cual representa las coordenadas espaciales donde se ha llevado a cabo la evolución del taxón (Morrone y Crisci, 1995).
- El trazo generalizado se delinea cuando coinciden dos o más trazos individuales de diferentes taxones, representa un componente biótico ancestral fragmentado por eventos físicos, climáticos o geológicos (Morrone y Crisci, 1995).
- El nodo es un área donde se intersectan dos o más trazos generalizados, representando una zona compuesta donde fragmentos bióticos y geológicos ancestrales estuvieron en contacto, por lo que posee alta riqueza de especies en cuanto a orígenes históricos (Craw *et al.*, 1999).
- La línea de base representa un rasgo diagnóstico primario de un trazo (individual o generalizado) que se interpreta como el sitio de localización de una biota ancestral. Para ello se analizan los rasgos geográficos y geológicos de mayor relevancia como cuencas oceánicas o cordilleras. A partir de la línea de base se orientan los trazos (Craw *et al.*, 1999).
- Los centros de masa son núcleos de mayor riqueza de especies u otra categoría taxonómica, es decir áreas de diversidad numérica, genética o morfológica de un grupo (Craw *et al.*, 1999). El centro de masa es un concepto panbiogeográfico que se refiere al sitio donde se encuentra la máxima concentración de diversidad de un taxón dentro de su área de distribución (Craw *et al.*, 1999).

Junto con la línea de base y el análisis filogenético, constituyen los criterios para orientar o dar dirección al trazo individual de un taxón (Espinoza y Llorente, 1993).

Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE)

Es un método cuantitativo para identificar áreas de endemismo, llamado análisis de simplicidad de endemismos (PAE) (por sus siglas en inglés Parsimony Analysis of Endemicity) (Rosen, 1988; Morrone, 1994). Se utiliza para agrupar áreas que comparten especies comunes e identificar áreas de endemismo proponiendo una causa histórica común que ayude a explicar esos agrupamientos. Este método se basa en el análisis de taxones que ocupan diferentes unidades de estudio en un mapa, agrupando las áreas con base en los taxones que comparten y al cladograma más parsimonioso, esta modificación del método fue establecido por Morrone (1994) y comprende los siguientes pasos:

- Construir una matriz de datos $r \times c$ donde r son los renglones y representan las áreas de estudio a trabajar, que pueden ser regiones biogeográficas o cuadrículas entre otras, donde se presenta el taxón; c representa las columnas que son los taxones. La matriz se codifica con 0 (ausencia) y 1 (presencia). Se agrega un área hipotética, la cual se utiliza para determinar la raíz del cladograma y se codifica con ceros para enraizar el cladograma.
- Aplicar a la matriz de datos un programa de simplicidad como puede ser NONA[®], versión 2.0 (Goloboff, 1999) a través de Winclada[®] (Nixon, 1999).
- Se obtienen los cladogramas de áreas, donde se delimitan los grupos de áreas definidas por al menos dos especies.
- Sobreponer las distribuciones de las especies asignadas a cada grupo en el cladograma sobre el mapa, con el fin de delinear los límites de cada área de endemismo.

Características de los helechos

Los helechos son plantas vasculares sin semillas que pertenecen al grupo de los Monilophytes, el cual es un grupo monofilético que pertenece al grupo de los leptosporangiados, además de la familia Osmundaceae, que es grupo hermano de los helechos leptosporangiados (Pryer *et al.*, 2004). Los helechos se desarrollaron en el período Devónico, hace aproximadamente 400 millones de años. Se reproducen sexualmente por medio de esporas y se caracterizan porque en su ciclo de vida presentan una alternancia de generaciones independientes, una con fase sexual o gametofítica (n) y la otra asexual o esporofítica ($2n$), esta última es conspicua y es a la que generalmente pertenece la planta o esporofito.

En la parte abaxial de la fronda se encuentran los esporangios en estructuras llamadas soros, dentro de éstos se forman las esporas, que son el resultado de las divisiones meióticas de las células madres de las esporas o esporocitos (Reyes *et al.*, 1996).

Cuando los esporangios llegan a su etapa de madurez, liberan miles de esporas que al germinar forman un prótalo (fase gametofítica-fotosintética) generalmente de forma cordada, el cual posee a los dos órganos sexuales, los anteridios (masculinos) y el arquegonio (femenino); en este último es en donde se realiza la fecundación (cigoto), originando a un nuevo embrión y posteriormente un nuevo individuo (Wilson *et al.*, 1971).

Se encuentran en diferentes hábitats; pueden vivir en un medio acuático, semiacuático, epífita, hemiepífita, rupícola o terrestres. Pueden ser de porte herbáceo, trepador o arborescente (Palacios-Ríos, 1992; Lorea y Riba, 1990).

Se les puede encontrar desde el nivel del mar (manglar), hasta altitudes superiores a los 4,000 msnm, cerca del límite de la vegetación arbórea (Palacios-Ríos, 1992). La mayoría de las especies vivientes se encuentran en las regiones tropicales, y el resto habita en las regiones templadas y las áreas desérticas (Raven *et al.*, 1991; Tryon, 1986).

Las formas de crecimiento de los helechos que predominan en los diversos tipos de vegetación son la terrestre y la epífita; de las primeras la más llamativa y vistosa es la arborescente. Hay pocos géneros hemiepífitos, escandentes o acuáticos; los últimos han sufrido grandes modificaciones morfológicas como respuesta a las presiones de selección del medio en que habitan.

El hábitat con mayor diversidad de helechos es el terrestre, los cuales poseen un rizoma erecto por lo general corto y con fascículos de hojas en el extremo apical. También están los que tienen un rizoma postrado superficial o subterráneo, entre ellos destacan las diversas especies de *Pteridium* spp., que crecen como maleza y se esparcen en sitios alterados.

El bosque mesófilo de montaña es una de las comunidades que presentan las condiciones más favorables para el desarrollo de los helechos. Destacan por su porte los helechos de la familia Cyatheaceae; los troncos de algunas especies de estos helechos alcanzan alturas de más de 10 m con una gran corona de frondas de 3-4 veces divididas y hasta 3-4 m de largo.

Otra forma de crecimiento se presenta en las selvas altas perennifolias, por ejemplo el género *Lygodium* que tiene un rizoma corto, subterráneo y de tamaño pequeño, tiene hojas escandentes, es decir, que trepan sobre la vegetación circundante, varias veces pinnadas y con crecimiento indeterminado que llegan a tener una longitud que sobrepasa los 10 m y pueden alcanzar alturas considerables sobre los árboles.

Las hemiepífitas suelen ser elementos conspicuos en las selvas altas, inician su crecimiento como plantas terrestres y al ponerse en contacto el rizoma erecto con los tallos de plantas cercanas se adhieren a ellos por medio de raíces adventicias, mediante lo cual alcanzan alturas considerables. Si se llega a romper o a separar la parte basal del rizoma de la parte aérea, la planta sigue creciendo como epífita.

En bosques mixtos de pino-encino, selvas altas y bosques mesófilos de montaña destacan los helechos epífitos que tienen rizomas postrados con simetría bilateral y se adhieren al tronco de diversas especies por medio de raíces adventicias como el género *Pleopeltis*, *Phlebodium* e *Hymenophyllum*, entre otros. Estos taxones son indicadores de perturbación ya que son muy resistentes (Palacios-Ríos, 1992; Pérez-García *et al.*, 1995).

Los helechos son tan variables que pueden ser halófilos, los cuales crecen en suelos fisiológicamente secos por su excesiva cantidad de sales como las especies del género *Acrostichum* que se distribuyen en manglares, marismas y lagunas costeras. Otros son los helechos gipsófilos, que habitan en suelos yesosos como *Notholaena*, cuyas especies viven en matorrales desérticos inermes o en laderas yesosas de bosque de pino-encino. Se pueden mencionar muchos más, sin excluir a los que viven en zonas intermedias (Pérez-García *et al.*, 1995).

México tiene una gran riqueza de helechos, existen en el país 1,008 especies y 16 variedades o subespecies adicionales, para un total de 1,024 taxones en 124 géneros y un amplio intervalo de hábitats (Mickel y Smith, 2004) y según Palacios-Ríos com. pers. (agosto, 2008) son 1,015 especies, los cuales abarcan la mayor amplitud de latitud del mundo, pues van desde las regiones más secas del norte de México y de la parte occidental de los Estados Unidos hasta los muy diversos bosques húmedos de Mesoamérica, América del Sur y Las Antillas (Mickel y Smith, 2004).

La gran diversidad y abundancia de los helechos en México se debe a la posición geográfica y a la accidentada topografía del país con la consecuente diversidad climática, así como la confluencia en nuestro país de las regiones Neártica y Neotropical, que dan como resultado una gran diversidad de tipos de vegetación, lo que favorece la presencia y abundancia de especies (Palacios-Ríos, 1986); esta diversidad incluye helechos de zonas secas, que son escasos, helechos propios de climas méxicos y helechos de climas tropicales húmedos, que son los más abundantes y variados, en un gradiente climático de norte a sur, salvo en la península de Yucatán en donde, por causas edáficas e hídricas, la abundancia y diversidad disminuye (Palacios-Ríos, 1986).

OBJETIVOS

- Detectar patrones de distribución geográfica de helechos endémicos o cuasiendémicos de la Sierra Madre Oriental utilizando diferentes métodos en biogeografía, como son la areografía, la panbiogeografía y el análisis de simplicidad de endemismos.

Objetivos particulares

- Comparar diferentes métodos en biogeografía para estudiar la distribución geográfica de los helechos en la SMO.
- Comprobar si la regionalización de la SMO propuesta con otros taxones se ajusta a la distribución de los helechos.
- Definir áreas a conservar con base en la distribución geográfica de helechos y detectar áreas de riqueza y endemismo.
- Detectar nodos, con la finalidad de hacer una propuesta de conservación.

ÁREA DE ESTUDIO

Existen diferentes puntos de vista para delimitar el área de la Sierra Madre Oriental (SMO) como una provincia, por lo cual han surgido diferentes sistemas de regionalización para la SMO, y éstos se dividen en dos grandes grupos:

1. Regionalización biótica. Se basa principalmente en los patrones de distribución de diferentes grupos de organismos como son: plantas (Rzedowski 1978); anfibios y reptiles (Casas-Andreu y Reyna-Trujillo, 1990); mamíferos (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990) o el de CONABIO (Arriaga *et al.*, 1997), que es un sistema de consenso basado en la combinación de los sistemas propuestos (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2004).
2. Regionalización física. Se basa en aspectos geológicos y de formas de terreno; ésta toma en cuenta los factores como clima, suelo y en ocasiones se combinan con el tipo de vegetación. Entre ellas están las provincias morfotectónicas (Ferrusquía-Villafranca, 1990), de tipo geológico (De Cserna, 1989), fisiográfico (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990) y ecorregiones de CONABIO (1997) en (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2004).

Para este trabajo se utilizó la provincia fisiográfica de Cervantes-Zamora *et al.* (1990). Esta regionalización divide a la SMO en regiones con base en criterios climáticos y formas de relieve e incluye la Gran Sierra Plegada, Carso Huasteco, Llanuras y Sierras de Querétaro e Hidalgo, Pliegues de Saltillo-Parras, Sierra de San Carlos y Sierra de Tamaulipas (Figura 1).

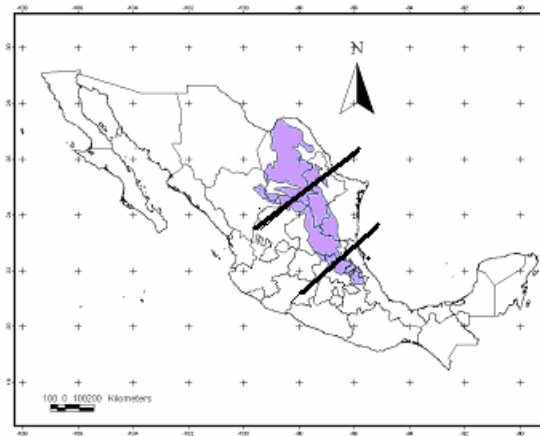


Figura 1. Delimitación de la Sierra Madre Oriental según Cervantes-Zamora *et al.* (1990). Límites de la SMO.

ANTECEDENTES

Sierra Madre Oriental (SMO)

El término Sierra Madre Oriental (SMO) designa a un rasgo orográfico, formado por un macizo montañoso rugoso, angosto y alargado, situado en el oriente de la República Mexicana, que emerge de la planicie costera del Golfo; sus cumbres sobrepasan los 2,500 msnm, luego desciende de altura hacia el poniente y pasan a un extenso altiplano situado al centro del país (Eguiluz *et al.*, 2000). Diversos autores ubican a la Sierra Madre Oriental a partir de la Faja Volcánica Transmexicana y la proyectan en forma continua hacia el NW, internándose en la parte central de Coahuila y Chihuahua, hasta la frontera norte de México. La SMO es una unidad fisiográfica, con más de 800 km de longitud y de 80 a 100 km de amplitud. En términos geológicos la SMO es el producto del levantamiento y deformación de rocas principalmente mesozoicas, incluido su basamento heterogéneo (Eguiluz *et al.*, 2000).

Por sus características no se puede definir un área exacta de la SMO, por lo que se le ha tratado de definir utilizando diferentes tipos de regionalización (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2004; Contreras-Medina, 2004).

Desde el punto de vista fisiográfico, la SMO comprende un conjunto de serranías, cuya identidad geológica está dada por la dominancia de formaciones del cretácico medio y superior, aunque también existen rocas jurásicas y paleozoicas, y muy pocas generadas por el vulcanismo del cenozoico. Debido al origen geológico y a los patrones del paisaje de sus áreas, la provincia fisiográfica de la SMO ha sido subdividida en varias provincias (Luna *et al.*, 2004).

La SMO abarca latitudinalmente desde el paralelo 20 hasta cerca del 30, con límite en el río Bravo, por lo que se ubica en sitios con interacción con los sistemas atmosféricos más importantes de la región: el cinturón subtropical de alta presión, los vientos alisios, los frentes fríos en invierno y las tormentas tropicales en verano. Lo anterior da como resultado un mosaico climático (Luna *et al.*, 2004).

La SMO posee el 99% de los climas existentes en México, es decir, se presentan ambientes muy áridos hasta cálidos húmedos, la temperatura media oscila entre 12° y 25°C, la cantidad de precipitación al año va de menos de 300 mm en el centro y norte a más de 4,000 mm en el extremo sur (Hernández Cerda y Carrasco-Anaya, 2004).

Como consecuencia de la diversidad de climas, la vegetación es muy variada y altamente diversa; incluye varios tipos de matorral xerófilo, bosques de coníferas y encinos, bosques mesófilos de montaña y selvas tropicales. Todo esto

hace difícil su delimitación y se piensa que se puede considerar como un archipiélago de áreas (Luna *et al.*, 2004). En la SMO afloran principalmente las rocas del cinturón de pliegues y cabalgaduras laramídico que fueron deformadas durante el cretácico tardío y terciario temprano y a diferencia de la Sierra Madre Occidental ha sufrido menor cantidad de vulcanismo cenozoico (Ortega-Gutiérrez *et al.*, 2000).

MÉTODOS

Se obtuvo una lista de helechos, eligiendo sobre todo aquellos que se encuentran preferentemente en la SMO y sólo en México; por cuestiones de cercanía con Honduras y Guatemala, se incluyeron algunos taxones que extienden su distribución hasta el norte de América Central. Se siguió la nomenclatura actualizada de Mickel y Smith (2004).

- Para obtener los puntos de colecta se visitaron algunas colecciones: Herbario Nacional de México, UNAM (MEXU); Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB); Herbario del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa y Centro Regional del Bajío y (XAL y IEB).
- Además se obtuvieron registros de la base de datos a través de la Red Mundial de Información Biótica (REMIB) y de la página web de la Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Con los datos obtenidos de los diferentes herbarios se elaboró una base de datos con las 43 especies que se encontraron en herbarios, la cual cuenta con los siguientes campos: nombre de las especies, familia a la que pertenecen, país, estado, municipio, localidad, latitud, longitud, altitud, tipo de vegetación, suelo, abundancia, forma biológica, tamaño, soros, fecha, colector, quien determinó el ejemplar, número de colecta y otros datos.
- La base fue hecha en Microsoft[®] Access 2002; una vez que se terminó de capturar esta base se georreferenció utilizando el programa GEOLocate[®] versión 2.03 (Ríos *et al.*, 2003), con los datos que ya estaban en las etiquetas de colecta de los ejemplares de herbario, con el Nomenclátor de la Sierra Madre Oriental (Ortiz-Bermúdez, 2004) y utilizando la base de datos de localidades de México (INEGI, 2002).
- Una vez obtenidas la longitud y latitud de la base se transformaron a decimales con la fórmula [Grados + (minutos/60)+ (segundos/3600)], multiplicando por -1 para las longitudes debido a que nos encontramos a la izquierda del meridiano de Greenwich.
- Para el estudio areográfico se utilizó el método del retículo cuadrangular utilizando mallas de medio grado (0.5 x 0.5 grados) sobre el área de distribución de la nube de puntos con el programa ArcView[®] 3.2 (ESRI, 1999). Todos los cuadros en donde se encontraba al menos un punto se numeraron para marcarlos (Rapoport, 1975).

- Para el análisis de simplicidad de endemismos (PAE) se utilizó una gradilla de 1 x 1 grado, al igual que en areografía se utilizó el programa ArcView[®] 3.2 (ESRI, 1999). Se marcaron los cuadros donde se registraron al menos dos especies, con letras de la A a la AN, ya que donde se encontró sólo una especie fueron consideradas como no informativas (autopomorfías).
- Una vez obtenidos estos cuadros (Figura 2), se generó una matriz de datos (Cuadro 4) donde las columnas corresponden a las especies y los renglones corresponden al número del cuadro donde se encuentran al menos dos especies.
- Se determinó en la matriz la presencia de una especie (1) y la ausencia (0), a esta matriz se le agregó un renglón con puros ceros con la finalidad de enraizar el cladograma.
- Utilizando el programa NONA[®] versión 2.0 (Goloboff, 1999) a través de WinClada[®] (Nixon, 1999) se analizó la matriz con un análisis heurístico y se obtuvo el árbol de consenso.
- Para llevar a cabo el análisis panbiogeográfico se dibujaron los trazos individuales de cada una de las especies utilizando el programa ArcView[®] 3.2 (ESRI, 1999) y el programa Trazos[®] (Rojas, 2004). Estos trazos se imprimieron para dibujar a mano los trazos generalizados y los nodos, además de ubicar las posibles líneas de base.



Figura 2. Cuadros de la SMO.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La base de datos contiene un total de 1420 registros de un total de 43 taxones (Cuadro 1), correspondientes a 820 localidades, 306 municipios y diferentes tipos de vegetación como son el bosque mesófilo de montaña, el bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus*, matorral xerófilo y bosque de *Abies*, entre otros.

Cuadro 1. Lista de los taxones elegidos para llevar a cabo el análisis según la clasificación de Mickel y Smith (2004).

Aspleniaceae	<i>Holodictyum ghienbreghtii</i> (E. Fourn) Maxon
Blechnaceae	<i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.
Dryopteridaceae	<i>Ctenitis mexicana</i> A. R. Smith
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum obscurum</i> (E. Fourn.) C. Chr.
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. Et Cham.) Schott ex T. Moore
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum viride</i> (E. Fourn.) C. Chr.
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schltdl. et Cham.) C. Presl.
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn.
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia umbonata</i> Underw.
Dryopteridaceae	<i>Polystichum ordinatum</i> (Kunze) Liebm.
Grammitidaceae	<i>Melpomene leptostoma</i> (Fée) A. R. Sm. et R. C. Moran
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum polyphyllum</i> A. Braun
Polypodiaceae	<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. et Bonpl. Ex Willd) J.
Polypodiaceae	<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore
Polypodiaceae	<i>Polypodium arcanum</i> Maxon s.l.
Polypodiaceae	<i>Polypodium californicum</i> Kaulf.
Polypodiaceae	<i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. et Cham.
Polypodiaceae	<i>Polypodium guttatum</i> Maxon
Polypodiaceae	<i>Polypodium liebmannii</i> C. Chr.
Polypodiaceae	<i>Polypodium madrense</i> J. Sm.
Polypodiaceae	<i>Polypodium martensii</i> Mett.
Polypodiaceae	<i>Polypodium villagranii</i> Copel.
Pteridaceae	<i>Argyrochosma formosa</i> (Liebm.) Windham
Pteridaceae	<i>Argyrochosma pallens</i> (Weath. ex R. M. Tryon) Windham
Pteridaceae	<i>Astrolepis crassifolia</i> (Houlston & Moore) Benham & Windham
Pteridaceae	<i>Bommeria ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Underw.
Pteridaceae	<i>Cheilanthes aemula</i> Maxon
Pteridaceae	<i>Cheilanthes marsupianthes</i> (Fée) T. Reeves ex Mickel et A. R. Sm.
Pteridaceae	<i>Cheilanthes purpusii</i>
Pteridaceae	<i>Cheilanthes tomentosa</i> Link.
Pteridaceae	<i>Llavea cordifolia</i> Lag.
Pteridaceae	<i>Mildella fallax</i> (M. Martens et Galeotti) Nesom
Pteridaceae	<i>Notholaena affinis</i> (Mett.) Hook. ex T. Moore
Pteridaceae	<i>Notholaena aschenboerniana</i> Klotzsch
Pteridaceae	<i>Notholaena galeottii</i> Fée
Pteridaceae	<i>Notholaena grayi</i> Davenp.
Pteridaceae	<i>Notholaena jacalensis</i> Pray
Pteridaceae	<i>Notholaena standleyi</i> Maxon
Pteridaceae	<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé. et Moç.) A. R. Sm.
Schizaeaceae	<i>Anemia mexicana</i> Klotzsch s.l.
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris schaffneri</i> (Fée) C. F. Reed

Areografía

La Sierra Madre Oriental (SMO) se dividió en 110 cuadros de medio grado (0.5°) (Cuadro 2). El análisis areográfico muestra la existencia de tres áreas principales en cuanto a riqueza de especies, que son:

- a) La Gran Sierra Plegada.
- b) La zona centro de la SMO, que corresponde a la Sierra Gorda de Querétaro.
- c) La Sierra de Chiconquiaco, Puebla-Veracruz (Figura 3).

Cuadro 2. Cuadros en los que se dividió la SMO; se marcan los cuadros con mayor número de especies. N: Número de cuadro. Z: Número de especies presentes.

N	Z	N	Z	N	Z	N	Z
75	23	79	5	28	2	17	1
80	14	81	5	33	2	20	1
71	13	87	5	36	2	23	1
97	13	88	5	37	2	24	1
100	13	105	5	40	2	29	1
101	13	7	4	42	2	30	1
74	12	48	4	49	2	34	1
90	12	59	4	52	2	35	1
38	11	94	4	53	2	41	1
51	11	106	4	61	2	50	1
96	11	3	3	64	2	56	1
32	10	8	3	66	2	57	1
39	10	12	3	72	2	58	1
44	10	21	3	76	2	60	1
45	10	22	3	77	2	62	1
82	10	26	3	78	2	63	1
89	9	27	3	84	2	67	1
54	8	31	3	98	2	68	1
95	8	65	3	1	1	69	1
55	7	92	3	2	1	85	1
83	7	99	3	4	1	86	1
91	7	104	3	5	1	93	1
108	7	11	2	6	1	102	1
46	6	13	2	9	1	103	1
43	5	14	2	10	1	107	1
47	5	18	2	15	1	109	1
70	5	19	2	16	1	110	1
73	5	25	2				

Además se encontraron áreas que poseen especies endémicas y/o de distribución restringida: una en Nuevo León (*Notholaena grayi* Davenp.), otra en Querétaro (*Notholaena affinis* (Mett.) Hook. ex T. Moore) y dos en Puebla (*Cheilanthes marsupianthes* (Fée) T. Reeves ex Mickel et A.R. Sm. y *Phlebodium areolatum* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) J. Sm.) (Figura 4). La Sierra Gorda es un área importante ya que alberga a 22 de las 43 especies, además de que contiene a una de las especies restringidas.

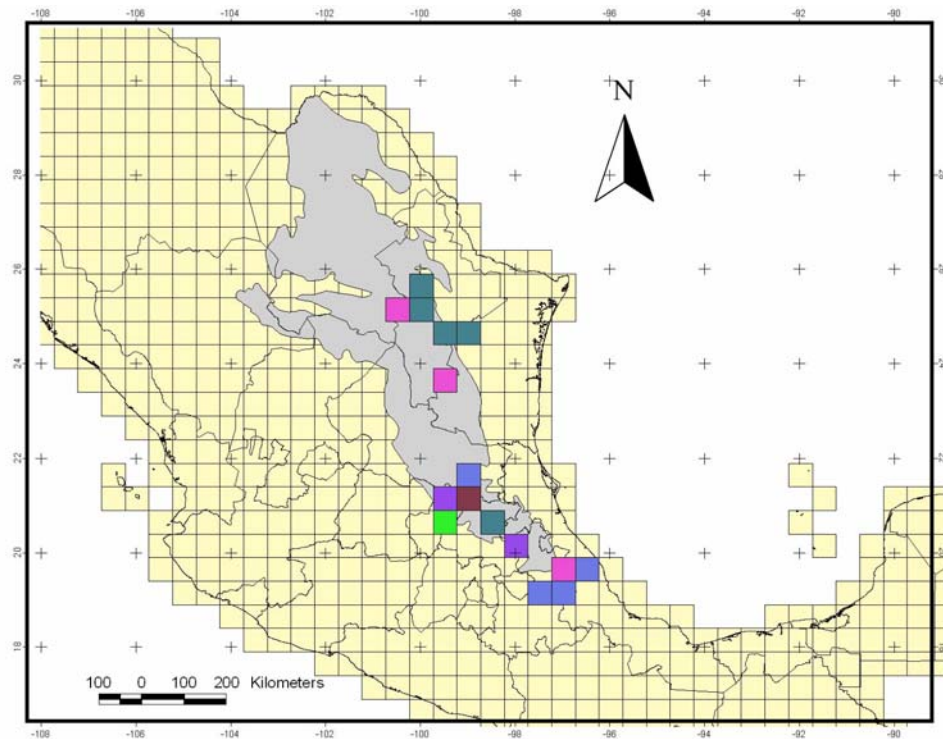


Figura 3. Cuadros de mayor riqueza. En verde limón 10 sp.; en rosa 11 sp.; en morado 12 sp.; en azul 13 sp.; en verde 14 sp. y en café 23 sp.

El Cuadro 3 muestra las especies y en cuántos cuadros están, remarcando las cuatro especies que se encuentran en un solo cuadro (Figura 4).

Cuadro 3. Número de veces que aparece una especie por cuadro (z), resaltando en gris aquellos que tienen distribución restringida.

NOMBRE DE LA ESPECIE	Z	NOMBRE DE LA ESPECIE	Z
<i>Cheilanthes marsupianthes</i> (Fée) T. Reeves ex Mickel et A. R. Sm.	1	<i>Elaphoglossum obscurum</i> (E. Fourn.) C. Chr.	8
<i>Notholaena affinis</i> (Mett.) Hook. ex T. Moore	1	<i>Notholaena standleyi</i> Maxon	8
<i>Notholaena grayi</i> Davenp.	1	<i>Polystichum ordinatum</i> (Kunze) Liebm.	8
<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	1	<i>Cheilanthes tomentosa</i> Link	9
<i>Argyroschisma pallens</i> (Weath. ex R. M. Tryon) Windham(Weath. ex R. M. Tryon) Win	2	<i>Mildella fallax</i> (M. Martens et Galeotti) Nesom	9
<i>Cheilanthes purpusii</i> T. Reeves	2	<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. et Cham.) Schott	10
<i>Elaphoglossum viride</i> (E. Fourn.) C. Chr.	2	<i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.	10
<i>Holodictium ghiesbreghtii</i> (E. Fourn) Maxon	2	<i>Argyroschisma formosa</i> (Liebm.) Windham	11
<i>Notholaena jacalensis</i> Pray	2	<i>Polypodium madrense</i> J. Sm.	12
<i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.	2	<i>Pellaea cordifolia</i> (Sessé. et Moç.) A. R. Sm.	13
<i>Ctenitis mexicana</i> A. R. Smith	3	<i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schltdl. et Cham.) C. Presl.	14
<i>Notholaena galeottii</i> Fée	3	<i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. et Cham.	16
<i>Ophioglossum polyphyllum</i> A. Braun	3	<i>Polypodium martensii</i> Mett.	16
<i>Polypodium californicum</i> Kaulf.	3	<i>Anemia mexicana</i> Klotzsch	18
<i>Polypodium liebmannii</i> C. Chr.	3	<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore	22
<i>Polypodium villagrani</i> Copel.	3	<i>Cheilanthes aemula</i> Maxon	24
<i>Melpomene leptostoma</i> (Fée) A. R. Sm. et R. C. Moran(Fée) A. R. Sm. et R. C. Mor	5	<i>Phanerophlebia umbonata</i> Underw.	25
<i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor	5	<i>Astrolepis crassifolia</i> (Houlston & Moore) Benham & Windham	27
<i>Thelypteris schaffneri</i> (Fée) C. F. Reed	5	<i>Polypodium guttatum</i> Maxon	29
<i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn.	7	<i>Llavea cordifolia</i> Lag.	36
<i>Polypodium arcanum</i> Maxon	7	<i>Notholaena aschenborniana</i> Klotzsch	41
<i>Bommeria ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Underw.	8		

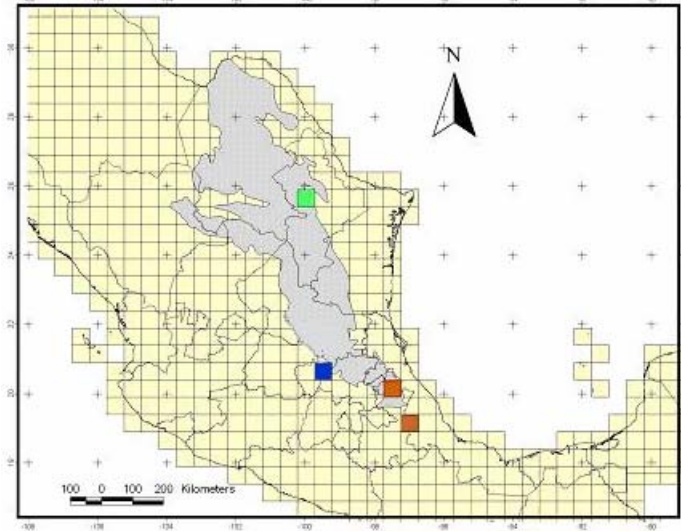


Figura 4. Cuadros que contienen especies endémicas y/o de distribución restringida. En café *Cheilanthes marsupianthes*; en verde *Notholaena grayi*; en azul *Notholaena affinis*; en rojo *Phlebodium aerolatum*.

El área más rica se encuentra en la Sierra Gorda de Querétaro, que contiene 22 especies, además de una de distribución restringida (*Notholaena affinis* (Mett.) Hook. ex T. Moore).

También se observa a partir de estos mapas que la SMO se divide en tres grandes áreas: una al norte, una al centro y la otra más al sur colindando con la Faja Volcánica Transmexicana, e incluso abarcando parte de ella.

Los resultados coinciden con otros ya publicados como el de Montejano-Zurita *et al.* (2004) y el de González-Zamora *et al.* (2007), que muestran que una de las zonas con mayor riqueza en la SMO es la Sierra Gorda de Querétaro, donde se encuentran endemismos tanto de algas como de Asteraceae respectivamente. Además coinciden en las zonas centro y norte de la Sierra con el trabajo de Santa Anna (2007) el cual, trabajo con cactáceas muestran el cuadro del norte como áreas de endemismo siendo taxones con hábitats totalmente diferentes.

Panbiogeografía

Se dibujaron 38 trazos individuales (figuras 5-42) debido a que varias especies se presentan solo en un sitio, por lo que no se pueden dibujar sus trazos individuales, estas especies son: *Cheilanthes tomentosa* Link., *Ophioglossum polyphyllum* A. Braun, y *Phlebodium areolatum* (Humb. et Bonpl. Ex Willd) J. Sm.

Además hubo especies que tienen más de un punto de colecta, sin embargo se encuentran fuera de área de estudio, por lo que no fueron tomadas

en cuenta para el análisis; éstas son: *Cheilanthes marsupianthes* (Fée) T. Reeves ex Mickel et A.R. Smith y *Elaphoglossum viride* (E. Fourn.) C. Chr.

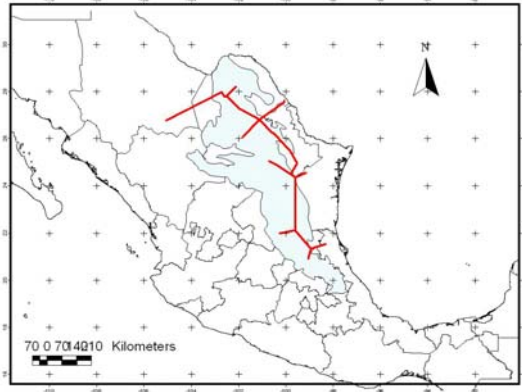


Figura 5. Trazo individual de *Anemia mexicana* Klotzsch s.l.

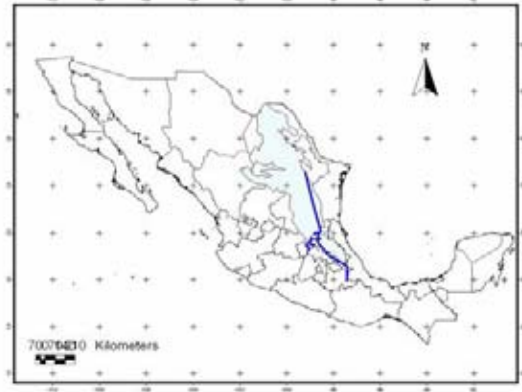


Figura 6. Trazo individual de *Argyrochosma formosa* (Liebm.) Windham

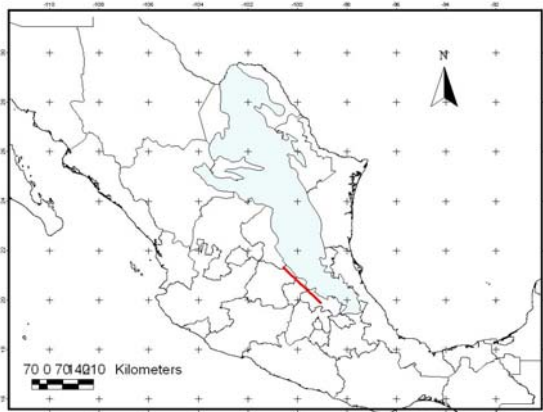


Figura 7. Trazo individual de *Argyrochosma pallens* (Weath. ex R. M. Tryon) Windham.

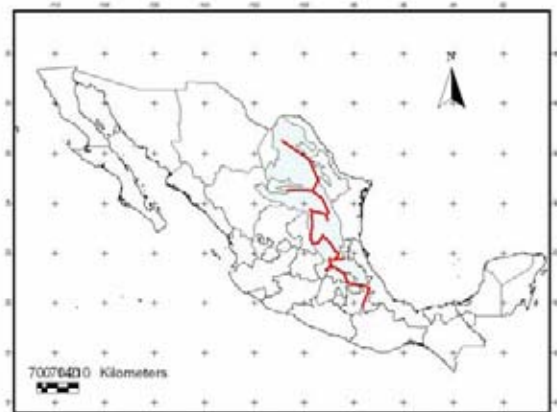


Figura 8. Trazo individual de *Astrolepis crassifolia* (Houlstont et Moore) Benham y Windham.



Figura 9. Trazo individual de *Bommeria ehrenbergiana* (Klotzsch) Underw.

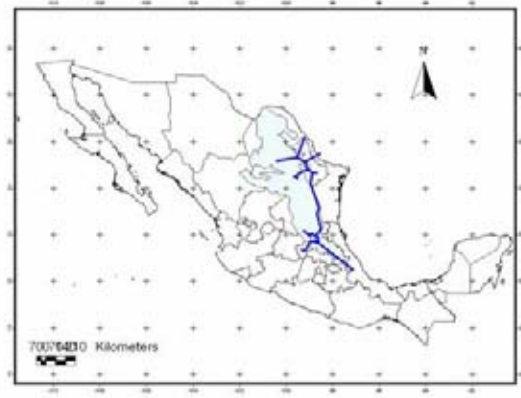


Figura 10. Trazo individual de *Cheilanthes aemula* Maxon

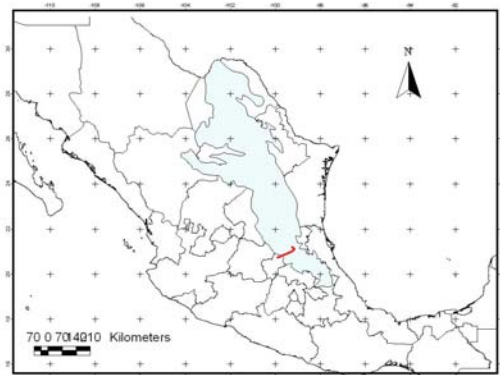


Figura 11. Trazo individual de *Cheilanthes purpusii* T. Reeves

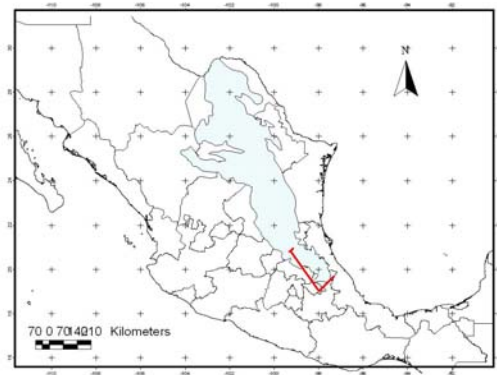


Figura 12. Trazo individual de *Ctenitis mexicana* A. R. Smith

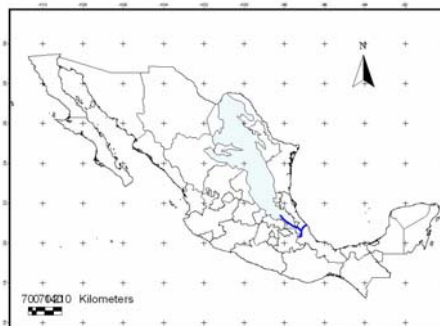


Figura 13. Trazo individual de *Elaphoglossum obscurum* (E. Fourn.) C. Chr.

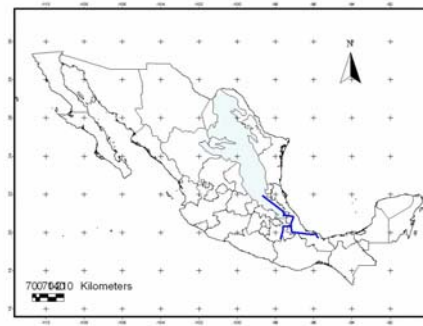


Figura 14. Trazo individual de *Elaphoglossum vestitum* (Schltdl. et Cham.) Schott ex T. Moore

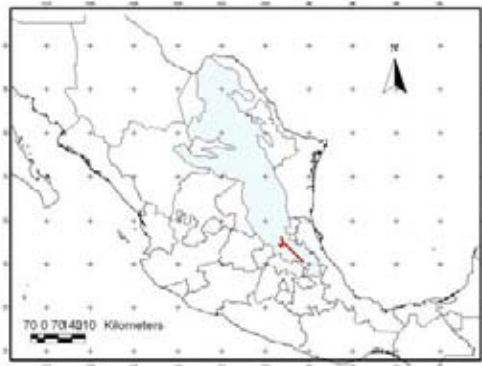


Figura 15. Trazo individual de *Holodictyum ghiesbreghtii* (E. Four) Maxon

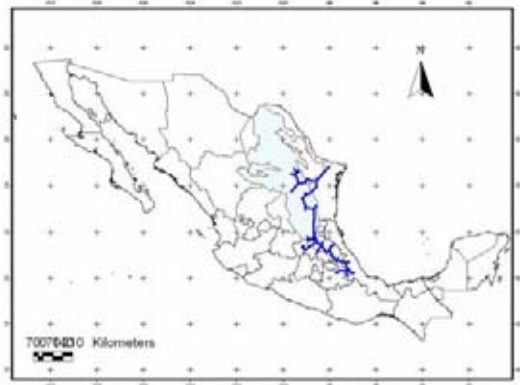


Figura 16. Trazo individual de *Llavea cordifolia* Lag.

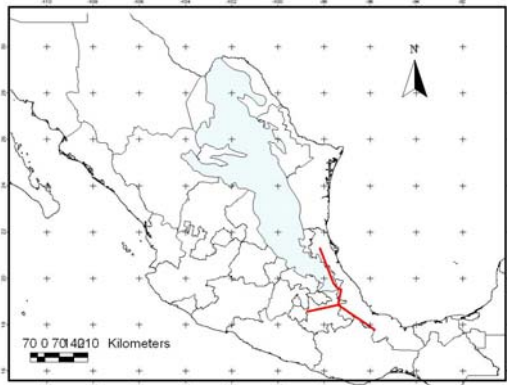


Figura 17. Trazo individual de *Melpomene leptostoma* (Fée)
A. R. Sm. et R. C. Moran



Figura 18. Trazo individual de *Mildella fallax* (M. Martens et Galeotti) Nesom

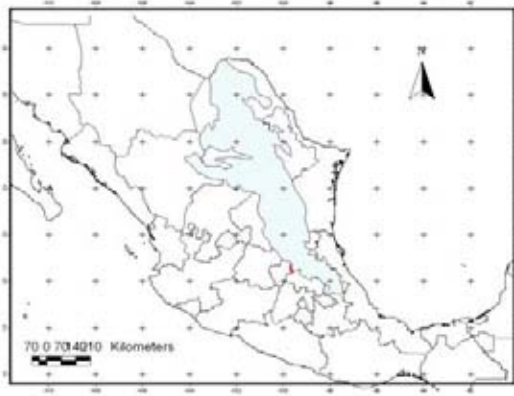


Figura 19. Trazo individual de
Notholaena affinis (Mett.)
Hook. ex T. Moore

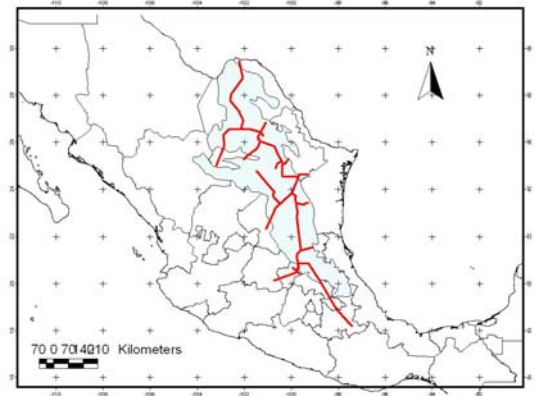


Figura 20. Trazo individual de
Notholaena aschenborniana
Klotszch

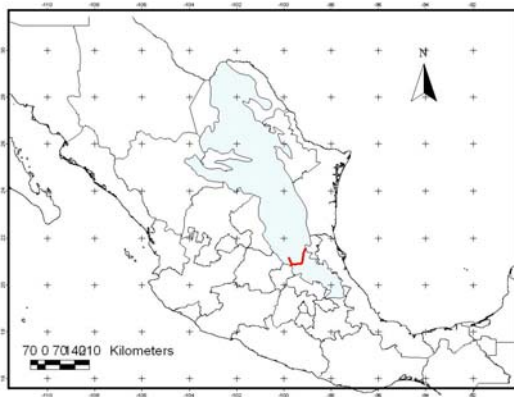


Figura 21. Trazo individual de
Notholaena galeottii Fée

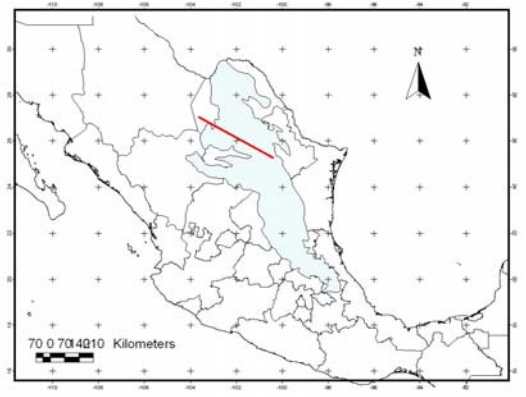


Figura 22. Trazo individual de
Notholaena grayi Davenp.

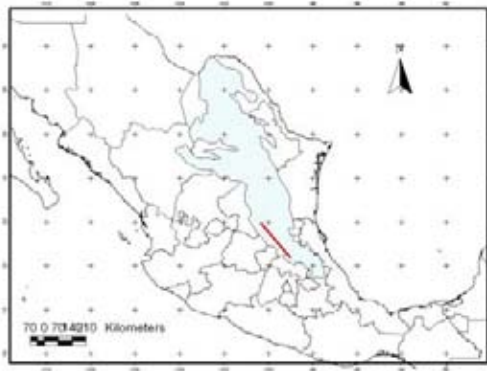


Figura 23. Trazo individual de *Notholaena jacalensis* Pray

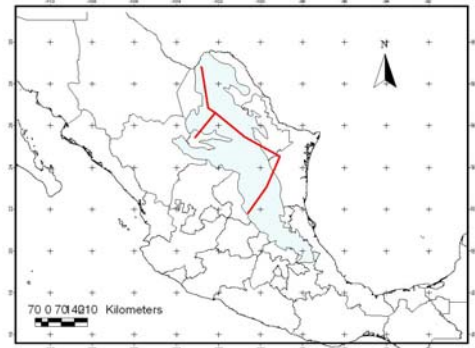


Figura 24. Trazo individual de *Notholaena standleyi* Maxon



Figura 25. Trazo individual de *Pellea cordifolia* (Sessé. et Moç.) A.R. Sm.

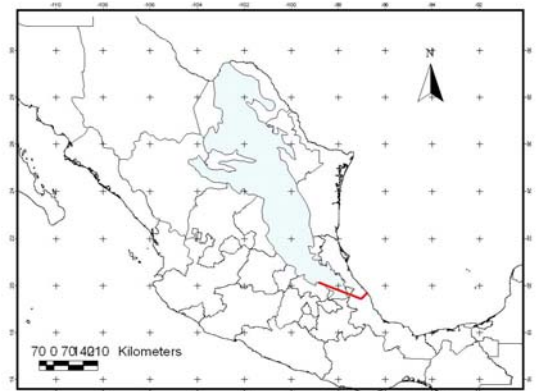


Figura 26. Trazo individual de *Phanerophlebia gastonyi* Yatsk.

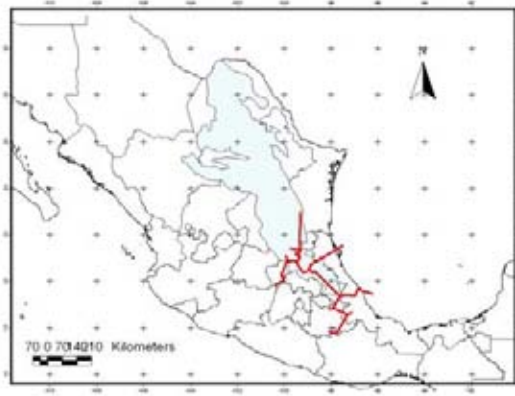


Figura 27. Trazo individual de *Phanerophlebia nobilis* (Schltld. et Cham.) C. Presl.

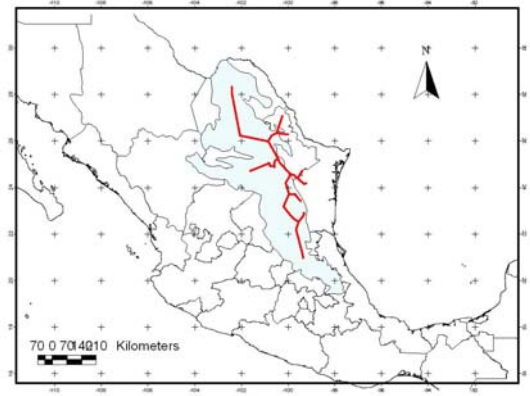


Figura 28. Trazo individual de *Phanerophlebia remostipora* E. Fourn.

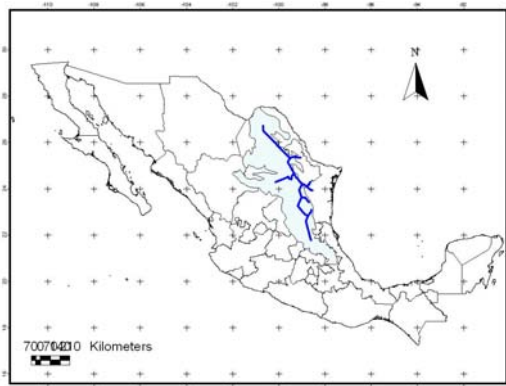


Figura 29. Trazo individual de *Phanerophlebia umbonata* Underw.

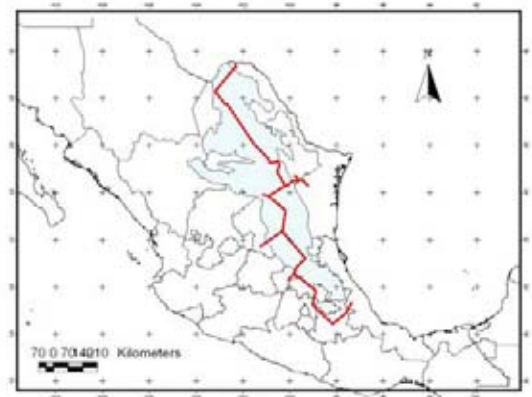


Figura 30. Trazo individual de *Pleopeltis polylepis* (Roemer ex Kunze) T. Moore var. *polylepis*

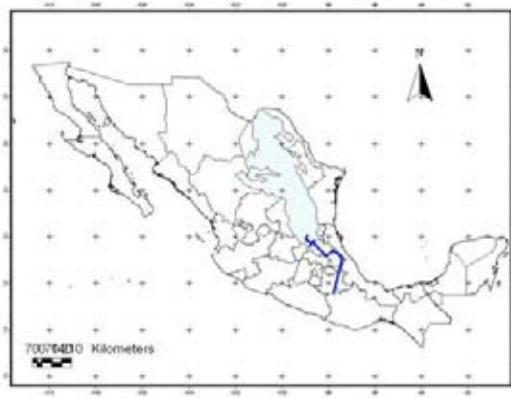


Figura 31. Trazo individual de *Polypodium arcanum* Maxon s.l.

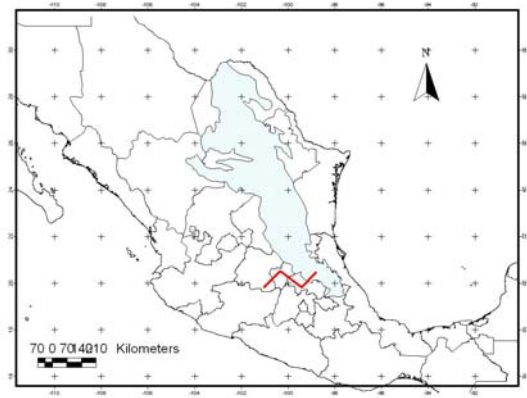


Figura 32. Trazo individual de *Polypodium californicum* Kaulf.

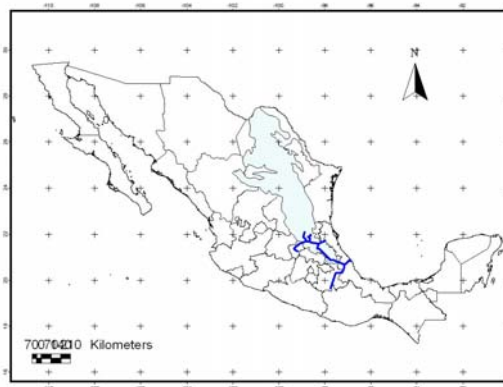


Figura 33. Trazo individual de *Polypodium fraternum* Schtdl. et Cham.

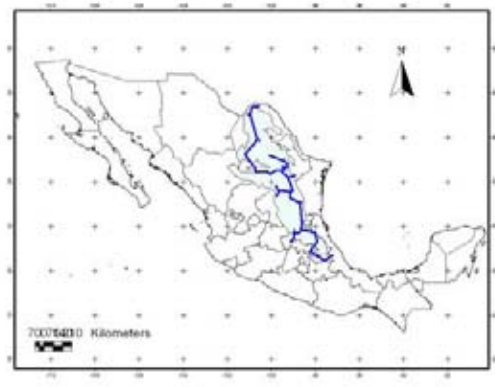


Figura 34. Trazo individual de *Polypodium guttatum* Maxon



Figura 35. Trazo individual de *Polypodium liebmannii* C. Chr.



Figura 36. Trazo individual de *Polypodium madreense* J. Sm.

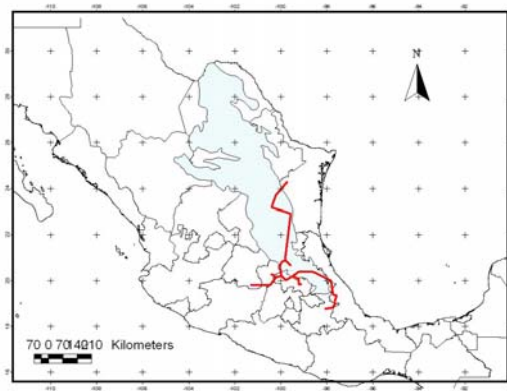


Figura 37. Trazo individual de *Polypodium martensii* Mett.



Figura 38. Trazo individual de *Polypodium villagranii* Copel.



Figura 39. Trazo individual de *Polystichum ordinatum* (Kunze) Liebm.

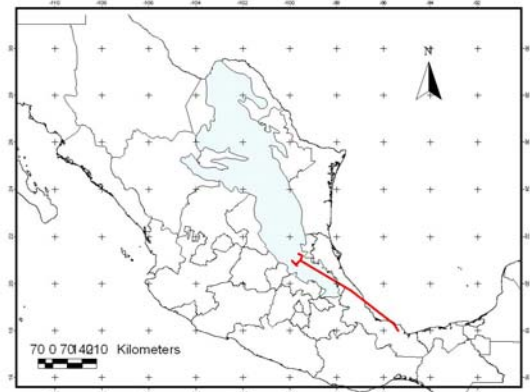


Figura 40. Trazo individual de *Thelypteris cheilanthoides* (Kunze) Proctor

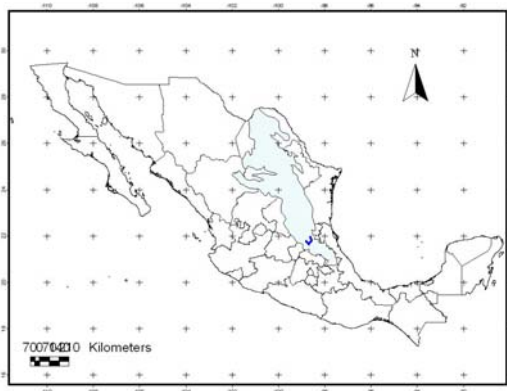


Figura 41. Trazo individual de *Thelypteris schafnerii* (Fée) C. F. Reed.

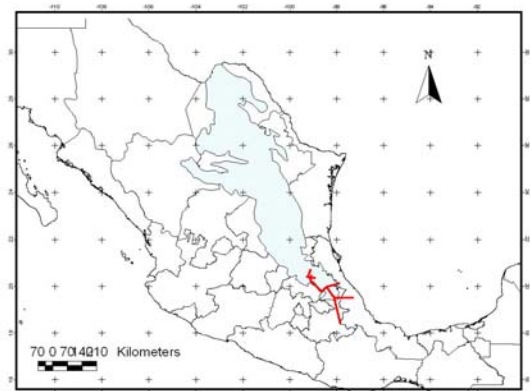


Figura 42. Trazo individual de *Woodwardia martinezii* Maxon ex Weath.

Se obtuvieron cinco trazos generalizados en la SMO (Figuras 43-47), que son: el trazo generalizado uno: sureste; el trazo generalizado dos: noreste; el trazo generalizado tres: sur; el trazo generalizado cuatro: Sierra Gorda de Querétaro- sur; y el trazo generalizado cinco: norte. Además se obtuvieron cinco nodos, los cuales se dibujaron en los puntos donde convergieron los trazos generalizados, éstos se encontraron en cinco zonas: uno en Nuevo León, otro en Tamaulipas, otro en Landa de Matamoros, otro en la Sierra Gorda de Querétaro y uno más al sur cerca de Orizaba, este último colindando con la Faja Volcánica Transmexicana (Figura 48).

- El trazo generalizado 1 está formado por 16 especies que son: *Holodictyum ghiesbreghtii*, *Melpomene leptostoma*, *Mildella fallax*, *Phanerophlebia gastonyi*, *Polypodium martensil*, *Polypodium villagranii*, *Woodwardia martinezil*, *Thelypteris schaffneri*, *Polypodium fraternum*, *Elaphoglossum vestitum*, *Llavea cordifolia*, *Polypodium arcanum*, *Elaphoglossum obscurum*, *Argyrochosma formosa*, *Cheilanthes aemula* y *Thelypteris cheilanthoides*.
- El trazo generalizado 2 está formado por seis taxones que son: *Anemia mexicana s.l.*, *Bommeria ehrenbergiana*, *Phanerophlebia remotispora*, *Phanerophlebia umbonata*, *Polypodium guttatum*, *Pleopeltis polylepis* var. *polylepis*,
- El trazo generalizado 3 está formado por siete especies que son: *Argyrochosma pallens*, *Notholaena affinis*, *Pellaea cordifolia*, *Polypodium liebmannii*, *Polypodium madreense*, *Cheilanthes purpusi* y *Astrolepis crassifolia*.
- El trazo generalizado 4 está formado por seis especies que son: *Ctenitis mexicana*, *Notholaena aschenborniana*, *Notholaena galeottii*, *Notholaena jacalensis*, *Phanerophlebia nobilis* y *Polypodium californicum*.
- El trazo generalizado 5 está formado por dos especies que son: *Notholaena grayi* y *Notholaena standleyi*.

De los 38 trazos individuales, sólo el de *Polystichum ordinatum* no formó parte de ninguno de los cinco trazos generalizados debido a que su distribución no concuerda con ninguna otra.

De los cinco trazos generalizados se puede decir:

- El 1 recorre la Gran Sierra Plegada y el Carso Huasteco sobre su fachada más húmeda, va por el este; sin embargo, va del centro al sur, incluso llega a cruzar al oeste por la Sierra Gorda para volver a bajar al sur por el centro de la SMO hasta la FVT.

- El 2 va del Pánuco hacia el norte, abarcando la Gran Sierra Plegada y se extiende hacia la porción norte de la SMO, a las Serranías y Llanuras Coahuilenses. Corre del norte al centro pero por el este de la SMO y termina recorriendo parte de la Sierra Gorda.
- El 3 recorre las fachadas secas del sur de la SMO, los límites entre la Gran Sierra Plegada y las Serranías y Llanuras occidentales de la SMO, así como la Sierra Gorda (SW del Carso Huasteco hasta la Faja Volcánica Transmexicana). Va del centro por el oeste de la SMO hasta la FVT.
- El 4 recorre exclusivamente la fachada seca del Carso Huasteco. Cruza la SMO también de oeste a este pero a la altura de la Sierra Gorda.
- El 5 recorre las Sierras de la Paila y el Burro y Serranías y Llanuras Coahuilenses. A pesar de sólo estar conformado por dos especies, se considera importante debido a que son las únicas especies que cruzan la SMO de oeste a este por la Gran Sierra Plegada.

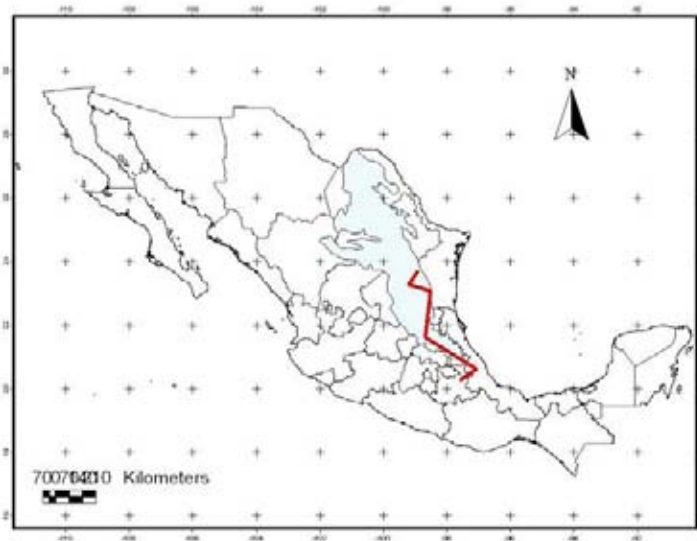


Figura 43. Trazo generalizado 1. Sureste.

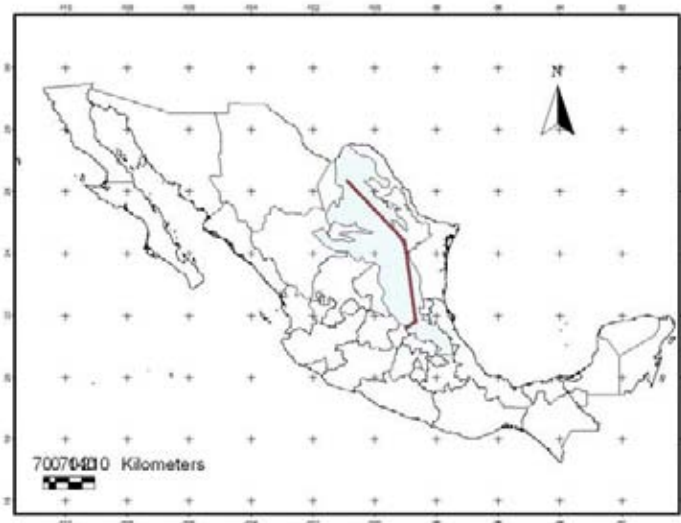


Figura 44. Trazo generalizado 2. Noreste.

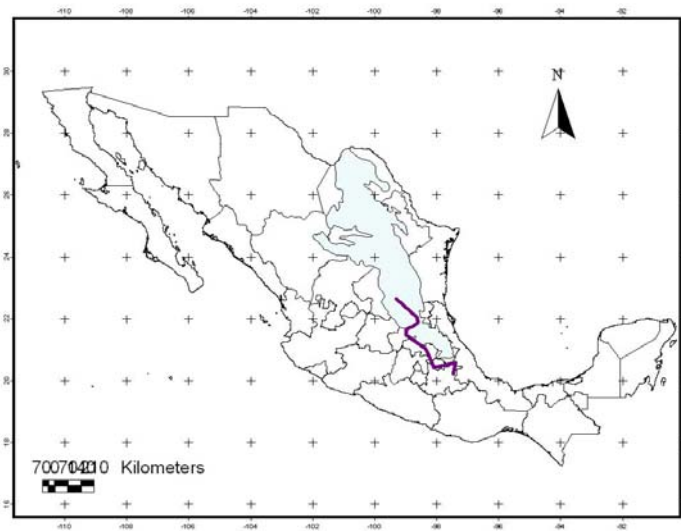


Figura 45. Trazo generalizado 3. Del sur.

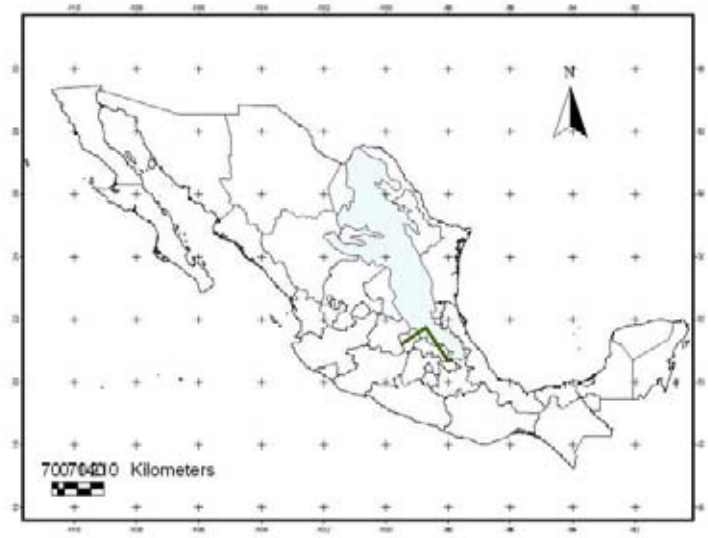


Figura 46. Trazo generalizado 4. Sierra Gorda de Querétaro-Sur.

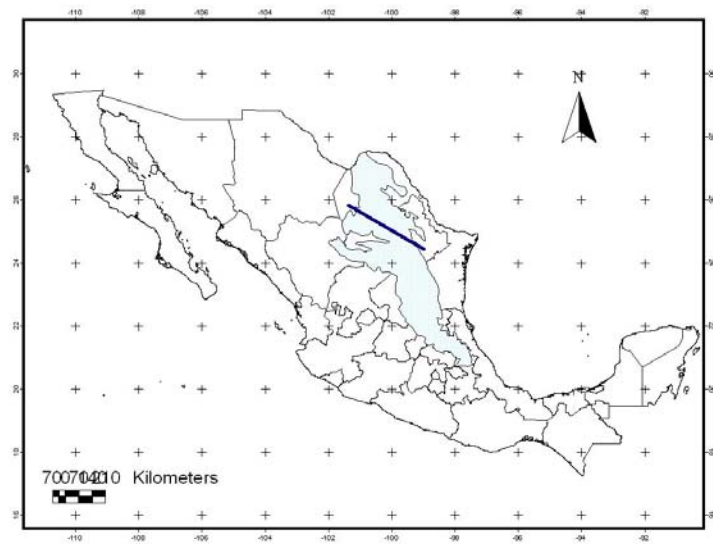


Figura 47. Trazo generalizado 5. Norte.

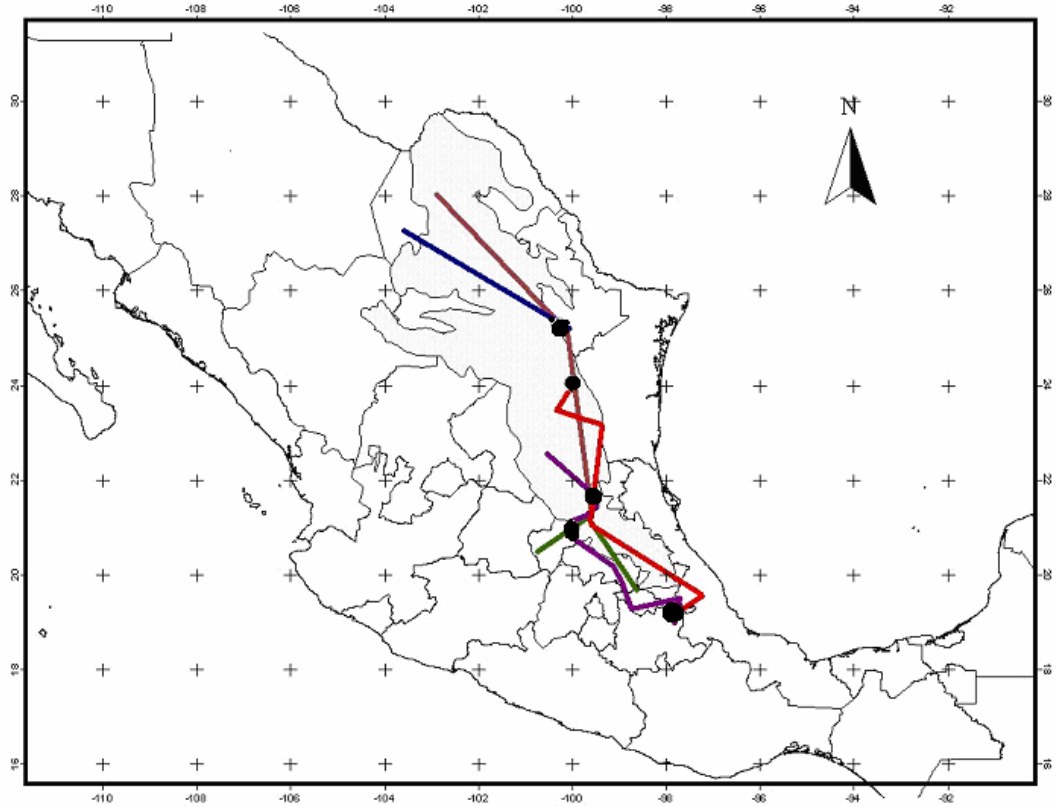


Figura 48. Trazos generalizados y nodos.

En la SMO se reconoce la existencia de diversos eventos geológicos y climáticos que sirven para ubicar las líneas de base (González-Zamora, 2003) (Figura 49). En la zona norte de la sierra hay una historia geológica muy complicada que ocasionó el pliegue y fallamientos de los componentes de esta zona lo cual representa una primera línea de base; estos eventos han sido puestos en evidencia por Fischer y Jackson (1999). Una segunda línea de base en el norte es la zona desértica del centro de Coahuila. La tercera línea está en la parte sur, y se sugiere que fue producida por los cambios climáticos que se llevaron a cabo en el cuaternario y que han afectado principalmente la distribución de las comunidades vegetales; estos eventos han sido corroborados por análisis palinológicos y paleoambientales (Conserva y Byrne, 2002), que demuestran la existencia de periodos de clima tropical alternados con climas templados. Estas áreas posiblemente actuaron como refugios para la vegetación como lo ha sugerido Toledo (1982) para otras partes del país. Una cuarta línea de base es la del río Pánuco que se localiza en el centro por lo que se considera que divide a la SMO en una zona norte y una zona sur (Smith, 1941; Luna *et al.*, 1999).

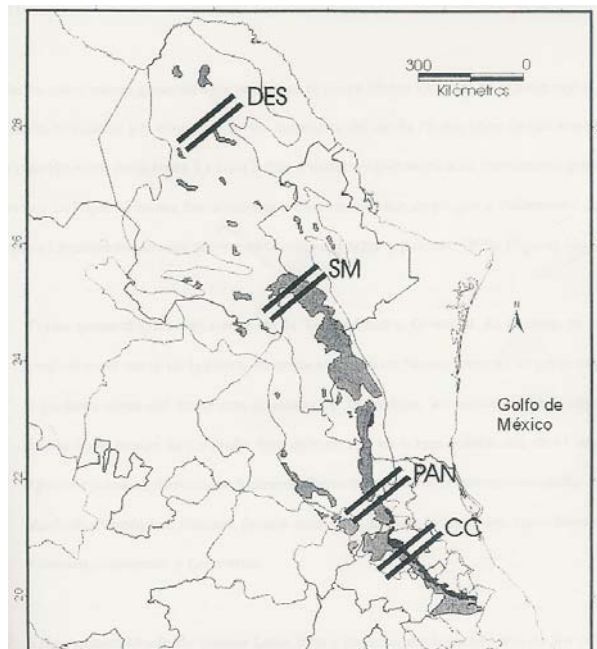


Figura 49. Líneas de base. DES. Zona desértica de Coahuila; SM. Fallas y deformaciones de Saltillo-Monterrey; PAN. Cuenca del Río Pánuco; CC. Cambios climáticos del cuaternario en el sur de la SMO.

Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE)

Se llevó a cabo el análisis de la matriz de datos que incluye 38 especies y 41 áreas (Cuadro 4) utilizando el programa NONA[®] versión 2.0 (Goloboff, 1999) a través de Winclada[®] (Nixon 1999); se obtuvieron 8448 cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud $L = 137$, índice de consistencia de $Ci = 30$ y un índice de retención $Ri = 59$. De estos árboles se obtuvo el árbol consenso estricto con $L = 177$, $Ci = 23$ y $Ri = 42$ (Figura 50).

El análisis del consenso arroja una sola área importante que es la AF, ya que es la única que tiene una especie endémica de helechos; sin embargo, se muestra como autopomorfía porque no está en ninguna otra área.

Utilizando una gradilla de medio grado el cladograma no se resuelve, aunque la resolución es más fina en el caso de la distribución de las especies, pero el grado de error aumenta especialmente en el caso de celdas vacías, por lo tanto, se decidió utilizar una gradilla de 1° que presenta mucho más resolución, ya que del tamaño de las celdas depende la información.

Aunque gran parte del cladograma está formado por una politomía, tenemos cuatro grupos no sustentados por sinapomorfías. Existe un área importante en el norte, que es el grupo formado por los cuadros AD, Z, T, N y R, el cual llega hasta el centro; sin embargo, en la zona de San Luis Potosí pierde

su continuidad y aparece otra vez en la zona norte de Querétaro, al igual que se muestra en los resultados de González-Zamora *et al.* (2007). Otra área importante es la que incluye una única área de endemismo (Figura 2 cuadro AF) en el sur de la SMO, que colindan con la FVT. A pesar de tener otros grupos como son el F-W, éstos no generan mucha información debido a que geográficamente están muy separados (F al norte de Nuevo León colindando con Coahuila y W en la parte de San Luis Potosí colindando con Tamaulipas). Otro grupo que tiene una gran separación geográfica es el constituido por los cuadros Q, AE, AH, AI y AM; sin embargo, sólo Q se encuentra en el norte (al sur de Nuevo León) y todas las demás áreas están muy cercanas al sur de la SMO colindando con la FVT, por lo que tendríamos que analizar si el área Q es realmente hermana de las demás.

Lo anterior muestra que hay especies que cruzan toda la sierra o que presentan una distribución disyunta, de estas últimas no se puede decir con certeza que son áreas hermanas, ya que pueden contener especies que crecen en hábitats similares, por lo tanto, tienen preferencia por las mismas condiciones abióticas y climáticas en general. Por otro lado, al parecer algunas especies están mal colectadas, por lo que la falta de información hace que ciertas celdas no se agrupen.

Cuadro 4. Matriz de datos conteniendo 41 áreas y 38 especies para el análisis de simplicidad de endemismos (nombres de las especies en el Apéndice 1).

	1	5	10	15
Raíz	0	0	0	0
A	0	0	0	1
B	0	0	0	0
C	1	0	0	0
D	0	0	0	0
E	1	0	0	0
F	1	0	0	1
G	0	0	0	0
H	1	0	0	0
I	1	0	0	0
J	0	0	0	1
K	0	0	0	0
L	0	0	0	0
M	0	0	0	0
N	1	1	0	1
O	1	0	0	0
P	0	0	0	0
Q	0	0	0	1
R	1	0	0	1
S	0	0	0	0
T	0	1	0	1
U	0	0	0	0
V	1	1	0	0
W	1	0	0	0
X	0	0	0	0
Y	0	0	0	0
Z	1	1	0	1
AA	1	0	0	0
AB	0	0	0	0
AC	0	0	0	0
AD	0	1	1	1
AE	0	1	0	1
AF	0	0	0	0
AG	0	0	0	0
AH	0	0	0	0
AI	0	1	0	1
AJ	0	0	0	1
AK	0	0	0	0
AL	0	0	0	0
AM	0	1	0	0
AN	0	0	0	0

	20	25	30	35
Raiz	0	0	0	0
A	0	0	0	0
B	0	0	0	0
C	0	0	0	0
D	0	0	0	0
E	0	0	0	0
F	0	0	0	0
G	0	0	0	0
H	0	0	0	0
I	0	0	0	0
J	0	0	0	0
K	0	0	0	0
L	0	0	0	0
M	0	0	0	0
N	1	1	0	0
O	0	0	0	0
P	0	0	0	0
Q	1	1	0	0
R	0	0	0	0
S	0	0	0	0
T	0	0	0	0
U	1	0	0	0
V	0	0	0	0
W	0	0	0	0
X	0	0	0	0
Y	0	0	0	0
Z	0	0	0	0
AA	0	0	0	0
AB	0	0	0	0
AC	0	1	0	0
AD	0	1	0	0
AE	0	1	1	1
AF	0	0	0	0
AG	0	0	0	0
AH	0	1	0	0
AI	0	1	0	0
AJ	0	0	1	1
AK	0	0	0	0
AL	0	0	0	0
AM	0	1	0	0
AN	0	0	0	0

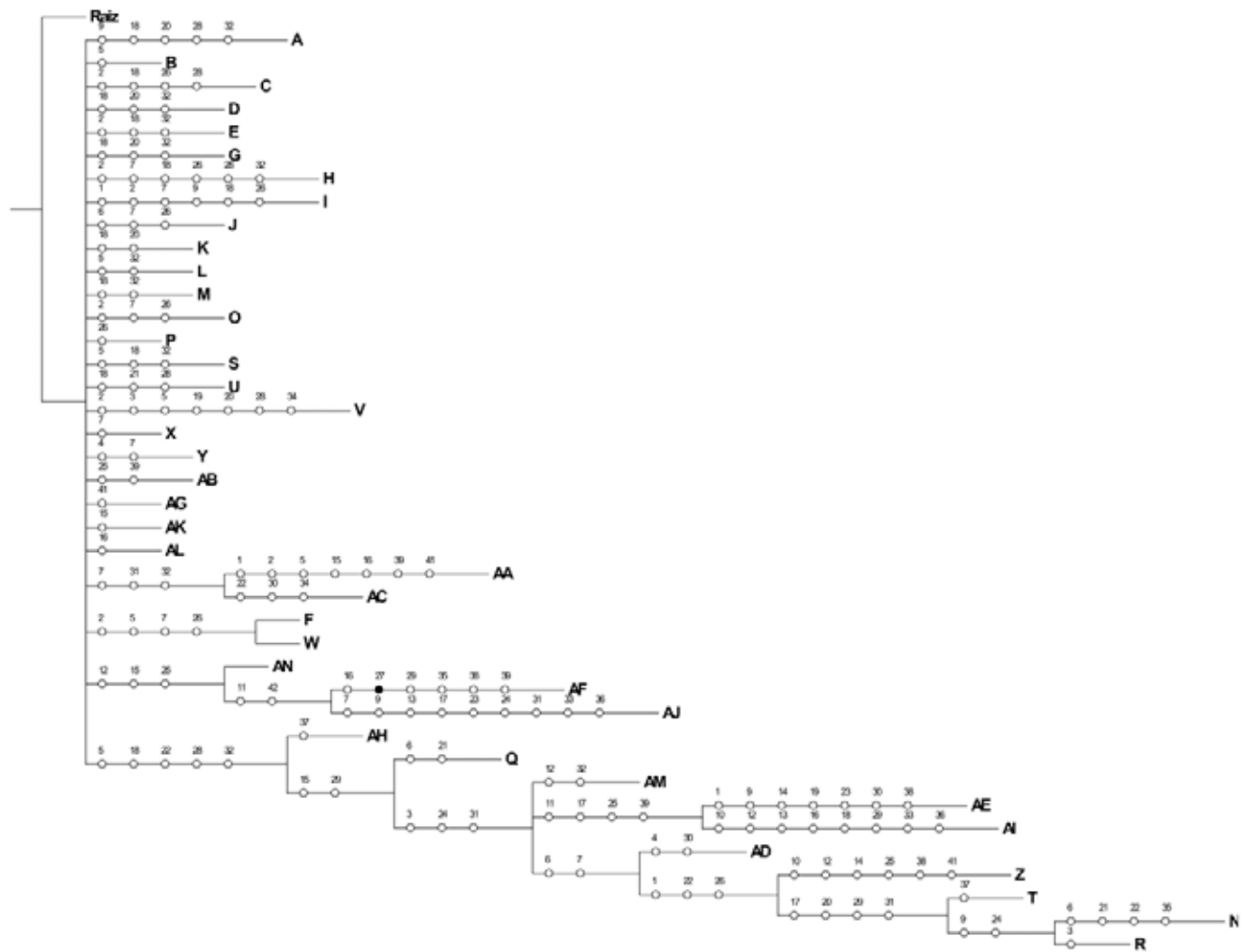


Figura 50. Árbol consenso estricto. $L = 177$, $Ci = 23$ y $Ri = 42$.

REGIONES TERRESTRES PRIORITARIAS

Las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) son áreas con alta biodiversidad y tienen como objetivo general la determinación de unidades estables desde el punto de vista ambiental en la parte continental del territorio nacional, que destaquen la presencia de una riqueza ecosistémica y específica comparativamente mayor que en el resto del país, así como una integridad ecológica funcional significativa y donde, además, se tenga una oportunidad real de conservación. Dichas áreas están sugeridas en el mapa de Arriaga *et al.* (2000) publicado por la CONABIO.

Se realizó un recorte de las RTPs correspondientes a la SMO para hacer un comparativo con los nodos obtenidos en el análisis biogeográfico (Figura 51). El área que coincide por completo es la RTP Sierra Gorda-Río Moctezuma (RTP 101), ubicada en la parte norte del estado de Querétaro, con el nodo 3 Landa de Matamoros; otras como la del Cañon de Itubirde (82), ubicada entre Nuevo León y Coahuila, coincide parcialmente con el nodo 1 Nuevo León; el nodo 2 Tamaulipas coincide en la parte norte de la RTP Valle de Jaumave (89). Todos los trazos generalizados cruzan o pasan por alguna de las RTPs, aunque sólo parcialmente.

Conclusiones

Una de las zonas más importantes para los helechos desde el punto de vista biogeográfico es la parte norte de la Sierra Gorda, ya que posee una de las áreas con mayor riqueza, pero además se considera un nodo panbiogeográfico el cual está en contacto entre ambientes extremadamente secos o húmedos y es la zona que el PAE nos indica con el único endemismo, por lo que es una de las áreas más importantes y si verificamos el mapa de las regiones terrestres prioritarias (RTP) (Figura 51), propuestas por CONABIO, coincide con la región de la RTP Sierra Gorda- Río Moctezuma (101).

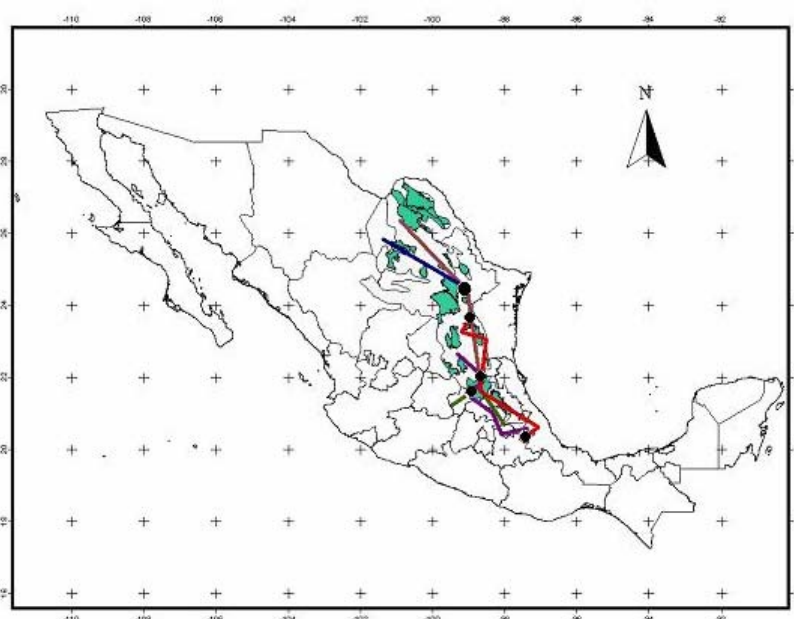


Figura 51. Trazos generalizados y nodos comparados con las RTPs (las zonas verdes corresponden con las RTP para la SMO).

Los cinco nodos coinciden con zonas importantes generadas con el análisis corológico: el nodo de Orizaba coincide con la zona que nos muestra que sólo está la especie *Cheilanthes marsupianthes*, además de coincidir con zonas de mayor riqueza; el nodo de Nuevo León coincide donde sólo está *Notholaena grayi*; el de la Sierra Gorda de Querétaro donde sólo está *Notholaena affinis*; otro nodo de Tamaulipas coincide con áreas de mayor riqueza.

La regionalización de la SMO que fue utilizada para este trabajo no fue la más adecuada, ya que en su parte norte SMO es muy ancha y conforme se va haciendo hacia el sur va disminuyendo su grosor, y es precisamente en el sur donde se localiza la mayor cantidad de especies de helechos, ya que coincide con las zonas más húmedas de la SMO como son la Sierra Gorda de

Querétaro y la zona norte de Hidalgo. No obstante, nuestros resultados coinciden con otros resultados publicados, como los de González-Zamora (2003), entre otros.

Los tres análisis biogeográficos empleados en este trabajo ofrecen resultados similares, ya que las zonas de riqueza coinciden con los nodos y con la zona AF, la cual es la única que se marca como zona de endemismo en el PAE; también coinciden con las RTP, por lo que este trabajo demuestra la importancia de dichas áreas para ser conservadas. Por lo anterior se propone el manejo sustentable de dichas áreas que debe llevarse a cabo conjuntamente con las autoridades competentes y las comunidades que habitan estas zonas.

LITERATURA CITADA

- ARRIAGA, L., JM. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ Y E. Loa** (coords). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala 1:1 000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. D.F.
- ARRIAGA, L., JM. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ Y E. Loa** (coords). 2000. Provincias biogeográficas. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- CASAS-ANDREU G. Y T. REYNA TRUJILLO.** 1990. Provincias herpetofaunísticas. En Herpetofauna (anfibios y reptiles). IV.8.6. Atlas Nacional de México. Escala 1:8 000 000. Instituto de Geografía, UNAM. México. Vol. II.
- CERVANTES-ZAMORA, Y., S. L. CORNEJO-OLGUÍN, R. LUCERO-MÁRQUEZ, J. M. ESPINOZA-RODRÍGUEZ, E. MIRANDA-VÁZQUEZ, A. PINEDA-VELÁSQUEZ.** 1990. Clasificación de regiones naturales de México II, IV.10.2. Atlas Nacional de México. vol. 2, Escala 1: 4 000000. Instituto de Geografía, UNAM. Mexico
- CONTRERAS-MEDINA, R.** 2004. Gimnospermas. En Luna I, Morrone J. J. y Espinosa D. Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, CONABIO- UNAM- Las prensas de ciencias. Pp. 137-159.
- CONTRERAS-MEDINA, R., I. LUNA AND J. J. MORRONE. 2007.** Application of parsimony analysis of endemism (PAE) to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographic provinces and track analysis. *Biol. J. Linnean Soc.* 92: 405-417.
- CONSERVA, M. E. Y R. BYRNE.** 2002. Late Holocene vegetation change in the Sierra Madre Oriental of Central Mexico. *Quaternary Research* 58: 122-129.
- CRAW, R. C., J. GREHAN Y M.J. HEADS.** 1999. *Panbiogeography. Tracking the history of life.* Oxford University Press. New York. Pp. 229.
- CROIZAT, L.** 1958. *Panbiogeography.* Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- DE CSERNA, Z.** 1989. An outline of the geology of Mexico. En: Bally A. y A.R. Palmer (eds.). *The geology of North America: An overview.* Geological Society of America Boulder, Colorado.
- EGUILUZ, S., M. ARANDA Y R. MARRETT.** 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Bol. Soc. Geol. Mex.* 53: 1-26.
- ESPINOSA, D. Y J. LLORENTE.** 1993. Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 133 pp.
- ESRI.** 1999. Arc View GIS Version 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc. Redlans, USA.

- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I.** 1990. Provincias biogeográficas con base en criterios morfotectónicos. Escala 1: 4 000 000. Mapa IV.8.10. Atlas Nacional de México. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- FISCHER, M. P. Y P. B. JACKSON.** 1999. Stratigraphic controls on deformation patterns in fault-related folds: A detachment fold example from the Sierra Madre Oriental, northeast Mexico. *J. Struct. Geol.* 21: 613-633.
- GOLOBOFF, P.** 1999. Nona, versión 2.0 (para Windows). San Miguel de Tucumán, Publicado por el autor.
- GONZÁLEZ-ZAMORA A.** 2003. Biogeografía de las especies de la familia Asteraceae endémicas a los bosques templados de la Sierra Madre Oriental. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 80.
- GONZÁLEZ-ZAMORA A., I. LUNA, J. L. VILLASEÑOR Y C. A. RUIZ-JIMÉNEZ.** 2007. Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae (asters etc.) endemic to eastern Mexico: a panbiogeographical approach. *Syst. Biodiv.* 5: 135-144.
- HERNÁNDEZ- CERDA, M. E. Y G. CARRASCO-ANAYA.** 2004. Climatología. pp. 63-108, en: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, UNAM-CONABIO.-Las Prensas de Ciencias. México, D.F.
- INEGI** (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2002. Localidades de la República Mexicana, 2000. Obtenido de Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000. Editado por Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- LOREA, F. Y R. RIBA.** 1990. Guía para la recolección y preparación de ejemplares para herbario de pteridofitas. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C. México. 12 pp.
- LUNA, I., O. ALCÁNTARA, J. J. MORRONE Y D. ESPINOSA.** 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forest: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26:1299-1305.
- LUNA, I., J. J. MORRONE, Y D. ESPINOSA.** 2004. Introducción pp. 1-2. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, UNAM-CONABIO.-Las Prensas de Ciencias. México.
- MCARTHUR, R.H. Y E. O. WILSON.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- MICKEL, J. T. Y A. R. SMITH.** 2004. The pteridophytes of Mexico. The New York Botanical Garden. Nueva York. 1054 pp.
- MONTEJANO-ZURITA, G., E. A. CANTORAL-URIZA Y J. CARMONA-JIMÉNEZ.** 2004. Algas de ambientes lóticos en la cuenca baja del río Pánuco pp. 111-126. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, UNAM-CONABIO. Las Prensas de Ciencias. México.
- MORRONE, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43 (3): 438-441.

- MORRONE, J. J.** 1997. Biogeografía cladística: Conceptos básicos. *Arbor* 158: 377-392.
- MORRONE, J. J. AND J. V. CRISCI.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- MORRONE, J.J., D. ESPINOSA, J. LLORENTE Y O. FLORES-VILLELA.** 1996. Manual de biogeografía histórica. México, UNAM.- Las Prensas de Ciencias. 133 p.
- NIXON, K.C.** 1999. WinClada versión 1.00.08. Ithaca, New York. Publisher by the author.
- ORTEGA-GUTIÉRREZ, F., R. L. SEDLOCK AND R. C. SPEED.** 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. Pp. 265-306, in Speed, R. C. (ed.). Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transitions. The Geological Society of America, Boulder, Colorado.
- ORTIZ-BERMÚDEZ, E.** 2004. Nomenclátor de localidades. En Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, UNAM.- CONABIO. Las Prensas de Ciencias. Pp. 25-62.
- PALACIOS-RÍOS, M.** 1986. Las pteridofitas: La pteridología en México. *Macpalxochitl, Soc. Bot. Méx.* 116: 7.
- PALACIOS-RÍOS, M.** 1992a. Las pteridofitas del Estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 364 pp.
- PÉREZ-GARCÍA, B., R. RIBA, E I. REYES-JARAMILLO.** 1995. Helechos mexicanos: Formas de crecimiento, hábitat y variantes edáficas. *Temas selectos de botánica. Morfología de gametofitos de helechos.* UAM Contactos 11: 22-27.
- PRYER, K. M., E. SCHUETTPELZ, P.G. WOLF, H. SCHEIDER, A.R. SMITH AND R. CRANFILL.** 2004. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *Amer. J. Bot.* 91: 1582-1598.
- RAMÍREZ-PULIDO, J. Y A. CASTRO-CAMPILLO.** 1990. Regiones y provincias mastogeográficas. En: Regionalización mastofaunística, IV.8.8. Atlas Nacional de México. Vol III. Escala 1: 4 000 000. Instituto de Geografía de la UNAM. México.
- RAVEN, P.** 1991. Biología de las plantas. V. I. Ed. Reverté, Barcelona. 369 p.
- REYES J.I., B. PÉREZ-GARCÍA Y A. MENDOZA.** 1996. Desarrollo del gametofito y del esporofito joven de *Niphidium crassifolium* (Filicales: Polypodiaceae s. str.). *Rev. Biol. Trop.* 44: 485-490.
- RAPOPORT, E. H.** 1975. Areografía estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica. México. 214 p.
- RÍOS, N. E., L. HENRY Y JR. BART.** 2003. GEOLocate Versión 2.03. Editorial Tulane University Museum of Natural History.

- ROJAS, C. A.** 2004. Automatización del método de la panbiogeografía. Identificación de centros de biodiversidad del Parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatepetl y anexas. Tesis de maestría. UNAM. México.
- ROSEN, B. R.** 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. Pp. 437-481, in Myers A.A. and Giller P.S., (eds.). Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman & Hall, London.
- RUIZ-JIMÉNEZ, C., O. ALCÁNTARA E I. LUNA.** 2004. Límites. Pp. 7-24. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, CONABIO-UNAM-Las Prensas de Ciencias. México.
- RZEDOWSKI, J.** 1978. La vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- SANTA ANNA DEL CONDE JUÁREZ, H. O.** 2007. Análisis biogeográfico de cactáceas de la Sierra Madre Oriental y su representatividad en áreas de conservación. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 124.
- SMITH, H. M.** 1941. Las provincias bióticas de México según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. Anales Esc. Nal. Cien. Biol. 2: 103-110.
- TOLEDO, V. M.** 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. En: Prance, G.T. (ed.). Biological diversification in the Neotropics. Columbia University Press. Nueva York. Pp. 93-111.
- WILSON, C.L., W.E. LOOMIS & T.A. STEEVES.** 1971. Botany. Fifth Edition. U.S.A. pp. 614-624.
- ZUNINO, M. Y A. ZULLINI.** 2003. Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. México. 359 p.

<http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html>.

APÉNDICES

APÉNDICE 1. Taxones de helechos incluidos en la matriz del PAE

- 1 *Anemia mexicana* Klotzsch
- 2 *Argyroschisma formosa* (Liebm.) Windham
- 3 *Argyroschisma pallens* (Weath. ex R. M. Tryon) Win
- 4 *Astrolepis crassifolia* (T. Moore & Houlston) D.
- 5 *Bommeria ehrenbergiana* (Klotzsch) Underw
- 6 *Cheilanthes aemula* Maxon
- 7 *Cheilanthes purpusii* T. Reeves
- 8 *Cheilanthes tomentosa* Link
- 9 *Ctenitis mexicana* A. R. Smith
- 10 *Elaphoglossum obscurum* (E. Fourn.) C. Chr.
- 11 *Elaphoglossum vestitum* (Schltdl. & Cham.) Schott
- 12 *Elaphoglossum viride* (E. Fourn.) C. Chr.
- 13 *Holodictium ghienbreghtii* (E. Fourn.) Maxon
- 14 *Llavea cordifolia* Lag.
- 15 *Melpomene leptostoma* (Fée) A. R. Sm. & R. C. Mor
- 16 *Mildella fallax* (M. Martens & Galeotti) Nesom
- 17 *Notholaena aschenberniana* Klotzsch
- 18 *Notholaena jacalensis* Pray
- 19 *Notholaena standleyi* Maxon
- 20 *Ophioglossum polyphyllum* A. Braun
- 21 *Pellaea cordifolia* (Sessé. & Moç.) A. R. Sm.
- 22 *Phanerophlebia gastonyi* Yatsk.
- 23 *Phanerophlebia nobilis* (Schltdl. & Cham.) C. Pre
- 24 *Phanerophlebia remotispora* E. Fourn.
- 25 *Phanerophlebia umbonata* Underw.
- 26 *Pleopeltis polylepis* (Roemer ex Kunze) T. Moore var.
polylepis
- 27 *Polypodium arcanum* Maxon
- 28 *Polypodium californicum* Kaulf.
- 29 *Polypodium fraternum* Schltdl. & Cham.
- 30 *Polypodium guttatum* Maxon
- 31 *Polypodium liebmannii* C. Chr.
- 32 *Polypodium madreense* J. Sm.
- 33 *Polypodium martensii* Mett.
- 34 *Polypodium villagranii* Copel.
- 35 *Polystichum ordinatum* (Kunze) Liebm.
- 36 *Thelypteris cheilanthoides* (Kunze) Proctor
- 37 *Thelypteris schaffneri* (Fée) C. F. Reed
- 38 *Woodwardia martinezii* Maxon ex Weath.

APÉNDICE 2. Imágenes de las especies utilizadas en los diferentes análisis.



Anemia mexicana Klotzsch s.l.



Argyrochosma formosa (Liebm.) Windham



Argyrochosma pallens (Weath. ex R. M. Tryon)
Windham



Astrolepis crassifolia (Houlston & Moore) Benham &
Windham



Cheilanthes purpusii T. Reeves



Cheilanthes tomentosa Link.



Ctenitis mexicana A. R. Smith



Elaphoglossum obscurum (E. Fourn.) C. Chr.



Elaphoglossum vestitum (Schtdl. et Cham.) Schott ex T. Moore



Elaphoglossum viride (E. Fourn.) C. Chr.



Holodictyum ghienbreghtii (E. Fourn) Maxon



Llavea cordifolia Lag.



Melpomene leptostoma (Fée) A. R. Sm. et R. C.

Moran



Mildella fallax (M. Martens et Galeotti) Nesom



Notholaena affinis (Mett.) Hook. ex T. Moore



Notholaena aschenborniana Klotsch



Notholaena galeottii Fée



Notholaena jacalensis Pray



Notholaena standleyi Maxon



Ophioglossum polyphyllum A. Braun



Pellaea cordifolia (Sessé. et Moc.) A. R. Sm



Phanerophlebia nobilis (Schltdl. et Cham.) C.
Presl.



Phanerophlebia remotispora E. Fourn.



Phanerophlebia umbonata Underw.



Phlebodium areolatum (Humb. et Bonpl. Ex Willd) J.



Pleopeltis polylepis (Roemer ex Kunze) T.

Moore



Polypodium arcanum Maxon s.l.



Polypodium californicum Kaulf.



Polypodium fraternum Schtdl. et Cham.



Polypodium guttatum Maxon



Polypodium liebmannii C. Chr.



Polypodium madrense J. Sm.



Polypodium martensii Mett.



Polypodium villagranii Copel.



Polystichum ordinatum (Kunze) Liebm.



Thelypteris cheilanthoides (Kunze) Proctor



Thelypteris schaffneri (Fée) C. F. Reed



Woodwardia martinezii Maxon ex Weath.