



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ANÁLISIS DE PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE
ENDEMISMOS Y DISTRIBUCIÓN REAL Y POTENCIAL DE
UN GRUPO DE TAXA RESTRINGIDOS AL BOSQUE
MESÓFILO DE MONTAÑA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA:

CARLOS FERNANDO CASTILLO GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

Proyecto apoyado por DGAPA-PAPIIT No. IN215914



CIUDAD DE MÉXICO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*En algún lugar,
algo maravilloso espera a ser descubierto.*

Carl Sagan

*Nada en la vida debe ser temido,
sólo debe entenderse.*

Marie Curie

*Debemos saber.
Por lo tanto, sabremos.*

David Hilbert

Agradecimientos

Al Proyecto PAPIIT IN215914 “Bosques templados húmedos mexicanos: propuestas de conservación basadas en estudios biogeográficos y de variación genética”, por el apoyo otorgado.

Al Proyecto PAPIME PE209216 “Actualización de las prácticas y elaboración de un manual de Biogeografía para el Laboratorio de Investigación Formativa V, así como un libro de texto para las asignaturas de Biogeografía y Biogeografía de México como apoyo a la docencia”, por la beca concedida.

Al Dr. David Nahum Espinosa Organista, al Dr. Eloy Solano, al M. en C. Genaro Montaña Arias, a la M. en C. Fabiola Juárez y a la M. en C. María Magdalena Ayala por las observaciones y correcciones en este trabajo.

Dedicatoria

Es difícil expresar con detalle las experiencias y los eventos que me han traído hasta este punto en la vida, especialmente en un espacio tan limitado. A lo largo de este tiempo se han ido apilando una gran cantidad de sucesos, de sensaciones y de conocimientos que al final han derivado en el término de esta fase, la cual, inevitablemente, solo es el inicio de la siguiente.

Cuando comencé esta carrera, es preciso decirlo, lo hice sin tener un objetivo claro que seguir. Sin embargo, al menos estaba seguro de algo: quería saber mucho más de este mundo, en incluso de este universo, de lo que ya conocía. No obstante, ese anhelo por sí solo no me habría llevado a nada, de no ser porque fue complementado por el apoyo de varias personas que a lo largo de estos años me ayudaron a crecer, no solo en lo académico, sino también en lo ético y en lo personal.

Dedico este logro, en primer lugar, a quien ha sido mi primer y principal soporte a lo largo de mi vida: Sofía Castillo García, mi madre. A ella debo no solo la existencia, sino también la educación que me dio, los valores que me inculcó y el cariño que me ha proporcionado todos estos años. Ella es la principal autora de este logro y de aquellos que están por venir, pues, no está de más decirlo, ninguno de estos sería posible sin ella. Gracias, mamá.

A mi hermana, María de Lourdes Durán, quien ha sido el otro sostén en mi educación y en mi crianza, agradezco profundamente por el soporte que me ha dado en todos los aspectos, ya que sin ella no habría podido llegar hasta aquí y, muy probablemente, me hubiera rendido mucho antes. Por ello, gracias de nuevo, mi querida hermana.

A mi tío, Amado Castillo, por complementar con sus consejos las pláticas en familia, las reuniones, y todos aquellos momentos que me hicieron reflexionar sobre el rumbo que llevaba en la vida, y el que habría que tomar. Y, sobre todo, por permitirme leer sus libros y enciclopedias cuando era niño, lo cual avivó mi interés por el conocimiento y el aprendizaje.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, la institución donde me he formado y donde he obtenido los conocimientos que me han llevado y que, estoy seguro, me seguirán llevando hacia nuevos horizontes.

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, mi *alma máter*, en la cual he pasado tantos momentos y he vivido muchísimas experiencias nuevas, que me han hecho evolucionar como persona.

A todos mis profesores, que a lo largo de la carrera me brindaron su sabiduría. Especialmente, agradezco al Dr. David Espinosa por enseñarme el camino hacia ramas de la Biología que no conocía, pero que han terminado por cautivarme, y por introducirme a la institución donde he comenzado mi carrera profesional: la Conabio. Sin su guía, estoy seguro que seguiría vagando de un lado a otro (o de un laboratorio a otro) sin saber a qué dedicarme o qué hacer.

Al M. en C. Genaro Montaña, por su tiempo y su dedicación al enseñarme tantas nuevas cosas, las cuales yo desconocía en su totalidad. Puedo decir, sin temor a equivocarme, que fueron sus clases y las prácticas de campo las que me descubrieron la belleza y la *magia* que existe en la clasificación y en el estudio de la evolución de los seres vivos, de sus relaciones y de su distribución. Gracias a él aprendí el significado de palabras tan dispares como *cladogramas*, *filogenias* y *sinapomorfias*.

A Isabel, Brenda, Gisela, Hilda y Margarita, las cuales me brindaron su amistad y apoyo dentro y fuera de la facultad, y sin cuyas conversaciones, consejos y tirones de orejas, habría tenido una vida universitaria muy aburrida y vacía. Gracias por escuchar y leer mis pláticas, mis *debrayes*, mis *idas de olla*, mis quejas (lo siento), mis enfados (lo siento más), y por soportar todos aquellos momentos donde seguramente estuvieron a punto de perder la paciencia (o la perdieron, pero me disculparon). Después de pasar tantos años como un *lobo solitario*, su presencia y amistad fue un bálsamo que logró romper la coraza bajo la cual me había refugiado. Gracias nuevamente.

Finalmente, agradezco a todas aquellas personas que, de un modo u otro, contribuyeron a la realización de este logro, pero que por falta de espacio me es imposible nombrar individualmente: a los profesores y académicos del área de Biodiversidad de la FES Zaragoza, especialmente los del Museo de Zoología; a la gente de Conabio, quienes me brindaron valiosas experiencias en el servicio social; al personal del Centro de Estudios Profesionales Renacimiento, quienes me ayudaron a pasar el examen de admisión en primer lugar; y a todas las personas que he conocido en estos años de universidad, pues cada una de ellas ha sido un invaluable encuentro.

GRACIAS.

Contenido

	Pág.
Agradecimientos	II
Dedicatoria	III
Contenido	V
Figuras	VII
Cuadros	IX
Resumen.....	X
Introducción.....	1
Modelos de distribución de especies.....	1
Áreas de endemismo y Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE).....	3
Justificación.....	5
Objetivos.....	6
Objetivo general	6
Objetivos particulares	6
Método.....	7
Área de estudio	7
Modelación.....	8
Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)	14
Resultados.....	17
Modelos de distribución.....	18
<i>Clethra</i>	29
<i>Elaphoglossum</i>	30
<i>Magnolia</i>	30
<i>Viburnum</i>	31
Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)	32
Ecorregiones naturales	32

	Pág.
Provincias biogeográficas	38
Discusión	44
Modelos de distribución.....	44
<i>Clethra</i>	46
<i>Elaphoglossum</i>	47
<i>Magnolia</i>	48
<i>Viburnum</i>	49
Análisis de Parsimonia de Endemismos	50
Regiones Ecológicas	50
Provincias biogeográficas	54
Conclusiones.....	58
Modelos de distribución de especies.....	58
Análisis de Parsimonia de Endemismos	59
Bibliografía.....	62
Anexos.....	71
Anexo I. Matriz de presencia/ausencia de especies y regiones ecológicas	71
Anexo II. Matriz de presencia/ausencia de especies y provincias biogeográficas.....	72

Figuras

	Pág.
Figura 1. Principales regiones donde se distribuye el BMM en México, de acuerdo a datos de Conabio (2008a).....	8
Figura 2. Ubicación geográfica de los registros depurados y validados.	11
Figura 3. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra alcoceri</i>	22
Figura 4. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra konzattiana</i>	22
Figura 5. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra hartwegii</i>	22
Figura 6. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra occidentalis</i>	23
Figura 7. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra pringlei</i>	23
Figura 8. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Clethra rosei</i>	23
Figura 9. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	24
Figura 10. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Elaphoglossum dissitifrons</i>	24
Figura 11. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Elaphoglossum sartorii</i>	24
Figura 12. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Elaphoglossum vestitum</i>	25
Figura 13. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	25
Figura 14. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Magnolia schiedeana</i>	25
Figura 15. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Magnolia sharpii</i>	26
Figura 16. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Magnolia tamaulipana</i>	26
Figura 17. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum acutifolium</i>	26
Figura 18. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum ciliatum</i>	27
Figura 19. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum elatum</i>	27
Figura 20. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum loeseneri</i>	27
Figura 21. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum microcarpum</i>	28
Figura 22. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum microphyllum</i>	28
Figura 23. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum stenocalyx</i>	28

	Pág.
Figura 24. Modelo de distribución potencial y curva ROC para <i>Viburnum tiliifolium</i>	29
Figura 25. Cladogramas de consenso de Nelson obtenidos a partir de la matriz de regiones naturales (INEGI et al., 2008).....	33
Figura 26. Trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la primera ejecución del algoritmo PAE-PCE.	34
Figura 27. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la segunda ejecución del algoritmo PAE-PCE.....	34
Figura 28. Trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la tercera ejecución del algoritmo PAE-PCE.	35
Figura 29. Superposición de trazos generalizados y nodos presentes en el análisis con regiones ecológicas.	36
Figura 30. Posición de los trazos generalizados del análisis con regiones ecológicas respecto a las Áreas Naturales Protegidas de México (CONANP, 2016).	37
Figura 31. Posición de los trazos generalizados del análisis con regiones ecológicas respecto a las Regiones Terrestres Prioritarias de México (Conabio, 2004).	38
Figura 32. Cladogramas de consenso de Nelson obtenidos a partir de la matriz de provincias biogeográficas (Conabio, 1997).	39
Figura 33. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la primera ejecución del algoritmo PAE-PCE.....	40
Figura 34. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondiente a la segunda ejecución del algoritmo PAE-PCE.....	40
Figura 35. Superposición de trazos generalizados y nodos presentes en el análisis con provincias biogeográficas.	41
Figura 36. Posición de los trazos generalizados del análisis con provincias biogeográficas respecto a las Áreas Naturales Protegidas de México (CONANP, 2016).....	42
Figura 37. Posición de los trazos generalizados del análisis con provincias biogeográficas respecto a las Regiones Terrestres Prioritarias de México (Conabio, 2004).	43

Cuadros

	Pág.
Cuadro 1. Especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismos y la modelación de nicho ecológico.....	9
Cuadro 2. Variables utilizadas en la modelación de nicho ecológico.....	12
Cuadro 3. Regiones ecológicas y nombres codificados que se utilizaron para la construcción de la primera matriz.	14
Cuadro 4. Provincias biogeográficas y nombres codificados que se utilizaron para la construcción de la segunda matriz.....	15
Cuadro 5. Número de registros únicos por especie y total de registros. Los valores corresponden a datos válidos taxonómica y geográficamente.	17
Cuadro 6. Valores del área bajo la curva (AUC) promedio y desviación estándar para los modelos de entrenamiento.	18
Cuadro 7. Valores de área bajo a curva (AUC) de entrenamiento (training) y prueba (test) para las 22 especies analizadas.....	19
Cuadro 8. Variables climáticas utilizadas por cada especie para la construcción de los modelos ajustados.....	20
Cuadro 9. Importancia relativa de cada variable en función del número de veces que fue utilizada en la creación de los modelos ajustados.....	21

Resumen

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es un ecosistema heterogéneo, cuya historia evolutiva está ligada a procesos biogeográficos y ecológicos, los cuales han definido sus características e identidad, lo cual ha incidido en su patrón de distribución y en sus centros de diversidad. La existencia de taxa asociados o restringidos, los cuales solo pueden prosperar bajo un conjunto limitado de condiciones climáticas, ambientales y ecológicas, establece una base para tratar de predecir la existencia del BMM en otras áreas geográficas, además de aquellas en las que se tiene confirmada su presencia. Aunado a esto, es posible inferir las relaciones entre diferentes comunidades de bosque mesófilo y establecer hipótesis de reconstrucción de su historia con base en datos geoespaciales y técnicas biogeográficas.

En este trabajo se utilizan los datos de localización de un grupo de especies con distribución preferente o restringida al BMM, junto con un grupo de variables climáticas, para modelar su distribución potencial por medio de un algoritmo de máxima entropía (Maxent). Además, esos mismos datos geoespaciales se utilizan para identificar las áreas de endemismo y alta diversidad (*hotspots*), y los nodos panbiogeográficos (sitios de importancia histórica en la distribución) presentes en el país, a través de un Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, por sus siglas en inglés) con eliminación progresiva de caracteres (PCE, por sus siglas en inglés) y un análisis de trazos.

Los resultados de este estudio confirman la complejidad de este ecosistema, y de las dificultades inherentes al efectuar un análisis de este tipo con un número limitado de datos. Asimismo, proporciona una perspectiva de los diversos sucesos que pueden haber influido en el establecimiento de las comunidades de estos biomas particulares.

Introducción

En México, el bosque mesófilo de montaña (BMM) es uno de los ecosistemas más amenazados, principalmente por causa de actividades antrópicas. Debido a esto, el estudio de su distribución, especies representativas, endémicas y asociadas, su historia biogeográfica y evolutiva, y sus amenazas ecológicas se considera como algo prioritario (Conabio, 2010).

La gran riqueza florística de los BMM en México tiene su origen en la conjunción de dos regiones biogeográficas: la Neártica y la Neotropical, lo cual le confiere una identidad propia donde es posible encontrar especies de ambas regiones que conviven en el mismo bioma (Luna-Vega et al., 1999; Conabio, 2010). La diversidad de este ecosistema es, por tanto, una de las más altas, ya que contiene alrededor de 10% de las especies, 52% de los géneros y 82% de las familias de plantas del país, en un área que cubre entre el 0.5 y el 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1996; INEGI, 2007; García-Franco et al., 2008; González-Espinosa et al., 2011).

La diversidad de los BMM está formada por la unión de dos tipos de vegetación, una con afinidad templada (neártica), principalmente árboles, tales como *Fagus*, *Liquidambar*, *Pinus* y *Quercus*, y otra con afinidad tropical (neotropical), predominantemente en el sotobosque, donde se encuentran especies de los géneros *Ardisia*, *Deppea*, *Gentlea*, *Habracanthus* y *Hoffmannia*, entre muchos otros. Aunado a esto, existe una gran variedad de epífitas, helechos, orquídeas y bromelias (Rzedowski, 1996, 2006a; Conabio, 2010; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014).

El BMM se distribuye de forma fragmentada en varias regiones en las zonas montañosas de México, principalmente en la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur, el Eje Volcánico Transversal, la Sierra Madre Occidental y las sierras de Chiapas. Esta distribución forma un patrón archipelágico, con pequeños parches repartidos de forma más o menos disyunta, de donde se ha inferido su carácter vicariante y en varios casos, relictual (Rzedowski, 1996; Valdez-Tamez et al., 2003; Conabio, 2010; González-Espinosa et al., 2011).

Modelos de distribución de especies

En el estudio de la biodiversidad, uno de los puntos importantes por investigar es la distribución geográfica de las especies, debido a que ésta proporciona información acerca de las condiciones ambientales requeridas para la presencia de una especie o grupo de especies, de su historia biogeográfica, y es útil para el trazado de planes de conservación y restauración (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999; Aguilar-Soto et al., 2015). Por esta razón es importante contar con datos fidedignos de ubicación geoespacial. Sin embargo, esto no siempre es posible, debido a varias razones, entre

las que se encuentran datos mal georreferenciados, errores en la atribución de la información curatorial, taxonómica o geográfica, o sesgos en la colecta de ejemplares (Armenteras & Mulligan, 2010).

La distribución de una especie es el producto de la relación e interacción entre varios factores, los cuales condicionan y restringen la existencia de una en un lugar determinado. Estos factores y las condiciones ecológicas que dan como resultado el así llamado nicho ecológico (Soberón & Peterson, 2005; Phillips et al., 2006a). Éste debe entenderse entonces como el área geográfica donde se cumple la unión de tres factores: 1) la zona donde ocurren los diversos factores abióticos que permiten el desarrollo del taxón (espacio A, o nicho fundamental), 2) la existencia de otras especies que sean benéficas (polinizadores y simbiosistas, entre otros), o la ausencia de aquellas que puedan ser perjudiciales como depredadores y parásitos, lo cual conforma el espacio B, y 3) un área que se encuentre dentro de las posibilidades de dispersión del taxón (espacio biótico) (Soberón & Peterson, 2005).

Debido a que el conocimiento concreto de estos factores es limitado, se deben utilizar otros métodos con los que se pueda llegar a una aproximación del área de distribución, es decir, inferir su distribución potencial. Los modelos de distribución de especies (MDE), también llamados modelos de nicho ecológico (MNE), comprenden métodos que concatenan datos geográficos, climáticos, ambientales y biológicos (Contreras-Medina et al., 2010), cuyos resultados pueden ser utilizados para obtener la distribución potencial de un taxón en sitios que no se han muestreado o que son poco accesibles y para efectuar análisis ecológicos, biogeográficos o de biología de la conservación (Pérez-Paredes, 2013).

En general, estos métodos operan sobre los datos de presencia y los del nicho fundamental, puesto que éstos son los más fácilmente accesibles. Existen varios algoritmos para la creación de los MDE, sin embargo, uno de los más utilizados debido a su precisión y rapidez es Maxent (Phillips et al., 2006a, 2006b; Elith et al., 2011; Aguilar-Soto et al., 2015). A diferencia de otros métodos, Maxent no precisa de datos de ausencia de manera forzosa, y puede llevar a cabo los análisis únicamente con datos de presencia, aun cuando la cantidad de éstos sea muy reducida, para lo cual genera puntos de fondo (*background points*) o “pseudoausencias” (Plischoff & Fuentes-Castillo, 2011; Aguilar-Soto et al., 2015).

Maxent estima la distribución de probabilidad a través de una distribución de máxima entropía que satisfaga las restricciones conocidas de la distribución (Dudík & Schapire, 2006). Esto significa que supone que la mejor aproximación que puede hacerse sobre la distribución desconocida de una especie es aquella que está más extendida y que está sujeta a ciertas restricciones obtenidas a

partir de datos empíricos, es decir, datos de presencia, al tiempo que se evita asumir como cierto cualquier parámetro que *a priori* sea desconocido para el taxón (Franklin, 2010).

Los resultados que proporciona Maxent, han demostrado ser mejores en comparación con otros algoritmos, tales como GARP (Phillips et al., 2006a; Escalante et al., 2013; Cruz-Cárdenas et al., 2014). Sin embargo, es también necesario hacer notar que existen ciertos problemas con la aplicación de este algoritmo que requieren un estudio más profundo, como el efecto de la aplicación de parámetros de regularización antes del cálculo del modelo, o que son inherentes, como el enfoque que tiene, dirigido especialmente a problemas que cuentan solo con datos de presencia (Ortega-Huerta & Peterson, 2008; Franklin, 2010).

En México la aplicación de los MNE se ha dado con varios enfoques, como la predicción (Ibarra-Montoya et al., 2010; Cruz-Cárdenas et al., 2012), la medición de efectos climáticos (Vásquez-Morales et al., 2014), la identificación de áreas de endemismo (Escalante et al., 2013), y la medición de las consecuencias de cambios ecológicos y la conservación (Contreras-Medina et al., 2010; Pérez-Paredes, 2013), entre muchos otros.

Áreas de endemismo y Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)

La distribución de un taxón no solo indica la ubicación actual o posible de éste, sino que puede proporcionar información sobre su historia biogeográfica y evolutiva, además de su diversidad, por medio de la identificación de las áreas de endemismo, las cuales son la unidad básica de estudio para la biogeografía histórica (Harold & Mooi, 1994; Morrone, 1994; Posadas & Miranda-Esquivel, 1999; Hausdorf, 2002).

La definición de a qué se refiere un área de endemismo es algo que ha sido controversial. De manera tradicional, es posible definir el concepto de acuerdo al criterio de Platnick (1991), según el cual la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies, en conjunción con una simpatria extensiva a cierta escala, establecen un área de endemismo. Morrone (1994), por otro lado, menciona que es “un área de congruencia distribucional no aleatoria entre diferentes taxa”. Sin embargo, algunos autores han indicado que dichas definiciones son demasiado simples, e incluso restrictivas, puesto que no toman en cuenta un factor clave: el hecho de que las áreas de endemismo son entidades fundamentalmente históricas, y, por ende, para establecer una definición correcta, es necesario que ésta incluya la historia filogenética de los taxa.

Así, Harold y Mooi (1994), señalan que dichas áreas son regiones donde existe una coincidencia entre las distribuciones de dos o más taxa monofiléticos, y que adicionalmente exhiben congruencia distribucional y filogenética. Otra restricción que se considera es que los taxa bajo estudio

deben tener inicialmente una distribución restringida, puesto que aquellos con distribución amplia, si bien pueden ser utilizados, no contribuirán con información útil, debido a que añaden homoplasia al conjunto de datos.

Debido a las anteriores dificultades, el establecimiento de un protocolo o método para la identificación y delimitación de las áreas de endemismo es algo que tampoco ha estado exento de problemas. De forma tradicional, se habían definido las áreas de endemismo de una manera más o menos intuitiva, algo que metodológicamente ha sido considerado inaceptable debido a que dichos métodos no pueden ser reproducidos (Linder, 2001).

Morrone (1994) indica el primer método con un trasfondo matemático, al aplicar el Análisis de Parsimonia de Endemismos desarrollado por Rosen (1988). En este método, el área de estudio se divide en varias celdas, por medio de la aplicación de una rejilla. Estas celdas son entonces codificadas de acuerdo a la presencia o ausencia de los taxa contenidos en ellas. Esta información es insertada en una matriz que cruza áreas/celdas con los taxa, donde una presencia se marca con 1, y una ausencia con 0. Enseguida, se aplica un algoritmo de parsimonia, el cual dará como resultado una serie de cladogramas de áreas, en los cuales aquellas que compartan dos o más sinapomorfias (presencias) serán marcadas como áreas de endemismo (Morrone, 1994, 2014).

Es posible modificar este método para minimizar el margen de error en los resultados o para descubrir áreas de endemismo adicionales que pudieran estar “ocultas” tras aquellas definidas por especies con mayor peso en el estudio. Una de tales modificaciones es el Análisis de Parsimonia de Endemismos con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE), propuesto por Luna-Vega et al. (2000) y García-Barros et al. (2002), en el cual, tras la primera ejecución, se desactivan los caracteres sinapomórficos (taxa) que definen los clados (áreas de endemismo) y se vuelve a aplicar el algoritmo de parsimonia, lo cual resultará en un nuevo conjunto de cladogramas de áreas, sobre el cual se repetirá lo anterior hasta que ya no queden más sinapomorfias que soporten algún clado. De este modo, se pueden identificar áreas de endemismo más pequeñas o restringidas. Este método ha sido aplicado en varios estudios, algunos de ellos con un enfoque panbiogeográfico (García-Barros, 2003; Huidobro et al., 2006; Martínez-Aquino et al., 2007; Echeverry & Morrone, 2010, 2013).

Justificación

Los bosques mesófilos de montaña constituyen una de las comunidades con mayor índice de diversidad biológica, especialmente si se compara ésta con el área total que ocupan. Sin embargo, a pesar de esto, aún hay muchos datos que se desconocen acerca de ellos. Si bien existen muchos trabajos publicados, su enfoque principal versa sobre sus amenazas y su conservación, mientras que el número de estudios centrados puramente en los aspectos históricos, evolutivos y biogeográficos es relativamente menor.

Existen trabajos que han sentado una base en el conocimiento de la historia biológica y las relaciones biogeográficas de las distintas comunidades que componen el BMM en el país. Sin embargo, éstos han sido preliminares, y se ha llamado la atención acerca de la necesidad de continuar con mayor detalle los estudios para llegar a mejores conclusiones.

Así mismo, es necesario ampliar el conocimiento relativo a la distribución potencial del BMM, puesto que la destrucción a la que está sometido, por causas principalmente antrópicas, es cada vez mayor, lo que pone en tela de juicio su existencia a corto y mediano plazo. Conocer más acerca de las condiciones biológicas, climáticas y ambientales en las cuales el BMM puede subsistir da una pauta para trazar mejores planes de conservación o de reintroducción de especies a este ecosistema.

Debido a lo anterior, el presente estudio tiene la intención de expandir el cuerpo de conocimiento actual sobre el BMM por medio de dos perspectivas: ecológica e histórica. La modelación de la distribución potencial y la identificación de áreas de endemismo son los métodos utilizados por cada uno de estos enfoques.

De forma tradicional, este tipo de estudios se han efectuado con la mayor cantidad de especies posibles, no obstante, en este análisis se ha decidido restringir el número de taxa a pocas especies, en primer lugar, para llevar a cabo la validación geográfica y taxonómica de cada registro de una manera exhaustiva, de forma que hubiera la mínima incertidumbre posible en la identificación de cada uno; en segundo lugar, esto permitió elegir las especies individualmente en función de su afinidad por el BMM y su pertenencia a distintos estratos vegetales (arbóreo y arbustivo) o formas de vida, como es el caso de las epífitas; finalmente, gracias al número limitado de taxa, fue posible optimizar el tiempo de modelación, agilizar el análisis de cada resultado de manera separada y obtener conclusiones particulares sobre los diferentes géneros estudiados.

Objetivos

Objetivo general

Analizar los patrones de distribución de endemismos, la distribución real y potencial de un grupo de taxa restringidos a los BMM.

Objetivos particulares

Estudiar las posibles relaciones biogeográficas de las regiones en las que se divide el BMM por medio de un conjunto de especies con distribución restringida.

Identificar las áreas de endemismo presentes a través de un análisis de parsimonia de endemismos (PAE).

Inferir los procesos biogeográficos acaecidos en las regiones del BMM.

Método

Área de estudio

El BMM es uno de los ecosistemas más ricos y diversos que existen. Miranda (1947) lo describió por primera vez como una comunidad florística individual, densa y muy húmeda, con predominio de especies tropicales de tipo montano. Distintos autores han dado definiciones similares, donde se señala su afinidad principalmente tropical, aunque tiene también elementos de las comunidades boreales del planeta (Rzedowski, 2006b). Su distribución en México cubre varios estados, pero es en extremo fragmentada y se limita a las áreas montañosas del país, en un rango altitudinal que va desde los 600 hasta los 3000 m (Rzedowski, 2006b), generalmente en zonas abruptas y con pendiente escarpada.

Los BMM requieren de condiciones de humedad muy específicas, con niveles de precipitación media anual entre 1000 y 3000 mm, aunque hay comunidades en los que se han registrado más de 5000 mm (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014). La estacionalidad de las lluvias es muy marcada, al tiempo que las temporadas secas varían de comunidad a comunidad: en algunas comunidades éstas no se presentan, y en otras duran cuatro meses al año (Rzedowski, 2006b). Sin embargo, la precipitación horizontal es importante y se manifiesta con la presencia constante de niebla y humedad atmosférica.

En relación con la temperatura, ésta varía entre 12 y 35 °C en las distintas localidades (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014), con un clima de tipo templado húmedo (Cf) según la clasificación de Köeppen (1948), si bien es posible que prospere en climas cálido húmedos (Af, Am, Aw), semicálidos (Ac, (A)Cf, (A)Cm) y templados subhúmedos (Cw) (Luna-Vega et al., 1988; Rzedowski, 1996; Conabio, 2010; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014).

El sustrato donde se desarrollan también es muy variable, y pueden proliferar en lutitas, cerros andesíticos o basálticos y calizas (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014), con suelos de tipo Acrisol (Ortega, 2000), Litosol (Martínez-Ávalos & Mora-Olivo, 2000), Regosol (Cartujano et al., 2002), Feozem háplico (Martínez-Meléndez et al., 2011) y Andosol (García-Franco et al., 2008).

A pesar del carácter fragmentario de la distribución del BMM, se han identificado las áreas en donde hay presencia de éste, y se han clasificado de acuerdo con distintos parámetros, como la ubicación geográfica, las características ecológicas, las afinidades florísticas, las cuencas hidrológicas asociadas y las especies presentes. Gracias a eso, se reconocen actualmente 13 regiones y 44 subregiones en México donde se establece este tipo de vegetación (Figura 1).



Figura 1. Principales regiones donde se distribuye el BMM en México, de acuerdo a datos de Conabio (2008a).

Modelación

Se obtuvieron 1199 registros de 22 especies vegetales, repartidas en cuatro géneros y cuatro familias, de dos bases de datos electrónicas: Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org/>) y Tropicos (<http://www.tropicos.org>), las cuales se listan en el cuadro 1. Se eligieron géneros que fueran representativos del BMM, y que además tuvieran una alta proporción de especies endémicas en el país, según la información proporcionada por Conabio (2010). Los cuadros de registros obtenidos se cargaron en una base de datos en formato de Microsoft Access, donde los registros se sometieron a un proceso de validación taxonómica, geográfica y curatorial para corregir o eliminar sinonimias, registros duplicados y localidades inexistentes o erróneas.

Cuadro 1. Especies utilizadas en el Análisis de Parsimonia de Endemismos y la modelación de nicho ecológico.

Orden	Familia	Especie
Ericales Bercht. & J. Presl	Clethraceae Klotzsch	<i>Clethra alcoceri</i> Greenm.
		<i>C. conzattiana</i> L.M. González
		<i>C. hartwegii</i> Britton
		<i>C. occidentalis</i> (L.) Kuntze
		<i>C. pringlei</i> S. Watson
		<i>C. rosei</i> Britton
Polypodiales Link	Dryopteridaceae Herter	<i>Elaphoglossum alan-smithii</i> Mickel
		<i>E. dissitifrons</i> Mickel
		<i>E. sartorii</i> (Liebm.) Mickel
		<i>E. vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T. Moore
Magnoliales Bromhead	Magnoliaceae Juss.	<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i> (Zucc.) D.L. Johnson
		<i>M. schiedeana</i> Schltdl.
		<i>M. sharpii</i> Miranda
		<i>M. tamaulipana</i> A. Vázquez
Dipsacales Juss. ex Bercht. & J. Presl	Adoxaceae E. Mey.	<i>Viburnum acutifolium</i> Benth.
		<i>V. ciliatum</i> Greenm.
		<i>V. elatum</i> Benth.
		<i>V. loeseneri</i> Graebn.
		<i>V. microcarpum</i> Schltdl. & Cham.
		<i>V. microphyllum</i> (Oerst.) Hemsl.
		<i>V. stenocalyx</i> (Oerst.) Hemsl.
		<i>V. tiliifolium</i> (Oerst.) Hemsl.

El proceso de eliminación de datos duplicados u homotípicos se efectuó por medio de una consulta diseñada para tal fin dentro del DBMS *Microsoft Access*, donde se especificó que los criterios para la identificación serían el nombre de especie y la información geoespacial, es decir, las coordenadas asignadas a cada registro. A partir de aquí, y de forma manual, se eligieron y se eliminaron aquellos datos que no fueran únicos, y se dejaron sólo los que contenían información relevante en los campos de información geográfica (estado o provincia, municipio y localidad).

La validación taxonómica se llevó a cabo por medio de consultas en la base de datos *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org>), *Tropicos* (<http://www.tropicos.org>) y el catálogo electrónico de Villaseñor (2010). Se verificaron los datos taxonómicos de cada especie por medio de la adición de

un campo de nombre válido en las tablas. Se corrigieron las sinonimias y los nombres erróneos, y se asignó el nombre científico correcto para cada registro.

El software *Google Earth Pro* (<https://www.google.com/earth/desktop/>) con los datos de localidades de México del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2010a) y ejemplares de especies en herbarios virtuales, fueron utilizados para la validación geográfica, la cual se efectuó por medio de consultas en lenguaje SQL dentro de Microsoft Access, de tal forma que los registros quedaron separados en tres categorías:

- a) Aquellos que tuvieron tanto información de coordenadas como de localidad, los cuales se sometieron a un procedimiento de validación, donde se cotejaron los datos de ambos campos y se verificó en *Google Earth Pro* si éstos coincidían. En caso afirmativo, se marcó el registro como válido. De lo contrario, y si el error no superó un umbral establecido (100 metros), se corrigió el par de coordenadas o la información de localidad, según fuera el caso, y se marcó a continuación el registro como válido. Cuando la discrepancia entre ambos datos fue mayor al umbral, se marcó el registro como inválido.
- b) Aquellos que tuvieron información de localidad, más no de coordenadas, fueron sometidos a un procedimiento de georreferenciación. Se usaron los datos de localidades de México (INEGI, 2010a) para ubicar los sitios referenciados en cada registro. Cuando se identificó satisfactoriamente la localidad descrita, se asignaron las coordenadas correspondientes y se marcó el registro como válido. En caso contrario, se marcó el registro como inválido.
- c) Los registros que no tuvieron información de coordenadas ni de localidad se establecieron directamente como inválidos.

Una vez que los registros se validaron satisfactoriamente, se ejecutó una consulta SQL para separarlos y se mantuvieron sólo los campos correspondientes al nombre de la especie, la longitud y la latitud. A continuación, se exportaron a un nuevo libro de Microsoft Excel. Este archivo se abrió y se convirtió a un fichero de texto separado por comas (CSV) para su importación en el software de modelación.

Con el fin de eliminar registros ubicados en localidades dudosas o que resultaran demasiado alejados de los parámetros ambientales conocidos para las regiones de BMM, las tablas de datos se cruzaron con un grupo de 19 variables bioclimáticas en formato ráster obtenidas de Wordclim v. 1.4 (Hijmans et al., 2005), las cuales se muestran en el cuadro 2, por medio del software ArcMap 10.1 (*Spatial analyst tools* → *Extraction* → *Extract multi values to points*). Las tablas resultantes se exportaron y se trataron con el paquete estadístico IBM SPSS 22, en el cual se usó la función de búsqueda de datos atípicos (*Identify unusual cases*), lo que permitió reconocer y eliminar los registros

extraños, es decir, aquellos que tuvieran valores en las variables muy alejados del conjunto de los demás casos. Enseguida, los cuadros de datos se importaron nuevamente a ArcMap, donde, a través de la función *Spatially Rarefy Occurrence Data for SDMs* del plugin SDMTtoolbox, con una tolerancia de 1 km, se disminuyó la posible autocorrelación espacial. Esta herramienta diluye cúmulos de localidades con base en su distancia, de modo que, en aquellos sitios en los cuales existe un alto número de localidades muy cercanas, toma una distancia específica, o tolerancia, la cual se usa para calcular la reducción de puntos (Brown, 2014). Esto dio como resultado un conjunto final de archivos de registros válidos, los cuales fueron guardados en tablas de valores separados por comas (CSV) (Figura 2).

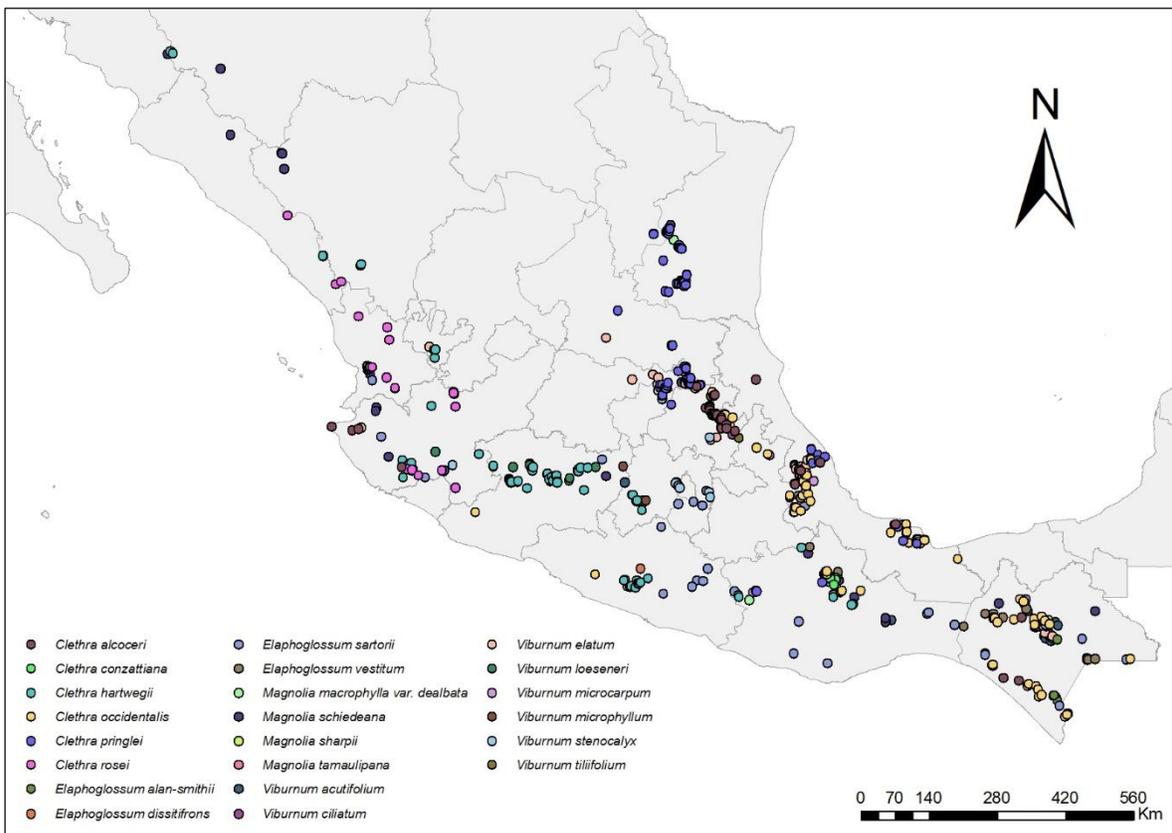


Figura 2. Ubicación geográfica de los registros depurados y validados.

Se mantuvieron dos ficheros por cada especie: en uno se incluyeron únicamente los datos cruzados de las variables bioclimáticas, usado posteriormente en el tratamiento de contribución de variables, y otro con los campos correspondientes al nombre de la especie, la longitud y latitud, el cual se utilizó en la construcción final del modelo de nicho ecológico.

Cuadro 2. Variables utilizadas en la modelación de nicho ecológico.

Nombre (WORLDCLIM)	Clave	Significado de la variable
BIO1	tpa	Temperatura media anual
BIO2	odt	Intervalo promedio de temperaturas diarias (Media del valor mensual (temperatura máxima – temperatura mínima))
BIO3	iso	Isotermalidad (Valor de (BIO2/BIO7) * 100)
BIO4	edt	Estacionalidad de la temperatura (Desviación estándar * 100)
BIO5	tmppc	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6	tppf	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	oat	Intervalo anual de temperatura (BIO5 – BIO6)
BIO8	tpcll	Temperatura media del cuatrimestre más húmedo
BIO9	tpcs	Temperatura media del cuatrimestre más seco
BIO10	tcc	Temperatura media del cuatrimestre más cálido
BIO11	tpcf	Temperatura media del cuatrimestre más frío
BIO12	pa	Precipitación anual
BIO13	ppll	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	pps	Precipitación del mes más seco
BIO15	ep	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16	pcll	Precipitación del cuatrimestre más húmedo
BIO17	pcs	Precipitación del cuatrimestre más seco
BIO18	pcc	Precipitación del cuatrimestre más cálido
BIO19	pcf	Precipitación del cuatrimestre más frío

Se utilizó un mapa de subcuencas hidrológicas (INEGI, 2010b) para la creación de los polígonos de los espacios M, las cuales son zonas accesibles para las especies (Soberón & Peterson, 2005). En ArcMap se tomó en cuenta una región continua que abarcara la totalidad de los puntos y que fuera coincidente con los datos existentes de distribución histórica de cada especie, los cuales fueron consultados en la literatura correspondiente. Estas regiones así definidas fueron unificadas por medio de la herramienta de disolución (*Geoprocessing* → *Dissolve*) de ArcMap, lo cual resultó en 22 polígonos individuales, uno para cada especie. Los polígonos a su vez se utilizaron como base para recortar los ficheros ráster de cada una de las variables bioclimáticas (*Spatial analyst tools* → *Extraction* → *Extract by mask*). El resultado final de este proceso fue un grupo de 22 carpetas (una por especie), cada una formada por 19 capas en formato ráster, correspondientes a cada una de las variables utilizadas.

Para la elaboración de los modelos de nicho ecológico se utilizó el software Maxent (v. 3.3.3k). Para ello, se cargó el archivo CSV de coordenadas y los archivos ráster recortados correspondientes a cada especie. En el software se utilizaron las siguientes opciones:

- *Create response curves*: activado.
- *Do jackknife to measure variable importance*: activado.
- *Max number of background points*: 10000.
- *Replicates*: 10.
- *Add all samples to background*: activado.
- *Write plot data*: activado.
- *Append summary results to maxentResults.csv file*: activado.
- *Logscale raw/cumulative pictures*: desactivado.
- *Write background predictions*: activado.
- *Show exponent in response curves*: activado.

Los modelos generados de esta manera se consideraron como modelos de entrenamiento, y se evaluó su calidad por medio de la curva ROC y los valores del área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés).

Para generar los modelos definitivos o ajustados, se seleccionaron las variables con mayor contribución o importancia para cada especie desde los modelos de entrenamiento, a través de una modificación del método descrito por Cruz-Cárdenas et al. (2012): Se extrajeron los datos de ganancia regularizada de entrenamiento (*regularized training gain*) de los dos grupos de datos del análisis *jackknife* del archivo de resultados de Maxent (*maxentResults.csv*), y se calculó la media aritmética de cada conjunto de datos. A continuación, para el primer grupo (variable única), se marcaron las variables cuyos resultados tuvieran un valor mayor al de la media. En el segundo grupo (todas las variables, excepto una), se marcaron los predictores con valores menores al de la media. Para concluir, estos predictores se introdujeron en Maxent para la elaboración de los modelos.

Los parámetros de entrada de Maxent para estos modelos fueron los mismos que para los de entrenamiento, y se asignó un 25% de los puntos como puntos de prueba aleatorios (*Random test percentage*). Además, se estableció un umbral de corte al décimo percentil (*Apply threshold rule: 10 percentile training presence*) para transformar la información de los modelos a un formato binomial de presencia/ausencia. No se efectuaron réplicas debido a que, cuando se establece el umbral de corte, el algoritmo no permite esta función. Estos modelos se evaluaron nuevamente por medio de la curva ROC y el AUC.

Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)

Se utilizaron dos tipos de unidades geográficas operativas (UGO) para el análisis de parsimonia de endemismos. El primero se llevó a cabo con un mapa de regiones ecológicas (INEGI et al., 2008), mientras que en el segundo se utilizó un mapa de provincias biogeográficas (Conabio, 1997). Se construyeron matrices de presencia/ausencia por medio Microsoft Excel, donde se cruzaron los registros con cada una de las UGO, cuyo nombre se codificó como se muestra en los cuadros 3 y 4. Cada presencia se codificó con un 1, mientras que las ausencias se codificaron con un 0.

Cuadro 3. Regiones ecológicas y nombres codificados que se utilizaron para la construcción de la primera matriz.

Región ecológica	Codificación
Depresiones Intermontanas	di
Planicie Costera y Lomeríos del Pacífico Sur	pclps
Planicie Costera y Lomeríos del Soconusco	pcls
Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México	pclhgm
Planicie Costera, Lomeríos y Cañones del Occidente	pclco
Planicie Semiárida de Tamaulipas-Texas	pstt
Planicie Costera y Lomeríos Secos del Golfo de México	pclsgm
Planicies y Lomeríos de Occidente	plo
Sierra de los Tuxtlas	slt
Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas	smcac
Sierra Madre del Sur	sms
Sierra Madre Occidental	smo
Sierra Madre Oriental	sme
Sistema Neovolcánico Transversal	snt

Cuadro 4. Provincias biogeográficas y nombres codificados que se utilizaron para la construcción de la segunda matriz.

Provincia biogeográfica	Codificación
Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino)	AltiSur
Costa del Pacífico	CostaPac
Depresión del Balsas	DeprBalsas
Eje Volcánico	EjeVolc
Golfo de México	GolfMex
Los Altos de Chiapas	AltosChi
Oaxaca	Oaxaca
Sierra Madre del Sur	SMS
Sierra Madre Occidental	SMOcc
Sierra Madre Oriental	SMOr
Soconusco	Soconusco

La matriz de las ecorregiones terrestres incluyó 22 taxa y 15 UGO (Anexo I), mientras que la correspondiente a las provincias biogeográficas fue de 22 x 12 (Anexo II). Se efectuó un análisis heurístico a cada matriz por medio de los programas Winclada (Nixon, 2002) y NONA (Goloboff, 1999), con 500 réplicas, 100 árboles iniciales y 50 árboles máximos (*hold*), de acuerdo con el método de García-Barros (2003). En los casos donde se obtuvo más de un cladograma, se aplicó el algoritmo de consenso de Nelson, de modo que el resultado fuera un solo árbol con mayor parsimonia. En el PAE, los caracteres marcados en los cladogramas corresponden a taxa individuales, de modo que un clado determinado puede estar definido por una o más sinapomorfías, es decir, taxa que relacionen un área con otra (Escalante & Morrone, 2003; Morrone, 2014).

Debido a que puede ocurrir que uno o más clados que definen un área de endemismo tengan predominancia sobre otros (García-Barros et al., 2002), se utilizó un procedimiento de eliminación progresiva de caracteres (PCE, por sus siglas en inglés), donde, en cada cladograma de consenso obtenido se identificaron las sinapomorfías que soportaban los clados, se desactivaron dichos caracteres (taxa) y se efectuó un nuevo análisis.

La selección de caracteres para desactivar se basó en el índice de retención (RI) de cada carácter, que fue obtenido mediante la función *steps* de Winclada. De este modo, aquellos caracteres sinapomórficos con $RI \geq 80$ fueron desactivados. Este valor fue seleccionado como un umbral mínimo de compromiso entre el peor valor posible del RI (0, lo que indica un carácter no informativo) y el

mejor (1, carácter totalmente informativo). Es posible elegir un RI=100 para la selección de caracteres (taxa), pero, en este caso particular, esto habría evitado el análisis, puesto que prácticamente ningún carácter tuvo ese valor de RI. Este proceso fue repetido hasta que no hubo más sinapomorfías que contribuyeran al soporte de algún clado.

Por cada uno de los cladogramas de consenso que se generaron, se identificaron las sinapomorfías que definían cada clado y las localidades de presencia se convirtieron a trazos individuales por medio de la extensión Trazos 2004 (Rojas-Parra, 2004, 2007) para el SIG ArcView 3.2. Para concluir, se construyeron trazos generalizados para cada cladograma de consenso a través del mismo software. Estos trazos fueron proyectados en un mapa a través del SIG ArcMap 10.1, se exportaron como imágenes y se identificaron los nodos panbiogeográficos, los cuales son áreas de alta diversidad biológica e historia geológica compleja, donde un trazo generalizado se interseca con otro, y reflejan también las áreas de endemismo (Morrone & Crisci, 1995; Grehan, 2001). Como paso final, se comparó la posición de los trazos generalizados con un mapa de Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) (Conabio, 2004) y otro de Áreas Naturales Protegidas (ANP) (CONANP, 2016), con el fin de identificar la inclusión o cercanía de éstas y los nodos panbiogeográficos.

Resultados

La validación de datos resultó en 645 registros únicos repartidos entre los 22 taxa. El número de registros por especie se muestra en el cuadro 5:

Cuadro 5. Número de registros únicos por especie y total de registros. Los valores corresponden a datos válidos taxonómica y geográficamente.

Especie	Número de registros
<i>Clethra alcoceri</i>	43
<i>C. conzattiana</i>	6
<i>C. hartwegii</i>	69
<i>C. occidentalis</i>	107
<i>C. pringlei</i>	83
<i>C. rosei</i>	22
<i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	5
<i>E. dissitifrons</i>	5
<i>E. sartorii</i>	45
<i>E. vestitum</i>	20
<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	9
<i>M. schiedeana</i>	80
<i>M. sharpii</i>	8
<i>M. tamaulipana</i>	8
<i>Viburnum acutifolium</i>	45
<i>V. ciliatum</i>	10
<i>V. elatum</i>	36
<i>V. loeseneri</i>	9
<i>V. microcarpum</i>	15
<i>V. microphyllum</i>	7
<i>V. stenocalyx</i>	8
<i>V. tiliifolium</i>	5
Total	645

Modelos de distribución

Se obtuvieron 22 modelos de entrenamiento, uno para cada especie analizada. Los datos del valor de área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) promedio y la desviación estándar se muestran en el cuadro 6.

Cuadro 6. Valores del área bajo la curva (AUC) promedio y desviación estándar para los modelos de entrenamiento.

Especie	AUC promedio	Desviación estándar
<i>Clethra alcoceri</i>	0.909	0.065
<i>C. konzattiana</i>	0.980	0.017
<i>C. hartwegii</i>	0.904	0.031
<i>C. occidentalis</i>	0.943	0.034
<i>C. pringlei</i>	0.967	0.012
<i>C. rosei</i>	0.825	0.133
<i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	0.894	0.124
<i>E. dissitifrons</i>	0.887	0.184
<i>E. sartorii</i>	0.817	0.082
<i>E. vestitum</i>	0.910	0.045
<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	0.869	0.112
<i>M. schiedeana</i>	0.952	0.034
<i>M. sharpii</i>	0.974	0.031
<i>M. tamaulipana</i>	0.909	0.043
<i>Viburnum acutifolium</i>	0.961	0.031
<i>V. ciliatum</i>	0.921	0.073
<i>V. elatum</i>	0.922	0.095
<i>V. loeseneri</i>	0.943	0.111
<i>V. microcarpum</i>	0.863	0.216
<i>V. microphyllum</i>	0.975	0.023
<i>V. stenocalyx</i>	0.898	0.120
<i>V. tiliifolium</i>	0.894	0.136

Los datos de los modelos ajustados de distribución, calculados a partir del proceso de selección de variables de predicción de los modelos de entrenamiento, se listan en el cuadro 7. En la construcción de estos modelos no se utilizaron réplicas, por tanto, los resultados de la AUC y la contribución de las variables no indican promedios, sino valores únicos. De acuerdo con los umbrales para los valores del área bajo la curva (AUC) señalados por Swets (1988) y citados por Burgueño

et al. (1995), de los 22 casos, 12 de ellos tuvieron un desempeño alto, nueve regular y uno registró un desempeño pobre.

Cuadro 7. Valores de área bajo a curva (AUC) de entrenamiento (training) y prueba (test) para las 22 especies analizadas.

Especie	AUC (entrenamiento)	AUC (prueba)	Desviación estándar
<i>Clethra alcoceri</i>	0.955	0.891	0.047
<i>C. conzattiana</i>	0.985	0.996	-1.000
<i>C. hartwegii</i>	0.934	0.910	0.021
<i>C. occidentalis</i>	0.959	0.945	0.014
<i>C. pringlei</i>	0.976	0.954	0.012
<i>C. rosei</i>	0.932	0.857	0.031
<i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	0.980	0.762	-1.000
<i>E. dissitifrons</i>	0.884	0.936	-1.000
<i>E. sartorii</i>	0.913	0.741	0.077
<i>E. vestitum</i>	0.949	0.919	0.022
<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	0.924	0.769	0.067
<i>M. schiedeana</i>	0.967	0.948	0.013
<i>M. sharpii</i>	0.972	0.977	0.013
<i>M. tamaulipana</i>	0.940	0.915	0.002
<i>Viburnum acutifolium</i>	0.980	0.968	0.011
<i>V. ciliatum</i>	0.960	0.839	0.057
<i>V. elatum</i>	0.970	0.877	0.081
<i>V. loeseneri</i>	0.981	0.874	0.085
<i>V. microcarpum</i>	0.938	0.910	0.040
<i>V. microphyllum</i>	0.988	0.935	-1.000
<i>V. stenocalyx</i>	0.966	0.757	0.070
<i>V. tiliifolium</i>	0.989	0.609	-1.000

En promedio, se utilizaron 10.86 predictores o variables por especie. Aquellas con la menor cantidad de predictores fueron *Elaphoglossum dissitifrons* y *Magnolia tamaulipana*, cada una con seis, y las que conservaron la mayor cantidad fueron *E. vestitum* y *Viburnum microcarpum*, con 15 y 16 variables respectivamente (Cuadro 8).

Cuadro 8. Variables climáticas utilizadas por cada especie para la construcción de los modelos ajustados (Para ver la descripción de las variables, consultar el cuadro 2).

Especie	Variables utilizadas	Total de variables
<i>Clethra alcoceri</i>	edt, ep, pcf, pcs, ppll, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcs, tppf	11
<i>C. konzattiana</i>	edt, odt, pcc, pcell, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	11
<i>C. hartwegii</i>	iso, pa, pcf, pcell, pcs, ppll, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	13
<i>C. occidentalis</i>	edt, ep, odt, pa, pcc, pcf, pcell, pcs, pps, tmppc, tpcell	11
<i>C. pringlei</i>	edt, iso, odt, pa, pcf, pcs, tcc, tpa, tpcf, tpcell, tppf	11
<i>C. rosei</i>	edt, pa, pcf, pcell, pcs, ppll, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tppf	11
<i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	edt, ep, iso, odt, pcf, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	12
<i>E. dissitifrons</i>	ep, iso, pcf, pcs, tcc, tmppc	6
<i>E. sartorii</i>	edt, oat, pa, pcc, pcf, pcell, pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	14
<i>E. vestitum</i>	ep, iso, oat, odt, pcc, pcf, pcs, ppll, pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	15
<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	ppll, pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	9
<i>M. schiedeana</i>	ep, iso, odt, pa, pcf, pcs, ppll, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tppf	12
<i>M. sharpii</i>	ep, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	8
<i>M. tamaulipana</i>	edt, iso, pa, pcc, pcell, tpcs	6
<i>Viburnum acutifolium</i>	edt, ep, pa, pcf, pcs, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs	11
<i>V. ciliatum</i>	ep, iso, oat, ppll, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs	10
<i>V. elatum</i>	edt, ep, pa, pcf, pcs, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	12
<i>V. loeseneri</i>	oat, odt, pcf, pcs, tcc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	10
<i>V. microcarpum</i>	edt, ep, iso, oat, odt, pcc, pcf, pcs, pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	16
<i>V. microphyllum</i>	iso, pa, pcf, pcs, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	11
<i>V. stenocalyx</i>	pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	8
<i>V. tiliifolium</i>	ep, iso, ppll, pps, tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcell, tpcs, tppf	11

Las variables con mayor contribución o importancia fueron: temperatura máxima del mes más cálido (tmppc), temperatura media anual (tpa), temperatura media del cuatrimestre más frío (tpcf) y temperatura media del cuatrimestre más húmedo (tpcll), cada una de las cuales tuvo 19 presencias. El intervalo anual de temperatura (odt), la precipitación del cuatrimestre más cálido (pcc) y precipitación del cuatrimestre más húmedo (pcll), fueron las variables con menos presencias, con cinco en el caso de la primera y seis en la segunda y la tercera, respectivamente (Cuadro 9).

Cuadro 9. Importancia relativa de cada variable en función del número de veces que fue utilizada en la creación de los modelos ajustados.

Variable	Número de veces que se ocupó la variable por género				
	<i>Clethra</i>	<i>Elaphoglossum</i>	<i>Magnolia</i>	<i>Viburnum</i>	Total
edt	5	2	1	3	11
ep	2	3	2	5	12
iso	2	3	2	4	11
oat	0	2	0	3	5
odt	3	2	1	1	7
pa	4	1	2	4	11
pcc	2	2	1	1	6
pcf	5	4	1	5	15
pcll	4	1	1	0	6
pcs	5	2	1	5	13
ppll	3	1	2	2	8
pps	1	2	1	3	7
tcc	4	4	2	8	18
tmppc	5	4	3	7	19
tpa	5	3	3	8	19
tpcf	5	3	3	8	19
tpcll	5	3	3	8	19
tpcs	3	2	3	8	16
tppf	5	3	3	6	17

Los modelos ajustados obtenidos fueron de tipo booleano o binomial (presencia total/ausencia total). Estos modelos se proyectaron sobre un mapa con la distribución establecida para el BMM de acuerdo con la información que indica (Conabio, 2008a). Los mapas correspondientes y las curvas ROC se muestran en las figuras 3 a la 24.

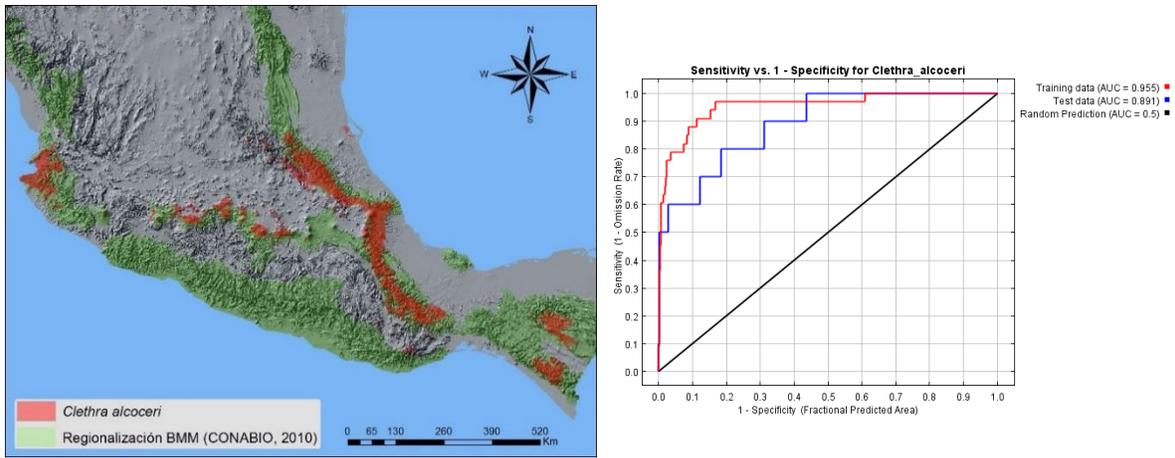


Figura 3. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra alcoceri*.

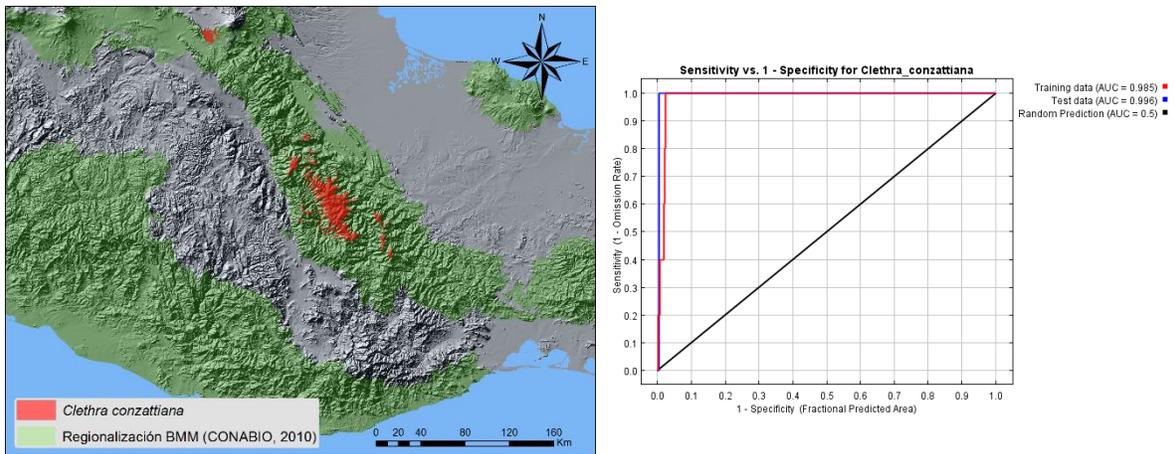


Figura 4. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra konzattiana*.

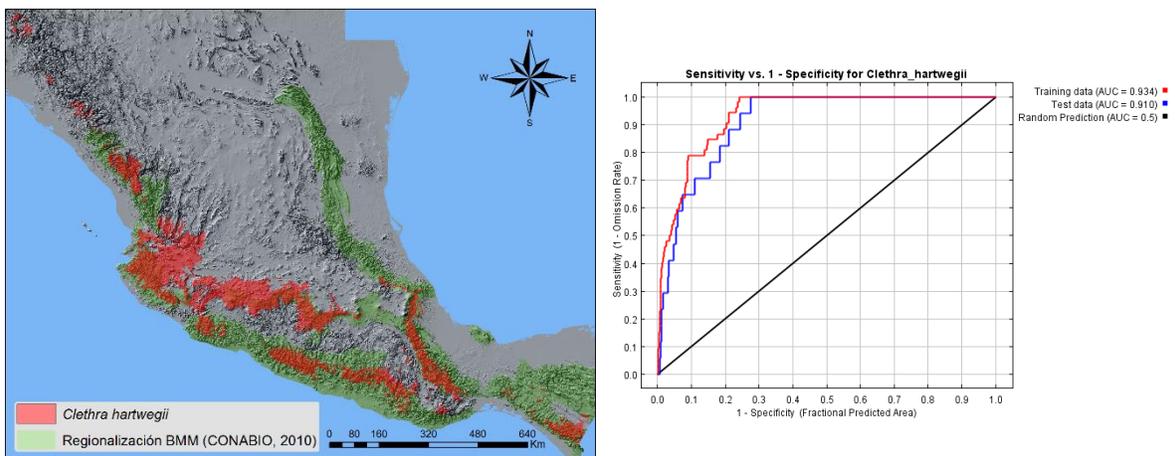


Figura 5. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra hartwegii*.

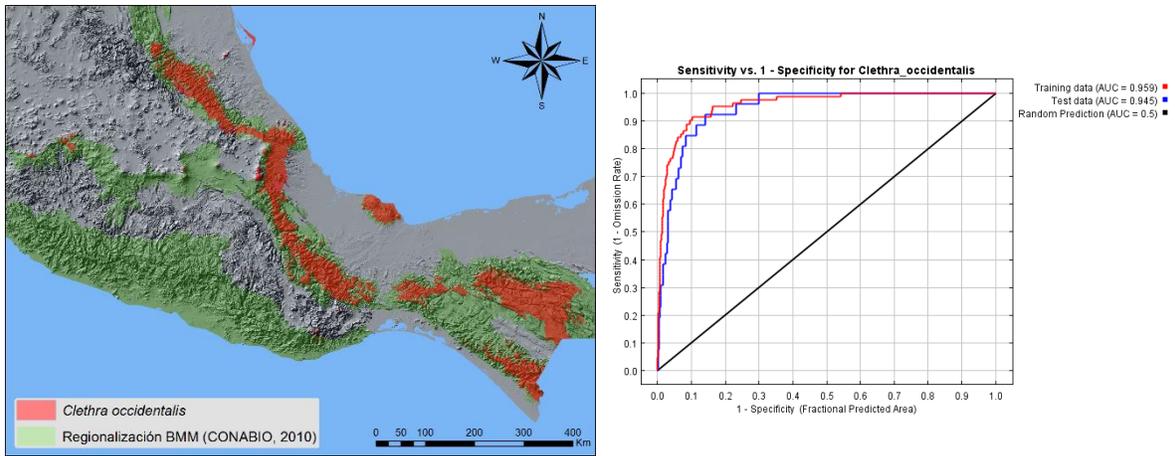


Figura 6. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra occidentalis*.

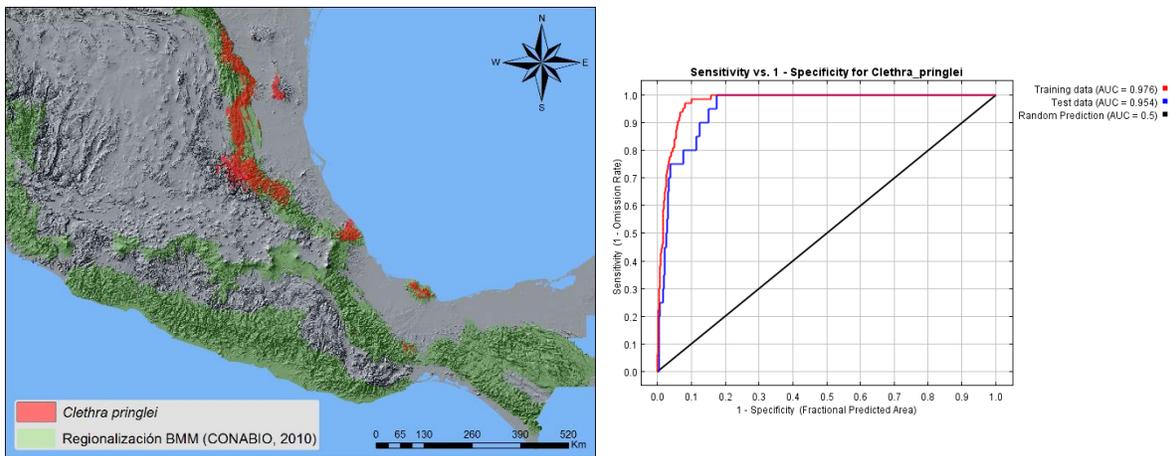


Figura 7. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra pringlei*.

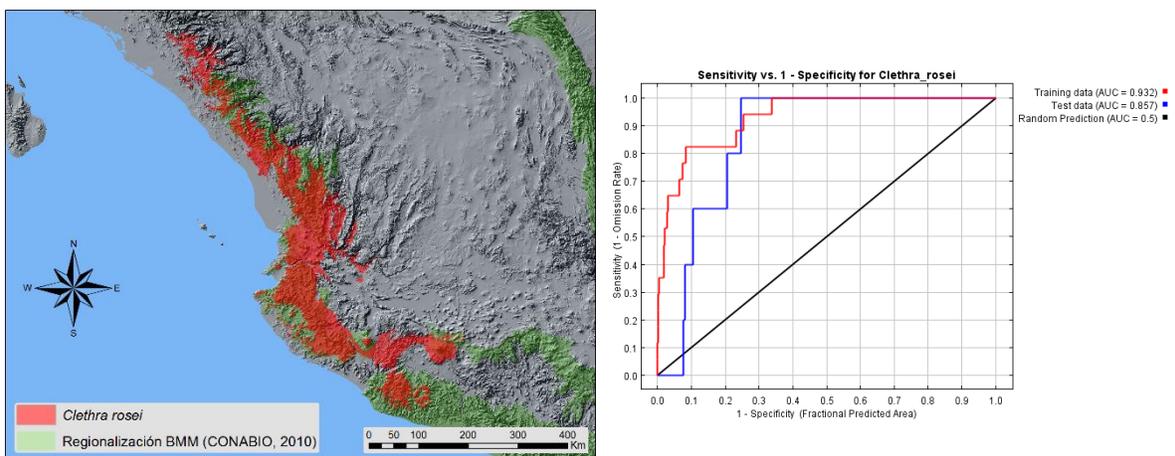


Figura 8. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Clethra rosei*.

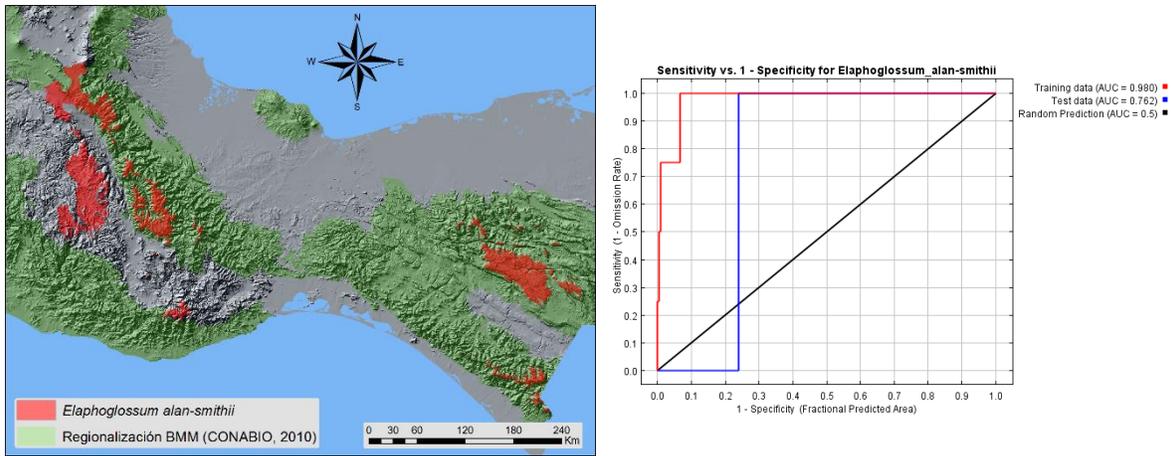


Figura 9. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Elaphoglossum alan-smithii*.

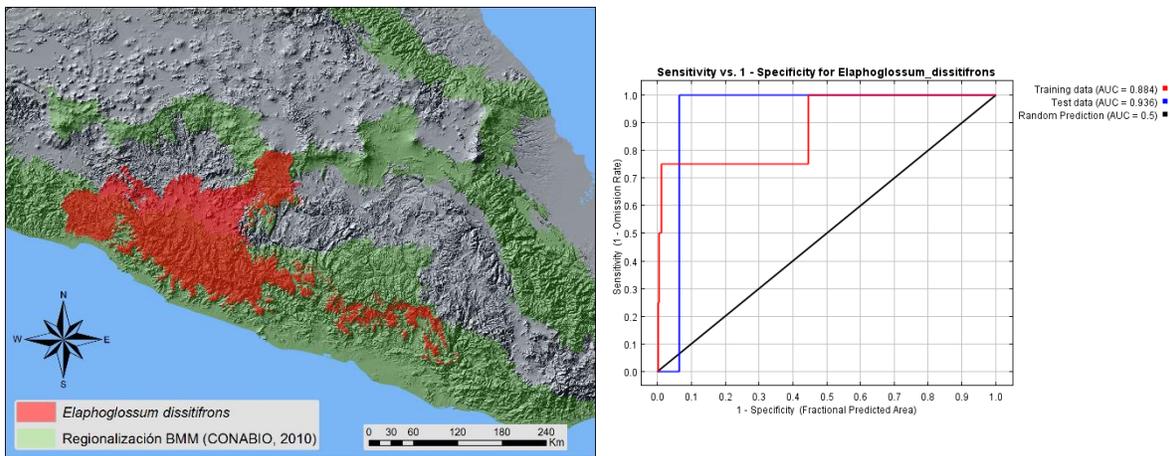


Figura 10. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Elaphoglossum dissitifrons*.

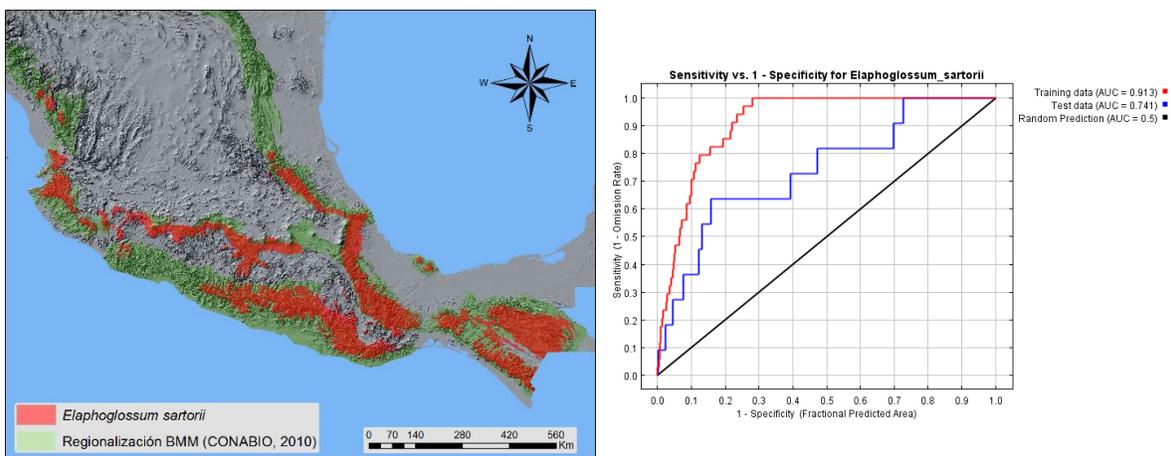


Figura 11. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Elaphoglossum sartorii*.

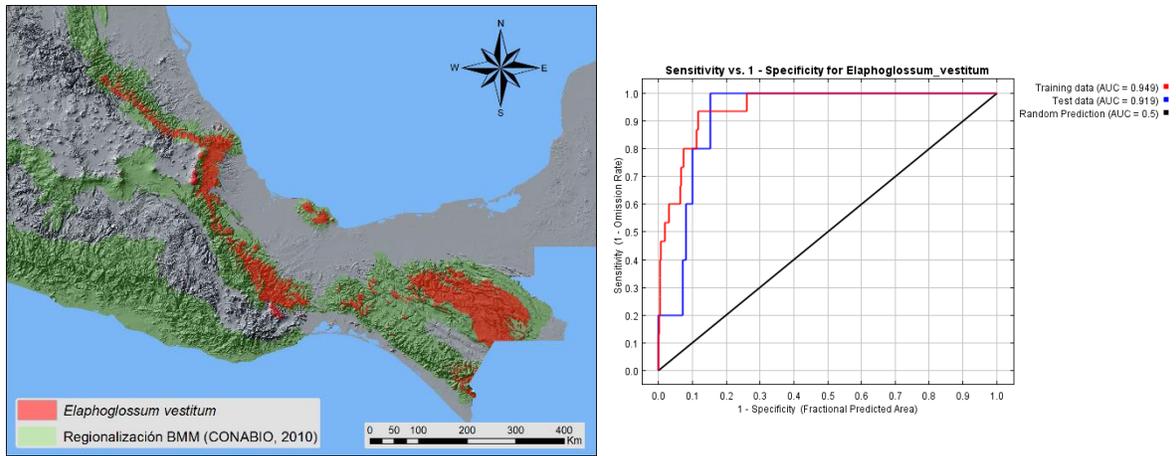


Figura 12. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Elaphoglossum vestitum*.

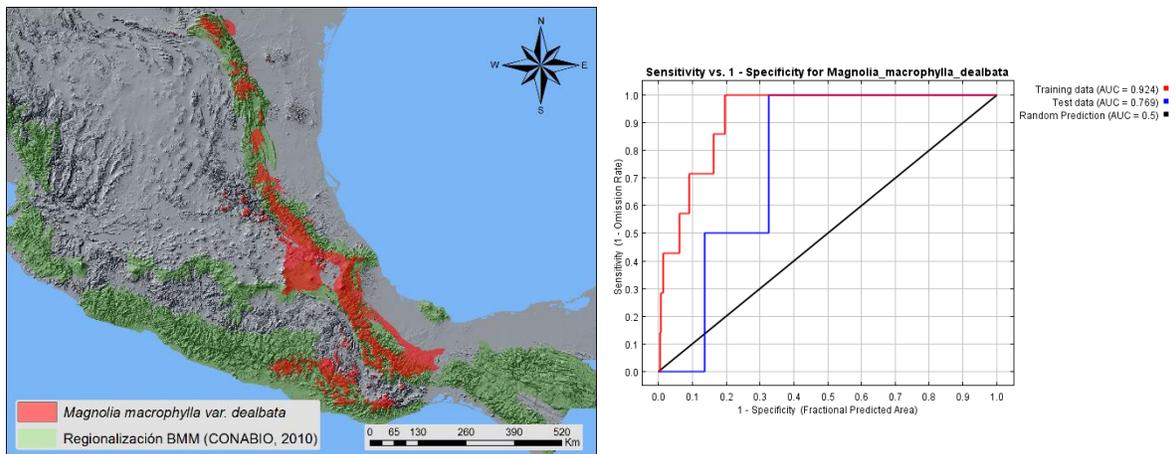


Figura 13. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Magnolia macrophylla* var. *dealbata*.

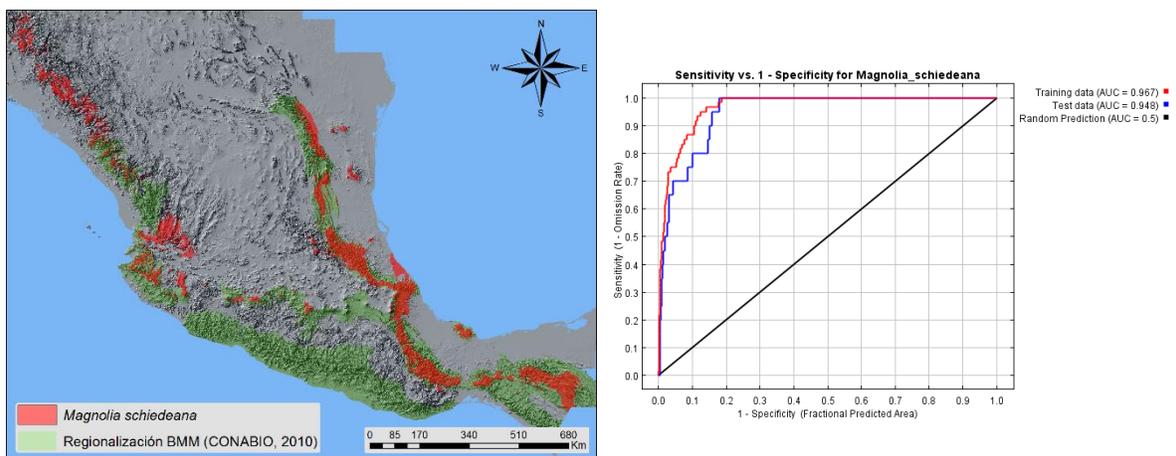


Figura 14. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Magnolia schiedeana*.

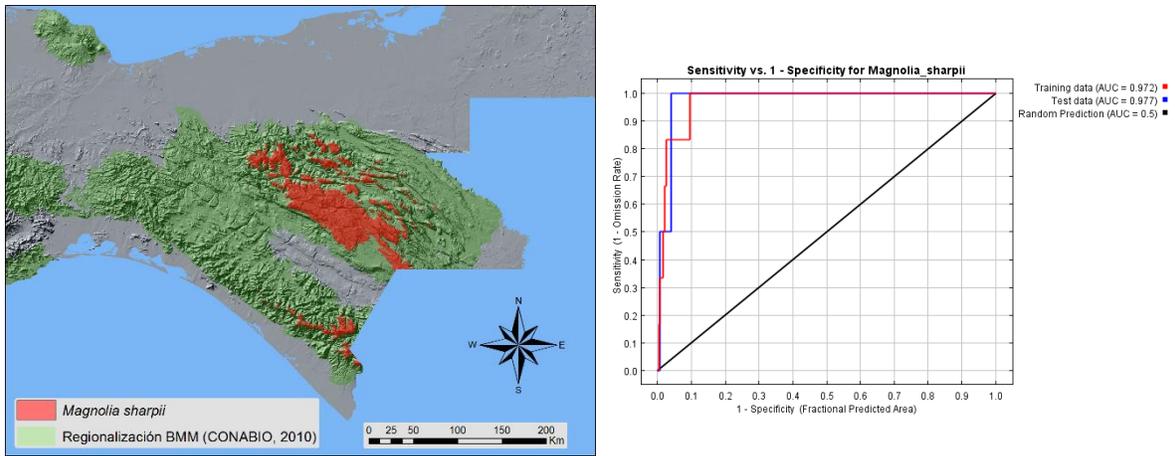


Figura 15. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Magnolia sharpii*.

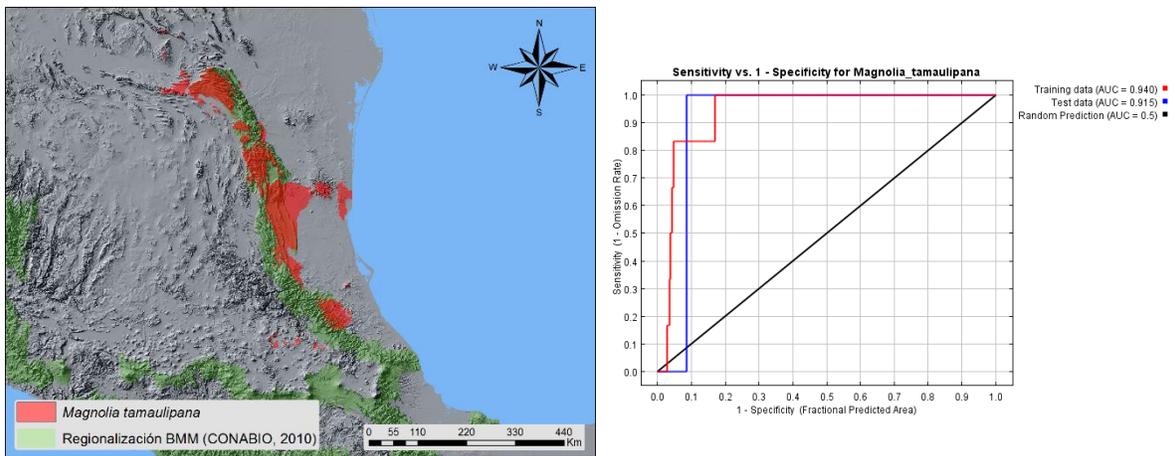


Figura 16. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Magnolia tamaulipana*.

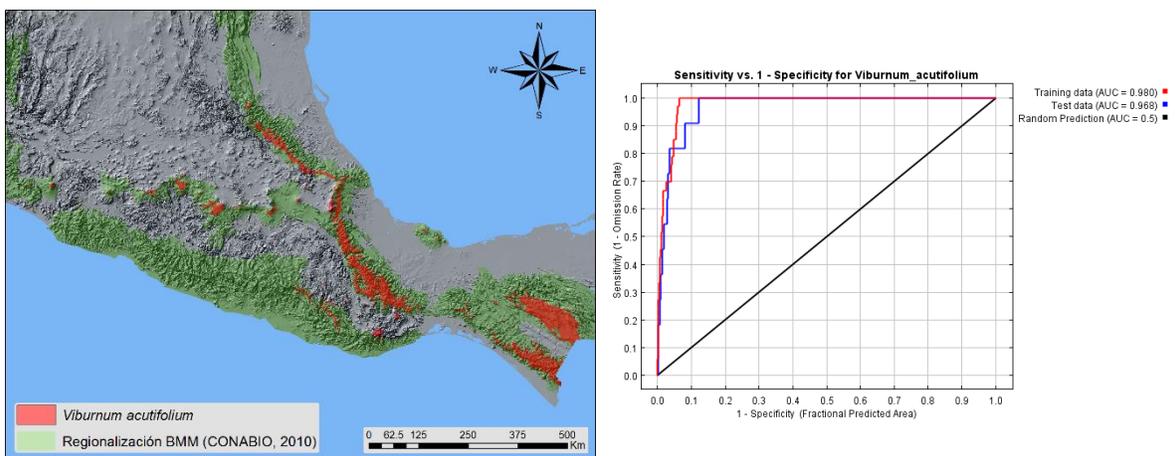


Figura 17. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum acutifolium*.

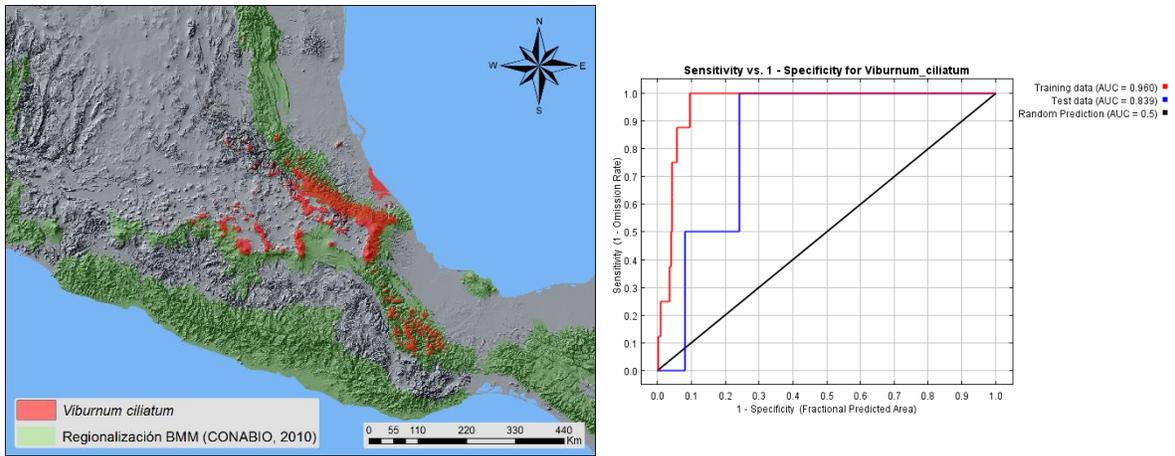


Figura 18. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum ciliatum*.

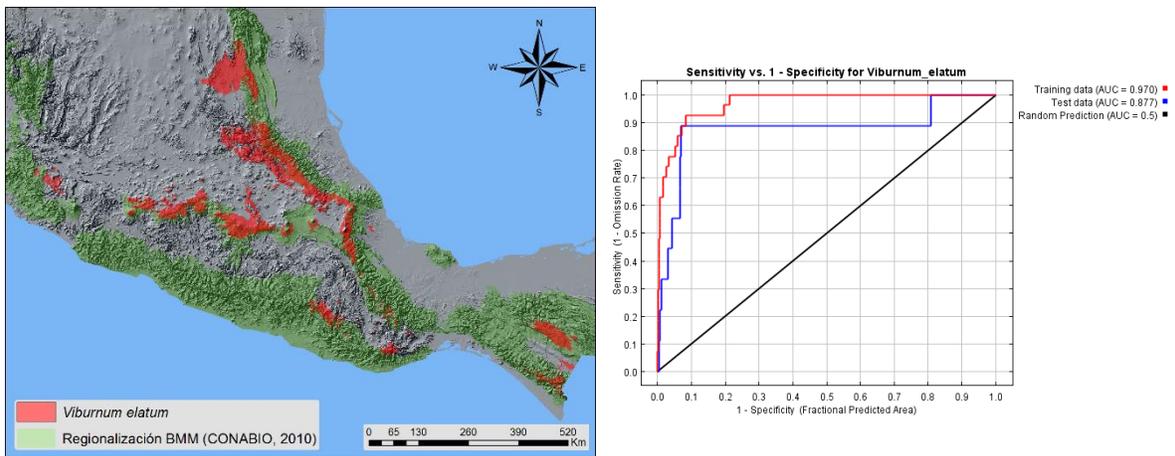


Figura 19. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum elatum*.

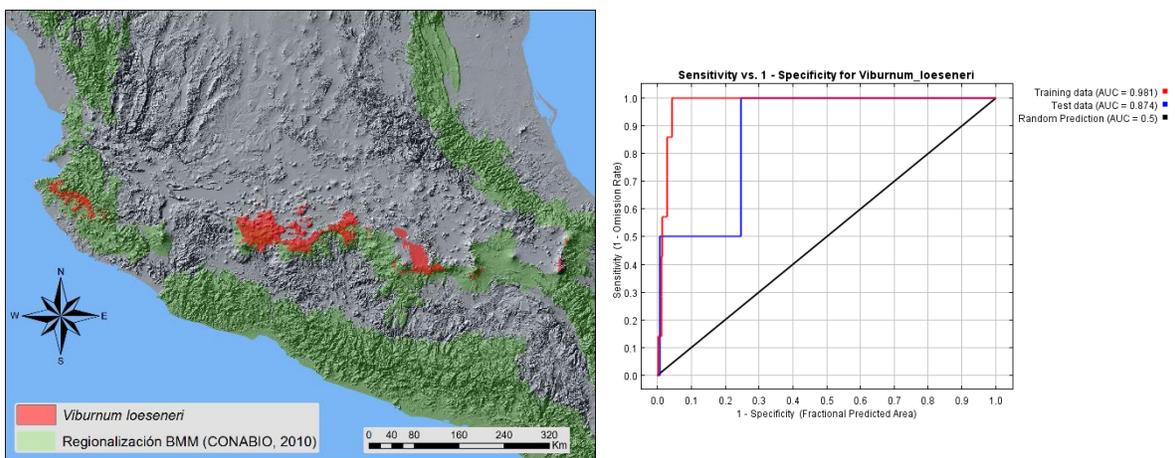


Figura 20. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum loeseneri*.

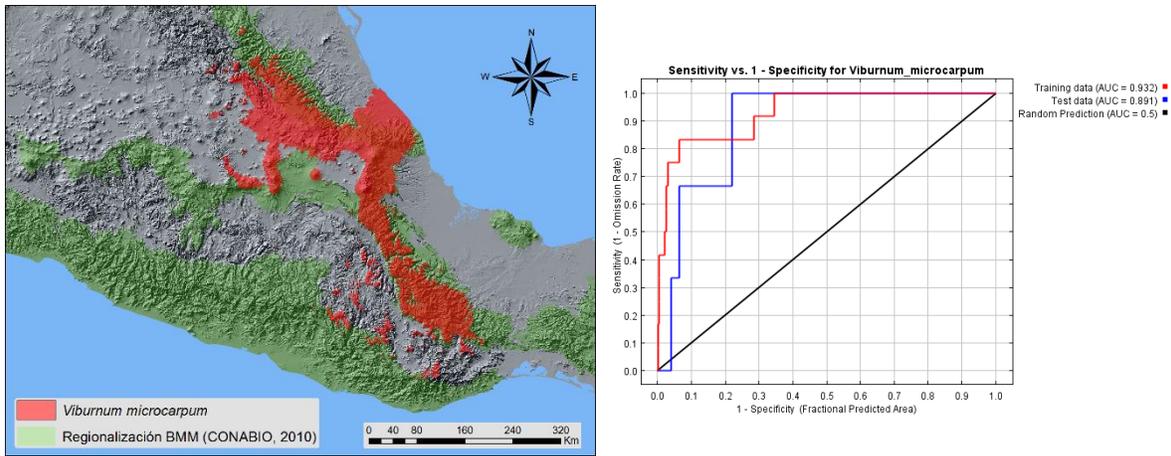


Figura 21. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum microcarpum*.

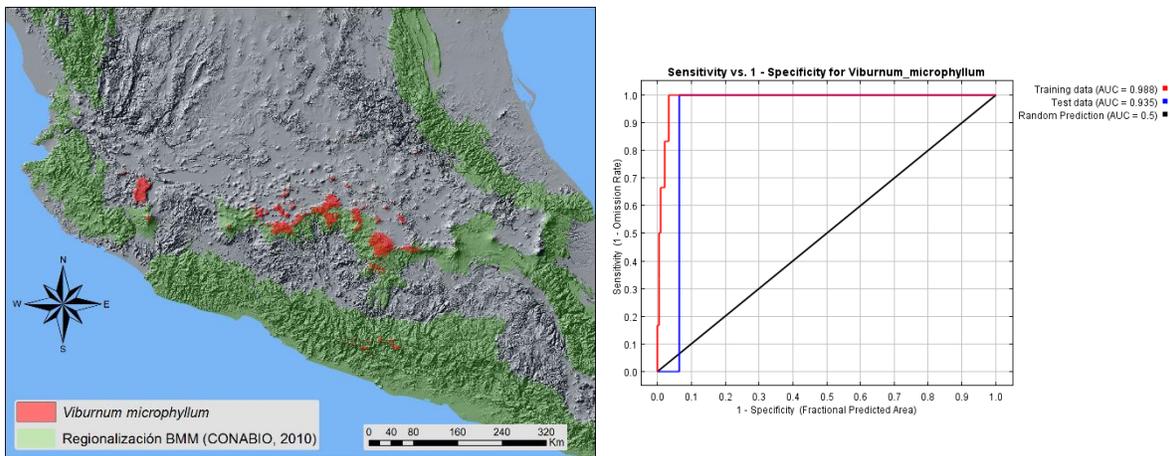


Figura 22. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum microphyllum*.

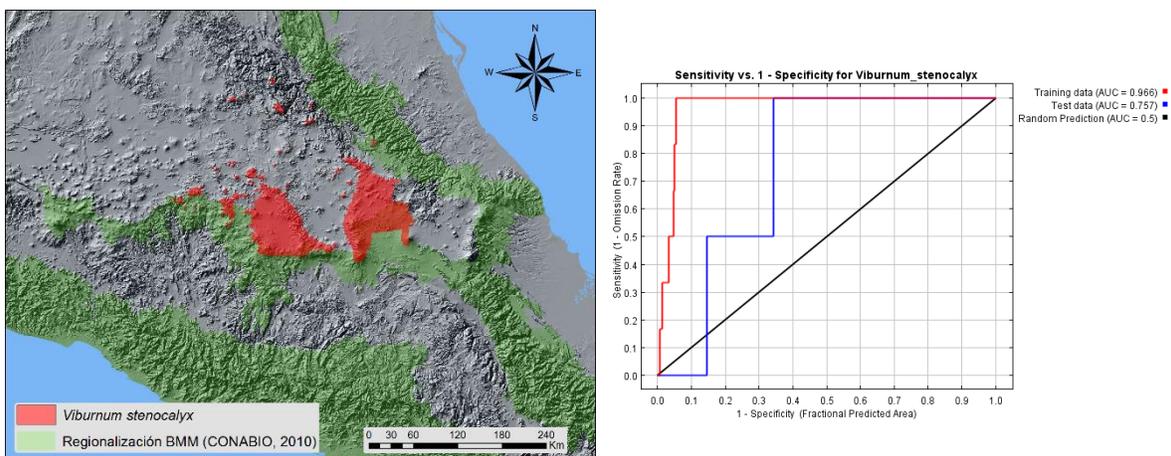


Figura 23. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum stenocalyx*.

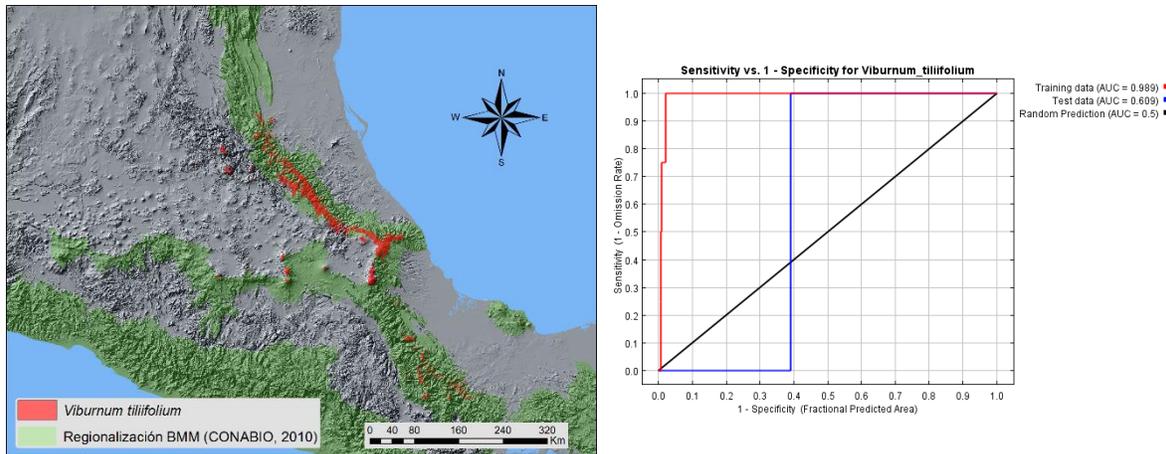


Figura 24. Modelo de distribución potencial y curva ROC para *Viburnum tiliifolium*.

Clethra

El modelo del área de distribución potencial de *Clethra alcocerii* (Figura 3) cubrió los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Hidalgo, Estado de México, el límite sur de la Ciudad de México, Morelos, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, y algunas áreas fragmentadas en Tlaxcala.

Clethra konzattiana (Figura 4) mostró una distribución mucho más limitada, y solo tuvo presencia en Puebla y Oaxaca. Existen además dos fragmentos en Veracruz, cuya área conjunta suma aproximadamente 1.819 m².

El área potencial de *Clethra hartwegii* (Figura 5) inició desde Chihuahua y Sinaloa en el norte, por la costa del Pacífico, y continuó a través de Durango, Nayarit, Jalisco, Zacatecas, Colima, Michoacán, Estado de México, Ciudad de México, Guerrero, el límite norte de Morelos, Oaxaca y Chiapas. Hacia el Golfo de México, tuvo presencia en Veracruz y Puebla.

Clethra occidentalis (Figura 6) cubrió un área que incluye principalmente los estados de Hidalgo, Veracruz, Puebla, Oaxaca y Chiapas. Se identificaron también pequeñas porciones en Michoacán y el Estado de México.

En el caso de *Clethra pringlei* (Figura 7), la distribución potencial modelada indicó una mayor afinidad con la vertiente del Golfo: Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Guanajuato y Veracruz son los principales estados en donde existen las condiciones necesarias para que se establezca. En Oaxaca hay algunas áreas pequeñas fragmentadas en la zona norte de la Sierra Madre del Sur (sms).

Por el contrario, *Clethra rosei* (Figura 8) tiene presencia hacia el oeste del país, y su área cubrió Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán.

Elaphoglossum

Elaphoglossum alan-smithii (Figura 9) mostró una distribución potencial repartida en tres estados principalmente: Puebla, Oaxaca y Chiapas, aparte de una porción de menor tamaño en Veracruz, la cual, por cuestión de escala, no alcanza a apreciarse en el mapa.

Elaphoglossum dissitifrons (Figura 10) se pudo localizar principalmente en Guerrero, además de ocupar varias zonas de Michoacán, Estado de México, Morelos y Oaxaca.

El caso de *Elaphoglossum sartorii* (Figura 11) fue distinto, pues manifestó una distribución mucho más amplia, con distribución potencial en Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Ciudad de México, Morelos, Guerrero, Querétaro, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca y Chiapas.

Elaphoglossum vestitum (Figura 12) se extendió por la Sierra Madre Oriental (sme), en los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz, la parte norte de la sms en Oaxaca y la Sierra Madre Centroamericana y los Altos de Chiapas.

Magnolia

Las especies de *Magnolia* manifestaron una mayor presencia hacia el este del país, aunque una de ellas, *M. schiedeana* (Figura 14), tuvo una distribución más amplia, con zonas desde Sonora, Sinaloa, Chihuahua y Durango, y existencia en Nayarit, Jalisco, Michoacán, Estado de México, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca y Chiapas.

Magnolia macrophylla var. *dealbata* (Figura 13) cubrió una zona que incluye Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, Estado de México, Tlaxcala, Puebla, Veracruz, Guerrero y Oaxaca.

El caso de *Magnolia sharpii* (Figura 15) fue distinto, pues prácticamente toda su distribución potencial se localizó en Chiapas, con un área muy pequeña en Oaxaca, hacia la sms.

Magnolia tamaulipana (Figura 16) se distribuyó por el sur de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, el este de San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz y el norte de Puebla.

Viburnum

El género *Viburnum* mostró una distribución potencial hacia las serranías orientales y el Sistema Neovolcánico Transversal (snt), y menor presencia en las áreas del occidente y el sur, con excepción de las sierras chiapanecas.

Viburnum acutifolium (Figura 17) fue uno de los dos principales representantes de este patrón, dado que registró su distribución potencial en Jalisco, Michoacán, Estado de México, Puebla, Tlaxcala, Querétaro, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca y Chiapas.

La otra especie representante fue *Viburnum elatum* (Figura 19), la cual se distribuyó en los mismos estados que la anterior, además del sur de la Ciudad de México, el norte de Morelos, el límite entre San Luis Potosí y Tamaulipas, y el este de Guanajuato.

Por otro lado, *Viburnum ciliatum* (Figura 18), estuvo mejor representado entre las fronteras de Hidalgo, Puebla y Veracruz, y diversos fragmentos en Michoacán, Estado de México, el sur de la Ciudad de México, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y el norte de Oaxaca.

Viburnum loeseneri (Figura 20) es una especie con un área de distribución potencial principalmente en el snt, a través de los estados de Jalisco, Michoacán, Estado de México, el norte de Morelos, el este de Puebla y el oeste de Veracruz.

La extensión de *Viburnum microcarpum* (Figura 21) fue más amplia, y abarcó principalmente zonas en Hidalgo, el este del Estado de México y el de Querétaro, el sur de la Ciudad de México, el norte y el este de Puebla, el centro de Veracruz y la zona centro y norte de la SMS en Oaxaca.

Viburnum microphyllum (Figura 22) comprendió una distribución mucho más fragmentada, con zonas reducidas a través del snt en Jalisco, Michoacán y Estado de México, aparte de pequeños parches en Guanajuato, Querétaro, Hidalgo y Guerrero.

El caso de *Viburnum stenocalyx* (Figura 23) fue diferente, pues el modelo reveló dos zonas restringidas: una al occidente de la Ciudad de México y la porción colindante a ésta del Estado de México, y otra al oriente de éste, junto con el sureste de Hidalgo, el occidente de Tlaxcala y el de Puebla, y algunas porciones en Michoacán, Querétaro y Veracruz.

Por último, *Viburnum tiliifolium* (Figura 24) cubrió una zona continua de la Sierra Madre Oriental, en los estados de San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo y Puebla, además de algunos fragmentos en el snt (Estado de México y Tlaxcala) y la sms (Oaxaca).

Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE)

Ecorregiones naturales

Debido al uso del método de eliminación progresiva de caracteres, se obtuvieron varios conjuntos de cladogramas en diferentes ejecuciones, y en cada una de ellas además se generó un cladograma de consenso de Nelson para determinar qué caracteres se tendrían que desactivar. La primera ejecución derivó en 20 cladogramas (L: 41, CI: 53, RI: 69), con un cladograma de consenso de Nelson de 52 pasos (CI: 42, RI: 51) y tres sinapomorfías compartidas (*Elaphoglossum sartorii*, *E. vestitum* y *V. microcarpum*), las cuales agruparon las Depresiones Intermontanas (di), la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México (pchlgm), la Sierra Madre Centroamericana y los Altos de Chiapas (smcac), la Sierra Madre del Sur (sms), la Sierra Madre Oriental (sme) y el Sistema Neovolcánico Transversal (snt) (Figura 25-A).

La segunda ejecución generó cuatro cladogramas (L: 37, CI: 54, RI: 66), y uno de consenso (L: 39, CI: 51, RI: 62) con 4 sinapomorfías compartidas (*Magnolia macrophylla* var. *dealbata*, *V. acutifolium*, *V. microcarpum* y *V. stenocalyx*), las cuales conforman un grupo consistente dentro de las regiones de la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México (pchlgm), la Sierra Madre del Sur (sms), la Sierra Madre Oriental (sme) y el Sistema Neovolcánico Transversal (snt) (Figura 25-B).

La tercera ejecución dio como resultado un cladograma único (L: 34, CI: 52, RI: 65), con dos sinapomorfías compartidas (*Clethra occidentalis* y *C. pringlei*), las cuales aglutinan una ramificación heterogénea con las Depresiones Intermontanas en primer lugar, la Planicie Costera y Lomeríos del Soconusco (pcls) en segundo lugar, y posteriormente la Sierra de Los Tuxtlas (slt), la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo, la sme, el snt, la smcac y la sms (Figura 25-C). La última ejecución generó tres cladogramas (L: 32, CI: 53, RI: 63). El cladograma de consenso final (L: 53, CI: 32, RI: 12) estuvo dominado por una politomía basal y no tuvo ninguna sinapomorfía compartida por eliminar, por tanto, aquí concluyó el análisis (Figura 25-D).

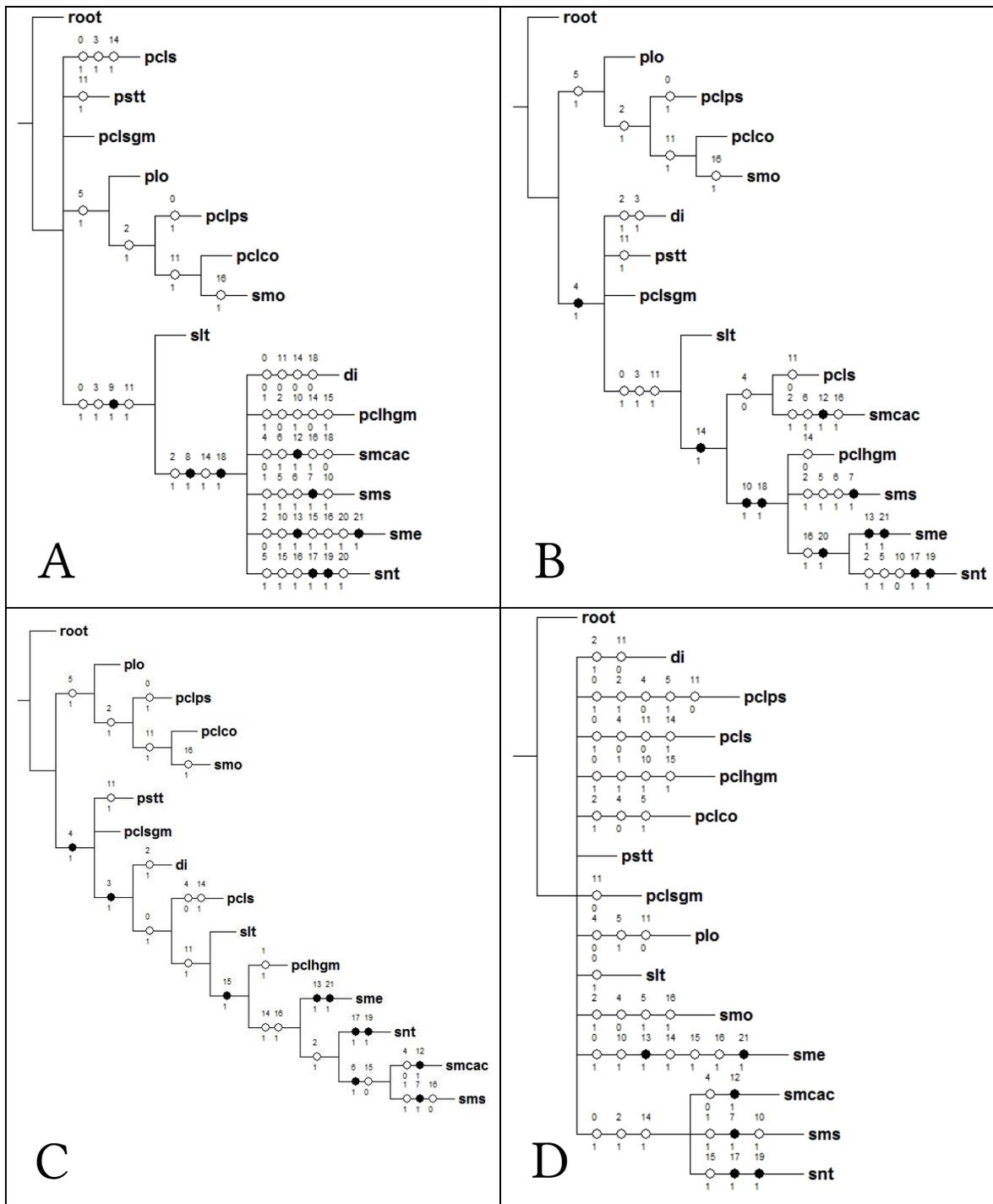


Figura 25. Cladogramas de consenso de Nelson obtenidos a partir de la matriz de regiones naturales (INEGI et al., 2008). Los círculos de color negro representan sinapomorfías, en tanto que los de color blanco indican homoplasias. Cada número situado encima de los círculos indica una especie individual. A, primer cladograma de consenso; B, segundo cladograma; C, tercer cladograma; D, último cladograma de consenso.

El análisis de trazos de los cladogramas resultó en tres trazos individuales para la primera ejecución, cuatro para la segunda y dos para la tercera. Se registraron tres trazos generalizados: 1-a, 1-b y 1-c (Figura 26-D, Figura 27-D y Figura 28-C, respectivamente).

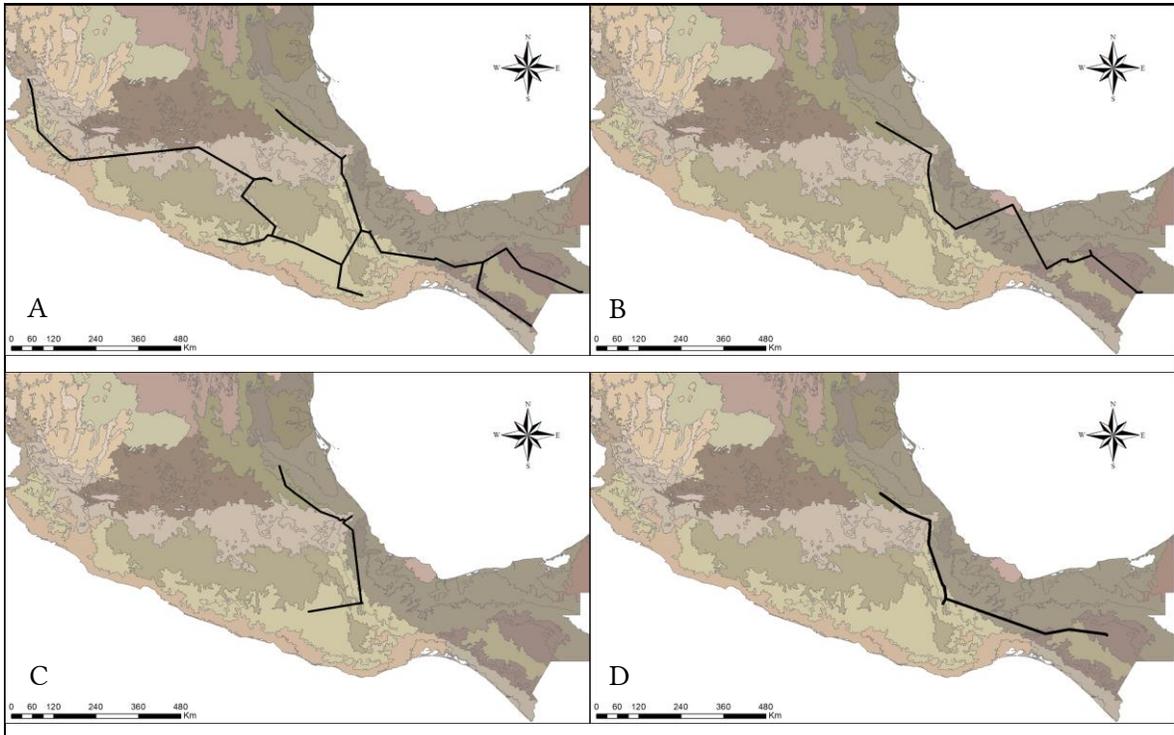


Figura 26. Trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la primera ejecución del algoritmo PAE-PCE. A, *Elaphoglossum sartorii*; B, *E. vestitum*; C, *Viburnum microcarpum*; D, trazo generalizado 1-a.

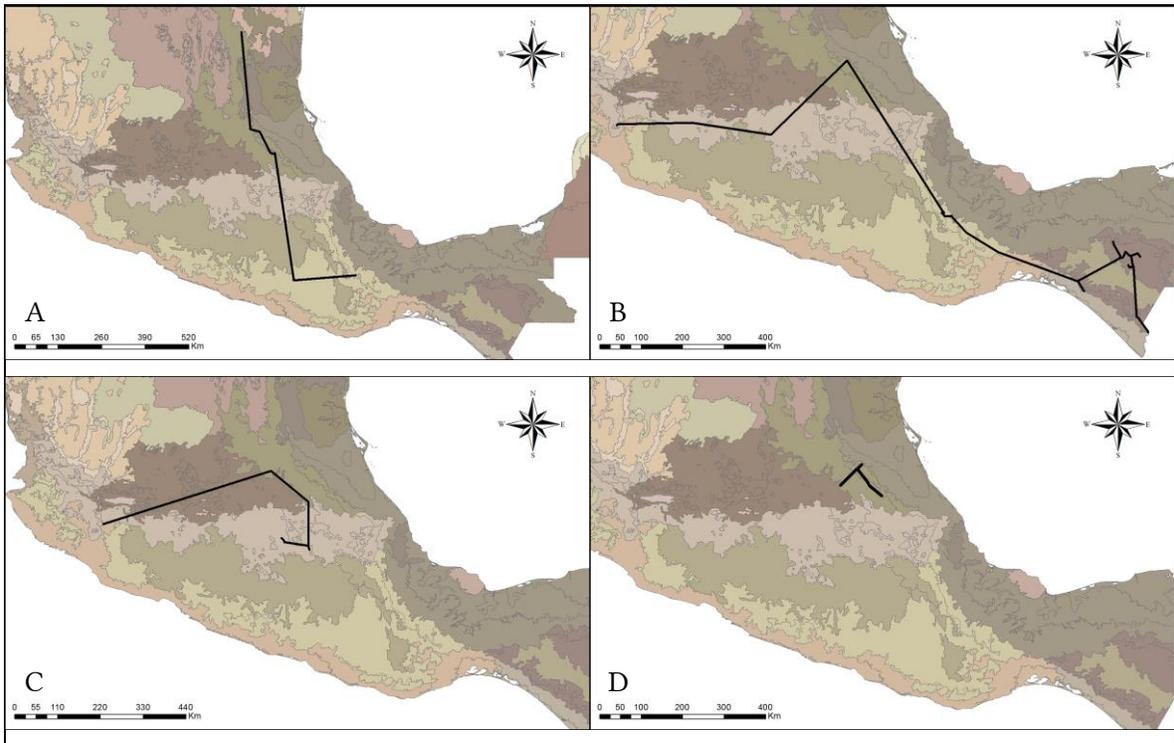


Figura 27. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la segunda ejecución del algoritmo PAE-PCE. A, *Magnolia macrophylla* var. *dealbata*; B, *Viburnum acutifolium*; C, *V. stenocalyx*; D, trazo generalizado 1-b.

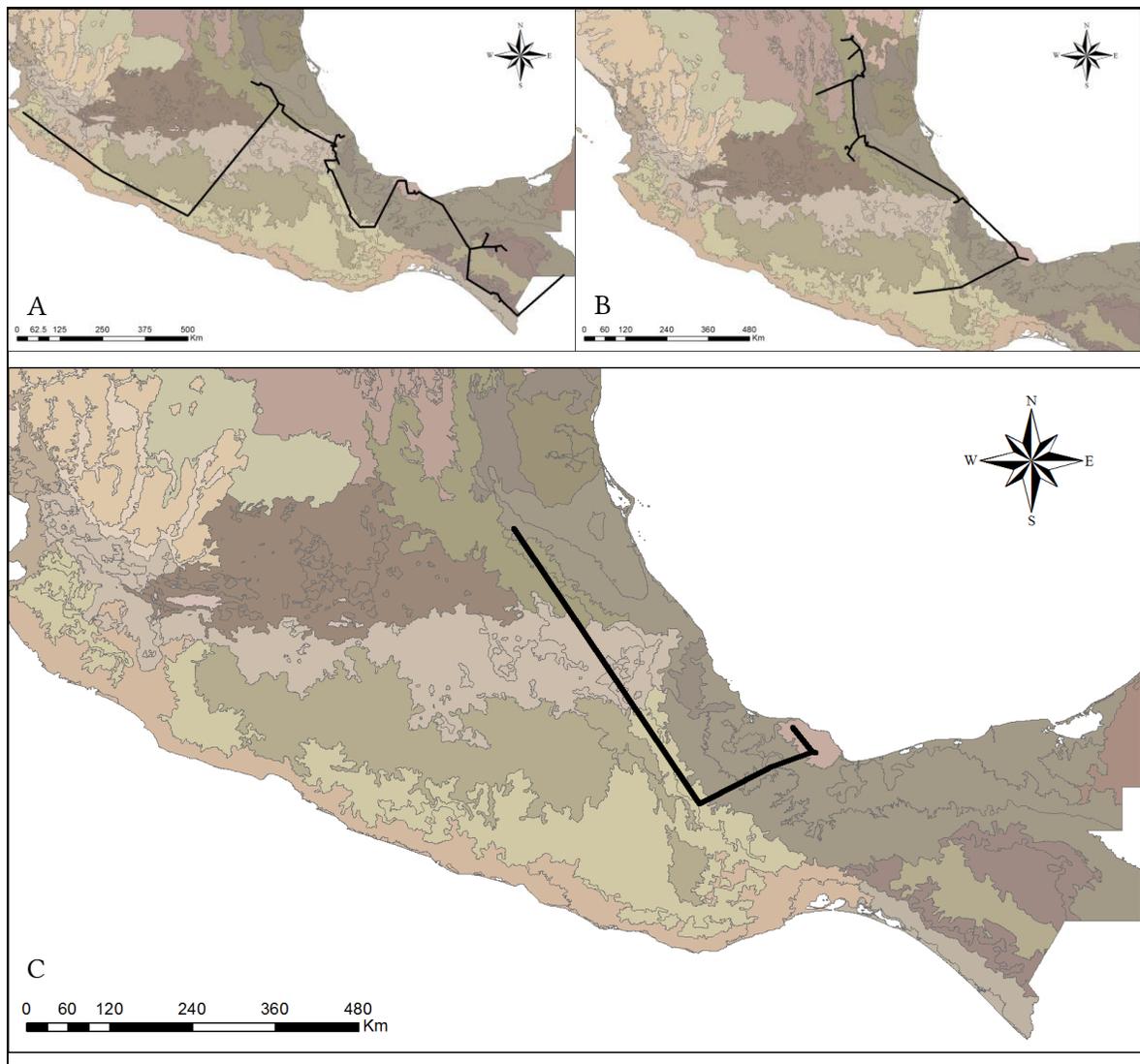


Figura 28. Trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la tercera ejecución del algoritmo PAE-PCE. A, *Clethra occidentalis*; B, *C. pringlei*; C, trazo generalizado 1-c.

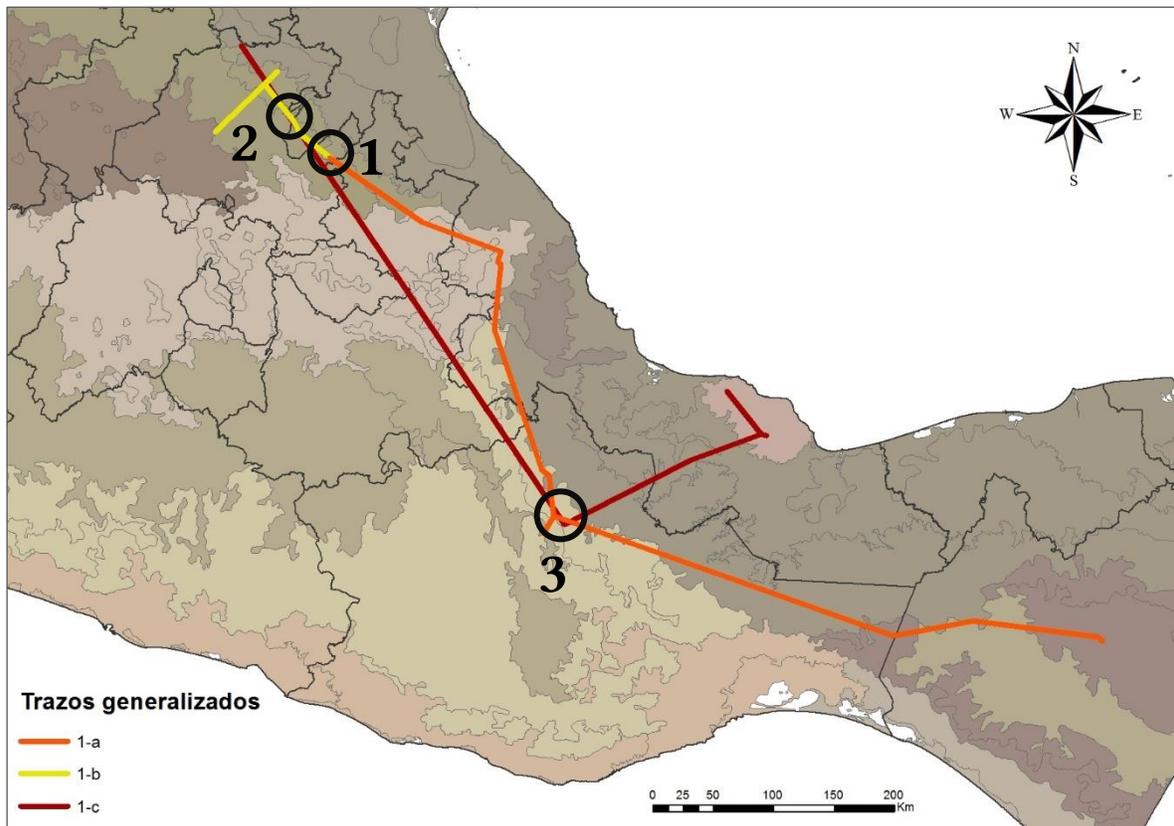


Figura 29. Superposición de trazos generalizados y nodos presentes en el análisis con regiones ecológicas.

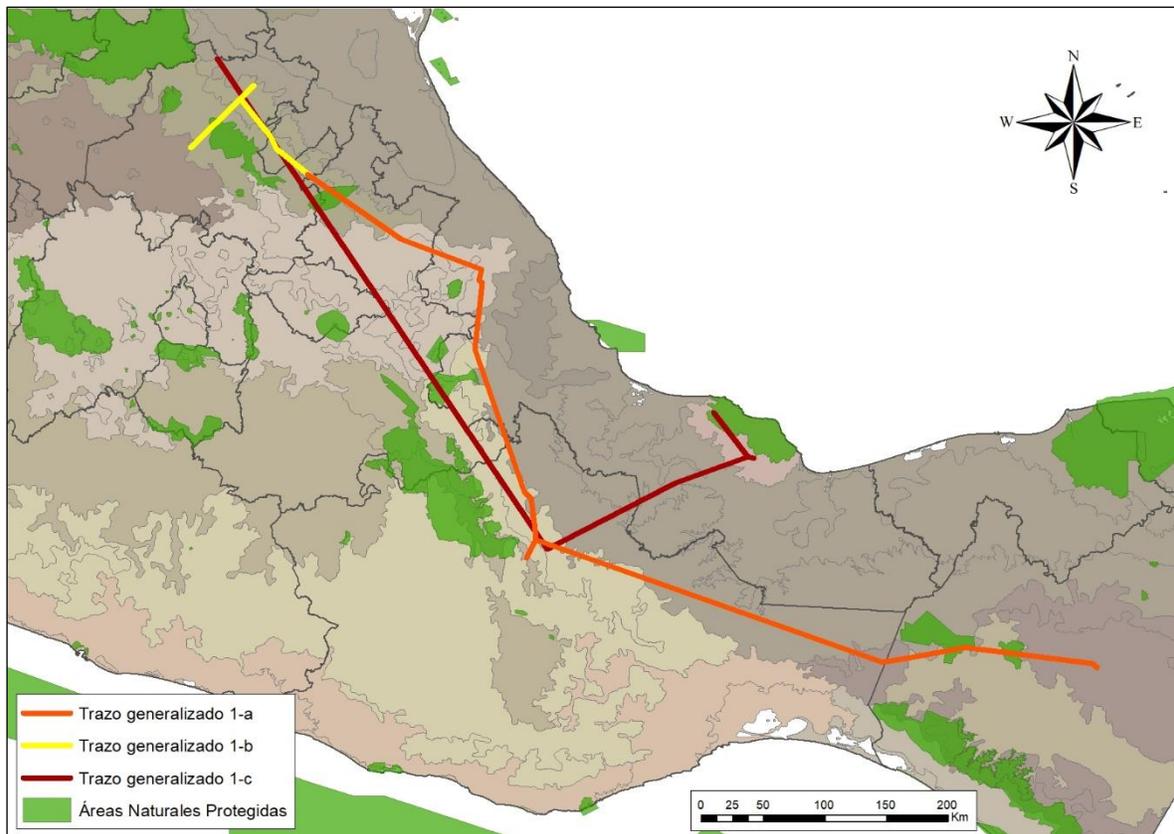


Figura 30. Posición de los trazos generalizados del análisis con regiones ecológicas respecto a las Áreas Naturales Protegidas de México (CONANP, 2016).

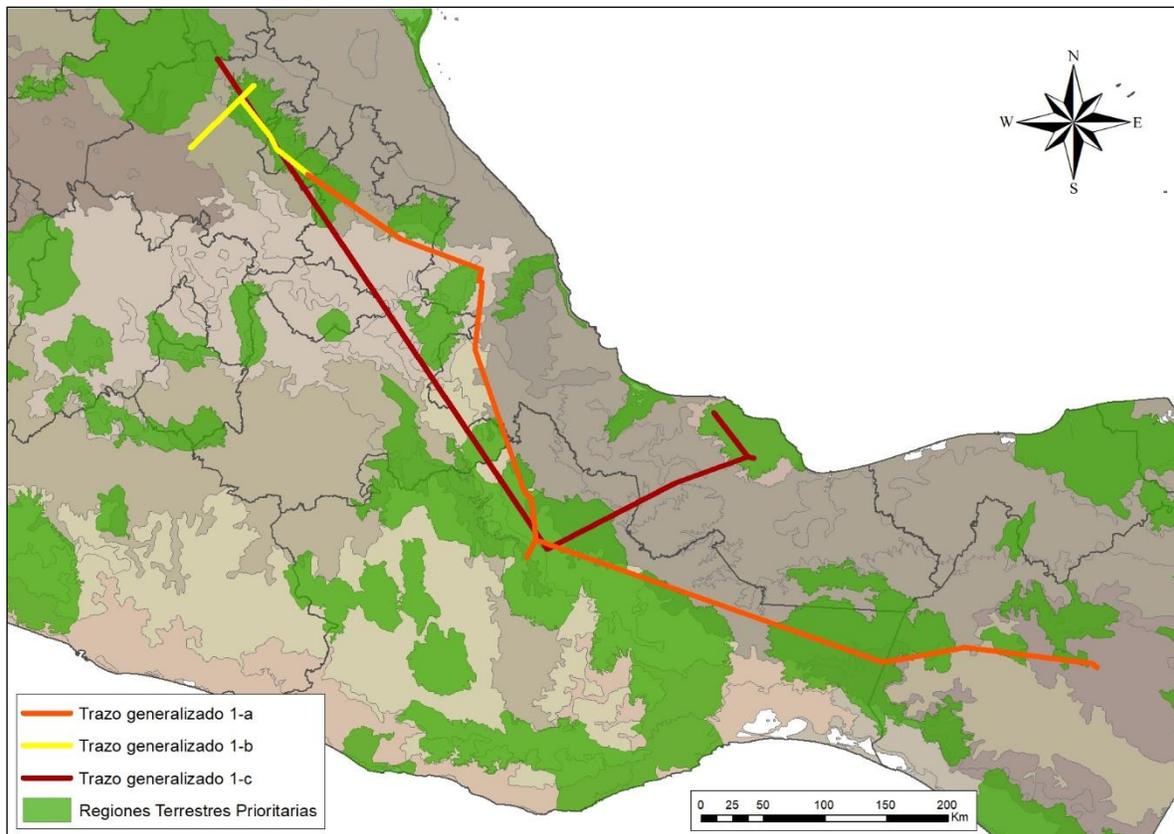


Figura 31. Posición de los trazos generalizados del análisis con regiones ecológicas respecto a las Regiones Terrestres Prioritarias de México (Conabio, 2004).

Provincias biogeográficas

El resultado del análisis de la matriz de regiones biogeográficas generó en una primera instancia 15 cladogramas (L: 41, CI: 53, RI: 59). El cladograma de consenso de Nelson (L: 49, CI: 44, RI: 42) mostró cinco sinapomorfías compartidas, las cuales formaron un grupo consistente en la provincia de la Costa del Pacífico (CostaPac), el Eje Volcánico (EjeVolc), el Golfo de México (GolfMex), la Sierra Madre Oriental (SMOr), Oaxaca, la Sierra Madre del Sur (SMS), los Altos de Chiapas (AltosChi) y el Soconusco (Figura 32-A), además de una politomía basal.

La segunda ejecución produjo 12 cladogramas (L: 37, CI: 54, RI: 56) y uno de consenso (L: 47, CI: 42, RI: 30) con tres sinapomorfías que formaron dos grupos: una politomía que incluyó la Costa del Pacífico, la Depresión del Balsas (DeprBalsas), el Eje Volcánico, los Altos de Chiapas, la Sierra Madre Occidental (SMOcc) y el Soconusco; y un segundo grupo politómico conformado por el Golfo de México, Oaxaca, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Oriental. No se efectuó una cuarta ejecución, pues ninguna de las sinapomorfías compartidas expresó un índice de retención (RI) mayor o igual a 80, de modo que el análisis se detuvo en este punto (Figura 32-B).

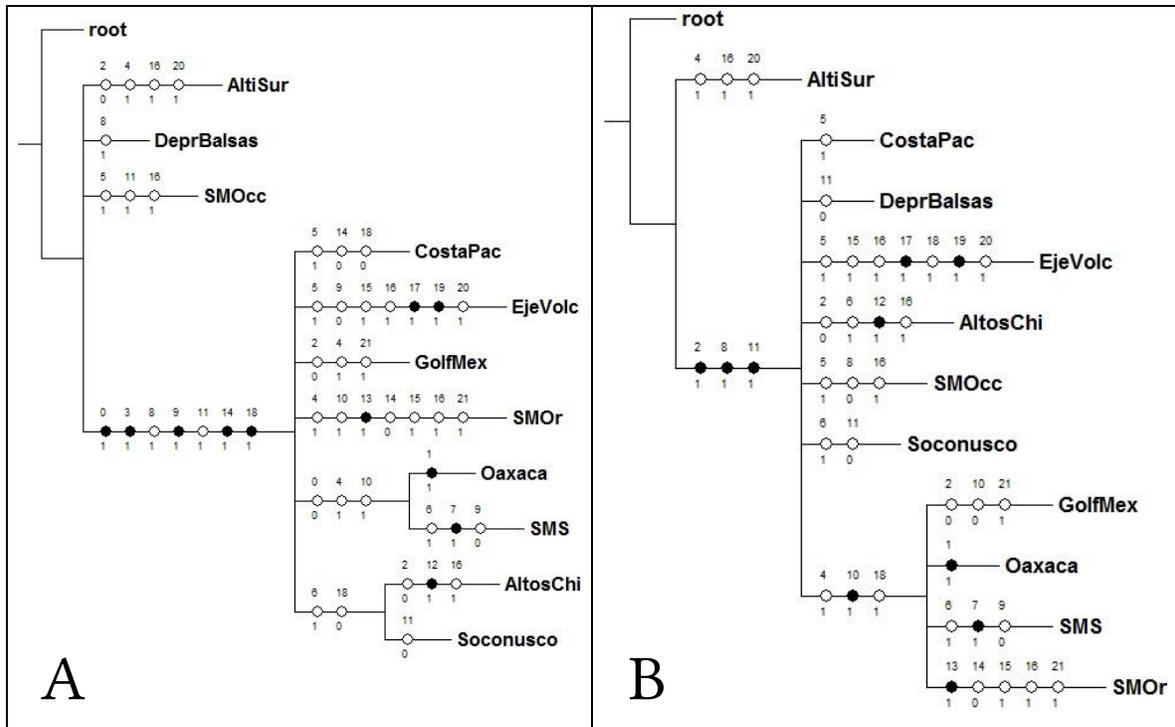


Figura 32. Cladogramas de consenso de Nelson obtenidos a partir de la matriz de provincias biogeográficas (Conabio, 1997). Los círculos de color negro representan sinapomorfías, en tanto que los de color blanco indican homoplasias. Cada número situado encima de los círculos indica una especie individual. A, primer cladograma de consenso; B, último cladograma de consenso.

El análisis de trazos produjo cinco trazos individuales en la primera ejecución y cuatro trazos individuales en la segunda ejecución. El resultado final consistió en dos trazos generalizados: 2-a y 2-b (Figura 33-D y Figura 34-D, respectivamente).

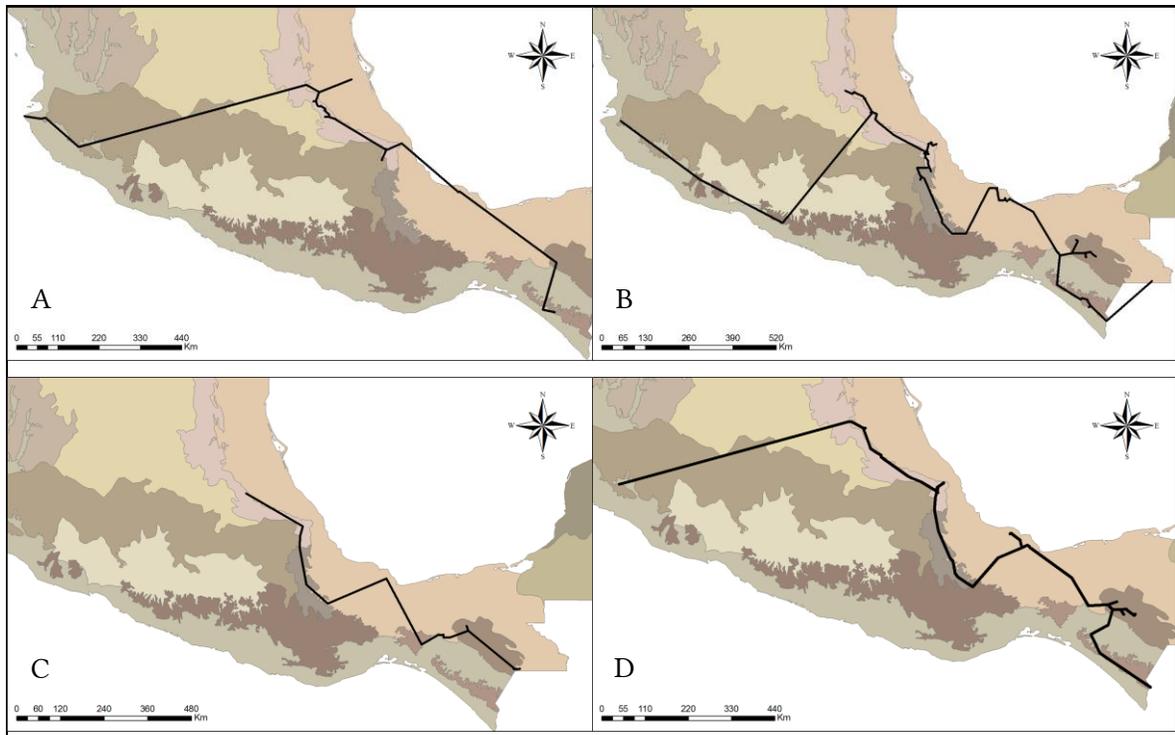


Figura 33. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondientes a la primera ejecución del algoritmo PAE-PCE. A, *Clethra alcoceri*; B, *C. occidentalis*; C, *Elaphoglossum vestitum*; D, trazo generalizado 2-a.

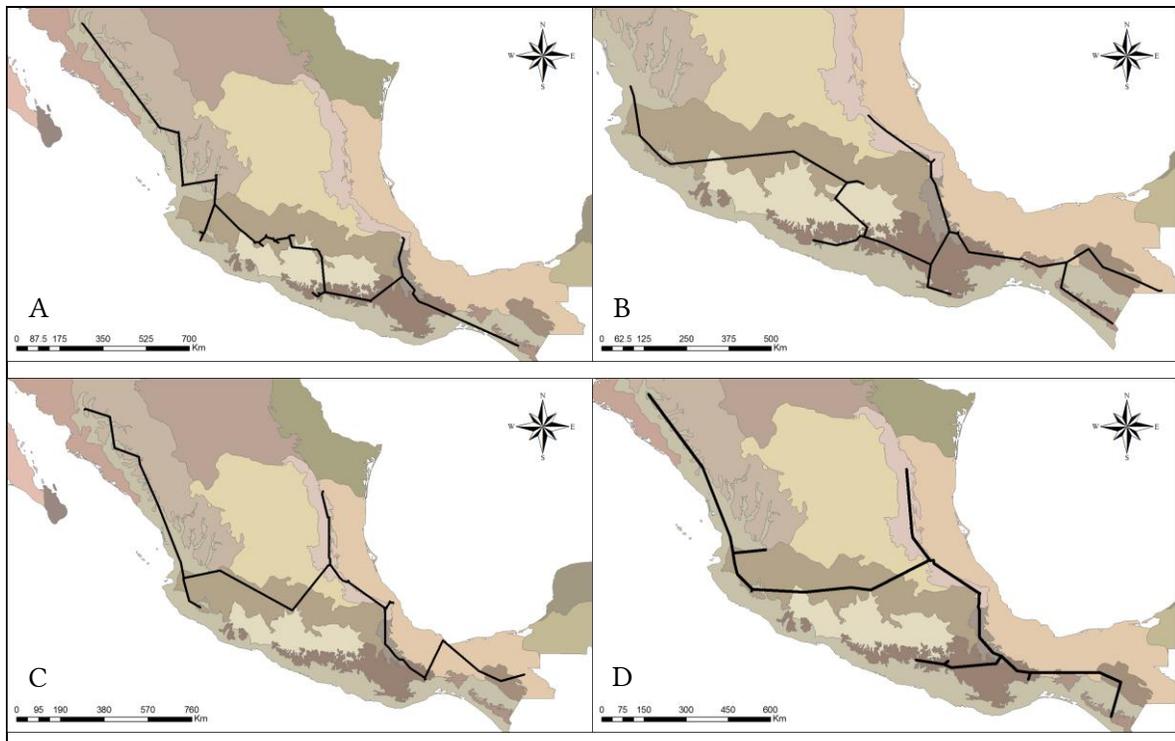


Figura 34. Primeros tres trazos individuales y trazo generalizado correspondiente a la segunda ejecución del algoritmo PAE-PCE. A, *Clethra hartwegii*; B, *Elaphoglossum sartorii*; C, *Magnolia schiedeana*; D, trazo generalizado 2-b.

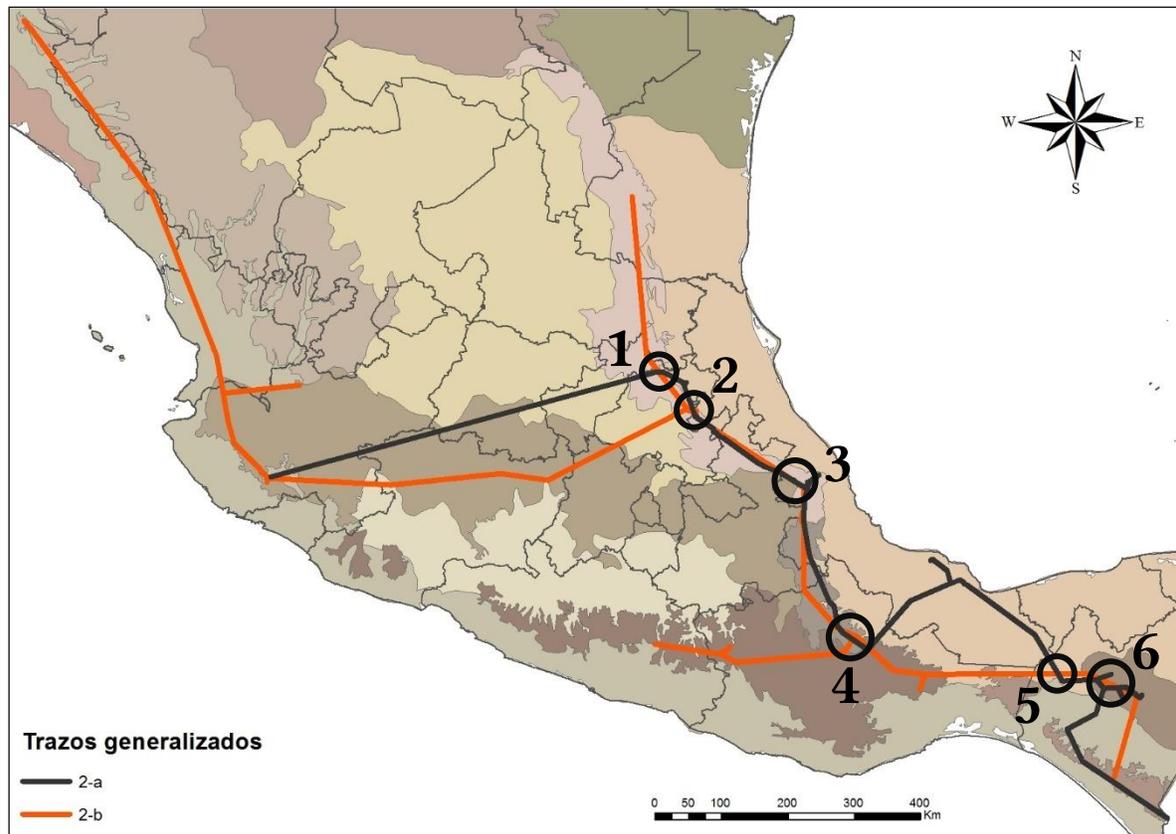


Figura 35. Superposición de trazos generalizados y nodos presentes en el análisis con provincias biogeográficas.

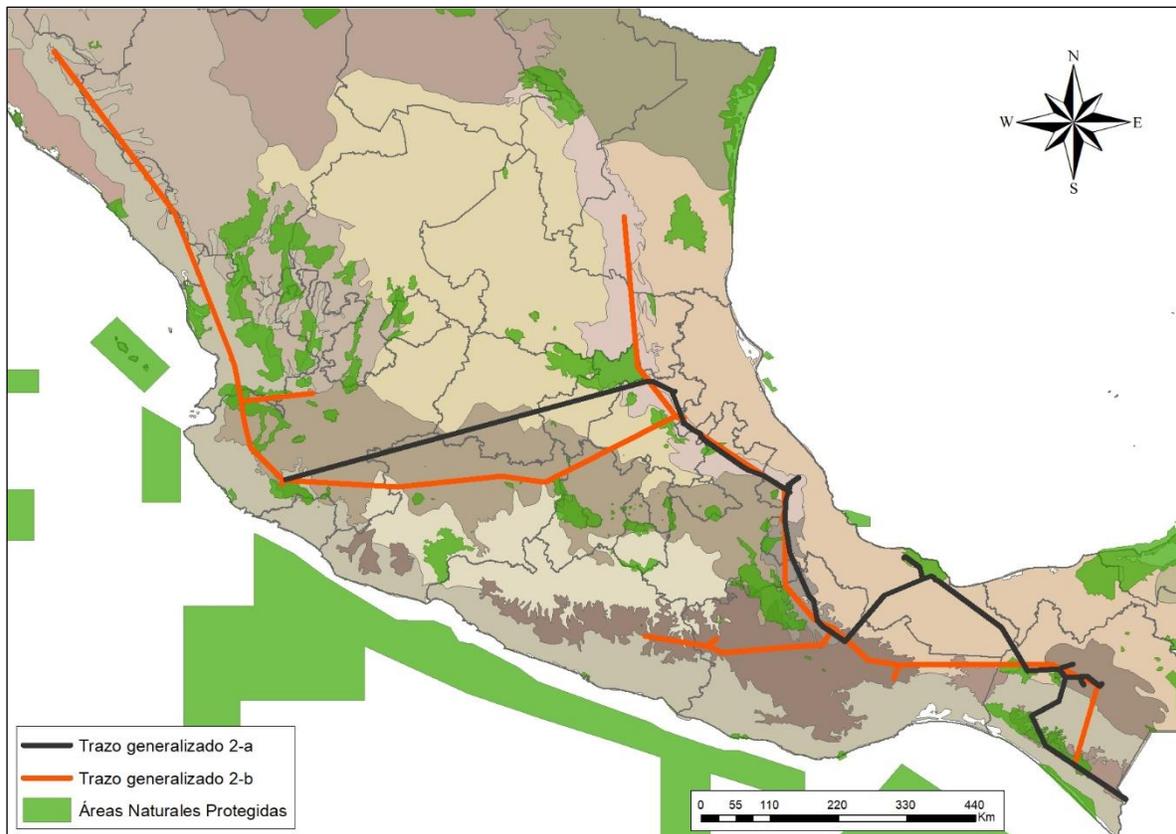


Figura 36. Posición de los trazos generalizados del análisis con provincias biogeográficas respecto a las Áreas Naturales Protegidas de México (CONANP, 2016).

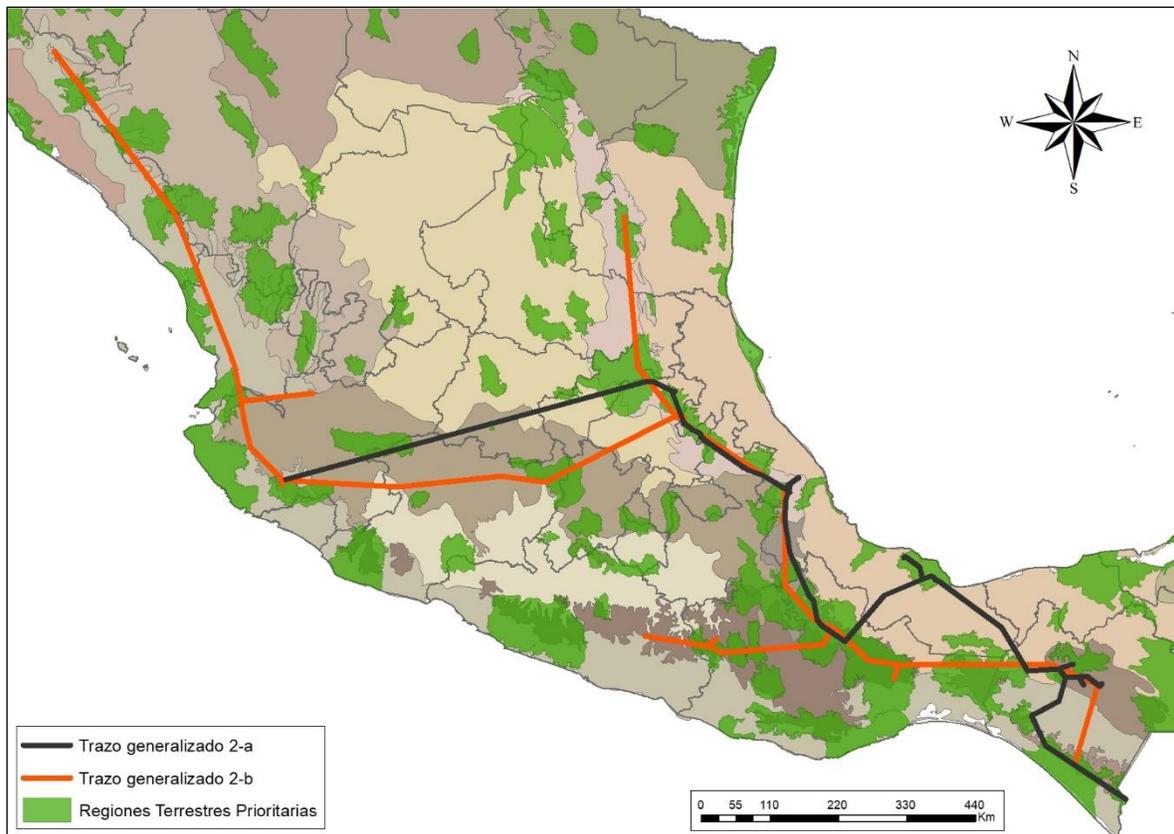


Figura 37. Posición de los trazos generalizados del análisis con provincias biogeográficas respecto a las Regiones Terrestres Prioritarias de México (Conabio, 2004).

Discusión

Modelos de distribución

En la elaboración de un MDE puede encontrarse que no todos los predictores (variables) utilizados proveen la misma cantidad de información útil para generarlo. El objetivo final de un MDE es la construcción de un modelo adecuado que haga uso de un grupo óptimo de variables, por lo que se deben omitir aquellas que provean una mínima o nula cantidad de información, o aquellas que muestren una correlación muy pronunciada con otras, lo que a su vez evitará que el algoritmo conlleve a una sobrepredicción.

Para evitar esto y obtener un grupo adecuado de predictores, el análisis *jackknife*, que Maxent generó en cada modelo de entrenamiento, fue usado como criterio de selección. En este análisis, el programa mide el desempeño o contribución de cada variable y lo compara con el de las demás (Yost et al., 2008; Baldwin, 2009).

El proceso se divide en dos partes, que generan dos grupos de resultados. En primera instancia, se cuantifica qué tanto contribuye cada predictor a la construcción del modelo por sí solo, al construir un modelo temporal que solo hace uso de una variable y desactiva todas las demás. En este caso, las variables que contribuyan más al modelo serán aquellas que muestren un valor más alto. Esto se repite para cada una.

En la segunda parte del análisis *jackknife*, el algoritmo genera nuevos modelos temporales, pero en esta ocasión desactiva el predictor de interés y usa todos los demás. Así, los predictores con mayor importancia para la modelación serán los que registren un menor valor en el modelo temporal, puesto que al eliminarlos se habrá afectado en mayor manera el puntaje final (Elith et al., 2011).

En un principio, los valores pueden ser difíciles de interpretar, puesto que puede existir correlación entre las variables, lo que dificulta la asignación de contribución. Por este motivo, para poder establecer un umbral bajo el cual fuera posible discriminar la importancia de las variables, se decidió tomar el valor de la media aritmética del conjunto de datos *jackknife*, de modo que aquellos que estuvieron por encima de la media (cálculo de modelos con una sola variable) o por debajo (cálculo de modelos con todas las variables, excepto una) son los que más importancia relativa tuvieron para cada especie.

De forma cuantitativa, el factor determinante para conocer el desempeño de un modelo es el área bajo la curva ROC (AUC), la cual indica de forma general qué tan preciso o útil es el resultado (Burgueño et al., 1995; Phillips & Dudík, 2008). Los modelos de 12 especies tuvieron un valor AUC

mayor a 0.9. Esto indica que el desempeño de cada uno fue óptimo, es decir, la predicción de distribución fue muy precisa según los parámetros de Swets (1988) y Burgueño (1995).

Por otro lado, nueve especies registraron un puntaje entre 0.7 y 0.9. Esto significa que tales modelos pueden considerarse buenos o regulares. Sólo uno de los registros (*Viburnum tiliifolium*) tuvo un valor AUC menor a 0.7. Con base en este valor, fue marcado como un modelo de desempeño pobre. Esto puede deberse al poco número de registros usados en estos modelos, a la ausencia de variables distintas a las bioclimáticas y a la delimitación que se generó del espacio biótico, es decir, los polígonos de corte.

La distribución de cada especie viene dada por una serie de factores y variables que son los que delimitan las condiciones apropiadas para la existencia de cada una (Phillips et al., 2006a, 2006b). Por este motivo, en el estudio de las áreas de distribución potenciales es necesario, antes que nada, conocer cuáles son los factores y variables que más influyen para cada especie. Esto puede ser particularmente complicado en el caso de especies típicas o endémicas de un ecosistema tan particular como el BMM, el cual requiere de condiciones características, en ocasiones sólo observables en fragmentos muy pequeños de unos cuantos cientos de metros cuadrados (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014).

Las variables utilizadas en la modelación del BMM de este estudio comprendieron 19 predictores bioclimáticos, los cuales han sido generados a partir de datos de temperatura y precipitación, por lo que son adecuados para la modelación de distribución de especies (Kozak et al., 2008).

De acuerdo con el cuadro 9, las variables relacionadas con la temperatura (tcc, tmppc, tpa, tpcf, tpcll, tpcs y tppf) son las que tienen mayor importancia, en tanto que las tocantes a la precipitación (pa, pcf, pcs, ppll, pps, pcll, pcc) son menos significativas. El BMM está influido y mediado por varias condiciones ambientales, entre las que destaca la humedad o lluvia horizontal, el cual es el parámetro más importante para la presencia de los bosques mesófilos, debido al efecto Massenerhebung (Bruijnzeel, 2001; Santana et al., 2014).

Sin embargo, la precipitación directa o vertical juega un papel relativamente secundario (Bruijnzeel, 2001), especialmente si se le compara con la horizontal (Hostettler, 2002). La presencia de humedad está influida por muchas variables, y, mientras la temperatura es la que está más relacionada desde el punto de vista ambiental, la altitud lo está desde el punto de vista geográfico (Conabio, 2010; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014).

La humedad ambiental está influida por la temperatura y la precipitación (Miranda & Sharp, 1950; Vázquez-García, 1995), y en forma de niebla, es uno de los factores primordiales para la existencia del BMM (Conabio, 2010; González-Espinosa et al., 2011; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014). Debido a esto, en un análisis como el presente, donde no se incluyeron variables de humedad ambiental en la construcción de los modelos de nicho, los resultados mostraron una mayor inclinación hacia las variables indicadoras de temperatura. En estudios posteriores, la inclusión de tales variables, junto con la exposición y la pendiente, de las cuales también depende la presencia de niebla, puede modificar estos resultados y refinar las conclusiones aquí obtenidas.

Clethra

Para *Clethra*, la temperatura y la precipitación fueron los grupos de variables más importantes. Este género, tiene una distribución tropical y templada, principalmente en América y el este de Asia, requiere de condiciones de humedad alta, y no es raro encontrar ejemplares en cañadas y barrancas, donde la baja temperatura permite la acumulación de humedad (Bárcena, 1981). Por este motivo las especies de *Clethra* se encuentran fuertemente asociadas al BMM y el género es considerado importante en los estudios relacionados con este ecosistema (Rzedowski, 1996; Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 2001).

En la modelación de la distribución potencial, las variables de temperatura (edt, tmppc, tpa, tpcf, tpell, tppf) formaron el grupo con mayor contribución, lo que, como se ha mencionado, concuerda con la influencia que ésta tiene en la presencia de la humedad ambiental. Sin embargo, se registró que en este grupo también estuvieron dos variables relacionadas con la precipitación: la precipitación del cuatrimestre más frío (pcf) y la precipitación del cuatrimestre más seco (pcs). Esto relaciona al género con condiciones de baja temperatura y menor precipitación vertical, las cuales pueden ser óptimas para su proliferación y crecimiento, así como su floración, la cual, de acuerdo con la especie, se puede dar desde marzo hasta diciembre (Bárcena, 1981). Este patrón, además de presentarse en algunas otras de las especies estudiadas, es congruente con lo mencionado por Miranda y Sharp (1950) para las regiones templadas, donde la época seca (de noviembre a abril) coincide con los meses más fríos de Estados Unidos y Canadá.

La presencia de estas variables de precipitación en la modelación se registró en cinco de las seis especies de *Clethra* analizadas (*C. alcoceri*, *C. hartwegii*, *C. occidentalis*, *C. pringlei* y *C. rosei*), las cuales mostraron una distribución extendida por la Sierra Madre Oriental hasta las sierras chiapanecas y, en el caso de *C. alcoceri*, *C. hartwegii* y *C. rosei*, también en la Sierra Madre Occidental, desde Sinaloa hasta Jalisco, en el Eje Volcánico Transversal y parte de la Sierra Madre del Sur en Michoacán. *C. konzattiana* fue la única especie en la cual no se hizo uso de estos predictores de

precipitación, empero, hay que hacer notar que esto se debe seguramente a los pocos registros válidos (cinco) y a que éstos están totalmente localizados en una zona relativamente pequeña de la sierra del norte de Oaxaca.

En forma general, la coincidencia casi perfecta entre la distribución potencial de las distintas especies de *Clethra* con la regionalización existente del BMM de Conabio (2008a) era de esperarse, al tomar en cuenta su estatus como taxón representativo, si bien también se le puede encontrar en bosques de pino-encino (Alcántara-Ayala et al., 2002). No obstante, dos de los casos (*C. hartwegii* y *C. rosei*) resultaron en modelos donde la distribución potencial cubrió un área por fuera de la regionalización antes citada. En el primer caso, se presentaron tres zonas de interés especial: la primera se extiende hacia el centro y norte de Jalisco, además del este de Nayarit, la segunda está en el Eje Volcánico, en el norte de Michoacán, y la tercera se extiende desde el norte de Sinaloa hasta el límite sur entre Sonora y Chihuahua. Estas sobrepredicciones tienen que ver con la presencia de registros en dichas zonas, las cuales ampliaron el intervalo de condiciones ambientales en el algoritmo de modelación. Además, este género tiene preferencia por las pendientes escarpadas, la adición de variables indicadoras de este tipo en un estudio futuro puede ayudar a reducir este tipo de problemas.

Elaphoglossum

Elaphoglossum tiene preferencia por las zonas más húmedas de las regiones montañosas (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014), lo que se relaciona con la importancia de la precipitación como condición ambiental. Tres de las cuatro especies de *Elaphoglossum* analizadas (*E. alan-smithii*, *E. sartorii* y *E. vestitum*) tuvieron congruencia en su afinidad por los predictores de temperatura, si bien solo la primera los tuvo de manera casi exclusiva. En el caso de las otras dos especies hubo una respuesta más diversificada, donde se utilizaron la mayoría de las variables (14 y 15, respectivamente), además de las de precipitación (pa, pcc, pcf, pcll, pppl y pps). Esto concuerda con la característica de que su época de fertilidad se da precisamente en los meses de lluvia, entre abril y diciembre (Mickel & Velázquez-Montes, 2009).

Sin embargo, *E. dissitifrons* tuvo una relación muy pobre con estas mismas variables indicadoras, y en la modelación sólo requirió seis de ellas (ep, iso, pcf, pcs, tcc y tmppc). Es pertinente hacer notar que tres de estas variables son representativas de condiciones cálidas y secas, lo cual también parece estar relacionado con su temporada fértil, la cual se da en la época seca, de octubre a abril (Mickel & Velázquez-Montes, 2009). A pesar de esto, cabe la posibilidad de que este resultado haya sido producido por la limitada cantidad de registros (cinco) y por la distribución restringida de esta especie, de la cual hay muy pocos datos geoespaciales, todos limitados al estado de Guerrero.

Para refinar el modelo de esta especie, convendría llevar a cabo más muestreos, especialmente en las porciones occidental y norte del estado.

De acuerdo a los MNE, todas las especies de *Elaphoglossum* tuvieron una distribución con afinidad a las vertientes de ambos océanos, cuyas áreas de concentración están en la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur, Los Tuxtlas y los altos de Chiapas. No se encontraron discordancias mayores entre los MDE y la regionalización de Conabio.

Magnolia

La distribución de las especies de *Magnolia* fue explicada de mejor manera y casi en su totalidad por la temperatura (tmppc, tpa, tpcf, tpcll, tpcs y tppf), cuyas variables mantuvieron una contribución casi única para *M. macrophylla* var. *dealbata* y *M. sharpii*. En la primera especie, solo la precipitación del mes más húmedo (ppll) y la precipitación del mes más seco (pps) tuvieron importancia similar, mientras que en la segunda fue la estacionalidad de la precipitación (ep) la que tuvo ese papel.

Magnolia macrophylla var. *dealbata* tiene una temporada de floración entre los meses de abril y junio (Hernández-Cerda, 1980), lo cual coincide con la temporada de lluvias de la región montañosa del este del país, en la Sierra Madre Oriental, donde se extiende su distribución real y potencial.

Magnolia sharpii es una especie endémica de Chiapas (Vázquez-García, 1994) con distribución muy limitada en zonas perturbadas, por lo que se considera una especie amenazada (Newton et al., 2008; González-Espinosa et al., 2011; Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014; Rivers et al., 2016). Al ser un taxón tan específico y con tan pocas localidades (ocho), el MDE resultó igualmente restringido y no hay suficientes datos para inferir las relaciones que podrían tener las variables utilizadas en el modelo con su presencia. Sin embargo, es probable que puede estar sujeta a variaciones climáticas similares a las de otras especies de *Magnolia* presentes en Chiapas, como *M. mexicana* o *M. schiedeana*, con floración de abril a junio.

El conjunto de predictores utilizado en la modelación de *Magnolia schiedeana* fue el más heterogéneo dentro del género. La temperatura (iso, odt, tmppc, tpa, tpcf, tpcll y tppf) y la precipitación (ep, pa, pcf, pcs y ppll) tuvieron la mayor contribución al modelo. La temporada de floración de esta especie ocurre en la época de lluvias (abril-junio), lo cual es congruente con este resultado (Hernández-Cerda, 1980).

El MNE de *Magnolia schiedeana* registró la más amplia distribución, ya que además de la zona oriental del país, se extiende desde el sur de Sonora y Chihuahua hasta Jalisco, a través de la Sierra Madre Occidental. Ocurrieron también algunos fragmentos en el Eje Volcánico Transversal. Por tanto, *M. schiedeana* es la especie con más amplia distribución, junto con *Clethra hartwegii*, la cual

tuvo una distribución similar. Es conveniente mencionar que existe incertidumbre sobre la identidad taxonómica de varios registros de esta especie, específicamente aquellos de la región del Pacífico. González-Espinosa et al. (2011) señalaron que éstos pertenecen en realidad a *M. guerrerensis* J. Jiménez Ram., K. Vega & Cruz Durán o a *M. vazquezii* Cruz Durán & K. Vega, pero no existe información actualizada en los registros de las bases de datos electrónicas que permitan efectuar la identificación precisa. Ante este problema, en el presente trabajo se decidió que estos registros corresponden a *M. schiedeana*. Por tanto, se requiere identificar correctamente estas especies, por medio de ejemplares depositados en herbarios y modificar los registros de bases de datos electrónicas de forma acorde.

Magnolia tamaulipana tuvo un comportamiento completamente distinto al de las otras especies del género, pues las variables de temperatura tuvieron menor importancia y se complementaron con la precipitación. Solo tres predictores del primer tipo (edt, iso y tpcs) y tres del segundo (pa, pcc y pcell) contribuyeron a la modelación. De acuerdo con estos datos, esta especie tiene preferencia por ambientes con alta humedad, pero, a diferencia de las otras especies, no necesita de temperaturas frías, sino que su establecimiento y desarrollo depende de condiciones relativamente más cálidas. Esto se concilia con la información que hay referente a sus relaciones filogenéticas y fenología (Vázquez-García, 1994). Este es un taxón endémico de Tamaulipas (Dieringer et al., 1999), y todos los registros provienen de la Reserva de la Biósfera “El Cielo”. Sin embargo, de acuerdo con la literatura (Vázquez-García, 1994; González-Espinosa et al., 2011) es probable que pueda distribuirse también en Nuevo León, como lo indica el MNE generado en este estudio (Figura 16), el cual también refiere su presencia en San Luis Potosí y Veracruz.

Viburnum

La respuesta de las especies del género *Viburnum* fue hasta cierto punto similar a las de *Clethra*, ya que los predictores con contribución principal a los modelos fueron los de temperatura, seguidos en menor medida por la precipitación. *Viburnum* es un género que se caracteriza por su afinidad climas templados, si bien llega a tener presencia en zonas tropicales o subtropicales montañosas. La floración de varias de las especies ocurre durante la temporada de lluvias, entre marzo y septiembre, aunque hay algunas que florecen todo el año (Villarreal-Q., 2003).

De acuerdo con Rzedowski (1996) y Villarreal-Q. (2000), en este género hay especies cuyo hábitat exclusivo o preferente es el BMM, sin embargo, otras fuentes mencionan que varias de sus especies no se distribuyen en este tipo de vegetación, e incluso su presencia en el BMM se considera rara (González-Espinosa et al., 2011). Esta situación explicaría el por qué los modelos obtenidos muestran una distribución potencial fuera del área que cubre el BMM, o en zonas que no son de alta

montaña. No obstante, los MDE de *Viburnum acutifolium*, *V. ciliatum*, *V. loeseneri*, *V. microphyllum* y *V. tiliifolium* se ajustaron a las regiones de BMM establecidas por Conabio. Los modelos confirmaron que estas especies están presentes en cañadas y elevaciones con bosque mesófilo.

Los modelos de *Viburnum elatum*, *V. microcarpum* y *V. stenocalyx* fueron registraron mayor sobrepredicción, dado que incluyeron zonas donde el BMM no se establece, lo que evidencia que estas especies no son exclusivas de este ecosistema, pues aunque pueden llegar a tener presencia en él (Villarreal-Q., 2000; González-Espinosa et al., 2011), son más representativas de bosques templados de pino-encino. Debido a esto, se encontró que no son especies adecuadas para estudios ecológicos sobre BMM, si bien el conocimiento de las relaciones entre los miembros del género puede ayudar a generar hipótesis acerca de la evolución biogeográfica de estos bosques.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

El PAE con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE) permitió la detección de las siguientes áreas de endemismo: tres cuando se utilizaron regiones ecológicas como unidades geográficas, y dos cuando se usaron provincias biogeográficas. Se encontró que estas áreas y los trazos asociados, a pesar de coincidir en algunas zonas, fueron muy diferentes.

Regiones Ecológicas

El primer cladograma de consenso (Figura 25-A) mostró una politomía definida casi exclusivamente por regiones pertenecientes al este y sur de México: Depresiones intermontanas (di), Planicie costera y lomeríos húmedos del Golfo de México (pchlgm), Sierra Madre Centroamericana y los Altos de Chiapas (smcac), Sierra Madre del Sur (sms), Sierra Madre Oriental (sme) y Sistema Neovolcánico Transversal (snt). Este grupo tiene una afinidad netamente neotropical, aunque no incluye algunas de las regiones adyacentes importantes desde el punto de vista de la distribución del BMM como las Planicies costeras y lomeríos secos del Golfo de México (pcls) o las Planicie costera y lomeríos del Pacífico Sur (pelps). La Sierra de Los Tuxtlas (slt), otra área importante para la distribución del bosque mesófilo, aparece como región hermana de este grupo.

Otro clado incluyó las regiones occidentales y del sur, como la Planicie costera de occidente (plo), Planicie costera y lomeríos del Pacífico Sur (pelps), Planicie costera, lomeríos y cañones de occidente (pcco) y la Sierra Madre Occidental (smo). Sin embargo, no estuvo soportado más que por una homoplasia (*Clethra rosei*), por lo que no se utilizó para el análisis de trazos. Las regiones Planicie costera y lomeríos del Soconusco (pcls), la Planicie semiárida de Tamaulipas-Texas (pctt) y las Planicies costeras y lomeríos secos del Golfo de México (pcls) quedaron en una posición indeterminada en el cladograma.

El segundo cladograma de consenso (Figura 25-B) tuvo dos clados principales, el primero reagrupó regiones del oeste y sur (plo, pclps, pclco y smo), pero sólo soportado por la misma homoplasia del párrafo anterior (*Clethra rosei*), mientras que el segundo, además de varias posiciones inciertas (di, pstt, pclsgm), derivó en dos clados, uno con las regiones chiapanecas (pcls y smcac), definido por *Viburnum acutifolium*, y otro que relaciona el este del país (pclhgm, sme) con el sur (sms) y el centro (snt), soportado por *Magnolia macrophylla* var. *dealbata* y *V. microcarpum*. Se infirió entonces que hay una mayor relación entre la Sierra Madre Oriental con el Sistema Neovolcánico Transversal, y que, a su vez, las planicies costeras húmedas del Golfo y la Sierra Madre del Sur son sus regiones hermanas. Por otro lado, la Sierra de Los Tuxtlas se recuperó como el área hermana del grupo principal de clados. Este resultado concuerda con los datos reportados anteriormente, donde esta región demuestra afinidades florísticas con las sierras de Chiapas y con la SME (Luna-Vega et al., 1988, 1999).

El tercer cladograma de consenso (Figura 25-C) contiene dos clados principales: uno que nuevamente agrupó las regiones del occidente (plo, pclps, pclco y smo), y otro con la Sierra Madre del Sur (sms) y la sierras centroamericanas y chiapanecas (smcac) como áreas finales más emparentadas. En este caso, el Sistema Neovolcánico Transversal se manifiesta como la zona hermana de este clado, y la Sierra Madre Oriental a su vez es la región hermana de todas éstas.

En general, esto indica que las regiones del este y el sureste se encuentran ampliamente emparentadas entre ellas y con las zonas montañosas del centro del país, y forman un grupo diferenciado de las áreas del occidente y del Pacífico.

Análisis de trazos

Los cladogramas anteriormente citados (Figura 25a-c) fueron utilizados para la construcción de trazos generalizados. Los tres exhibieron un comportamiento con afinidad hacia el este y sureste del país, sin que ninguno de ellos cruzara ninguna región del noreste o el occidente. Esto pone en evidencia la naturaleza heterogénea de estas regiones, las cuales se entremezclan o son disyuntas, lo cual dificulta la asignación de localidades y por ende el análisis de parsimonia. Se superpusieron los trazos generalizados y se identificaron tres nodos.

El primer trazo generalizado (1-a, Figura 26-D), formado por *Elaphoglossum sartorii*, *E. vestitum* y *V. microcarpum*, cruza por Hidalgo, el norte de Puebla, el centro de Veracruz, el norte de Oaxaca y centro de Chiapas. Atraviesa cuatro sistemas montañosos: la Sierra Madre Oriental, la porción más al este del Sistema Neovolcánico Transversal, el norte de la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas. Este trazo es parcialmente congruente con los trazos propuestos por Contreras-Medina et al. (2007), localizados al este y el sureste del país, y los

mencionados por Corona et al. (2007). De acuerdo con estos autores, los BMM del centro de Veracruz están más relacionados con aquellos del este del SNT. En tanto, el norte de Oaxaca (porción noreste de la SMS) es más similar a Chiapas que a la SMS, lo cual ha llevado a algunos autores a definir la división de la SMS en dos zonas (León-Paniagua & Morrone, 2009).

El segundo trazo generalizado (1-b, Figura 27-D) está circunscrito totalmente dentro de la Sierra Madre Oriental. Fue formado por cuatro especies: *Magnolia macrophylla* var. *dealbata*, *Viburnum acutifolium*, *V. microcarpum* y *V. stenocalyx*. Une dos subregiones dentro de la SME, la de los bosques de encinos, coníferas y bosques mixtos, y la de los BMM. Este trazo podría indicar un puente que une la zona sur de la SME con el SNT y la SMS, si se toma en cuenta su tamaño y posición. Aunado a esto, hay que mencionar que interseca en su trayecto al trazo 1-c, y en su extremo más oriental al trazo 1-a, lugares donde se forman dos nodos.

El trazo 1-c (Figura 28-C), constituido por *C. occidentalis* y *C. pringlei*, parte desde el sur de la SME, en la Huasteca hidalguense, cruza el extremo oriental del SNT, pasa por el norte de la SMS, donde forma un nodo con el trazo 1-a, y finaliza en la Sierra de Los Tuxtlas. Este trazo refuerza lo indicado por el trazo 1-a, y añade el componente del Golfo de México, al relacionar los bosques mesófilos de Los Tuxtlas con los del norte de la Sierra Madre del Sur. Este resultado es coincidente con el análisis preliminar efectuado por Luna-Vega et al. (1999), quienes al discutir las relaciones históricas del BMM señalaron cinco áreas de interés biogeográfico, una de las cuales indicó una historia común para los bosques del sureste de Veracruz, el norte de Oaxaca y Chiapas.

La intersección de estos trazos resultó en la identificación de tres nodos panbiogeográficos. El primero (Figura 29, número 1) se dio en la superposición de los vértices finales de los trazos 1-a y 1-b, en el municipio Tenango de Doria, del estado de Hidalgo. Esta es una zona con gran riqueza florística y de importancia para el BMM, debido a la presencia de varias especies endémicas y gran diversidad en la fisonomía de las comunidades vegetales (Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 1997).

No lejos de esta intersección se localizó el segundo nodo (Figura 29, número 2), formado por los trazos 1-b y 1-c. La superposición entre ambos trazos fue más amplia, pues pasó por tres municipios de Hidalgo (Tianguistengo, Zacualtipán de Ángeles y San Agustín Metzquitlán) y uno de Veracruz (Huayacocotla). Del mismo modo, esta es un área de alta diversidad y riqueza (Juárez-Medina, 2008; Conabio, 2010), y conforma una zona compleja desde el punto de vista florístico, donde al parecer han ocurrido diversos procesos vicariantes que han dividido las floras del sur de la SME, el SNT y el norte de la SMS (Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 1997; Luna-Vega et al., 1999).

Cabe mencionar que estos dos nodos se encuentran contenidos dentro de una Región Terrestre Prioritaria (RTP, figura 31), denominada Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental (Conabio, 2004), además de estar a poca distancia de dos Áreas Naturales Protegidas (ANP, figura 30): Barranca de Metztitlán y la Zona Protectora Forestal Vedada de la Cuenca Hidrográfica del Río Necaxa (CONANP, 2016). Sin embargo, no existe ninguna ANP que abarque las áreas donde se dan estas intersecciones, aunque de acuerdo a Conabio (2008b), ambas están clasificadas con prioridad alta o crítica para su conservación.

El tercer nodo (Figura 29, número 3), conformado por los trazos 1-a y 1-c, se localizó al norte de Oaxaca, en la región de La Chinantla, un área que conjunta zonas pertenecientes a los municipios de San Felipe Usila, San Juan Quiotepec, San Pedro Yólox, San Juan Bautista Valle Nacional, San Pedro Sochiápam y Santiago Comaltepec. Según Conabio (2010), ésta es una zona con prioridad de conservación alta, debido a su gran diversidad y a que el bosque mesófilo que alberga es de los mejor conservados en el país, además de que forma parte de la RTP Sierras del norte de Oaxaca-Mixe (Conabio, 2004). Empero, no hay ninguna ANP que coincida exactamente con este nodo.

La Chinantla es una región compleja desde el punto de vista geológico, y de alta riqueza biológica, al ser su vegetación un relictos del periodo Terciario (Ruiz-Jiménez et al., 2012). Así, la existencia de un nodo en esta zona indica un área donde convergen biotas con historias biogeográficas muy diversas: la SMS, el occidente del SNT y la Sierra de Los Tuxtlas.

Provincias biogeográficas

El primer cladograma de consenso (Figura 32-A) forma una politomía basal que incluye el Altiplano Sur Zacatecano-Potosino (AltiSur), la Depresión del Balsas (DeprBalsas) y la Sierra Madre Occidental, y un clado principal, sustentado por cinco sinapomorfias: *Clethra alcoceri*, *C. occidentalis*, *Elaphoglossum vestitum*, *Viburnum acutifolium* y *V. microcarpum*.

Dos grupos de relaciones fueron evidentes. El primer clado indica la relación que existe entre la provincia de Oaxaca y la de la Sierra Madre del Sur (SMS). Esta relación está soportada por tres de las cinco sinapomorfias originales, pues *Clethra alcoceri* y *Elaphoglossum vestitum* resultaron reversiones. La relación no es del todo inesperada, si se toma en cuenta que ambas provincias forman parte de una sola región ecológica (INEGI et al., 2008), y, según Morrone (2005), las dos conforman la misma provincia (SMS).

Rzedowski (2006a) dividió esta área en dos provincias florísticas: las Serranías Meridionales, correspondientes a la zona más sureña de la SMS y parte del Golfo de México; y el Valle de Tehuacán, cuya ubicación coincide con la provincia de Oaxaca antes citada. Esta división concuerda parcialmente con la de Conabio (1997), y considera las afinidades geográficas de la flora y su similitud, y así, mientras las Serranías Meridionales son consideradas parte del reino Neotropical, el Valle de Tehuacán es parte del reino Neártico. Sin embargo, al considerar únicamente la flora del BMM, Ruiz-Jiménez et al. (2012) registraron la misma relación de similitud florística entre diversas localidades de la zona, lo que lleva a suponer que en realidad se debería considerar toda la zona como una sola unidad.

En el caso del segundo clado, el cual está formado por las provincias de los Altos de Chiapas (AltosChi) y el Soconusco, la relación se dio a través de *Clethra alcoceri*, *C. occidentalis*, *Elaphoglossum vestitum* y *Viburnum acutifolium*. Rzedowski (2006a) consideró que el área de estas dos regiones forman una sola provincia florística, la de las Serranías Transísmicas, en tanto que dio el nombre de Soconusco a una región localizada al sur de la Sierra Madre Centroamericana. De forma similar, Morrone (2005) congregó estas dos provincias en una sola, la de Chiapas, donde se da la distribución más meridional de algunos taxa neárticos. Ambas regionalizaciones concuerdan con la relación encontrada por el PAE, que pone de manifiesto la similitud que hay entre ambas provincias.

Además, es necesario mencionar la situación de las provincias del Golfo de México (GolfMex) y la Sierra Madre Oriental (SMOr), las cuales aparecen como parte de una politomía dentro del grupo principal. Estas regiones, en otros estudios biogeográficos (Luna-Vega et al., 1999; Contreras-Medina et al., 2007), se han reportado siempre como parte del mismo clado o como regiones hermanas de las provincias del sur y sureste. Su posición en el cladograma concuerda, hasta cierto punto,

con esto, aunque la incursión del Eje Volcánico (EjeVolc) y la Costa del Pacífico (CostaPac) agrega “ruido” a la interpretación, principalmente en el caso de esta última, que se encuentra, de acuerdo con los autores antes citados, más relacionada con las provincias de la Sierra Madre Occidental y la Sonorense. El estado politómico del GolfMex y la SMOr puede entonces deberse al poco número de registros que se encontraron en ellas. Una situación análoga habría ocurrido de forma similar en la politomía basal (AltiSur, DeprBalsas, SMOcc).

El segundo cladograma de consenso (Figura 32-B) estuvo dominado por homoplasia, que derivó en dos politomías y un grupo externo (AltiSur). Debido a esto, no se registró ningún patrón específico y las relaciones entre provincias no pudieron establecerse completamente. Sin embargo, se formó un grupo entre las provincias del sureste y este del país (GolfMex, Oaxaca, SMS, SMOr), aunque, nuevamente, las relaciones entre éstas no quedaron claras. No obstante, otros estudios han señalado una relación directa o indirecta entre estas provincias. Así, de acuerdo con Contreras-Medina et al. (2007), el Golfo de México es una región hermana de las provincias de Chiapas (AltosChi, Soconusco) y éstas lo son de la SMS, la cual incluye también a Oaxaca, mientras que la SMS es región hermana del Eje Volcánico y la SMOr. Luna-Vega et al. (1999) agruparon el Golfo de México, Oaxaca, la SMS y Chiapas en el mismo clado, pero ubicaron a la SMOr en una posición más alejada.

Análisis de trazos

El primer trazo generalizado (2-a, Figura 33-D) atravesó los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato y Querétaro en línea recta hasta Hidalgo, en donde continuó hacia el sur por Puebla, Veracruz, Oaxaca, nuevamente Veracruz y finalmente Chiapas. Así, este trazo resultó congruente en su mayor parte con el obtenido por Contreras-Medina et al. (2007) al analizar las gimnospermas de la región este del país, y con el patrón Mesoamericano de Montaña, propuesto por Halffter (1976, 1978, 1987), el cual indica y establece las relaciones y afinidades de los bosques tropicales, templados y húmedos de las montañas del este, sur y sureste de México.

Sin embargo, el extremo occidental del trazo difiere enormemente de los patrones indicados por éstos y otros autores, donde la conexión entre el occidente y el oriente del país se da a través del Eje Volcánico, de acuerdo a la orientación de las regiones montañosas (Morrone & Márquez, 2001; Morrone, 2005). Se encontró que este fenómeno es causado por los trazos individuales de *Clethra alcoceri* y *C. occidentalis*, debido a que existen registros de estas dos especies en la costa de Jalisco y en porciones de la SMS en Michoacán y Guerrero. Hay que tomar en cuenta que existen dudas acerca de la identidad de estos registros y la especie a la que están asociados (González-

Villarreal, 2005; Ruiz-Jiménez et al., 2012), por lo que se sugiere la posibilidad de no tomarlos en cuenta en un estudio posterior.

Por otro lado, el trazo 2-b (Figura 34-D), con una extensión más amplia, fue más o menos coincidente con el Mesoamericano y con el Mexicano de Montaña, reportados por Morrone y Márquez (2003). Este trazo enlazó por completo los sistemas montañosos donde existe el BMM, y estuvo conformado por cuatro especies: *Clethra hartwegii*, *Elaphoglossum sartorii*, *Magnolia macrophylla* var. *dealbata* y *M. schiedeana*. Empero, debido a la incertidumbre de la identidad de algunos registros, específicamente los pertenecientes a *M. schiedeana*, es probable que la extensión de este trazo sea menor, hacia el occidente, de lo que se estimó en este estudio.

Se localizaron seis nodos panbiogeográficos en las intersecciones de estos dos trazos (Figura 35), todos al este y sureste del país. El primero de ellos (Figura 35, número 1) se ubicó al norte de Hidalgo, en el municipio de Chapulhuacán. Este nodo es congruente con el análisis de Luna-Vega et al. (2000), quienes identificaron este municipio como un nodo panbiogeográfico debido a sus diferentes afinidades bióticas, y establecieron que era un área prioritaria para la conservación, de forma similar a localidades cercanas, como Eloxochitlán y Pisaflores, en el mismo estado. Este nodo se encuentra, además, en la RTP de Sierra Gorda-Río Moctezuma (Figura 37), aunque no existe ninguna ANP que incluya su ubicación. La categoría de prioridad de conservación de acuerdo con Conabio (2008b) es “crítica”.

El segundo nodo (Figura 35, número 2) se localizó en las inmediaciones de Huayacocotla y Zacualpan, municipios del estado de Veracruz. Este nodo comparte ubicación aproximada con el nodo 2 del análisis con regiones ecológicas. Como se mencionó anteriormente, toda esta zona se encuentra dentro de la RTP de los Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental, pero no está considerada como ANP, a pesar de la diversidad biológica con la que cuentan sus bosques mesófilos.

El tercer nodo (Figura 35, número 3) abarcó dos municipios: Jalacingo y Altotonga en Veracruz. Este nodo se encuentra en el límite interno de la subregión de BMM “Sierra Norte de Puebla-Chiconquiaco” (Conabio, 2008a, 2010) y el área no está incluida en ninguna RTP o ANP, aunque la región a la que pertenece tiene la categoría “Alta” en prioridad de conservación. Las RTP más cercanas son Cuetzalan al norte, y Pico de Orizaba-Cofre de Perote al este (Figura 37).

El cuarto nodo (Figura 35, número 4) se ubicó entre los municipios San Felipe Usila e Ixtlán de Juárez, en Oaxaca. Este nodo, ubicado en la región de La Chinantla, al igual que el nodo dos, resultó ser casi coincidente con otro nodo obtenido en el análisis con regiones ecológicas (Figura

29, número 3). Esto refuerza la posición de esta área como un centro panbiogeográfico y como área de endemismo, dado que convergen diferentes taxa de BMM en una región muy limitada.

Un quinto nodo (Figura 35, número 5) se ubicó en Ocozocoautla de Espinosa, en el estado de Chiapas, en tanto que, entre los municipios de Bochil, Larráinzar y Chamula se localizó un sexto nodo, 60 km al este del anterior (Figura 35, número 6). Esta zona, ubicada en la Provincia de Los Altos de Chiapas, pertenece a la subregión del Archipiélago de los Altos, la cual mantiene un nivel de prioridad de conservación alto, a pesar de la baja calidad de BMM reportada (Conabio, 2010). En varios estudios esta área es atravesada por trazos generalizados (Luna-Vega et al., 2000; Morrone & Márquez, 2003; Morrone, 2005; Contreras-Medina et al., 2007), que la convierte en un vector importante desde el punto de vista biogeográfico, pues indica que es un centro vicariante y de alta diversidad biótica.

Dos RTP (Selva Zoque-La Sepultura y Huitepec-Tzontehuitz) engloban ambos trazos generalizados, mientras que otras dos (La Chacona-Cañón del Sumidero y los Bosques Mesófilos de los Altos de Chiapas) se encuentran en sus cercanías (Figura 37), pero solo hay dos ANP cercanas a estas zonas: Selva el Ocote y Cañón del Sumidero, aunque ninguna cubre algún nodo (Figura 36).

Conclusiones

Modelos de distribución de especies

De acuerdo con los resultados obtenidos, al modelar la distribución potencial de especies pertenecientes al BMM, a menos que se utilicen variables indicadoras de humedad, los predictores más importantes son los correspondientes a la temperatura, los cuales están asociados a las condiciones ecológicas *per se*, dado que determinan el establecimiento y distribución de las especies de este ecosistema. En un lugar secundario se encuentran los predictores asociados con la precipitación, pues los regímenes de lluvias o sequías se relacionan directamente con la fenología, es decir, con la reproducción y proliferación de las especies, dado que la floración o época reproductiva es dependiente de las temporadas húmedas o secas.

Al efectuar un estudio sobre distribución potencial del BMM, el no incluir datos altitudinales o humedad ambiental, puede llevar a la sobrepredicción de ésta, lo que fue registrado en algunos de los modelos de este análisis. Esto confirmó que la selección de variables óptimas para la construcción de los modelos es importante y puede paliar hasta cierto punto algunos problemas derivados de la selección inicial.

En un sentido amplio, el conjunto de modelos generados confirmó los datos existentes sobre la extensión del BMM, al tiempo que se encontraron diversas áreas que pueden ser de importancia en la búsqueda y colecta de nuevos registros de las especies analizadas. Esto permitirá ampliar las perspectivas enfocadas a estudios para la conservación de estos biomas. Sin embargo, estos modelos representan solo un acercamiento inicial, y será necesario probar el método utilizado con un mayor número de especies y con distintas variables, tanto climáticas como geográficas o bióticas.

En el análisis, los géneros *Clethra*, *Elaphoglossum* y *Magnolia* son los que tienen la mayor cantidad de información útil para la construcción de los modelos de nicho y para el PAE. Esto se debe a que las condiciones ambientales requeridas por sus especies constituyentes están más restringidas. En tanto, las especies de *Viburnum* son más cosmopolitas, con afinidad a los bosques de coníferas y bosques templados, y tienen menor afinidad por las variables ambientales del BMM.

Los géneros en el estudio tienen mayor tendencia a la vertiente del Golfo de México, con lo que la mayoría de los modelos se concentraron en la Sierra Madre Oriental, el este del Eje Volcánico, la porción norte de la Sierra Madre del Sur y los Altos de Chiapas.

La distribución hacia la vertiente del Pacífico fue mucho menor, consecuencia de dos factores: a) las condiciones de precipitación y humedad, y sobre todo de altitud, que son muy diferentes en las sierras de esta zona en comparación con las del Golfo, menos elevadas, lo que permite un

mayor afluente de humedad, en tanto que en el Pacífico los vientos provenientes del océano tienen mayor dificultad para escalar las montañas; y b) la existencia de incertidumbre y ambigüedad en la identificación de varios registros de los taxa estudiados, lo cual sesgó la estimación hacia el este del país. Este es un problema que, de cara a un estudio posterior, será necesario resolver previamente.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

Las relaciones biogeográficas encontradas por el PAE en este trabajo confirman varios de los resultados obtenidos en estudios similares, aun cuando éstos fueron llevados a cabo con un mayor número de especies, lo que pone de manifiesto el carácter restringido y localizado del BMM.

Sin embargo, estas relaciones biogeográficas, debido a su complejidad, no pueden ser establecidas por completo en un análisis con una cantidad limitada de especies, debido a que esto añade incertidumbre excesiva a los resultados, lo que lleva a una gran cantidad de hipótesis de relación en forma de politomías, que solo pueden ser interpretadas de forma tentativa.

Al comparar la información obtenida por los MDE y el PAE, se encontró que la mayor riqueza y diversidad de los BMM se encuentra en el este y sureste de México, en el sur de la Sierra Madre Oriental, el este del Eje Volcánico, el norte de la Sierra Madre del Sur y las serranías de Chiapas y Centroamérica, en tanto que los BMM del Pacífico son más pobres y limitados en comparación. Este es un resultado al que se ha llegado también en otras publicaciones.

La mayoría de los nodos panbiogeográficos encontrados coinciden con o se encuentran en las cercanías de las Regiones Terrestres Prioritarias (Figura 31 y Figura 37), lo que establece un precedente para la consideración del reconocimiento de estas regiones como parte de áreas de conservación presentes o futuras. Además, se puede tratar cada nodo como un área de endemismo, dado que un nodo también puede indicar una zona de concentración de especies. Los trabajos donde se utilizan herramientas panbiogeográficas en la conservación son escasos, pero estos métodos pueden ser una opción viable y rápida para la detección de puntos de concentración de biodiversidad o *hotspots*.

Desde el punto de vista histórico, los resultados de este trabajo demuestran la existencia de varias localidades importantes para la evolución del BMM, específicamente los de la vertiente del Golfo, donde es posible inferir procesos vicariantes:

1. La región de la Huasteca Hidalguense-Veracruzana, en donde se puede establecer un punto de inflexión que divide morfológicamente los bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental. Esta división ha sido notada por otros autores, aunque existen trabajos que discrepan con esta conclusión.
2. El centro de Veracruz y la sierra norte de Puebla. Esta es una región importante porque marca la congregación de los límites de tres provincias biogeográficas (Eje Volcánico, Sierra Madre Oriental y sierras del norte de Oaxaca) y tres regiones ecológicas (Sistema Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México), con lo que se puede conjeturar la fragmentación de una distribución ancestral en tres comunidades distintas, hacia el norte, oeste y sur de esta región.
3. Las sierras del norte de Oaxaca y La Chinantla. De acuerdo a algunos estudios, la SMS conforma una sola unidad ecológica y biogeográfica. Sin embargo, el resultado obtenido por el análisis de trazos indica que esta área es un centro vicariante o nodo, que ha creado una división de ésta en dos provincias: Oaxaca y Sierra Madre del Sur. Esto coincide con la regionalización de Rzedowski (2006a) y la regionalización de Conabio (1997) con la que se trabajó.
4. Los Altos de Chiapas. Una región de alta diversidad y endemismo en México, además de que forma otro punto de inflexión para la distribución del BMM hacia Centroamérica. Su localización, situada justo entre dos áreas de importancia biogeográfica (el Istmo de Tehuantepec y la falla de Motagua-Polochic), la convierte en un centro importante para la biodiversidad de Mesoamérica.

En cada una de estas zonas hay evidencia de procesos de fragmentación de una distribución ancestral más extendida, que daría lugar a las diferentes comunidades de BMM que hay en la actualidad. Sin embargo, para confirmar esto, es necesario efectuar un estudio posterior con una mayor cantidad de especies y utilizar otras unidades geográficas en el PAE, como rejillas o la distribución potencial calculada por los MDE.

Como punto final, debe hacerse la mención que las perspectivas ecológica e histórica de la biogeografía están enlazadas, y pueden llevar, por medio de diferentes métodos, a conclusiones compatibles, como se ha visto en este trabajo.

Los resultados de procedimientos en apariencia tan dispares como la generación de modelos de nicho ecológico y el Análisis de Parsimonia de Endemismos pueden concatenarse para obtener conclusiones sobre la historia evolutiva y geográfica de un taxón, o sobre las condiciones ecológicas que lo hacen subsistir y proliferar.

Se insta a ahondar más en este tipo de enfoques en estudios biogeográficos, puesto que, como mencionó León Croizat, “Tierra y biota evolucionan juntas”, por lo que es imposible separar la ecología y la geografía en el estudio de la evolución de la vida.

Bibliografía

- Aguilar-Soto, V., Melgoza-Castillo, A., Villarreal-Guerrero, F., Wehenkel, C., & Pinedo-Alvarez, C. (2015) Modeling the potential distribution of *Picea chihuahuana* Martínez, an endangered species at the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Forests*, **6**, 692–707.
- Alcántara-Ayala, O. & Luna-Vega, I. (1997) Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología*, **68**, 57–106.
- Alcántara-Ayala, O. & Luna-Vega, I. (2001) Análisis de simplicidad de endemismos (PAE) para establecer un modelo de vicarianza preliminar del Bosque Mesófilo de Montaña mexicano. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (ed. by J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone), pp. 273–276. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Alcántara-Ayala, O., Luna-Vega, I., & Velázquez, A. (2002) Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera. *Plant Ecology*, **161**, 167–174.
- Armenteras, D. & Mulligan, M. (2010) Modelling the potential distribution of tree species on a national scale in Colombia: Application to *Palicourea angustifolia* Kunth and *Palicourea guianensis* Aubl. *Caldasia*, **32**, 355–380.
- Baldwin, R.A. (2009) Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, **11**, 854–866.
- Bárcena, A. (1981) 15. Clethraceae. *Flora de Veracruz* pp. 1–17. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.
- Brown, J.L. (2014) SDMtoolbox: A python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 694–700.
- Bruijnzeel, L.A. (2001) Hydrology of Tropical Montane Cloud Forests: A Reassessment. *Land Use and Water Resources Research*, **1**, 353–383.
- Burgueño, M.J., García-Bastos, J.L., & González-Buitrago, J.M. (1995) Las curvas ROC en la evaluación de las pruebas diagnósticas. *Medicina Clínica*, **104**, 661–670.
- Cartujano, S., Zamudio, S., Alcántara-Ayala, O., & Luna-Vega, I. (2002) El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **43**, 13–42.

- Conabio (1997) "Provincias biogeográficas de México". Escala 1:4000000. .
- Conabio (2004) "Regiones Terrestres Prioritarias". Escala 1:1000000. .
- Conabio (2008a) "Principales regiones y subregiones del bosque mesófilo de montaña en México.", escala: 1:250000. .
- Conabio (2008b) "Categoría de prioridad para la conservación del bosque mesófilo de montaña en México.", escala: 1:250000. .
- Conabio (2010) *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*.
- CONANP (2016) Áreas Naturales Protegidas Federales de la República Mexicana. .
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I., & Morrone, J.J. (2007) Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: Grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**, 405–417.
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I., & Ríos-Muñoz, C.A. (2010) Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural*, **83**, 421–433.
- Corona, A.M., Toledo, V.H., & Morrone, J.J. (2007) Does the Trans-mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, **34**, 1008–1015.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J.L., López-Mata, L., Martínez-Meyer, E., & Ortiz, E. (2014) Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en Maxent. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **20**, 187–201.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J.L., López Mata, L., Ortiz, E., López-Mata, L., & Ortiz, E. (2012) Potential distribution of Humid Mountain Forest in Mexico. *Botanical Sciences*, **90**, 331–340.
- Dieringer, G., Leticia, C.-R., Lara, M., Loya, L., & Reyes-Castillo, P. (1999) Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **160**, 64–71.
- Dudík, M. & Schapire, R.E. (2006) Maximum Entropy Distribution Estimation with Generalized Regularization. pp. 123–138.
- Echeverry, A. & Morrone, J.J. (2010) Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool:

- An analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society*, **101**, 961–976.
- Echeverry, A. & Morrone, J.J. (2013) Generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean. *Journal of Biogeography*, **40**, 1619–1637.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., & Yates, C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**, 43–57.
- Escalante, T. & Morrone, J.J. (2003) ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, 167–172.
- Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P., & González-López, R. (2013) Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and Neartic Mammals. *TIP: Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, **16**, 5–17.
- Franklin, J. (2010) *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*.
- García-Barros, E. (2003) Mariposas diurnas endémicas de la Región Paleártica occidental: patrones de distribución y su análisis mediante parsimonia (Lepidoptera, Papilionoidea). *Graellsia*, **59**, 233–258.
- García-Barros, E., Gurrea, P., Lucíañez, M.J., Cano, J.M., Munguira, M.L., Moreno, J.C., Sainz, H., Sanz, M.J., & Simón, J.C. (2002) Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distribution in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, **29**, 109–124.
- García-Franco, J.G., Castillo-Campos, G., Mehlreter, K., Martínez, M.L., & Vázquez, G. (2008) Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **83**, 37–52.
- Goloboff, P.A. (1999) NONA ver. 2.0. .
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez, G., & Newton, A.C. (2011) *The Red List of Mexican Cloud Forest Trees*. Fauna & Flora International, Cambridge, UK.
- González-Villarreal, L.M. (2005) Novelties in Clethra (Clethraceae) from Mexico. *Ibugana*, **13**, 11–25.
- Grehan, J.R. (2001) Panbiogeografía y la geografía de la vida. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (ed. by J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone), pp. 181–195. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Gual-Díaz, M. & Rendón-Correa, A. (2014) *Bosques Mesófilos de Montaña de México: Diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Halffter, G. (1976) Distribucion de los insectos en la Zona de Transicion Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamerica. *Folia Entomologica Mexicana*, **35**, 1.
- Halffter, G. (1978) Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 219–222.
- Halffter, G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, **32**, 95–114.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of Endemism: Definition and Recognition Criteria. *Syst Biol*, **43**, 261–266.
- Hausdorf, B. (2002) Units in Biogeography. *Syst Biol*, **51**, 648–652.
- Hernández-Cerda, M.E. (1980) 14. Magnoliaceae. *Flora de Veracruz* (ed. by A. Gómez-Pompa), pp. 17. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Hostettler, S. (2002) Tropical montane cloud forests: a challenge for conservation. *Bois et Forêts des Tropiques*, **274**, 19–31.
- Huidobro, L., Morrone, J.J., Villalobos, J.L., & Álvarez, F. (2006) Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, **33**, 731–741.
- Ibarra-Montoya, J.L., Rangel-Peraza, G., González-Farías, F.A., De-Anda, J., Zamudio-Reséndiz, M.E., Martínez-Meyer, E., & Macías-Cuellar, H. (2010) Ecological niche model to predict the potential distribution of phytoplankton in the Aguamilpa Dam, Nayarit. Mexico. *Ambiente e Agua - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, **5**, 60–75.
- INEGI (2007) Carta de Uso de Suelo y Vegetación. Serie IV, escala 1:250000. .
- INEGI (2010a) “Localidades de la República Mexicana”, 2010, escala 1:1. *Censo de Población y Vivienda 2010*, .

- INEGI (2010b) “Subcuencas Hidrológicas de México”, escala: 1:50000. *Continuo de subcuencas del territorio Mexicano, basado en las cartas de la Red Hidrológica escala 1:50000 generadas por INEGI*, .
- INEGI, Conabio, & INE (2008) “Ecorregiones terrestres de México”. Escala 1:1000000. .
- Juárez-Medina, A.K. (2008) *Biodiversidad de la flora del bosque mesófilo de montaña del Municipio de Huayacocotla, Veracruz, México*. Universidad Nacional Autónoma de México,
- Koeppen, W. (1948) *Climatología*. Fondo de Cultura Económica,
- Kozak, K.H., Graham, C.H., & Wiens, J.J. (2008) Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 141–148.
- León-Paniagua, L. & Morrone, J.J. (2009) Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *Journal of Biogeography*, **36**, 1939–1944.
- Linder, H.P. (2001) On Areas of Endemism, with an Example from the African Restionaceae. *Syst. Biol*, **50**, 892–912.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Espinosa-Organista, D., & Morrone, J.J. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, **26**, 1299–1305.
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala, O., Morrone, J.J., & Espinosa-Organista, D. (2000) Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions*, **6**, 137–143.
- Luna-Vega, I., Almeida-Leñero, L., Villers, L., & Lorenzo, L. (1988) Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **48**, 35–63.
- Martínez-Aquino, A., Aguilar-Aguilar, R., Santa Anna del Conde-Juárez, H.O., & Contreras-medina, R. (2007) Empleo de herramientas panbiogeográficas para detectar áreas para conservar: Un ejemplo con taxones dulceacuícolas. *Biodiversidad de la faja transvolcánica mexicana*
- Martínez-Ávalos, J.G. & Mora-Olivo, A. (2000) Una nueva especie de Echeveria (Crassulaceae) del estado de Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 43.

- Martínez-Meléndez, N., Martínez-Camilo, R., Pérez-Farrera, M.Á., & Martínez-Meléndez, J. (2011) *Las epífitas de la Reserva El Triunfo, Chiapas*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Mickel, J.T. & Velázquez-Montes, E. (2009) No. 37. *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae, Pteridophyta). *Flora de Guerrero* (ed. by N. Diego-Pérez y R.M. Fonseca), pp. 62. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México - V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **8**, 95–114.
- Miranda, F. & Sharp, A.J. (1950) Characteristics of the Vegetation in Certain Temperate Regions of Eastern Mexico. *Ecology*, **31**, 313–333.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438–441.
- Morrone, J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **76**, 207–252.
- Morrone, J.J. (2014) Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, **41**, 842–854.
- Morrone, J.J. & Crisci, J. V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **26**, 373–401.
- Morrone, J.J. & Márquez, J. (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, **28**, 635–650.
- Morrone, J.J. & Márquez, J. (2003) Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (ed. by J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets), pp. 217–220. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Newton, A.C., Gow, J., Robertson, A., Williams-Linera, G., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., Allnutt, T.R., & Ennos, R. (2008) Genetic variation in two rare endemic mexican trees, *Magnolia sharpii* and *Magnolia schiedeana*. *Silvae Genetica*, **57**, 348–356.
- Nixon, K.C. (2002) WinClada ver. 1.00.08. *Published by the author, Ithaca, NY*, **8**, Published by the author, Ithaca, NY.
- Ortega-Huerta, M.A. & Peterson, A.T. (2008) Modeling ecological niches and predicting geographic

- distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, **79**, 205–216.
- Ortega, E.J. (2000) *Análisis herpetofaunístico en diferentes tipos de hábitats en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas*. Universidad Nacional Autónoma de México,
- Pérez-Paredes, M.G. (2013) *Evaluación del riesgo de extinción de las especies de Cyatheaaceae en dos municipios del estado de Hidalgo, México*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006a) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Phillips, S.J., Avenue, P., & Park, F. (2006b) A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Ecological Modelling*, **190**, 231–251.
- Phillips, S.J. & Dudík, M. (2008) Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161–175.
- Platnick, N.I. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, **4**, 11–12.
- Pliscoff, P. & Fuentes-Castillo, T. (2011) Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, **79**, 61–79.
- Posadas, P. & Miranda-Esquivel, D.R. (1999) El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural*, **72**, 539–546.
- Rivers, M., Beech, E., Murphy, L., & Oldfield, S. (2016) *Magnoliaceae revised and extended*. Botanic Gardens Conservation International, Richmond, Surrey.
- Rojas-Parra, C.A. (2004) *Automatización del método de la panbiogeografía: Identificación de centros de diversidad del Parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatepetl, Zoquiapan y anexas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rojas-Parra, C.A. (2007) Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía*, **1**, 31–33.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical Biogeography* pp. 437–481. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Ruiz-Jiménez, C.A., Téllez-Valdés, O., & Luna-Vega, I. (2012) Clasificación de los bosques mesófilos

- de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **83**, 1110–1144.
- Rzedowski, J. (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, **35**, 25–44.
- Rzedowski, J. (2006a) *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Rzedowski, J. (2006b) Bosque mesófilo de montaña. *Vegetación de México* pp. 328–339. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Santana, G., Mendoza, M., Salinas, V., Pérez-Salicrup, D., Martínez, Y., & Aburto, I. (2014) Análisis preliminar de la diversidad y estructura arbórea-arbustiva del bosque mesófilo en el Sistema Volcánico Transversal de Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**, 1104–1116.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1–10.
- Swets, J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science (New York, N.Y.)*, **240**, 1285–1293.
- Valdez-Tamez, V., Foroughbakhch, R., & Alanís, G. (2003) Distribución relictual del bosque mesófilo de montaña en el noreste de México. *Ciencia UANL*, **VI**, 360–365.
- Vásquez-Morales, S.G., Téllez-Valdés, O., Pineda-López, M. del R., Sánchez-Velásquez, L.R., Flores-Estevez, N., & Viveros-Viveros, H. (2014) Effect of climate change on the distribution of *Magnolia schiedeana*: a threatened species. *Botanical sciences*, **92**, 575–585.
- Vázquez-García, J.A. (1994) *Magnolia* (Magnoliaceae) in Mexico and Central America: A Synopsis. *Brittonia*, **46**, 1–23.
- Vázquez-García, J.A. (1995) Cloud Forest Archipelagos: Preservation of Fragmented Montane Ecosystems in Tropical America. *Tropical Montane Cloud Forests* (ed. by L.S. Hamilton, J.O. Juvik, y F.N. Scatena), pp. 315–332. Springer-Verlag New York, New York.
- Villarreal-Q., J.Á. (2000) 86. Viburnaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes* pp. 9. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila.
- Villarreal-Q., J.Á. (2003) 130. Viburnaceae. *Flora de Veracruz* (ed. by V. Sosa), pp. 20. Instituto de

Ecología, A. C., Xalapa.

Villaseñor, J.L. (2010) *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Yost, A.C., Petersen, S.L., Gregg, M., & Miller, R. (2008) Predictive modeling and mapping sage grouse (*Centrocercus urophasianus*) nesting habitat using Maximum Entropy and a long-term dataset from Southern Oregon. *Ecological Informatics*, **3**, 375–386.

Anexos

Anexo I. Matriz de presencia/ausencia de especies y regiones ecológicas

	<i>C. alcocerii</i>	<i>C. conzattiana</i>	<i>C. hartwegii</i>	<i>C. occidentalis</i>	<i>C. pringlei</i>	<i>C. rosei</i>	<i>E. alan-smithii</i>	<i>E. dissitifrons</i>	<i>E. sartorii</i>	<i>E. vestitum</i>	<i>M. macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	<i>M. schiedeana</i>	<i>M. sharpii</i>	<i>M. tamaulipana</i>	<i>V. acutifolium</i>	<i>V. ciliatum</i>	<i>V. elatum</i>	<i>V. loeseneri</i>	<i>V. microcarpum</i>	<i>V. microphyllum</i>	<i>V. stenocalyx</i>	<i>V. tiliifolium</i>
root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
di	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pclps	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pcls	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
pclhgm	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
pclco	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
psst	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pclsgm	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
plo	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
slt	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
smcac	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
sms	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
smo	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
sme	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
snt	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0

Anexo II. Matriz de presencia/ausencia de especies y provincias biogeográficas

	<i>Clethra alcoceri</i>	<i>Clethra konzattiana</i>	<i>Clethra hartwegii</i>	<i>Clethra occidentalis</i>	<i>Clethra pringlei</i>	<i>Clethra rosei</i>	<i>Elaphoglossum alan-smithii</i>	<i>Elaphoglossum disstifrons</i>	<i>Elaphoglossum sartorii</i>	<i>Elaphoglossum vestitum</i>	<i>Magnolia macrophylla</i> var. <i>dealbata</i>	<i>Magnolia schiedeana</i>	<i>Magnolia sharpii</i>	<i>Magnolia tamaulipana</i>	<i>Viburnum acutifolium</i>	<i>Viburnum ciliatum</i>	<i>Viburnum elatum</i>	<i>Viburnum loeseneri</i>	<i>Viburnum microcarpum</i>	<i>Viburnum microphyllum</i>	<i>Viburnum stenocalyx</i>	<i>Viburnum tiliifolium</i>
root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AltiSur	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
CostaPac	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DeprBalsas	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EjeVolc	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
GolfMex	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
AltosChi	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Oaxaca	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
SMS	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
SMOcc	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
SMOr	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
Soconusco	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0