



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

"ZARAGOZA"

**Patrones biogeográficos de algunos Taxa de
relación Neotropical en México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

CINDEL AYADETH VELÁZQUEZ RENTERÍA

DIRECTOR: M. en C. David N. Espinosa Organista

Adscripción: Carrera de Biología, FES Zaragoza, UNAM.



MÉXICO, D.F.

Marzo del 2009



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.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres **José A.** y **Martha**: Quisiera decirles tantas cosas y se que este espacio es muy pequeño para poder agradecerles todo lo que me han dado, sin ustedes nada de lo que he hecho hubiera sido posible. Gracias por darme una familia y mantenerla unida, gracias por estar siempre conmigo, por sus sabios consejos y por impulsarme siempre a terminar una carrera.

“Se que hubieron tiempos difíciles, sin embargo nunca me faltó nada.... los quiero mucho”.

A mis hermanos **César** y **David**, por ser también mis amigos y por demostrarme ese gran cariño que me ayudó a seguir luchando por lo que deseaba. “Por muy difícil que parezca la vida siempre hay una salida, y yo siempre estaré con ustedes para encontrarla”.

A mis abuelos **José** y **Carolina**, porque en todas las etapas de mi vida han estado a mi lado y siempre me animaron a seguir adelante.... quiero que sepan que los quiero y admiro mucho.

Hay personas que se van a recordar siempre porque fueron muy importantes en nuestras vidas, y para mi una de ellas es **David Espinosa**, porque es una gran persona en todos los aspectos y ha sido mí mejor maestro. Gracias a él, tuve la gran oportunidad de conocer y laborar en el Programa Recursos Biológicos Colectivos junto a personas que admiro y respeto. También quiero agradecerle por impulsarme y apoyarme en todo para la realización de esta tesis y por tener siempre el tiempo y la paciencia para escucharme y aclarar mis dudas.... gracias por todo.

A mis compañeros y amigos: **Claudia Aguilar, Lucila Neyra, Gyna Yépez, Ericka López y Jorge Larson**, por darme la oportunidad no solo de trabajar, sino de convivir con ellos, ya que descubrí que el trabajo no siempre tiene que ser una carga. Por su apoyo en todo momento, tanto en lo académico como en lo personal, por escucharme cuando lo necesité, por su paciencia, por enseñarme tantas cosas que me ayudaron a crecer profesionalmente y a sentirme orgullosa de la carrera que elegí, pero sobre todo por su amistad.... muchas gracias.

A mis sinodales: **Carlos Pérez Malvárez, Genáro Montaña Arias, Roberto Cristóbal Guzmán y Rigoberto Rodríguez Becerra** por brindarme unos momentos de su tiempo para la revisión de esta tesis, por escucharme y por sus valiosas opiniones.

CONTENIDO

| | Págs. |
|------------------------------------|-----------|
| Contenido | i |
| Índice de cuadros y figuras | ii |
| 1. Introducción | 1 |
| 2. Resumen | 3 |
| 3. Marco teórico | 4 |
| 3.1. Patrones biogeográficos | 6 |
| 3.2. Áreas de distribución | 8 |
| 3.3. Distribuciones disyuntas | 10 |
| 3.4. Endemismo | 10 |
| 3.5. Trazos y nodos | 12 |
| 4. Objetivo | 16 |
| 5. Método | 17 |
| 6. Resultados | 18 |
| 6.1. Trazos generalizados | 18 |
| 6.2. Nodos | 31 |
| 7. Análisis de resultados | 36 |
| 8. Conclusiones | 42 |
| 9. Literatura citada | 43 |
| 10. Anexo | 47 |

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

| Cuadro | | Págs. |
|---------------|--|--------------|
| 1 | Trazos generalizados que conforman los nodos | 31 |

| Figura | | Págs |
|---------------|---|-------------|
| | | . |
| 1 | Región Neotropical | 2 |
| 2 | Modelo de especiación alopátrida | 5 |
| 3 | Fases de la vicarianza | 9 |
| 4 | Etapas en el delineado de un trazo individual | 13 |
| 5 | Orientación de un trazo individual | 14 |
| 6a | Trazo generalizado 1 | 22 |
| 6b | Trazo generalizado 1 (vertientes) | 22 |
| 7a | Trazo generalizado 2 | 23 |
| 7b | Trazo generalizado 2 (vertientes) | 23 |
| 8a | Trazo generalizado 3 | 24 |
| 8b | Trazo generalizado 3 (vertientes) | 24 |
| 9a | Trazo generalizado 4 | 25 |
| 9b | Trazo generalizado 4 (vertientes) | 25 |
| 10a | Trazo generalizado 5 | 26 |
| 10b | Trazo generalizado 5 (vertientes) | 26 |
| 11a | Trazo generalizado 6 | 27 |

| | | |
|------------|-----------------------------------|-----------|
| 11b | Trazo generalizado 6 (vertientes) | 27 |
| 12a | Trazo generalizado 7 | 28 |
| 12b | Trazo generalizado 7 (vertientes) | 28 |
| 13a | Trazo generalizado 8 | 29 |
| 13b | Trazo generalizado 8 (vertientes) | 29 |
| 14a | Trazo generalizado 9 | 30 |
| 14b | Trazo generalizado 9 (vertientes) | 30 |
| 15 | Nodos 1 | 33 |
| 16 | Nodos 2 | 34 |
| 17 | Nodos 3 | 35 |

1. INTRODUCCIÓN

La ubicación latitudinal de la República Mexicana, su compleja geografía y clima, así como su historia geológica particular hacen del país un escenario propicio para la vida. Los ambientes físicos de México incluyen una amplia variedad de cadenas montañosas y mesetas intercaladas, tierras bajas y planicies costeras. Como consecuencia, el país posee una gran variedad de ecosistemas, muchos de los cuales están subdivididos por barreras geográficas o existen sólo en pequeñas áreas aisladas (Escamilla, 2006).

El reconocimiento de componentes bióticos constituye una primera etapa hacia una teoría biogeográfica sintética. En México podemos caracterizar tres componentes bióticos principales, cada uno con una combinación diferente de elementos bióticos (Morrone, 2004b): el Neártico, el Transicional y el Neotropical, cada uno de ellos con diferentes elementos constituyentes.

El componente Neártico (región Neártica) incluye taxa que se distribuyen predominantemente sobre las áreas áridas subtropicales del norte del país, en las provincias biogeográficas de California, Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas. En este componente predomina el elemento original (Septentrional Antiguo o Paleoamericano), junto con otro de dispersión más reciente (Neártico) y un tercero Neotropical Antiguo. Los eventos vicariantes asociados con la evolución biótica del componente Neártico se relacionan con la formación de la Sierra Madre Occidental, que aisló el desierto de Chihuahua de los desiertos de Sonora y Mohave; y la expansión del Mar de Cortés, que aisló la Península de Baja California del continente. El componente Transicional (Zona de Transición Mexicana) incluye taxa que se distribuyen sobre las áreas básicamente montañosas del centro del país, que se asignan a las provincias biogeográficas de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur. En este componente coexisten los elementos Paleoamericano, Neártico, Mesoamericano Tropical y Mesoamericano de Montaña. Los eventos vicariantes asociados con la evolución biótica del componente Transicional se relacionan con el desarrollo de las Sierras Madre y el vulcanismo del Eje Volcánico Transmexicano. El componente Neotropical (región Neotropical) incluye áreas tropicales

húmedas y subhúmedas del sur de México, asignadas a las provincias biogeográficas de la Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Chiapas y Península de Yucatán. En éste predomina el elemento Mesoamericano Tropical, aunque también presenta los elementos Neártico y Antillano. Los eventos vicariantes asociados con la evolución biótica del componente Neotropical se relacionan con el desarrollo de los istmos de Tehuantepec y Panamá y la inundación de las tierras bajas de Nicaragua y de la Península de Yucatán (Morrone, 2004c).

La región Neotropical (Fig. 1) se extiende desde América del Sur (al Norte de la Patagonia), por todo Centroamérica y el Caribe hasta las vertientes mexicanas del Pacífico y Golfo de México al Sur del Trópico de Cáncer. Esta región tiene fauna y flora marcadamente diferentes de la región Neártica por su separación temprana del continente del norte. Hay evidencias de que la biota que actualmente habita la región Neotropical se expandió más hacia el Sur y hacia el Norte en tiempos precuaternarios (Ringuelet, 1961; Morrone y Lopretto, 1994).



Fig. 1 Región neotropical

Esta región incluye además, las tierras bajas mexicanas o archipiélagos de las Antillas, las Galápagos y las Revillagigedo, y está sustentada en un gran número de plantas y grupos de animales. El Neotrópico o región Neotropical incluye los mayores bosques tropicales (la selva húmeda tropical y subtropical) que cualquier otra región tropical, extendiéndose desde el sur de México a través de Centroamérica y norte de Sudamérica al sur de Brasil.

2. RESUMEN

Se hizo un análisis pan-biogeográfico para establecer un escenario posible sobre la evolución de algunos grupos de plantas y animales que se encuentran distribuidos en la zona neotropical de México. Se seleccionaron taxa de angiospermas, gimnospermas y algunos vertebrados de distintas bases de datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de la CONABIO, los cuales fueron revisados de acuerdo con los catálogos de autoridades taxonómicas disponibles en la CONABIO. El análisis de trazos de las especies estudiadas se hizo mediante el programa ArcView 3.2 y la extensión Trazos 2004, primero se hizo una depuración de datos de las localidades, en particular de las especies que se distribuyen principalmente en todas las provincias de la región Neotropical de México y se observaron sus distribuciones en relación con las Vertientes de México: Baja California, Altiplano, Pacífico norte, Pacífico sur, Golfo de México norte, Golfo de México sur, Yucatán y con las 19 Regiones Biogeográficas que corresponden a México, eliminando las especies de distribución más amplia. Se seleccionaron todas las especies que estuvieron incluidas en el Neotrópico y que se encontraron en tres o más localidades como mínimo, para construir sus trazos individuales correspondientes. Estos trazos se clasificaron de acuerdo con su posición geográfica en relación con los rasgos de vertientes y provincias con cada grupo resultante de trazos individuales se obtuvieron los trazos generalizados. Posteriormente se determinaron los nodos (cuando dos o más trazos generalizados se interceptaron), construyendo así una hipótesis acerca del neotrópico mexicano.

La biota mexicana es resultado de la convergencia de tres componentes bióticos principales: el Neártico, el Transicional y el Neotropical. Cada uno de ellos ha evolucionado diferencialmente sobre los diferentes ambientes del territorio mexicano. El componente Neotropical está conformado por taxa que se distribuyen predominantemente sobre las áreas tropicales húmedas y subhúmedas, principalmente en tierras bajas y planicies costeras tanto del Golfo de México, como del Pacífico Mexicano, al Sur del Trópico de Cáncer.

3. MARCO TEÓRICO

La biogeografía es una ciencia que se formó durante el siglo XVIII; tuvo pocos avances teóricos y metodológicos, pero importantes, en el siglo XIX y la primera mitad del siglo XX. Hacia el final del siglo XX (1970's - 1980's) se retomaron viejas controversias que condujeron a una revolución conceptual, y surgieron nuevas ideas que dieron lugar a otras perspectivas en la biogeografía, cuya tarea es explicar los patrones de distribución de la biota, principalmente con base en las relaciones de parentesco entre los taxa que la componen.

Algunos autores propusieron que la biogeografía ha pasado por tres etapas de desarrollo progresivo: (1) descriptiva, (2) narrativa, y (3) analítica (Ball, 1976; Humphries y Parenti, 1987; Simberloff, 1983). Según estos autores, la etapa descriptiva o empírica consistió básicamente en la catalogación de distribuciones de taxa y el reconocimiento de regiones; los límites de éstas generalmente coinciden con zonas climáticas o fronteras físicas abruptas, como cordilleras, costas o riberas. Las regiones son relativamente permanentes para una multitud de organismos y, por lo tanto, son evidencia de que las floras y faunas son reales. La biogeografía descriptiva solo se ocupa de los datos básicos. La etapa de formulación de hipótesis narrativas se caracterizó por una carga excesiva de especulación, pues éstas contienen suposiciones que en muchas ocasiones no son refutables. La biogeografía analítica, como fase madura de la biogeografía, se desarrolló a partir del reemplazo de los métodos inductivos de generación de hipótesis por métodos hipotético-deductivos. Al reconstruir la historia de las ciencias a partir de este razonamiento lineal y progresivo, siempre esperaríamos encontrar los rasgos más primitivos de sus teorías en las etapas más antiguas. Sin embargo, la biogeografía actual encuentra muchos de sus antecedentes teóricos en los trabajos de autores de hace más de cien años.

A mediados del siglo XX ocurrió un suceso importante en el desarrollo de la biogeografía histórica, que fue el trabajo de León Crozait (1964), quién propuso que espacio, tiempo y forma son las tres dimensiones inseparables de la diversidad biológica, siendo la biogeografía la disciplina que pone un énfasis mayor en el espacio y el tiempo. Además de reconocer los patrones de distribución de animales, plantas y otros organismos, la biogeografía propone

hipótesis acerca de los procesos que causaron dichos patrones, e identifica regiones, provincias y otras unidades biogeográficas menores, para proponer un sistema de regionalización biótica del planeta (Reynoso, 1994; Zunino y Zullini, 2003). Asimismo, con base en estos patrones de distribución, cuantifica y predice las consecuencias de cambios planetarios globales (Peterson *et al.*, 2002; Navarro *et al.*, 2003), así como selecciona áreas para la conservación, uno de los tópicos más importantes de las últimas décadas (Morrone y Espinosa, 1998).

Crozait (1964) concibió a los patrones de distribución biótica como el resultado de la interacción entre dos procesos, el inmovilismo (vicarianza) y el movilismo (la dispersión). De estos dos, al primero le concede mucha mayor relevancia. Las barreras provocan vicarianza, que a su vez conduce a la especiación alopátrida (Fig. 2). La desaparición de barreras permite la expansión de las áreas de distribución. Un tercer proceso, de menor importancia, son las dispersiones a gran distancia a través de barreras preexistentes, que también pueden conducir a especiación alopátrida.

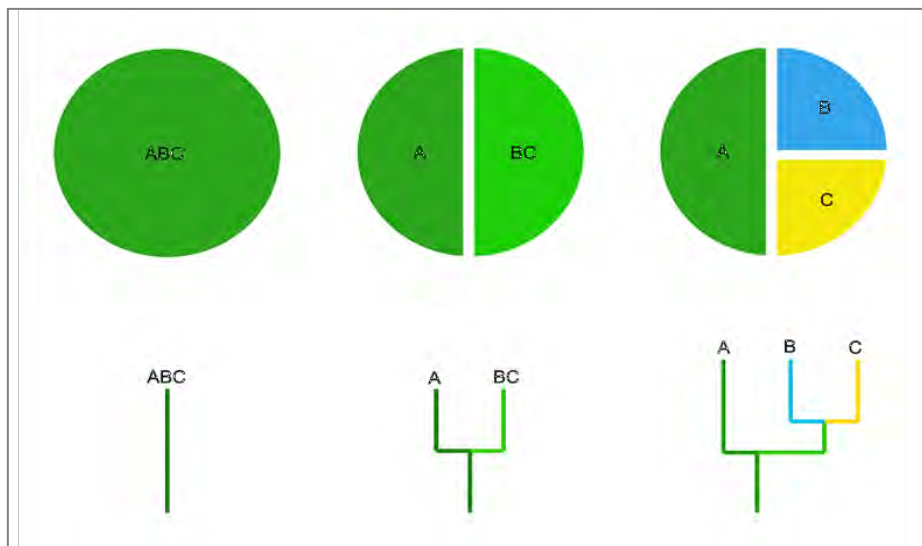


Fig. 2. Modelo de especiación alopátrida. Poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras (modificado de Morrone, 2005b)

En contra de la concepción de la síntesis neodarwiniana, donde supone que las especies se originaban primero en una región en particular y después se extendían hasta donde lo permitieran sus capacidades dispersoras y las condiciones ambientales, la pan-biogeografía asume que la enorme jerarquía de la vida, resultado de un proceso de evolución que ha creado

grupos dentro de grupos, comenzó con formas de un enorme potencial evolutivo. Ello implica que en el perpetuo desarrollo de esa jerarquía, los nuevos grupos aparecen con el legado de los ancestros, canalizándose cada vez más. De este modo, el potencial de evolución nunca fue mayor que en las primeras formas que aparecieron sobre la Tierra y nunca fue menor que en las especies más recientes. Los procesos que generaron las divisiones ancestrales o categorías superiores como reinos y phyla jamás se repetirán, debido a la pérdida de potencial evolutivo en los grupos que continuamente van surgiendo y a su especialización cada vez mayor.

Durante la primera mitad del siglo XX, el desarrollo de la geología añadió la dimensión temporal al estudio de la distribución orgánica. Al principio se creyó que la naturaleza y características de los sedimentos podían revelar las condiciones prevalecientes en las épocas pasadas y que los fósiles eran material meramente accesorio de los depósitos rocosos. Sin embargo, la opinión cambió después, en gran medida, gracias al trabajo de Adam Sedwick y se aceptó que ocurre justamente lo contrario, es decir, que los fósiles son un excelente medio para identificar depósitos rocosos.

Bajo este contexto, Brogniart y Alphonse De Candolle trabajaron de manera independiente una idea nueva. Propusieron que la vida se había originado no en un centro localizado de origen, ni siquiera en varios, sino en toda la superficie terrestre. La flora y fauna primigenias estaban extendidas por toda la superficie del globo terráqueo desde un principio. En el inicio, imperaban condiciones uniformes a todo lo largo y ancho del globo. A medida que las circunstancias fueron cambiando, los organismos originales se diferenciaron. De este modo surgieron las distintas especies, que de acuerdo con su naturaleza se desplazaron hacia las diferentes regiones que les eran propicias (Espinosa *et al.*, 2002).

3.1 Patrones biogeográficos

La sistemática filogenética como la biogeografía cladística y la pan-biogeografía parten del supuesto de que sus procedimientos de análisis y clasificación, ya sea de organismos o de áreas, deben conducir al reconocimiento de patrones de interrelación entre ellos. La naturaleza de tales patrones de interrelación tiene su origen en el proceso de herencia con modificación, es decir, evolución.

Si una clasificación natural de los organismos debe reflejar una historia evolutiva que relaciona a grupos sometidos a análisis, debemos comenzar preguntándonos cuál es nuestra unidad básica de clasificación y cuál es su naturaleza. En la sistemática se ha definido a la especie como la unidad básica de clasificación. El carácter natural o tipológico de la especie ha sido exhaustivamente debatido en los últimos años y como producto de este debate se han propuesto diferentes redefiniciones del concepto de especie. En otro terreno de la biología comparada, en los enfoques históricos de la biogeografía, se propone que el proceso evolutivo ha producido tanto a los taxa como a las áreas de endemismo definidas por su distribución. Así, la unidad básica de clasificación en biogeografía vendría a ser precisamente el área de endemismo (Espinosa *et al.*, 2002).

La sistemática cladística aceptó el concepto evolutivo de especie de Simpson (1961). Las especies representan linajes y, por lo tanto, los organismos pertenecientes a una especie comparten una historia común, comparten ancestros, y esto es lo que los liga como miembros de una especie. Los organismos de una especie han estado sometidos a los mismos procesos evolutivos, y por ello, muchos de sus caracteres también guardan una relación ancestro-descendiente con los caracteres de las especies que les dieron origen.

Debido a la existencia de ciclos de vicarianza y dispersión de los taxa que habitan determinadas áreas, éstas pierden su integridad y frecuentemente se tornan híbridas. Por ello, al reconstruir las relaciones de las mismas usualmente emergen patrones generales en conflicto con respecto a su historia. Dada la posibilidad que ofrece la pan-biogeografía para reconocer si determinadas áreas en realidad poseen un origen complejo, y teniendo en cuenta, además, la capacidad de la biogeografía cladística de proponer hipótesis sobre la secuencia de separación de un conjunto de áreas, surge una posible forma de integrar ambas metodologías en un mismo análisis (Morrone, 2005).

Un patrón resulta de la observación de tendencias de comportamiento dentro de un conjunto de datos o eventos. En biogeografía, estas tendencias se manifiestan en varios aspectos. Por ejemplo, se pueden observar diferencias en la riqueza de especies entre un lugar y otro. Las especies, géneros y familias no tienen una distribución aleatoria, ya que en su mayoría

están confinados a un área particular. El área de distribución de una especie puede caracterizarse según su forma, ubicación geográfica, continuidad, tendencias de deformación y el reconocimiento de sus barreras distribucionales (Espinosa *et al.*, 2002). Un área de endemismo, por ejemplo, es un tipo de patrón biogeográfico que 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 intersubjetivo (Espinosa *et al.*, 2002). Las áreas de endemismo de especies y taxa superiores no solo constituyen las unidades básicas de los estudios biogeográficos históricos, sino que a la vez conducen a la regionalización a distintas escalas, al distinguir reinos, dominios, provincias y distritos.

3.2. Áreas de distribución

El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad, entre otros atributos. Cuando intentamos describir el área de distribución de una especie, en general solo se aceptan dos alternativas: las áreas son simpátricas o alopatricas. La alopatría supone una disyunción total entre las dos áreas de distribución, en cambio simpatría implica un solapamiento entre las áreas de distribución, pero este solapamiento muestra una gama continua de variación.

Los biogeógrafos han identificado tres procesos diferentes en el espacio-tiempo que pueden modificar la distribución espacial de los organismos:

- Extinción
- Dispersión
- Vicarianza

La extinción es la muerte de todos los individuos de una población local, de una especie o de un taxón de rango mayor. Ha sido aceptada por los biogeógrafos sin ninguna controversia. Este no es el caso de los otros dos procesos, dispersión y vicarianza, que han sido considerados durante mucho tiempo como dos explicaciones que compiten entre sí al analizar la distribución geográfica de los organismos. Esta competencia aparece con claridad cada vez que un

biogeógrafo trata de explicar una distribución disyunta. Así surgen dos explicaciones excluyentes, o su ancestro común estaba originalmente en una de las áreas y luego se dispersó hacia las otras áreas, donde los descendientes sobreviven hoy, o su ancestro estaba originalmente ampliamente distribuido en áreas mayores las cuales se fragmentaron. Estas explicaciones históricas se denominan dispersión y vicarianza, respectivamente (Nelson y Platnick, 1984).

En las explicaciones a través de la dispersión, el área de la población ancestral estaba limitada por una barrera, la cual fue atravesada por algunos de sus miembros. Si ellos colonizan la nueva área y permanecen aislados de la población original, se diferenciarán eventualmente en un nuevo taxón. En la dispersión la barrera es más antigua que la disyunción. En las explicaciones a través de la vicarianza, la población ancestral se dividió en dos subpoblaciones por el desarrollo de barreras que sus miembros no pueden atravesar. En la vicarianza (Fig. 3), la aparición de la barrera causa la disyunción, de modo que la barrera no puede ser más antigua que la disyunción (Morrone, 2005).

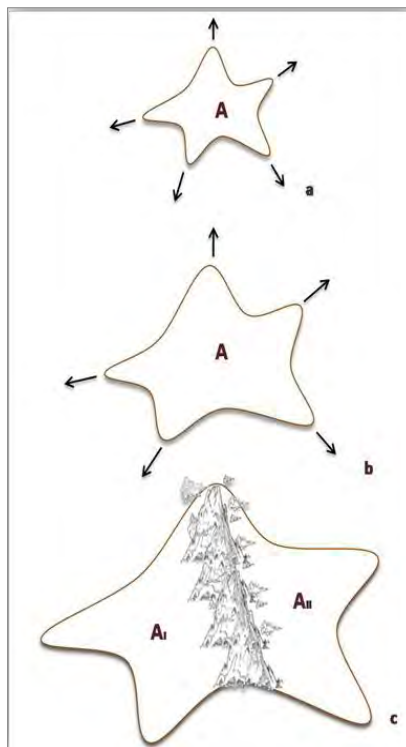


Fig. 3. Fases de la vicarianza: a-b, una especie se origina en un sitio determinado y se dispersa en ausencia de barreras; c, surge una barrera-en este caso una cadena de volcanes- que interrumpe el flujo genético y permite el surgimiento de dos especies nuevas (modificado de Morrone, 2005b).

3.3. Distribuciones disyuntas

Se habla de patrón de distribución disyunta cuando dos o más áreas ocupadas por un mismo taxón (o taxa relacionados) se hallan separadas por una distancia que excede la capacidad normal de dispersión del mismo, esto es, existe una disyunción biogeográfica: barreras geográficas que producen aislamiento reproductivo, en el caso de poblaciones intraespecíficas (Morrone *et al.*, 1996).

Existen varias maneras para clasificar distribuciones disyuntas. A partir de considerar la cantidad de regiones biogeográficas en que se encuentra distribuido un taxón (Rapoport *et al.*, 1976) propusieron las siguientes categorías corológicas:

1. Endémico: presente en una región biogeográfica.
2. Característico: presente en dos regiones biogeográficas.
3. Semicosmopolita: presente en 3-4 regiones biogeográficas.
4. Cosmopolita: presente en 5-6 regiones biogeográficas.

3.4. Endemismo

Las áreas de endemismo se forman principalmente debido a eventos tectónicos, que produjeron la división de áreas de distribución ancestral, debido al surgimiento de barreras intermedias o por extinciones intermedias. Este tipo de eventos debe de involucrar no a uno, sino a una gran cantidad de especies para que se formen áreas de distribución recurrentes.

El enfoque tradicional del estudio de la biogeografía del endemismo es la *Biogeografía de la Dispersión*, también conocida como biogeografía del centro de origen, escuela fundada en el contexto de la teoría evolutiva de Charles Darwin y Alfred Russell Wallace. 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 (distribución fósil), de tal forma que la historia evolutiva de cada grupo queda plasmada en un escenario geográfico más o menos estable.

Las biotas para esta escuela están constituidas por elementos de distinto orden geográfico y distintas edades (Reig, 1962). En este sentido, las faunas y las floras han sido denominadas horofaunas o patrones de dispersión (Halffter, 1976). La biota de una región

biogeográfica o de una localidad está definida por la exclusividad de las especies de flora o fauna, no por sus relaciones filogenéticas, ambos conceptos no se refieren al mero listado de especies; la biogeografía tradicional busca las afinidades de un censo de especies con base en el reconocimiento del origen de algunos de sus elementos.

Así en la flora de una localidad o región se pueden reconocer elementos de estratos o cenocrones de origen paleártico, Neártico o Neotropical, entre otros, en tanto que los elementos endémicos, que se interpretan como de origen *in situ*, son los menos frecuentes: “*la biogeografía de vacío*”. Un estrato o cenocrón es un conjunto de especies, o grupo supraespecíficos que invadieron simultáneamente a un área, desde el mismo lugar, durante una edad similar y por la misma vía de acceso (Reig, 1962; Simpson, 1965; Halftter, 1961, 1976).

Los conceptos de endemismo y de área o región biogeográfica han sido interpretados y definidos de forma confusa, pudiendo conducir a tautologías: ¿Qué es una especie endémica?: aquella que es típica de una región. ¿Qué es una región?: un área definida por endemismos. Podemos proponer una definición de ambos conceptos con base en el concepto de homología, de manera análoga con la sistemática. Para la sistemática, un par de estructuras de organismos diferentes, resultan ser homólogas si guardan la misma posición en relación con el todo del que forman parte (homología topológica). De acuerdo con esta idea, dos estructuras son homólogas cuando comparten una historia en común (homología evolutiva). De forma semejante, varias especies pueden mostrar correspondencia en sus distribuciones, lo cual implica que hay homología biogeográfica desde un punto de vista puramente topológico. Dos o más especies de distribución continua, que muestran gran coincidencia en la ubicación, tamaño y forma de sus áreas de distribución, son homopátridas y configuran un área de endemismo; 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 geográfica o espacial común (Espinosa *et al.*, 2002).

Un área de endemismo, por ejemplo, es un tipo de patrón biogeográfico que 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 intersubjetivo.

Müller (1973) sugirió un protocolo para identificar áreas de endemismo, de acuerdo con el cual:

1. Las distribuciones de las especies deben ser relativamente menores en comparación con el área en estudio.
2. Sus límites distribucionales deben ser apropiadamente conocidos.
3. La validez de las especies no deben estar en disputa.

Luego de cumplidas estas condiciones, las áreas de endemismo simplemente se hallan superponiendo las áreas de distribución analizadas y determinando su congruencia.

Las áreas de endemismo de especies y taxa superiores no solo constituyen las unidades básicas de los estudios biogeográficos históricos, sino que a la vez conducen a la regionalización a distintas escalas, al distinguir reinos, dominios, provincias y distritos.

3.5. Trazos y nodos

Los tres conceptos básicos en pan-biogeografía son trazo individual, trazo generalizado y nodo (Craw *et al.*, 1999; Craw, 1985; Page, 1987; Craw y Page, 1988; Crisci y Morrone, 1992; Morrone y Crisci, 1995).

TRAZO INDIVIDUAL: Representa las coordenadas del taxón en el espacio, es decir, el sector del espacio en el cual evoluciona un taxón. Operativamente, un trazo individual en una línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribuciones disyuntas de un taxón o de un grupo de taxa relacionados, tal que la suma de los segmentos que las conectan sea mínimo. Luego de delineado, generalmente se determina la dirección del trazo individual, es decir, se orienta (Morrone, 2005b).

Un trazo individual es interpretado como un sector de tierra o mar en donde evolucionó un taxón. Cuando se hace un trazo para conectar las distintas localidades donde se encuentra una especie, el criterio a seguir es relativamente sencillo. Se encuentran las dos localidades más cercanas que haya en la distribución de la especie y se conectan por medio de una línea; luego, se busca el siguiente par de localidades más cercano y se conectan con la localidad más cercana a cualquiera de las dos. Después se une la localidad más cercana a cualquiera de las tres, y así sucesivamente (Fig. 4).

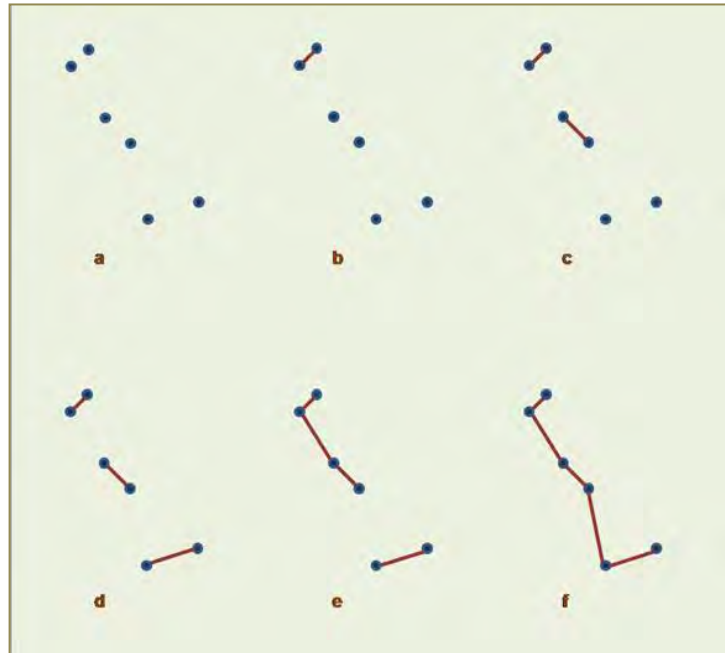


Fig. 4. Etapas en el delineado de un trazo individual (modificado de Morrone, 2005b).

La orientación de los trazos individuales, es un punto clave del método pan-biogeográfico, representa la construcción de una hipótesis gráfica de la secuencia de las disyunciones implicadas en él. A escala global, los rasgos geológicos más relevantes son las grandes cuencas oceánicas. A escalas menores, los accidentes geológicos más evidentes son los brazos de mar, cadenas montañosas y grandes ríos.

Otro criterio sugerido por Croizat fue la localización de los centros de masa (Fig. 5), que son definidos como los núcleos de mayor riqueza de especies dentro de la distribución de un taxón superior. En general, los centros de masa representan áreas de diversidad numérica, genética o morfológica de un grupo (Page, 1987). Aquí también Platnick y Nelson (1988) hicieron una crítica al criterio de centro de masa. Ellos encontraron que los centros de masa no solo fueron referidos como centros de diversidad por Croizat, sino también como ‘centros de dispersión’, ‘lugares de origen’, ‘centros de emergencia’, ‘centro ancestral de radiación’ e incluso como ‘centros de origen’. Así, un trazo se orienta a partir de centros de masa hacia su periferia.

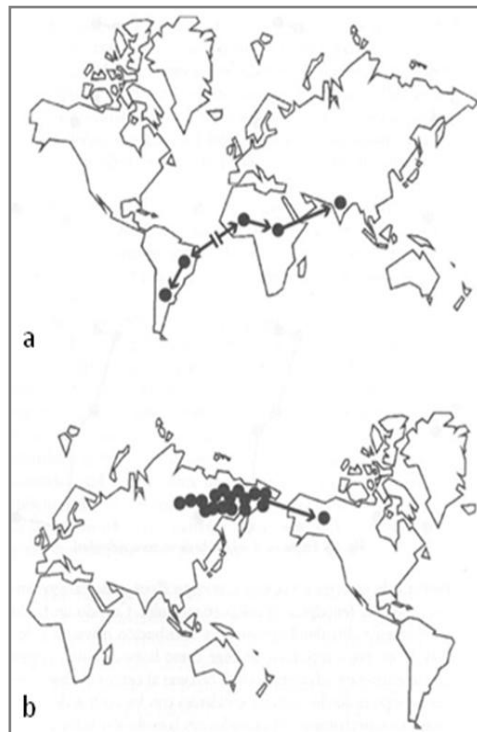


Fig. 5. Orientación de un trazo individual. a, línea de base; b, centros de masa (modificado de Morrone, 2005b).

TRAZO INDIVIDUAL: De acuerdo con Croizat, es una línea que conecta las diferentes localidades donde se ha coleccionado evidencia de una especie o taxón supraespecífico. Un trazo individual es topológicamente una red abierta o árbol de tendido mínimo, el cual para n localidades contiene $n-1$ conexiones. Estos proponen patrones de interrelación biogeográfica que implican relaciones en espacio, tiempo y forma (Espinosa *et al.*, 2002).

TRAZO GENERALIZADO: Los trazos generalizados o estándar representan el patrón actual de un grupo de distribuciones antepasadas o biotas, del cual los componentes individuales son fragmentos o relictos (Craw *et al.*, 1999). Los trazos generalizados resultan luego de un análisis comparativo de los trazos individuales, en el que se evalúa su congruencia en ocurrencia y dirección. Esto quiere decir que los trazos individuales son componentes de un trazo generalizado no tanto por su coincidencia en distribución geográfica, sino porque comparten la misma orientación con respecto a una misma línea de base, lo que significa que comparten una historia en común (Craw *et al.*, 1999). Un trazo generalizado representa lo que Grehan (1988) califica como homología geográfica, representa una biota ancestral fragmentada por eventos físicos o geológicos (Crisci *et al.*, 2000).

NODO: Es el área donde se superponen dos o más trazos generalizados. Los nodos representan áreas complejas donde diferentes mundos bióticos y geológicos ancestrales se relacionan en el espacio-tiempo, como respuesta a algún cambio tectónico. Los nodos son límites biogeográficos dinámicos donde los fragmentos remanentes de diferentes biotas ancestrales estuvieron en contacto (Crisci *et al.*, 2000).

Crozait las interpretó como zonas de convergencia tectónica. El reconocimiento de nodos es uno de los más importantes aportes de la pan-biogeografía. Para los panbiogeógrafos el reconocimiento de nodos es el punto de partida para especular sobre la existencia de tales áreas (Espinosa *et al.*, 2002).

4. OBJETIVOS

- Identificar los patrones biogeográficos de algunos taxa distribuidos en la región Neotropical de México.
- Analizar esos patrones por el método de la pan-biogeografía, mediante trazos individuales, trazos generalizados y nodos.
- Interpretar los trazos y nodos con base en la composición geográfica y geológica de México

5. MÉTODO

- Se recopilaron diferentes grupos de especies de plantas y animales de Bases de Datos del Sistema de Información Geográfica de la CONABIO.
- Se hizo una depuración de las especies de Angiospermas, Gimnospermas y vertebrados, cuya distribución incluye principalmente la región neotropical de México.
- Mediante el programa ArcView 3.2 (ESRI; 1999) y la extensión Trazos 2004 (Rojas-Parra, 2006), se observó la distribución de cada especie, en relación con las Vertientes de México: Baja California, Altiplano, Pacífico norte, Pacífico sur, Golfo de México norte, Golfo de México sur, Yucatán y con las 19 Regiones Biogeográficas que corresponden a México.
- Toda la información obtenida sobre los distintos taxa, se recopiló en una Base de Datos en el programa Microsoft Office Access 2007, la cual incluyó a todas las especies seleccionadas de acuerdo con cada Vertiente y Región Biogeográfica.
- A todas las especies que estuvieron incluidas en la zona neotropical del país y que se encontraron en tres localidades como mínimo, se les generaron sus trazos individuales, uniendo las localidades geográficas a través de la línea de menor distancia (Rojas-Parra, 2006).
- Se analizaron los trazos individuales de las especies de plantas y animales seleccionados que presentaron un patrón similar, para posteriormente aplicar trazos generalizados.
- Una vez delineados los trazos, se orientaron, es decir, se determinó su dirección. Cuando dos o más trazos generalizados se interceptaron se definió un nodo y de acuerdo con esto, se procedió a reconstruir la historia biogeográfica de los grupos de especies incluidas en los nodos.

6. RESULTADOS

Se revisaron 632 especies, en donde se incluyen diferentes taxa de plantas (angiospermas, gimnospermas) y animales (anfibios, reptiles, mamíferos y aves), de esas especies se seleccionaron 81, con la depuración resultaron 68 especies de distintos grupos: 17 angiospermas, 14 gimnospermas, siete anfibios, diez reptiles, 11 mamíferos y nueve aves. Para un grupo de especies pertenecientes a 22 géneros de angiospermas, 33 de gimnospermas (ocho de coníferas y 25 de helechos), cinco de anfibios, nueve reptiles, 16 aves y 12 de mamíferos, se seleccionaron diez de Angiospermas, siete de helechos, cuatro de anfibios, cuatro de reptiles, seis de mamíferos, seis de aves y de coníferas ninguno, dando un total de 37 géneros.

Se reconocieron nueve grupos de especies con distribución espacialmente homóloga, a partir de las cuales se construyó un número igual de trazos generalizados que se describen a continuación:

6.1. TRAZOS GENERALIZADOS

Traza generalizado 1 (Fig.6)

Taxa que lo constituyen:

Helechos: *Asplenium cuspidatum*, *Elaphoglossum piloselloides*, *Pecluma alfredii*, *P. mexicana*, *P. crassinervata*, *P. macrocarpa*

Angiospermas: *Alnus jorullensis*, *Clethra lanata*, *Cyperus surinamensis*

Anfibios: *Eleutherodactylus pygmaeus*, *E. mexicanus*, *E. rugulosus*

Reptiles: *Crotalus basiliscus*, *C. triseriatus*, *Anolis nebulosus*

Aves: *Selasphorus platycercus*, *Amazilia rutila*, *A. berryllina*, *Pipilo ocai*, *Peucedramus taeniatus*

Mamíferos: *Reithrodontomys sumichrasti*, *R. microdon*, *Sorex veraepacis*, *Cryptotis goldmani*, *Peromyscus aztecus*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig. 6a): Este trazo se ubica desde la parte media de la Costa del Pacífico hacia el Sur por todo el Eje Neovolcánico, toca una pequeña parte de la Sierra Madre del Sur y de Oaxaca y llega hasta la provincia del Soconusco.

VERTIENTES (Fig. 6b): Gran parte del trazo se ubica dentro de la vertiente del Golfo de México Sur, extendiéndose hacia el Norte del mismo y posteriormente hacia el Oeste por la Costa del Pacífico Sur y Norte.

Trazo generalizado 2 (Fig.7)

Taxa que lo constituyen:

Angiosperma: *Amyris elemifera*, *Clethra suaveolens*, *Cyperus giganteus*

Reptiles: *Anolis sericeus*

Aves: *Amazilia candida*, *A. yucatanensis*, *Trogon melanocephalus*, *T. violaceus*

Mamífero: *Oryzomys rostratus*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.7a): Inicia por la parte Sur de la Sierra Madre Oriental, siguiendo su distribución a lo largo del Golfo de México y termina en la Provincia del Petén

VERTIENTES (Fig. 7b): Se distribuye igualmente a lo largo del Golfo de México Sur, tocando en sus extremos el Norte del Golfo de México y Yucatán

Trazo generalizado 3 (Fig.8)

Taxa que lo constituyen:

Helechos: *Asplenium sphaerosporum*, *Lycopodium clavatum*

Angiospermas: *Arpophyllum giganteum*, *Carex donell-smithii*, *C. xalapensis*

Anfibios: *Hyla euphorbiacea*, *Rana maculata*, *Eleutherodactylus rhodopis*, *Chiropterotrition arboreus*

Reptiles: *Sceloporus acanthinus*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.8a): El trazo se extiende desde la Sierra Madre Oriental pasando por la Sierra de Oaxaca, Sierra Madre del Sur y llega hasta el Soconusco.

VERTIENTES (Fig. 8b): Únicamente se ubica en el Golfo de México en las zonas norte y sur.

Traza generalizado 4 (Fig.9)

Taxa que lo constituyen:

Helechos: *Pecluma atra*

Angiospermas: *Encyclia rhynchophora*, *E. vitellina*, *Oncidium ascendens*

Reptiles: *Anolis barkeri*, *A. laeiventris*, *Eumeces sumichrasti*

Aves: *Trogon collaris*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.9a): Se sitúa desde la Sierra Madre Oriental, pasa por el Golfo de México, toca un parte de los Altos de Chiapas y hasta llegar al Soconusco.

VERTIENTES (Fig. 9b): Sólo se dispone dentro de la vertiente del Golfo de México.

Traza generalizado 5 (Fig.10)

Taxa que lo constituyen:

Helechos: *Campyloneurum angustifolium*, *Elaphoglossum petiolatum*, *E. latifolium*

Mamíferos: *Sorex saussurei*, *Sylvilagus cunicularis*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.10a): Su disposición abarca desde el Norte en la Sierra Madre Oriental, por el centro en el Eje volcánico Transmexicano y Cuenca del Balsas y finaliza en el Soconusco.

VERTIENTES (Fig. 10b): Se encuentra en las cuatro porciones que corresponden al Pacífico y Golfo de México Norte y Sur.

Traza generalizado 6 (Fig.11)

Taxa que lo constituyen:

Angiospermas: *Amyris thyrsoflora*

Anfibios: *Hyla dendroscarta*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.11a): Se ubica dentro de la Provincia de Oaxaca, Sierra Madre Oriental y Golfo de México.

VERTIENTES (Fig. 11b): Solo se encuentra en una pequeña parte del Golfo de México sur.

Traza generalizado 7 (Fig.12)

Taxa que lo constituyen:

Angiosperma: *Commelina leiocarpa*

Reptiles: *Anolis milleri*, *A. nebuloides*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.12a): Se encuentra en las provincias de la Costa del Pacífico, Eje Volcánico Transversal, la Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y Soconusco.

VERTIENTES (Fig. 12b): Se encuentra en el Pacífico norte, en el Pacífico sur donde está su mayor extensión y toca una parte del Golfo de México sur.

Traza generalizado 8 (Fig.13)

Taxa que lo constituyen:

Angiospermas: *Cyperus luzulae*

Aves: *Trogon mexicanus*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.13a): Se sitúa en las provincias biogeográficas del Eje Volcánico Transversal, Altiplano Sur, Sierra Madre Oriental, Oaxaca, Golfo de México, los Altos de Chiapas y Soconusco.

VERTIENTES (Fig.13b): Se encuentra en el Golfo de México norte y sur y en el Pacífico norte.

Traza generalizado 9 (Fig.14a)

Taxa que lo constituyen:

Helechos: *Campyloneurum xalapense*

Mamíferos: *Peromyscus beatae*, *P. furvus*

PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS (Fig.14a): Se extiende desde la Sierra Madre Oriental, Oaxaca, Sierra Madre del Sur, Golfo de México, Altos de Chiapas y Costa del Pacífico.

VERTIENTES (Fig. 14b): Se encuentra en el Golfo de México norte y sur y en el Pacífico sur.

TRAZOS GENERALIZADOS (PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS Y VERTIENTES)



















6.2. NODOS PAN-BIOGEOGRÁFICOS

De la sobreposición de los trazos generalizados, se encontraron 3 nodos (Figs. 15, 16 y 17), en los cuales se incluyeron 68 especies (Cuadro 1).

Cuadro 1. Trazos generalizados que conforman los nodos.

| NODOS | TRAZOS GENERALIZADOS |
|-----------------------|--|
| <p>NODOS 1</p> | <p>Trazo Generalizado 1 <i>Arctostaphylos discolor, Arctostaphylos longifolia, Alnus jorullensis, Clethra lanata, Cyperus surinamensis, Reithrodontomys sumichrasti, Reithrodontomys microdon, Sorex veraepacis, Cryptotis goldmani, Peromyscus aztecus, Asplenium cuspidatum, Eleutherodactylus rugulosus, Elaphoglossum piloselloides, Pecluma alfredii, Pleopeltis mexicana, Pleopeltis crassinervata, Pleopeltis macrocarpa, Eleutherodactylus pygmaeus, Eleutherodactylus mexicanus, Crotalus basiliscus, Crotalus triseriatus, Anolis nebulosus, Selasphorus platycercus, Amazilia rutila, Amazilia berryllina, Pipilo ocai, Peucedramus taeniatus</i></p> |
| | <p>Trazo Generalizado 3 <i>Arpophyllum giganteum, Carex donell-smithii, Carex xalapensis, Hyla euphorbiacea, Rana maculata, Eleutherodactylus rhodopis, Eleutherodactylus mexicanus, Chiropterotriton arboreus, Asplenium sphaerosporum, Lycopodium clavatum, Sceloporus acanthinus</i></p> |
| | <p>Trazo Generalizado 5</p> |

| | |
|----------------|--|
| | <p><i>Campyloneurum angustifolium</i>, <i>Elaphoglossum petiolatum</i>, <i>Elaphoglossum latifolium</i>, <i>Sorex saussurei</i>, <i>Sylvilagus cunicularis</i></p> |
| NODOS 2 | <p>Trazo Generalizado 2 <i>Amyris elemifera</i>, <i>Clethra suaveolens</i>, <i>Cyperus giganteus</i>, <i>Oryzomys rostratus</i>, <i>Amazilia candida</i>, <i>Amazilia yucatanensis</i>, <i>Trogon melanocephalus</i>, <i>Trogon violaceus</i>, <i>Anolis sericeus</i></p> <p>Trazo Generalizado 4 <i>Encyclia rhynchophora</i>, <i>Encyclia vitellina</i>, <i>Oncidium ascendens</i>, <i>Anolis barkeri</i>, <i>Anolis laevis</i>, <i>Eumeces sumichrasti</i>, <i>Trogon collaris</i>, <i>Pecluma atra</i></p> |
| NODOS 3 | <p>Trazo Generalizado 8 <i>Cyperus luzulae</i>, <i>Trogon mexicanus</i></p> <p>Trazo Generalizado 9 <i>Campyloneurum xalapense</i>, <i>Peromyscus beatae</i>, <i>Peromyscus furvus</i></p> |

NODOS PANBIOGEOGRÁFICOS (PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS)



Fig. 15. Nodos 1. (1) Gran Sierra Plegada (San Luis Potosí-Veracruz); (2) Carso Huasteco; (3) Pico de Tancítaro; (4) Sierra Madre del Sur Central (Teotepac-Atoyac, Guerrero); (5) Sierra Madre de Chiapas



Fig. 16. Nodos 2. Llanuras Costeras (Sur de Veracruz, Papaloapan)



7. ANÁLISIS DE RESULTADOS

La pan-biogeografía es un método que ayuda a reconstruir el proceso de fragmentación de las biotas ancestrales, reconociendo a los nodos como áreas con biotas de diversos orígenes, con una complejidad histórica y específica, así como un número importante de taxa únicos que merecen atención (Escamilla, 2006). Uno de los debates más complejos e interesantes que se han dado en la biología es acerca de la posibilidad de la reconstrucción de los eventos evolutivos. De acuerdo con Sober (1988), la posibilidad de la reconstrucción de la historia evolutiva depende de si los lazos que unen al pasado con el presente son información que se haya preservado o destruido. Que el pasado haya producido los patrones del presente no quiere decir que necesariamente seamos capaces de percibirlos: la ciencia y el sentido común nos dirían que el pasado produjo el presente vía una ruta causal particular (Sober, 1988). Es posible, en principio, aplicar los procedimientos de inferencia tanto para hacer predicciones como retrodicciones. Sin embargo, el pasado no puede ser inferido a menos que se considere como premisa básica que los procesos que subyacen a las teorías sean de aplicación universal; sin restricciones de espacio y tiempo. Si consideramos que el proceso evolutivo opera actualmente para producir el futuro, es posible pensar que este mismo proceso haya producido el presente desde el pasado.

La diversidad biológica que presenta el país, resulta de los variados ambientes, constituidos por planicies, cañadas, costas, desiertos, sierras y cumbres. Las provincias biogeográficas donde se encontró mayor número de especies de acuerdo con su distribución son: Eje Neovolcánico, Balsas, Sierra Madre del Sur, Golfo de México, Pacífico, Oaxaca, Soconusco y Altos de Chiapas. Estas provincias coinciden con las zonas de mayor complejidad del medio físico (geología, clima, suelo) como biótico. Los estudios acerca de la Tierra y de la vida que habita en ella han demostrado que en muchos aspectos ambas forman una unidad, ya que para entender los procesos acaecidos en una, es necesario tener conocimiento de lo ocurrido en la otra. Este es el caso de la distribución geográfica de los seres vivos sobre la faz del globo, la cual se ha comprobado que de ningún modo es azarosa, sino que en ella pueden reconocerse patrones

generales, en muchos casos relacionados con los procesos que moldearon la configuración actual de la corteza terrestre.

Los estudios paleoclimáticos que usan sedimentos marinos, los estudios palinológicos y paleoecológicos de los continentes contribuyeron inmensamente durante las últimas décadas al entendimiento de la historia de nuestro ambiente y clima. Se ha dedicado mucha atención a las zonas templadas, mientras que la historia del clima, medio ambiente y ecosistemas de las áreas tropicales y subtropicales están menos documentados. Los estudios espaciales que descubrieron el globo en la pasada década muestran el desconocimiento de la parte tropical del sistema terrestre.

Durante los desplazamientos de la Península de Baja California hacia el noroeste, de la Placa de Norteamérica hacia el occidente, de la de Cocos hacia el noreste y la del Caribe hacia el oriente, la porción media de México se convirtió en una zona de debilidad cortical con una expresión estructural conocida como *Faja Volcánica Transmexicana (FVT)*, cuya mayor actividad magmática se manifestó durante el Plio-Cuaternario. Sin embargo, existen evidencias de vulcanismo precursor en diferentes sectores del mismo complejo volcánico (Aguayo y Trápaga, 1996). El origen y desarrollo de la FVT desde el Mioceno Medio-Tardío, formó una cordillera montañosa extendida prácticamente de costa a costa, ocasionando que ésta haya operado como una barrera para los desplazamientos norte/sur de las especies y que casi haya obliterado la entonces (Mioceno Medio-Tardío) bien establecida gradación altitudinal norte/sur de la biota, promoviendo así su diferenciación en dos biotas regionales: Neártica, que ha ocupado la FVT y el territorio situado al norte de ella; y Neotropical, que ha ocupado principalmente el territorio situado al sur de la FVT. Esta gradación persiste parcialmente, expresada en las complejas intercalaciones de las biotas (o segmentos de ellas) al norte y al sur de la FVT (Ferrusquía-Villafranca, 1978).

Las áreas biogeográficas, como son concebidas por los vicariancistas, representan unidades funcionales, en virtud de que son resultado de la evolución conjunta de la biota y del escenario geológico. Son unidades funcionales en el mismo sentido que las especies lo son para la

sistemática filogenética; así como los cladistas buscan relaciones de parentesco entre las especies, la biogeografía de la vicarianza busca relaciones históricas entre las áreas y sus biotas. Resulta llamativo que las distribuciones geográficas de los seres vivos posean límites y que éstos se repitan para taxa diferentes. Este patrón biogeográfico permite el reconocimiento de componentes bióticos, los que pueden definirse como conjuntos de taxa integrados espacio-temporalmente debido a una historia común, que caracterizan áreas geográficas. Dado que los componentes bióticos son parte de otros componentes mayores y a su vez incluyen otros menores, pueden ser ordenados jerárquicamente en un sistema de reinos, regiones, subregiones, dominios, provincias y distritos (Espinosa *et al.*, 2002). Esta regionalización biogeográfica, sustentada en la homología biogeográfica primaria (los trazos generalizados reconocidos por la panbiogeografía) y contrastada por la homología biogeográfica secundaria (los cladogramas generales de áreas de la biogeografía cladística) resulta básica para una comprensión adecuada de la evolución biótica de nuestro planeta (Morrone, 2004a). Los componentes bióticos rara vez poseen un origen "único", sino que usualmente son conjuntos de elementos de afinidades diferentes, que se han integrado en el curso de la evolución biótica (Brooks, 2005).

De acuerdo a los resultados que se obtuvieron, el primer conjunto de nodos (ver Fig. 15) muestran que las especies que lo constituyen tuvieron una amplia distribución a lo largo del país, y por lo tanto una gran diversidad de climas, vegetación y geología, entre otros aspectos. Comenzando por el nodo 1, ubicado es en el norte con vegetación más árida, y por lo tanto, su composición biótica es distinta a los demás nodos. El nodo 2, con una ubicación más hacia el centro del país se encuentra en las regiones naturales de la Sierra Gorda. El nodo 3 se sitúa en el Eje Volcánico, en el Pico de Tancítaro. El nodo 4 se ubica más hacia el sur, en la Sierra de Tlacotepec, exactamente donde la Sierra Madre del Sur queda dividida en dos partes, indicando la convergencia de biotas distintas, y el nodo 5 localizado en la frontera con Guatemala entre Montes Azules y el Tacaná. Los trazos generalizados que convergen en estos nodos, se ubican en la Sierra Madre Oriental, en el Eje Volcánico y en la zona de contacto de éste con las provincias vecinas. La colocación de los trazos generalizados 1, 3 y 5, se orientan desde la Sierra de Tehuantepec hasta la parte media del país, en el caso del trazo 1 que abarca una zona Neovolcánica Transistmíca , abarca la mayor área del Eje Volcánico de Oeste a Este.

Por ser una zona de transición, este trazo se puede decir que exhibe una alta diversidad, lo cual es resultado de importantes procesos de especiación que se llevaron a cabo cuando las regiones Neártica y Neotropical hibridaron sus floras y sus faunas. Desde las primeras propuestas para hacer una clasificación biogeográfica de la Tierra (Sclater, 1858), a las más recientes (Morrone, 1996), México ha sido reconocido como área de transición o limítrofe entre dos de las grandes regiones biogeográficas del mundo, que son la Neártica y la Neotropical, lo cual refleja también en cierta forma el origen compuesto de la biota mexicana. Según Zunino y Zullini (2003) una zona de transición es un área donde dos o más biotas que habían evolucionado en condiciones de independencia recíproca entran en contacto, superponiéndose y mezclándose en distintas medidas, simétrica o asimétricamente. Morrone (2004b) mencionó que las zonas de transición, localizadas en los límites entre regiones biogeográficas, representan eventos de hibridación biótica, promovidos por cambios ecológicos e históricos que permiten la mezcla de componentes bióticos diferentes. El trazo 5 que abarca la Zona de Transición Mexicana, presentan una desviación hacia el Norte del País por la Sierra Madre Oriental y el trazo 3 que va por la Vertiente Golfo-Montaña, se distribuye por las zonas montañosas de la Oaxaca e igualmente por la Sierra Madre Oriental. Los nodos resultantes de la afinidad de trazos, indican una acelerada especiación de linajes en el Sur, centro y Norte del país, en el Eje Neovolcánico, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur.

Respecto a las vertientes hidrológicas, los nodos se encuentran principalmente en el Pacífico Norte y Sur; en el Golfo de México únicamente en el Norte, encontrándose mayor abundancia en el Pacífico Sur.

El segundo grupo de nodos se encuentra en la zona de transición de llanura a Sierra y está integrado por los trazos 2 y 4, ambos se alinean desde la Sierra Madre Oriental por todo el Sureste del país en la provincia del Golfo de México. El trazo 4 que abarca la Vertiente del Golfo-Submontana, llega hasta la Costa del Pacífico, tocando una parte de la Sierra de Chiapas y casi en contacto con el Soconusco; en el caso del trazo 2 que va por la Vertiente del Golfo, presenta una desviación hacia el centro de la provincia del Petén, lo cual indica que el Sur de la Sierra Madre Oriental está más relacionado con las provincias que se encuentran en la región

neotropical. El análisis de los nodos que resultaron de la superposición de los trazos indica que las especies que lo conforman se ubican exclusivamente en la costa del Golfo de México tocando parte del estado de Veracruz, lo que demuestra que la heterogeneidad altitudinal, topográfica, climática y edáfica de la región ha redituado en una gran variedad de ecosistemas. En subconjunto, esta área es considerada como una zona de alta diversidad biológica y elevado endemismo. Según Flores- Villela (1993), el estado de Veracruz ocupa el segundo lugar en especies de anfibios y reptiles en México. Así mismo, Escalante *et al.* (1998) señalaron que la zona central de Veracruz es muy rica en especies de aves. Debido a la influencia de las especies compartidas entre Norte y Sudamérica, que aunadas a las especies neárticas ofrece un panorama único en su conjunto de especies (Hernández, 1994). Esto es resultado de la convergencia de flora y fauna endémica de las sierras del sector oriental del Eje Neovolcánico Transversal, del sur de la Sierra Madre Oriental (Carso-Huasteco), de las sierras del norte de Oaxaca y de las llanuras del Golfo de México.

La distribución de especies de esta zona fue restringida durante los cambios geológicos que se suscitaron durante millones de años formando cadenas montañosas hacia el centro del país, como consecuencia de esto, las especies que ahí habitaban no pudieron distribuirse hacia otras partes del territorio. Las selvas de ésta región pertenecen a la prolongación septentrional de las formaciones tropicales cálidas y húmedas de llanura que se extienden hasta la península, constituyendo junto con otras formaciones vegetales tropicales mexicanas y centroamericanas las selvas tropicales más grande de América.

La ubicación de los nodos, se confirma por la ubicación de los nodos sobre la vertiente del Golfo de México.

La diferencia marcada entre los trazos generalizados que componen a los nodos 1 y 2, es que el primero se distribuye más hacia la Costa del Golfo de México, mientras que el segundo muestra que la disposición de los trazos se extiende a lo largo de las Sierras ubicadas hacia lado Este del país. Ambos ubicados dentro de un área de gran diversidad tanto de flora como de fauna.

Los trazos 8 y 9 conforman el tercer grupo de nodos, estos se encuentran en las regiones naturales del Pánuco (1), Teocelo (2), Zongolica (3) y los Altos de Chiapas (5), todo el conjunto se

distribuyen claramente a lo largo de cadenas montañosas; Sierra de Chiapas, de Oaxaca y Sierra Madre Oriental. El trazo 8 inicia desde la provincia del Soconusco por las zonas húmedas, abarca parte de las zonas tropicales costeras y se extiende hacia el Centro-Norte presentando una desviación hacia el Eje Volcánico, mientras tanto el trazo 9 que abarca las zonas mesófilas montañosas, inicia en los Altos de Chiapas mostrando una inclinación más hacia la costa del Golfo para después distribuirse a lo largo de las sierras antes mencionadas hasta llegar a la Sierra Madre Oriental. Estas zonas se caracterizan por ser ricas en especies tanto de animales y plantas. Según Rzedowsky, (1991) para las plantas desde hace tiempo se sabe que México, junto con América central, constituye una de las regiones en que más se concentran la diversidad de organismo vegetales y que en el caso particular de los estados de Oaxaca y Chiapas, se presenta la mayor riqueza de especies de plantas vasculares respecto a otros estados del país (Rzedowsky, 1991; Riba, 1998).

Referente a su distribución dentro las vertientes, se confirma su origen ubicándose la mayor abundancia en el Norte y Sur del Golfo de México.

Los componentes bióticos particularmente complejos, constituyen zonas de transición (Darlington, 1957; Palestrini y Zunino, 1986; Halffter, 1987; Morrone, 2004c). Éstas se localizan en los límites entre regiones biogeográficas y representan eventos de "hibridación" biótica, promovidos por cambios históricos y ecológicos que permiten la interacción entre elementos bióticos diferentes. Desde una perspectiva evolutiva, las zonas de transición merecen especial atención, pues más que líneas estáticas, los límites entre regiones biogeográficas representan áreas de interacción biótica intensa (Ruggiero y Ezcurra, 2003). En los análisis panbiogeográficos, las zonas de transición se detectan por la presencia de nodos o áreas donde convergen trazos generalizados diferentes (Escalante *et al.*, 2004; Morrone, 2004c; Morrone y Gutiérrez, 2005).

8. CONCLUSIONES

Se obtuvieron 9 trazos generalizados y 3 conjuntos de nodos biogeográficos, los cuáles muestran que la zona neotropical es consecuencia de cambios históricos y ecológicos y se caracterizan por presentar una alta diversidad de ambientes y por tanto de especies. Esto es resultado de los distintos eventos geológicos que ha sufrido el territorio mexicano, consecuencia del choque de las placas tectónicas de Cocos y de Norteamérica, formando la Faja Volcánica, dividiendo al país en tipos de climas distintos y formando barreras geográficas que impidieron la distribución de especies más allá de sus posibilidades.

El nodo se compone de fragmentos bióticos y geológicos ancestrales que entran en contacto por lo que se le atribuye una alta riqueza o diversidad de taxa con afinidades geográficas diferentes, lo que los hace particularmente importantes para proponer áreas para conservación.

La distribución actual de las especies es resultado de todo un proceso de evolución; conforme el planeta ha ido cambiando, la flora y fauna también lo han hecho y según las adaptaciones que éstas adquirieron, su distribución se fue ampliando o restringiendo.

9. LITERATURA CITADA

- AGUAYO, J. E. y R. TRÁPAGA.** 1996. *Geodinámica de México y minerales del mar*. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- BALL, I. R.** 1976. Nature and formulation of biogeographical hypothesis. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- BROOKS, D. R.** 2005. Historical biogeography in the age of complexity: Expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(1): 79-94.
- CRAW, R. C.** 1985. Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: Panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*. *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.*, 23:1-10
- CRAW, R. C. y R. D. M. PAGE.** 1988. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. In: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London and New York, pp. 405-435
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN y M. J. HEADS.** 1999. *Panbiogeography, tracking the history of life*. Oxford University Press, EE.UU., New York.
- CRISCI, J. V., L. KATINAS y P. POSADAS.** 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.
- CRISCI, J. V. y J. J. MORRONE.** 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladista: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias No. especial*. 6: 87-97
- CROIZAT, L.** 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- DARLINGTON, P. J. JR.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley, New York. 675 p.
- DARWIN, C. R.** 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, Londres.
- ESCALANTE, T., G. RODRÍGUEZ y J. J. MORRONE.** 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biol. J. Linn. Soc.*, 83: 327-339.
- ESCALANTE, P., A. NAVARRO y A. TOWNSEND.** 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres en México, pp 279-304. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- ESCAMILLA, J. A.** 2006. *Evaluación de la importancia Biogeográfica del Parque Nacional Iztaccíhuatl Popocatepetl Zoquiapan aplicando análisis de trazos (Panbiogeografía)*. Tesis de Licenciatura (Biología)-Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
- ESPINOSA, D., J. J. MORRONE, J. LLORENTE, y O. FLORES-VILLELA.** 2002. *Análisis de patrones biogeográficos históricos*. Las prensas de ciencias, UNAM, México, D.F.
- ESRI.** 1999. *Arc View 3.2 GIS*. Environmental Systems Research Institute, Inc. New York.
- FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I.** 1978. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas and problems of migration between North and South America. En: Ferrusquía-Villafranca, I. (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica: Simposio interdisciplinario sobre paleogeografía Mesoamericana*. *Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geol. Bol.* 1.1. pp. 193-321

- FLORES-VILLELA, O.** 1993. Herpetofauna Mexicana. *Spec. Pub. Carnegie. Mus. Nat. Hist.*, 17: 1-73
- FLORES-VILLELA, O. y A. G. NAVARRO.** 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres de Mesoamérica en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. Vol. Esp.*, (44): 387-395
- GREHAN, J. R.** 1988. Biogeographic homology: ratites and the southern beeches. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81:577-587.
- HALFFTER, G.** 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Méx.* 4-5: 1-17.
- HALFFTER, G.** 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entom. Méx.* 35:1-64
- HALFFTER, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 95-114.
- HERNÁNDEZ, Y. A.** 1994. *Propuesta para establecer el área Natural Protegida Reserva de la Biosfera "La Sepultura", en la porción oeste de la Sierra Madre de Chiapas.* Tesis de Lic. Universidad Veracruzana, Escuela de Biología, Xalapa Veracruz, México.
- HUMPHRIES, C. J. y L. PARENTI.** 1987. *Cladistic Biogeography.* Oxford Monographs on Biogeography. Oxford, Claredon.
- MORRONE, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43(3): 438-441
- MORRONE, J. J.** 1996. The geographical Andean subregion: A proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*, 42 (107-108):103-114
- MORRONE, J. J.** 2004a. *Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida.* Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México D.F. 199 p.
- MORRONE, J. J.** 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48:149-162.
- MORRONE, J. J.** 2004c. La Zona de Transición Sudamericana: Caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena*, 28: 41-50.
- MORRONE, J. J.** 2005a. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* (76): 207-252.
- MORRONE, J. J.** 2005b. *Sistemática, Biogeografía y Evolución, los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio.* Facultad de Ciencias UNAM. México D.F.
- MORRONE, J. J. y A. GUTIÉRREZ.** 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography*, 32: 1315-1325.
- MORRONE, J. J. y J. V. CRISCI.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401
- MORRONE, J. J. y D. ESPINOSA.** 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49: 12-16
- MORRONE, J. J. y E. C. LOPRETTO.** 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.* 21: 97-109.

- MORRONE J. J., D. ESPINOSA y J. LLORENTE.** 1996. *Manual de biogeografía histórica*. UNAM, México, D.F.
- MÜLLER P.** 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm*. Dr. W. Junk B.V. Publishers, The Hague.
- NAVARRO, A. G., A. T. PETERSON, Y. J. NAKAZAWA y I. LIEBIG.** 2003. Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. In: Morrone, J.J., J. Llorente y D. Espinosa (eds.). *Patrones biogeográficos en Latinoamérica Vol. 2*. CONABIO-UNAM, México.
- NELSON G. y N. PLATNICK.** 1984. *Biogeography*. Oxford/California Biology Readers Series No. 119 (J. J. Head, ed.) Carolina Biological Supply Co., Burlington, North Carolina.
- PAGE, R. D. M.** 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Crozat's panbiogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17
- PALESTRINI, C. y M. ZUNINO.** 1986. L'analisi dell'entomofauna nelle zone di transizioni: Prospective e problemi. *Biogeographia*, 12: 11-25.
- PETERSON, A., M. A. ORTEGA, J. BARTLEY, V. SÁNCHEZ, J. SOBERÓN y D. R. STOCKWELL** 2002. Future projections for Mexican fauna under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- PLATNICK N. I.** 1991. On areas of endemism. In: P. Fairclough (ed.), *Three Gothic Novels*, pp. 7-36. Penguin English Library, Middlesex, England.
- PLATNICK N. y G. NELSON.** 1988. Spanningtree biogeography: Shortcut, detour, or dead-end? *Syst. Zool.* 37: 410-419
- RAPOPORT, E. H., E. EZCURRA y B. DRAUSAL.** 1976. The distribution of plant diseases: A look into the biogeography of the future. *J. Biogeogr.* 3: 365-372
- REIG O. A.** 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *AMEGHINIANA: Revista de la asociación paleontológica de Argentina*, 8: 131-140.
- REYNOSO, V. H.** 1994. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra, pp. 537-539 en: Llorente J. e Luna V. (eds.), *Taxonomía Biológica*, Serie Texto Científico Universitario, Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- RIBA, R.** 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo, pp 369-384. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- RINGUELET, R. A.** 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 22: 151-170.
- RZEDOWSKY, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Méx.*, 14:3-21
- ROJAS-PARRA, C. A.** 2006. Automatización del método de la Panbiogeografía: identificación de centros de diversidad. Tesis de Maestría en Ciencias (Sistemática). Posgrado en Ciencias Biológicas-FES Zaragoza, UNAM.
- RUGGIERO, A. y C. EZCURRA.** 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., p. 141-154.

- SCLATER, P. L.** 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Proc. Linn. Soc. London (Zool.)*, 2: 130-145
- SIMBERLOFF, D.** 1983. Biogeography: the unification and maturation of a science. In: Brush A. H. y G. H. Clark, Jr. (eds.) *Perspectives in ornithology*, pp. 411-455. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIMPSON, G. G.** 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- SIMPSON, G. G.** 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SOBER, E.** 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press.
- ZUNINO, M. y A. ZULLINI.** 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 359 p.

10. ANEXO . Cuadro 2. Especies consideradas para la unión de

| Trazo | Nodo | Helechos | Angiospermas | Anfibios | Reptiles | Aves | Mamíferos |
|-------|------|---|--|---|--|--|--|
| 1 | 1 | <i>Asplenium cuspidatum</i> , <i>Elaphoglossum piloselloides</i> , <i>Pecluma alfredii</i> , <i>P. mexicana</i> , <i>P. crassinervata</i> , <i>P. macrocarpa</i> | <i>Alnus jorullensis</i> , <i>Clethra lanata</i> , <i>Cyperus surinamensis</i> | <i>Eleutherodactylus pygmaeus</i> , <i>E. mexicanus</i> , <i>E. rugulosus</i> | <i>Crotalus basiliscus</i> , <i>C. triseriatus</i> , <i>Anolis nebulosus</i> | <i>Selasphorus platycercus</i> , <i>Amazilia rutila</i> , <i>A. berryllina</i> , <i>Pipilo ocai</i> , <i>Peucedramus taeniatus</i> | <i>Reithrodontomys sumichrasti</i> , <i>R. microdon</i> , <i>Sorex veraepacis</i> , <i>Cryptotis goldmani</i> , <i>Peromyscus aztecus</i> |
| 2 | 2 | | <i>Amyris elemifera</i> , <i>Clethra suaveolens</i> , <i>Cyperus giganteus</i> | | <i>Anolis sericeus</i> | <i>Amazilia candida</i> , <i>A. yucatanensis</i> , <i>Trogon melanocephalus</i> , <i>T. violaceus</i> | <i>Oryzomys rostratus</i> |
| 3 | 1 | <i>Asplenium sphaerosporum</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> | <i>Arpophyllum giganteum</i> , <i>Carex donell-smithii</i> , <i>C. xalapensis</i> | <i>Hyla euphorbiacea</i> , <i>Rana maculata</i> , <i>Eleutherodactylus rhodopis</i> , <i>Chiropterotriton arboreus</i> | <i>Sceloporus acanthinus</i> | | <i>Sceloporus acanthinus</i> |
| 4 | 2 | <i>Pecluma atra</i> | <i>Encyclia rhynchophora</i> , <i>E. vitellina</i> , <i>Oncidium ascendens</i> | | <i>Anolis barkeri</i> , <i>A. laeviventris</i> , <i>Eumeces sumichrasti</i> | <i>Trogon collaris</i> | |

| | | | | | | | |
|---|---|--|----------------------------|--------------------------|---|-------------------------|---|
| 5 | 1 | <i>Campyloneurum angustifolium</i> , <i>Elaphoglossum petiolatum</i> , <i>E. latifolium</i> | | | | | <i>Sorex saussurei</i> , <i>Sylvilagus cunicularis</i> |
| 6 | | | <i>Amyris thyrsoiflora</i> | <i>Hyla dendroscarta</i> | | | |
| 7 | | | <i>Commelina leiocarpa</i> | | <i>Anolis milleri</i> , <i>A. nebuloides</i> | | |
| 8 | 3 | | <i>Cyperus luzulae</i> | | | <i>Trogon mexicanus</i> | |
| 9 | 3 | <i>Campyloneurum xalapense</i> | | | | | <i>Peromyscus beatae</i> , <i>P. furvus</i> |