



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**COROLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LAS  
GIMNOSPERMAS MEXICANAS**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO  
DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**P R E S E N T A**

RAÚL CONTRERAS MEDINA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

MÉXICO, D. F.

2007



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.

## **RECONOCIMIENTO**

El presente trabajo fue realizado en los cubículos anexos al Museo y Herbario del Departamento de Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Para la realización de esta tesis doctoral, el alumno fue becario del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con el número de registro 169858.

De la misma forma, se obtuvo el apoyo del Posgrado de Ciencias Biológicas para asistir al congreso que a continuación se detalla:

XVI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxaca, Oaxaca, del 17 al 22 de octubre de 2004.

El Comité Tutoral de este trabajo estuvo integrado por

Dra. Isolda Luna Vega (Tutor Principal)

Dra. Susana Magallón Puebla

Dr. Oswaldo Téllez Valdés

## **Dedicatoria**

A todas las personas que forman parte importante de mi vida, ustedes ya saben quienes son

“Las investigaciones de los botánicos están dirigidas, generalmente hacia objetos que no abarcan sino una pequeña parte de su ciencia. Se ocupan casi exclusivamente del descubrimiento de nuevas especies de plantas, del estudio de su estructura exterior, de las características que las distinguen, y de las analogías que las unen en clases y en familias.

Este conocimiento de las formas bajo las cuales se presentan los seres organizados es, sin duda la base principal de la historia natural descriptiva, y debe considerársele como indispensable para el avance de las ciencias que trata de las propiedades medicinales de los vegetales, de su cultivo, o de su aplicación a las artes. Pero si esto es digno de ocupar por entero a un número de botánicos, si es incluso susceptible de ser examinado bajo puntos de vista filosóficos, no es menos importante definir la geografía de las plantas, ciencia de la cual no existe aún más que el nombre y que, sin embargo, forma parte esencial de la física general”.

Alexander von Humboldt, 1805

*Dominus illuminatio mea* (lema de Oxford University)

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis padres Rodolfo y Rosa por apoyarme siempre y estar al tanto de mi educación, y claro por dejarme decidir a estudiar esta maravillosa carrera que es la biología y llevar este gusto hasta estudios de posgrado, GRACIAS a ambos.

A mis hermanos María, Enrique y Rodolfo, por sus consejos y palabras de apoyo durante todos mis estudios, los cuales llegan a una etapa final y les agradezco el haber estado siempre al tanto.

A mi directora de tesis Isolda Luna Vega por aguantarme durante todos mis estudios de posgrado y compartir sus conocimientos conmigo, además de inculcarme junto con Juan José Morrone, el interés por la investigación biogeográfica (tarde, tarde pero se llegó el momento).

A los miembros del Comité Tutoral: Isolda Luna Vega, Susana Magallón Puebla y Oswaldo Téllez Valdés por las observaciones y comentarios a mi trabajo de tesis durante los tutorales y fuera de ellos, los cuales contribuyeron en gran medida a mi formación como futuro doctor en ciencias biológicas.

A los miembros del sínodo: Juan José Morrone, David Gernandt, Genaro Hernández Castillo y Alfredo Bueno Hernández, quienes me hicieron valiosas sugerencias para mejorar las partes no incluidas en los artículos que componen esta tesis y las pláticas extras sobre el contenido de los trabajos.

A mis amigos y colegas biogeográficos y/o botánicos del cubil y anexos, Isolda, Juan José, Rogelio, Othón, Diana, Beatriz, Andy, Hamlet, Jorge, Armando, Paquito, Alberto, César, Ramiro, Ana, Katia, Celia, Andrés, Julio, Santiago, Esmeralda, Carlos y Dafne.

A cinco generaciones de biólogos que me acompañaron durante mis estudios de doctorado, tal vez algunos sin saberlo y otros tantos que estuvieron al pendiente de mis avances, gracias.

Con mucho gusto y nuevamente a la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de seguir desarrollándome como estudiante de posgrado y profesionista, en especial a la Facultad de Ciencias.

**COROLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LAS  
GIMNOSPERMAS MEXICANAS**

**TABLA DE CONTENIDO**

<b>Dedicatoria</b>	<b>1</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>2</b>
<b>Resumen</b>	<b>4</b>
<b>Abstract</b>	<b>6</b>
<b>Introducción</b>	<b>8</b>
<b>Objetivos</b>	<b>11</b>
<b>Material y método</b>	<b>12</b>
<b>Capítulo I</b>	<b>14</b>
Contreras-Medina, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. <i>Interciencia</i> 31: 176-182.	
<b>Capítulo II</b>	<b>22</b>
Contreras-Medina, R. e I. Luna. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. <i>Biodiversity and Conservation</i> 16(6): 1803-1821	
<b>Capítulo III</b>	<b>42</b>
Contreras-Medina, R., I. Luna y J.J. Morrone. 2007. Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: Grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. <i>Biological Journal of the Linnean Society</i> 92: 405-417.	
<b>Capítulo IV</b>	<b>69</b>
Contreras-Medina, R., I. Luna y J.J. Morrone. 2007. Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. <i>Taxon</i> 56(3): 905-915.	
<b>Discusión general y conclusiones</b>	<b>81</b>
<b>Literatura citada</b>	<b>90</b>

## RESUMEN

Se presenta un análisis de la distribución de las especies de gimnospermas mexicanas bajo el enfoque de la biogeografía histórica y la corología. Inicialmente se llevó a cabo una revisión de los métodos contemporáneos en biogeografía, particularmente de la areografía, distribuciones potenciales, panbiogeografía, análisis de parsimonia de endemismos y biogeografía cladística, haciendo énfasis en la aplicación de cada uno de los métodos para la distribución geográfica de las especies de gimnospermas en México, comentando las ventajas y limitaciones de cada uno de ellos. Por otro lado, se realizó un análisis de los patrones de distribución de 124 especies de gimnospermas mexicanas, con la finalidad de detectar las áreas del país con alta riqueza de especies y endemismo, para que con esta información se propusieran áreas potenciales para la conservación. El estudio se realizó utilizando tres diferentes unidades de área (estados, provincias biogeográficas y celdas de un grado de lado). Adicionalmente, para las celdas se calcularon dos índices conocidos como endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido, donde aquellas celdas con valores altos en ambos índices y con alta riqueza fueron consideradas como 'hotspots'; estas celdas se localizan principalmente en el sur y centro de México. Los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz son los más biodiversos para las gimnospermas mexicanas. En el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) se estudiaron los patrones de distribución de 124 especies de gimnospermas mexicanas utilizando como unidades de área celdas de dos grados de lado y las provincias biogeográficas propuestas por CONABIO. Adicionalmente se realizó un análisis de trazos para estas mismas provincias a partir de los cladogramas obtenidos mediante la aplicación del método de PAE-PCE. El cladograma de consenso estricto de las celdas muestra algunos clados que son similares a los obtenidos con las provincias biogeográficas; de estos clados, tres concuerdan con algunas de las principales áreas de distribución de los pinos mexicanos propuestas previamente, las cuales se localizan en la parte norte de la península de Baja California, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental. A partir del método PAE-PCE se obtuvieron cinco trazos generalizados, los cuales se localizaron principalmente en provincias biogeográficas de montaña. En el análisis de biogeografía cladística se analizaron los patrones de distribución de 81 especies de tres géneros de gimnospermas mexicanas (*Ceratozamia*, *Dioon* y *Pinus*), con la finalidad de evaluar su contribución a la biogeografía de la Zona de Transición Mexicana desde el enfoque cladístico, aplicando un Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) y un Análisis de Parsimonia de Subárboles libres de Paralogía (PAPS). El BPA

muestra tres grupos principales de áreas, un clado A que comprende las provincias del noroeste, uno B, que incluye las provincias localizadas hacia ambas vertientes y las tierras bajas del centro de México, y finalmente un clado C que incluye las provincias montañas del país que abarcan la Zona de Transición Mexicana, además de algunas áreas de América Central y de los Estados Unidos de América. A su vez, el PAPS muestra tres grupos de áreas: un clado D que incluye a las provincias Vancouveriana, Apalaches y Costa del Golfo y Atlántica, todas de Estados Unidos; un clado E que incluye las provincias de la Cuenca del Balsas, Planicie Costera del Noreste y Planicie Costera del Noroeste; finalmente un clado F incluye a las Serranías Transísmicas, Soconusco, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, Sierra Madre Oriental, Baja California, Californiana, Gran Cuenca y Mojaveana. Comparando ambos análisis, sobresalen tres relaciones de áreas comunes: 1) Apalaches y Costa del Golfo y Atlántica, 2) Gran Cuenca, Mojaveana y Baja California y 3) Altiplano, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental. Los análisis de PAE-PCE y de biogeografía cladística señalan la importancia que han tenido las cadenas montañosas del país en la evolución espacial de las gimnospermas y la estrecha relación que guardan estas plantas con la orografía de México, además de que en estas áreas montañas se concentra la mayor diversidad de especies. Los patrones de distribución de las gimnospermas son acordes con la existencia de algunas provincias biogeográficas de México y muestran que las penínsulas mexicanas tienen una historia biogeográfica diferente del resto del país.



## ABSTRACT

A distribution analysis of Mexican gymnosperms species is presented, from historical biogeography and chorology approaches. Initially, a revision of current methods in biogeography was carried out, especially areography, predicted distributions, panbiogeography, parsimony analysis of endemism and cladistic biogeography; in this first paper the principles and advantages of some of these methods when they are applied to the geographic distribution of Mexican gymnosperms are exposed; also the convenience and applicability of each method in relation to the distributional range of these plants is discussed. In the other hand, an analysis of distributional patterns of 124 Mexican gymnosperm species was undertaken, in order to detect the Mexican areas with high species richness and endemism, and with this information to propose areas for conservation. This study includes analyses of species richness, endemism and distributional patterns of Mexican species of gymnosperms based on three different area units (states, biogeographic provinces and grid-cells of 1° x 1° latitude/longitude). In addition, weighted endemism and corrected weighted endemism indices were calculated, and those grid-cells with high values in both indices and with high species richness were considered as hotspots; these grid-cells are mainly located in Southern and Central Mexico. The states with high species richness are Chiapas, Oaxaca and Veracruz. In the Parsimony Analysis of Endemism (PAE) the distributional patterns of 124 species of Mexican gymnosperms were analyzed, using two different sample units: grid-cells of 2° x 2° latitude/longitude and biogeographic provinces proposed by CONABIO. In addition a track analysis was carried out for these same provinces from cladograms obtained with the iterative procedure PAE-PCE. The grid-cells strict consensus cladogram showed several clades equivalent to the results obtained with the biogeographic provinces. Three clades agree with some principal regions of distribution of Mexican pines previously identified, located at the northern portion of the Baja California peninsula, the Sierra Madre Occidental, and the Sierra Madre Oriental. Since PAE-PCE method five generalized tracks were obtained, mainly located in montane provinces. In the cladistic biogeography analysis distributional patterns of 81 species of three genera of Mexican gymnosperms (*Ceratozamia*, *Dioon*, and *Pinus*) were analyzed in order to evaluate their contribution to the cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone, applying Brooks Parsimony Analysis (BPA) and parsimony analysis of paralogy-free subtrees (PAPS). BPA showed three main groups of areas: clade A is comprised by northwestern provinces; clade B includes those provinces located at both

coasts and central lowlands of Mexico; and clade C includes those provinces that correspond to the Mexican montane areas of the Mexican Transition Zone, Central America and some areas of the United States of America. PAPS showed three groups of areas: clade D includes the Vancouverian, Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal provinces; clade E includes the Balsas Basin, Planicie Costera del Noreste and Planicie Costera del Noroeste provinces; and clade F includes the Serranías Transístmicas, Soconusco, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, Sierra Madre Oriental, Baja California, Californian, Great Basin and Mojavean provinces. Comparing both analyses, three common area relationships emerge: 1) Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal provinces, 2) Great Basin, Mojavean and Baja California provinces, and 3) Altiplano, Sierra Madre Oriental and Sierra Madre Occidental provinces. The PAE-PCE and cladistic biogeography analyses indicate that Mexican mountain chains are important in the spatial evolution of gymnosperms and also the close relationship of these plants with Mexican orography, moreover these mountain chains represent the areas where high species diversity occurs. The distributional patterns of gymnosperms are in accordance with some Mexican biogeographic provinces and show that Mexican peninsulas have a different biogeographic history in relation to continental Mexico.

# COROLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LAS GIMNOSPERMAS MEXICANAS

## INTRODUCCIÓN

Las gimnospermas son un elemento importante en las comunidades vegetales tanto fósiles como vivientes; dada su antigüedad representan un componente interesante para estudiarse desde una perspectiva de la biogeografía histórica (Contreras-Medina y Luna, 2002). En diversos estudios florísticos de México, las gimnospermas han estado representadas con menos del 2% de las especies, en contraste con las angiospermas y pteridofitas (*e.g.* Sosa y Gómez-Pompa, 1994; Dávila *et al.*, 1995; Barrios-Rodríguez y Medina-Cota, 1996; Alcántara y Luna, 2001); a pesar de lo anterior, en nuestro país se presenta la mayor diversidad de especies de varios géneros, como *Pinus*, *Ceratozamia* y *Dioon* (Contreras-Medina, 2004) y se ubica en un lugar privilegiado en cuanto a diversidad de gimnospermas en el mundo (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Diversidad de gimnospermas de varios países.

País	No. familias	No. géneros	No. especies	especies endémicas
China	9	35	190	88
Australia	6	18	112	108
Estados Unidos	5	19	111	47
México	6	14	130	55
Chile	4	9	16	2
Colombia	2	5	24	8

El estudio de las gimnospermas en México es importante desde diferentes puntos de vista:

- a) florístico, ya que en nuestro país se encuentra la mayor diversidad de especies de varios géneros y a nivel mundial se ubica en un lugar privilegiado en cuanto a riqueza;
- b) ornamental, debido a su belleza, porte o rareza, en especial de las cícadas y coníferas;
- c) económico, ya que a partir de varias especies se obtiene pulpa para papel, madera, resina y otros productos;
- d) ecológico, al formar bosques o ser componentes importantes en varios de los tipos de vegetación donde habitan, además de que proveen de alimento y crean hábitats para los animales;
- e) evolutivo, debido a que su evolución espacial y diversificación se ha visto relacionada con la compleja historia geológica del país, además de que representan linajes que son anteriores a las angiospermas.

Las gimnospermas en México están representadas por alrededor de 130 especies, incluidas en 14 géneros y seis familias, que representan el 15% del total de especies a nivel mundial; el endemismo a nivel específico es frecuente, principalmente en Zamiaceae, incluso a nivel estatal. En México se han realizado doce floras regionales donde se incluyen diferentes familias de gimnospermas: la Flora del Bajío y de regiones adyacentes (Zamudio, 1992, 2002; Zamudio y Carranza, 1994; Vovides, 1999), Flora de Baja California (Wiggins, 1980), Flora de Durango (García-Arévalo y González, 1998), Flora de Guerrero (Fonseca, 1994), Flora Neotrópica (Farjon y Styles, 1997), Flora de Nueva Galicia (McVaugh, 1992), Flora de Querétaro (Arreguín *et al.*, 1997), Flora del Valle de México (Espinosa, 1991), Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Medina y Dávila, 1997), Flora de Veracruz (Zanoni, 1982; Vovides, 1983; Narave y Taylor, 1997), Flora del noroeste de Sonora (Felger, 2000) y Flora de Yucatán (Flores *et al.*, 1992). Sin embargo, a la fecha no se habían realizado estudios biogeográficos sobre las gimnospermas mexicanas, donde se incluyeran aspectos de areografía y de biogeografía histórica de manera conjunta, que podrían contribuir a dilucidar las relaciones históricas entre las áreas de

endemismo que conforman a México y los países vecinos, basadas en este grupo de plantas. Existen diferentes propuestas para explicar el origen de la biodiversidad mexicana, por lo que el presente proyecto es novedoso en cuanto a que representa el primer estudio global de biogeografía histórica sobre un grupo de plantas que habita en México, además de que pretende contribuir al debate sobre la biogeografía histórica del país y los métodos aplicados para su análisis; asimismo reconocer patrones de distribución para la flora de gimnospermas en México, en cuanto a diversidad, endemismo y relaciones históricas entre las áreas de endemismo en las que habitan, aplicando para este último punto distintas metodologías de la biogeografía histórica.

Por todas estas razones, el primer capítulo de la tesis tuvo como objetivo principal comparar y discutir las ventajas y desventajas de diferentes métodos biogeográficos en relación a la distribución geográfica de las gimnospermas mexicanas. Aunque se han realizado algunos estudios sobre gimnospermas en diferentes estados o regiones del país, hasta el momento no se había realizado uno que contemplara todo el territorio nacional, por esta razón dentro del segundo capítulo se llevó a cabo un análisis biogeográfico para detectar patrones de diversidad y endemismo a nivel nacional y relacionarlos con aspectos de conservación, debido a que poco más de la mitad de las especies de gimnospermas (71) que habitan en México se encuentran bajo alguna categoría de riesgo, según la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). Por otro lado y con la finalidad de dilucidar patrones históricos de las gimnospermas en México, se aplicó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) utilizando dos diferentes unidades de estudio (celdas de 2° x 2° latitud/longitud y áreas de endemismo predeterminadas basadas en provincias biogeográficas) y un análisis de biogeografía cladística usando áreas de endemismo predeterminadas (provincias florísticas principalmente), además con estos estudios se pretende explorar el potencial del grupo y la contribución que pueden tener para estudios de biogeografía histórica en México.

## **OBJETIVOS**

En el presente trabajo se analizó la distribución geográfica de las gimnospermas mexicanas bajo diferentes enfoques, con la finalidad de realizar un estudio biogeográfico lo más completo posible de este grupo en México, así como proponer nuevos caminos de investigación sobre su distribución geográfica en el país. Para ello se realizaron los siguientes puntos: 1) compilación y sistematización de la información concerniente a la distribución de las gimnospermas mexicanas, con base en la consulta de colecciones en el país y en el extranjero, así como de la síntesis de literatura especializada; 2) desarrollar estudios de caso en México para detectar áreas de riqueza y endemismo, a partir de la distribución geográfica de las especies de gimnospermas, además de abordar un análisis de las relaciones históricas de la biota mexicana bajo el enfoque de la biogeografía histórica (análisis de parsimonia de endemismos, panbiogeografía y biogeografía cladística), basado en los patrones de distribución de dichos taxones; 3) comparar los patrones de distribución obtenidos de este grupo con trabajos realizados para otros taxones en el área; 4) contribuir a la iniciativa propuesta por Morrone y Espinosa (1998) hacia la formación de un Atlas Biogeográfico Mexicano, con información que permita construir mapas de distribución de las especies mexicanas de gimnospermas, así como un análisis biogeográfico de estos taxones.

## **MATERIAL Y MÉTODO**

La consulta de especímenes de herbario con la finalidad de obtener datos de distribución de las gimnospermas mexicanas, es una fase que se trabajó durante todo el tiempo de los estudios de doctorado y toda la información de las etiquetas de herbario fue capturada en una base de datos, que hasta el momento cuenta con más de 1500 registros para 127 especies y cerca de 2000 ejemplares examinados, tomados de las siguientes colecciones: Herbario Nacional del Instituto de Biología, UNAM (MEXU), Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB), Herbario del Jardín Botánico de Missouri (MO), Herbarios del Instituto de Ecología A.C. en Xalapa (XAL) y en Pátzcuaro (IEB), Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME), Herbario de la Universidad de Guadalajara (IBUG), Herbario del Departamento de Bosques, Universidad Autónoma Chapingo (CHAP), Herbario de la Universidad Veracruzana (XALU), Herbario Nacional Forestal (INIF) y Herbario de la Universidad de Baja California Sur (HCIB); asimismo la consulta de trabajos florísticos de México, así como de América del Norte y Centroamérica, zonas donde extienden su área de distribución varias especies de gimnospermas mexicanas, fue una parte importante para el desarrollo de este proyecto. Con los datos de ambas fuentes capturadas en una base de datos y con el uso de un programa de Sistema de Información Geográfica (ArcView), se obtuvieron los mapas respectivos de distribución geográfica de cada especie. Para los ejemplares que no presentaban datos de coordenadas geográficas del sitio de colecta, estas se obtuvieron mediante la utilización de mapas topográficos de escalas 1:250,000 y 1:50,000 de INEGI, o bien mediante el Nomenclátor de localidades de CONABIO. En el presente proyecto se trabajó con distribuciones actuales, ya que existen pocos trabajos paleontológicos

para México donde se incluyan gimnospermas y tienen el inconveniente que solamente se pueden comparar a nivel de género con los taxones actuales.

Al comparar el número de registros de herbario entre las distintas especies es notoria una diferencia, los taxones con una distribución restringida no están bien representados en las colecciones, mientras que los que se distribuyen más ampliamente son más frecuentes en los herbarios, por otro lado aquéllos que han sido descritos recientemente como nuevos para la ciencia no están en las colecciones botánicas.

Una vez obtenidos los mapas con las localidades de recolecta de los distintos taxones de gimnospermas, se realizaron los análisis biogeográficos, siguiendo los métodos sugeridos por cada enfoque, de tal forma que se aplicaron diferentes métodos biogeográficos, a saber: areografía, análisis de parsimonia de endemismos (PAE), análisis de trazos y biogeografía cladística, con la finalidad de detectar patrones comunes de distribución, entre las especies de gimnospermas mexicanas y compararlos con los de otros taxones que habitan el territorio nacional.



# LOS MÉTODOS DE ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO Y SU APLICACIÓN A LA DISTRIBUCIÓN DE LAS GIMNOSPERMAS EN MÉXICO

RAÚL CONTRERAS-MEDINA

## RESUMEN

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que estudia la distribución de los seres vivos; el análisis de los patrones de distribución de los organismos se lleva a cabo mediante diferentes métodos, dependiendo de la pregunta a responder. En el presente trabajo se exponen los principios y bondades de algunos de estos métodos aplicados a la distribución geográfica de las gimnospermas en México; asimismo, se discute la conveniencia y aplicabilidad de cada método en relación al intervalo del área de distribución geográfica de las especies. Para el caso particular de las gimnospermas mexicanas se considera que el análisis de parsimonia de endemismos y la panbiogeografía tienen el inconveniente de que no incluyen a aquellas especies que tienen

una distribución restringida, mientras que la biogeografía cladística solamente puede incluir aquellos taxones que tengan información filogenética. En contraste, la areografía y las distribuciones potenciales toman en cuenta los datos de todas las especies, independientemente de la amplitud en su distribución. Se concluye que los diferentes métodos biogeográficos pueden ser utilizados bajo un mismo análisis, ya sea como partes complementarias, o bien como etapas, a pesar de que algunos de estos han sido considerados como programas de investigación en competencia. Este tipo de estudios genera información que permite ampliar el conocimiento de la historia de la biota mexicana y ahondar en la biogeografía de las gimnospermas mexicanas.

*La biogeografía es una ciencia en su propio derecho con sus propios principios y métodos*

L. Croizat (1958)

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que se encarga del estudio de la distribución geográfica de los seres vivos en el tiempo y el espacio, tomando en cuenta los diversos factores que dieron lugar a tal distribución. Dentro de esta disciplina pueden reconocerse dos vertientes, la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica.

Desde hace algunos años la biogeografía se encuentra en un estado de revolución metodológica en relación con sus fundamentos, conceptos básicos, métodos y sus relaciones con otras disciplinas de la biología comparada (Morrone y Crisci, 1995; Crisci, 2001). Lo anterior se ha visto favorecido con el desarrollo de modernas he-

rramientas computacionales como los sistemas de información geográfica (SIG), que permiten llevar a cabo el análisis espacial de información biológica de manera más eficiente (Linder, 2001).

Independientemente del método utilizado en un análisis biogeográfico, el punto inicial es conocer la distribución geográfica del grupo o grupos que se desean estudiar. La obtención de esta información puede provenir de diferentes fuentes: ejemplares depositados en colecciones científicas como herbarios y museos, de la literatura, o bien de material recolectado por los investigadores mismos (Hall, 1994; Morrone y Ruggiero, 2001).

Sin embargo, es importante preguntarse si el reconocimiento de orga-

nismos endémicos y de categorías taxonómicas es el correcto, debido a la existencia de una serie de problemas que se pueden enfrentar. Dichos problemas son la falta de recolecta, la extinción local de un taxón en alguna de las áreas de estudio, la mala determinación de ejemplares en las colecciones y errores en la ubicación de la localidad de recolecta, así como la falta de estudios taxonómicos para ciertos grupos que son de interés.

Para llevar a cabo un análisis en biogeografía aplicando métodos contemporáneos, es necesario hacerlo en varias etapas que inicialmente involucran el reconocimiento de las áreas de riqueza y endemismo a partir de un análisis areográfico, además de estudios de distribución potencial con la finalidad de detectar aquellas áreas

**PALABRAS CLAVE / Análisis de Parsimonia de Endemismos / Areografía / Biogeografía Cladística / Distribuciones Potenciales / Gimnospermas / Panbiogeografía /**

Recibido: 03/10/2005. Modificado: 14/12/2005. Aceptado: 13/01/2006.

Raúl Contreras-Medina. **Biólogo y Maestro en Ciencias en Biología Vegetal, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Estudiante de Doctorado y Profesor, Facultad de Ciencias, UNAM. Dirección: Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apartado Postal 70-399, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México, D.F. México. e-mail: raconmed@hotmail.com**

donde es posible encontrar a un taxón a pesar de que no ha sido colectado. Posteriormente se puede aplicar el método panbiogeográfico, el análisis de parsimonia de endemismos o bien alguno de los métodos de la biogeografía cladística (Morrone y Crisci, 1995).

En diversos estudios florísticos de México, las gimnospermas representan menos del 2% de las especies, en contraste con las angiospermas y las pteridofitas. A pesar de ello, el país ocupa un lugar importante a nivel mundial en cuanto a diversidad y endemismo de especies de pinos y cícadas (Contreras-Medina, 2004).

El objetivo de esta contribución es presentar los principios y bondades de algunos de los diferentes enfoques biogeográficos y destacar la aplicación de cada uno a la distribución geográfica de las gimnospermas de México, con la finalidad de evaluar cuales taxones son susceptibles de análisis bajo cada uno de los métodos.

## Areografía

La corología o areografía es el estudio de las áreas de distribución de los taxones (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001), en relación con su descripción, comparación y análisis (Villarreal *et al.*, 1996). Generalmente se lleva a cabo con un taxón en particular, principalmente un género (Kohlmann y Sánchez, 1984; García-Mendoza, 1995) o una familia (Villarreal *et al.*, 1996; Valdés y Cabral, 1998).

Los análisis de este tipo ofrecen información acerca de la diversidad de grupos faunísticos y florísticos, ya sea por región, cuadrículas o estados, y contribuyen a la delimitación de regiones biogeográficas (Kohlmann y Sánchez, 1984). Adicionalmente permiten inferir patrones de distribución dentro del área total que involucra el estudio, como centros de diversidad y endemismo (Linder, 2001).

Los estudios areográficos se han visto favorecidos por el desarrollo de los sistemas de información geográfica (SIG), que permiten llevar a cabo el análisis espacial con diferentes unidades geográficas, como estados, provincias biogeográficas o bien cuadrículas de diferentes escalas.

La areografía se puede enmarcar dentro de la biogeografía descriptiva, lo cual implica que se obtiene la distribución geográfica de los taxones analizados, pero no se hacen más inferencias, como sería proponer relaciones históricas entre áreas como en la panbiogeografía, el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y la biogeografía cladística. Para llevar a cabo un estudio areográfico se requiere de los mapas de distribución puntual de los taxones bajo estudio en formato digital preferentemente,

para luego ser evaluados y comparados con la finalidad de detectar áreas ricas en especies y endemismos.

La areografía y las distribuciones potenciales pueden contribuir a detectar áreas particulares donde se requiere realizar colectas y trabajo de campo para los taxones estudiados.

## Distribuciones Potenciales

La importancia del clima para explicar la distribución geográfica fue reconocida por los naturalistas desde hace algunos siglos (*e.g.* Tournefort, 1781 y De Candolle, 1820, en Espinosa y Llorente, 1993). Un campo reciente en ecología que aborda el tema de la relación especies-ambiente es la predicción de la distribución geográfica de los taxones (Peterson y Cohoon, 1999), el cual surge a partir de técnicas estadísticas y herramientas como los SIG (Guisan y Zimmermann, 2000). El modelaje de la distribución geográfica potencial consiste en predecir las distribuciones con base en los requerimientos ecológicos de las especies, extrapolando los puntos de recolecta conocidos a áreas donde se desconoce su ocurrencia, utilizando en algunos métodos coberturas electrónicas de condiciones ecológicas (como GARP y BIOCLIM), tales como temperatura media anual, precipitación media anual y altitud, entre muchas otras. Los modelos generados de distribución potencial están basados en hipótesis de cómo los factores ambientales determinan la distribución de las especies y las comunidades (Guisan y Zimmermann, 2000), bajo la premisa que el conjunto de registros individuales de las especies se relaciona con las variables ambientales presentes en las localidades de recolecta.

El concepto de nicho ecológico, que es el conjunto de condiciones ecológicas dentro de las cuales una especie es capaz de mantener sus poblaciones viables (Peterson *et al.*, 2002), resulta importante en este tipo de estudios, ya que los mapas generados de distribución potencial para un área determinada (país o región) reflejan el nicho ecológico de la especie para la cual se realizó el análisis.

Para llevar a cabo un estudio de distribución potencial primero se modela el nicho ecológico y se reconocen las áreas que están sobrestimadas; posteriormente se hace una modificación bajo algún criterio y se eliminan dichas áreas, y finalmente se obtiene un mapa de distribución potencial (Navarro *et al.*, 2003), por lo que es importante que el investigador que realiza el modelo tenga idea de la biología del taxón bajo estudio y de su distribución conocida.

BIOCLIM (Nix, 1986) y GARP (Stockwell y Peters, 1999) son dos programas de cómputo que utilizan un algo-

ritmo para predecir la distribución potencial de las especies. El algoritmo implementado en BIOCLIM (Nix, 1986) se basa en los intervalos de los valores obtenidos para cada cobertura ecológica electrónica con base en los observados, que se obtienen a partir de los puntos de recolecta conocidos del taxón bajo estudio. El método considera a cada variable como independiente, de tal manera que ignora las correlaciones entre variables (Navarro *et al.*, 2003); sin embargo BIOCLIM representa una opción importante en el desarrollo tecnológico y conceptual del modelaje bioclimático, como se ha demostrado recientemente (Téllez-Valdés y Dávila-Aranda, 2003).

GARP (por sus siglas en inglés *Genetic Algorithms for Rule-set Prediction*; Stockwell y Peters, 1999) implementa un algoritmo genético que infiere el nicho ecológico a partir de algoritmos computacionales múltiples en un ambiente de 'aprendizaje'; en este sentido GARP relaciona las características ecológicas de los puntos de ocurrencia a un conjunto de puntos que se remuestran, de las áreas donde no se conoce la especie en una serie de cambios a las reglas, con la finalidad de producir una lista de reglas condicionales que predicen presencia o ausencia de la especie a través del escenario geográfico que se está analizando (Navarro *et al.*, 2003).

Análisis de este tipo han incluido más de 100 registros con localidades únicas (Peterson y Cohoon, 1999), mientras que también se presenta el otro extremo con un registro con su correspondiente localidad única (Peterson *et al.*, 2000). Lindenmayer *et al.* (1996) sugieren el uso de un mínimo de 50 localidades únicas para realizar un análisis de este tipo. Según Peterson *et al.* (2002) no hay especie para la que sea difícil o imposible modelar su distribución geográfica. Otro punto importante que señalan Lindenmayer *et al.* (1996) es que el conjunto de localidades únicas corresponda al intervalo de distribución completo del taxón bajo estudio, con la finalidad de incluir los valores máximo y mínimo de los requerimientos ecológicos de los taxones bajo estudio y obtener un modelo de predicción óptimo (Anderson *et al.*, 2003).

Recientemente este enfoque ha ido ganando importancia y actualmente existe una gran variedad de modelos que se han desarrollado para estudiar diferentes aspectos como biología de la conservación, investigación de cambio climático, biogeográficos y manejo de especies y hábitat (Navarro *et al.*, 2003). Para México se han realizado estudios de este tipo hasta el momento con aves y mamíferos (Navarro *et al.*, 2003; Peterson *et al.*, 2000, 2002) y angiospermas (Téllez-Valdés y Dávila-Aranda, 2003; Villaseñor y Téllez-Valdés, 2004).

Un problema que se ha detectado con GARP y BIOCLIM es que ambos trabajan con datos de presencia (ignoran la ausencia, que implica localidades donde se cumplen las condiciones climáticas para que habite la especie en cuestión pero no se ha registrado), debido a que rara vez la información sobre la ausencia del taxón está disponible, particularmente en áreas que no han sido muestreadas, como en el Neotrópico (Anderson *et al.*, 2003). Un problema particular de GARP es que debido a que el algoritmo incluye procesos azarosos como mutaciones y entrecruzamiento, genera múltiples modelos, por lo que los mapas de predicción generados no son siempre iguales (Anderson *et al.*, 2003). Otro problema en los modelos de distribución potencial lo representan los errores de omisión, cuando el modelo no indica cierta área como presencia y se tiene evidencia de que el taxón bajo estudio habita en dicha área, aunque aparentemente no son muy frecuentes; y los de comisión, cuando el modelo indica cierta área como presencia y se tiene suficiente evidencia de que el taxón bajo estudio no habita en dicha área, los cuales son más frecuentes y en ocasiones solamente se pueden validar con trabajo de campo.

#### **Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)**

Este análisis, conocido como PAE por sus siglas en inglés (*Parsimony Analysis of Endemicity*), es un método sugerido originalmente por Rosen (1984) y desarrollado por Rosen (1988) y por Rosen y Smith (1988), siendo posteriormente modificado por Craw (1988), Cracraft (1991) y Morrone (1994). Consiste en obtener distribuciones de distintos taxones monofiléticos que habiten un conjunto de áreas que se pretende analizar. El método (Glasby y Álvarez, 1999; Luna *et al.*, 1999) es análogo a un análisis cladístico donde los taxones compartidos, que representan a los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) de los taxones (caracteres) se utilizan para formular hipótesis de relaciones históricas (filogenia) de áreas (taxones). Con los datos de distribución de los grupos seleccionados se construye una matriz de taxones por áreas y se analiza bajo algún programa de cómputo que tenga implementado un algoritmo de parsimonia como lo es el Hennig86 (Farris, 1988), o bien Nona (Goloboff, 1993) a través de Winclada (Nixon, 1999). Con la finalidad de enraizar el cladograma se utiliza un área hipotética que se codifica con ceros en la matriz (Luna *et al.*, 1999), lo cual resulta controversial debido a que se elige arbitrariamente (Glasby y Álvarez, 1999). Con la aplicación de este método se obtiene un cladograma de áreas que representa una hipótesis de relación en-

tre las áreas de endemismo que forman parte del análisis. El uso de este método es controversial, ya que para algunos autores no es un método de biogeografía histórica debido, en gran parte, a que no se utilizan filogenias (Humphries, 2000; Brooks y Van Veller, 2003), en tanto que para otros sí lo es (Morrone y Crisci, 1995; Luna *et al.*, 1999). Sin embargo, tiene la ventaja sobre la biogeografía cladística de no requerir cladogramas taxonómicos, además de que puede utilizar la información biogeográfica brindada por taxones ampliamente distribuidos, los cuales representan un problema en biogeografía cladística (Glasby y Álvarez, 1999). Se ha sugerido que requiere de al menos 80 taxones para hacer el análisis (Glasby y Álvarez, 1999), lo cual representa una desventaja con relación a todos los otros métodos; también se ha sugerido que si existen localidades con muy pocos taxones respecto a las demás, entonces sean omitidas del análisis o, si es posible, fusionarlas (Rosen, 1988). La modificación hecha por Craw (1988), Cracraft (1991) y Morrone (1994) ha sido denominada recientemente (Porzecanski y Cracraft, 2005) como Análisis Cladístico de Distribuciones y Endemismo o CADE (por sus siglas en inglés *Cladistic Analysis of Distributions and Endemism*). El CADE se diferencia del PAE en que no se establece como prerrequisito que las áreas a analizar sean áreas de endemismo (solamente son localidades); además en el CADE se incluye en la matriz de datos información cladística, que consiste en codificar la distribución de los niveles jerárquicos más inclusivos, por ejemplo géneros y sus especies (Porzecanski y Cracraft, 2005). Las unidades geográficas de análisis que se han utilizado en el PAE son las localidades, cuadrículas con diferente resolución espacial y áreas de endemismo (Crisci *et al.*, 2000), estas últimas representadas generalmente por regiones o provincias biogeográficas.

Al igual que en biogeografía cladística se obtiene un cladograma de áreas como parte final del análisis, pero el PAE genera cladogramas de las localidades muestreadas directamente de la distribución geográfica de los taxones involucrados en el estudio (Rosen, 1988), sin hacer uso de filogenias. Otra similitud entre el PAE y parte de la biogeografía cladística es el uso de la parsimonia, como es el caso del Análisis de Parsimonia de Brooks o BPA (por sus siglas en inglés *Brooks Parsimony Analysis*).

#### **Panbiogeografía**

El método panbiogeográfico fue desarrollado originalmente por Croizat (1958, 1964) y continuado por la escuela neozelandesa con Craw, Grehan, Heads y Henderson, entre otros (Craw *et al.*, 1999). La parte inicial consiste básicamente en re-

presentar las localidades de recolecta o las áreas de distribución de un taxón particular en mapas; dicho taxón puede ser una especie, un grupo de especies, un género o una familia. Las localidades o las áreas de distribución se unen con sus vecinas más cercanas mediante una línea llamada trazo individual y representa las coordenadas primarias del taxón en el espacio (Croizat, 1958) y es donde se ha llevado a cabo su evolución (Crisci y Morrone, 1992). Una vez delineado el trazo individual se le da una dirección, es decir se le orienta, lo cual puede hacerse bajo alguno de los siguientes criterios: 1) hipótesis filogenética, 2) línea de base y 3) centro de masa (Crisci y Morrone, 1992). En el primer caso es necesario conocer la filogenia del grupo, lo cual resulta problemático para ciertos taxones pues implica contar con el cladograma del taxón, debido a que para muchos de ellos no se han realizado análisis filogenéticos. El segundo caso es uno de los más utilizados y consiste en reconocer cualquier rasgo geológico que se pueda identificar en un mapa, representado por una cadena montañosa, un valle o una cuenca oceánica. Por último, el centro de masa se refiere a la máxima concentración de diversidad de un taxón, pero tiene el inconveniente de ser similar a uno de los criterios para reconocer los centros de origen (Espinoza y Llorente, 1993); el concepto de centro de origen frecuentemente utilizado en la escuela dispersalista fue duramente criticado por Croizat a lo largo de toda su obra (Morrone, 2000).

Cuando se dibujan los trazos individuales de varios taxones, en ocasiones existe una coincidencia entre ellos, no obstante que presenten diferentes capacidades de dispersión; esta congruencia llamó la atención de Croizat y la nombró trazo generalizado, esto es, la línea resultante de la congruencia de dos o más trazos individuales. Estos trazos generalizados indican la preexistencia de biotas ancestrales que subsecuentemente se fueron fragmentando debido a cambios climáticos o procesos tectónicos (Morrone y Crisci, 1995). En ocasiones dos o más trazos generalizados se intersectan o convergen en un área determinada; dicha zona es reconocida como nodo y representa un área compuesta en lo que se refiere a sus elementos bióticos y compleja en cuanto a su historia geológica. La panbiogeografía es un método que se utiliza para reconocer patrones de distribución y homología espaciales, los cuales están representados por los trazos generalizados y pueden tener una gran influencia en la elección de las áreas a ser analizadas en un estudio de biogeografía cladística. Page (1987, en Espinoza y Llorente, 1993) considera que cualquier estudio panbiogeográfico debe incluir sus conceptos básicos, como son trazo individual y generalizado, línea de base y nodo.

La panbiogeografía tiene la ventaja de poder detectar los nodos, los cuales son áreas que mediante los otros métodos no son reconocidos. Una dificultad que se ha notado es que a nivel más regional (país o regiones dentro de un país), la forma de orientar los trazos mediante línea de base se vuelve complicada al no ser en ocasiones tan conspicuos los rasgos geológicos o geográficos, además que al analizar los trazos individuales de taxones dentro de regiones más pequeñas (país), los patrones para detectar los trazos generalizados no son tan evidentes como lo son a una escala mayor, debido a que las localidades de colecta no siempre coinciden completamente, de tal forma que los trazos individuales no se superponen totalmente. Por otra parte, aunque es posible mediante un análisis de trazos reconstruir biotas ancestrales que se han fragmentado a través del tiempo debido a cambios climáticos o geográficos, no se establece en este tipo de análisis de manera específica las relaciones entre las diferentes áreas bajo estudio (Humphries, 2000). También se ha señalado que el procedimiento para orientar los trazos individuales es ambiguo y que la panbiogeografía revela los rasgos más generales de los patrones de distribución siendo incapaz de resolver relaciones a niveles más finos (Platnick y Nelson, 1988).

### Biogeografía Cladística

La biogeografía cladística fue formulada por un grupo de biólogos del Museo Americano de Nueva York, a partir de la asociación de los conceptos teóricos de la panbiogeografía de Croizat y el método de la sistemática filogenética propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig (Craw, 1988; Espinosa y Llorente, 1993; Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 2000). Se sustenta en una estrecha relación entre la sistemática y la biogeografía, al considerar que los cladogramas taxonómicos, convertidos en cladogramas de áreas, pueden ayudar a conocer la secuencia de separación de las áreas bajo estudio, así como proponer hipótesis de relación entre las áreas de endemismo.

Para realizar un estudio de este tipo se requiere de al menos dos cladogramas taxonómicos de grupos que habiten en la zona que interesa. Debido a que para la mayoría de los taxones todavía no existen tales estudios, la obtención de los cladogramas resulta una limitante para llevar a cabo este tipo de análisis biogeográfico.

Cuando ya se tienen los cladogramas taxonómicos, se construyen los cladogramas particulares de áreas, los que se obtienen a partir de la sustitución de los taxones terminales por las áreas que éstos habitan. La inclusión de varios taxones dentro de un mismo análisis permite obtener un cladograma general de áreas. El análisis de

los cladogramas particulares de áreas es un procedimiento sencillo cuando cada taxón es endémico a un área y en cada área solamente habita un taxón; sin embargo, ciertos taxones provocan complicaciones dentro de este tipo de análisis biogeográfico, debido a que dificultan la resolución. Dichas complicaciones corresponden a tres casos: distribuciones redundantes, taxones ampliamente distribuidos y áreas faltantes. El primer caso se refiere a que en un área habitan dos o más taxones del mismo grupo, provocando la aparición de esa área en dos o más ramas terminales del mismo cladograma, lo cual implica simpatria en su distribución; el segundo trata sobre determinados taxones dentro de un grupo que tienen un intervalo de distribución muy grande, lo que puede deberse a dispersión, a que un taxón con una distribución amplia no respondió al evento vicariante, o a la falta de estudios taxonómicos profundos y que por lo tanto se trate realmente de entidades distintas; finalmente, el tercer caso se refiere a que en ocasiones en uno de los cladogramas de áreas para un cierto taxón no aparece una o más de todas las áreas consideradas en el análisis, esto es porque el taxón existe en el área pero no ha sido recolectado, habitó el área pero se extinguió o bien nunca existió en la zona.

En estos casos los cladogramas de áreas se deben transformar en cladogramas resueltos de áreas mediante la aplicación de procedimientos denominados supuestos 0, 1 y 2 (Crisci *et al.*, 2000). Con base en la información de los cladogramas de áreas o la de los cladogramas resueltos de áreas se obtiene el o los cladogramas generales de áreas, a partir de la aplicación de alguno de los métodos que se han desarrollado con este fin, entre los que destacan el análisis de componentes y el análisis de parsimonia de Brooks o BPA (Morrone y Crisci, 1995). En general, cuando se obtienen más de tres cladogramas generales de áreas se sugiere aplicar un consenso estricto para obtener un solo árbol (Marshall y Liebherr, 2000; Contreras-Medina y Luna, 2002).

El cladograma general de áreas representa una hipótesis de relación entre las áreas bajo estudio y la secuencia de su fragmentación. Finalmente, el cladograma general de áreas se puede comparar con los resultados de estudios previos y con un cladograma geológico.

Un problema que se detecta en los cladogramas generales es que si existen áreas donde el grupo bajo análisis no se encuentre bien representado, éstas ocuparán sitios basales dentro del cladograma (Contreras-Medina y Luna, 2002), lo que es un reflejo de la falta de información para ciertas áreas. Una ventaja sobre los demás enfoques biogeográficos (panbiogeografía y PAE) es que el análisis se basa en la filoge-

nia de los grupos estudiados, lo cual implica que el resultado (cladograma general de áreas) refleja relaciones históricas entre las áreas bajo estudio (Humphries, 2000). Se ha propuesto que existe cierta similitud entre los trazos, individual y generalizado de la panbiogeografía con los cladogramas, particular y general, de áreas de la biogeografía cladística, respectivamente, ya que la información particular de cada taxón junto con la de otros permite detectar patrones comunes de distribución (Craw, 1988; Crisci y Morrone, 1992; Crisci *et al.*, 2000).

### Evaluación de los Diferentes Métodos Aplicados a las Gimnospermas de México

Las especies de gimnospermas que habitan en México se comparten con los EEUU y países de América Central, o bien se trata de taxones endémicos, ya sean de amplia distribución dentro del territorio mexicano o bien muy restringida.

Los taxones de distribución restringida al formar parte del grupo bajo estudio en análisis biogeográficos como el PAE y la panbiogeografía se pueden considerar como no informativos, por lo cual queda fuera una parte del grupo. En el PAE se interpretan como autapomorfías y por lo tanto no contribuyen a establecer hipótesis de relación entre las áreas bajo análisis (Luna *et al.*, 1999) y por ello generalmente no se incluyen en la matriz de datos. En la panbiogeografía no contribuyen a la detección de patrones biogeográficos originados mediante la obtención de trazos generalizados, debido a que para estos taxones no es posible construir su trazo individual (Contreras-Medina *et al.*, 1999). En ambos casos se puede considerar que la representatividad taxonómica es incompleta (*sensu* Rosen, 1988) ya que los taxones endémicos son excluidos del análisis. El concepto de endemismo es relativo, ya que debe especificarse la unidad geográfica con la que se trabaja; en el caso del PAE y la panbiogeografía serán taxones no informativos si son endémicos de una unidad de área en un análisis determinado, sin embargo si se cambia la resolución de las unidades de estudio, un taxón que previamente era no informativo podrá serlo dadas nuevas unidades de área menores.

En el caso de las distribuciones potenciales dichos taxones se pueden utilizar para detectar si los modelos generados del nicho ecológico para cierta zona están muy sobreestimados ya que son taxones con distribución restringida. En la areografía estos taxones son fundamentales pues contribuyen a la regionalización a diferentes escalas al ser los que definen cada una de las unidades propuestas para una regionalización determinada, además de contribuir a detectar aquellas áreas que pueden considerarse como centros de endemismo al dar mayor

peso o valor a las áreas donde habitan (Linder, 2001). En la biogeografía cladística los taxones endémicos permiten una mejor resolución al momento de obtener el cladograma general de áreas y de hecho son dichos taxones los que no causan conflictos en este enfoque, en contraste con taxones ampliamente distribuidos, que habitan en varias áreas.

Para la areografía todos los taxones de gimnospermas mexicanas son factibles de ser utilizados, ya que se trata de conocer sus áreas de distribución geográfica y reconocer áreas de diversidad y endemismo para este grupo dentro del territorio mexicano en diferentes unidades de estudio tales como estados, provincias biogeográficas y cuadrículas. También para las distribuciones potenciales es posible utilizar todas las especies, ya que se trabaja con todo tipo de taxones en el sentido de su distribución, ya sea restringida o no, aunque el número de localidades únicas disponibles para un taxón puede jugar un papel importante en el resultado final. No debe olvidarse que es necesario cubrir el intervalo total de distribución, con lo que sería conveniente incluir localidades de los otros países donde se distribuyen las especies mexicanas cuando sea el caso. Para la panbiogeografía, como se mencionó anteriormente, los taxones endémicos no contribuyen a detectar patrones de relación espacial, los que se reconocen a partir de los trazos generalizados, mientras que aquellos con distribuciones más amplias contribuirán con más probabilidad al reconocimiento de patrones (trazos generalizados). No obstante, como se mencionó anteriormente, al llevarse a cabo el análisis dentro de regiones más pequeñas (nivel país), los patrones para detectar los trazos generalizados no resultan tan evidentes como lo es a nivel mundial, con lo que sería recomendable utilizar el PAE para construir trazos generalizados como se ha realizado (Luna *et al.*, 2000; Morrone y Márquez, 2001) y donde cada grupo monofilético de áreas representa un trazo generalizado, lo cual fue sugerido originalmente por Smith (1992). En el PAE todos los taxones de gimnospermas mexicanas pueden utilizarse, pero cierto tipo serán informativos, mientras que otros no, como los que presentan una distribución restringida, que actúan como autapomorfías, y los que se distribuyen en todas las áreas bajo análisis, que funcionan como sinapomorfías totales; ambos tipos de taxones no contribuyen a establecer hipótesis de relación entre las áreas estudiadas. En el caso de la biogeografía cladística, su aplicación se limita a las gimnospermas de México cuya filogenia se ha publicado, situación que se restringe por el momento a los géneros *Ceratozamia* (González y Vovides, 2002), *Dioon* (Moretti *et al.*, 1993) y *Pinus*, subgen. *Strobus* (Farjon y Styles, 1997)

mientras que para los otros géneros no existen cladogramas taxonómicos, de tal forma que no se puede aplicar a ellos este tipo de metodología. Por ello el cladograma general de áreas obtenido estará basado solamente en la información filogenética de los taxones mencionados; al igual que en el PAE y la panbiogeografía se puede considerar que la representatividad taxonómica es incompleta (*sensu* Rosen, 1988) ya que los taxones para los cuales no existe su filogenia son excluidos del análisis.

## Conclusión

A lo largo de este escrito se ha notado que existen en la actualidad diversos enfoques que intentan resolver diferentes preguntas en biogeografía y que pueden complementarse dentro de un mismo estudio.

Un estudio biogeográfico puede tener varias etapas y en cada una puede intervenir la aplicación de alguna de las diferentes metodologías contemporáneas, donde el análisis de la distribución geográfica de los taxones bajo estudio puede llevar al reconocimiento y delimitación de áreas de endemismo y riqueza mediante un análisis areográfico. Mediante un análisis panbiogeográfico se pueden determinar las homologías espaciales entre los taxones, así como una hipótesis de las relaciones históricas entre las áreas que habitan los taxones; un estudio de PAE y biogeografía cladística indica además de las relaciones de áreas, la secuencia de su fragmentación.

A pesar que se ha considerado a la panbiogeografía y a la biogeografía cladística como programas de investigación en competencia (Crisci y Morrone, 1992), ambos métodos pueden ser complementarios y utilizarse como diferentes fases dentro de un mismo análisis biogeográfico, donde las homologías biogeográficas de los taxones son obtenidas a partir de un trazo generalizado de la panbiogeografía y con la biogeografía cladística se obtiene la secuencia de fragmentación de las áreas involucradas en el trazo (Morrone y Crisci, 1995). La aplicación del método de PAE se puede realizar de manera preliminar a los métodos de la biogeografía cladística y la panbiogeografía, donde en esta última puede contribuir a la construcción de trazos generalizados, así como en la delimitación y reconocimiento de las áreas de endemismo.

La manera como son vistas las áreas de endemismo en cada una de dichas escuelas biogeográficas es distinta, debido a que en la biogeografía cladística representan la unidad de estudio y también pueden serlo para el PAE, mientras que para la panbiogeografía representan límites biogeográficos entre áreas naturales y pueden coincidir con zonas de complejidad biótica y

geológica, denominadas nodos. Por ejemplo, la parte sur de México junto con el norte de Centroamérica es una zona que ha sido considerada como un área de endemismo para varios taxones tanto de plantas como de animales. En la biogeografía cladística y el PAE es una más de las áreas incluidas en los análisis, mientras que para la panbiogeografía representa un nodo.

Desarrollar estudios de caso en México para proponer áreas de distribución geográfica potencial, así como detectar áreas de endemismo a partir de la distribución de las especies de gimnospermas y además de abordar un análisis de las relaciones históricas de la biota mexicana bajo el enfoque de la biogeografía histórica (PAE, panbiogeografía y biogeografía cladística), basado en los patrones de distribución de dichos taxones, es importante ya que de cerca de 130 especies de gimnospermas que habitan en México, 71 se encuentran en alguna categoría de riesgo, o bien algunas tienen importancia forestal. La finalidad de aplicar los diferentes métodos para analizar la distribución geográfica de las gimnospermas mexicanas es detectar patrones de distribución y realizar estudios de caso enfocados a responder preguntas tales como si las gimnospermas presentan áreas dentro del país, dónde éstas se concentran y dónde se encuentran varias especies endémicas, y si éstas a su vez coinciden. O bien, si la distribución que de las gimnospermas refleja la propuesta clásica de dividir al territorio mexicano en una parte Neártica y otra Neotropical. Cada método debe ser aplicado de acuerdo a los datos que se tienen y que se requieren para cada uno. La información disponible sobre las gimnospermas mexicanas permite que todos los enfoques planteados sean aplicados satisfactoriamente; no obstante, en ciertos casos se hará a un lado parte de la información debido a las características de cada método, como en el caso de taxones con distribución restringida y aquellos carentes de filogenia.

La comparación de los patrones de distribución obtenidos de gimnospermas con trabajos realizados para otros taxones (una vez realizados los análisis pertinentes) permitirá evaluar la concordancia existente entre ambos, respecto a estudios llevados a cabo con los mismos métodos o similares dentro del territorio de México o bien incluyendo parte del mismo, de los cuales ya suman varios, sobre todo en los últimos 20 años. En el ámbito de la biogeografía histórica, la biota mexicana ha sido estudiada aplicando diferentes enfoques biogeográficos y distintos grupos biológicos, principalmente vertebrados, insectos y angiospermas. Entre esos enfoques cabe destacar la panbiogeografía (Contreras-Medina y Elosa-León, 2001; Morrone y Márquez, 2001; Álvarez y Morrone, 2004; Escalante

et al., 2004; Morrone y Gutiérrez, 2005), la biogeografía cladística (Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001) y el análisis de parsimonia de endemismos (Luna et al., 1999; Morrone et al., 1999; Dávila-Aranda et al., 2002; Morrone y Escalante, 2002; Aguilar-Aguilar et al., 2003; García-Trejo y Navarro, 2004). Esta producción científica permite que las comparaciones sean en ocasiones numerosas o por lo menos asegura que exista un trabajo previo para contrastar.

La información generada del estudio de la distribución geográfica de las gimnospermas pretende contribuir a la iniciativa propuesta por Morrone y Espinosa (1998) hacia la formación de un Atlas Biogeográfico Mexicano, aportando mapas detallados de distribución y trazos individuales de las especies mexicanas de gimnospermas, así como un análisis biogeográfico de estos taxones. Con la información generada de la consulta de ejemplares depositados en colecciones y la literatura especializada se producirán mapas de distribución geográfica que contendrán datos confiables aunque seguramente en ciertos casos todavía incompletos de la distribución, pero que si además se modela su distribución potencial podrían incluir más áreas donde probablemente se encuentren. Tales mapas servirán de base para otros estudios biogeográficos o de otro tipo y para reconocer áreas donde es necesario hacer colectas, además de generar nuevas preguntas de investigación sobre su distribución geográfica en el país.

A partir de futuros análisis que involucren la visión conjunta de la panbiogeografía y de la biogeografía cladística, además del PAE y su posible conjunción con las distribuciones potenciales, y delimitando las áreas de endemismo y de riqueza de especies mediante la areografía, se logrará un mejor entendimiento y una mayor aproximación a la historia de la evolución de la Tierra y la distribución geográfica de los seres vivos.

#### AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Juan J. Morrone, Isolda Luna, Rogelio Aguilar, Susana Magallón y Oswaldo Téllez por la lectura crítica y comentarios al manuscrito, y a Sandra Córdoba por su apoyo constante. El presente trabajo fue apoyado por el proyecto PAPIIT IN206202 de DGAPA, UNAM y la beca de doctorado N°169858 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México.

#### REFERENCIAS

Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Salgado-Maldonado G (2003) Parsimony Analysis of Endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.* 30: 1861-1872.

Álvarez E, Morrone JJ (2004) Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29: 112-120.

Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol. Model.* 162: 211-232.

Brooks DR, Van Veller MGP (2003) Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 30: 819-825.

Contreras-Medina R (2004) Gimnospermas. En Luna I, Morrone JJ, Espinosa D (Eds.) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental: un enfoque multidisciplinario*. CONABIO-UNAM. México. pp. 137-148.

Contreras-Medina R, Luna I, Morrone JJ (1999) Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): a panbiogeographic approach. *Biogeographica* 75: 163-176.

Contreras-Medina R, Eliosa-León H (2001) Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En Llorente J, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. UNAM. México. pp. 197-211.

Contreras-Medina R, Luna I (2002) On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography. *Aust. Syst. Bot.* 15: 193-203.

Cracraft J (1991) Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Syst. Bot.* 4: 211-227.

Craw R (1988) Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geography as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.* 37: 291-310.

Craw RC, Grehen JR, Heads MJ (1999) *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press. Oxford, RU. 229 pp.

Crisci JV (2001) The voice of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 28: 157-168.

Crisci JV, Morrone JJ (1992) Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias (México) Esp.* 6: 87-97.

Crisci JV, Katinas L, Posadas P (2000) *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires, Argentina. 169 pp.

Croizat L (1958) *Panbiogeography*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela. 1731 pp.

Croizat L (1964) *Space, time, and form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela. 881 pp.

Dávila-Aranda P, Arias-Montes S, Lira-Saade R, Villaseñor JL, Valiente-Banuet A (2002) Phyto-geography of the columnar cacti (tribe Pachycereeae) in Mexico: a cladistic approach. En Fleming TH, Valiente-Banuet A (Eds.) *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, AZ, EEUU. pp. 25-41.

Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ (2004) The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biol. J. Linn. Soc.* 83: 327-339.

Espinosa D, Llorente J (1993) *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO. México. 133 pp.

Farjon A, Styles BT (1997) *Pinus (Pinaceae)*. Flora Neotropica Monograph 75. New York Botanical Garden. Nueva York, EEUU. 291 pp.

Farris JS (1988) *Hennig86*. Manual de referencia. Publicado por el autor. Nueva York, EEUU. 56 pp.

Flores-Villela O, Goyenechea I (2001) A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. En Johnson JD, Webb RG, Flores-Villela O (Eds.) *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*. University of Texas. El Paso, TX, EEUU. pp. 171-181.

García-Mendoza A (1995) Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En Linares E, Dávila P, Chiang F, Bye R, Elías T (Eds.) *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 51-75.

García-Trejo EA, Navarro AG (2004) Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zool. Mex.* 20: 167-185.

Glasy CJ, B Álvarez (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *J. Biogeogr.* 26: 507-533.

Goloboff P (1993) *Nona ver. 2.0* (para Windows). Tucumán, Argentina. www.cladistics.com/aboutNona.htm

González D, Vovides AP (2002) Low intralinear divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non-coding region. *Syst. Bot.* 27: 654-661.

Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147-186.

Hall JB (1994) Mapping for monographs: baselines for resource development. En Miller RI (Ed.) *Mapping the diversity of nature*. Chapman & Hall. Londres, RU. pp. 21-35.

Humphries CJ (2000) Form, space and time: which comes first? *J. Biogeogr.* 27: 11-15.

Kohlmann B, Sánchez S (1984) Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México: una síntesis de métodos. En *Métodos cuantitativos en la biogeografía*. Instituto de Ecología A. C. México. pp. 45-120.

Lindenmayer DB, Mackey BG, Nix HA (1996) The bioclimatic domains of four species of commercially important eucalypts from south-eastern Australia. *Aust. Forest.* 59: 74-89

Linder HP (2001) Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *J. Biogeogr.* 28: 169-182.

Luna I, Alcántara O, Espinosa D, Morrone JJ (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26: 1299-1305.

Luna I, Alcántara O, Espinosa D, Morrone JJ (2000) Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers. Distrib.* 6: 137-143.

Marshall CJ, Liebherr JK (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 27: 203-216.

Moretti A, Caputo P, Cozzolino S, De Luca P, Gaudio L, Siniscalco G, Stevenson DW (1993) A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 204-214.

Morrone JJ (1994) Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 188-194.

Morrone JJ (2000) Entre el escarmio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 25: 41-47.

Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.

Morrone JJ, Espinosa D (1998) La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49: 12-16.

- Morrone JJ, Márquez J (2001) Halfitt's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *J. Biogeogr.* 28: 635-650.
- Morrone JJ, Ruggiero A (2001) Cómo planear un análisis biogeográfico. *Dugesiana* 7: 1-8.
- Morrone JJ, Escalante T (2002) Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *J. Biogeogr.* 29: 1095-1104.
- Morrone JJ, Gutiérrez A (2005) Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 32: 1315-1325.
- Morrone JJ, Espinosa D, Aguilar C, Llorente J (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.* 44: 507-514.
- Navarro AG, Peterson AT, Nakazawa YJ, Liebig-Fossas I (2003) Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En Morrone JJ, Llorente J (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. UNAM-CONABIO. México. pp. 115-122.
- Nix HA (1986) BIOCLIM, a bioclimatic analysis and prediction system. En *CSIRO Division Water and Land Resources Research Annual Report*. CSIRO. Canberra, Australia. pp. 59-60.
- Nixon KC (1999) *Winclada ver. 0.9.99.unam21* (BETA). Ithaca, Nueva York, EEUU. [www.cladistics.com/about\\_winc.html](http://www.cladistics.com/about_winc.html)
- Peterson AT, Cohoon KP (1999) Sensivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecol. Model.* 117: 159-164.
- Peterson AT, Egbert SL, Sánchez-Cordero V, Price KP (2000) Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, México. *Biol. Conserv.* 93: 85-94.
- Peterson AT, Ball LG, Cohoon KP (2002) Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis* 144: 27-32.
- Platnick NI, Nelson G (1988) Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end? *Syst. Zool.* 37: 410-419.
- Porzecanski AL, Cracraft J (2005) Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* 32: 261-275.
- Rapoport EH (1975) *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. México. 214 p.
- Rapoport EH, Monjeu A (2001) Areografía. En Llorente J, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. UNAM. México. pp. 23-30.
- Rosen BR (1984) Reef coral biogeography and climate through the Late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands? En Brenchley P (Ed.) *Fossils and Climate*. Wiley. Londres, RU. pp. 201-262.
- Rosen BR (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. En Myers AA, Giller PS (Eds.) *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall. Londres, RU. pp. 437-481.
- Rosen BR, Smith AB (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En Audley-Charles MG, Hallam A (Eds.) *Gondwana Tethys. Spec. Publ. Geol. Soc. London* 37: 275-306.
- Smith AB (1992) Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 93: 263-276.
- Stockwell DRB, Peters D (1999) The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Inter. J. Geogr. Inform. Sci.* 13: 143-158.
- Téllez-Valdés O, Dávila-Aranda P (2003) Protected areas and climate change: A case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Cons. Biol.* 17: 846-853.
- Valdés J, Cabral I (1998) Corología de las gramíneas mexicanas. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Eds.) *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 427-434.
- Villarreal JA, Valdés J, Villaseñor JL (1996) Corología de las asteráceas de Coahuila, México. *Acta Bot. Mex.* 36: 29-42.
- Villaseñor JL, Téllez-Valdés O (2004) Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales Inst. Biol. UNAM, (Serie Botánica)* 75: 205-220.

## METHODS OF BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS AND THEIR APPLICATION TO THE DISTRIBUTION OF MEXICAN GYMNOSPERMS

Raúl Contreras-Medina

### SUMMARY

*Biogeography is a discipline included in comparative biology that studies the distribution of organisms; the distributional patterns of organisms are analyzed through the application of different methods, depending on the question formulated. In this work the principles and advantages of some of these methods when they are applied to the geographic distribution of the gymnosperms of Mexico are presented, and the convenience and applicability of each method in relation to the distributional range of the species is discussed. Particularly, in the case of Mexican gymnosperms, parsimony analysis of endemicity and panbiogeography have the disadvantage that their methods do not include those species with restricted ranges, whereas*

*cladistic biogeography only includes taxa with phylogenetic information. In contrast, areography and predicted distributions consider all the species, independently of their distributional range and availability of phylogenetic information. It is concluded that the different biogeographic methods can be used under the same analysis as complementary phases or components, despite the fact that some of them have been considered as antagonist research programs. This kind of studies generates valuable information that permits to extend the knowledge about the history of Mexican biota and to increase the knowledge on the biogeography of Mexican gymnosperms.*

## OS MÉTODOS DE ANÁLISE BIOGEOGRÁFICO E SUA APLICAÇÃO NA DISTRIBUIÇÃO DAS GIMNOSPERMAS NO MÉXICO

Raúl Contreras-Medina

### RESUMO

*A biogeografia é a disciplina da biologia comparada que estuda a distribuição dos seres vivos; a análise dos padrões de distribuição dos organismos se realiza mediante diferentes métodos, dependendo da pergunta a responder. No presente trabalho se expõe os princípios e bondades de alguns destes métodos aplicados à distribuição geográfica das gimnospermas no México; da mesma forma, se discute a conveniência e aplicabilidade de cada método em relação ao intervalo da área de distribuição geográfica das espécies. Para o caso particular das gimnospermas mexicanas se considera que a análise de parcimônia de endemismos e a panbiogeografia têm o inconveniente de que não incluem aquelas espécies que têm uma distribuição*

*restringida, enquanto que a biogeografia cladística somente pode incluir aqueles táxons que tenham informação filogenética. Ao contrário, a areografia e as distribuições potenciais levam em conta os dados de todas as espécies, independentemente da amplitude em sua distribuição. Conclui-se que os diferentes métodos biogeográficos podem ser utilizados sob uma mesma análise, seja como partes complementárias, ou bem como etapas, apesar de que alguns destes têm sido considerados como programas de investigação em competência. Este tipo de estudos gera informação que permite ampliar o conhecimento da história da biota mexicana e aprofundar na biogeografia das gimnospermas mexicanas.*

# Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms

Raúl Contreras-Medina · Isolda Luna-Vega

Received: 12 July 2005 / Accepted: 19 May 2006 / Published online: 16 August 2006  
© Springer Science+Business Media B.V. 2006

**Abstract** An analysis of the distribution patterns of 124 Mexican gymnosperm species was undertaken, in order to detect the Mexican areas with high species richness and endemism, and with this information to propose areas for conservation. Our study includes an analysis of species richness, endemism and distributional patterns of Mexican species of gymnosperms based on three different area units (states, biogeographic provinces and grid-cells of  $1^\circ \times 1^\circ$  latitude/longitude). The richest areas in species and endemism do not coincide; in this way, the Sierra Madre Oriental province, the state of Veracruz and a grid-cell located in the state of Oaxaca were the areas with the highest number of species, whereas the Golfo de México province, the state of Chiapas and a grid-cell located in this state were the richest areas in endemic species. A weighted endemism and corrected weighted endemism indices were calculated, and those grid-cells with high values in both indices and with high species richness were considered as hotspots; these grid-cells are mainly located in Southern and Central Mexico.

**Keywords** Areography · Conservation · Endemism · Gymnosperms · Mexico · Species richness

## Introduction

Since the first proposals of biogeographical regionalizations of the world (Sclater 1858; Wallace 1876), Mexico has been considered a transitional zone between the Nearctic and Neotropical biogeographic regions (Halffter 1987). Recently, based on panbiogeographic studies, Contreras-Medina and Eliosa-León (2001) and Morrone and Márquez (2001) proposed that the Mexican biota shows different biogeographic relationships as suggested by two North American tracks, one at the east and other

---

R. Contreras-Medina · I. Luna-Vega (✉)  
Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, México  
e-mail: ilv@hp.fciencias.unam.mx



at the west, and a Gondwanic track, that relate Mexico to the rest of the Neotropical region. The geographic distribution of the elements that constitute the Mexican biota has been the result of vicariance, dispersal events and local extinction, as well as climatic changes and speciation processes in situ (Salinas-Moreno et al. 2004), in a complex plate tectonic scenario (Ferrusquía-Villafranca 1993; Ortega et al. 2000).

At the end of the Cretaceous period, the Laramidian orogeny started and determined the main physiographic features of the mountains in Mexico and northern Central America (Halffter 1987; Salinas-Moreno et al. 2004), with the exception of the Transmexican Volcanic Belt that started in the Mid-Tertiary (Ferrusquía-Villafranca 1993; Ortega et al. 2000). Climatic changes during the Pleistocene (Toledo 1982) and orogenic processes contributed to the diversification of the genus *Pinus* in Mexico (Eguiluz 1985; Farjon and Styles 1997). In this scenario, barriers and corridors, as Pleistocenic refugia, played an important role in the spatial evolution of the Mexican gymnosperms (e.g. Perry et al. 1998; Contreras-Medina et al. 2001b; González and Vovides 2002).

Gymnosperms are seed plants that mainly inhabit temperate zones of both hemispheres and have been important elements in fossil and extant plant communities; their appearance in the late Paleozoic represents one of the most important evolutionary phases among the patterns of vascular plant diversification (Niklas et al. 1983). Due to their antiquity, they represent an interesting group for distributional analysis from an historical biogeography approach. In several Mexican floristic studies, gymnosperms represent approximately 2% of species diversity, in contrast with angiosperms and pteridophytes (Contreras-Medina 2004). Notwithstanding, Mexico represents the country with more species of some genera, such as *Ceratozamia*, *Dioon* and *Pinus* (Contreras-Medina 2004) and plays an important role in gymnosperm diversity at a world-wide level (see Takhtajan 1986; Osborne 1995).

Mexican gymnosperms are distributed mainly in temperate forests and arid scrubs. Studies about the geographic distribution of gymnosperms in Mexico are imperative not only theoretically but practically, especially for those groups with great economic value such as *Abies* and *Pinus*, and those threatened taxa included in some risk categories, like cycads. Floristic richness of Mexican gymnosperms is represented by nearly 130 species, included in 14 genera and six families, such diversity represents 15% in a world-wide level; species endemism is frequent, even at state level, mainly in Zamiaceae.

Areography (also named chorology) is defined as the study of distributional areas of taxa (Rapport 1975; Rapport and Monjeau 2001). This type of studies can offer information about areas of richness and endemism of faunistic and floristic groups in a country or continent, and may also contribute to the delimitation of biogeographic regions. Some previous works that have applied this approach to Mexican plant taxa were carried out by Kohlmann and Sánchez (1984) with *Bursera*, Valdés and Cabral (1993) with grasses, and García-Mendoza (1995) with Agavaceae.

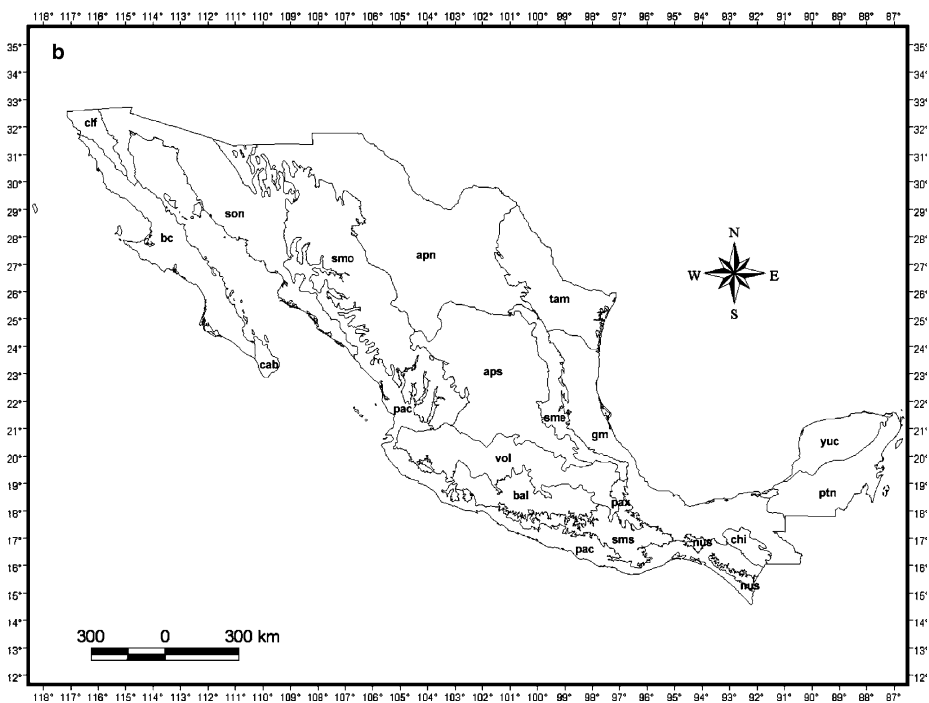
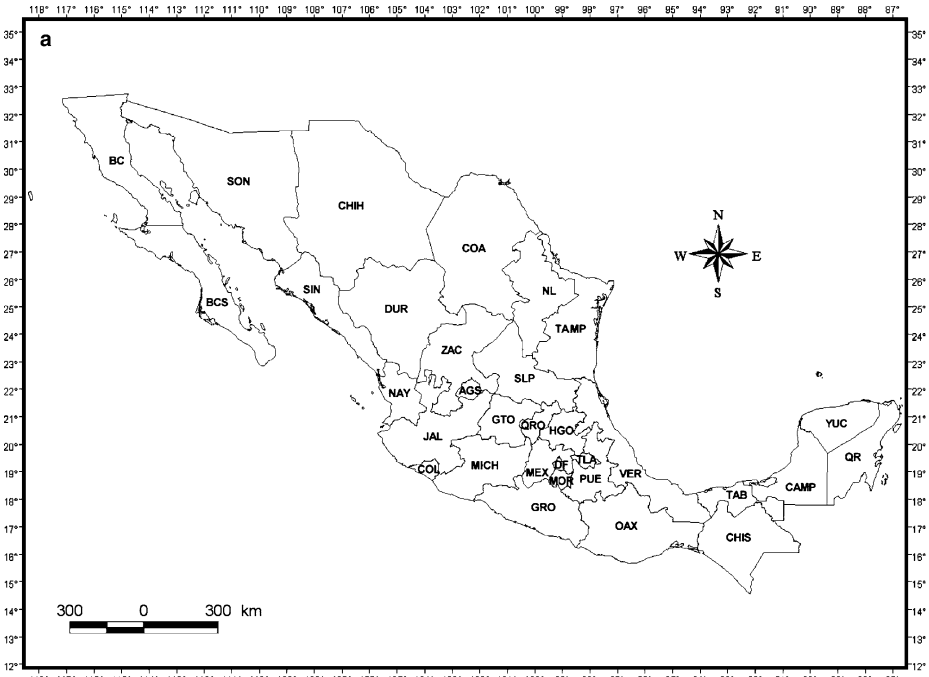
Our aim is to detect Mexican areas of richness and endemism of gymnosperms based on their presence on states, biogeographic provinces, and grid-cells and to compare the results obtained. With this task we will be able to generate useful information to carry out several aspects on the geographical distribution of these seed plants in the country, and to detect some important areas for conservation based on this group of plants.

## Materials and methods

Distributional data of gymnosperm species were obtained from the revision of 1465 herbarium specimens deposited in the following collections: National Herbarium of the Instituto de Biología, UNAM (MEXU); Herbarium of the Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB); Herbarium of the Missouri Botanical Garden (MO); Herbaria of the Instituto de Ecología A.C. in Xalapa City (XCAL) and Pátzcuaro City (IEB); Herbarium of the Facultad de Ciencias, UNAM (FCME); Herbarium of the Universidad de Guadalajara (IBUG); Herbarium of the Departamento de Bosques, Universidad Autónoma Chapingo (CHAP); Herbario Nacional Forestal (INIF); Herbarium of the Universidad Veracruzana (XALU); and Herbarium of the Universidad de Sonora (USON). In addition, some floristic and revisionary studies were reviewed (Zanoni and Adams 1979; Wiggins 1980; Zanoni 1982; Vovides et al. 1983; Stevenson et al. 1986; Patterson 1988; Espinosa 1991; McVaugh 1992; Zamudio 1992, 2002; Moretti et al. 1993; Zamudio and Carranza 1994; Fonseca 1994; Farjon and Styles 1997; Medina and Dávila 1997; Narave and Taylor 1997; Vovides 1999; Aguirre-Planter et al. 2000; Felger 2000; Contreras-Medina et al. 2001a, 2003). Finally, in order to obtain field data and to make field observations of natural populations of some gymnosperm species, field exploration was carried out in the Mexican states of Hidalgo, Querétaro, Estado de México, Puebla, and Oaxaca.

In order to perform the biogeographic analysis, Mexican states, biogeographic provinces and  $1^\circ \times 1^\circ$  latitude/longitude squares were used as units of study. We included a state level in the analysis because in Mexico, as well as in other countries, conservation decisions are generally undertaken considering political boundaries, rather than natural criteria (Dávila-Aranda et al. 2004), and because in megadiverse countries distributional data tend to be organized on the basis of geopolitical units (Gaston and Williams 1996). In order to recognise some patterns at the state level (Fig. 1a), we followed the criteria suggested by Dávila-Aranda et al. (2004), grouping the species in four sets based on their patterns of distribution: (1) scarcely distributed (species recorded only in one state); (2) narrowly distributed (2–4 states); (3) normally distributed (5–9 states); and (4) widely distributed (10 or more states). We also used the Mexican biogeographic provinces proposed by the Comisión Nacional Para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO) (Arriaga et al. 1997), which represent a regionalization of the country based on four different sources (vascular plants, herpetofauna, mammals and morphotectonics, Fig. 1b). In each province, the contribution of endemic gymnosperm species was evaluated and those biogeographic provinces with more species were remarked. Despite more recent regionalizations of Mexico have been proposed (e.g. Morrone 2001), the scheme of CONABIO has the advantage of having been generated in digital format, so the distributional data of gymnosperms can be analysed with a Geographic Information System (GIS).

In many cases the size of the Mexican states studied herein (i.e. Chihuahua versus Tlaxcala) and the biogeographic provinces (i.e. Altiplano Norte versus Soconusco) are extremely different. Thus, it was necessary to carry out an alternative biogeographic analysis with standard units of the same size. For this reason, we chose squares of one geographical degree per side, partially to facilitate the data manipulation and to reduce the effect of sampling artifacts, such as mapping errors and



**Fig. 1** (a) The 32 Mexican states. Abbreviations are: AGS = Aguascalientes, BC = Baja California, BCS = Baja California Sur, CAMP = Campeche, CHIS = Chiapas, CHIH = Chihuahua, COA = Coahuila, COL = Colima, DF = Distrito Federal, DUR = Durango, GTO = Guanajuato, GRO = Guerrero, HGO = Hidalgo, JAL = Jalisco, MEX = México, MICH = Michoacán, MOR = Morelos, NAY = Nayarit, NL = Nuevo León, OAX = Oaxaca, PUE = Puebla, QR = Quintana Roo, QRO = Querétaro, SLP = San Luis Potosí, SIN = Sinaloa, SON = Sonora, TAB = Tabasco, TAMP = Tamaulipas, TLA = Tlaxcala, VER = Veracruz, YUC = Yucatán, ZAC = Zacatecas; (b) the 19 biogeographic provinces of Mexico according to Arriaga et al. (1997). Abbreviations are: apn = Altiplano Norte, aps = Altiplano Sur, bal = Depresión del Balsas, bc = Baja California, clf = California, cab = Del Cabo, chi = Los Altos de Chiapas, gm = Golfo de México, nus = Soconusco, oax = Oaxaca, pac = Costa del Pacífico, ptn = Petén, sme = Sierra Madre Oriental, smo = Sierra Madre Occidental, sms = Sierra Madre del Sur, son = Sonorensis, tam = Tamaulipeca, vol = Eje Volcánico, yuc = Yucatán

unsampled grids in sparsely inhabited areas (Crisp et al. 2001). This scale size was chosen because it was tested in previous works on areography and diversity of different groups of Mexican flora (e.g. Kohlmann and Sánchez 1984; García-Mendoza 1995; Dávila-Aranda et al. 2004). We applied richness and endemism indices proposed by Crisp et al. (2001) and Linder (2001) to these grid-cells, which were previously applied to Australian and African floras, respectively, dividing the study areas in squares of one or two geographical degrees per side, in order to detect centres of species richness and endemism of vascular plants. The use of equal-area grids has also been considered as an important tool for studying biogeographic patterns in biological diversity (McAllister et al. 1994).

Species richness was measured simply as the total count of species within each grid-cell and is also known as unweighted species richness (Linder 2001). A first index termed ‘weighted endemism’ was related to species richness (Crisp et al. 2001). The first step consisted in dividing each grid-occurrence by the total number of grids in which one species occurs. Thus, a species restricted to a single grid was scored as ‘1’ for that grid, and ‘0’ for all other grids, and a species found in four grids, was scored as ‘0.25’ for each of the four grids, and ‘0’ for all remaining grids; then the sum of all score species values for each grid was obtained. A second index named ‘corrected weighted endemism’ (Crisp et al. 2001), consisted in dividing the weighted endemism index by the total count of species in each grid cell. Those grid-cells with the highest scores in the first index were considered as centres of richness and for the second index as centres of endemism (see Crisp et al. 2001 and Linder 2001 for further details). Grid-cells with none or one species recorded were deleted from the analysis of corrected weighted endemism and are not shown in the resultant map. Grid-cells values obtained for weighted endemism and corrected weighted endemism indices were ranged from 1 to 10. Each species was scored as present in a grid-cell independently of the number of times recorded in it (Linder 2001).

In our work, we do not deal with patterns of similarity among states, biogeographic provinces or grid-cells. We considered as endemic species those with ranges limited to a state or biogeographic province. Species restricted to a single cell were considered endemics with a small distribution range (narrow endemics).

Geographic distribution maps of each gymnosperm species were obtained using ArcView GIS (ESRI 1999). The map of known distribution of each species was first projected on a map of Mexico with state divisions, second on a map of biogeographic provinces produced by CONABIO (Arriaga et al. 1997), and third on a grid map of Mexico divided in cells of 1° per side, in order to detect those richest areas in endemism and species of gymnosperms in Mexico.

Finally, we selected those grid-cells with more endemic species to Mexico and/or more species richness and compared them with the Mexican priority regions for conservation of CONABIO (Arriaga et al. 2000), which represent areas with high biodiversity, formulated by an expertise set of national researchers coordinated by CONABIO; also we compare our results with others based in other groups of plants.

## Results and discussion

### State analysis

Sixty-eight species of gymnosperms are endemic to Mexico, representing 56% of the total number of taxa recorded in the country. Notwithstanding that these endemic species are found at different states, many of them are concentrated in southern Mexico, in the states of Chiapas, Oaxaca and Veracruz, especially those of Zamia-ceae (Table 1). Many states do not include any endemic species, mainly those

**Table 1** Families, genera, species richness, and endemism of wild gymnosperms in the 32 Mexican states

States	Number of species	Number of genera	Number of families	Number of endemic species
Veracruz	<b>39</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>5</b>
Oaxaca	<b>38</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>6</b>
Nuevo León	<b>33</b>	<b>11</b>	<b>5</b>	1
Chihuahua	<b>33</b>	7	3	0
Coahuila	<b>32</b>	8	3	0
Chiapas	<b>31</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>7</b>
Hidalgo	<b>31</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	0
Jalisco	31	8	4	1
Durango	30	9	4	0
San Luis Potosí	29	<b>11</b>	<b>6</b>	1
Puebla	28	<b>12</b>	<b>6</b>	1
Michoacán	25	8	4	1
Querétaro	25	<b>12</b>	<b>6</b>	0
Tamaulipas	25	<b>11</b>	<b>6</b>	1
Guerrero	24	8	4	0
Zacatecas	24	5	3	1
Sonora	22	8	4	0
México	20	5	2	0
Distrito Federal	16	5	2	0
Nayarit	16	6	3	0
Baja California	15	5	3	0
Morelos	15	4	2	0
Tlaxcala	14	4	2	0
Sinaloa	13	4	2	0
Guanajuato	12	5	3	0
Aguascalientes	9	4	3	0
Colima	5	4	3	0
Tabasco	4	3	2	1
Quintana Roo	2	2	2	0
Baja California Sur	1	1	1	0
Campeche	1	1	1	0
Yucatán	1	1	1	0

Numbers in bold represent the higher in each category

located in northeastern Mexico and central and northern portions of the Pacific coast. States richest in species are: Veracruz, Oaxaca, Nuevo León, Chihuahua, Chiapas, Coahuila, Hidalgo, Jalisco, Durango, San Luis Potosí and Puebla (Fig. 2a). These states are located in southern, central, and northern Mexico, which suggests that they do not obey a latitudinal gradient, following the distribution of the main Mexican mountain chains (i.e. Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Transmexican Volcanic Belt, and Serranías Transísmicas). States poor in species are Baja California Sur, Campeche, and Yucatán, located in the Baja California and Yucatán peninsulae.

Results obtained show that nine out of the 14 genera represented in Mexico have at least one endemic species, which is more evident in the cases of *Ceratozamia* (13 species) and *Dioon* (10 species); most of the species of these genera are restricted to the Mexican territory.

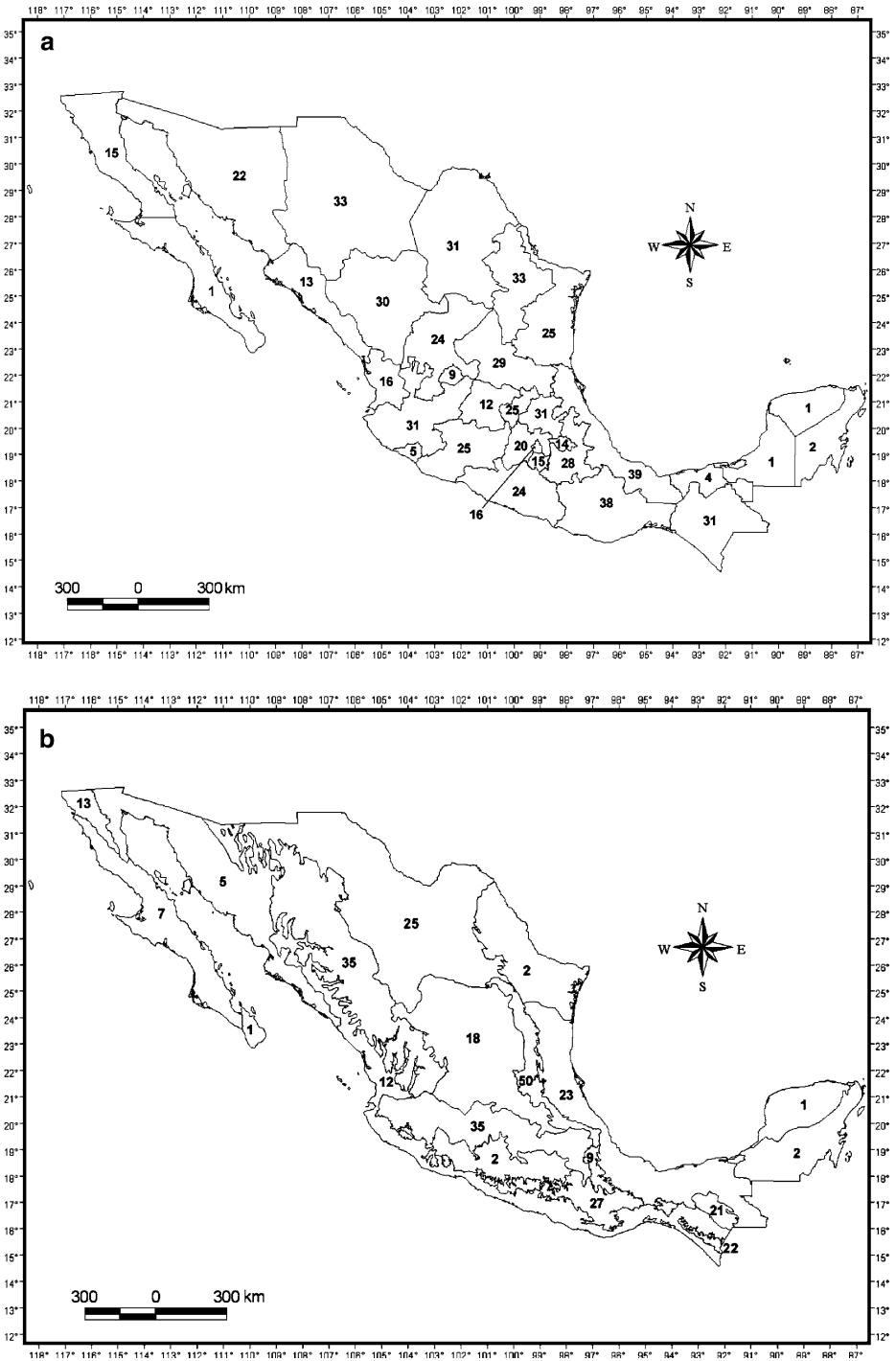
Several species are shared with adjacent parts of Central America (i.e. *Abies guatemalensis* Rehder, *Pinus teocote* Schltld. et Cham., *Zamia herrerae* Calderón et Standl.) and with the United States of America (e.g. *Abies concolor* (Gordon et Glendinning) Hildebrand, *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Ephedra nevadensis* S. Watson, and *Pinus coulteri* D. Don). Thus, the percentage of endemism may increase if a broader geographical approach is undertaken. The inclusion of some parts of Central America and southern United States of America generate a more natural geographic regionalization, as suggested by several authors (Rzedowski 1991; Morrone 2001).

There are 47 species that are scarcely distributed in Mexico and 26 of them are represented in only one state (Table 1); also 28 of them are endemic to Mexico. Many of these species are only known from one or few localities, such as *Ceratozamia kuesteriana* Regel, *Dioon califanoi* De Luca et Sabato, and *Pinus maximartinezii* Rzedowski, and the remaining species are distributed also in adjacent countries. Twenty-seven species are narrowly distributed (2–4 states), 12 of them are only found in two states and 15 species of Pinaceae and Zamiaceae are endemic to Mexico. A third group (distributed in 5–9 states) includes 25 species; nine of them are endemic to the Mexican territory. Twenty-one species are distributed in 10 or more states, and eight are endemic to Mexico. *Pinus teocote* Schltld. et Cham. and *Taxodium mucronatum* Ten. (the National Mexican tree) seem to be the species of gymnosperms most widely distributed (23 states), and represent the dominant trees in some Mexican temperate and riparian forests, respectively.

### Biogeographic provinces analysis

Mexican gymnosperms are distributed mainly in the Mesoamerican Mountain region sensu Rzedowski (1978), in which are concentrated more than a half (near 70 species); this region includes the following biogeographic provinces: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico, Sierra Madre del Sur and Altos de Chiapas (Fig. 2b).

The Sierra Madre Oriental province harbours the high number of species (50); this province has been previously considered as an important richness area of Mexican gymnosperms (Contreras-Medina 2004); other rich provinces are Eje Volcánico and Sierra Madre Occidental (35 species each), Sierra Madre del Sur (27), Altiplano Norte (25), Golfo de México (23), Soconusco (22) and Altos de Chiapas (21) (Table 2). Provinces with fewer numbers of species are Depresión del Balsas,



**Fig. 2** (a) Species richness recorded in each Mexican states; (b) species richness recorded in each Mexican biogeographic provinces (sensu Arriaga et al. 1997). See Fig. 1b for province names

**Table 2** Families, genera, species richness, and endemic species of wild gymnosperms in the 19 Mexican biogeographic provinces

Biogeographic provinces	Number of species	Number of genera	Number of families	Number of endemic species
Sierra Madre Oriental	<b>50</b>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>10</b>
Eje Volcánico	<b>35</b>	<b>8</b>	4	2
Sierra Madre Occidental	<b>35</b>	7	2	2
Sierra Madre del Sur	<b>27</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	1
Altiplano Norte	<b>25</b>	5	3	0
Golfo de México	23	7	4	<b>12</b>
Soconusco	22	<b>9</b>	4	<b>5</b>
Altos de Chiapas	21	<b>9</b>	5	0
Altiplano Sur	18	6	3	0
California	13	5	3	0
Costa del pacífico	12	6	4	<b>3</b>
Oaxaca	9	5	3	<b>4</b>
Baja California	7	3	3	0
Sonorenses	5	4	4	0
Depresión del Balsas	2	2	2	0
Petén	2	2	2	0
Tamaulipeca	2	2	2	0
Del Cabo	1	1	1	0
Yucatán	1	1	1	0

Numbers in bold represent the higher in each category

Petén and Tamaulipeca with two species each, and finally Yucatán and Del Cabo provinces with one species each.

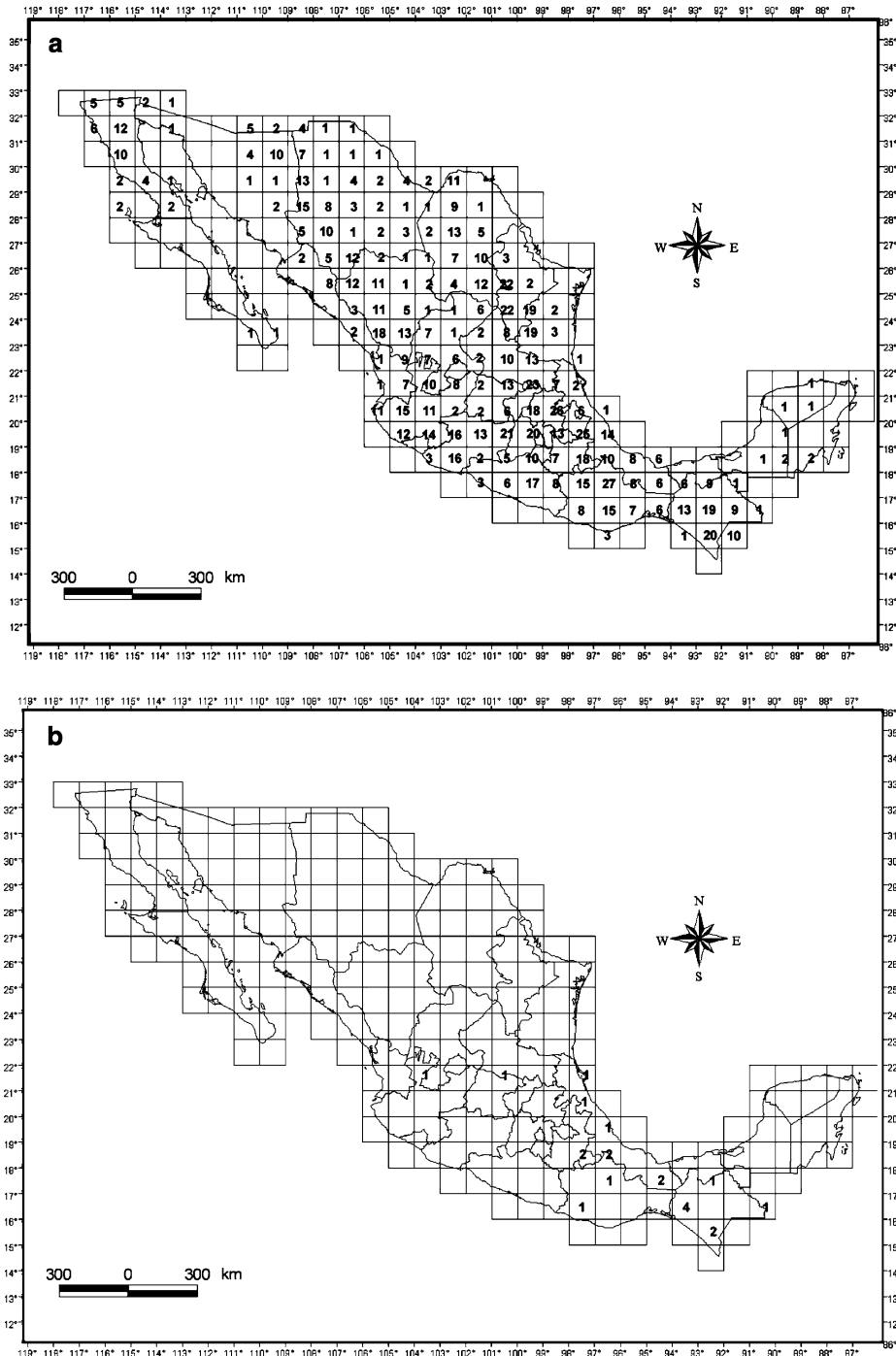
Nearly one third of the Mexican species of gymnosperms are restricted to one province, mainly in the case of the following provinces: Golfo de México (12), Sierra Madre Oriental (10), Soconusco (5), Oaxaca (4), and Costa del Pacífico (3) (Table 2). The geographic distribution of some species agree and has been useful to define the province in which they inhabit, i.e. *Pinus coulteri* D. Don is diagnostic to the Californian province (Espinosa et al. 2000) and *Pinus greggii* Parl. and *Ceratozamia kuesteriana* Regel are both endemic to the Sierra Madre Oriental province (Contreras-Medina 2004). Species that have been recorded in a large number of provinces are *Taxodium mucronatum* (12 provinces) and *Pinus teocote* (8 provinces), followed by *Cupressus lusitanica* Mill., *Juniperus flaccida* Schltld., and *Pinus oocarpa* Schltld. (7 provinces).

### Grid-cells analysis

Mexico was divided in 240 grid-cells and from these, 164 cells include at least one record; for purposes of this work, we included 1155 occurrence records of 124 species of gymnosperms from six families: Cupressaceae, Ephedraceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Taxaceae, and Zamiaceae. Statistics revealed that the mean range is 9 grid-cells, the median is 5 cells, and the mode is a single cell (24 species); this last result indicates that nearly one fifth of gymnosperms are distributed in small ranges of Mexico. Similar statistical parameters with this methodology were obtained by Crisp et al. (2001) for the Australian flora. Taxa represented in more grid-cells were *Pinus cembroides* Zucc. and *P. teocote* Schltld. et Cham., recorded in 44 grid-cells each.

Grid-cells richest in species were concentrated in different areas (Fig. 3a), mainly located in the following biogeographic provinces, all of them represented by





**Fig. 3** (a) Species richness mapped in  $1^\circ \times 1^\circ$  grid-cells; (b) species of Mexican gymnosperms restricted to one grid-cell mapped in  $1^\circ \times 1^\circ$  grid-cells

mountain chains: Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico, Sierra Madre del Sur, Los Altos de Chiapas, and Sierra Madre Occidental. The Sierra Madre Oriental, located in eastern Mexico, comprises most of the richest grid-cells; six of the 12 grid-cells scoring highest for species diversity are located in this province. This result confirms that this area is the richest in species of gymnosperms in Mexico, as suggested earlier by Contreras-Medina (2004). The Transmexican Volcanic Belt (Eje Volcánico province) is other mountain chain that contains several grid-cells with more than 19 species, three of them high-scored. The state of Chiapas comprises four provinces, two of them almost restricted to this state (Soconusco and Los Altos de Chiapas); in these two provinces are located two of the most richest cells (20 and 19 species, respectively) of the country. The richest cell (containing 27 species) is located at the Sierra Madre del Sur province, in the state of Oaxaca (Fig. 3a).

Results obtained in the grid-cells analysis support the state and province analyses done above. They coincide that the Yucatán Peninsula and the southern part of Baja California are the poorest regions in gymnosperm species.

Gymnosperm species occurring in a single grid-cell are shown in Fig. 3b. These species are distributed mainly in southeastern and central Mexico and in the northern portion of the Baja California Peninsula. All the species in the continental plate are endemic to the country, whereas those located in Baja California are shared with the United States of America.

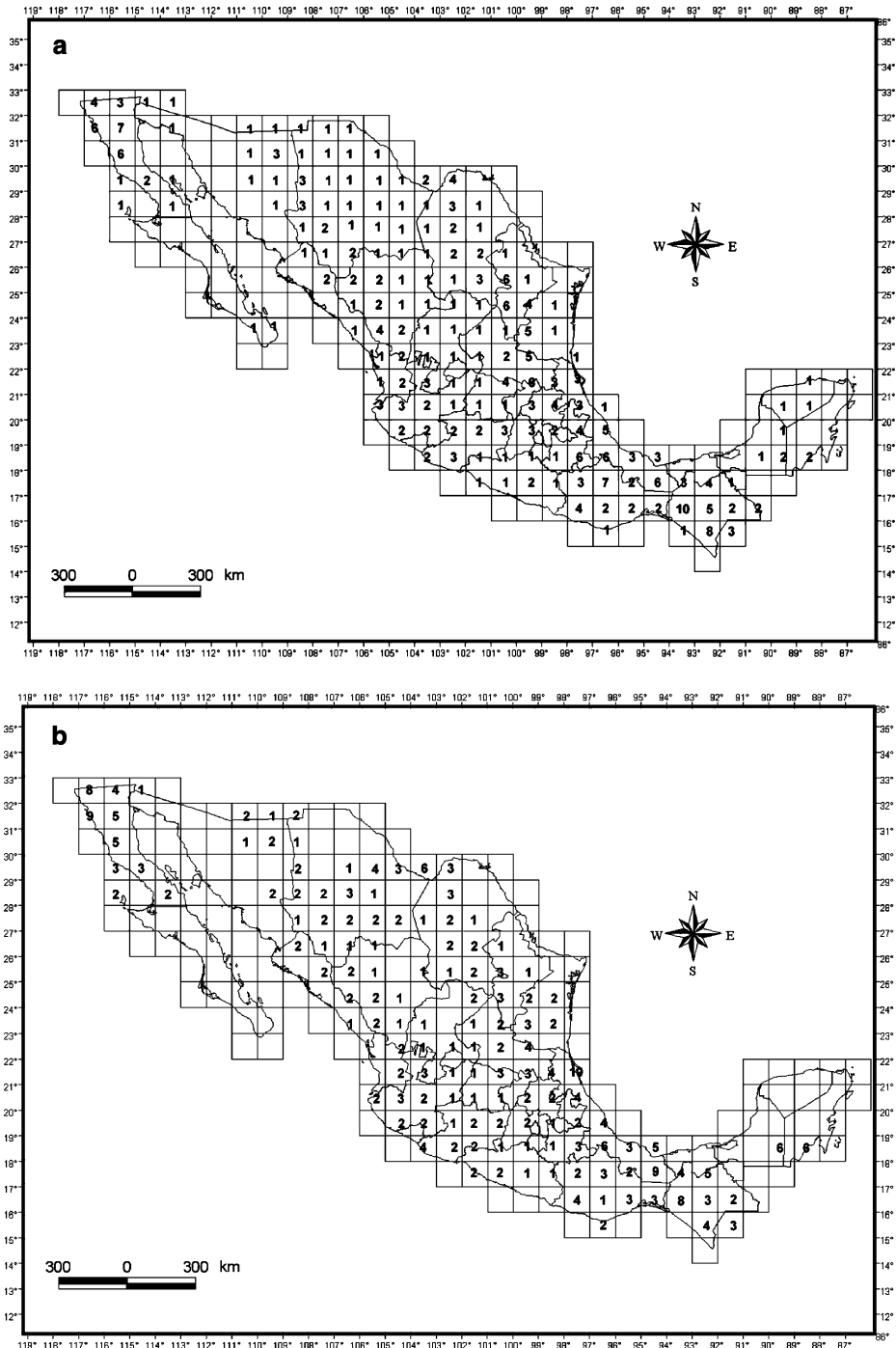
Ranges values of grid-cells obtained for weighted endemism and corrected weighted endemism indices of Mexican gymnosperms are shown in Table 3. With the values of weighted endemism (which counts all the species in an inverse proportion to their range), we produced a map that resembles the pattern of species richness (Fig. 4a). This is an expected result, because Crisp et al. (2001) suggested that there is a high correlation between weighted endemism and species richness.

The map representing the values of corrected weighted endemism (Fig. 4b) showed a remarkable correspondence with several biogeographic provinces. This index emphasizes such areas that are not necessarily high in species richness, but have a high proportion of species with restricted distributions. This is the case of the grid-cells located near the Gulf of Mexico, all of them not considered as richest areas in species (compare Figs. 3a and 4b).

The northern portion of the Baja California Peninsula includes many grid-cells with high values of corrected weighted endemism (Fig. 4b). This is because several species shared with the United States inhabit in this area, with a distribution restricted to the western portion of North America, especially to the Californian Province proposed by Takhtajan (1986) in a floristic regionalization of the world.

**Table 3** Range values of grid-cells obtained for weighted endemism and corrected weighted endemism indices of Mexican gymnosperms, ranged from 1 to 10

Ranges	Weighted endemism	Corrected endemism
1	0–0.504	0–0.053
2	0.505–1.009	0.054–0.107
3	1.010–1.514	0.108–0.161
4	1.515–2.019	0.162–0.215
5	2.020–2.524	0.216–0.269
6	2.525–3.029	0.270–0.323
7	3.030–3.534	0.324–0.377
8	3.535–4.039	0.378–0.431
9	4.040–4.544	0.432–0.485
10	4.545–5.049	0.486–0.539



**Fig. 4** (a) Weighted endemism of Mexican gymnosperms. The value in each grid-cell represents the sum of weights for all species occurring in each grid-cell, and ranged from 1 to 10; (b) corrected weighted endemism of Mexican gymnosperms. The value in each grid-cell is the weighted endemism for that grid-cell, divided by the grid-diversity of the grid-cell, and ranged from 1 to 10

We noted that several of the endemic species restricted to a single grid-cell are located in the Golfo de México province, comprising grid-cells located mainly at the states of Veracruz and Oaxaca; in fact, the state of Veracruz (located almost completely in this province) is one of the states including more endemic species (Table 1). This province appears as an area of endemism (Fig. 4b) but not as an area of high species richness (Fig. 3a). In fact, this province contains the highest number of gymnosperm endemic species (Table 2).

Another apparently important area is located in the southern portion of the Yucatán Peninsula (Fig. 4b), where *Pinus caribaea* Morelet and *Zamia polymorpha* D. W. Stevenson inhabit. This fact may be the result of the delimitation of the study area, because *P. caribaea* is also distributed in other countries of Central America and the Caribbean, but in Mexico occurs only in two grid-cells.

The term ‘hotspot’ has been used to refer to areas where high levels of richness, threat and endemism coincide (Myers 1988). It has been proposed that biogeographic methods can contribute to the recognition of gymnosperm ‘hotspots’ based on the coincidence of panbiogeographic nodes, pleistocenic refugia and areas of endemism (Contreras-Medina et al. 2001b). In this study, some grid-cells coincide in their high values in both indices and thus were considered as hotspots (Fig. 4). Since human impact in these grid-cells is not evaluated herein, our hotspots are based only in the data produced by the two indices. We also considered another meaning of hotspot that has been used to refer to those areas with extreme taxonomic richness (Gaston and Williams 1996). Those areas detected by two indices are located in southeastern Mexico (three) and one in the northern portion of the Baja California Peninsula, and contain almost two gymnosperm species each restricted to one grid-cell; only the grid-cell located in the state of Chiapas contains four restricted species; the grid-cells with more species are located in Sierra Madre del Sur, Eje Volcánico and Sierra Madre Oriental (Fig. 3a).

With the previous analyses, we detected seven grid-cells richest in species and/or endemic species for these seed plants (Fig. 3). Some grid-cells found in southern Mexico are congruent in location with the Mesoamerican hotspot of Myers et al. (2000), with three richest in species and/or endemic grid-cells detected for Mexican Ternstroemiaceae (Fig. 5 in Luna et al. 2004) and with some rich in characteristic species grid-cells to Mexican cloud forest conditions (Fig. 5 in Luna et al. 2006).

Finally, when we compared those grid-cells richest in species and /or endemics with the Mexican priority regions for conservation (RTP’s) of CONABIO (Arriaga et al. 2000), we detected that they coincide with eight RTP’s: Punta Banda, Sierra de Juárez and San Telmo (Baja California state), and Bosques Mesófilos de Montaña de la Sierra Madre Oriental, Cuetzalan, Pico de Orizaba, Sierras del Norte de Oaxaca and Selva Zoque-La Sepultura (southeastern Mexico). The grid-cell located in Baja California coincide with portions of three RTP’s.

## Conclusions

Veracruz and Oaxaca are the states with the most species of gymnosperms in Mexico; this richness pattern is congruent with other groups of plants as Asteraceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, and Poaceae (Dávila-Aranda et al. 2004). Both Mexican states have been earlier ranked in the first places of diversity for these angiosperm families (Dávila-Aranda et al. 2004). Our results coincides with the work of Mittermeier and

Mittermeier (1992), which suggested that these two states, as well as Chiapas, Guerrero, and Michoacán are the Mexican states with the most biodiversity.

Mexican gymnosperm diversity as well as species endemism are concentrated in some states; many species that inhabit the northern states are also represented in the United States of America, and in general belong to genera with Nearctic affinities, as *Abies* and *Picea*. In the case of the southern states, some species share their distributions with the adjacent countries of Central America, as *Ceratozamia* and *Zamia*.

Pattern of species diversity did not follow a latitudinal gradient; most of the richest states are located in southeastern and eastern Mexico, but also in the north are located some of the richest states (Chihuahua, Coahuila, Durango, and Nuevo León). This fact can be explained if we consider that most of the Nearctic gymnosperm genera, such as *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Pinus*, and *Picea* are more diverse in the Holarctic kingdom, and that those states located in northern Mexico are not the exception and therefore influenced by this distributional pattern.

The so-called ‘peninsula effect’, which implies the reduction in diversity towards the end of a peninsula (Gaston and Williams 1996) is evident in the geographic distribution of Mexican gymnosperms. In the distal portions of the Yucatán and Baja California peninsula only one species inhabits, *Zamia polymorpha* and *Pinus cembroides*, respectively. However, it has proven that this effect is occasional, rather than a quite general phenomenon (Gaston and Williams 1996).

If we compare the three levels of analysis done herein, we can observe that the state and grid-cell analyses include more artificial geographic units than the province analysis. However, a determined set of grid-cells may produce a larger unit and may show a partial correspondence with a particular biogeographic subprovince. In this work we support the idea suggested previously by Luna et al. (2004), that it is more informative and operative to use small geographic units instead of using the Mexican states, only in the case when we want to detect areas with high values of richness and endemism. We need to have in mind that it is important to do this in order to detect areas with conservation priorities, but it is also important to protect the non-living environment (Bonn and Gaston 2005), that is to protect biodiversity in all its manifestations, where priority areas for nature conservation are needed to be recognised and networks of protected areas established and maintained (Bonn and Gaston 2005). Analyses of these types are fundamental to undertake other biogeographic studies applying other methods such as track analysis and cladistic biogeography.

Coincidence between richest in species and/or endemism grid-cells with some Mexican priority regions for conservation (RTP’s) of CONABIO (Arriaga et al. 2000), suggest that these grid-cells are important for conservation, because these areas harbour high biodiversity. Comparatively, these areas have high values of ecosystem and species richness in relation to other areas of Mexico, as well as a functional ecologic integrity where real opportunities for conservation exist (Arriaga et al. 2000).

Some problems that have been detected with the grid-cell methodology (Crisp et al. 2001) and which we were not completely able to avoid are: (1) the existence of cells without distributional information, (2) the topographic variation found in each grid-cell (each grid-cell comprises an area of approximately 12,100 km<sup>2</sup>) that may include different types of abiotic factors (climate, soil, vegetation, etc.) as well as altitudinal parameters, and (3) absence of updated distribution data, at least for rare, threatened, and new species.

Results obtained in this work support the identity of several biogeographic provinces based on high-scored values of several grid-cells obtained from the corrected weighted endemism for the Mexican gymnosperms. It appears that range restricted species are not distributed randomly over the landscape (Crisp et al. 2001), and in the case of Mexican gymnosperms they are aggregated in some areas of endemism that correspond and are useful to define and corroborate the naturalness of the Mexican biogeographic provinces. Grid-cells with high values in both indices and high richness (considered as hotspots herein) are important for conservation, especially those recognised by the corrected weighted endemism, because they have a high proportion of unique species; these grid-cells deserve special attention in Mexican future conservation plans. Those endemic taxa occurring in a single grid-cell are at high risk of human impact and could lead to extinction (McAllister et al. 1994). Gaston (1994) mentioned that most of the species that have small range sizes have more probability of extinction than others with wide range sizes. This is especially true for some gymnosperm species such as *Ceratozamia euryphyllidia* Vázquez-Torres et al., *C. hildae* G. Landry et M. Wilson, *C. norstogii* D. W. Stevenson, *C. zaragozae* Medellín-Leal, *Dioon califanoi* De Luca et Sabato, *D. caputoi* De Luca, Sabato et Vázquez-Torres, *D. holmgrenii* De Luca, Sabato et Vázquez-Torres, *D. rzedowskii* De Luca, Sabato et Vázquez-Torres, *Pinus maximartinezii* Rzedowski, *P. rzedowskii* Madrigal et Caballero, *Zamia inermis* Vovides, Rees et Vázquez-Torres, *Z. purpurea* Vovides, Rees et Vázquez-Torres, and *Z. soconuscensis* Schutzman et al. All of these taxa are examples of species with small ranges that are mostly represented by relatively few individuals within those ranges. In relation to cycads has been estimated that these species include less than 2,500 adult individuals in wild conditions (Osborne 1995). Some species of pines included in this study were considered by Farjon and Styles (1997) of urgent concern for conservation, namely *Pinus culminicola*, *P. rzedowskii*, *P. maximartinezii*, *P. pinceana*, *P. jaliscana*, *P. nelsonii*, and *P. strobus*. Approximately 71 species (57%) of Mexican gymnosperms have been included in some risk category in the latest version of the Mexican official publication named ‘Norma Oficial Mexicana 059’ (NOM-059-ECOL, Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales 2002), which includes native and introduced threatened taxa. In this document are included all the restricted-distribution species cited above in the categories of threatened, endangered or with special protection. For some Mexican gymnosperms several conservation strategies have been proposed (i.e. Styles 1993; Vovides and Iglesias 1994; Farjon and Styles 1997; Sosa et al. 1998; Luna et al. 2006), but it is important to continue with this task.

In general, areas of high species richness coincide with those areas of endemism generated by the corrected weighted endemism. Two exceptions are the Golfo de México province and California province which are not areas of high species richness, although they are confirmed as areas of endemism; in fact, two out of the five grid-cells scoring highest for this index are found in the Golfo de México province, whereas in the California province are found some of the high-scored grid-cells for this same index.

Several areas of high species richness agree with those proposed by Eguluz (1985) and Styles (1993) for Mexican pines, especially those related to mountain chains, as Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Transmexican Volcanic Belt, Sierra Madre del Sur, Sierra de San Cristóbal, and Sierra Madre de Chiapas. This resemblance may be due to the influence of the number of species of pines (41),

which represents one third of the total of gymnosperm species used in the present study. In relation to an altitudinal range, Mexican species of pines are mainly classified in the categories of montane (1,000–2,600 m) and high montane (2,500–4,000 m), showing a close relationship to montane habitats (Farjon and Styles 1997). Many other gymnosperm species belonging to different genera, such as *Abies*, *Ceratozamia*, *Cupressus*, *Ephedra*, *Juniperus*, *Picea*, and *Taxus*, are also mainly classified as montane species (Contreras-Medina 2004).

Repeatability of the grid-cell method applying the two indices explained above must be tested using other data sources from other well-documented groups, such as non-vascular plants, angiosperms, birds, butterflies and mammals, especially for those distributed in the Mexican montane chains, in order to compare the distributional patterns suggested herein for gymnosperms.

This study represents an example of the value of specimen-based data, such as are held in museums and herbaria of the world. Most of the distributional data of the species of gymnosperms used in this work were obtained from an exhaustive analysis of hundred of specimens of Mexican and North American herbaria. The information from herbaria is of special value because permanently preserved specimens can be physically examined, reexamined on subsequent occasions, and any reservations about identification noted (Hall 1994).

The present study contrasts with those mainly based only on literature, which did not corroborate distributional data and may contain identification and distribution mistakes; i.e. the biogeographic regionalization of Mexico by Espinosa et al. (2000) includes distributional incongruences in the case of the species of pines. Also, we have to consider that the distribution map of any plant species or taxon based strictly on herbarium specimens is in practical terms unrealistic, and assumptions that such maps may be error-free are unjustified, because locating and examining all herbarium specimens of a widely distributed taxon is a process that is not feasible (Hall 1994); this fact is especially evident in the case of the genus *Pinus*, because several species are widely distributed in the country. Revision of herbarium specimens and scientific literature citing voucher specimens and geographical localities should be considered as a major source of data for mapping (Hall 1994), and not those publications, which contain only distributional maps.

Distributional data from scientific collections are only useful if they are available (Crisp et al. 2001); this availability depends on the coordination of Mexican herbaria, and in this kind of studies serious problems are present, shortly commented above; despite this, the present analysis should be considered as a first biogeographic approximation of the areography of Mexican gymnosperms. However, resultant numbers of species richness and endemics per state, biogeographic province or grid-cell as presented above, are relevant to make conservation plans (McAllister et al. 1994). The identification of areas of high taxonomic diversity at more moderate scales than geopolitical and biogeographic regions, such as grid-cells used herein, has been a topic of some concern to conservationists (Gaston and Williams 1996).

The 'Red Mexicana Sobre la Biodiversidad' (REMIB) of the Comisión Nacional Para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO), located in Mexico City, has achieved accession to scientific collections. It represents a web-based flora and fauna information system developed by the cooperation of several American and Mexican scientific institutions. Unfortunately, it only provides direct access to some of the main specimen-based data. This information net has poor distributional information of threatened and rare species, as well as several errors in the

determination of the specimens. Other problems are that data on the web do not correspond with specimen labels, and it is not continuously updated; however, it represents a first attempt to make accessible information of Mexican scientific collections.

**Acknowledgements** We thank Juan J. Morrone, Susana Magallón, Oswaldo Téllez, Othón Alcántara and an anonymous referee for useful comments on the manuscript. We are also indebted to the staff of the herbaria cited in the text for their courtesy during our review of their specimens. Assistance in the field provided by Sandra Córdoba, Gimena Pérez, Ana Quintos, Othón Alcántara, Hamlet Santa Anna, Armando Ponce, Jorge Escutia, and Rogelio Aguilar is gratefully appreciated. Figures were done by Othón Alcántara. Support from projects PAPIIT IN206202, SEMARNAT-2004-01-311, and CONABIO W025 is gratefully acknowledged. The first author was supported by a Research Doctoral Fellowship number 169858 from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Mexico.

## References

- Aguirre-Planter E, Furnier GR, Eguiarte LE (2000) Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *Am J Bot* 87:362–371
- Arriaga L, Aguilar C, Espinosa D, Jiménez R (eds) (1997) Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Workshop developed in the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), November 1997
- Arriaga L, Espinoza JM, Aguilar C, Martínez E, Gómez L, Loa E (coord) (2000) Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Mexico
- Bonn A, Gaston KJ (2005) Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodivers Conserv* 14:1083–1100
- Contreras-Medina R (2004) Gimnospermas. In: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D (eds) Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental: un enfoque multidisciplinario. CONABIO-UNAM, Mexico City, pp 137–148
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H (2001) Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, Mexico City, pp 197–211
- Contreras-Medina R, Luna I, Alcántara O (2001a) Las gimnospermas de los bosques mesófilos de montaña de la Huasteca Hidalguense, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68:69–81
- Contreras-Medina R, Morrone JJ, Luna I (2001b) Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* 88: 427–430
- Contreras-Medina R, Luna I, Alcántara O (2003) Zamiaaceae en Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74:289–301
- Crisp MD, Laffan S, Linder HP, Monro A (2001) Endemism in the Australian flora. *J Biogeogr* 28:183–198
- Dávila-Aranda P, Lira R, Valdés-Reyna J (2004) Endemic species of grasses in Mexico: a phyto-graphic approach. *Biodivers Conserv* 13:1101–1121
- Eguiluz T (1985) Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomia Mexicana* 3:5–31
- ESRI (Environmental Systems Research Institute) (1999) Arc View GIS ver. 3.2. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, USA
- Espinosa D, Morrone JJ, Aguilar C, Llorente J (2000) Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. In: Llorente J, González E, Papavero N (eds) Biodiversidad taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM-CONABIO, Mexico City, pp 61–94
- Espinosa J (1991) Gymnospermae. In: Rzedowski J, Calderón G (eds) Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto Politécnico Nacional, Mexico City, pp 63–76



- Farjon A, Styles BT (1997) *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. The New York Botanical Garden, New York
- Felger RS (2000) Flora of the Gran Desierto and Rio Colorado of Northwestern Mexico. The University of Arizona Press, Tucson
- Ferrusquía-Villafranca I (1993) Geology of Mexico: a synopsis. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York, pp 3–107
- Fonseca RM (1994) Cupressaceae y Taxodiaceae. In: Diego-Pérez N, Rzedowski J, Fonseca RM (eds) Flora de Guerrero. Fascicle 2. Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico City, 16 pp
- García-Mendoza A (1995) Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. In: Linares E, Dávila P, Chiang F, Bye R, Elías T (eds) Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp 51–75
- Gaston KJ (1994) Rarity. Chapman & Hall, London
- Gaston KJ, Williams PH (1996) Spatial patterns in taxonomic diversity. In: Gaston KJ (ed) Biodiversity, a biology of numbers and difference. Blackwell Science Ltd, Cambridge, pp 202–229
- González D, Vovides AP (2002) Low intralineage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL-F non coding region. Syst Bot 27:654–661
- Halffter G (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. Ann Rev Entomol 32:95–114
- Hall JB (1994) Mapping for monographs: baselines for resource development. In: Miller RI (ed) Mapping the diversity of nature. Chapman & Hall, London, pp 21–35
- Kohlmann B, Sánchez S (1984) Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México: una síntesis de métodos. In: Métodos cuantitativos en la biogeografía. Instituto de Ecología A. C., Mexico City, pp 45–120
- Linder HP (2001) Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. J Biogeogr 28:169–182
- Luna I, Alcántara O, Contreras-Medina R (2004) Patterns of diversity, endemism and conservation: an example with Mexican species of Ternstroemiaceae Mirb. ex DC. (Tricolpates: Ericales). Biodivers Conserv 13:2723–2739
- Luna I, Alcántara O, Contreras-Medina R, Ponce A (2006) Biogeography, current knowledge and conservation of threatened vascular plants characteristic of Mexican temperate forests. Biodiversity and Conservation DOI: 10.1007/s10531-5401-9
- McAllister DE, Schueler FW, Roberts CM, Hawkins JP (1994) Mapping and GIS analysis of the global distribution of coral reef fishes on an equal-area grid. In: Miller RI (ed) Mapping the diversity of nature. Chapman & Hall, London, pp 155–175
- McVaugh R (1992) Gymnosperms. In: Anderson WR (ed) Flora Novo-Galiciana, vol 17. The University of Michigan Herbarium Michigan, pp 4–119
- Medina R, Dávila P (1997) Gymnospermae. In: Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascicle 12. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, 29 pp
- Mittermeier RA, Mittermier CG (1992) La importancia de la diversidad biológica de México. In: Sarukhán J, Dirzo R (ed) México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO, Mexico City, pp 63–73
- Moretti A, Caputo P, Cozzolino S, De Luca P, Gaudio L, Siniscalco G, Stevenson DW (1993) A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). Am J Bot 80:204–214
- Morrone JJ (2001) Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA, Zaragoza, Spain
- Morrone JJ, Márquez J (2001) Halffter's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. J Biogeogr 28:635–650
- Myers N (1988) Threatened biotas: 'hot spots' in tropical forests. Environmentalist 8:187–208
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853–858
- Narave H, Taylor K (1997) Pinaceae. In: Flora de Veracruz. Fascicle 98. Instituto de Ecología A. C. and University of California. Xalapa, Veracruz, Mexico, 50 pp
- Niklas KJ, Tiffany BH, Knoll AH (1983) Patterns in vascular land plant diversification. Nature 303:614–616
- Ortega F, Sedlock RL, Speed RC (2000) Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico. In: Llorente J, González E, Papavero N (eds) Biodiversidad taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM-CONABIO, Mexico City, pp 3–59

- Osborne R (1995) The 1991–1992 world cycad census and a proposed revision of the threatened species status for cycads. In: Vorster P (ed) Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology. Cycad Society of South Africa, Stellensboch, pp 65–83
- Patterson TE (1988) A new species of *Picea* (Pinaceae) from Nuevo León, México. SIDA 13:131–135
- Perry JP, Graham A, Richardson DM (1998) The history of pines in Mexico and Central America. In: Richardson DM (ed) Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 137–149
- Rapoport EH (1975) Areografía. Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, Mexico City
- Rapoport EH, Monjeau A (2001) Areografía. In: Lorente J, Morrone JJ (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, Mexico City, pp 23–30
- Rzedowski J (1978) Vegetación de México. Limusa, Mexico City
- Rzedowski J (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot Mex 14:3–21
- Salinas-Moreno Y, Mendoza MG, Barrios MA, Cisneros R, Macías-Sámamo J, Zúñiga G (2004) Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. J Biogeogr 31:1163–1177
- Sclater PL (1858) On general geographical distribution of the members of class Aves. J Linn Soc Zool 2:130–145
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México y de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México, 6 de marzo, pp 1–80
- Sosa V, Vovides AP, Castillo-Campos G (1998) Monitoring endemic plant extinction in Veracruz, Mexico. Biodivers Conserv 7:1521–1527
- Stevenson DW, Sabato S, Vázquez-Torres M (1986) A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. Brittonia 38:17–26
- Styles BT (1993) Genus *Pinus*: a Mexican purview. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York, pp. 397–420
- Takhtajan A (1986) Floristic regions of the world. University of California Press, Berkeley
- Toledo VM (1982) Pleistocene changes in vegetation in tropical Mexico. In: Prance GT (ed) Biological diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York, pp 93–111
- Valdés J, Cabral I (1993) Chorology of Mexican grasses. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York, pp 439–446
- Vovides AP (1999) Familia Zamiaceae. In: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascicle 71. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán, México, 17 pp
- Vovides AP, Iglesias CG (1994) An integrated conservation strategy for the cycad *Dioon edule* Lindl. Biodivers Conserv 3:137–141
- Vovides AP, Rees JD, Vázquez-Torres M (1983) Zamiaceae. In: Flora de Veracruz. Fascicle 26. INIREB, Xalapa, Veracruz, México, 31 pp
- Wallace AR (1876) The geographical distribution of animals. Hafner Press, New York
- Wiggins IL (1980) Flora of Baja California. Stanford University Press, Stanford
- Zamudio S (1992) Familia Taxaceae. In: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascicle 9. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán, México, 7 pp
- Zamudio S (2002) Familia Podocarpaceae. In: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascicle 105. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán, México, 7 pp
- Zamudio S, Carranza E (1994) Familia Cupressaceae. In: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascicle 29. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán, México, 21 pp
- Zanoni TA (1982) Cupressaceae. In: Flora de Veracruz. Fascicle 23. INIREB, Xalapa, Veracruz, México, 15 pp
- Zanoni TA, Adams RP (1979) The genus *Juniperus* (Cupressaceae) in Mexico and Guatemala: synonymy, key, and distributions of the taxa. Boletín de la Sociedad Botánica de México 38:83–121

# Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis

RAÚL CONTRERAS-MEDINA<sup>1</sup>, ISOLDA LUNA VEGA<sup>1\*</sup> and JUAN J. MORRONE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Herbario, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, and* <sup>2</sup>*Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510, Mexico DF, Mexico*

*Received 13 March 2006; accepted for publication 6 December 2006*

Parsimony analysis of endemism (PAE) was used to analyse the distributional patterns of 124 species of Mexican gymnosperms, using two different sample units: grid-cells and biogeographical provinces. PAE analyses were based on distributional data from herbarium specimens and specialized literature. Two data matrices were constructed for 60 grid-cells of 2° and 14 biogeographical provinces. The analysis of the 2° grid-cell matrix led to 7084 cladograms. The strict consensus cladogram showed several clades equivalent to the results obtained with the biogeographical provinces. Three clades agree with some principal regions of distribution of Mexican pines, previously identified by several authors, located at the northern portion of the Baja California peninsula, the Sierra Madre Occidental, and the Sierra Madre Oriental. These areas represent important centres of species diversity and endemism for Mexican gymnosperms. The analysis of the province matrix led to two most parsimonious cladograms, which only differed in the position of the Sierra Madre Occidental province. The iterative procedure PAE with progressive character elimination was applied to identify generalized tracks, where clades of provinces were considered equivalent to generalized tracks, and each time a cladogram was obtained, species defining its clades were deleted and a new run was undertaken. We found five generalized tracks, mainly located in montane provinces. The distribution patterns of gymnosperms agree with the existence of several Mexican biogeographical provinces, and a different historical biogeography of the Mexican peninsulas from the rest of the country is evident. © 2007 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2007, **92**, 405–417.

**ADDITIONAL KEYWORDS:** area cladograms – biogeography – biodiversity – generalized tracks – Mexican mountains – Nearctic – Neotropical – panbiogeography.

## INTRODUCTION

Gymnosperms are woody plants mainly distributed in temperate forests and arid scrubs, which inhabit temperate zones of both hemispheres and have been important elements in fossil and extant plant communities (Contreras-Medina & Luna, 2002). Presence of gymnosperms in the fossil record of Mexico that can be related to extant genera are traced back to the Eocene (Martínez-Hernández & Ramírez, 1996).

These plants deserve special attention from the historical biogeographical viewpoint due to their antiquity, and because tectonic events and climatic change have been important to shape their distributional patterns. Studies on the geographical distribution of these plants in Mexico are imperative not only theoretically, but also practically, especially for some groups with great economic value and some threatened taxa included in some risk category.

Gymnosperms represent approximately 2% of the Mexican plant species diversity, in contrast to angiosperms and pteridophytes (Contreras-Medina, 2004). Mexico is the richest country in species of *Ceratozamia*, *Dioon*, and *Pinus* (Contreras-Medina,

\*Corresponding author. E-mail: [ilv@hp.fciencias.unam.mx](mailto:ilv@hp.fciencias.unam.mx)

2004) and represents an important centre of diversity and endemism at worldwide level (Osborne, 1995; Farjon & Styles, 1997).

Parsimony analysis of endemism (PAE) was developed by Rosen (1984, 1988) and Rosen & Smith (1988) to address the shortcomings of phenetic approaches used to assess area relationships of fossil or recent assemblages from different areas (Porzecanski & Cracraft, 2005). It takes as starting point the presence/absence of data for a set of sample localities and a particular taxon (Rosen & Smith, 1988). With this information, a data matrix of areas  $\times$  taxa is constructed and analysed (Luna *et al.*, 2001). Shared presences are analogous to synapomorphies in phylogenetic systematics, and areas are grouped according to the most parsimonious cladogram, which represent nested sets of areas. The cladogram is rooted with a hypothetical area or locality coded with all zeros, and represents a sample area or locality without any of the taxa from the remaining localities or areas. Compared to cladistic biogeography, PAE can be applied to taxa whose phylogenetic relationships are unknown. Notwithstanding that phylogenies comprising Mexican species of *Ceratozamia* (González & Vovides, 2002), *Dioon* (Moretti *et al.*, 1993), *Ephedra* (Huang, Giannasi & Price, 2005), and *Pinus* (Gernandt *et al.*, 2005) are available, other taxa, namely *Taxus*, *Taxodium*, *Cupressus*, *Juniperus*, and *Podocarpus*, among others, do not have these analyses. Thus, we run a PAE to include all the Mexican species of gymnosperms, which led us generate hypotheses about the biogeography of these seed plants.

PAE was originally applied using localities as units (Rosen & Smith, 1988; Rosen, 1988). Other authors have used this method to assess relationships among predetermined areas of endemism (Craw, 1988; Cracraft, 1991; Morrone, 1994b; Morrone *et al.*, 1999; Espinosa *et al.*, 2000; Ron, 2000; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003), grid-cells (Morrone, 1994a; Cavieres *et al.*, 2002; Morrone & Escalante, 2002; Rojas-Soto, Alcántara & Navarro, 2003; Méndez-Larios *et al.*, 2005), hydrological basins (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003), real and virtual islands (Maldonado & Uriz, 1995; Morrone, 1998; Luna *et al.*, 1999, 2001; Trejo-Torres & Ackerman, 2001), and transects (Trejo-Torres & Ackerman, 2002; García-Trejo & Navarro, 2004; León-Paniagua *et al.*, 2004; Navarro *et al.*, 2004). An additional implementation is track analysis (Craw, Grehan & Heads, 1999; Luna *et al.*, 2001; Morrone & Márquez, 2001). To determine areas of endemism, grid-cells were used in such a way that nested sets observed in the cladogram represented areas of endemism, if each set was supported by at least two taxa (Morrone, 1994a; Morrone & Escalante, 2002). Craw *et al.* (1999) considered that PAE is a method for recognizing generalized tracks through

the discovery of nested sets of biogeographical units, which was previously suggested by Smith (1992) and further applied by Luna *et al.* (2001) and Morrone & Márquez (2001).

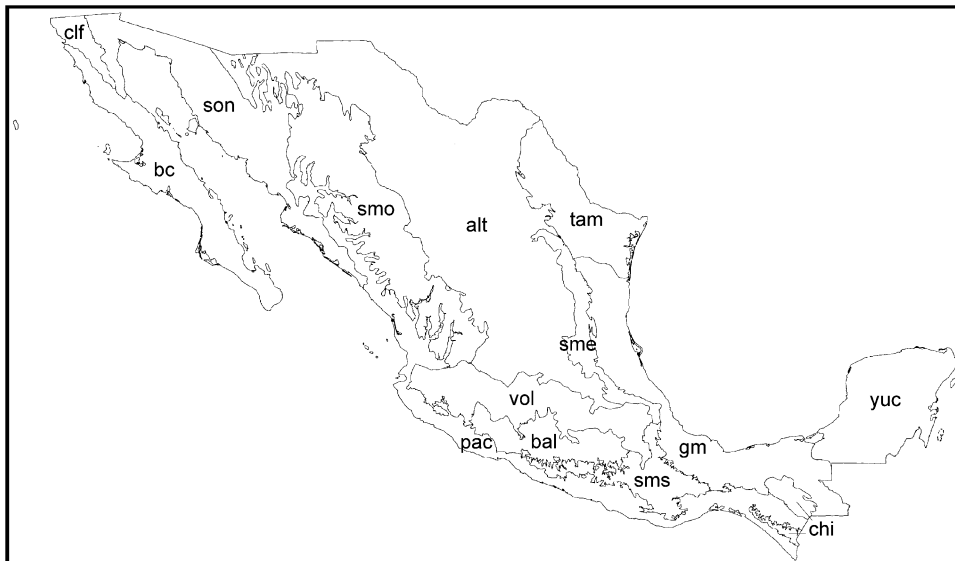
In Mexico, PAE has been applied to different geographical units. Grid-cells as unit areas have been applied to Mexican terrestrial mammals (Morrone & Escalante, 2002), birds of the Baja California Peninsula (Rojas-Soto *et al.*, 2003), and flowering plants of the Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Méndez-Larios *et al.*, 2005). Gymnosperms have been never included in this type of analysis.

In the present study, we analyse the distributional patterns of Mexican gymnosperms using PAE with two different sample units (grid-cells and predetermined areas of endemism, represented by biogeographical provinces) and also detect generalized tracks. We intend to test previous hypotheses and to explore the potential of gymnosperms for biogeographical analyses.

## MATERIAL AND METHODS

Distributional data of gymnosperm species were obtained from the revision of 1462 herbarium specimens deposited in the following collections: MO, MEXU, ENCB, XAL, IEB, XALU, IBUG, FCME, and INIF (acronym *sensu* Holmgren, Holmgren & Barnett, 1990). In addition, floristic and revisionary published studies were reviewed (Zanoni & Adams, 1979; Wiggins, 1980; Zanoni, 1982; Vovides, 1983, 1999; Stevenson *et al.*, 1986; Patterson, 1988; Espinosa, 1991; McVaugh, 1992; Zamudio, 1992, 2002; Moretti *et al.*, 1993; Fonseca, 1994; Zamudio & Carranza, 1994; Farjon & Styles, 1997; Medina & Dávila, 1997; Narave & Taylor, 1997; Aguirre-Planter, Furnier & Eguiarte, 2000; Felger, 2000; Contreras-Medina, Luna & Alcántara, 2001, 2003). Botanical field explorations were carried out in the states of Hidalgo, Querétaro, Estado de México, Puebla, and Oaxaca to obtain field data and additional distribution information of some species.

We used two different units of analysis to run PAE: grid-cells of 2° latitude  $\times$  2° longitude and Mexican biogeographical provinces (Fig. 1) proposed by Morrone (2005). We used 124 species (columns) to construct two data matrices; the number of areas (rows) varied according to the different units analysed, 60 grid-cells of 2° latitude  $\times$  2° longitude (Supplementary Material, Table S1) and 14 biogeographical provinces (Supplementary Material, Table S2). Both matrices included one row coded with all zeros to root the area cladograms. The analyses were carried out with the heuristic search option in Nona (Goloboff, 1999) through Winclada (Nixon, 2002). When more than one cladogram resulted from the analysis, a strict consensus cladogram was constructed.



**Figure 1.** Biogeographical provinces of Mexico according to Morrone (2005). alt, Mexican Plateau; bal, Balsas Basin; bc, Baja California; clf, California; chi, Chiapas; gm, Gulf of Mexico; pac, Pacific Coast; sme, Sierra Madre Oriental; smo, Sierra Madre Occidental; sms, Sierra Madre del Sur; son, Sonora; tam, Tamaulipas; vol, Transmexican Volcanic Belt; yuc, Yucatan Peninsula.

Morrone (1994a) proposed PAE as a tool to detect areas of endemism, using grid-cells as units based on their shared species, where one group of grid-cells defined at least by two taxa represents an area of endemism. We draw the grid-cells on a map of Mexico, including only those where at least one species was recorded. With this information, we constructed a data matrix (Supplementary Material, Table S1) as explained above and a parsimony analysis was performed. The resultant cladogram grouped those grid-cells with shared species, and those groups were superimposed onto the map of grid-cells, delimiting the areas of endemism.

The application of PAE using Mexican biogeographical provinces to construct generalized tracks was implemented by Morrone & Márquez (2001). The nested sets of biogeographical provinces obtained from the resulting cladograms were used to construct generalized tracks. PAE may be considered as a method of nesting panbiogeographical tracks in a hierarchical scheme (Smith, 1992). Details about the panbiogeographical approach are provided by Craw *et al.* (1999). We followed the iterative procedure PAE with progressive character elimination (Luna *et al.*, 2000; García-Barros *et al.*, 2002) where, each time that a set of cladograms was obtained, the species defining the clades (synapomorphies) were deleted and a new run was undertaken. The major clades obtained and supported by the congruent distributions of two or more species in each run were converted into generalized tracks, by joining together the

**Table 1.** Generalized tracks and examples of species defining them

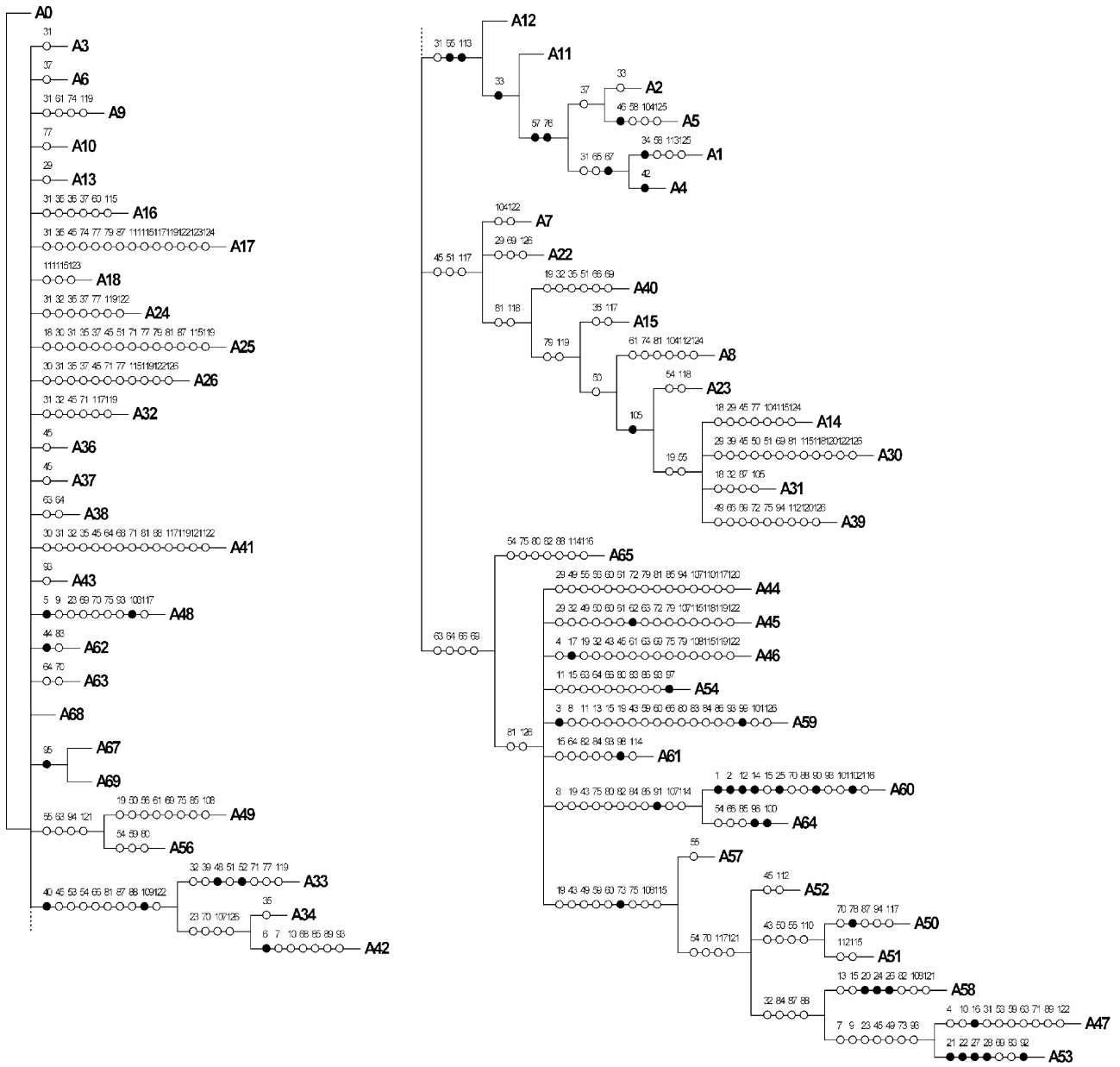
Track	Total of species involved	Examples
a	5	<i>Ephedra californica</i> , <i>Juniperus californica</i> , and <i>Pinus lambertiana</i>
b	24	<i>Cupressus lusitanica</i> , <i>Juniperus flaccida</i> , <i>Pinus leiophylla</i> , <i>Pinus teocote</i> , and <i>Pseudotsuga menziesii</i>
c	2	<i>Ceratozamia latifolia</i> and <i>Ceratozamia microstrobila</i>
d	3	<i>Abies hickelii</i> , <i>Pinus lawsonii</i> , and <i>Pinus pringlei</i>
e	2	<i>Podocarpus oleifolius</i> and <i>Zamia splendens</i>

provinces included in the same clade by their minimal geographical distance. Gymnosperm species defining each track are listed in Table 1.

## RESULTS AND DISCUSSION

### GRID-CELLS

The analysis of the grid-cell matrix produced 7084 cladograms of 382 steps, consistency index of 0.32 and

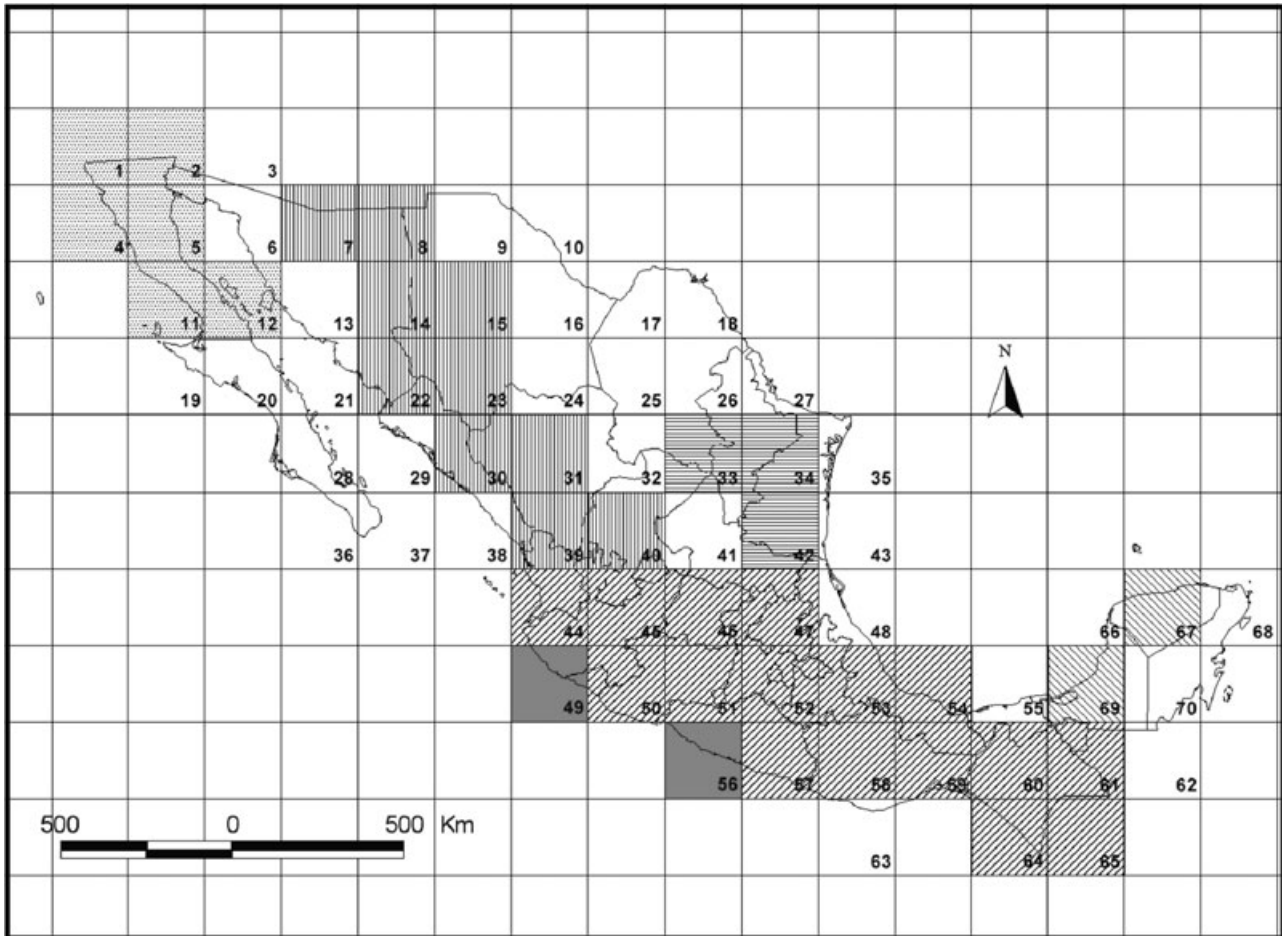


**Figure 2.** Strict consensus cladogram obtained with the 2° grid-cell analysis. Each number represents one grid-cell. For reference numbers, see Fig. 3. Numbers above branches represent species which correspond with data matrix in the Supplementary Material, Table S1. Black circles in the branches represent synapomorphies, whereas white circles represent homoplasies.

retention index of 0.56. The strict consensus cladogram (Fig. 2), with 462 steps, a consistency index of 0.27, and a retention index of 0.43, showed a polytomy composed of 21 grid-cells, three major components and three small clades (composed of two or three grid-cells each). The largest component (1) comprised grid-cells from central and southern Mexico, the second set represents the Sierra Madre Occidental province (sme) (2), and the third major component includes those grid-cells located in the northern part

of the Baja California peninsula (3). Among the small clades, a set of three grid-cells are located in north-eastern Mexico (4), in the northern portion of the Sierra Madre Oriental (sme) province; another clade with two grid-cells (5) is located in western Mexico in the Pacific Coast province (pac); and a third one grouped into two grid-cells is located in the Yucatan peninsula (6) (Fig. 3).

The largest component (1) corresponds to the classic Mesoamerican pattern (Vivó, 1943; Rzedowski,

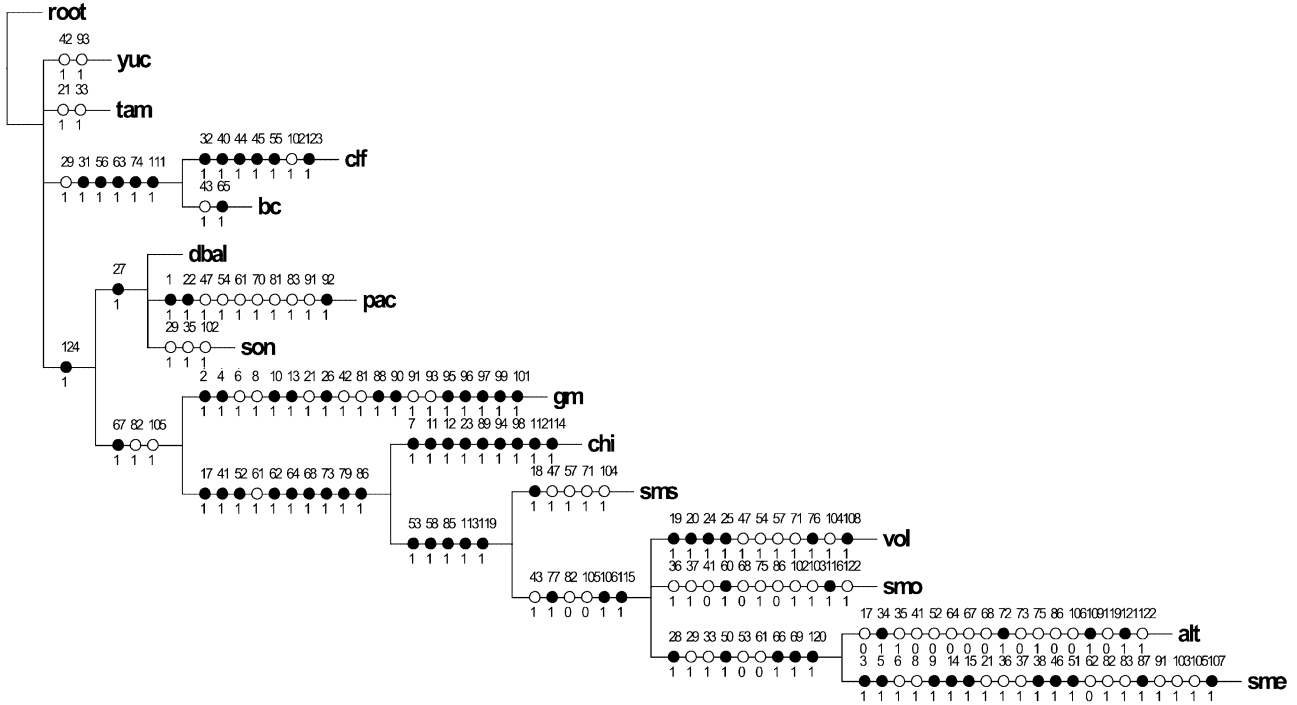


**Figure 3.** Map obtained for the 2° grid-cell matrix, based on the cladogram of Fig. 2, showing the spatial representation of grid-cell components. Each set of grid-cells shades represent the different groups of grid-cells obtained in the cladogram of Fig. 2.

1978; Halffter, 1987; Morrone & Márquez, 2001), which includes southern and central Mexico and Central America. Two of the smaller components (5 and 6) are equivalent to the biogeographical provinces with the same name, but the inclusion of only two grid-cells in each one of them did not allow any inference to be made about their precise delimitation. Among these components, three sets of grid-cells agree with some principal regions of distribution of Mexican pines, as previously proposed (Eguiluz, 1985; Styles, 1993; Farjon & Styles, 1997), which are located at the northern portion of the Baja California peninsula, the Sierra Madre Occidental, and the Sierra Madre Oriental. Based on the congruence of our results with these proposals, we suggest that these areas represent important centres of diversity and endemism for Mexican gymnosperms.

An exploratory analysis using grid-cells of 1° did not show congruent patterns. This same problem

was observed by Morrone & Escalante (2002) with mammals, demonstrating that the results obtained with larger Mexican grid-cells are better than those obtained with smaller ones (in their case, 1° and 0.5°). Based on a phenetic analysis, Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1990) proposed a Mexican regionalization using grid-cells of 2°, obtaining 19 mastofaunistic provinces. We obtained a better resolution with the grid-cells of 2°, results that are congruent with the biogeographical provinces analysis undertaken and explained below, mainly in the case of the Sierra Madre Occidental province (smo). As previously suggested by Linder (2001), we consider that the choice of the grid-cell size is decisive to undertake biogeographical analyses. The selection of small size grid-cells (0.5° or 1°) can result in poor resolution of the resultant area cladograms (Morrone & Escalante, 2002). We can affirm this after an exploratory analysis of Mexican gymnosperm species using grid-cells of 1° (not shown), where we obtained more than 10 000



**Figure 4.** Strict consensus cladogram obtained with the provinces matrix, depicting the relationships of the Mexican biogeographical provinces. Labels are the names of the provinces. Numbers above branches represent species and numbers below represent character state (presence/absence) of each species. Black circles in the branches represent synapomorphies, whereas white circles represent homoplasy. alt, Mexican Plateau; bc, Baja California; clf, California; chi, Chiapas; dbal, Balsas Basin; gm, Gulf of Mexico; pac, Pacific Coast; sme, Sierra Madre Oriental; smo, Sierra Madre Occidental; sms, Sierra Madre del Sur; son, Sonora; tam, Tamaulipas; vol, Transmexican Volcanic Belt; yuc, Yucatan Peninsula.

cladograms, whose consensus cladogram had a big polytomy, with only few grid-cells grouped.

#### BIOGEOGRAPHICAL PROVINCES

For the biogeographical province matrix, we obtained two cladograms with 186 steps, a consistency index of 0.66 and a retention index of 0.57. The consensus cladogram, of 191 steps, consistency index of 0.64 and retention index of 0.54, is shown in Figure 4. Both cladograms were very similar, and only differed in the position of the Sierra Madre Occidental (smo), which in one cladogram is related to the Transmexican Volcanic Belt province (vol), and in the second cladogram is the sister group to the Sierra Madre Oriental (sme)-Mexican Plateau (alt) provinces. The consensus cladogram was used to draw the generalized tracks, as explained below. In this cladogram, one component included the California (clf) and Baja California (bc) provinces, supported by five gymnosperm species, *Ephedra californica* S. Watson, *Juniperus californica* Carrière, *Pinus lambertiana* Douglas, *P. monophylla* Torrey et Frémont, and *P. quadrifolia* Sudworth. The Yucatan peninsula (yuc) is

also separated from the rest of continental Mexico. The Tamaulipas (tam) province has an uncertain position in the cladogram. A large component including the majority of the Mexican continental provinces (excluding both peninsulas) is divided in two clades: the first one comprises three lowland provinces located in western Mexico (pac, dbal, son), and a second one includes all the mountainous provinces (chi, sms, vol, smo, sme) as well as the Mexican Plateau (alt) and Gulf of Mexico (gm) provinces. In the latter, the Gulf of Mexico province (gm) is located at the base, followed by two southern provinces (sms and chi) and, finally, a clade including the Sierra Madre Occidental (smo), Transmexican Volcanic Belt (vol), Sierra Madre Oriental (sme), and Mexican Plateau (alt) provinces.

Previous PAEs that examined the relationships among Mexican biogeographical provinces partially agree with our results. Morrone *et al.* (1999) and Espinosa *et al.* (2000), based on distributional data of birds, insects, and vascular plants, found two major components: one (Nearctic) that includes all the northern Mexican provinces, and another (Neotropical) that includes the remaining central and southern



provinces. In both studies, these authors grouped all the provinces of the Baja California peninsula in the same clade, as well as the provinces of the Yucatan peninsula, reflecting the separate histories of both peninsulas from the rest of continental Mexico. Also in both studies, all the montane provinces were located in different clades whereas, in the present study, all the main montane provinces were included in the same clade, as in the study by Morrone & Márquez (2001). Another consistent pattern is the relationship of the Chiapas and Gulf of Mexico provinces, which always appears in the same clade, as was the case in our study, usually as sister areas. This implies a close relationship between eastern and southern Mexico, representing a recurrent pattern frequently found in several works with different methodologies and taxa (Smith, 1941; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003).

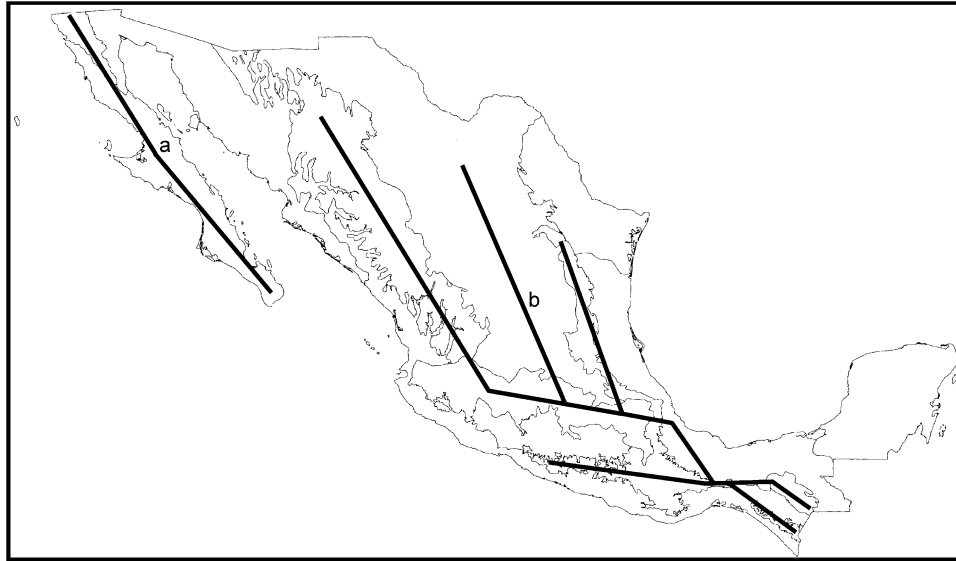
Morrone & Escalante (2002), when analysing Mexican terrestrial mammals, found a basal divergence of the Baja California peninsula in their cladogram. In addition, some areas from eastern and western Mexico were located at the base of a large component, and the relationships among the Neotropical provinces were very similar to those detected herein. An important difference of the present study versus that of Morrone & Escalante (2002) is the relationship found by them for the Yucatan peninsula with southern provinces; and similar results were also obtained by Aguilar-Aguilar *et al.* (2003) with helminth parasites. The Yucatan peninsula is also well differentiated and separated from the rest of continental Mexico, and our results suggest that it can be considered as a single biogeographical unit, as was previously established by Rzedowski (1978), Morrone (2005), and Morrone & Escalante (2002), among others. In the results from the present study, the Baja California peninsula can be differentiated from the rest of the country, as suggested previously by Morrone *et al.* (1999), Espinosa *et al.* (2000), and Morrone & Escalante (2002).

The uncertain position of the Tamaulipas (tam) province is possibly due to the relatively few gymnosperm species that it harbours. Similar results in the placement of the poorest-in-species areas in uncertain positions have been obtained by Glasby & Álvarez (1999) and Trejo-Torres & Ackerman (2001) with PAE, and Contreras-Medina & Luna (2002) with a cladistic biogeographical analysis. Another explanation about the uncertain position of certain areas may be due, as noted by Glasby & Álvarez (1999), to long-distance dispersal processes, latitudinal gradients, degree of isolation, or other undetected historical patterns. The Tamaulipas province is more closely related to some eastern North American provinces (Katinas *et al.*, 2004). In this sense, the restriction of the present

study to the Mexican territory may reflect in some way its uncertain position.

The changing position of the Sierra Madre Occidental may be mainly due to the geographical distribution of several pine species and the transitional character of many of the provinces studied. Some gymnosperm species that inhabit the USA are also distributed in some portions of the Sierra Madre Occidental, the Sierra Madre Oriental, and the Mexican Plateau provinces, which reflects the relationships suggested in one cladogram, such as *Cupressus arizonica* Greene, *Pinus arizonica* Engelman, *Pinus engelmannii* Carrière and *Juniperus erythrocarpa* Cory. In the other cladogram, the relationship between the Transmexican Volcanic Belt and Sierra Madre Occidental provinces is supported by the geographical distribution of some pine species that inhabit the latter and also are found in the western portion of the Transmexican Volcanic Belt province, such as *Pinus durangensis* Martínez, *Pinus lumholtzii* B.L. Robinson et Fernald, and *Pinus pratermissa* Styles et McVaugh, as well as one juniper species (*Juniperus jaliscana* Pérez de la Rosa). The above results may be due to the transition nature of the Mexican mountain provinces (Morrone, 2005).

Rzedowski (1978) included all the mountain provinces (sme, smo, vol, sms, and chi) in a single region named Mesoamerican Mountain region. Morrone & Márquez (2001) and Katinas *et al.* (2004) found similar results with PAE, where most of these provinces are grouped in the same clade, with the exception of the Chiapas (chi) province, which is located in a different clade in the first work, and was not analysed in the second one. Our results support the proposal of Rzedowski because all the mountain provinces are in the same clade, but differ in the position of the Sierra Madre Oriental, which is sister area to the Mexican Plateau in both cladograms, and they are sister group to the Sierra Madre Occidental. According to Liebherr (1991), there are large numbers of shared endemic species of Coleoptera between the northern portions of the Sierra Madre Oriental and the Sierra Madre Occidental. Morrone *et al.* (1999) and Espinosa *et al.* (2000) showed different area relationships (i.e. the Sierra Madre del Sur is related to the Balsas Basin, Pacific Coast and Transmexican Volcanic Belt provinces; Chiapas is included in other clade and is related to the Gulf of Mexico and Socususco provinces; the Sierra Madre Occidental is related to the Sonora province; and the Sierra Madre Oriental is related to the Mexican Plateau). These results confirm that Mexico (or at least a great part of it) represents a transition zone, where biotic events of 'hybridization' have occurred, allowing the mixture of different biotic components (Morrone, 2005). Transition zones deserve special attention because they



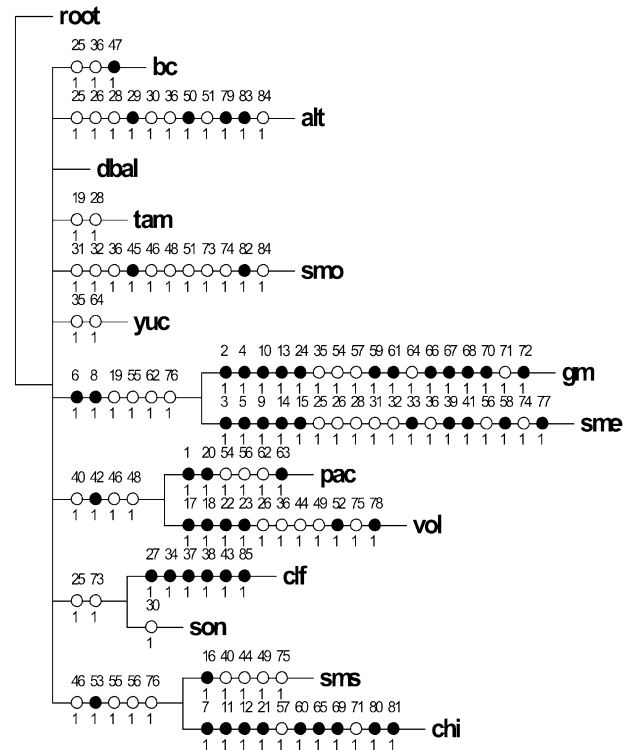
**Figure 5.** Main clades of the cladogram of Fig. 4 superimposed onto the map as generalized tracks in the Baja California peninsula (a) and in the Mesoamerican Mountain region (b).

represent sites of intensive biotic interaction (Ruggiero & Ezcurra, 2003) and may exhibit an unusual high biodiversity.

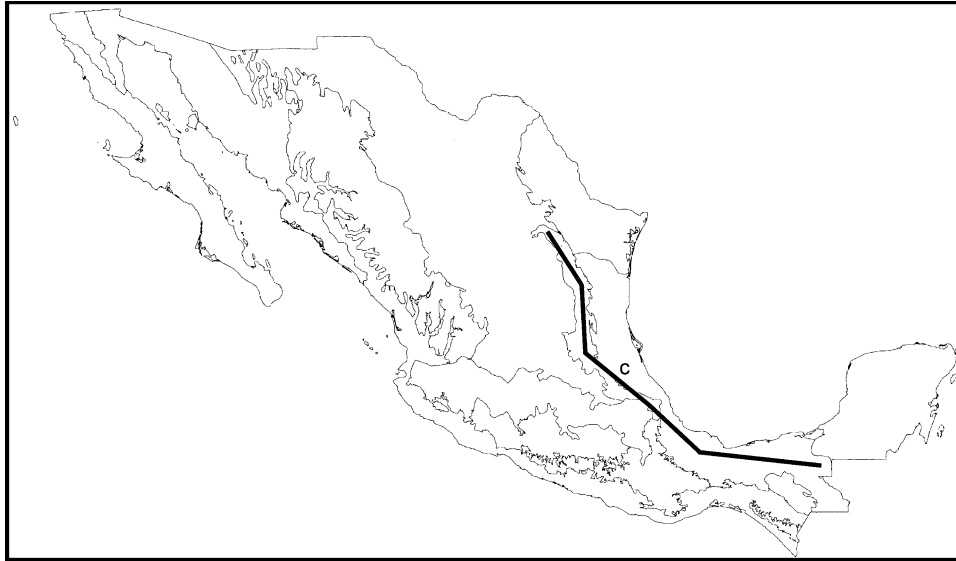
TRACK ANALYSIS

The main clades in the consensus cladogram obtained in the biogeographical provinces analysis were mapped as generalized tracks (Fig. 5). Subsequently, we performed parsimony analyses deleting the species defining the tracks in the previous run. The second analysis yielded nine cladograms (114 steps, a consistency index of 0.74, and a retention index of 0.45). A strict consensus cladogram (121 steps, a consistency index of 0.70, and a retention index of 0.32) was constructed (Fig. 6); the main clade was mapped as a generalized track (Fig. 7). The third analysis yielded a single cladogram (108 steps, a consistency index of 0.75, and a retention index of 0.44) (Fig. 8); its two main clades were mapped as generalized tracks (Fig. 9). In the fourth run, 20 cladograms were obtained (92 steps, a consistency index of 0.79, and a retention index of 0.47); in their consensus cladogram only two clades were obtained (not shown), but they were supported on homoplasies, so we decided to stop the analysis here.

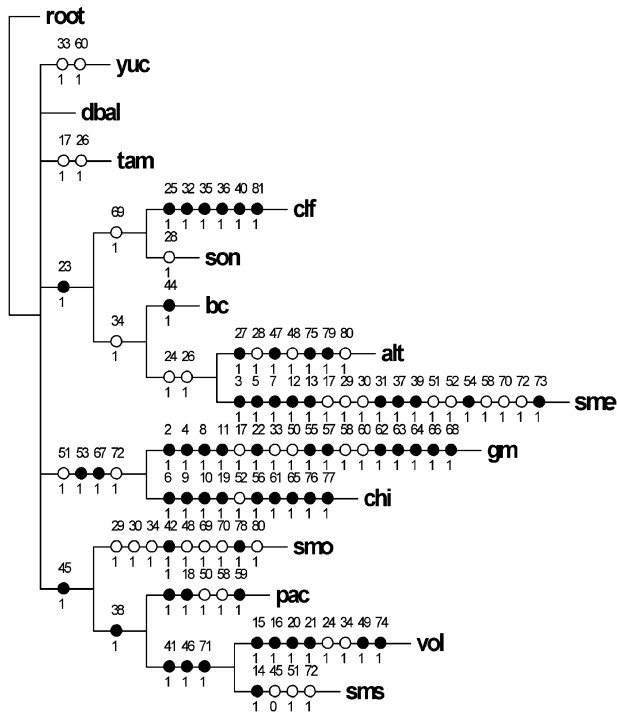
In the five generalized tracks obtained, we observed that at least one montane province is included except for track a, which suggests that the Mexican montane areas have played an important role in the spatial evolution of gymnosperms. The existence of several generalized tracks is evidence of the complexity of



**Figure 6.** Strict consensus cladogram obtained from nine most parsimonious trees in the second run. Numbers above branches represent species and numbers below represent character state (presence/absence) of each species. Black circles in the branches represent synapomorphies, whereas white circles represent homoplasies.



**Figure 7.** Main clade of the strict consensus cladogram obtained from nine new cladograms in the second run, superimposed onto the map as a generalized track in eastern Mexico (c).

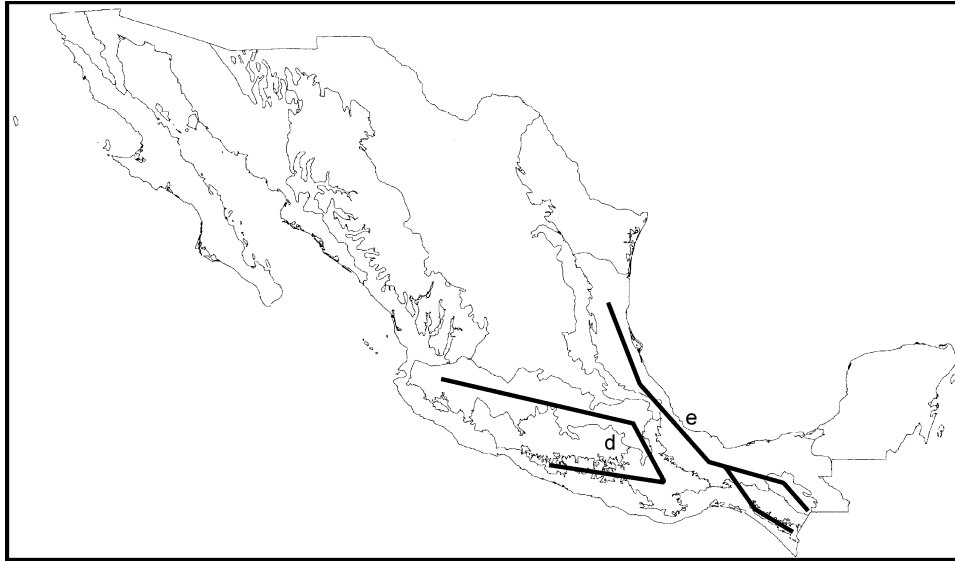


**Figure 8.** Most parsimonious cladogram obtained in the third run. Numbers above branches represent species and numbers below represent character state (presence/absence) of each species. Black circles in the branches represent synapomorphies, whereas white circles represent homoplasies.

Mexico. Four generalized tracks obtained (b–e) coincide mainly with the Mountain Mesoamerican pattern proposed by Halffter (1976, 1978, 1987) and with the Mountain Mesoamerican biotic element of Morrone (2005). A different historical biogeography of the Mexican peninsulas from the rest of the Mexican territory is evident, mainly in the first run. Some species that inhabit Mexico have most of their distributional area in the USA, especially those distributed in the Baja California peninsula, reflecting a Nearctic distributional pattern. This is represented in the generalized track a. Tracks c and d are based mainly on endemic species, where the Sierra Madre Oriental and Transmexican Volcanic Belt, both mountain chains, contain most of the biodiversity of gymnosperm species in the country and the former include a high number of endemic species. Tracks b and e are based on a combination of endemic species and taxa distributed in Mexico and Central America, reflecting a Neotropical distributional pattern.

## CONCLUSIONS

Smaller grid-sizes result in a finer resolution of distributional patterns, but increase artificially the number of empty grid-cells, especially in those cases where species were assigned to an incorrect grid-cell by error (Linder, 2001). Some general patterns are evident in our area cladogram using grid-cells of 2°, so we can conclude that the use of larger size grid-cells minimizes the occurrence of false absences, as Linder (2001) earlier suggested. The 2° grid-cell appears to



**Figure 9.** Main clades of the cladogram obtained in the third run, superimposed onto the map as generalized tracks in the Serranías Meridionales region (d) and in eastern and southern Mexico (e).

be an adequate resolution to be explored in future biogeographical analysis using PAE and other parsimony methods of the Mexican biota.

The track analysis shows that the Mexican mountain chains have played an important role in the spatial evolution of gymnosperms because these areas are represented in all generalized tracks and represent areas where the highest biodiversity of these plants in the country are concentrated, which also reflects speciation events in these mountain chains. The track analysis also suggests that the Baja California and Yucatan peninsulas have had independent biogeographical histories from continental Mexico because the generalized track in the California peninsula is isolated from the remaining tracks and the Yucatan peninsula is not included in any track. Our analysis supports the idea that Mexico represents a complex area, as demonstrated by the analyses of Contreras-Medina & Elíosa-León (2001) with several taxa, Álvarez & Morrone (2004) with birds, Escalante, Rodríguez & Morrone (2004) with terrestrial mammals, and Morrone & Gutiérrez (2005) with fleas. Our data indicate that Mexico is an evolutionary 'active' zone, which led to the speciation of several lineages, especially *Pinus*, *Ceratozamia*, and *Dioon*, and the local extinction of other lineages, especially *Picea* and *Tsuga* in southern and central Mexico (Clisby & Sears, 1955; Palacios & Rzedowski, 1993; Lozano-García & Xelhuantzi-López, 1997; Graham, 1999). These facts have been suggested with other sources of evidence, supporting the idea that Mexico represents an important centre of diversity and ende-

mism at the worldwide level for gymnosperms (Farjon & Styles, 1997; Osborne, 1995).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Susana Magallón, Oswaldo Téllez, Adolfo Navarro, Othón Alcántara, and two anonymous reviewers for useful comments on the manuscript. We are also indebted to the staff of the herbaria cited in the text for their courtesy during our review of specimens. Assistance in the field provided by Sandra Córdoba, Ana Quintos, Othón Alcántara, Hamlet Santa Anna, Armando Ponce, Jorge Escutia, Diana Castañeda, Francisco Yberri, Rogelio Aguilar, and Andrés Martínez is gratefully appreciated. Othón Alcántara, Alberto González, and Karla Comparán assisted us with the figures. Support from projects PAPIIT IN206202, FOSEMARNAT-2004-C01-311, and CONABIO W025 is gratefully acknowledged. The first author was supported by a Research Doctoral Fellowship number 169858 from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Mexico.

#### REFERENCES

- Aguilar-Aguilar R, Contreras-Medina R, Salgado-Maldonado G. 2003.** Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **30**: 1861–1872.
- Aguirre-Planter E, Furnier GR, Eguiarte LE. 2000.** Low levels of genetic variation within and high levels of genetic

- differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* **87**: 362–371.
- Álvarez E, Morrone JJ. 2004.** Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Inter-ciencia* **29**: 112–120.
- Cavieres LA, Arroyo MTK, Posadas P, Marticorena C, Matthei O, Rodríguez R, Squeo FA, Arancio G. 2002.** Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1301–1311.
- Clisby KH, Sears PB. 1955.** Palynology in southern North America. Part III. Microfossil profiles under Mexico City correlated with the sedimentary profiles. *Bulletin of the Geological Society of America* **66**: 511–520.
- Contreras-Medina R. 2004.** Gimnospermas. In: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México DF: UNAM, 137–148.
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H. 2001.** Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In: Llorente J, Morrone JJ, eds. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México DF: Las Prensas de Ciencias, UNAM, 197–211.
- Contreras-Medina R, Luna I. 2002.** On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography. *Australian Systematic Botany* **15**: 193–203.
- Contreras-Medina R, Luna I, Alcántara O. 2001.** Las gimnospermas de los bosques mesófilos de montaña de la Huasteca Hidalguense, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **68**: 69–81.
- Contreras-Medina R, Luna I, Alcántara O. 2003.** Zamiaceae en Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**: 289–301.
- Cracraft J. 1991.** Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* **4**: 211–227.
- Craw RC. 1988.** Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology* **37**: 291–310.
- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999.** *Panbiogeography: tracking the history of Life*. New York, NY: Oxford University Press.
- Eguiluz T. 1985.** Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana* **3**: 5–31.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ. 2004.** The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican transition zone: a track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**: 327–339.
- Espinosa D, Morrone JJ, Aguilar C, Llorente J. 2000.** Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. In: Llorente J, González E, Papavero N, eds. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. 2. México DF: UNAM, 61–94.
- Espinosa J. 1991.** Gymnospermae. In: Rzedowski J, Calderón G, eds. *Flora fanerogámica del Valle de México*. México DF: Instituto Politécnico Nacional, 63–76.
- Farjon A, Styles BT. 1997.** *Pinus (Pinaceae)*. Flora Neotropica Monograph 75. New York, NY: The New York Botanical Garden.
- Felger RS. 2000.** *Flora of the Gran Desierto and Rio Colorado of Northwestern Mexico*. Tucson, AZ: University of Arizona Press.
- Fonseca RM. 1994.** Cupressaceae y Taxodiaceae. In: Diego-Pérez N, Rzedowski J, Fonseca RM, eds. *Flora de Guerrero*. Fascicle 2. México DF: Facultad de Ciencias, UNAM.
- García-Barros E, Gurrea P, Luciani MJ, Cano JM, Munguira ML, Moreno JC, Sainz H, Sanz MJ, Simón JC. 2002.** Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* **29**: 109–124.
- García-Trejo EA, Navarro AG. 2004.** Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 167–185.
- Gernandt D, Geada-López G, Ortiz-García S, Liston A. 2005.** Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* **54**: 29–42.
- Glasby CJ, Álvarez B. 1999.** Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* **26**: 507–534.
- Goloboff P. 1999.** *Nona*, Version 2.0 (for Windows). San Miguel de Tucumán: Published by the author.
- González D, Vovides AP. 2002.** Low intralinesage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL-F non coding region. *Systematic Botany* **27**: 654–661.
- Graham A. 1999.** The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *American Journal of Botany* **86**: 32–38.
- Halffter G. 1976.** Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* **35**: 1–64.
- Halffter G. 1978.** Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana* **39–40**: 219–222.
- Halffter G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95–114.
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990.** *Index Herbariorum, pt I, The Herbaria of the World*. New York Botanical Garden, Bronx: International Association of Plant Taxonomy.
- Huang J, Giannasi DE, Price RA. 2005.** Phylogenetic relationships in *Ephedra* (Ephedraceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**: 48–59.
- Katinas L, Crisci JV, Wagner WL, Hoch PC. 2004.** Geographical diversification of tribes Epilobieae, Gongylocar-

- peae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on parsimony analysis of endemism and track compatibility analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **91**: 159–185.
- León-Paniagua L, García E, Arroyo-Cabrales J, Castañeda-Rico S. 2004.** Patrones biogeográficos de la mastofauna. In: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México DF: UNAM, 469–486.
- Liebherr JK. 1991.** A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **93**: 390–406.
- Linder HP. 2001.** Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* **28**: 169–182.
- Lozano-García MS, Xelhuantzi-López MS. 1997.** Some problems in the Late Quaternary pollen records of Central Mexico: basins of Mexico and Zacapu. *Quaternary International* **43/44**: 117–123.
- Luna I, Alcántara O, Espinosa D, Morrone JJ. 1999.** Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* **26**: 1299–1305.
- Luna I, Alcántara O, Morrone JJ, Espinosa D. 2000.** Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* **6**: 137–143.
- Luna I, Morrone JJ, Alcántara O, Espinosa D. 2001.** Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* **228**: 229–239.
- McVaugh R. 1992.** Gymnosperms. In: Anderson WR, ed. *Flora Novo-Galiciana*, Vol. 17. Ann Arbor, MI: University of Michigan Press, 4–119.
- Maldonado M, Uriz MJ. 1995.** Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. *Journal of Biogeography* **22**: 89–110.
- Martínez-Hernández E, Ramírez E. 1996.** Paleocología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario: algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**: 87–97.
- Medina R, Dávila P. 1997.** Gymnospermae. In: Dávila P, Villaseñor JL, Medina R, Téllez O, eds. *Flora Del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascicle 12. México DF: Instituto de Biología, UNAM, 1–29.
- Méndez-Larios I, Villaseñor JL, Lira R, Morrone JJ, Dávila P, Ortiz E. 2005.** Toward the identification of a core zone in the Tehuacán-Cuicatlán biosphere reserve, Mexico, based on parsimony analysis of endemism of flowering plant species. *Interciencia* **30**: 267–274.
- Moretti A, Caputo P, Cozzolino S, De Luca P, Gaudio L, Siniscalco G, Stevenson DW. 1993.** A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* **80**: 204–214.
- Morrone JJ. 1994a.** On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**: 438–441.
- Morrone JJ. 1994b.** Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters* **4**: 188–194.
- Morrone JJ. 1998.** On Udvardy's Insulantarctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Biogeography* **25**: 947–955.
- Morrone JJ. 2005.** Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207–252.
- Morrone JJ, Escalante T. 2002.** Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* **29**: 1095–1104.
- Morrone JJ, Espinosa D, Aguilar C, Llorente J. 1999.** Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* **44**: 507–514.
- Morrone JJ, Gutiérrez A. 2005.** Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography* **28**: 1315–1325.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001.** Halffter's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**: 635–650.
- Narave H, Taylor K. 1997.** Pinaceae. In: Sosa V, ed. *Flora de Veracruz*. Fascicle 98. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología AC and University of California, 1–50.
- Navarro AG, Garza-Torres HA, López de Aquino S, Rojas-Soto OR, Sánchez-González LA. 2004.** Patrones biogeográficos de la avifauna. In: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México DF: UNAM, 439–467.
- Nixon KC. 2002.** *WinClada*, Version 1.00.08. Ithaca, NY: Published by the author.
- Osborne R. 1995.** The 1991–1992 world cycad census and a proposed revision of the threatened species status for cycads. In: Vorster P, ed. *Proceedings of the Third International Conference on cycad biology*. Stellenbosch: Cycad Society of South Africa, 65–83.
- Palacios R, Rzedowski J. 1993.** Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* **24**: 1–96.
- Patterson TE. 1988.** A new species of *Picea* (Pinaceae) from Nuevo León, México. *Sida* **13**: 131–135.
- Porzecanski AL, Cracraft J. 2005.** Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* **32**: 261–275.
- Ramírez-Pulido J, Castro-Campillo A. 1990.** Regionalización mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A. In: Gutiérrez MT, Coll-Hurtado A, García A, eds. *Atlas Nacional de México*, Vol. II. México DF: Instituto de Geografía, UNAM.
- Rojas-Soto O, Alcántara O, Navarro A. 2003.** Regionalización de la avifauna de la Baja California Peninsula,

- Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* **30**: 449–461.
- Ron SR. 2000.** Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 379–402.
- Rosen BR. 1984.** Reef coral biogeography and climate through the Late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands? In: Brenchley P, ed. *Fossils and climate*. London: John Wiley & Sons, 201–262.
- Rosen BR. 1988.** From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical biogeography*. London: Chapman & Hall, 437–481.
- Rosen BR, Smith AB. 1988.** Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tethys, Special Publications of the Geological Society of London* **37**: 275–306.
- Ruggiero A, Ezcurra C. 2003.** Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. In: Morrone JJ, Llorente J, eds. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. México DF: Las Prensas de Ciencias, UNAM, 141–154.
- Rzedowski J. 1978.** *Vegetación de México*. México DF: Limusa.
- Smith AB. 1992.** Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **93**: 263–276.
- Smith HM. 1941.** Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* **2**: 103–110.
- Stevenson DW, Sabato S, Vázquez-Torres M. 1986.** A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. *Brittonia* **38**: 17–26.
- Styles BT. 1993.** Genus *Pinus*: a Mexican purview. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. New York, NY: Oxford University Press, 397–420.
- Trejo-Torres JC, Ackerman JD. 2001.** Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* **28**: 775–794.
- Trejo-Torres JC, Ackerman JD. 2002.** Composition patterns of Caribbean limestone forests: are parsimony, classification, and ordination analyses congruent? *Biotropica* **34**: 502–515.
- Vivó JA. 1943.** Los límites biogeográficos en América y la zona cultural mesoamericana. *Revista de Geografía* **3**: 109–131.
- Vovides AP. 1983.** Zamiaceae. In: Gómez-Pompa A, ed. *Flora de Veracruz*. Xalapa: INIREB, 1–31.
- Vovides AP. 1999.** Familia Zamiaceae. In: Rzedowski J, Calderón G, eds. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascicle 71. AC Pátzcuaro: Instituto de Ecología, 1–17.
- Wiggins IL. 1980.** *Flora of Baja California*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Zamudio S. 1992.** Familia Taxaceae. In: Rzedowski J, Calderón G, eds. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascicle 9. Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología, 1–7.
- Zamudio S. 2002.** Familia Podocarpaceae. In: Rzedowski J, Calderón G, eds. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascicle 105. Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología, 1–7.
- Zamudio S, Carranza E. 1994.** Familia Cupressaceae. In: Rzedowski J, Calderón G, eds. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascicle 29. Pátzcuaro: Instituto de Ecología, 1–21.
- Zanoni TA. 1982.** Cupressaceae. In: Gómez-Pompa A, ed. *Flora de Veracruz*. Fascicle 23. Xalapa: INIREB, 1–15.
- Zanoni TA, Adams RP. 1979.** The genus *Juniperus* (Cupressaceae) in Mexico and Guatemala: synonymy, key, and distributions of the taxa. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **38**: 83–121.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

The following supplementary material is available for this article:

**Table S1.** Data matrix (grid-cells of 2° versus gymnosperm species) for the parsimony analysis of endemism.

**Table S2.** Data matrix (gymnosperm species versus biogeographical provinces) for the parsimony analysis of endemism.

This material is available as part of the online article from:

<http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1095-8312.2007.00844.x>

(This link will take you to the article abstract).

Please note: Blackwell Publishing are not responsible for the content or functionality of any supplementary materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

## CLADISTIC BIOGEOGRAPHY

## Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone

Raúl Contreras-Medina<sup>1</sup>, Isolda Luna Vega<sup>1</sup> & Juan J. Morrone<sup>2</sup><sup>1</sup> *Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico. ilv@hp.fciencias.unam.mx (author for correspondence)*<sup>2</sup> *Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico*

Distributional patterns of 81 species of three genera of Mexican gymnosperms (*Ceratozamia*, *Dioon*, *Pinus*) were analyzed to evaluate their contribution to the cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone, applying Brooks Parsimony Analysis (BPA) and parsimony analysis of paralogy-free subtrees (PAPS). BPA showed three main groups of areas: clade A is comprised of the Baja California, Great Basin, and Mojavean provinces; clade B includes the Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Balsas Basin, Planicie Costera del Noreste, Planicie Costera del Noroeste, Costa del Golfo de México, and Costa Pacífica provinces, located along the coasts and in the central lowlands of Mexico; and clade C includes the Appalachian, Atlantic and Gulf Coastal, Yucatán Peninsula, Caribbean, Californian, Vancouverian, Eastern Central America, Soconusco, Serranías Transísmicas, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, and Sierra Madre Oriental provinces, corresponding to the montane areas of the Mexican Transition Zone, Central America and some areas of the U.S.A. PAPS showed three groups of areas: clade D includes the Vancouverian, Appalachian, and Atlantic and Gulf Coastal provinces; clade E the Balsas Basin, Planicie Costera del Noreste, and Planicie Costera del Noroeste provinces; and clade F the Serranías Transísmicas, Soconusco, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, Sierra Madre Oriental, Baja California, Californian, Great Basin and Mojavean provinces. Comparing both analyses, three common area relationships emerge: (1) Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal provinces, (2) Great Basin, Mojavean and Baja California provinces, and (3) Altiplano, Sierra Madre Oriental and Sierra Madre Occidental provinces. Differences between the general area cladograms can be accounted for by dispersal having a stronger influence in BPA, and the PAPS general area cladogram showing a clearer vicariant signal. The general area cladograms obtained support some area relationships not explained in previous studies, and may complement the historical distributional patterns of the biota of the Mexican Transition Zone.

**KEYWORDS:** Brooks Parsimony Analysis, distribution, gymnosperms, Mexico, paralogy-free subtrees, parsimony analysis

## INTRODUCTION

Gymnosperms, the paraphyletic stem group of seed plants sensu Hill (1998), are woody plants that inhabit mainly temperate zones. They have been important elements in fossil and extant plant communities, and their appearance in the late Paleozoic represents one of the most important phases among the patterns of terrestrial plant diversification (Niklas & al., 1983).

Mexican gymnosperms are distributed mainly in temperate forests associated with mountain chains (all species of *Ceratozamia* and many species of *Pinus*) and arid scrubs (some species of *Pinus*) of the Mexican Transition Zone. Some gymnosperm genera present in Mexico, such as *Picea* A. Dietrich and *Pinus* L., are widely distributed in the Northern Hemisphere, whereas others, like *Podocarpus* L. ?Hér. ex Pers., occur predominantly in the Southern Hemisphere. *Dioon* Lindl. and *Ceratozamia*

Brongn. are almost restricted to Mexico, each with one or two species in Central America. Studies on the geographic distribution of gymnosperms in Mexico are imperative not only theoretically but practically, especially for groups with great economic value such as *Abies* Mill. and *Pinus*, and for threatened taxa such as cycads. Floristic richness of gymnosperms in Mexico is made up of seven families, 14 genera, and nearly 130 species, representing about 0.5% of the 22,800 species of vascular plants estimated for the country (Rzedowski, 1991). Mexico has more species of *Pinus* than any other country (Farjon, 1996) and the highest number of species of cycads in the Americas. Gymnosperms are ideal for biogeographic studies since they are well-represented in herbaria and are easily distinguished from other vascular plants. In contrast with other American areas *Pinus*, *Ceratozamia*, and *Dioon* are abundant and diverse in Mexico and Central America. They have also been extensively studied and so may have



broad implications for historical biogeography. Presence of gymnosperms in the fossil record in Mexico that can be related to extant genera can be traced back to the Eocene (Millar, 1993; Martínez-Hernández & Ramírez, 1996). Furthermore, extinct genera have been reported in Mexico since the Paleozoic or at least the Triassic (Weber, 1982). Due to their antiquity, the current distributional patterns of Mexican gymnosperms deserve special attention in relation to historical biogeography.

Cladistic biogeography is an approach of historical biogeography that searches for patterns of relationships among areas of endemism based on the phylogenetic relationships of the taxa inhabiting them (Morrone & Crisci, 1995; Humphries & Parenti, 1999; Crisci & al., 2000). Interpretation of cladistic biogeographical results usually focuses on vicariance rather than on dispersal events, because vicariance affects different groups of organisms simultaneously (Nelson & Platnick, 1981; Morrone & Crisci, 1995). Among the methods developed in cladistic biogeography, Brooks Parsimony Analysis (BPA) (Wiley, 1987; Kluge, 1988; Brooks, 1990) has been used extensively (Morrone & Carpenter, 1994; Ruedi, 1996; Wang & al., 1996; Marshall & Liebherr, 2000; Espinosa & al., 2006). Although BPA has been criticized by some authors as a suboptimal method, because it uses dispersal and vicariance explanations to fit taxa and areas to the same tree (e.g., Siddall & Perkins, 2003), other authors (e.g., Brooks & al., 2001; van Veller & Brooks, 2001) have defended it as a valid method. Nelson & Ladiges (1996) noted that when nodes and areas are associated in order to be included in a data matrix, geographic paralogy may result because of duplication or overlap in the distribution of taxa related by paralogous nodes. They implemented a program (TASS) that identifies paralogy-free subtrees from each taxon-area cladogram analysed (Nelson & Ladiges, 1995; Ladiges & al., 1997, 2005). A parsimony analysis of these paralogy-free subtrees (PAPS) may thus be used to generate a more robust hypothesis, because geographic paralogy has been removed.

The biota of the Mexican Transition Zone has received the attention of several naturalists since the mid 19th century (i.e., Sclater, 1858; Wallace, 1876), due to its placement between the Nearctic and Neotropical regions and its “hybrid” character (Morrone, 2005 and references therein). Recent authors postulated hypotheses to explain disjunct biotic patterns observed, applying panbiogeography (Contreras-Medina & Eliosa-León, 2001; Morrone & Márquez, 2001; Álvarez & Morrone, 2004; Escalante & al., 2004; Morrone & Gutiérrez, 2005), cladistic biogeography (Marshall & Liebherr, 2000; Flores-Villela & Goyenechea, 2001; Espinosa & al., 2006), and parsimony analysis of endemism (Morrone & al., 1999; Espinosa & al., 2000; Luna & al., 2001; Dávila-Aranda & al., 2002; Morrone & Escalante, 2002; Aguilar-Aguilar & al., 2003).

There are only two studies that analyze the cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone using plant taxa: Marshall & Liebherr (2000) using *Viguiera* and Espinosa & al. (2006) using *Bursera*. Gymnosperms have not yet been included in cladistic biogeographic studies of the Mexican Transition Zone.

Our goal is to evaluate the contribution of gymnosperms to the cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone, applying BPA and PAPS, and to compare our results with previous studies of this complex area.

## MATERIAL AND METHODS

**Areas.** — The Mexican Transition Zone was defined by Halffter (1976, 1978, 1987) as the complex area where Neotropical and Nearctic biotic elements overlap, including the southern United States, Mexico and adjacent areas of Central America. Morrone (2005, 2006) restricted this transition zone basically to the Mexican mountain areas. Areas of endemism (Fig. 1) used herein were identified by Rzedowski (1978) and some of them have been validated by subsequent biogeographical studies (Luna & al., 1999; Morrone, 2001, 2005; Dávila-Aranda & al., 2002; Katinas & al., 2004). The regionalization of Rzedowski (1978) is available in digital format, enabling the distributional data to be analysed with a Geographic Information System (GIS). We extended some Mexican areas of endemism to adjacent areas of Central America (following Morrone, 2001, 2006) and North America (following Takhtajan, 1986), in order to include all the present-day natural distributions of gymnosperms from the Mexican Transition Zone. Table 1 lists the areas of endemism, including species of gymnosperms endemic to each area.

**Taxa.** — Distributional data of 81 species of *Ceratozamia*, *Dioon*, and *Pinus* (sections *Trifoliae* and *Parrya*) were obtained from revision of 648 herbarium specimens deposited in CHAP, ENCB, FCME, IBUG, IEB, INIF, MEXU, MO, XAL, XALU, and from literature (Vovides & al., 1983; Stevenson & al., 1986; McVaugh, 1992; Moretti & al., 1993; Thieret, 1993; Farjon & Styles, 1997; Medina & Dávila-Aranda, 1997; Narave & Taylor, 1997; Vovides, 1999; Contreras-Medina & al., 2001, 2003).

Molecular phylogenetic information was included for *Ceratozamia* (González & Vovides, 2002), *Dioon* (Moretti & al., 1993), and *Pinus* (Gernandt & al., 2005). *Ephedra* is well-represented in the Mexican Transition Zone and cladistic information is available (Huang & al., 2005), but its species are widely distributed, so the genus is not useful for cladistic biogeographic analysis at this scale.

**Analysis.** — Taxonomic cladograms and distributional data of species were used to generate taxon-area cladograms (Fig. 2), by replacing their terminal taxa by

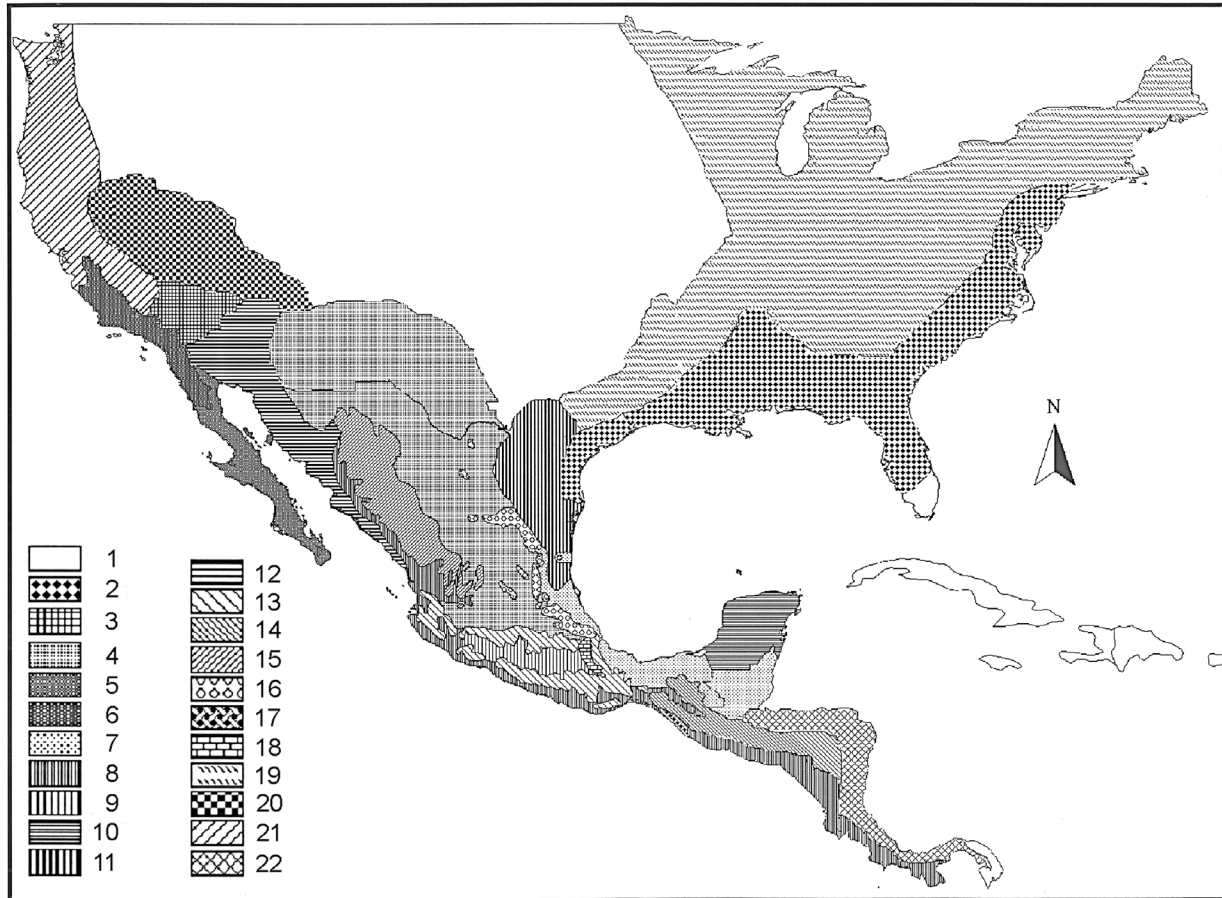


Fig. 1. Mexican floristic provinces recognised by Rzedowski (1978) and adjacent areas following Takhtajan (1986) and Morrone (2001) used as a biogeographic framework. Caribbean (1), Atlantic and Gulf Coastal (2), Mojavean (3), Altiplano (4), Baja California (5), Californian (6), Costa del Golfo de México (7), Costa Pacífica (8), Balsas Basin (9), Yucatán Peninsula (10), Planicie Costera del Noreste (11), Planicie Costera del Noroeste (12), Serranías Meridionales (13), Serranías Transistmicas (14), Sierra Madre Occidental (15), Sierra Madre Oriental (16), Soconusco (17), Valle de Tehuacán-Cuicatlán (18), Appalachian (19), Great Basin (20), Vancouverian (21), and Eastern Central America (22).

the areas of endemism where they occur (Morrone & Crisci, 1995). The application of parsimony in cladistic biogeography considers areas as analogous to taxa and components as analogous to characters. Kluge (1988) coined the term *syntaxon*, which represents the unit of evidence used to discover biotic history; a *syntaxon* is equivalent to a *synapomorphy* in phylogenetic systematics. *Syntaxa* were coded in a binary manner: “1” was given to an area of endemism represented for a taxon distal to that *syntaxon* node, and “0” was assigned to an area represented elsewhere on the taxon cladogram, but not distal to that *syntaxon* node (Table 2). Missing areas were coded with “0”, as suggested by Zandee & Roos (1987), who described the procedure called Assumption “0”. A hypothetical area coded all zeros was included to root the cladogram (Brooks, 1981, 1990). We used the program TASS (in TAX, Nelson & Ladiges, 1995) to obtain the paralogy-free subtrees (Fig. 3), from which

the components were coded in a data matrix (Table 3) for parsimony analysis. Both data matrices (Tables 2, 3) were analysed with software Nona (Goloboff, 1999) through WinClada (Nixon, 2002), applying multiple TBR, searching on 100,000 initial trees (mult\*100), and holding 30 trees per replication (h/10).

## RESULTS

**Brooks Parsimony Analysis.** — The analysis of the data matrix (Table 2) yielded three most parsimonious cladograms with 129 steps, a consistency index (CI) of 0.52, and retention index (RI) of 0.69. The strict consensus cladogram (Fig. 4A) has three major clades, named A, B, and C. In clade A, the Baja California area is the sister group of Great Basin and Mojavean provinces. Clade B includes six provinces: Valle de Tehuacán-Cuicatlán,

Balsas Basin, Planicie Costera del Noreste, Planicie Costera del Noroeste, Costa del Golfo de México, and Costa Pacífica. Clade C includes 13 provinces: Appalachian, Atlantic and Gulf Coastal, Yucatan Peninsula, Caribbean, Californian, Vancouverian, Eastern Central America, Soconusco, Serranías Transistmicas, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, and Sierra Madre Oriental.

**Parsimony Analysis of Paralogy-free Subtrees.**

— We identified 10 paralogy-free subtrees: two from *Dioon* (Fig. 3A, B), one from *Ceratozamia* (Fig. 3C), five from *Pinus* section *Parrya* (Fig. 3D–H), and two from *Pinus* section *Trifoliae* (Fig. 3I, H). Their components

were coded in a data matrix (Table 3). Parsimony analysis resulted in six cladograms, each with 42 steps, a CI of 0.54 and a RI of 0.76. The strict consensus cladogram (Fig. 4B) has three main clades, named D, E, and F. Clade D includes the Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal provinces. These same areas are sister areas in clade C obtained with BPA. Clade E includes three Mexican lowland provinces Balsas Basin, Planicie Costera del Noroeste, and Planicie Costera del Noreste were the last two provinces are sister areas to the Balsas Basin. These three provinces are also included in clade B obtained with BPA which also better resolves the relationships among these areas. Clade F includes eight provinces. The Serranías

**Table 1. Areas of endemism used in this analysis and gymnosperm species endemic to them.**

Acronym/Area of endemism	Endemic taxa
ALTI/ Altiplano	—
APPL/Appalachian	<i>Pinus pungens</i> Lamb., <i>P. rigida</i> Mill., <i>P. virginiana</i> Mill.
ATLA/Atlantic and Gulf Coastal	<i>Pinus clausa</i> (Engelm.) Sarg., <i>P. serotina</i> Michx., <i>P. elliotii</i> Engelm.
BAJA/Baja California	<i>Pinus lagunae</i> (Rob.-Pass.) Pass.
CALI/Californian	<i>Pinus quadrifolia</i> Sudw., <i>P. coulteri</i> D. Don
CARI/Caribbean	<i>Pinus cubensis</i> Grisebach, <i>P. occidentales</i> Sw.
CGME/Costa del Golfo de México	<i>Ceratozamia euryphyllidia</i> Vázq.Torres, Sabato & D.W. Stev., <i>C. miqueliana</i> H. Wendl., and <i>Dioon spinulosum</i> Dyer
CPAC/Costa Pacífica	<i>Ceratozamia alvarezii</i> Pérez-Farrera, Vovides & Iglesias, <i>Dioon holmgrenii</i> De Luca, Sabato & Vázq.Torres, and <i>D. merolae</i> De Luca, Sabato & Vázq.Torres
DBAL/ Balsas Basin	—
ECAM/Eastern Central America	<i>Dioon mejiae</i> Standl. & L.O. Williams
GBAS/Great Basin	—
MOJA/Mojavean	—
PCNE/Planicie Costera del Noreste	—
PCNO/Planicie Costera del Noroeste	—
PYUC/Yucatán Peninsula	—
SMER/Serranías Meridionales (including the Transmexican Volcanic Belt plus Sierra Madre del Sur)	<i>Ceratozamia mixeorum</i> Chemnick, T.J. Greg. & Salas-Mor. and <i>Pinus rzedowskii</i> Madrigal & Caball.
SMOC/Sierra Madre Occidental	<i>Pinus maximartinezii</i> Rzed.
SMOR/Sierra Madre Oriental	<i>Ceratozamia hildae</i> G.P. Landry & M.C. Wilson, <i>C. kuesteriana</i> Regel, <i>C. microstrobila</i> Vovides & J.D. Rees, <i>C. morettii</i> Vázq.Torres & Vovides, <i>C. sabatoi</i> Vovides, Vázq.Torres, Schutzman & Iglesias, <i>C. zaragozae</i> Medellín-Leal, and <i>Pinus culminicola</i> Andresen & Beaman
SOCO/Soconusco	—
STRA/Serranías Transistmicas	<i>Ceratozamia mirandai</i> Vovides, Pérez-Farrera & Iglesias and <i>C. norstogii</i> D.W. Stev.
VANC/Vancouverian	—
VATC/Valle de Tehuacán-Cuicatlán	<i>Dioon califanoi</i> De Luca & Sabato, <i>D. caputoi</i> De Luca, Sabato & Vázq.Torres, <i>D. purpusii</i> Rose, and <i>D. rzedowskii</i> De Luca, Moretti, Sabato & Vázq.Torres

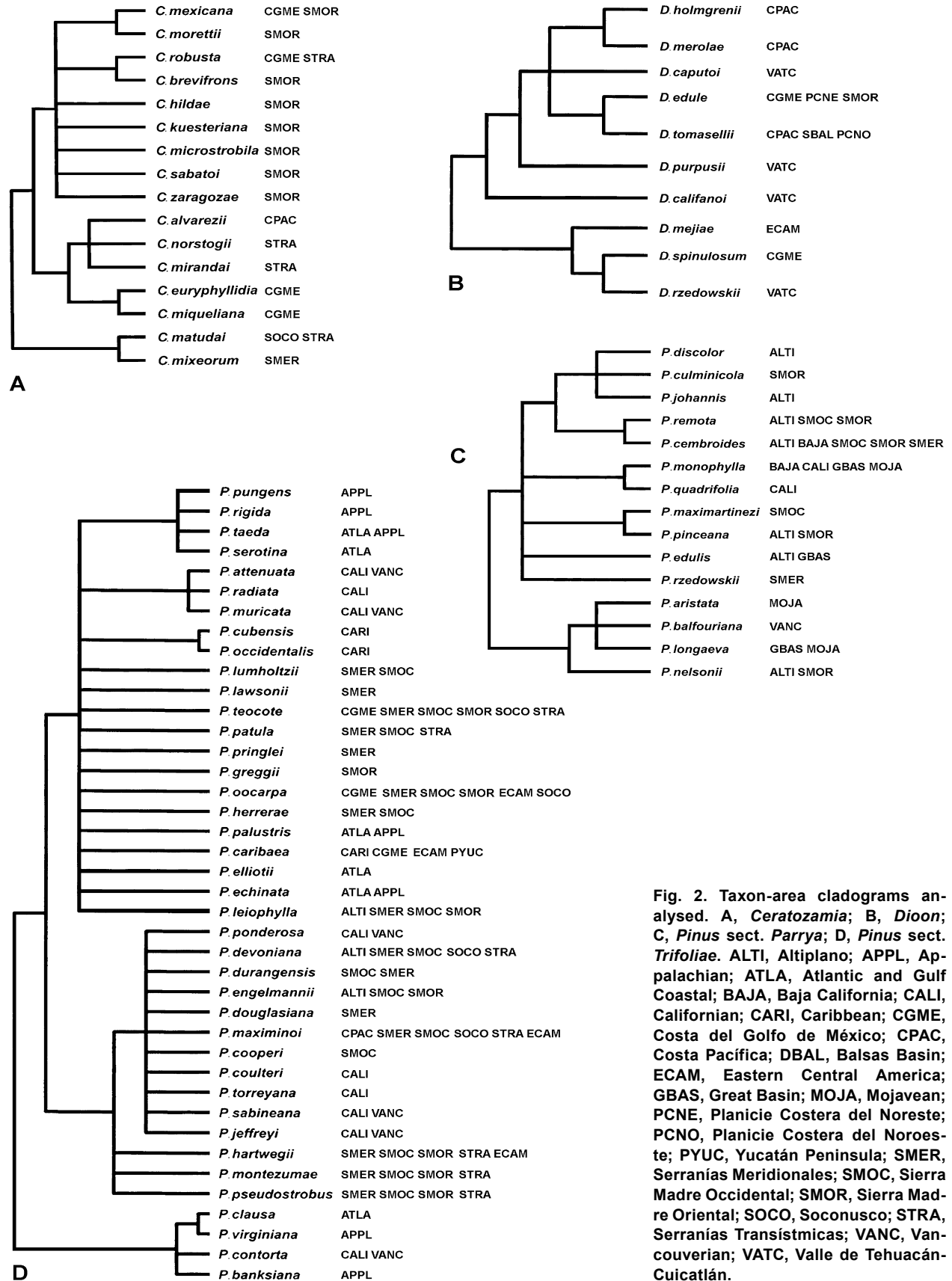


Fig. 2. Taxon-area cladograms analysed. A, *Ceratozamia*; B, *Dioon*; C, *Pinus* sect. *Parrya*; D, *Pinus* sect. *Trifoliae*. ALTI, Altiplano; APPL, Appalachian; ATLA, Atlantic and Gulf Coastal; BAJA, Baja California; CALI, Californian; CARI, Caribbean; CGME, Costa del Golfo de México; CPAC, Costa Pacífica; DBAL, Balsas Basin; ECAM, Eastern Central America; GBAS, Great Basin; MOJA, Mojavean; PCNE, Planicie Costera del Noreste; PCNO, Planicie Costera del Noroeste; PYUC, Yucatán Peninsula; SMER, Serranías Meridionales; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental; SOCO, Soconusco; STRA, Serranías Transistmicas; VANC, Vancouverian; VATC, Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

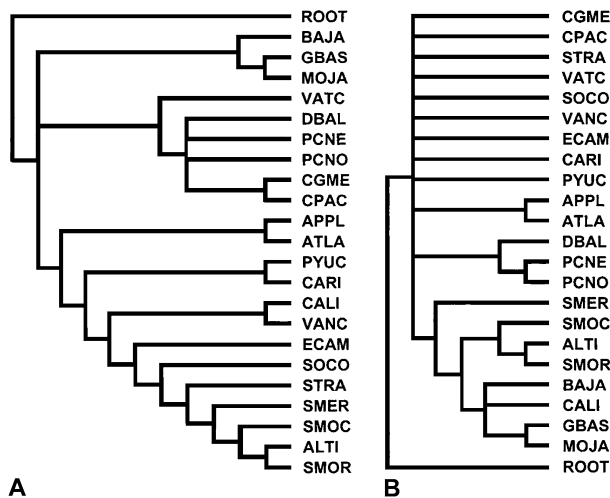


Meridionales province is the sister area to the others, which form a dichotomy, that includes a first subclade comprised of the Sierra Madre Occidental, Altiplano, and Sierra Madre Oriental, with the last two provinces more related; the same relationship was obtained with BPA (clade C). A second subclade includes a trichotomy formed by the two provinces of the Baja California peninsula, Great Basin and Mojavean provinces. The Great Basin, Mojavean, and Baja California provinces are also related with BPA (clade A).

**Table 3. Data matrix (geographical areas<sup>a</sup> vs. nodes) for the parsimony analysis of paralogy-free subtrees.**

ROOT	000000000000000000000000
ALTI	000000101111101111100000
BAJA	000000001101111100000000
CALI	000000001101110000010110
CGME	111110000000000000010000
CPAC	110011000000000000000000
DBAL	110000000000000000000000
PCNE	110000000000000000000000
PCNO	110000000000000000000000
SMER	000000001001001100100000
SMOC	000000001111101100100000
SMOR	110000101111101111100000
STRA	000011000000000000001000
VATC	101100000000000000000000
SOCO	000000000000000000001000
APPL	0000000000000000000011011
GBAS	000000111101111010000000
VANC	000000110000000000010110
MOJA	000000111101110000000000
ECAM	001000000000000000001000
CARI	000000000000000000001000
ATLA	0000000000000000000011011
PYUC	000000000000000000001000

<sup>a</sup>Area acronyms as in Table 1 and Fig. 2.



**Fig. 4. General area cladograms obtained with A, BPA; B, PAPS. Area acronyms as in Table 1 and Fig. 2.**

## DISCUSSION

Although constituting a continuous area, the Baja California peninsula does not represent a natural area, in the BPA general area cladogram, since the Baja California and Californian provinces are located in different clades (A and C respectively). Ferrusquia-Villafranca (1993) noted that the southern part of the peninsula has a different geological origin than the northern part, which possibly represents an ancient island that later joined the rest of the peninsula (García-Mendoza, 1995). In contrast, the paralogy-free subtrees general area cladogram shows the Baja California and Californian provinces combined with the Great Basin and Mojavean provinces (clade F). Flores-Villela & Goyenechea (2001) used wider units of analysis than we did; the Baja California peninsula was included in their Sonoran Desert area of endemism corresponding to our Mojavean, Great Basin, Baja California, Californian, and Planicie Costera del Noroeste provinces combined. Our BPA results show relationships among the first three areas, but differ in the relationships of California and Planicie Costera del Noroeste, because they are included in clades B and C respectively. In the paralogy-free subtrees general area cladogram, the first four are included in clade F. This latter relationship corroborates previous results obtained with parsimony analysis of endemicity (PAE) (Morrone & al., 1999; Espinosa & al., 2000), indicating that the Peninsula of Baja California represents a natural area. The close relationship between the Great Basin and Mojavean provinces obtained in this study is not supported by Katinas & al. (2004), because both belong to the same clade, with Mojavean occurring as the sister area to other western North American provinces, and the Great Basin sister area to the Rocky Mountain province. The Rocky Mountain Province was not included in our work. The PAPS area cladogram also supports a close relationship between Great Basin and Mojavean.

Clade B (Fig. 4A) consists of provinces located at coastal areas of the Pacific and Atlantic oceans, as well as the southern-central lowlands. This clade is influenced by the distribution of *Dioon* (Moretti & al., 1993), since *Dioon* species are distributed in all the provinces included in this clade, with the exception of *D. mejiae* Standl. The relationship of both coastal areas of Mexico is possibly influenced by the phylogenetic relationship between *Dioon edule* Lindl. and *D. tomasellii* De Luca, Sabato & Vázquez-Torres. The Valle de Tehuacán province has been treated as part of the Transmexican Volcanic Belt by Morrone (2001, 2005), a position not supported here. The Pacific lowlands of Mexico and Balsas Basin area of Flores-Villela & Goyenechea (2001) corresponds to our Costa Pacifica and Balsas Basin provinces; the relationship between these two areas is partially supported in our results were they are members of the same clade.

Unfortunately, we cannot compare our clade B with the work of Marshall & Liebherr (2000), since most of the areas included in our clade B were not included in their work. Our BPA general area cladogram corroborates previous PAE (Morrone & al., 1999; Espinosa & al., 2000; Dávila-Aranda & al., 2002), that combine the Balsas Basin, Costa Pacífica, and Valle de Tehuacán provinces. Notwithstanding, the two first studies suggest a close relationship among these areas with the Serranías Meridionales province, which is not supported herein, because this latter belongs to clade C, comprising the Mexican montane provinces.

Clade C includes the montane Mexican provinces, the Central American, Caribbean and most of the North American areas. This clade is more influenced by the distribution of the species of *Ceratozamia* and *Pinus*; their species are widely distributed in the provinces of this clade. As many species of *Ceratozamia* and *Pinus* are mainly associated with mountain ranges, several of them were considered “montane” species by Farjon & Styles (1997) and Contreras-Medina (2004), where they inhabited areas of 1,000–2,600 m altitude. Many of these species are not well-represented in clade B, which includes mainly coastal and lowland provinces with dry climates.

In our study, the Appalachian forms a sister group to the Atlantic and Gulf Coastal province in both analyses (Fig. 4, clade D and early-diverging subclade in clade C), corroborating the PAE by Katinas & al. (2004). The different position of the Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal provinces relative to the western United States areas of endemism (Californian, Vancouverian, Mojavean, Great Basin) was to be expected. The traditional division of North America in two major areas (eastern and western), observed here is reflected in many previous works based on the distributions of other taxa, including several with a phylogenetic component (i.e., Croizat, 1965; Xiang & al., 1998; Davis & al., 2002; Donoghue & Smith, 2004). In our cladogram, Appalachian and Atlantic and Gulf Coastal (eastern North America) are in a different position in relation to the western areas (Californian, Vancouverian, Mojavean, Great Basin). Katinas & al. (2004) related the eastern provinces with the central and southern part of the United States. The Yucatán Peninsula is the sister area to the Caribbean province; their affinity has been extensively discussed (see Chiappy-Jhones & al., 2001).

The largest subclade of clade C includes seven provinces (Eastern Central America, Soconusco, Serranías Transistmicas, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, and Sierra Madre Oriental). The relationship between Central America and montane areas of Mexico represents a pattern previously suggested by other authors (Luna & al., 1999; Morrone & Márquez, 2001), corresponding to the Mesoamerican Mountain

biotic element of Morrone (2005). Clade C shows the existence of remnants of biotas with different origins in the Mexican Transition Zone, recognized by several naturalists since the 19th century and explained either by dispersalist or vicariant viewpoints.

The Sierra Madre Oriental is the sister area to the Altiplano, and both areas are sister to the Sierra Madre Occidental. Morrone & al. (1999) and Espinosa & al. (2000) also found a close relationship between the Sierra Madre Oriental and the southern part of the Altiplano. The Serranías Meridionales province includes the Transmexican Volcanic Belt plus the Sierra Madre del Sur, two areas treated as distinct by several authors (Morrone & al., 1999; Morrone, 2005, 2006). The biota of this province is related to the biota of several mountain areas of Mexico, supporting the Mesoamerican Montane biotic element (Morrone, 2005). The combination of the Transmexican Volcanic Belt plus the Sierra Madre del Sur in a single Serranías Meridionales province is supported by Marshall & Liebherr (2000) and Flores-Villela & Goyenechea (2001). The cladogram obtained with BPA partially supports the proposal of Marshall & Liebherr (2000), who fused the Sierra Madre Occidental with the Altiplano (their Sierra Madre Occidental area of endemism) in a single unit. Flores-Villela & Goyenechea (2001) support a close relationship between the Sierra Madre Occidental with the semiarid lands of the Tamaulipas area of endemism (the latter corresponding to our Planicie Costera del Noreste province), a result incongruent with those presented here.

In the PAPS general area cladogram, clade E is equivalent to a part of clade B, and clades D and F combined are equivalent to clade C. Differences between the general area cladograms are because dispersal has a stronger influence in BPA, and the PAPS general area cladogram, shows a clearer vicariant signal. We postulate that clade F, which combines Nearctic provinces with those assigned to the Mexican Transition Zone in the strict sense (Morrone, 2005, 2006), represents the “core” area of biotic evolution of Mexican gymnosperms. This area is the result of the complex country’s complex tectonic history (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Marshall & Liebherr, 2000; Ortega & al., 2000; Flores-Villela & Goyenechea, 2001; Salinas-Moreno & al., 2004), which partially explains the co-occurrence of taxa belonging to different biotic elements (Morrone, 2005). Croizat (1958, fig. 259) predicted this when he placed one of the most important panbiogeographic nodes at global level in southern Mexico and Central America, which he considered to be as one of “the very main nodes controlling the course of important ‘tracks’ on an intercontinental scale” and “eventually responsible for endlessly variable patterns of distribution which is readily seen true in reference to factual records” (Croizat, 1958).

In the PAPS cladogram, the Serranías Meridionales province is related to some northern areas, showing Nearctic affinities (influenced by the distribution of the species of *Pinus*), whereas in the BPA it is related to the Mexican mountain provinces (Fig. 4). The position of the Serranías Meridionales in our study is interesting, since it includes the Transmexican Volcanic Belt, which is traditionally considered the biogeographic boundary between the Nearctic and Neotropical regions (Wallace, 1876). The transitional character of this area is evident; in some biogeographic studies Neotropical affinities for this area have been suggested (Espinosa & al., 2000; Marshall & Lieberr, 2000; Flores-Villela & Goyenechea, 2001), whereas in others it is related to northern provinces. Rzedowski (1978) proposed the Mesoamerican Mountain region, to accommodate four floristic provinces (Sierra Madre Oriental, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Serranías Transísmicas), since these provinces cannot be assigned with certainty to the Nearctic or Neotropical regions, because they contain elements of both regions in equal proportions. The uncertainty in the relationships of the Serranías Meridionales province is also reflected in the PAE undertaken by Luna & al. (1999), where the localities of this province are scattered in four different clades.

Some vicariant patterns are ambiguous, producing biogeographic noise in the taxon-area cladograms obtained, mainly due to redundant distributions, widespread taxa and missing areas. Several authors (e.g., Eguiluz, 1985; Styles, 1993; Perry & al., 1998), constructed biogeographic scenarios for the genus *Pinus* in Mexico, based on dispersal and vicariant events of different ages. Farjon (1996) suggested that many Mexican pine species are the result of a radiation event from a single common ancestor, which interbred with other species with a different origin. Some of them may be relicts of mainly extinct lineages with a former distribution with a very different distribution pattern, whereas others are descendants of recent immigrants. Evidently these events complicate the biogeography of this genus. Millar (1993) suggested that the spatial evolution of pines has been mainly affected by tectonic and climatic events of the Eocene, caused by the orogenic processes that formed the Sierras Madre Oriental and Occidental and the Transmexican Volcanic Belt, initiating speciation events. Some authors have suggested that refugia played an important role in the evolution of this genus, provoked by the climatic changes of the Eocene (Millar, 1993; Perry & al., 1998). All these events have effected the distribution of pine species by isolating species into disjunct areas (Millar, 1993). Since part of the information used for our analysis is based on pine species, the complex biogeographic history of *Pinus* in Mexico may be responsible for the ambiguity found here in the relationships of some areas and their position in the general area cladograms.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank David Gernandt, John Grehan, Susana Magallón, Helga Ochoterena, and Oswaldo Téllez for useful comments on the manuscript. Two anonymous reviewers helped us improve our work substantially. We thank the curators and staff of the herbaria cited in the text that kindly provided gymnosperm specimens. Special thanks to Sandra Córdoba, Ramiro Cruz, and Diana Castañeda for their assistance during the final draft of the manuscript. The senior author was supported by Research Doctoral Fellowship number 169858 from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Mexico. This work was partially supported by project PAPIIT-IN206202 from DGAPA, UNAM.

## LITERATURE CITED

- Aguilar-Aguilar, R., Contreras-Medina, R. & Salgado-Maldonado, G.** 2003. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.* 30: 1861–1872.
- Álvarez, E. & Morrone, J.J.** 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Inter-ciencia* 29: 112–120.
- Brooks, D.R.** 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Syst. Zool.* 30: 229–249.
- Brooks, D.R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Syst. Zool.* 39: 14–30.
- Brooks, D.R., van Veller, M.G.P. & McLennan, D.A.** 2001. How to do BPA, really. *J. Biogeogr.* 28: 345–358.
- Chiappy-Jhones, C., Rico-Gray, V., Gama, L. & Giddings, L.** 2001. Floristic affinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. *J. Biogeogr.* 28: 535–542.
- Contreras-Medina, R.** 2004. Gimnospermas. Pp. 137–148 in: Luna, I., Morrone, J.J. & Espinosa, D., (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. CONABIO-UNAM, México.
- Contreras-Medina, R. & Eliosa-León, H.** 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. Pp. 197–211 in: Llorente, J. & Morrone, J.J., (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. UNAM, México, D.F.
- Contreras-Medina, R., Luna, I. & Alcántara, O.** 2001. Las gimnospermas de los bosques mesófilos de montaña de la Huasteca Hidalguense, México. *Bol. Soc. Bot. México* 68: 69–80.
- Contreras-Medina, R., Luna, I. & Alcántara, O.** 2003. Zamiaceae en Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Mexico, Bot.* 74: 289–301.
- Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P.** 2000. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Biogeografía Histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.



- Croizat, L.** 1965. On approaching the subgeneric classification of *Euphorbia papilion* and *E. tetrapora*. *Southw. Naturalist* 10: 241–247.
- Dávila-Aranda, P., Arias-Montes, S., Lira-Saade, R., Villaseñor, J.L. & Valiente-Banuet, A.** 2002. Phytogeography of the columnar cacti (tribe Pachycereae) in Mexico: a cladistic approach. Pp. 25–41 in: Fleming, T.H. & Valiente-Banuet, A., (eds.), *Columnar Cacti and their Mutualists: Evolution, Ecology, and Conservation*. Univ. of Arizona Press, Tucson.
- Davis, C.C., Frislich, P.W., Li, J. & Donoghue, M.J.** 2002. Phylogeny and biogeography of *Cercis* (Fabaceae): evidence from nuclear ribosomal ITS and chloroplast *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 27: 289–302.
- Donoghue, M.J. & Smith, S.A.** 2004. Patterns in the assembly of temperate forests around the Northern Hemisphere. *Philos. Trans., Ser. B* 359: 1633–1644.
- Eguiluz T.** 1985. Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dason. Mex.* 3: 5–31.
- Escalante, T., Rodríguez, G. & Morrone J.J.** 2004. The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican transition zone: a track analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 83: 327–339.
- Espinosa, D., Llorente, J. & Morrone, J.J.** 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Bursaceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* 33: 1945–1958.
- Espinosa, D., Morrone, J.J., Aguilar, C. & Llorente, J.** 2000. Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. Pp. 61–94 in: Llorente, J., González, E. & Papavero, N., (eds.), *Biodiversidad Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*, vol. 2. UNAM-CONABIO, México.
- Farjon, A.** 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Bot. J. Linn. Soc.* 121: 365–384.
- Farjon, A. & Styles, B.T.** 1997. *Pinus* (Pinaceae). The New York Botanical Garden, New York. [*Fl. Neotrop. Monogr.* 75]
- Ferrusquía-Villafranca, I.** 1993. Geology of Mexico: a synopsis. Pp. 3–107 in: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J., (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Flores-Villela, O. & Goyenechea, I.** 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. Pp. 171–181 in: Johnson, J.D., Webb, R.G. & Flores-Villela, O. (eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography and Conservation*. Univ. of Texas, El Paso.
- García-Mendoza, A.** 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. Pp. 51–75 in: Linares, E., Dávila, P., Chiang, F., Bye, R. & Elías, T., (eds.), *Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Gernandt, D., Geada López, G., Ortiz García, S. & Liston, A.** 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54: 29–42.
- Goloboff, P.** 1999. *Nona*. Vers. 2.0. Published by the author, San Miguel de Tucumán.
- González, D. & Vovides, A.P.** 2002. Low intralineage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non coding region. *Syst. Bot.* 27: 654–661.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 35: 1–64.
- Halffter, G.** 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.* 39–40: 219–222.
- Halffter, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Rev. Entomol.* 32: 95–114.
- Hill, K.D.** 1998. Gymnosperms—the paraphyletic stem of seed plants. Pp. 505–526 in: McCarthy, P.M. (ed.), *Flora of Australia. Ferns, Gymnosperms and Allied Groups*, vol. 48. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Huang, J., Giannasi, D.E. & Price, R.A.** 2005. Phylogenetic relationships in *Ephedra* (Ephedraceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Molec. Phylog. Evol.* 35: 48–59.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R.** 1999. *Cladistic Biogeography*. Oxford Univ. Press, New York.
- Katinas, L., Crisci, J.V., Wagner, W.L. & Hoch P.C.** 2004. Geographical diversification of tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on parsimony analysis of endemism and track compatibility analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 159–185.
- Kluge, A.G.** 1988. Parsimony in vicariance biogeography: a quantitative method and a Greater Antillean example. *Syst. Zool.* 37: 315–328.
- Ladiges, P.Y., Kellermann, J., Nelson, G., Humphries, C.J., & Udovicic, F.** 2005. Historical biogeography of Australian Rhamnaceae, tribe Pomaderreae. *J. Biogeogr.* 32: 1909–1919.
- Ladiges, P.Y., Nelson, G. & Grimes, J.** 1997. Subtree analysis, *Nothofagus* and Pacific biogeography. *Cladistics* 13: 125–130.
- Luna, I., Alcántara, O., Espinosa, D. & Morrone, J.J.** 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26: 1299–1305.
- Luna, I., Morrone, J.J., Alcántara, O. & Espinosa D.** 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Pl. Syst. Evol.* 228: 229–239.
- Marshall, C.J. & Liebherr, J.K.** 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *J. Biogeogr.* 27: 203–216.
- Martínez-Hernández, E. & Ramírez, E.** 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario: algunas evidencias palinológicas. *Bol. Soc. Bot. México* 58: 87–97.
- McVaugh, R.** 1992. Gymnosperms. Pp. 4–119 in: Anderson, W.R. (ed.), *Flora Novo-Galiciana*, vol. 17. Univ. of Michigan Herbarium, Michigan.
- Medina, R. & Dávila-Aranda, P.** 1997. *Gymnospermae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* Fasci. 12. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Millar, C.I.** 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 471–498.
- Moretti, A., Caputo, P., Cozzolino, S., de Luca, P., Gaudio, L., Siniscalco, G. & Stevenson, D.W.** 1993. A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 204–214.

- Morrone, J.J.** 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. SEA y M & T Tesis, Zaragoza.
- Morrone, J.J.** 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mex. Biodivers.* 76: 207–252.
- Morrone, J.J.** 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on pan-biogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Rev. Entomol.* 51: 467–494.
- Morrone, J.J. & Carpenter, J.M.** 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10: 99–153.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V.** 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 26: 373–401.
- Morrone, J.J. & Escalante, T.** 2002. Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *J. Biogeogr.* 29: 1095–1104.
- Morrone, J.J., Espinosa, D., Aguilar, C. & Llorente, J.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southw. Naturalist* 44: 508–515.
- Morrone, J.J. & Gutiérrez, A.** 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *J. Biogeogr.* 32: 1315–1325.
- Morrone, J.J. & Márquez, J.** 2001. Halfpenny's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *J. Biogeogr.* 28: 635–650.
- Narave, H. & Taylor, K.** 1997. *Pinaceae. Flora de Veracruz* Fasci. 98. Instituto de Ecología A.C. and University of California, Xalapa, Veracruz.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y.** 1995. *TAX: MSDOS computer programs for systematics*. Published by the authors, New York and Melbourne.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Amer. Mus. Novit.* 3167: 1–58.
- Nelson, G. & Platnick, N.I.** 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- Niklas, K.J., Tiffney, B.H. & Knoll, A.H.** 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614–616.
- Nixon, K.C.** 2002. *WinClada*. Vers. 1.00.08. Published by the author, Ithaca.
- Ortega-Gutiérrez, F., Sedlock, R.L. & Speed, R.C.** 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico. Pp. 3–59 in: Llorente, J., González, E. & Papavero, N., (eds.), *Biodiversidad Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*, vol. 2. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Perry, J.P., Graham, A. & Richardson, D.M.** 1998. The history of pines in Mexico and Central America. Pp. 137–149 in: Richardson, D.M. (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Ruedi, M.** 1996. Phylogenetic evolution and biogeography of southeast Asian shrews (genus *Crocodyra*: Soricidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 197–219.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Mexico.
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3–21.
- Salinas-Moreno, Y., Mendoza, M.G., Barrios, M.A., Cisneros, R., Macías-Sámano, J. & Zúñiga, G.** 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. *J. Biogeogr.* 31: 1163–1177.
- Sclater, P.L.** 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.* 2: 130–145.
- Siddall, M.E. & Perkins, S.L.** 2003. Brooks Parsimony Analysis: a valiant failure. *Cladistics* 19: 554–564.
- Stevenson, D.W., Sabato, S. & Vázquez-Torres, M.** 1986. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. *Brittonia* 38: 17–26.
- Styles, B.T.** 1993. Genus *Pinus*: a Mexican purview. Pp. 397–420 in: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Takhtajan, A.** 1986. *Floristic Regions of the World*. Univ. of California Press, Berkeley.
- Thieret, J.W.** 1993. Pinaceae. Pp. 352–398 in: Morin, N.R. (ed.), *Flora of North America*, vol. 2. Oxford Univ. Press, New York.
- Van Veller, M.G.P. & Brooks D.R.** 2001. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography. *J. Biogeogr.* 28: 345–358.
- Vovides, A.P.** 1999. *Familia Zamaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* Fasci. 71. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán.
- Vovides, A.P., Rees, J.D. & Vázquez-Torres, M.** 1983. *Zamiaceae. Flora de Veracruz*, vol. 26. Xalapa, Veracruz, México.
- Wallace A.R.** 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Hafner Press, New York.
- Wang, Q., Thornton, I.W.B. & New, T.R.** 1996. Biogeography of the phoracanthine beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Biogeogr.* 23: 75–94.
- Weber, R.** 1982. Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. *Rev. Inst. Geol. Univ. Nac. Auton. Mexico* 4: 111–124.
- Wiley, E.O.** 1987. Methods in vicariance biogeography. Pp. 283–306 in: Hovenkamp, P. (ed.), *Systematics and Evolution: A Matter of Diversity*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Xiang, Q.-Y., Soltis, D.E. & Soltis, P.S.** 1998. The eastern Asian and eastern and western North American floristic disjunction: congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera. *Molec. Phylog. Evol.* 10: 178–190.
- Zandee, M. & Roos, M.C.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305–332.

## **DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES**

El objetivo principal de este estudio fue analizar la distribución geográfica de las gimnospermas mexicanas bajo diferentes enfoques, con la finalidad de detectar patrones de distribución y su contribución a las relaciones históricas de las áreas (provincias) de la zona de transición mexicana, así como realizar un estudio biogeográfico lo más completo posible de este grupo en México, además de proponer nuevos caminos de investigación sobre su distribución geográfica en el país. Para ello primero se realizó una revisión de algunos enfoques que se utilizan actualmente para estudiar la distribución de los seres vivos en biogeografía, los cuales son la areografía, distribuciones potenciales, pan-biogeografía, la biogeografía cladística y el análisis de parsimonia de endemismos, haciendo énfasis en la aplicación de los métodos de cada uno a la distribución geográfica de las especies de gimnospermas en México. Se hizo una revisión de dichos enfoques y se incluyen comentarios sobre la distribución de las especies de gimnospermas. Se comentan las ventajas y limitantes de cada uno.

Posteriormente, se realizó un análisis de los patrones de distribución de 124 especies de gimnospermas mexicanas, con la finalidad de detectar las áreas del país con alta riqueza de especies y endemismo, para que con esta información se detectaran áreas potenciales para la conservación. El estudio se realizó utilizando tres diferentes unidades de área, a saber estados, provincias biogeográficas y celdas de un grado de lado. Las áreas ricas en especies no coinciden con aquéllas que presentan más especies endémicas. La Sierra Madre Oriental, el estado de Veracruz y una celda localizada en el norte del estado de Oaxaca fueron las unidades de área que presentaron los números más altos en especies, mientras que la provincia del Golfo de México, el estado de Chiapas y una celda localizada en este mismo estado fueron las áreas más ricas en especies endémicas. Adicionalmente, para las celdas se calcularon dos índices conocidos como

endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido (Crisp, 2001; Linder *et al.*, 2001), donde aquéllas celdas con altos valores en ambos índices y con alta riqueza fueron considerados como 'hotspots'; estas celdas se localizan principalmente en el sur y centro de México. Los estados de Chiapas, Oaxaca y Veracruz han sido considerados dentro de los más biodiversos en el país para diferentes taxones, con lo que las gimnospermas mexicanas siguen este patrón de diversidad.

Por otro lado, se llevó a cabo un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) (Rosen, 1988) donde se estudiaron los patrones de distribución de 124 especies de gimnospermas mexicanas utilizando como unidades de área celdas de dos grados de lado y provincias biogeográficas. Adicionalmente se realizó un análisis de trazos para las provincias a partir de los cladogramas obtenidos mediante la aplicación del método de PAE-PCE (Luna *et al.*, 2000; García-Barros *et al.*, 2002). A partir de la información de distribución se construyeron dos matrices de datos que incluyeron 60 celdas y 14 provincias biogeográficas. El análisis de las celdas produjo 7084 cladogramas más parsimoniosos. El cladograma de consenso estricto muestra algunos clados que son equivalentes a los resultados obtenidos con las provincias biogeográficas; de estos clados, tres concuerdan con algunas de las principales áreas de distribución de los pinos mexicanos propuestas previamente por algunos autores (Eguiluz, 1985; Styles, 1998, Farjon y Styles, 1997), las cuales se localizan en la parte norte de la península de Baja California, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental. Estas tres áreas representan centros importantes de diversidad y endemismo para las gimnospermas de México. A partir del análisis de las provincias biogeográficas se obtuvieron dos cladogramas más parsimoniosos, los cuales solamente varían en la posición de la provincia de la Sierra Madre Occidental. El procedimiento del PAE-PCE fue aplicado para identificar trazos generalizados, donde los clados que se formaron de las provincias fueron considerados como trazos

generalizados y cada vez que se obtenía un cladograma las especies que definían dichos clados eran eliminadas y se realizaba un nuevo análisis. A partir del método de PAE-PCE se obtuvieron cinco trazos generalizados, los cuales se localizaron principalmente en las provincias de montaña, lo cual indica la importancia que han jugado las cadenas montañosas del país en la evolución espacial de las gimnospermas y la estrecha relación que guardan estas plantas con la orografía de México. Los patrones de distribución de las gimnospermas son acordes con la existencia de algunas provincias biogeográficas de México y muestran que las penínsulas mexicanas tienen una historia biogeográfica diferente del resto del país.

Finalmente, se realizó un análisis de biogeografía cladística, donde se estudiaron los patrones de distribución de 81 especies de tres géneros de gimnospermas mexicanas, a saber *Ceratozamia*, *Dioon* y *Pinus*, con la finalidad de evaluar su contribución a la biogeografía de la Zona de Transición Mexicana desde el enfoque cladístico, aplicando un Análisis de Parsimonia de Brooks o BPA por sus siglas en inglés, además de un Análisis de Parsimonia de Subárboles libres de Paralogía o PAPS por sus siglas en inglés. Las áreas de endemismo están representadas por las provincias fitogeográficas de Rzedowski (1978) para el territorio mexicano, además de otras provincias adyacentes al territorio nacional ubicadas en Estados Unidos y América Central, áreas que incluyen la distribución geográfica de las gimnospermas mexicanas. El resultado del BPA muestra tres grupos principales de áreas, un clado A que comprende las provincias de Baja California, la Gran Cuenca y Mojaveana (estas dos últimas localizadas en Estados Unidos); el clado B incluye las provincias del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la Cuenca del Balsas, Planicie Costera del Noreste, Planicie Costera del Noroeste, Costa del Golfo de México y Costa Pacífica, todas estas provincias localizadas hacia ambas vertientes y en tierras bajas del centro de México; finalmente un clado C que incluye las provincias de los Apalaches, Costa del Golfo y Atlántica, Península de Yucatán, Caribeña, Californiana, Vancouveriana, este de América Central,

Soconusco, Serranías Transísmicas, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano y Sierra Madre Oriental, clado que incluye las provincias montañas del país que abarcan la Zona de Transición Mexicana, además de algunas áreas de América Central y Estados Unidos. El resultado del PAPS muestra tres grupos de áreas, un clado D que incluye a las provincias Vancouveriana, Apalaches y Costa del Golfo y Atlántica, todas de Estados Unidos; un clado E que incluye las provincias de la Cuenca del Balsas, Planicie Costera del Noreste y Planicie Costera del Noroeste; finalmente un clado F incluye a las Serranías Transísmicas, Soconusco, Serranías Meridionales, Sierra Madre Occidental, Altiplano, Sierra Madre Oriental, Baja California, Californiana, Gran Cuenca y Mojaveana. Comparando ambos análisis, tres relaciones de áreas comunes sobresalen: 1) Apalaches y Costa del Golfo y Atlántica, 2) Gran Cuenca, Mojaveana y Baja California y 3) Altiplano, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental. Las diferencias entre los cladogramas generales de áreas de ambos análisis son debidos a que la dispersión tiene una fuerte influencia en el BPA, de tal forma que el cladograma general de áreas producido mediante el PAPS muestra una clara señal de vicarianza. Los cladogramas generales de áreas obtenidos apoyan algunas relaciones de áreas no explicadas en trabajos previos y pueden complementar los patrones históricos de distribución de la biota de la Zona de Transición Mexicana.

La Región Mesoamericana de Montaña aparece como una zona importante en la evolución espacial de las gimnospermas, ya que aparece en el PAE y en BPA donde se relacionan estas áreas. Llama la atención que ambos estudios, la provincia del Altiplano aparece relacionada a las Sierras Madre Oriental y Occidental, relación que al parecer se ve influenciada por especies que se distribuyen en las tres provincias y que también se encuentran en el sur de Estados Unidos, especies como *Cupressus arizonica* Greene, *Pinus arizonica* Engelm., *P. engelmannii* Carrière y *Juniperus erythrocarpa* Cory.

Las tierras bajas aparecen relacionadas en los tres análisis (PAE, BPA y PAPS), principalmente Depresión del Balsas, Costa Pacífica y Sonorense (Planicie Costera del Noroeste) en las cuales encontramos principalmente especies del género *Dioon*, las cuales al parecer influyen de manera importante en las relaciones observadas entre estas provincias. De igual manera se observa que estas provincias contienen pocas especies en comparación con aquellas de montaña, por lo que se puede considerar que se reconocen dos patrones en cuanto a la evolución espacial de las gimnospermas en México, 1) de tierras bajas, donde influyen de manera importante especies de *Dioon* y *Zamia*, y 2) de montaña, el cual es el más importante ya que alberga a la mayoría de las especies de gimnospermas mexicanas.

Las gimnospermas son un reflejo de las propuesta de la Zona de Transición Mexicana, pues la separación clásica de una región Neotropical de otra Neártica no se observa en los análisis realizados de PAE y BPA, donde provincias ubicadas en la parte neotropical como Chiapas y Serranías Transístmicas se relacionan con provincias consideradas como neárticas (Altiplano, Sierras Madre Occidental y Oriental) y que más bien son una parte del patrón Mexicano de Montaña propuesto por Morrone (2005). De igual forma el tratar de relacionar áreas con mayor diversidad con su ubicación del lado neotropical no se cumple del todo, pues la riqueza de especies de gimnospermas se reparte entre estados del sur (Oaxaca y Chiapas) y del norte (Chihuahua y Nuevo León), ocurriendo lo mismo en las celdas de 1° x 1° latitud/longitud al encontrar celdas con mayor número de especies repartidas entre el sur, centro y norte de México. Debido a que muchos géneros son más diversos en el reino Holártico (como *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Pinus* y *Picea*) y que México abarca una porción de este reino, la influencia de las especies de estos géneros es importante, lo cual provoca que no se observe un gradiente latitudinal en cuanto al número de especies para las gimnospermas mexicanas.

La distribución actual de las gimnospermas mexicanas se ha visto afectada por procesos geofísicos, como la tectónica de placas y el cambio climático, y biológicos como extinciones locales y dispersión, factores que juegan un papel importante en el enmascaramiento de las relaciones históricas entre las áreas de endemismo (provincias) utilizadas como unidades de estudio en la presente tesis.

Los análisis de BPA y PAPS indican que la Península de Baja California guarda una relación histórica más estrecha con áreas del oeste de Estados Unidos, en relación a las de México continental; el análisis de trazos indica también una historia diferente de Baja California en comparación con las del resto del país, apoyando así el patrón Neártico Californiano propuesto por Morrone (2005).

Otra área que no indica relación con la parte del México continental es la Península de Yucatán, la cual no muestra relación alguna en los cladogramas obtenidos de los análisis de PAPS y PAE, y una relación con el área Caribeña en el BPA, la cual es una relación apoyada por otros trabajos. La Península de Yucatán es una de las provincias con el menor número de especies lo cual también refleja la poca resolución en cuanto a las relaciones de esta área con otras provincias de México, hecho que ha sido sugerido en otros estudios donde las áreas con pocas especies tienden a ocupar áreas basales o sin relación aparente con respecto a otras áreas (e.g. Contreras-Medina y Luna, 2002).

Se observaron patrones similares a los propuestos previamente en otros trabajos con otros taxones, tanto para hotspots como para áreas de endemismo y de diversidad, donde sobresalen los estados de Oaxaca y Veracruz.

Las áreas que resultaron particularmente más importantes desde el punto de vista de la diversidad de gimnospermas son las principales cadenas montañosas de país, a saber, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y



Altos de Chiapas; la primera presenta la mayor diversidad de gimnospermas en México con 48 especies. Asimismo estas áreas se incluye en uno de los principales trazos generalizados obtenidos (trazo b) y de igual manera aparecen como áreas relacionadas en el cladograma de BPA.

Los resultados arrojados por los análisis de PAE y biogeografía cladística señalan a las gimnospermas como un grupo de estudio importante para futuros análisis biogeográficos que involucren a las provincias montanas del país, ya que su distribución geográfica se observa que está muy relacionada con las cadenas montañosas del país y en menor medida con las tierras bajas, por lo que la inclusión de gimnospermas en futuros análisis biogeográficos deberán contemplar esta situación, principalmente en aquéllos que intenten dilucidar las relaciones históricas entre las provincias que incluye la región Mesoamericana de Montaña (Rzedowski, 1978).

Una recomendación importante para futuros análisis de la biogeografía de México es que si se van a utilizar áreas de endemismo predeterminadas como en el presente trabajo, se utilicen las provincias biogeográficas de CONABIO (Arriaga et al., 1997) o su modificación (Morrone, 2005) como unidades base para un estudio biogeográfico, o bien alguna de las utilizadas como base para construirlas (provincias florísticas, mastofaunísticas, herpetofaunísticas y morfotectónicas), para que se puedan comparar los resultados entre los diferentes estudios y reconocer patrones de distribución congruentes entre los diferentes taxones utilizados para los diferentes análisis biogeográficos que se lleven a cabo en México.

En este trabajo se muestra nuevamente la potencialidad de la aplicación de la biogeografía en aspectos de biología de la conservación, al mostrarse la congruencia entre áreas de riqueza y endemismo, con las Regiones Terrestres Prioritarias (Arriaga et al., 2000), y proponerse ciertas zonas a nivel nacional que presentan un gran valor biogeográfico para las gimnospermas de

México, las cuales requerirán de estudios más particulares para diseñar una estrategia de áreas de conservación, debido a que se trata de áreas muy grandes y que la propuesta formal requiere de hacer estudios a una resolución espacial más fina con la finalidad de llevar las propuestas al terreno real.

Si bien la información que sirvió de marco para llevar a cabo los análisis biogeográficos aquí presentados esta basada en un considerable número de ejemplares de herbario y de literatura especializada revisada de manera rigurosa en cuanto a los registros que presentan, dista de estar completa ya que como ocurre para muchos grupos biológicos de México, existe un sesgo en el conocimiento debido a que la recolecta botánica de estas plantas con semilla no se ha llevado a cabo de manera homogénea sino que casi siempre se concentra en zonas cercanas a ciudades o poblaciones grandes y asociada con las principales vías de comunicación, o bien en áreas cercanas a centros de investigación biológica.

Algunos estudios biogeográficos futuros relacionados con los que se presentan aquí y que tenderían a resolver ciertos aspectos no abordados o que podrían tener distintos enfoques a lo presentado en esta tesis sería la aplicación de un análisis de dispersión-vicarianza o DIVA (Ronquist, 1997) con énfasis en el género *Pinus*, así como un análisis de diversidad alfa y beta de la flora de gimnospermas de México; adicionalmente un estudio de biogeografía cuantitativa, con la finalidad de comparar el fenograma obtenido con los cladogramas resultantes del PAE para observar la influencia del método sobre un mismo conjunto de datos para las celdas de 2° x 2° latitud/longitud.

Por razones de espacio, no se incluyen algunos trabajos publicados que fueron elaborados con información generada durante los estudios de doctorado y que se podrían considerar como periféricos en relación a los centrales que se presentan en esta tesis y cuyas citas se escriben a continuación:

**Contreras-Medina, R.**, I. Luna y O. Alcántara. 2003. Zamiaceae en Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología*, UNAM, Serie Botánica **74**(2): 289-301.

**Contreras-Medina, R.** 2004. Gimnospermas. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, pp. 137-148. CONABIO-UNAM. México, D.F.

**Contreras-Medina, R.**, I. Luna y O. Alcántara. 2006. La familia Podocarpaceae en el estado de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **77**(1): 115-118.

Luna, I., O. Alcántara, **R. Contreras-Medina** y A. Ponce. 2006. Current knowledge of threatened vascular plants closely related to Mexican cloud forests. *Biodiversity and Conservation* **15**(12): 3773-3779.

**Contreras-Medina, R.**, D. Castañeda-Aguado y A. González-Zamora. 2007. Gimnospermas. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, pp. 213-221. CONABIO-UNAM. México, D. F.

## Literatura citada

- Alcántara, O. e I. Luna. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana* 54: 51-87.
- Arreguín, S.M.L., L.G. Cabrera, N.R. Fernández, L.C. Orozco, C.B. Rodríguez y B.M. Yépez. 1997. Introducción a la flora del estado de Querétaro. CONACYT-IPN. México, D. F.
- Arriaga L., C. Aguilar, D. Espinosa y R. Jiménez (eds). 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller desarrollado en la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Noviembre de 1997.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa E. (coords.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- Barrios-Rodríguez, M.A. y J.M. Medina-Cota. 1996. Estudio florístico de la Sierra de Pachuca, estado de Hidalgo. CONABIO-IPN. México, D. F.
- Contreras-Medina, R. 2004. Gimnospermas. En: Luna, I., J.J. Morrone y D. Espinosa (eds.), Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, pp. 137-148. CONABIO-UNAM. México, D.F.
- Contreras-Medina, R. e I. Luna. 2002. On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography. *Australian Systematic Botany* 15: 193-203.
- Crisp M.D., S. Laffan, H. P. Linder, y A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183-198.
- Dávila, P., R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas y P. Tenorio. 1995. Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, endemismo y diversidad. En: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elías (eds.), Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques, pp. 33-41. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- Eguiluz, T. 1985. Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana* 3: 5-31.

- Espinosa, J. 1991. Gymnospermae. En: J. Rzedowski y G. Calderón (eds.), Flora fanerogámica del Valle de México, pp. 63-76. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
- Farjon, A. y B.T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica no. 75. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Felger, R.S. 2000. Flora of the Gran Desierto and Rio Colorado of Northwestern Mexico. The University of Arizona Press, Tucson.
- Flores, J.S., H. Narave y A.P. Vovides. 1992. Gymnospermae. En: Etnoflora Yucatanense. Fascículo 5. Universidad Autónoma de Yucatán y Sostenibilidad Maya. Mérida, Yucatán, México.
- Fonseca, R.M. 1994. Cupressaceae y Taxodiaceae. En: Flora de Guerrero. Fascículo 2. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- García-Arévalo, A. y M.S. González. 1998. Pináceas de Durango. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- García-Barros, E., P. Gurrea, M. J. Luciáñez, J. M. Cano, M.L. Munguira, J. C. Moreno, H. Sainz, M. J. Sanz y J. C. Simón. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29: 109-124.
- Linder, H. P. 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* 28: 169-182.
- Luna, I., O. Alcántara, J. J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6:137-143.
- McVaugh, R. 1992. Gymnosperms. En: W.R. Anderson (ed.), Flora Novo-Galiciana, pp. 4-119. Volumen 17. The University of Michigan Herbarium, Michigan.
- Medina, R. y P. Dávila. 1997. Gymnospermae. En: Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 12. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Mittermeier, R.A. y C. G. Mittermier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: J. Sarukhán y R. Dirzo R. (eds.), México ante los retos de la biodiversidad, pp. 63-73. CONABIO, México D. F.
- Moretti, A., P. Caputo, S. Cozzolino, P. De Luca, L. Gaudio y D.W. Stevenson. 1993. A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* 80(2): 204-214.

- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Morrone, J.J. y D. Espinosa. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49(3): 12-16.
- Narave, H. y K. Taylor. 1997. Pinaceae. En: Flora de Veracruz. Fascículo 98. Instituto de Ecología A. C. y University of California. Xalapa, Veracruz, México.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: A.A. Myers y P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography*, pp. 437-481. Chapman & Hall, Londres.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México D. F.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México y de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, pp. 1-80.
- Sosa, V. y A. Gómez-Pompa. 1994. Lista Florística. Flora de Veracruz. Fascículo 82. Instituto de Ecología A. C. y Universidad de California. Xalapa, Veracruz, México.
- Styles, B. T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, pp. 385-408. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- Vovides, A.P. 1983. Zamiaceae. En: Flora de Veracruz. INIREB. Xalapa, Veracruz, México.
- Vovides, A.P. 1999. Familia Zamiaceae. En: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 71. Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press, Stanford.
- Zamudio, S. 1992. Familia Taxaceae. En: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 9. Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Zamudio, S. 2002. Familia Podocarpaceae. En: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 105. Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.

Zamudio, S. y E. Carranza. 1994. Familia Cupressaceae. En: Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 29. Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.

Zanoni, T.A. 1982. Cupressaceae. En: Flora de Veracruz. Fascículo 23. INIREB. Xalapa, Veracruz, México.