

00345
3

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIOGEOGRAFIA HISTORICA DE LOS GENEROS
DE CYCADALES Y CONIFERALES (GYMNOSPERMAE),
CON COMENTARIOS SOBRE SU TAXONOMIA

290532

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

P R E S E N T A :
RAÚL CONTRERAS MEDINA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ISOLDA LUNA VEGA

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/134/2001

ASUNTO: Asignación de jurado

DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

Presente .

Por este conducto me permito comunicarle que ha sido ratificado como Director(a) de Tesis del(a) alumno(a) BIOL. RAUL CONTRERAS MEDINA , quién desarrolló el trabajo de tesis titulado: "Biogeografía histórica de los géneros de Cycadales y Coniferales (Gymnospermae), con comentarios sobre su taxonomía".

Así mismo, comunico que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, ha designado a los siguientes sinodales para dictaminar si el trabajo que ha desarrollado como tesis el(a) alumno(a) antes mencionado(a) tiene los méritos para obtener el grado de MAESTRO(A) EN CIENCIAS (BIOLOGIA VEGETAL).

CARGO	GRADO,	NOMBRE COMPLETO
PRESIDENTE	: DR.	HERMILO JORGE QUERO RICO
PRIMER VOCAL	: M. EN C.	ANTONIO ALFREDO BUENO HERNANDEZ
SEGUNDO VOCAL	: DRA.	MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
TERCER VOCAL	: DR.	JUAN JOSE MORRONE LUPI
SECRETARIO	: M. EN C.	DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
SUPLENTE	: DR.	ADOLFO NAVARRO SIGUENZA
SUPLENTE	: DR.	ADRIAN NIETO MONTES DE OCA

Sin más por el momento aprovecho la ocasión para enviarles un cordial saludo.

Atentamente,
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F., a 30 de enero de 2001.

JEFE DE LA DIVISIÓN


DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA

MCOVASR\ipp

“Nueva Zelanda por sus plantas endémicas, está mucho más relacionada con Australia, la tierra firme más próxima, que con ninguna otra región, y esto es lo que podía esperarse; pero está también evidentemente relacionada con América del Sur, que, aun cuando sea el continente más próximo, está a una distancia tan enorme, que el hecho resulta una anomalía . . . La afinidad que, aunque débil, me asegura el doctor Hooker que existe realmente entre la flora del extremo sudoeste de Australia y la del cabo de Buena Esperanza es un caso mucho más notable; pero esta afinidad se limita a las plantas, e indudablemente se explicará algún día . . .”

Charles Darwin *El Origen de las Especies*

Dedicatoria

A la memoria de mi Padre, Don Rodo que aunque ya no le alcanzó el tiempo para compartir físicamente este logro conmigo, yo sé que me acompaña desde donde ahora se encuentra

A mi esposa Adriana

A mi mamá Doña Rosita y hermanos María, Enrique y Rodolfo

A mis sobrinos Hershelt, Uriel y Danyael

Agradecimientos

A mis padres por darme la vida y por todo el apoyo incondicional que siempre me han brindado, todo mi amor y agradecimiento para los dos.

A mi esposa Adriana quien me ha apoyado muchísimo, como la heca matrimonial que me otorgó cuando recién nos casamos y un sin fin de desvelos, además de compartir gran parte de mi avance y término de la maestría, muchas gracias, todo mi amor para ella.

A mis hermanos María, Enrique y Rodolfo que siempre me han apoyado y han estado al pendiente de mis avances, gracias, los quiero mucho.

A la Dra. Isolda Luna por todo el apoyo y facilidades para realizar mi trabajo de tesis, especialmente por brindarme una oportunidad para continuar la maestría (espero no haber fallado), además de las múltiples y pacientes revisiones de diferentes fases de la tesis.

A los integrantes de mi Comité Tutorial Dr. Juan José Morrone, M. en C. David Espinosa y M. en C. Alfredo Bueno, quienes hicieron valiosas sugerencias durante los tutoriales y aun fuera de ellos, contribuyendo en gran medida a mejorar los manuscritos, gracias por compartir su gran experiencia conmigo. A los miembros de mi jurado Dr. Hermilo Quero, Dr. Adrián Nieto y Dr. Adolfo Navarro quienes realizaron acertadas sugerencias para mejorar la estructura del trabajo.

A mis compañeros y amigos durante los estudios de maestría, por compartir diferentes momentos, distintas materias y las preocupaciones sobre el avance de las tesis respectivas: Othón, Gris, Rogelio, Ramiro, Héctor, Carlitos, Ricardo, Octavio, Ubaldo, Rafa, Víctor, Lalo, Angélica, Paty, Claudia, Rosa, Nelle, Eli, Ismael, Fernando y Luis.

A mis suegros Alicia y Ángel y a mi cuñado Edgar, por hacer de los fines de semana algo diferente, con un gran efecto distractor de cualquier cosa que tuviera que ver con la escuela, gracias.

A la banda del cubículo por hacer grata, divertida y estimulante la estancia en él, sacando montones de "articulitos": Isolda, Othón, Carlitos, Rafael, Sandra, Jorge, Mauricio y Armando.

A mis alumnos y exalumnos de Biogeografía, Sistemática y Plantas I porque con sus preguntas y comentarios en clase han contribuido a mi formación como estudiante de posgrado, así como a los profesores de las distintas materias que cursé en la maestría.

A la DGAPA por otorgarme una beca en los proyectos PAPIIT IN215798 y PAPIIT IN205799, y otra de CONACYT bajo el proyecto 31879-N; el apoyo de estos proyectos permitió realizar dos estancias de investigación en el herbario del Instituto de Ecología en Xalapa y una en el Jardín Botánico de San Luis Missouri.

Nuevamente a la UNAM y especialmente a la Facultad de Ciencias, por la oportunidad de continuar desarrollándome profesionalmente, porque a pesar de todo, es y seguirá siendo nuestra máxima casa de estudios.

Debido a mi Alzheimer precoz, posiblemente olvide a alguien por ahí, pero espero no se ofendan; gracias nuevamente a todas las personas e instituciones citadas aquí y también a las que me faltaron, porque de una u otra forma contribuyeron a hacer posible el presente trabajo

Ciudad Universitaria, a 2 de marzo de 2001

RESUMEN

En el presente trabajo se presenta un análisis de la distribución de los géneros de gimnospermas bajo el enfoque de la biogeografía histórica, aplicando metodologías de la panbiogeografía y la biogeografía cladística. En una primera etapa, se representó en mapas la distribución de 80 géneros de gimnospermas pertenecientes a los órdenes Cycadales y Coniferales, a partir de la información obtenida en la literatura y ejemplares de herbario. Por otra parte, se realizó una revisión de los métodos contemporáneos en biogeografía histórica, particularmente de la panbiogeografía y biogeografía cladística, ejemplificando cada método en general, con datos reales de distribución de distintos taxones. Los resultados más importantes aplicando estos enfoques fueron los siguientes: (a) el análisis panbiogeográfico dio por resultado ocho trazos generalizados y siete nodos, a partir de 45 trazos individuales de géneros de gimnospermas; estos resultados se compararon con los propuestos previamente para otros taxones; (b) a partir de la congruencia en la distribución de dos o más géneros en ciertas áreas se reconocieron 23 áreas de endemismo, muchas de las cuales lo son también para otros taxones de plantas y animales; con estas áreas de endemismo y los trabajos filogenéticos tomados de la literatura, se llevó a cabo un análisis de biogeografía cladística utilizando el programa COMPONENT 2.0 resultando 81 árboles; el cladograma general de áreas obtenido mediante consenso estricto, muestra dos grandes componentes, uno gondwánico y otro prácticamente laurásico. Este cladograma fue comparado con los de trabajos previos y las diferencias y similitudes fueron discutidas; (c) se realizó una comparación entre las diferentes áreas de endemismo y los nodos de los géneros de gimnospermas y los refugios propuestos en el mundo, resultando cinco áreas donde se superponen los tres conceptos biogeográficos; se propone que aquellas áreas donde existe un gran solapamiento sean incluidas en un plan de conservación en los países donde se presentan. Nueva Caledonia y el suroeste de China son dos áreas que resultaron particularmente interesantes desde el punto de vista histórico y de diversidad de gimnospermas, al ser zonas donde habitan gran cantidad de géneros y representar áreas de endemismo y nodos para las gimnospermas.

ABSTRACT

A distributional analysis of gymnosperm genera was carried out using the panbiogeography and cladistic biogeography approaches. Initially, the geographic distribution of 80 gymnosperm genera of Cycadales and Coniferales was mapped, from information obtained from the literature and herbarium specimens. On the other hand, a revision of current methods in historical biogeography was carried out, especially on panbiogeography and cladistic biogeography, with examples applying each method. From the individual tracks of 45 gymnosperm genera, eight generalized tracks and seven nodes are suggested undertaking the panbiogeographic analysis. The nodes proposed are as follows: Tasmania, Northeastern Australia, New Caledonia, New Zealand, China, Japan, and Western North America; these results were compared with previous studies for other taxa. A total of 23 areas of endemism were recognized based on the overlap of the distribution areas of two or more genera; many of these areas represent also areas of endemism for other taxa. A cladistic biogeography analysis with these 23 areas of endemism was carried out using the COMPONENT 2.0 program, resulting 81 trees. The strict consensus tree was obtained for these trees, which represents the general area cladogram. This tree shows two large components, a Gondwanic component and another almost Laurasic. This cladogram was compared with previous cladograms and the similarities and differences were discussed. A comparison among the panbiogeographic nodes and areas of endemism of gymnosperm genera and Pleistocenic refugia proposed in the world was carried out and five areas resulted; a conservation plan in the countries where these areas are localized is proposed. New Caledonia and southwestern China represent two very interesting areas from diversity and historical biogeography perspectives of gymnosperms, because they represent nodes and areas of endemism for gymnosperms.

**BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS GÉNEROS DE CYCADALES Y
CONIFERALES (GYMNOSPERMAE), CON COMENTARIOS SOBRE SU**

TAXONOMÍA

TABLA DE CONTENIDO

Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
CONTENIDO	ix
Introducción	1
Objetivos	3
Síntesis de los capítulos	4
Conclusiones generales	6
METODOLOGÍA	9
Mapas de distribución de los géneros de gimnospermas	10
Metodologías contemporáneas en biogeografía histórica	40
RESULTADOS	60
Análisis panbiogeográfico de la distribución de los géneros de gimnospermas	61
Áreas de endemismo en gimnospermas y análisis de biogeografía cladística	76
Congruencia entre áreas de endemismo, nodos y refugios	105

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS GÉNEROS DE CYCADALES Y CONIFERALES (GYMNOSPERMAE), CON COMENTARIOS SOBRE SU TAXONOMÍA

INTRODUCCIÓN

Las gimnospermas son plantas vasculares con semilla que han habitado en el planeta desde finales de la era Paleozoica (Sporne, 1974), y de manera general, han sido elementos importantes en las comunidades vegetales desde aquel tiempo. Actualmente son elementos dominantes en ciertos lugares del planeta, formando bosques de coníferas y riparios, o bien, elementos codominantes o secundarios, como ocurre en las comunidades de bosque mesófilo de montaña y matorral xerófilo (Rzedowski, 1981).

Dentro de las gimnospermas se han reconocido varias líneas evolutivas, las que a través del tiempo han variado en su clasificación en cuanto a las categorías taxonómicas que se les asignan, reflejando su condición de grupo monofilético o parafilético. En la tabla 1 se presentan distintas propuestas de clasificación.

Actualmente, dicho grupo está representado por alrededor de 700 especies, de las cuales algunas tienen una distribución amplia, mientras que otras son relictos en ciertas áreas. En las gimnospermas se presentan desde familias monogénicas y monoespecíficas, hasta familias con más de 15 géneros y algunos géneros con más de 80 especies. El orden Cycadales presenta de tres a cuatro familias, 11 géneros y 185 especies, distribuidas principalmente en las zonas intertropicales del mundo, excepto en Europa (Jones, 1993); para el orden Coniferales se reconocen de cinco a ocho familias, alrededor de 80 géneros y unas 550 especies, con distribución mundial, siendo el orden que en la actualidad presenta la mayor diversidad de gimnospermas (Sporne, 1974).

Saxton, 1913	Sahni, 1920	Pilger, 1926	Pulle, 1938	Florin, 1948	Arnold, 1948	Sporne, 1974	Hill, 1998
Gymnospermae	Gymnospermae Phyllospermae	Gymnospermae	Gymnospermae			Gymnospermae	
Cycadales	cycads Stachyospermae	Cycadales	Cycadinae		Cycadophyta	Cycadopsida Cycadales	Cycadophyta
Coniferales Pinaceae	Coniferales Pinaceae	Coniferae Pinaceae	Coniferinae Pinales Pinaceae	Pininae Pinaceae	Coniferophyta Coniferales Pinaceae	Coniferopsida Coniferales Pinaceae	Pinophyta Pinaceae
Araucariaceae	Araucariaceae	Araucariaceae	Araucariales Araucariaceae	Araucariaceae	Araucariaceae	Araucariaceae	Araucariaceae
Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae	Podocarpaceae
Cupressaceae	Cupressaceae Taxodiaceae	Cupressaceae Taxodiaceae	Cupressales Cupressaceae Taxodiaceae	Cupressaceae Taxodiaceae Cephalotaxaceae Taxinae	Cupressaceae Taxodiaceae	Cupressaceae Taxodiaceae Cephalotaxaceae	Cupressaceae Cupressaceae Sciadopityaceae
Taxaceae	Taxales Taxaceae Cephalotaxaceae	Taxaceae Cephalotaxaceae	Taxales Taxaceae Cephalotaxaceae Ginkgoinae	Taxaceae	Taxales Taxaceae Cephalotaxaceae	Taxales Taxaceae	Taxaceae Cephalotaxaceae Ginkgophyta
Ginkgoales	Ginkgoales Chlamydospermae	Ginkgoales	Chlamydospermae		Ginkgoales Chlamydospermophyta	Ginkgoales Gnetopsida	Gnetophyta
Gnetales	Gnetales	Gnetales	Gnetales		Gnetales	Gnetales	

Tabla 1. Clasificaciones propuestas para gimnospermas (modificado de Hill, 1998)

Estos dos órdenes fueron elegidos en el presente trabajo, debido a que existen trabajos filogenéticos previos para los géneros que los integran (Crane, 1988; Hart, 1987; Farjon, 1990; Kelch, 1997), los cuales sirvieron de base para realizar el análisis de biogeografía cladística. En México, ambos grupos están bien representados, siendo el centro de mayor diversidad para algunos géneros, como es el caso de *Ceratozamia*, *Dioon* y *Pinus*.

En trabajos previos se ha discutido la distribución de los géneros vivientes de Cycadales y Coniferales desde un enfoque dispersalista, y rara vez relacionando su distribución con eventos de deriva continental (Gifford y Foster, 1989; Farjon, 1990). Desde el trabajo de Wegener (1929) se ha considerado que la distribución de algunos géneros de Coniferales puede explicarse mediante el movimiento de los continentes, sin embargo no se había realizado un análisis aplicando metodologías contemporáneas, por lo que en el presente trabajo se aplicaron algunos métodos en biogeografía histórica, para explicar los patrones de distribución actual de los géneros vivientes de Cycadales y Coniferales.

OBJETIVOS

1. Explicar la distribución actual de los géneros de Cycadales y Coniferales, a partir del enfoque de la biogeografía histórica.
2. Revisar y complementar las distribuciones de los géneros de gimnospermas.
3. Aplicar metodologías contemporáneas en biogeografía histórica, como el análisis panbiogeográfico y la biogeografía cladística.
4. Comparar los resultados con los obtenidos para otros taxa, con la finalidad de detectar patrones de distribución congruentes.

SÍNTESIS DE LOS CAPÍTULOS

El *capítulo 1* se enmarca dentro de la biogeografía descriptiva, ya que en él se presentan los mapas de distribución de los 80 géneros gimnospermas pertenecientes a los órdenes Cycadales y Coniferales, representándose 10 familias.

La información sobre la distribución actual de los géneros vivientes de Cycadales y Coniferales se obtuvo a partir de la bibliografía, además de la consulta de ejemplares de herbario, con lo cual se elaboraron mapas de distribución para cada género. Se revisaron las colecciones del Herbario Nacional (MEXU), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB), del Instituto de Ecología en Xalapa (XAL), del Jardín Botánico de Missouri (MO), del Departamento de Bosques de la Universidad Autónoma Chapingo (CHAP), del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG) y de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME).

En el *capítulo 2* se presentan los métodos que se utilizan actualmente para analizar la distribución de los seres vivos bajo el enfoque de la biogeografía histórica, los cuales son la panbiogeografía, la biogeografía cladística y el análisis de simplicidad de endemismos. Se hace una revisión de dichos métodos y se ofrecen ejemplos de acuerdo a la distribución de ciertos géneros de gimnospermas. Se comentan las ventajas y limitantes del programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993) en este tipo de estudios.

En el *capítulo 3* se presenta un análisis panbiogeográfico de los géneros de gimnospermas, para el cual inicialmente se conectaron las áreas de distribución, con excepción de aquellas restringidas a un área, con la finalidad de obtener los trazos individuales, para después reconocer y establecer ocho trazos generalizados y siete nodos para las gimnospermas; los resultados obtenidos fueron comparados con los propuestos para otros taxones.

Durante la elaboración de los mapas de distribución, fue notorio el solapamiento entre dos o más géneros en ciertas áreas, lo cual permitió reconocer y determinar 23 áreas de endemismo; las áreas de endemismo sugeridas para gimnospermas y su relación histórica analizada mediante biogeografía cladística se presentan en el *capítulo 4*.

Tomando como base los análisis filogenéticos de Hart (1987), Crane (1988), Farjon (1990) y Kelch (1997) sobre los géneros de Coniferales y Cycadales, se sustituyeron los taxones terminales por las áreas de endemismo que habitan, con el fin de llevar a cabo un análisis de biogeografía cladística (Morrone *et al.*, 1996); a partir de esta información se elaboró un archivo de datos que se analizó mediante el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993), con el cual obtuvieron 81 árboles; el consenso estricto de estos árboles permitió obtener un cladograma general de áreas, el cual está formado por dos componentes, uno laurásico y otro gondwánico. El cladograma general de áreas se comparó con otros obtenidos en trabajos previos, resaltándose las similitudes y diferencias entre ellos.

En el *capítulo 5* se compararon los nodos panbiogeográficos y las áreas de endemismo obtenidos para los géneros de gimnospermas con los refugios propuestos en el mundo (Haffer, 1982). Se observó una congruencia entre los tres conceptos biogeográficos comentados, donde un estudio complementario entre los tres distintos métodos puede llevar a reconocer áreas denominadas como "hotspots", las cuales se caracterizan por su extraordinaria riqueza de especies. Las áreas de mayor congruencia fueron el suroeste de China, Japón, Nueva Caledonia, oeste de Estados Unidos y Tasmania. Se propone que los estudios locales de las áreas donde existe congruencia entre estos tres conceptos biogeográficos pueden proponerse dentro de un plan de conservación.

CONCLUSIONES GENERALES

La distribución actual de las gimnospermas se ha visto afectada por procesos geofísicos, como la deriva continental y el cambio climático, y biológicos como extinciones locales y dispersión.

Se observaron patrones similares a los propuestos previamente en otros trabajos con otros taxones, tanto para nodos como para áreas de endemismo.

Los estudios donde se combinan los análisis de biogeografía cladística y panbiogeografía permiten llevar a cabo análisis más completos de la distribución.

Las dos áreas que resultaron particularmente más importantes desde el punto de vista de la diversidad de gimnospermas son Nueva Caledonia y el suroeste de China; esta última presenta la mayor diversidad de géneros de gimnospermas del mundo con 31 géneros. Nueva Caledonia tiene más géneros de gimnospermas (17) que Madagascar, una isla mucho más grande y en la que solamente habitan dos géneros.

Asimismo Nueva Caledonia y el suroeste de China resultaron representar áreas de endemismo y nodos bajo el enfoque panbiogeográfico. Estas áreas desde otro punto de vista también pueden ser consideradas como refugios, lo cual las hace ser áreas con un alto valor biogeográfico, desde la perspectiva de la distribución de las gimnospermas.

Las gimnospermas representan un grupo que puede ser analizado con más detalle (e.g. nivel de especie), con la finalidad de establecer patrones de distribución más precisos. A partir de los avances en estudios realizados en la Antártida con restos fósiles y polen de gimnospermas se podría en un futuro incluir dicha área en el análisis de relación entre las áreas que conformaban la Gondwana.

En este trabajo se muestra nuevamente la potencialidad de la aplicación de la biogeografía en aspectos de biología de la conservación, al mostrarse la congruencia entre áreas de endemismo, nodos y refugios, y proponerse ciertas zonas que presentan un gran valor biogeográfico.

Literatura citada

- Crane, P. 1988. Major clades and relationships in "higher" gymnosperms. En: Beck, C. (ed.), *Origin and evolution of gymnosperms*, pp. 218-272. Columbia University Press, Nueva York.
- Farjon, A. 1990. *Pinaceae*. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Gifford, E. M. y A. S. Foster. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. W. H. Freeman & Co., Nueva York.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. En: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, pp. 6-24. Columbia University Press, Nueva York.
- Hart, J. A. 1987. A cladistic analysis of conifers: Preliminary results. *Journal of the Arnold Arboretum* 68 (3): 269-307.
- Hill, K. D. 1998. Gymnosperms - the paraphyletic stem of seed plants. En: McCarthy P. M. (ed.), *Flora of Australia: Ferns, Gymnosperms and allied groups*, pp. 505-526. CSIRO Publishing, Canberra.
- Jones, D. 1993. *Cycads of the world*. Smithsonian Institution Press, Singapur.
- Kelch, D. G. 1997. The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence. *Systematic Botany* 22 (1): 113-131.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. UNAM, México, D. F.
- Page, R. D. M. 1993. *Component versión 2.0*. The Natural History Museum, London.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- Sporne, K. R. 1974. *The morphology of gymnosperms*. Hutchinson & Co. Ltd., London.
- Wegener, A. 1929. *El origen de los continentes y los océanos*. Planeta-Agostini, Barcelona.

METODOLOGÍA

Los mapas de distribución de los géneros de gimnospermas que sirvieron de base para los análisis en biogeografía histórica se presentan a continuación. Se han propuesto para ser publicados dentro de la colección de *Cuadernos Docentes* que edita la Universidad Autónoma Chapingo.

Los métodos empleados para los análisis de biogeografía histórica se presentan en el documento intitulado: "De los modos y maneras de estudiar la distribución de los seres vivos: metodologías contemporáneas en biogeografía histórica" que se publicará en este año en la revista *Ciencias* que edita la Facultad de Ciencias, UNAM.

Se anexa una versión del documento y la carta de aceptación de la revista.

Mapas de distribución de los géneros de gimnospermas

Introducción

Las gimnospermas es un grupo de plantas vasculares con semilla cuyos integrantes habitan principalmente las zonas templadas de ambos hemisferios y han sido elementos importantes en las comunidades vegetales desde finales de la era Paleozoica. Debido a su antigüedad ciertos eventos como la deriva de los continentes y el cambio climático, han jugado un papel primordial en la distribución actual de las gimnospermas.

Los tipos de distribución que podemos encontrar dentro de las gimnospermas son restringida, disyunta y ampliamente distribuida en un hemisferio. De los 79 géneros cuya distribución fue revisada, 39 de ellos se distribuyen casi exclusivamente en el hemisferio norte, 28 en el hemisferio sur, mientras que 12 están presentes en ambos hemisferios. De los 79 géneros existen 30 que son endémicos a cierta región.

A continuación se ofrecen los mapas de distribución de los géneros de gimnospermas pertenecientes a los órdenes Coniferales y Cycadales revisados en el presente trabajo.

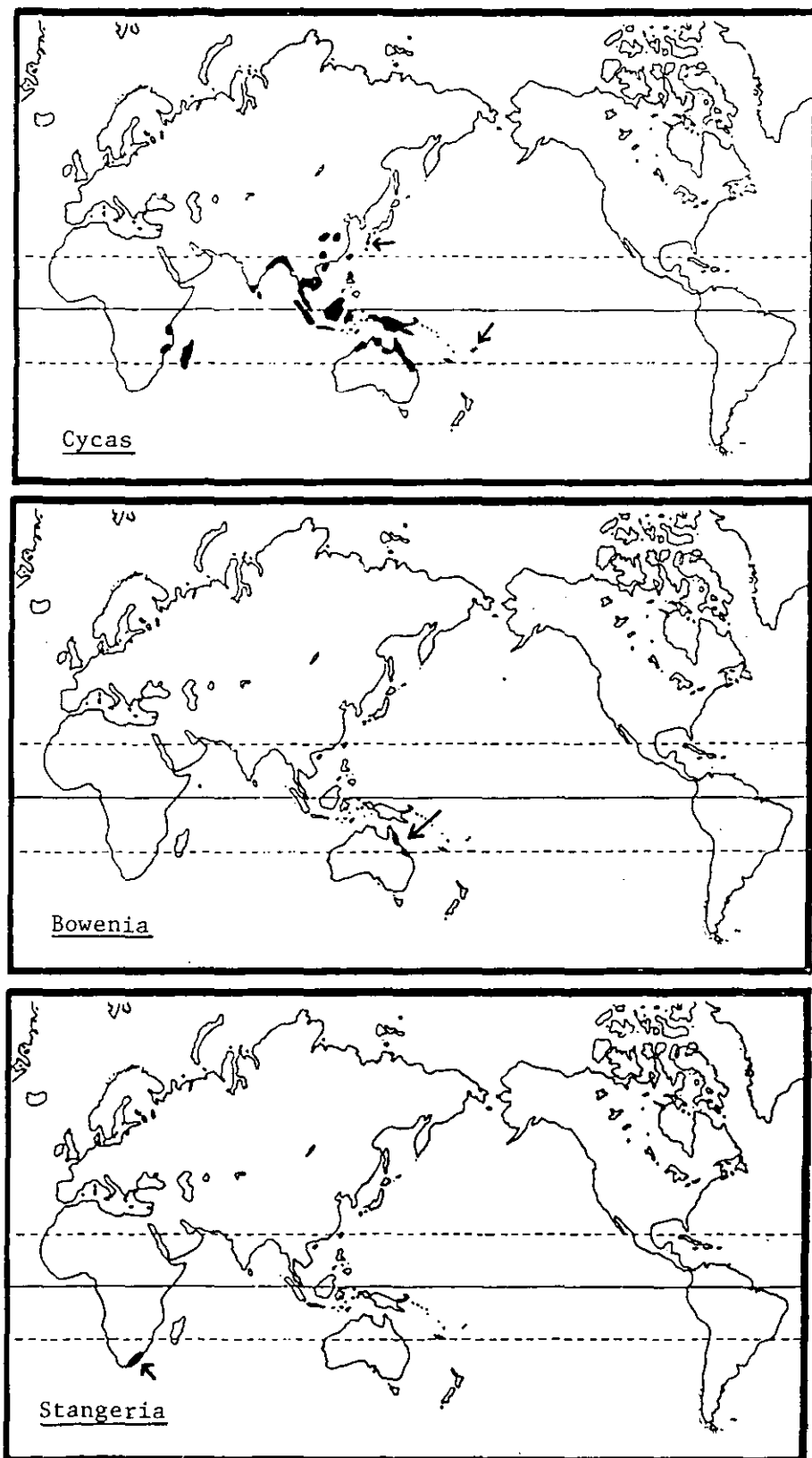


Figura 1. Distribución geográfica de los géneros *Cycas* (Cycadaceae), *Bowenia* y *Stangeria* (Stangeriaceae).

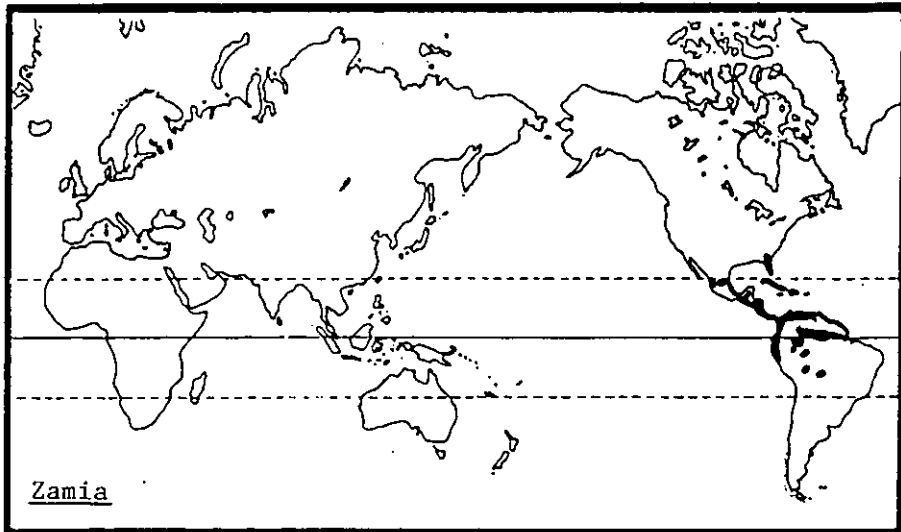
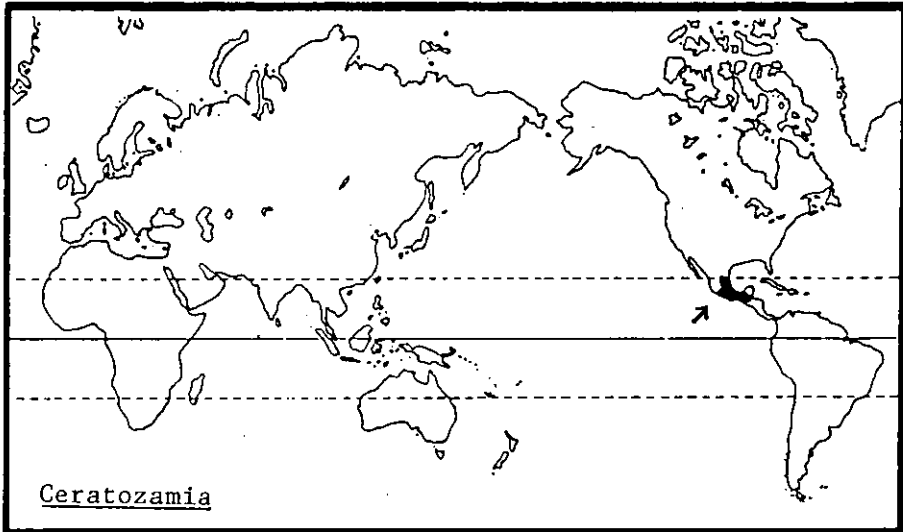
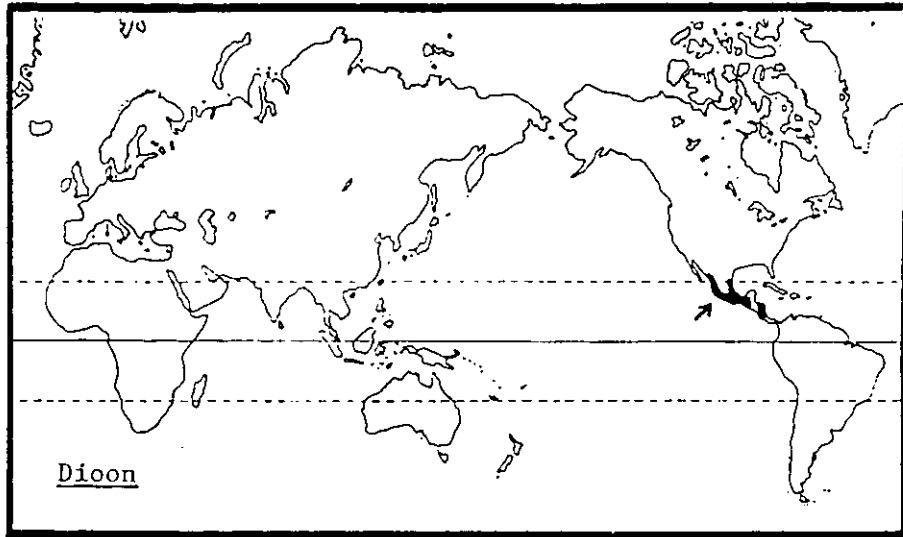


Figura 2. Distribución geográfica de los géneros *Dioon*, *Ceratozamia* y *Zamia* (Zamiaceae).

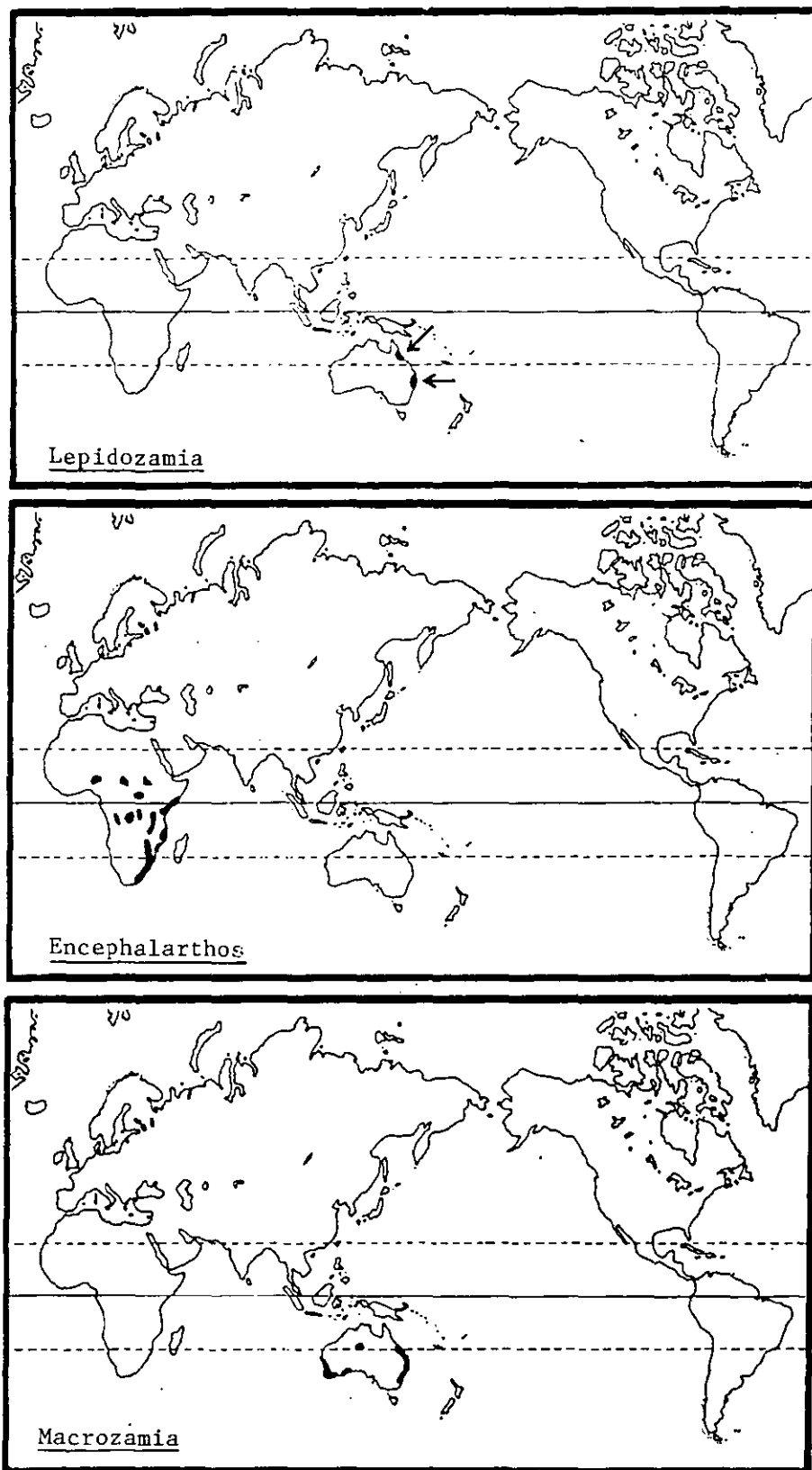


Figura 3. Distribución geográfica de los géneros *Lepidozamia*, *Encephalartos* y *Macrozamia* (Zamiaceae).

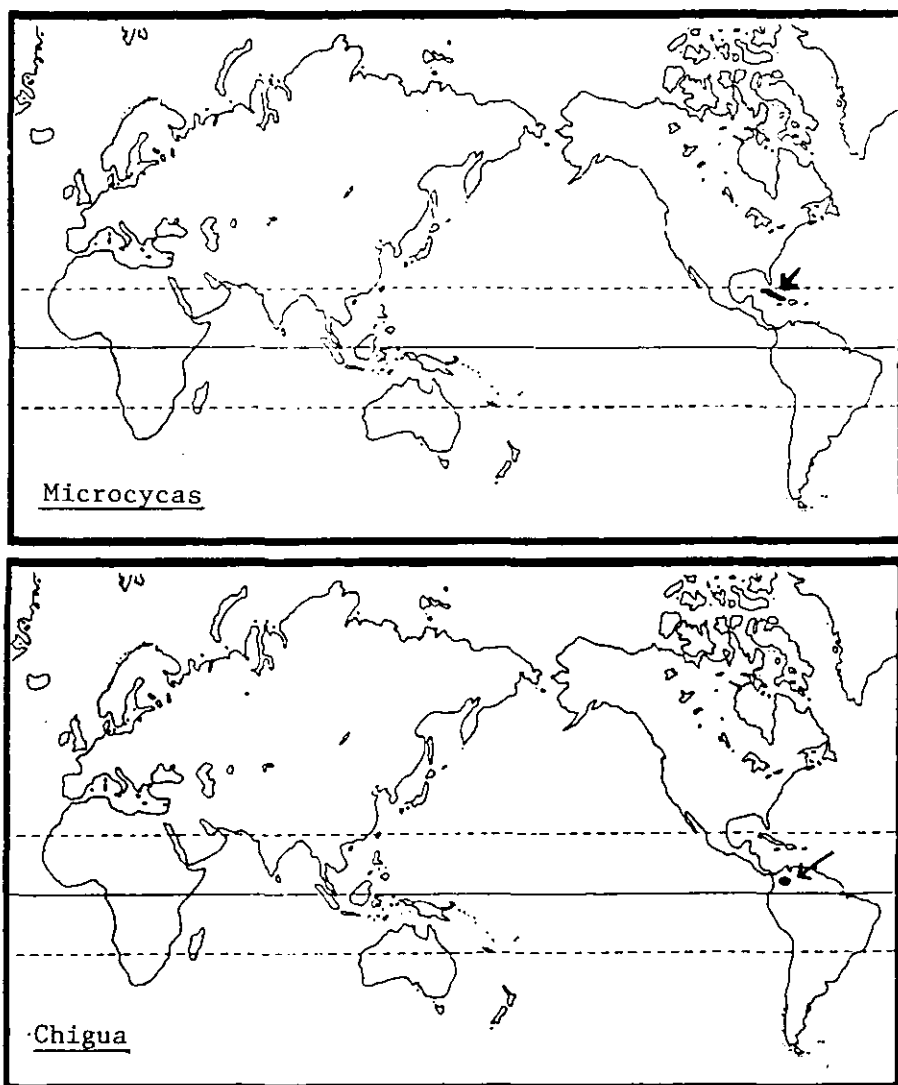


Figura 4. Distribución geográfica de los géneros *Microcycas* y *Chigua* (Zamiaceae).

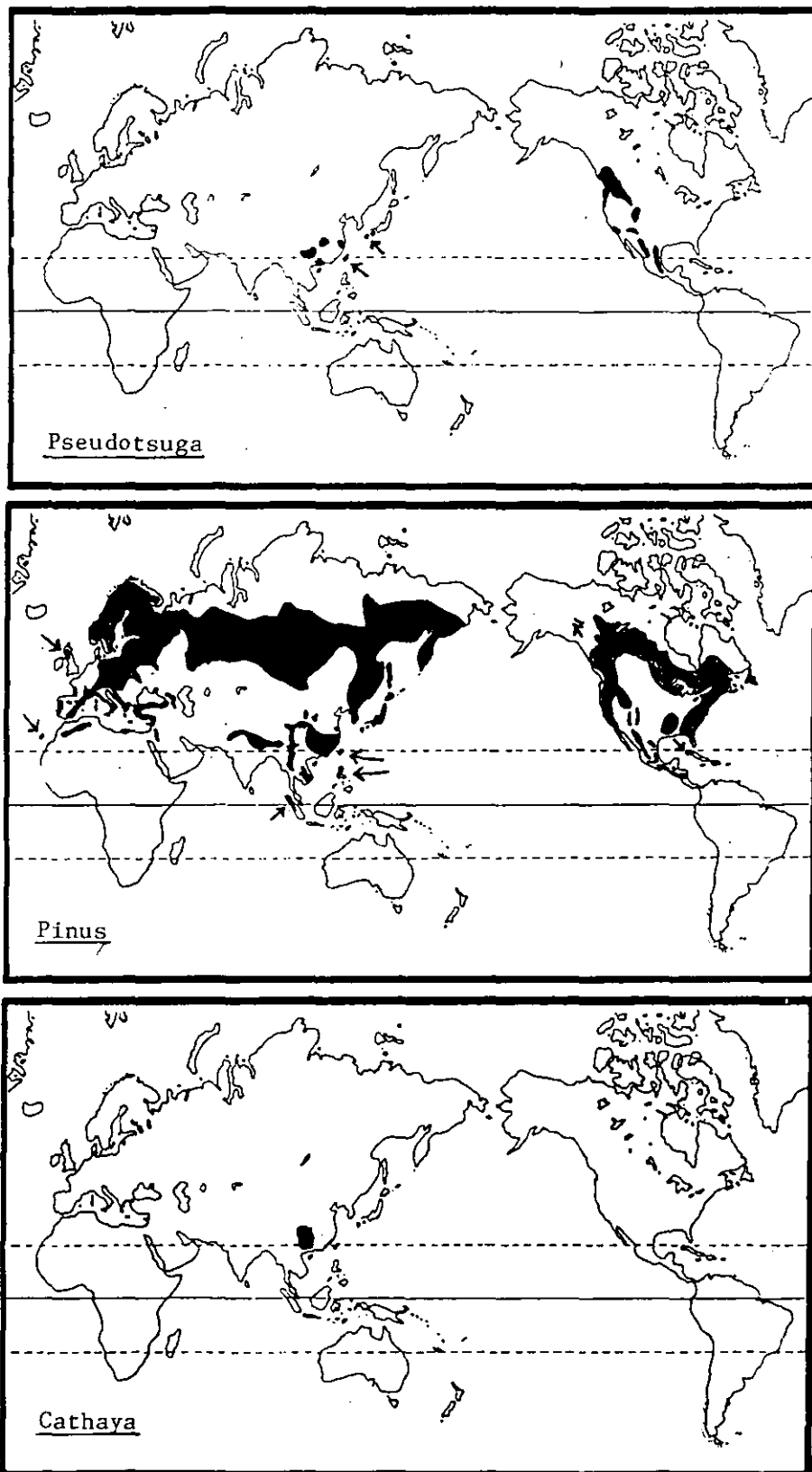


Figura 5. Distribución geográfica de los géneros *Pseudotsuga*, *Pinus* y *Cathaya* (Pinaceae).

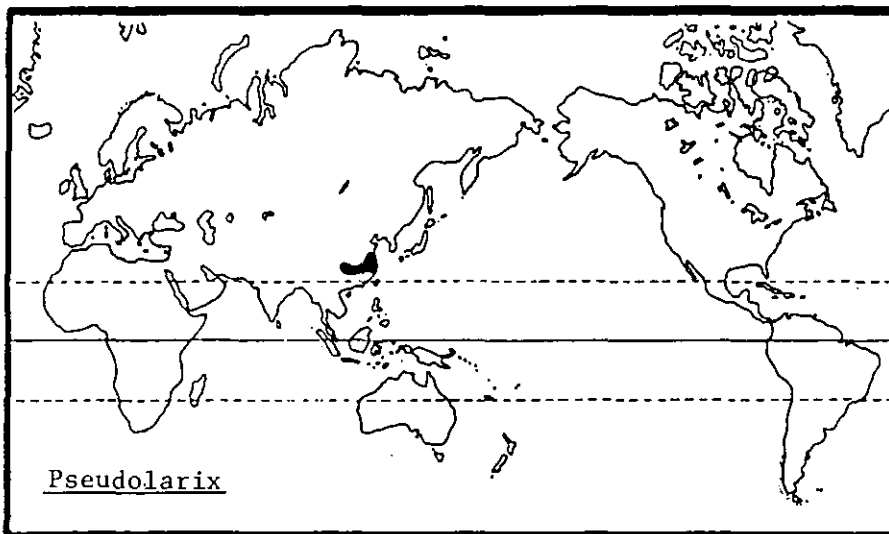
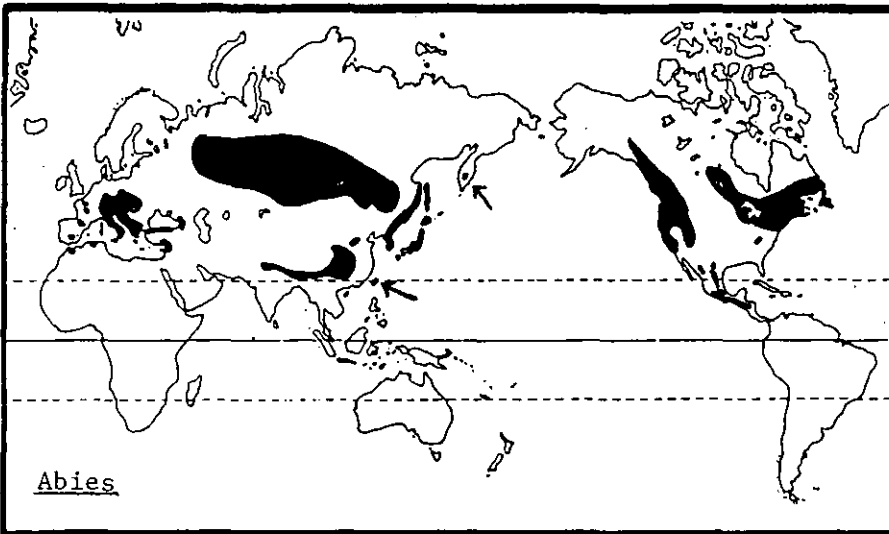
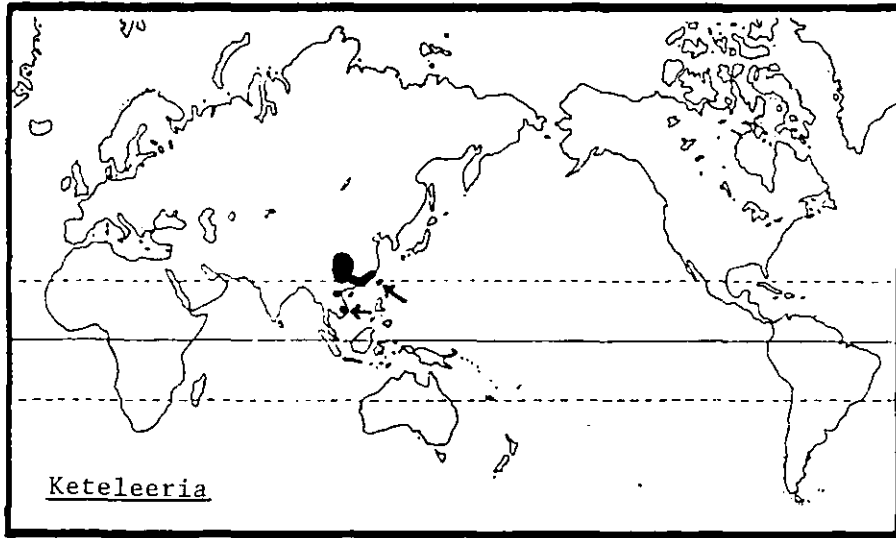


Figura 6. Distribución geográfica de los géneros *Keteleeria*, *Abies* y *Pseudolarix* (Pinaceae).

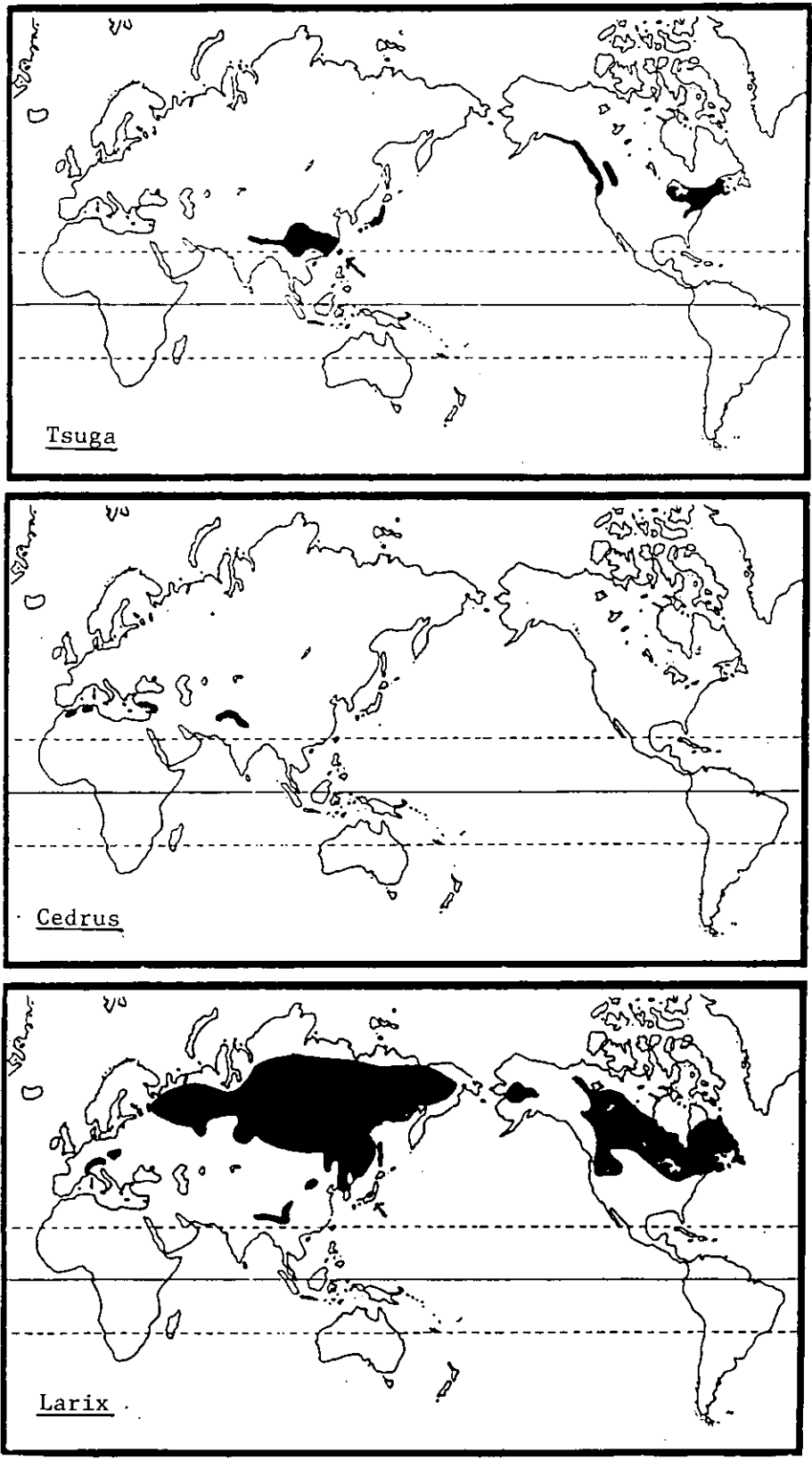


Figura 7. Distribución geográfica de los géneros *Tsuga*, *Cedrus* y *Larix* (Pinaceae).

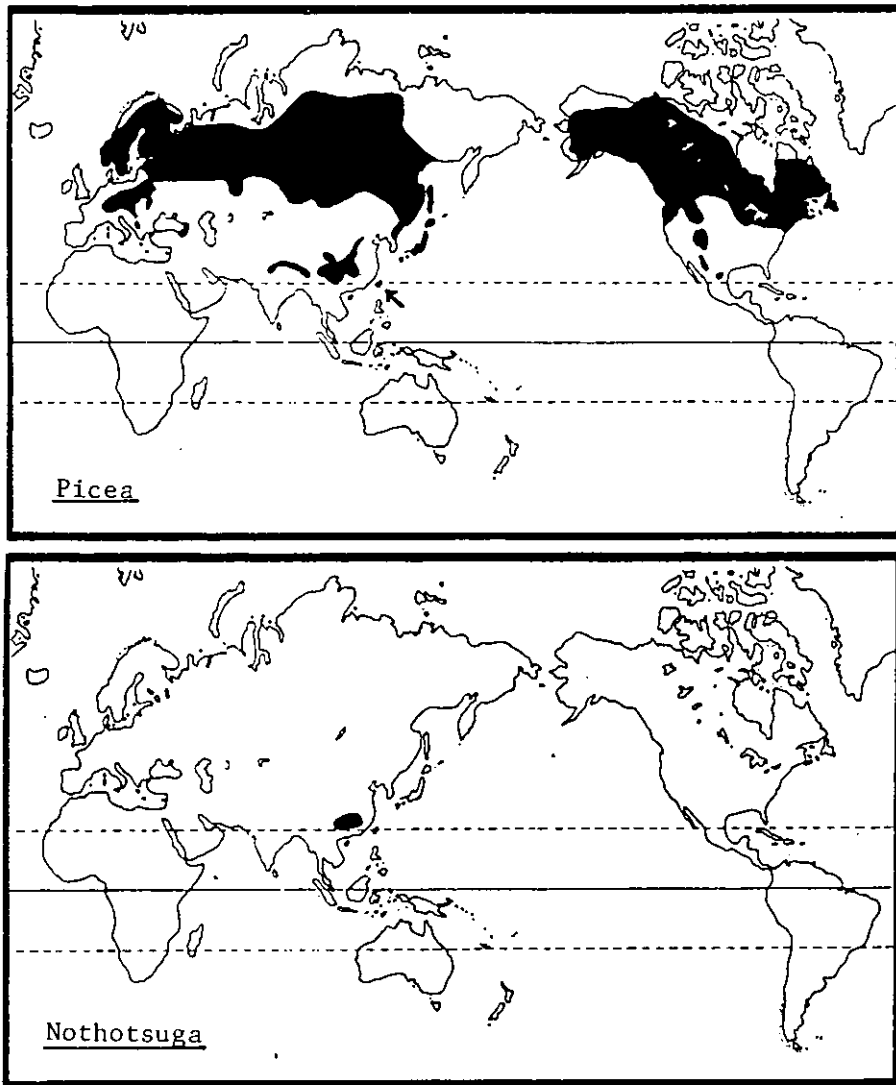


Figura 8. Distribución geográfica de los géneros *Picea* y *Nothotsuga* (Pinaceae).

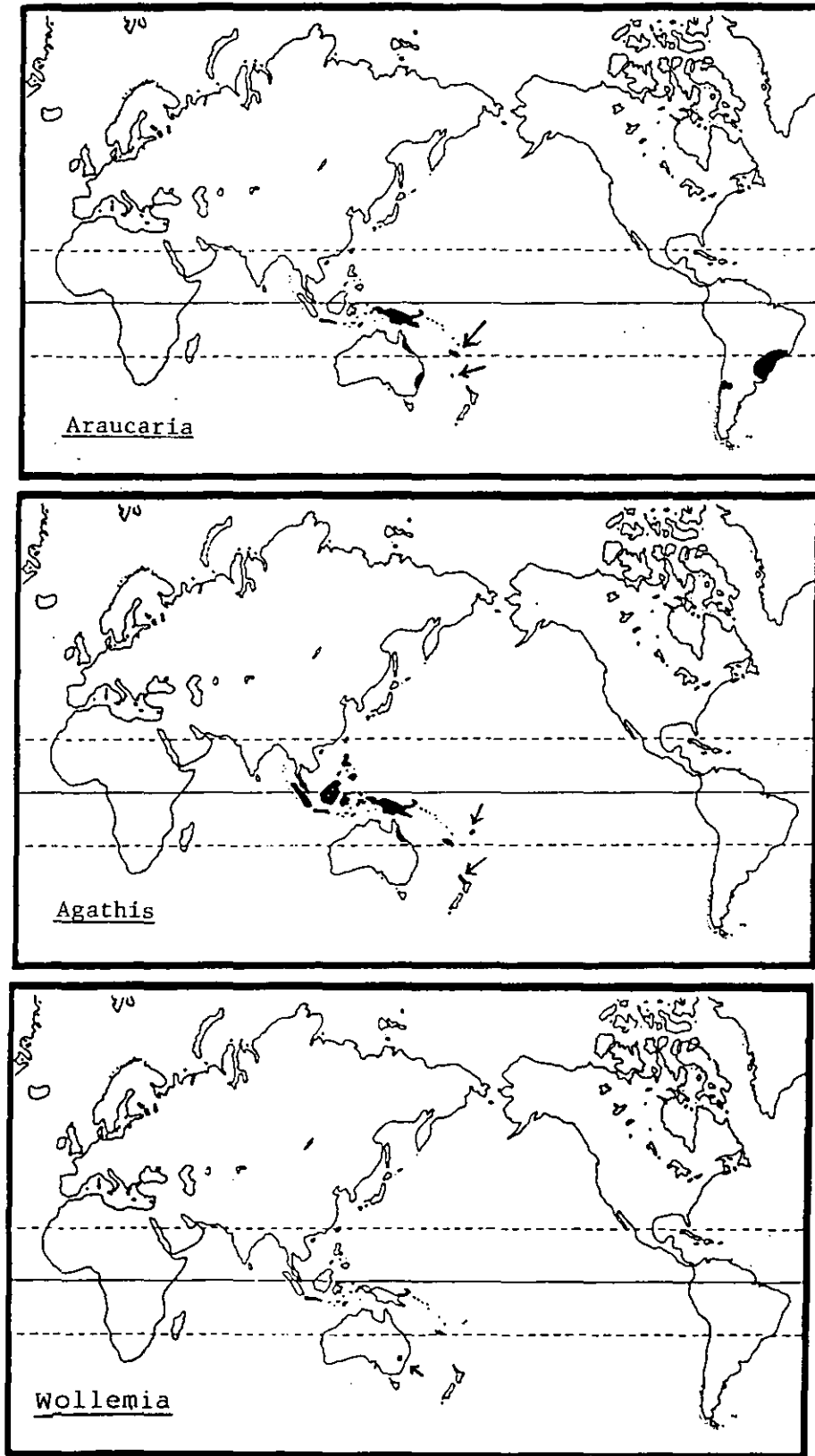


Figura 9. Distribución geográfica de los géneros *Araucaria*, *Agathis* y *Wollemia* (Araucariaceae).

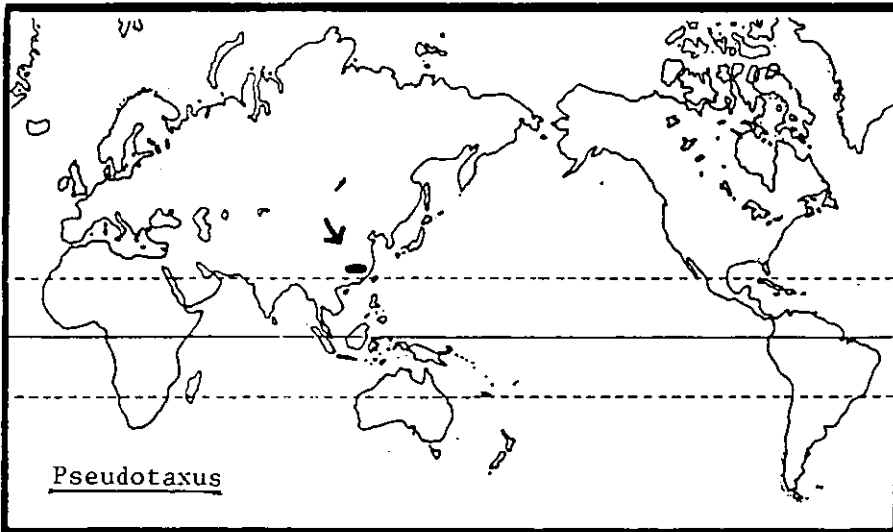
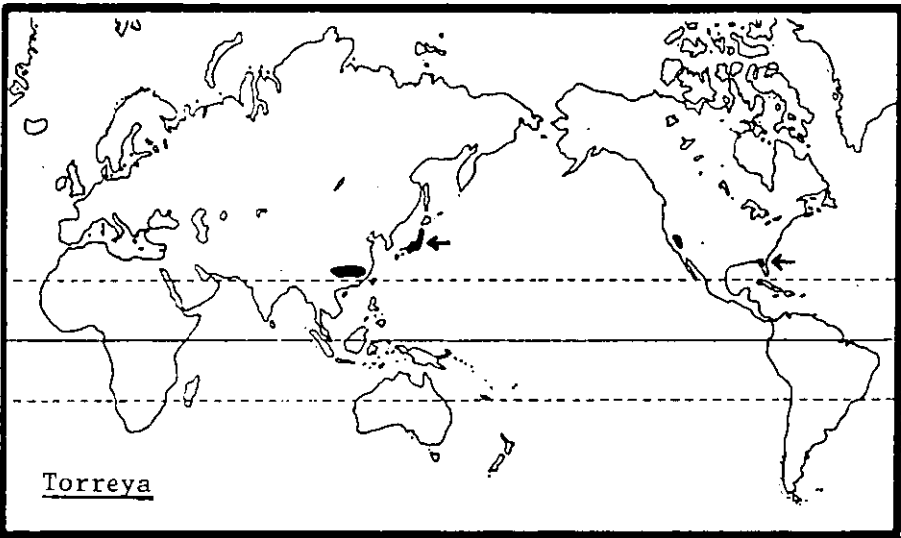
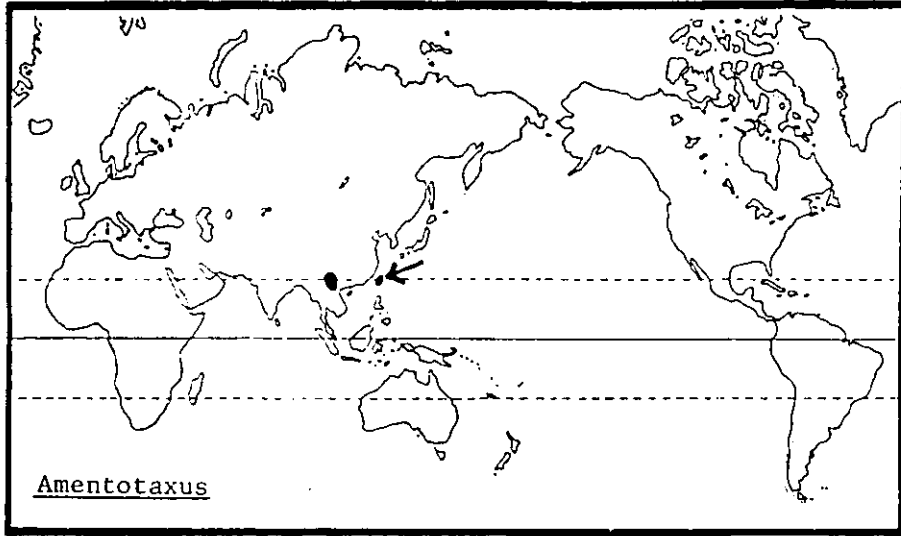


Figura 10. Distribución geográfica de los géneros *Amentotaxus*, *Torreya* y *Pseudotaxus* (Taxaceae).

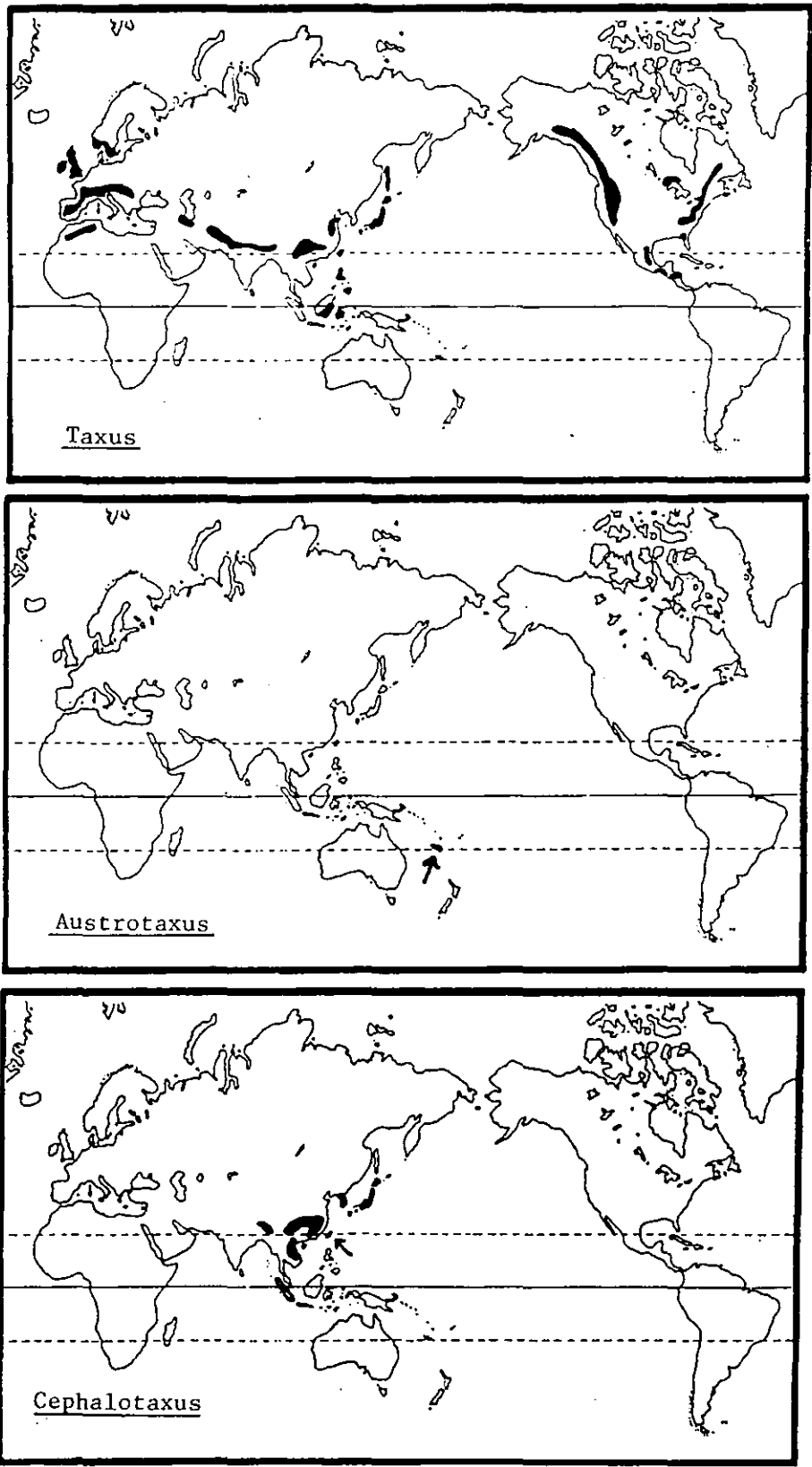


Figura 11. Distribución geográfica de los géneros *Taxus*, *Austrotaxus* (Taxaceae) y *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae).

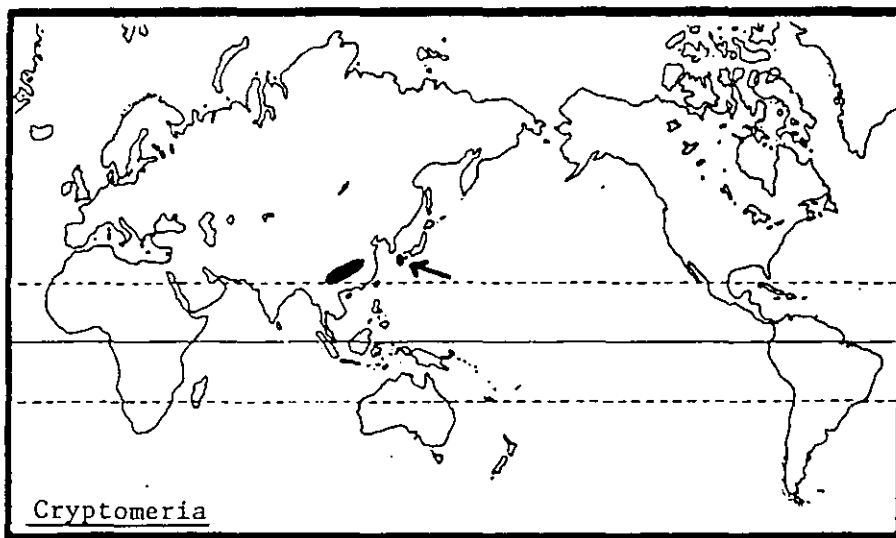
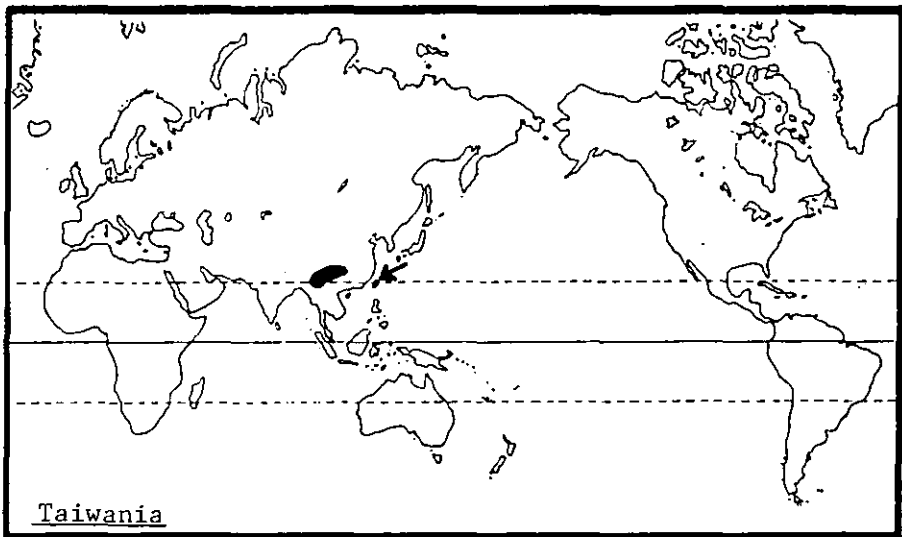
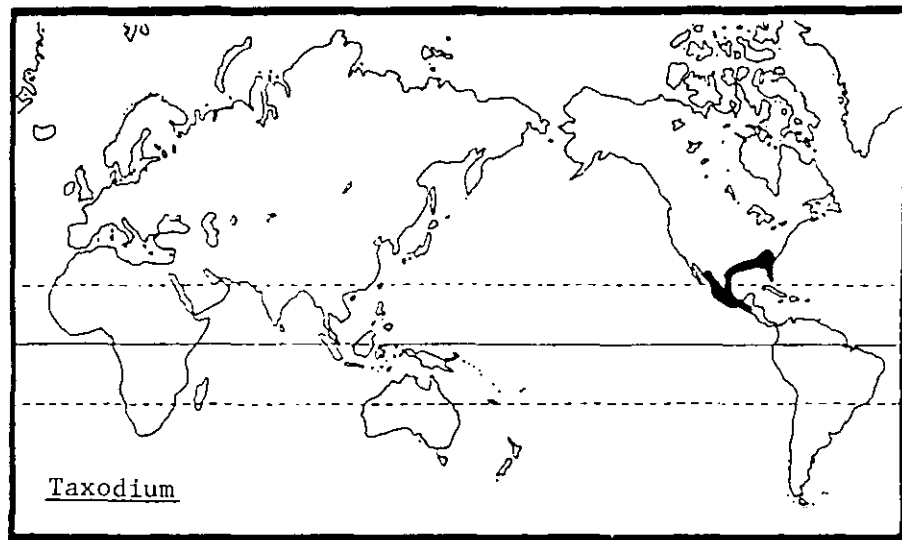


Figura 12. Distribución geográfica de los géneros *Taxodium*, *Taiwania* y *Cryptomeria* (Taxodiáceae).

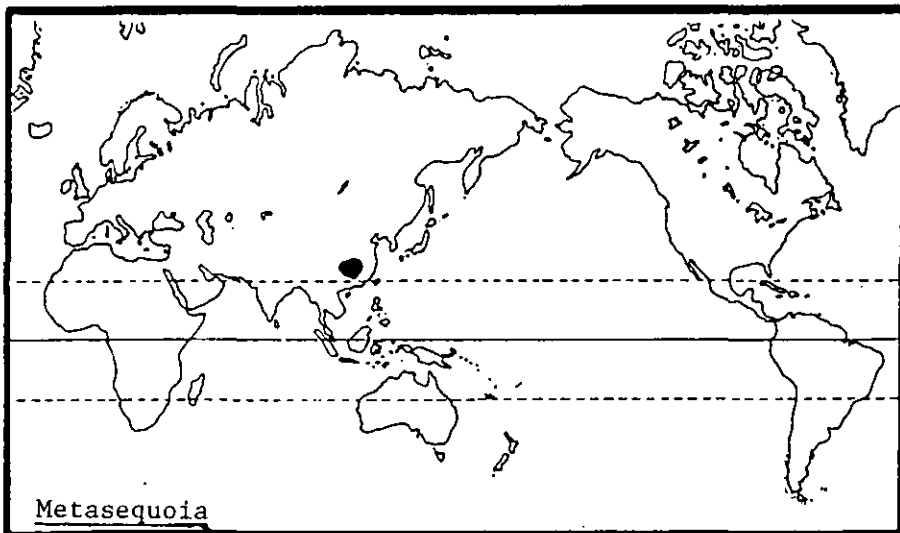
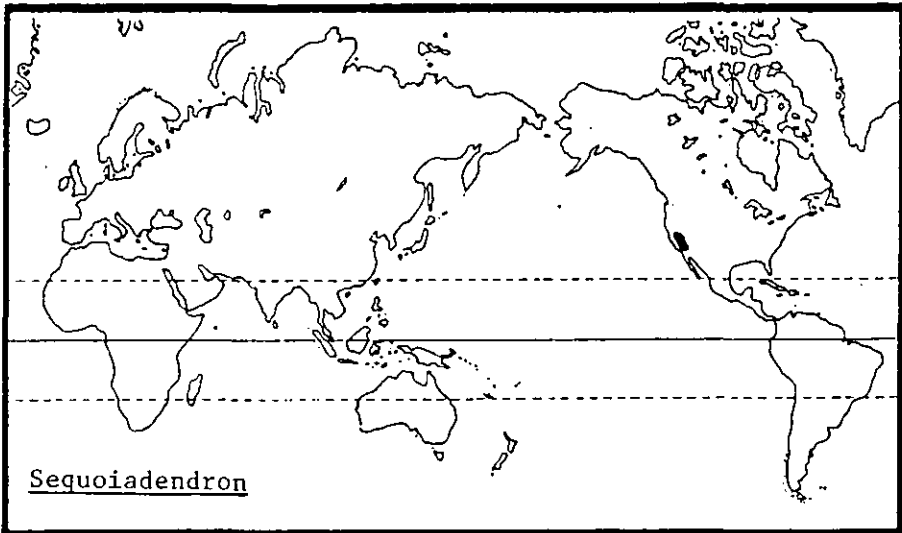
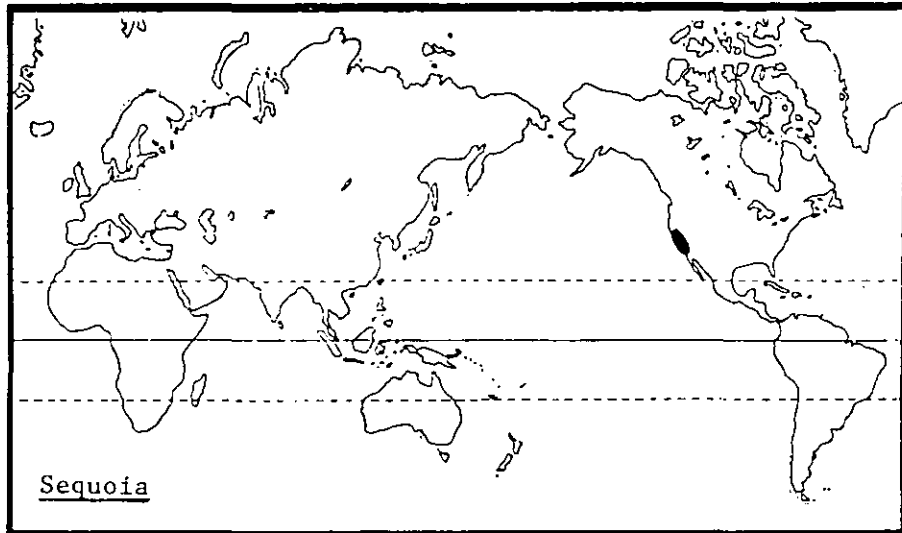


Figura 13. Distribución geográfica de los géneros *Sequoia*, *Sequoiadendron* y *Metasequoia* (Taxodiaceae).

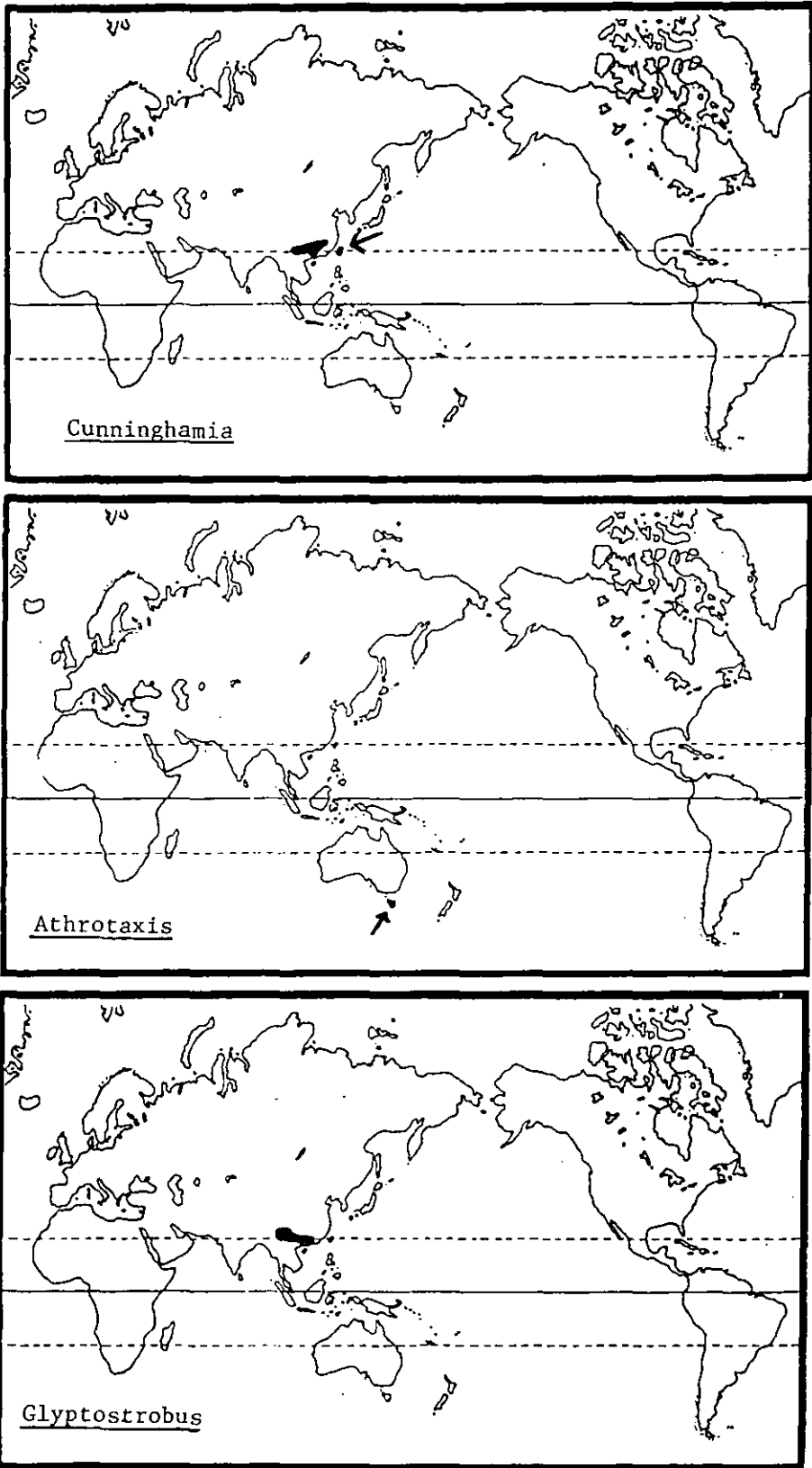


Figura 14. Distribución geográfica de los géneros *Cunninghamia*, *Athrotaxis* y *Glyptostrobus* (Taxodiaceae).

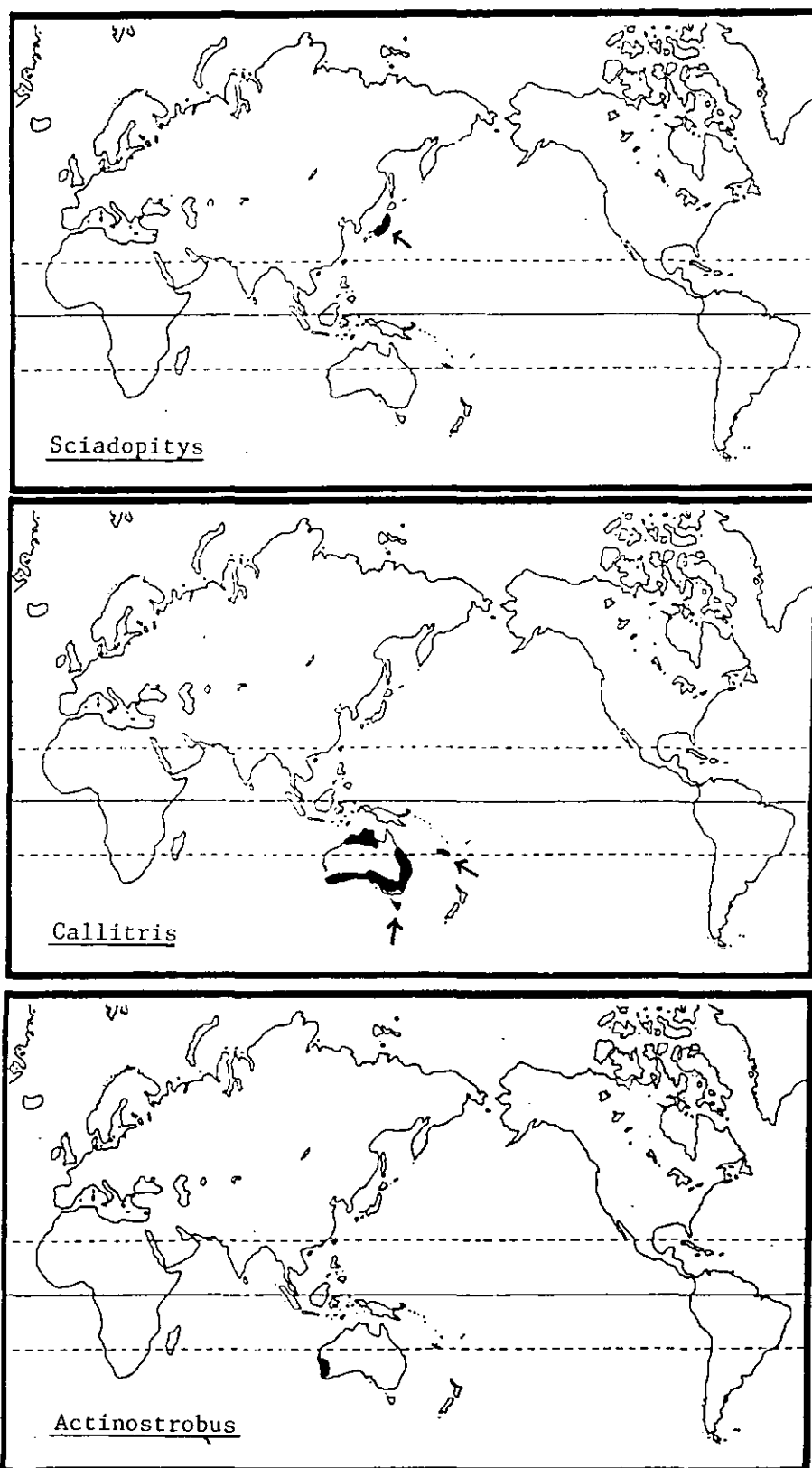


Figura 15. Distribución geográfica de los géneros *Sciadopitys* (Sciadopityaceae), *Callitris* y *Actinostrobus* (Cupressaceae).

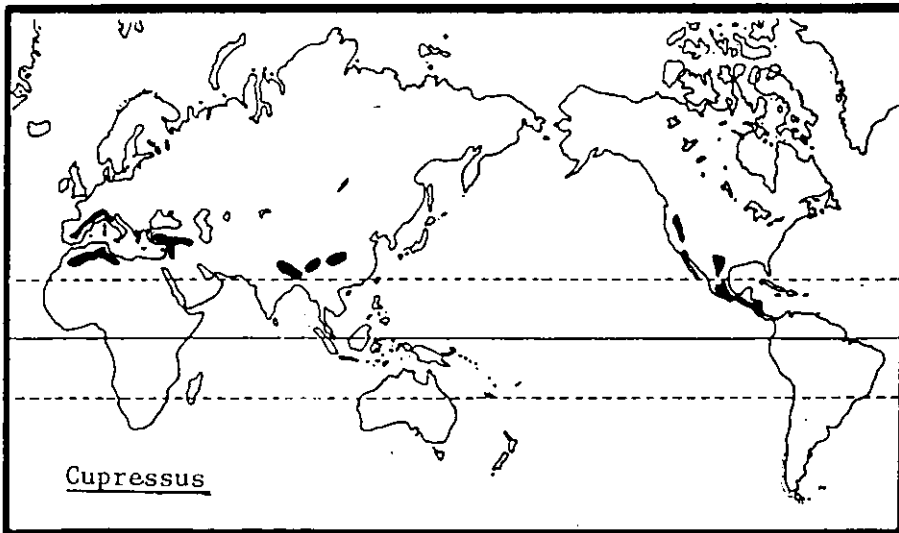
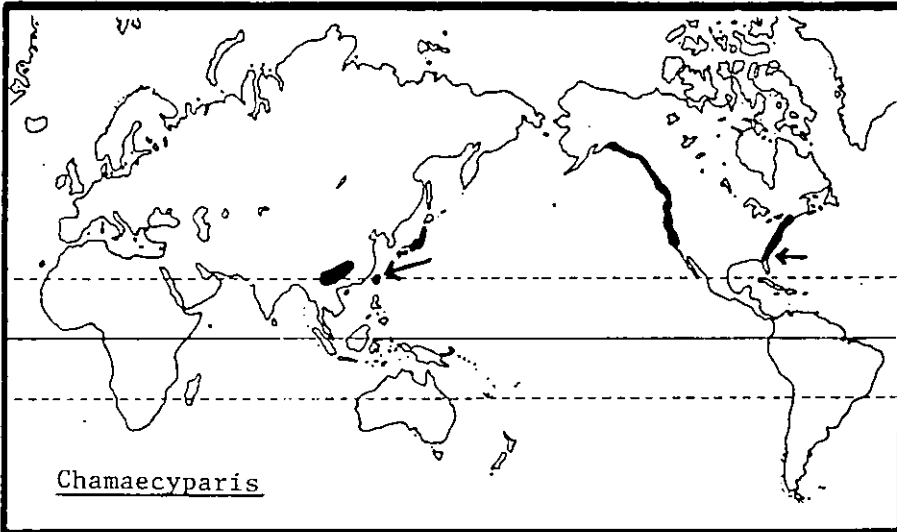
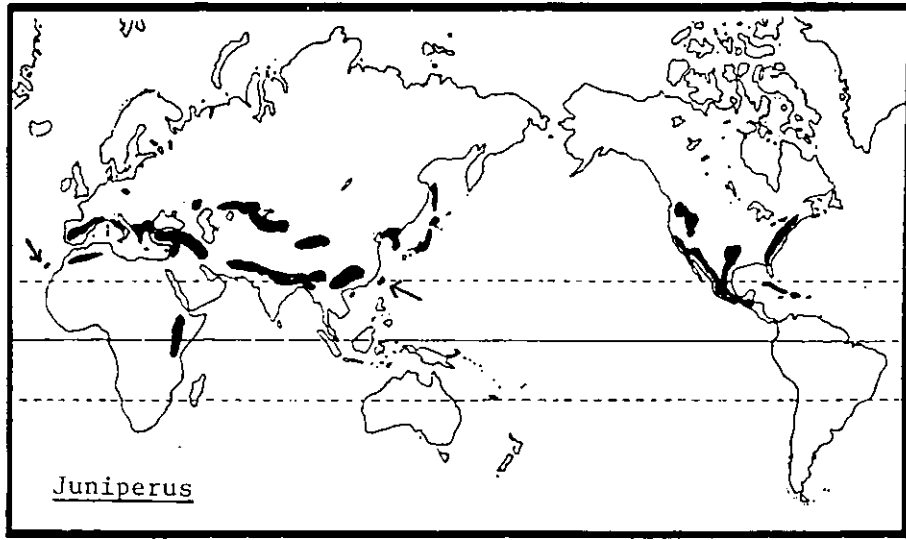


Figura 16. Distribución geográfica de los géneros *Juniperus*, *Chamaecyparis* y *Cupressus* (Cupressaceae).

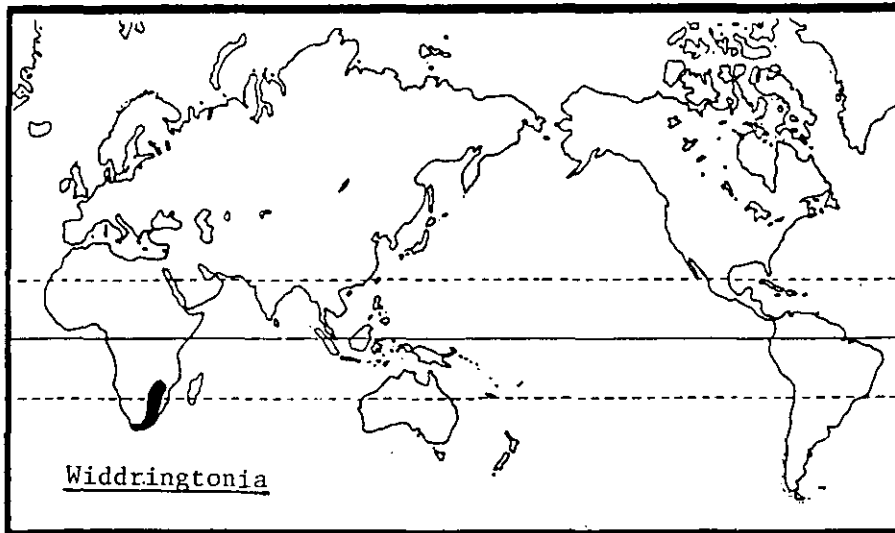
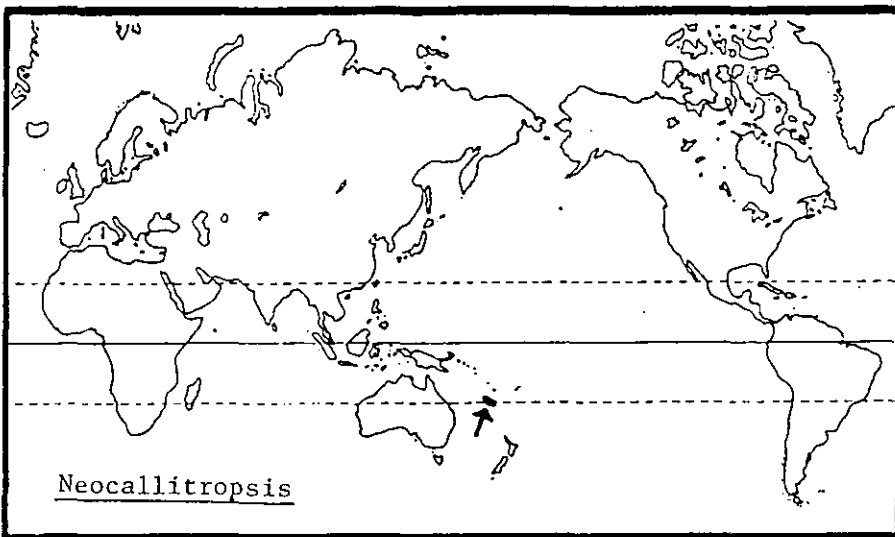
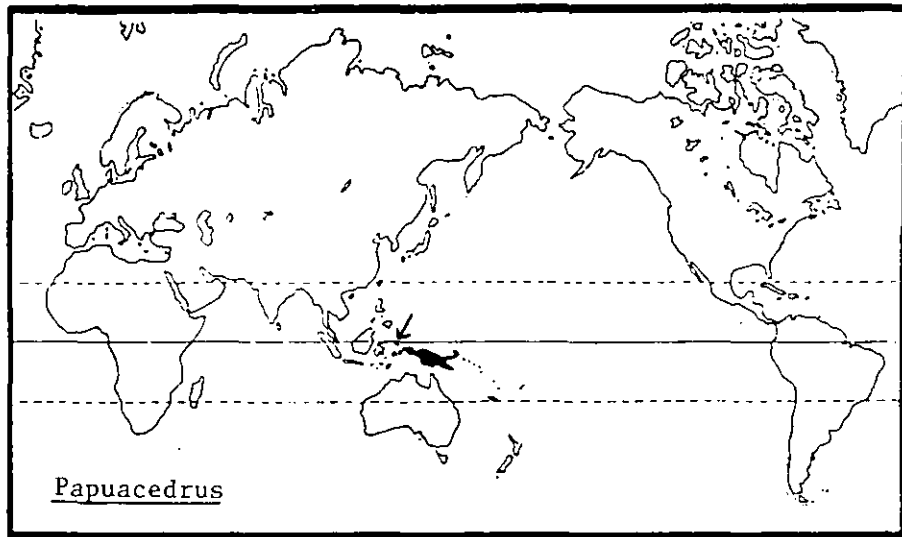


Figura 17. Distribución geográfica de los géneros *Papuacedrus*, *Neocallitropsis* y *Widdringtonia* (Cupressaceae).

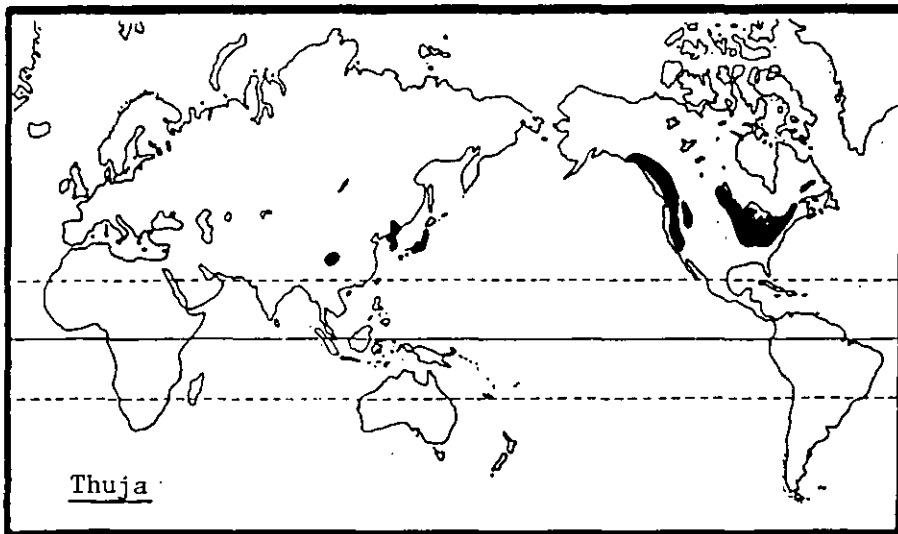
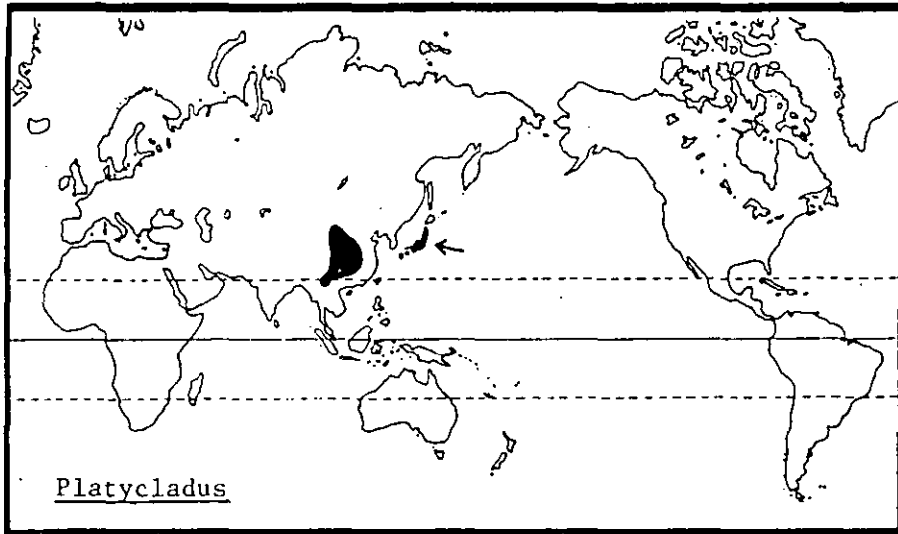
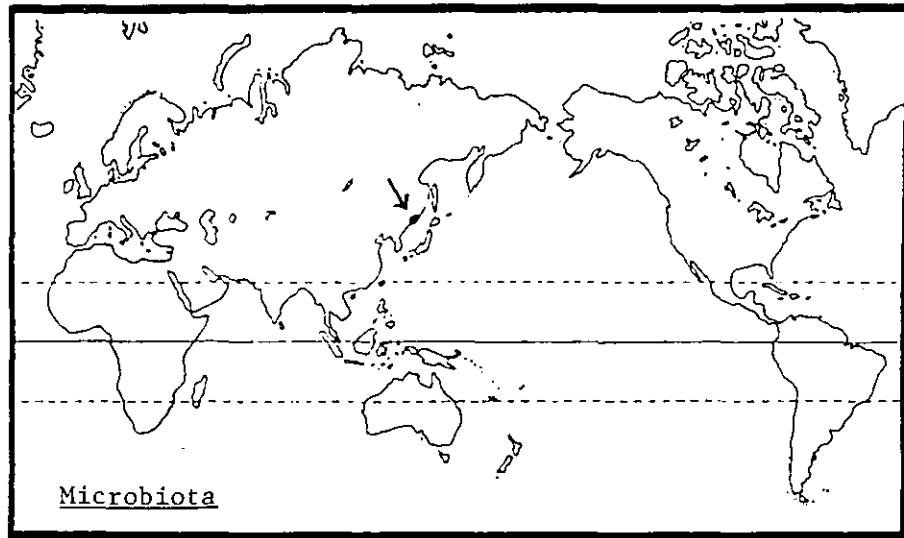


Figura 18. Distribución geográfica de los géneros *Microbiota*, *Platycladus* y *Thuja* (Cupressaceae).

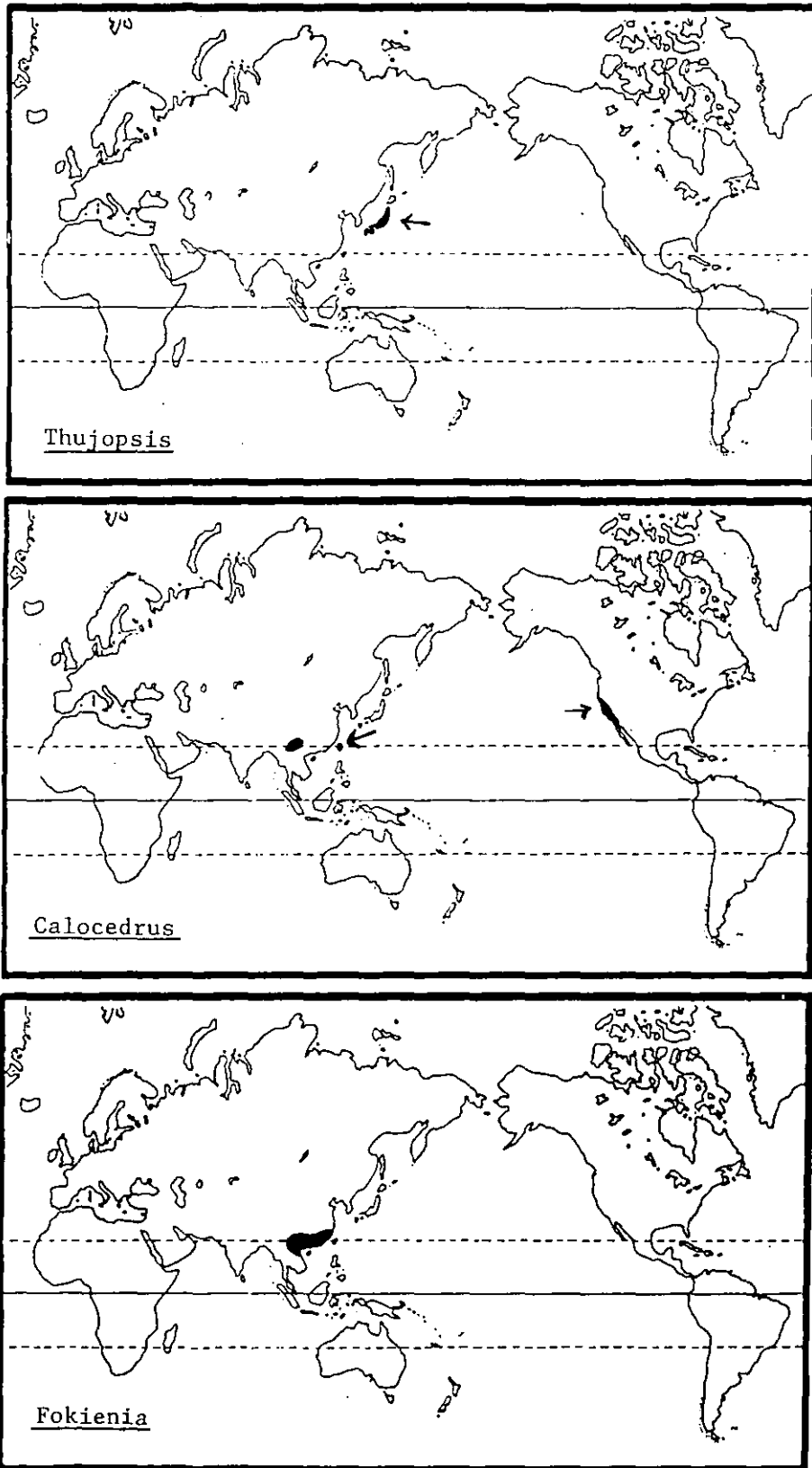


Figura 19. Distribución geográfica de los géneros *Thujopsis*, *Calocedrus* y *Fokienia* (Cupressaceae).

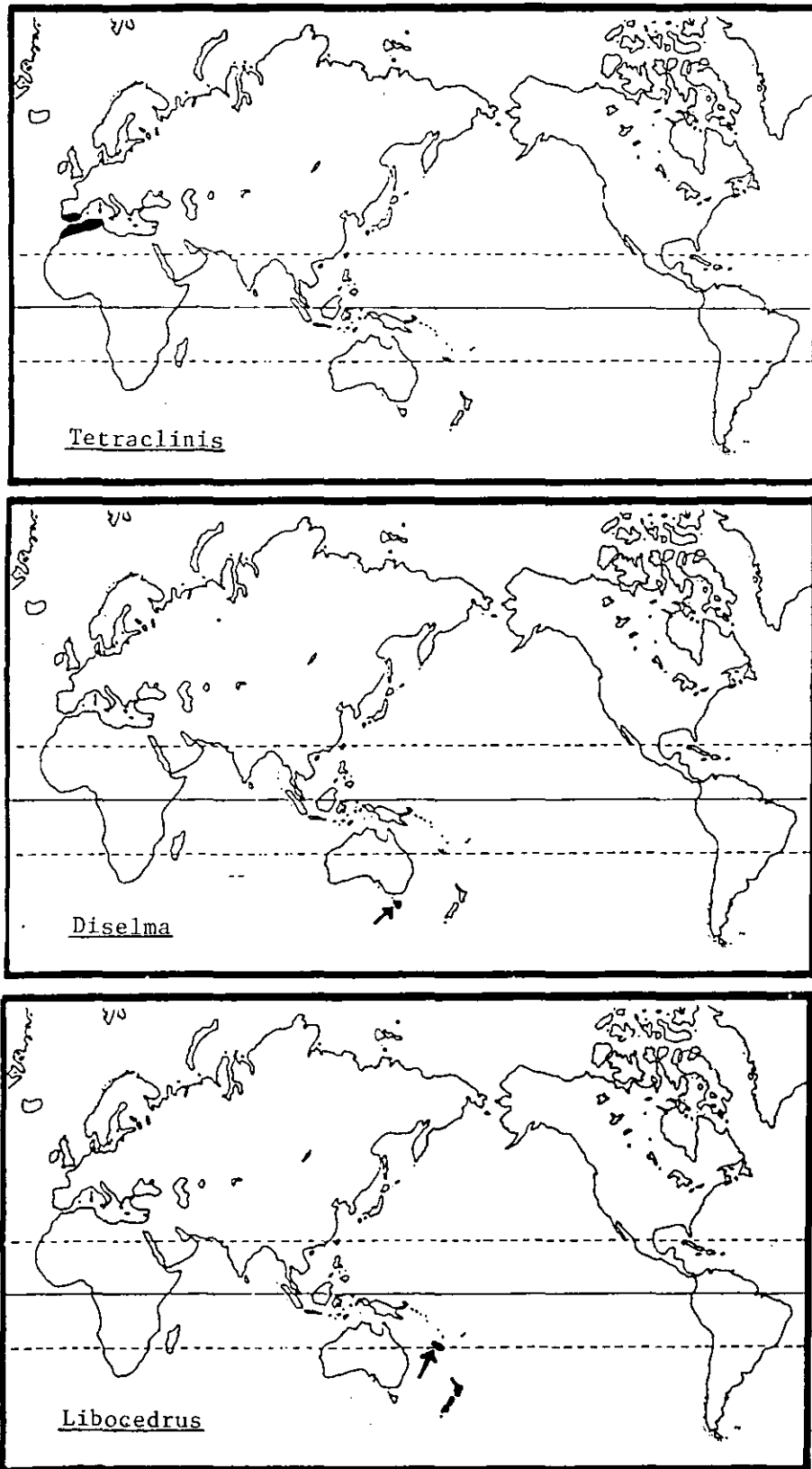


Figura 20. Distribución geográfica de los géneros *Tetraclinis*, *Diselma* y *Libocedrus* (Cupressaceae).

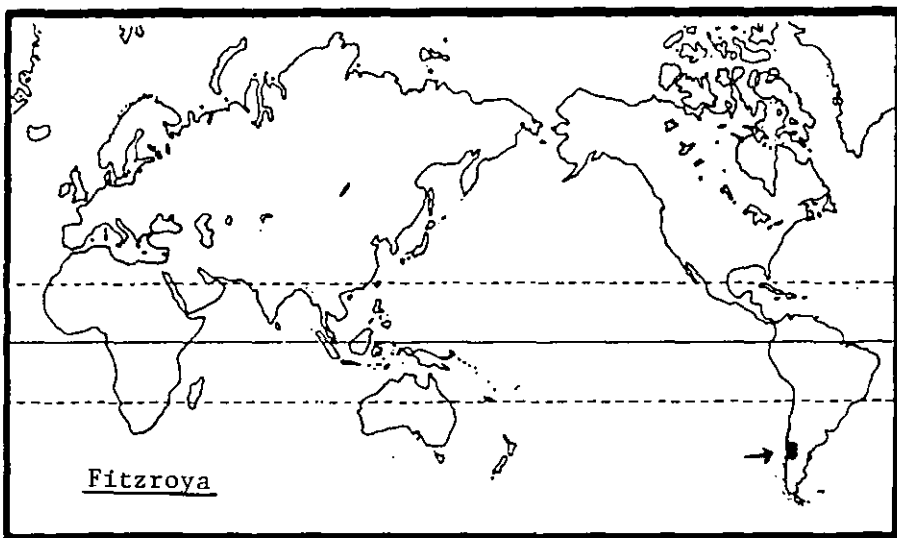
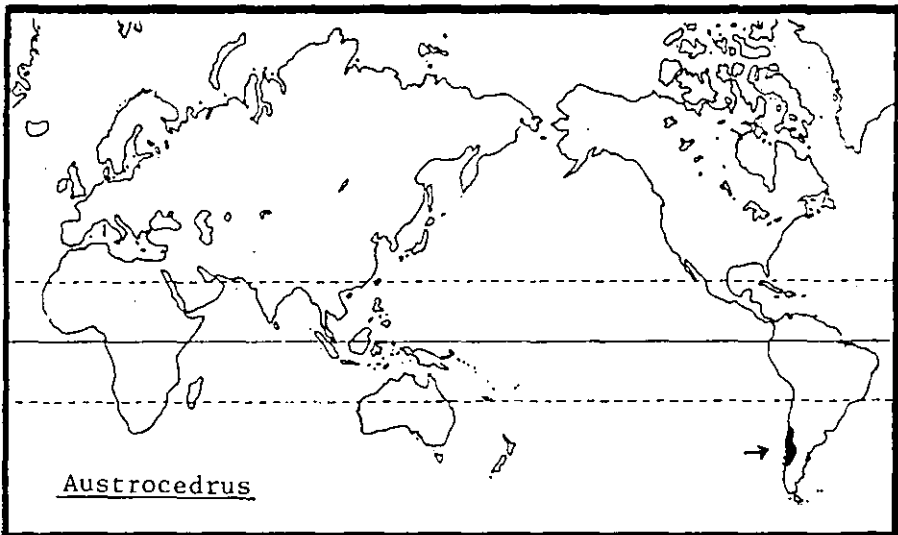
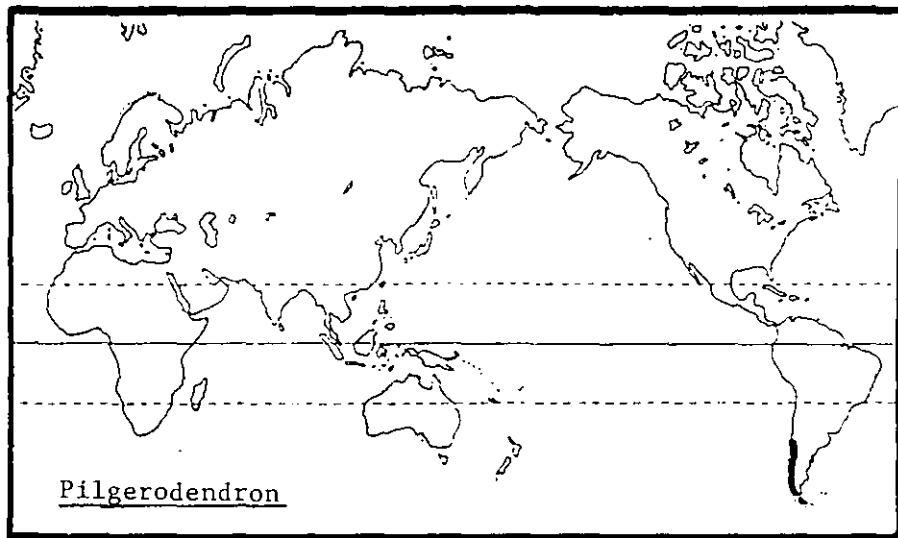


Figura 21. Distribución geográfica de los géneros *Pilgerodendron*, *Austrocedrus* y *Fitzroya* (Cupressaceae).

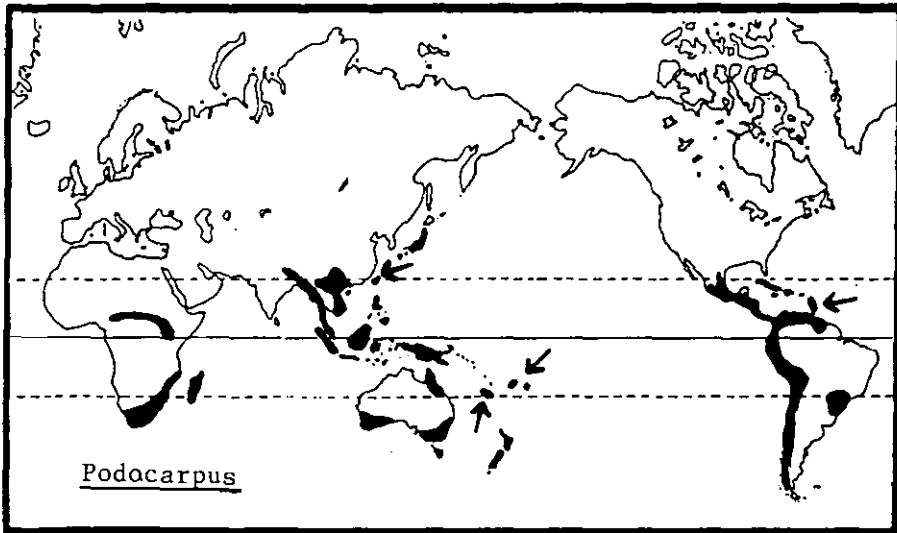
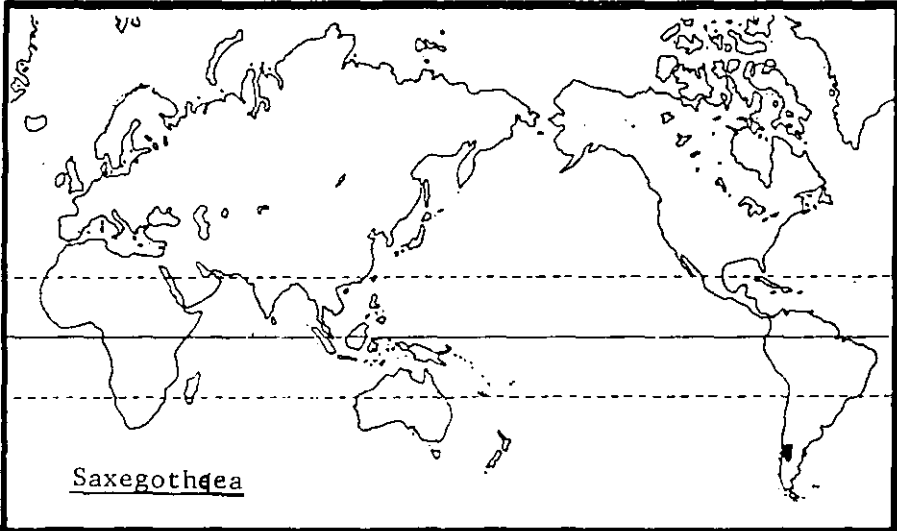
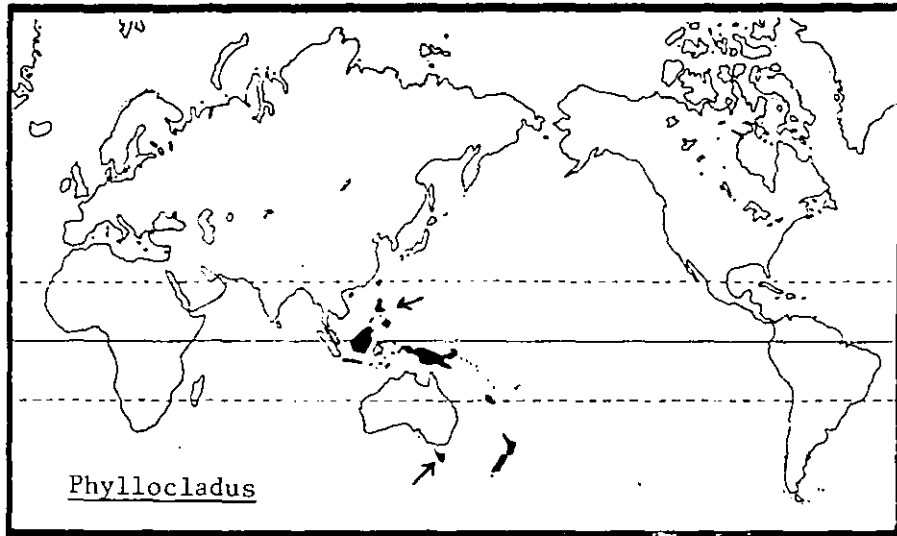


Figura 22. Distribución geográfica de los géneros *Phyllocladus*, *Saxegothaea* y *Podocarpus* (Podocarpaceae).

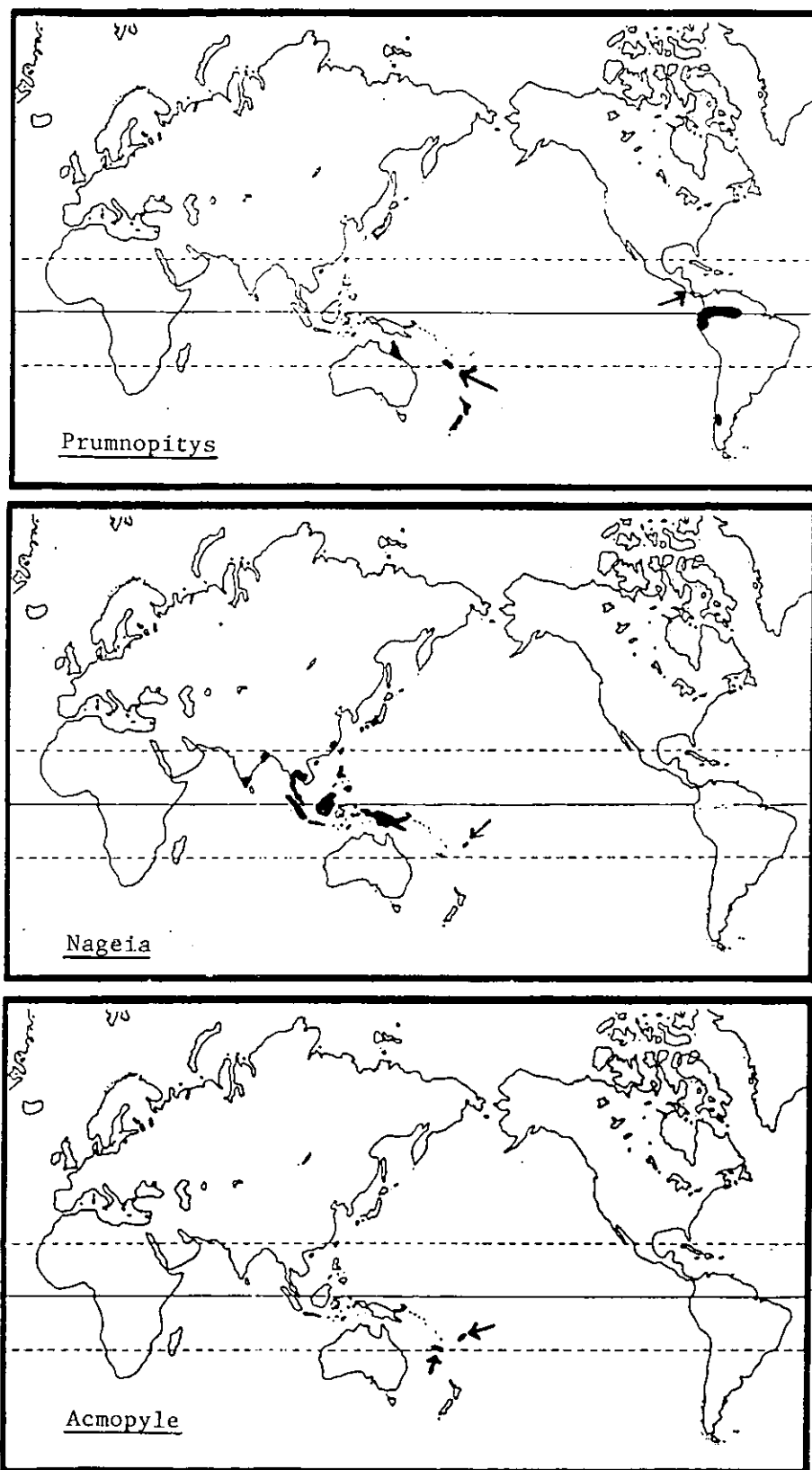


Figura 23. Distribución geográfica de los géneros *Prumnopitys*, *Nageia* y *Acropyle* (Podocarpaceae).

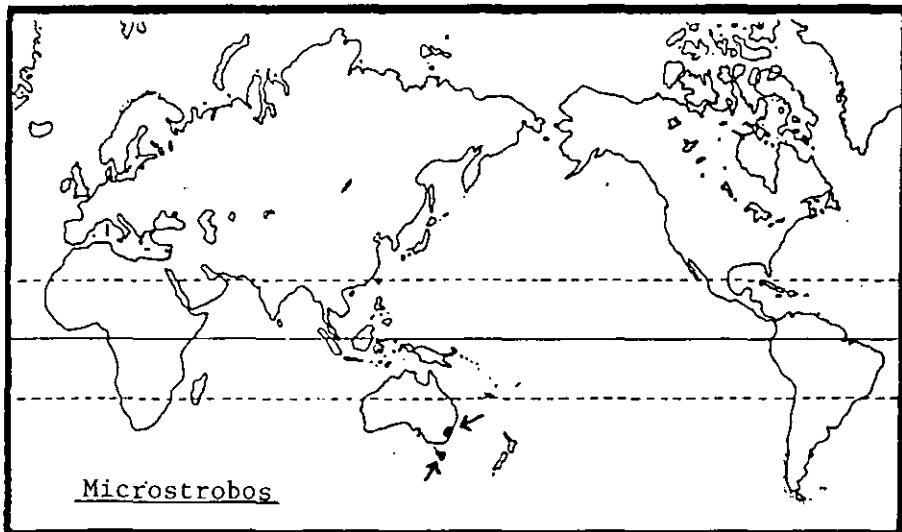
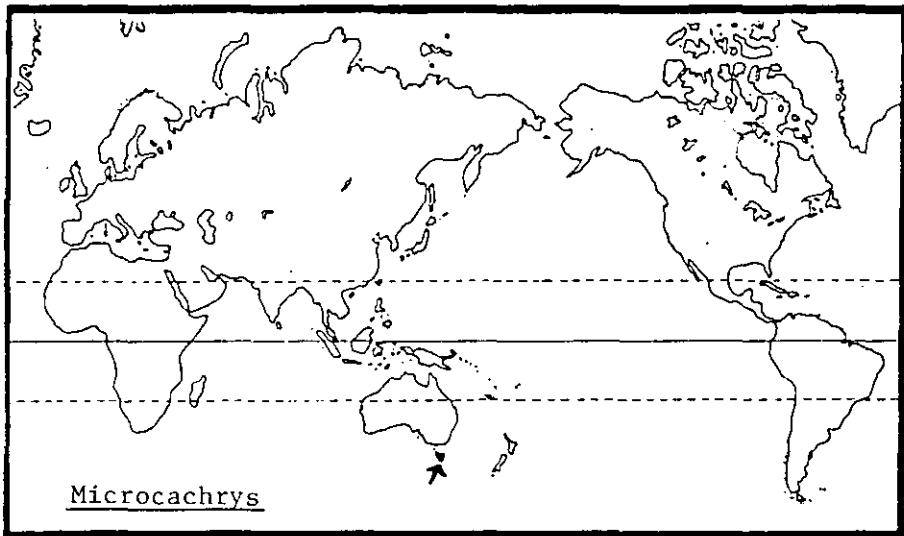
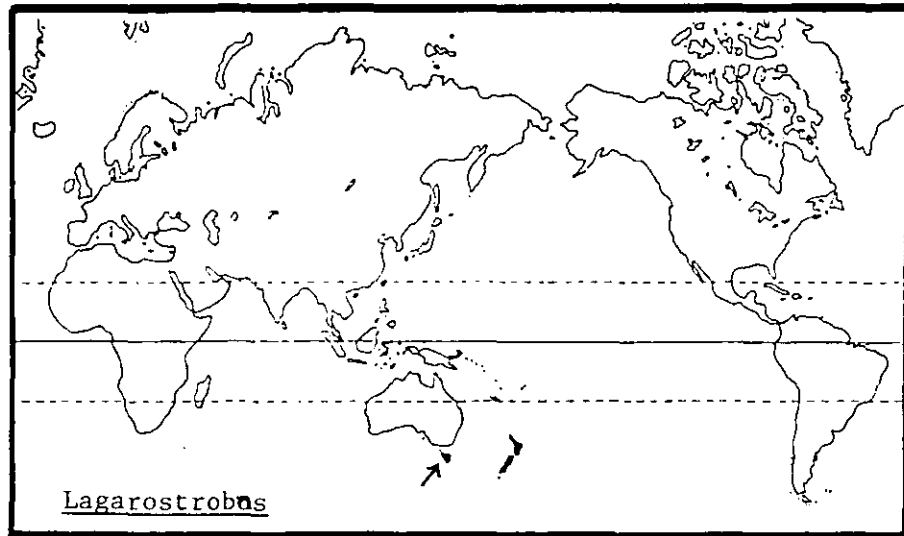


Figura 24. Distribución geográfica de los géneros *Lagarostrobos*, *Microcachrys* y *Microstrobos* (Podocarpaceae).

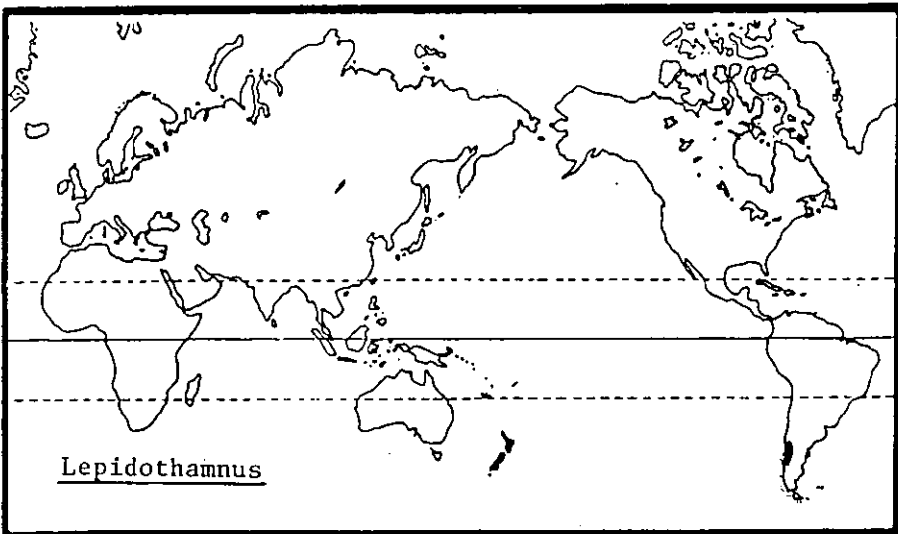
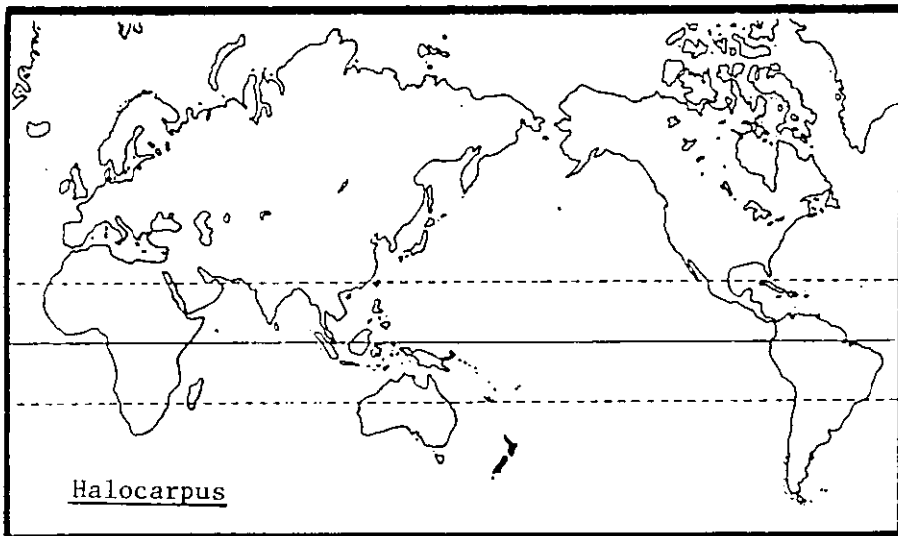
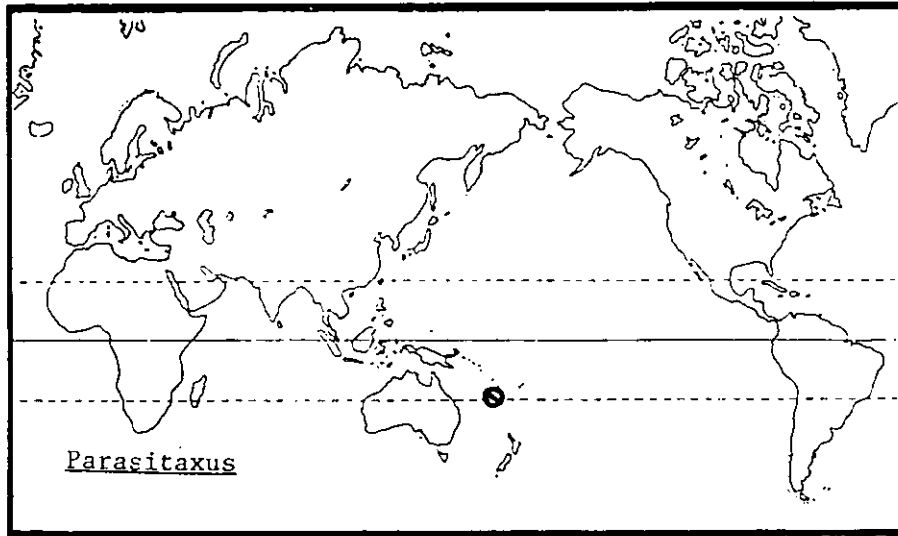


Figura 25. Distribución geográfica de los géneros *Parasitaxus*, *Halocarpus* y *Lepidothamnus* (Podocarpaceae).

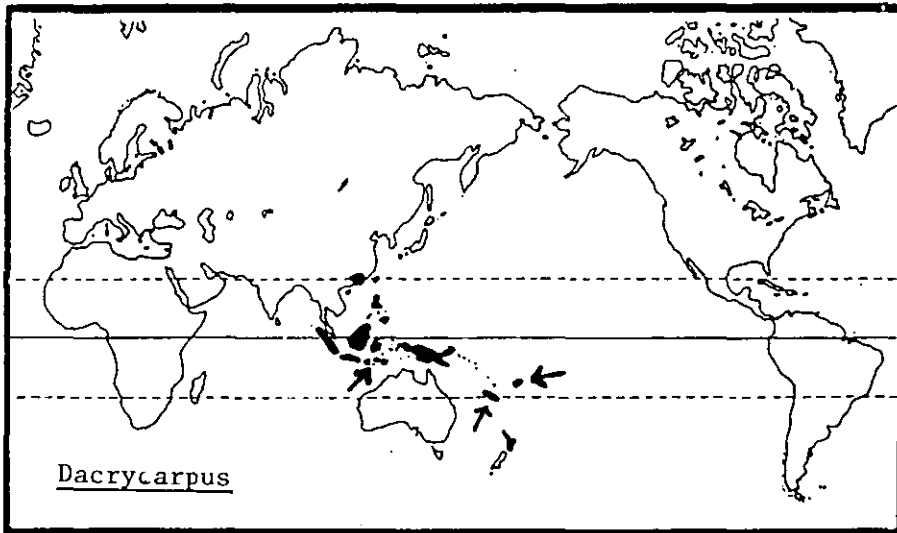
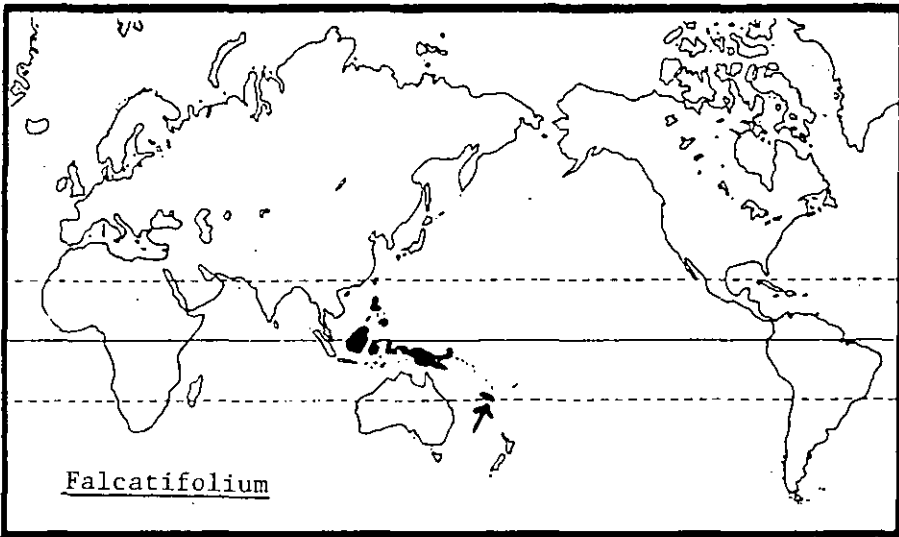
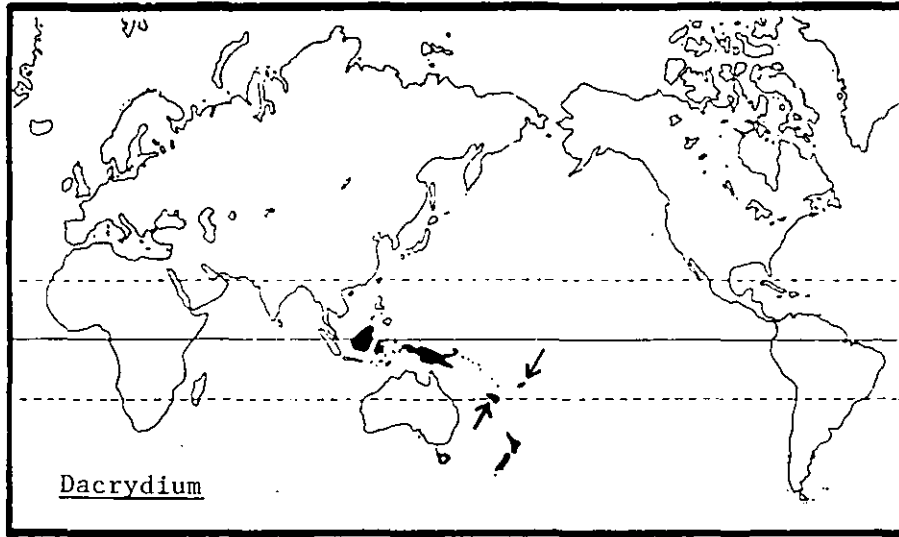


Figura 26. Distribución geográfica de los géneros *Dacrydium*, *Falcatifolium* y *Dacrycarpus* (Podocarpaceae).

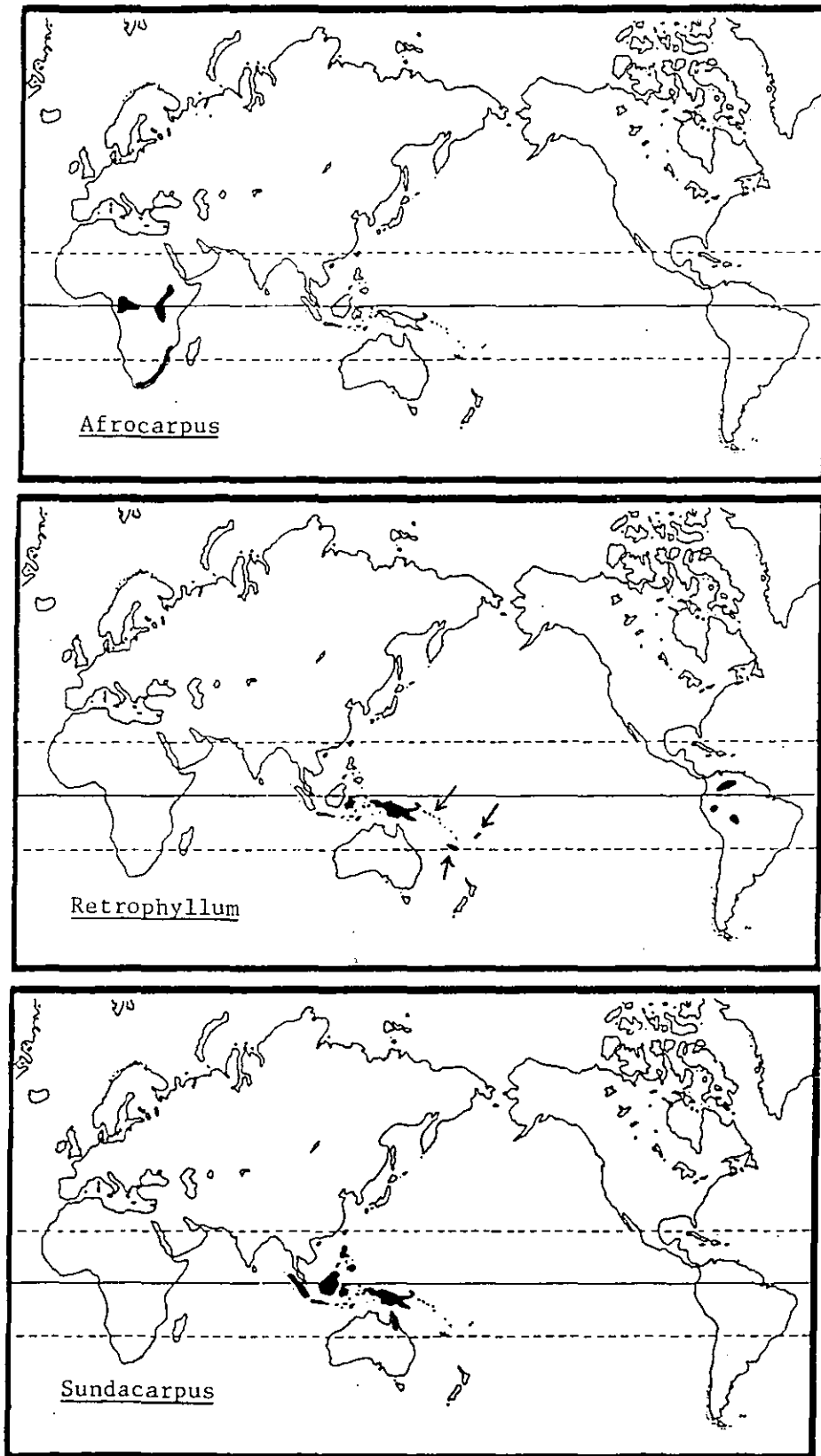


Figura 27. Distribución geográfica de los géneros *Afrocarpus*, *Retrophyllum* y *Sundacarpus* (Podocarpaceae).



CIENCIAS

Cd. Universitaria, DF, 18 de septiembre de 2000.

Raúl Contreras-Medina
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias, UNAM

Me es grato informarle que su artículo "De los modos y maneras de estudiar la distribución de los seres vivos. Metodologías contemporáneas en biogeografía histórica" ha sido aceptado para publicación y será incluido en el número 61 (enero-marzo) o 62 (abril-junio) del año 2001 de la revista *Ciencias*.

Agradezco su colaboración y aprovecho la ocasión para enviarle un cordial saludo.

Atentamente

Patricia Magaña Rueda
Directora de la revista *Ciencias*

De los modos y maneras de estudiar la distribución de los seres vivos

Metodologías contemporáneas en biogeografía histórica

Raúl Contreras-Medina

Introducción

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que se encarga del estudio de la distribución de los seres vivos en el tiempo y el espacio, tomando en cuenta los diversos factores que dieron lugar a tal distribución. Dentro de esta disciplina pueden reconocerse dos vertientes, la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica; de esta última nos ocuparemos en este trabajo, particularmente de los métodos aplicados para analizar la distribución de los taxones, los que involucran procesos a gran escala, como los cambios climáticos y la deriva continental que afectan a diferentes taxones por igual, además del fenómeno de la dispersión.

Actualmente la biogeografía histórica se encuentra en un estado de revolución metodológica, el cual fue iniciado en la década de los 60's con las contribuciones del botánico italiano León Croizat, quien criticó el exagerado papel de la dispersión provocado por los trabajos de Darwin y Wallace, los cuales influenciaron en gran medida la biogeografía de la primera mitad del siglo XX. A su vez las ideas de Darwin y Wallace en su momento, fueron contrapuestas a las explicaciones que sostenían los constructores de puentes terrestres y a los centros múltiples de creación (los cuales implican que un taxón se podía originar varias veces en lugares distintos).

Es entonces que a partir de los estudios de Croizat (1958, 1964) se ha dedicado más atención al análisis de patrones de distribución comunes a plantas y animales, que a estudiar las capacidades de dispersión de cada uno de ellos, así como sus rutas de

dispersión y centros de origen, como se hacía en la biogeografía darwiniana. Pero antes de Croizat, algunos autores como Phillip Sclater, ya tenían nociones del método comparativo en biogeografía; a mediados del siglo XIX, Sclater propuso una regionalización del mundo basándose en la distribución de aves y además planteó que cuando se comparan a las áreas por los taxones que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra.

Las críticas a la biogeografía dispersalista aunadas a las ideas de Croizat trajeron consigo el desarrollo de nuevas ideas teóricas en la biología comparada, las cuales llevaron al surgimiento de nuevos programas de investigación en biogeografía histórica: la panbiogeografía y la biogeografía cladística. En la década de los 80's se dio un gran debate entre los seguidores de ambos enfoques; en esta sentido la revista "Systematic Zoology" (actualmente "Systematic Biology") tuvo un papel muy importante, debido a que sirvió de foro para expresar los puntos de vista de una u otra escuela biogeográfica (Morrone com. pers.); sin embargo, a pesar de las diferencias entre ambos métodos, algunos autores han propuesto que ambas se pueden integrar dentro de un mismo análisis considerándose como diferentes fases (Crisci y Morrone, 1992).

Independientemente del método que se utilice en el análisis biogeográfico, el punto inicial es conocer la distribución geográfica del grupo o grupos que se desean estudiar. La obtención de esta información puede provenir de diferentes fuentes; Morrone y Ruggiero (inéd.) señalan que esta información se puede obtener de colecciones científicas como herbarios y museos, de la literatura, o bien de material recolectado por nosotros mismos; sin embargo, es importante preguntarse si el reconocimiento de organismos endémicos y de categorías taxonómicas es el correcto, debido a la existencia de una serie de problemas con los que nos podemos enfrentar y que de momento no se pudieran resolver. Dichos

problemas son: la falta de recolecta, la extinción local de un taxón en alguna de las áreas de estudio, la mala identificación de ejemplares en las colecciones y errores en la ubicación de la localidad de recolecta, así como la falta de estudios taxonómicos para ciertos grupos que nos interesan.

Para llevar a cabo un análisis en biogeografía histórica aplicando metodologías contemporáneas, es necesario realizar varios pasos sucesivos que involucran por una parte el reconocimiento de las áreas de endemismo, por otra la aplicación del método panbiogeográfico y finalmente alguno de los métodos de la biogeografía cladística (Morrone y Crisci, 1995).

El objetivo de esta contribución es presentar las diferentes etapas por las que se atraviesa al realizar un estudio de biogeografía histórica aplicando metodologías contemporáneas en forma conjunta dentro del mismo análisis, esto con la finalidad de obtener un enfoque más completo de la distribución de los taxones.

Áreas de endemismo

Un área de endemismo se puede definir como la superposición en las áreas de distribución de dos o más taxones y representa la unidad básica para llevar a cabo estudios de biogeografía cladística (Morrone *et al.*, 1996) siendo de interés panbiogeográfico al considerarse como zonas con una historia geológica compleja.

El solapamiento entre las áreas de distribución para reconocer las áreas de endemismo puede ser de tres formas diferentes (Espinosa y Llorente, 1993): 1) homopátrida, que consiste en la superposición total de un par de áreas, 2) endopátrida, donde un área de distribución queda incluida dentro de una segunda más grande y 3) alelopátrida, que se refiere a dos áreas que se solapan parcialmente (figura 1).

El reconocimiento de las áreas de endemismo permite una regionalización a diferentes escalas, dependiendo si se trata de especies o de taxones superiores, con lo que se pueden delimitar unidades biogeográficas como son las regiones, subregiones, dominios y provincias, entre otras (Morrone *et al.*, 1996). La regionalización se realiza a partir del estudio de las áreas de distribución y su solapamiento, especialmente para taxones de plantas y animales, representando una actividad que se ha llevado a cabo desde el siglo XIX y que sigue realizándose por los biogeógrafos contemporáneos.

Un método que se ha utilizado para delimitar y reconocer áreas de endemismo es el Análisis de Simplicidad de Endemismos o PAE (por sus siglas en inglés Parsimony Analysis of Endemicity), el cual consiste en obtener un cladograma general de áreas a partir de una matriz de taxones por áreas (figura 2); preferentemente se debe tratar de grupos monofiléticos que se distribuyan en las áreas a estudiar (Morrone *et al.*, 1996), ya sea que se tenga el cladograma del taxón, o bien que mediante taxonomía tradicional se conozca que se trata de un grupo monofilético, gracias a lo cual no es estrictamente necesario tener los cladogramas taxonómicos; por convención la presencia de un taxón en una de las áreas se representa con el número 1 y con 0 la ausencia (figura 2b). En la matriz también se incluye un área hipotética codificada con ceros, para determinar la raíz del cladograma (Morrone y Crisci, 1995); por otra parte, es preferible omitir a los taxones que habiten en todas las áreas, así como aquellos que solamente se presenten en una, los cuales se consideran poco informativos para encontrar relaciones entre las áreas. Una vez que se tiene completa la matriz, se puede utilizar un programa de cómputo que incluya un algoritmo de simplicidad, como el Hennig86 o el PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), con la finalidad de obtener el cladograma de áreas (figura 2c), reconociéndose

en éste las áreas de endemismo y la relación hipotética entre ellas, donde los taxones comunes a dos o más áreas representan las sinapomorfias.

Panbiogeografía

El método panbiogeográfico fue desarrollado originalmente por Croizat (1958, 1964) y continuado por la escuela neozelandesa con Craw, Grehan, Heads y Henderson, entre otros. La parte inicial consiste básicamente en representar las localidades de recolecta o las áreas de distribución de un taxón particular en mapas; dicho taxón puede ser una especie, un grupo de especies, un género o una familia. Las localidades o las áreas de distribución se unen con sus vecinas más cercanas mediante una línea llamada trazo individual (Croizat, 1964), el cual representa las coordenadas primarias del taxón en el espacio (Croizat, 1964) y es donde se ha llevado a cabo su evolución (Crisci y Morrone, 1992).

En la panbiogeografía, la distribución de los taxones es vista como un carácter biogeográfico y al igual que cualquier carácter taxonómico debe ser analizada con la finalidad de establecer afinidad natural o falsa, ello permite establecer las homologías biogeográficas entre los taxones y se refiere a que ciertos grupos biológicos formaron parte de una misma biota ancestral actualmente fragmentada por algún evento de deriva continental o de cambio climático.

Luego de delineado el trazo individual se le da una dirección, es decir se le orienta, lo cual puede hacerse bajo alguno de los siguientes criterios: 1) hipótesis filogenética, 2) línea de base y 3) centro de masa (Morrone *et al.*, 1996). En el primer caso es necesario conocer la filogenia del grupo, (lo que significa tener el cladograma del taxón), lo cual resulta problemático para ciertos grupos debido a que para muchos no se han realizado análisis filogenéticos. El segundo caso es uno de los más utilizados y resulta en ocasiones fácil de reconocer, pues una línea de base puede estar representada por una cadena montañosa, un

valle o una cuenca oceánica, es decir, cualquier rasgo geológico que se pueda identificar en un mapa. Por último, el centro de masa se refiere a la máxima concentración de diversidad de un taxón (Espinosa y Llorente, 1993), pero tiene el inconveniente de ser similar a uno de los criterios para reconocer los centros de origen; el concepto de centro de origen frecuentemente utilizado en la escuela dispersalista fue duramente criticado por Croizat a lo largo de toda su obra.

Para ejemplificar la elaboración del trazo individual en la figura 3a se muestra la distribución geográfica del género *Calocedrus*, conífera del este de Asia y América del Norte, incluyendo México; la información sobre su distribución se obtuvo a partir de la consulta de literatura y de la revisión de ejemplares en diferentes herbarios mexicanos (MEXU, ENCB, XAL y CHAP). Después de que se elabora el mapa de distribución del taxón se dibuja su trazo individual (figura 3b), uniendo en este caso las áreas de distribución del género *Calocedrus* y considerando al océano Pacífico como la línea de base.

Cuando se dibujan los trazos individuales de varios taxones, en ocasiones existe una coincidencia entre ellos, no obstante que presenten diferentes capacidades de dispersión; esta congruencia llamó la atención de Croizat y la nombró trazo generalizado, ésto es, la línea resultante de la congruencia de dos o más trazos individuales. Estos trazos generalizados indican la preexistencia de biotas ancestrales que subsecuentemente se fueron fragmentando debido a cambios climáticos o procesos tectónicos (Morrone y Crisci, 1995). En las figuras 4 a la 8 se muestran los trazos individuales de diferentes taxones que tienen una distribución austral, su congruencia nos permite construir el trazo generalizado (figura 9). En ocasiones dos o más trazos generalizados se intersectan o sobrelapan en un área determinada, dicha zona es reconocida como nodo y representa un área compuesta en lo

que se refiere a sus elementos bióticos y compleja en cuanto a su historia geológica (figuras 10-17). El reconocimiento de estas zonas rompe con propuestas anteriores de las distintas clasificaciones biogeográficas de la Tierra basadas en las distribuciones de animales o plantas, debido a que en ocasiones estas zonas resultan ser unidades biogeográficas, pero desde el punto de vista de la panbiogeografía representan límites biogeográficos.

La panbiogeografía es un método que se utiliza para reconocer patrones de distribución y homologías espaciales, los cuales están representados por los trazos generalizados y pueden tener una gran influencia en la elección de las áreas a ser analizadas en un estudio de biogeografía cladística.

Biogeografía cladística

La biogeografía cladística fue formulada por un grupo de biólogos del Museo Americano de Nueva York a partir de la asociación de los conceptos de la panbiogeografía de Croizat y la metodología de la sistemática filogenética propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig (Crisci y Morrone, 1992; Espinosa y Llorente, 1993).

La biogeografía cladística se sustenta en una estrecha relación entre la sistemática y la biogeografía, al considerar que los cladogramas taxonómicos, convertidos en cladogramas de áreas, pueden ayudar a conocer la secuencia de separación de las áreas bajo estudio, así como proponer hipótesis de relación entre las áreas de endemismo.

Para realizar un estudio de este tipo se requiere de cladogramas taxonómicos del o de los grupos que nos interesen, ya sea que nosotros mismos los obtengamos, o bien de la literatura; debido a que para la mayoría de los grupos todavía no existen tales estudios, la obtención de los cladogramas resulta una limitante para llevar a cabo este tipo de análisis biogeográfico.

Cuando ya se tienen los cladogramas taxonómicos se construyen los cladogramas de áreas, los cuales se obtienen a partir de la sustitución de los taxones terminales por las áreas que estos habitan, como se muestra en la figura 18; la inclusión de varios taxones dentro de un mismo análisis permite obtener un cladograma general de áreas; cabe señalar que para cualquier análisis se debe contar con al menos dos cladogramas taxonómicos. El análisis de los cladogramas de áreas es un procedimiento sencillo cuando cada taxón es endémico a un área y en cada área solamente habita un taxón; sin embargo, ciertos taxones provocan complicaciones dentro de los análisis biogeográficos debido a que dificultan la resolución y son denominados como los problemas en biogeografía cladística (figura 19), estos son: a) distribuciones redundantes, b) taxones ampliamente distribuidos y c) áreas faltantes. El primero se refiere a que en un área habitan dos o más taxones del mismo grupo, provocando la aparición de esa área en dos o más ramas terminales del mismo cladograma (figura 19a), lo cual implica simpatria en su distribución; el segundo trata sobre determinados taxones dentro de un grupo que tienen un intervalo de distribución muy grande (figura 19b), lo que puede deberse a dispersión, a que un taxón con una distribución amplia no respondió al evento vicariante, o a la falta de estudios taxonómicos profundos y que por lo tanto se trate realmente de entidades distintas; finalmente, el tercer problema se refiere a que en ocasiones en uno de los cladogramas de áreas para un cierto taxón no aparece una o más de todas las áreas consideradas en el análisis (figura 19c), esto es porque el taxón ocurre en el área faltante pero no ha sido recolectado, habitó el área pero se extinguió o bien nunca existió en la zona.

Para tratar de resolver dichos problemas se han desarrollado varios métodos, entre los que destacan el análisis de componentes y el análisis de simplicidad de Brooks (Morrone y Crisci, 1995).

Una vez que se tienen resueltos los cladogramas de áreas, puede obtenerse el cladograma general de áreas, el cual representa una hipótesis de relación entre las áreas bajo estudio y la secuencia de su fragmentación. Cuando se obtienen varios cladogramas generales de áreas se les aplica un consenso estricto para obtener un solo árbol. Finalmente el cladograma general de áreas se puede comparar con los resultados de estudios previos y con un cladograma geológico.

El Análisis de Componentes pretende hallar el o los cladogramas comunes a todos los cladogramas resueltos de áreas, para lo cual se comparan los cladogramas resueltos de cada taxón, determinándose la intersección para todos los taxones donde el cladograma común a todos ellos representa el cladograma general de áreas.

En el método de simplicidad de Brooks o BPA (por sus siglas en inglés Brooks Parsimony Analysis) se obtiene una matriz de taxones por áreas, donde los taxones representan los caracteres; al igual que en el método de PAE, la presencia se indica con 1 y la ausencia con 0. En la matriz también se incluyen los antecesores hipotéticos de dichos taxones y su distribución se obtiene a partir de la suma de las distribuciones de los taxones descendientes; los datos mencionados se obtienen al analizar los cladogramas, como se muestra en la figura 20. La información obtenida de los cladogramas de áreas de varios grupos biológicos, combinados en la matriz de datos, tiene como resultado la obtención de un cladograma general de áreas.

Ya sea que se parta de una matriz, como en el caso del BPA o de los cladogramas taxonómicos como en el Análisis de Componentes, existen diferentes programas de cómputo que tienen aplicación en biogeografía cladística; una revisión exhaustiva de dichos programas se puede encontrar en Crisci *et al.* (1994). Los programas Hennig86 y PAUP se pueden utilizar para analizar la matriz resultante del BPA. Un programa que vale la pena

comentar por ser uno de los más utilizados en el Análisis de Componentes y que no se incluyó en el trabajo mencionado debido a su aparición reciente es el COMPONENT 2.0; dicho programa tiene una limitante en cuanto al número de cladogramas taxonómicos con los que se puede trabajar, siendo un máximo de diez. Linder y Crisp (1995) se enfrentaron con dicha limitante del COMPONENT 2.0, al tener 12 cladogramas para analizar; tratando de resolver el problema hicieron varias combinaciones de los cladogramas y posteriormente las corrieron bajo dicho programa, lo cual es problemático, ya que diferentes combinaciones llevan a resultados distintos. Dicho programa requiere de cladogramas totalmente resueltos, esto es sin politomías, ya que si se presentan las resuelve al azar. Presenta la ventaja de estar en ambiente Windows (Microsoft) lo cual lo hace muy amigable, además de que cuenta con un manual de instrucciones y otro tipo de facilidades para el manejo de los datos, tales como mensajes de error y editor de datos. Para su empleo es necesaria una computadora IBM compatible con procesador 486 o superior, 2Mb en RAM y 1 Mb de espacio libre en disco duro; además el programa requiere de Windows 3.0 o superior.

Conclusiones

Un estudio biogeográfico puede tener varias etapas y en cada una puede intervenir la aplicación de alguna de las diferentes metodologías contemporáneas, donde el análisis de la distribución de los taxones bajo estudio nos puede llevar al reconocimiento y delimitación de áreas de endemismo; las homologías espaciales entre los taxones se pueden determinar mediante un análisis panbiogeográfico y las relaciones hipotéticas entre las áreas que habitan los taxones, así como la secuencia de su fragmentación mediante un estudio de biogeografía cladística; sin embargo, se ha considerado a la panbiogeografía y a la biogeografía cladística como programas de investigación en competencia (Crisci y

Morrone, 1992), pero como se ha visto a lo largo del desarrollo de este trabajo, ambas metodologías pueden ser complementarias y utilizarse como diferentes fases dentro de un mismo análisis biogeográfico, donde las homologías biogeográficas de los taxones son obtenidas a partir de un trazo generalizado de la panbiogeografía y con la biogeografía cladística se obtiene la secuencia de fragmentación de las áreas involucradas en el trazo. La aplicación del método de PAE se puede realizar de manera preliminar a los métodos de la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

La manera en como son vistas las áreas de endemismo en cada una de dichas escuelas biogeográficas es distinta, debido a que en la biogeografía cladística representan la unidad de estudio, mientras que para la panbiogeografía representan límites biogeográficos entre áreas naturales y son zonas que presentan una complejidad biótica y geológica, denominadas nodos; por ejemplo, la isla de Nueva Caledonia ubicada en el suroeste del océano Pacífico, ha sido considerada como un área de endemismo para varios taxones tanto de plantas como de animales; en la biogeografía cladística es una más de las áreas incluidas en los análisis, mientras que para la panbiogeografía representa un nodo. Sin embargo, el reconocimiento de las áreas de endemismo es de gran importancia en ambos enfoques, debido a que en escalas menores pueden resultar áreas favorables para la conservación de la biodiversidad.

A partir de futuros análisis que involucren la visión conjunta de la panbiogeografía y de la biogeografía cladística, incluyendo los estudios de las áreas de endemismo, se logrará un mejor entendimiento y una mayor aproximación a la historia de la evolución de la Tierra y la distribución de los seres vivos.

Agradecimientos

Agradezco a Adriana Ruiz, Isolda Luna, Juan José Morrone y Karla González por la lectura crítica y comentarios al manuscrito. Este trabajo es parte de la tesis de Maestría en Ciencias del autor. Se agradece el apoyo de los proyectos 31879-N de CONACyT y PAPIIT IN205799 de DGAPA, UNAM.

Referencias bibliográficas

- Crisci, J. V. y J. J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, no. especial 6: 87-97.
- Crisci, J. V., A. Lanteri, y E. Ortiz. 1994. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección, In: Llorente, J. e I. Luna (comps.), *Taxonomía biológica*, Fondo de Cultura Económica-UNAM, México, pp. 207-225.
- Croizat, L.. 1958. *Panbiogeography*, Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, and form: The biological synthesis*, Publicado por el autor, Caracas.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO. México, D. F. 133 p.
- Linder, J. y M. Crisp. 1995. *Nothofagus* and Pacific biogeography, *Cladistics* 11(1): 5-32.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*, UNAM, México, 155 p.

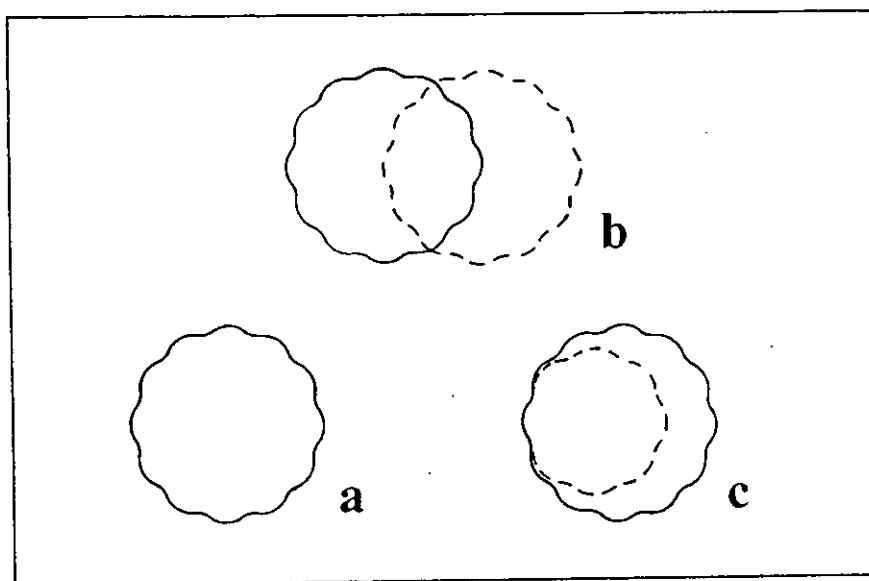
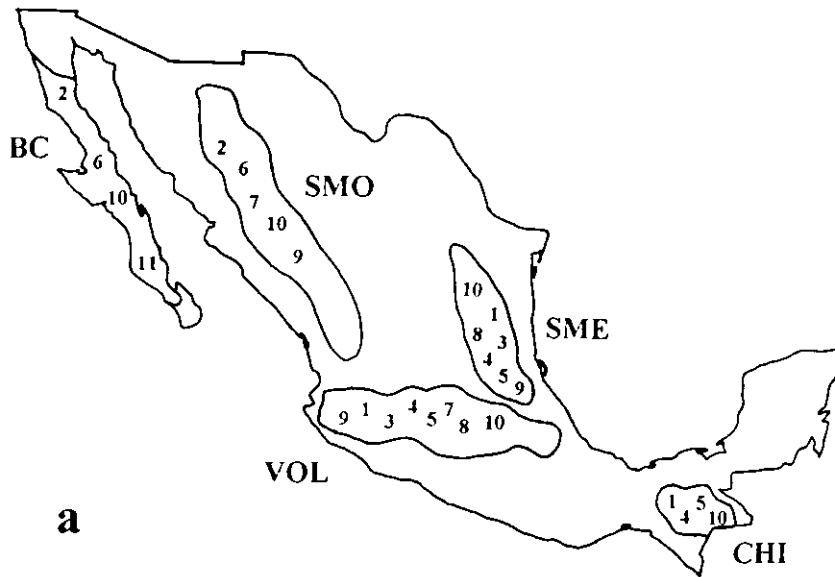


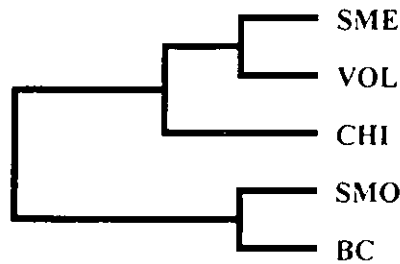
Fig. 1. Tipos de solapamiento entre áreas de distribución; a) homopátrida, b) endopátrida y c) alelopátrida.



a

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
X	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SME	1	0	1	1	1	0	0	1	1
VOL	1	0	1	1	1	0	1	1	1
CHI	1	0	0	1	1	0	0	0	0
SMO	0	1	0	0	0	1	1	0	1
BC	0	1	0	0	0	1	0	0	0

b



c

Fig. 2. Análisis de simplicidad de endemismos. Mapa con 11 taxones distribuidos en cinco áreas (a), matriz de taxones por áreas (b) y cladograma general de áreas obtenido (c). Nótese que el taxón 10 solamente se presenta en una de las áreas, mientras que el taxón 11 se presenta en todas las áreas, por lo que ninguno de los dos contribuye a establecer hipótesis de relación entre las áreas estudiadas.

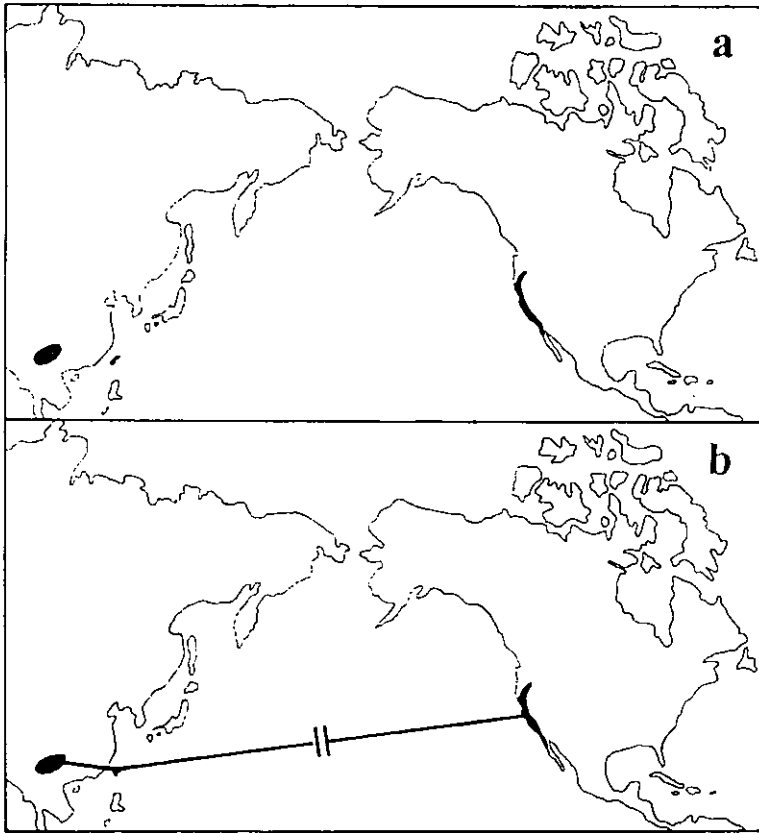
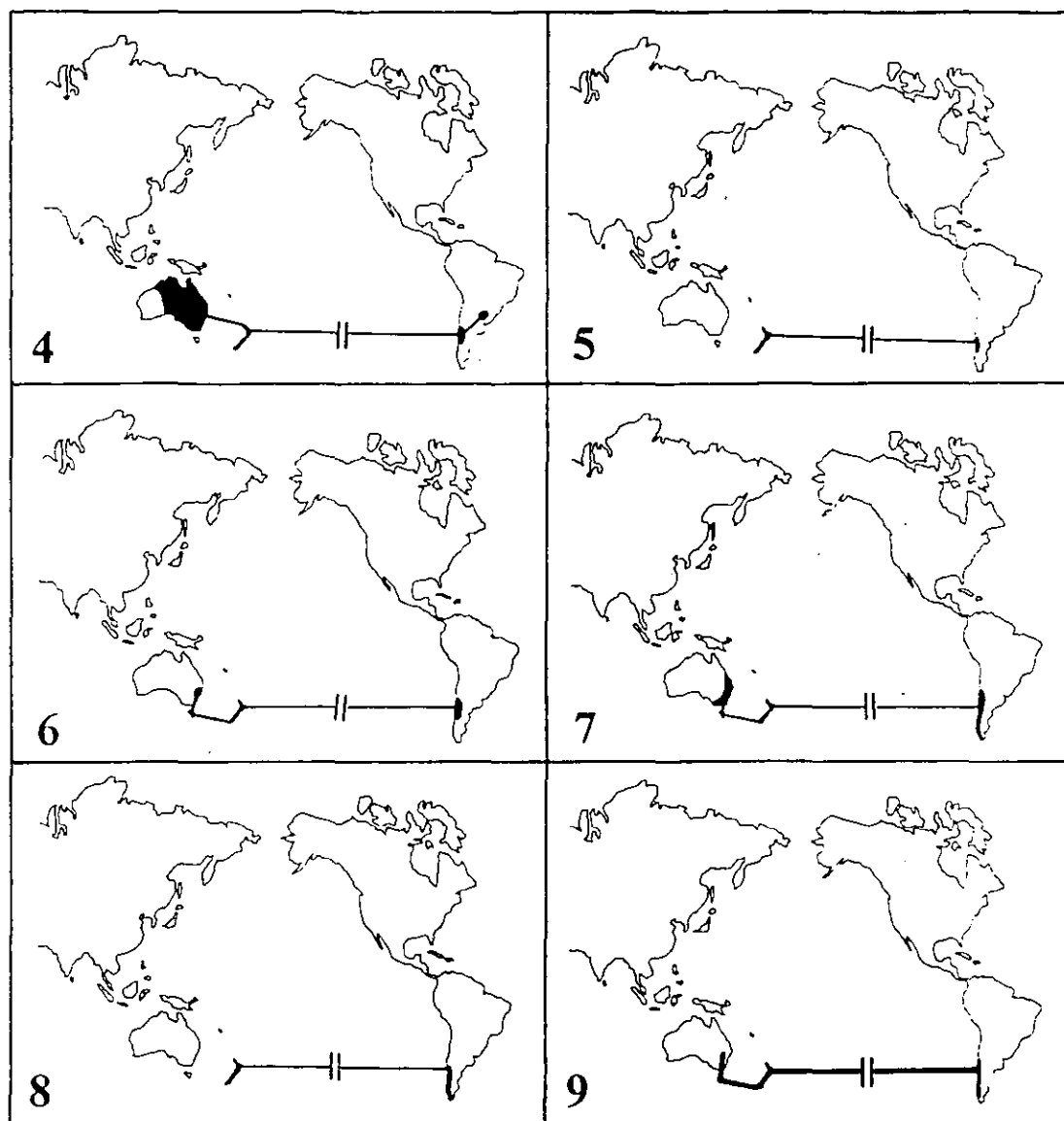
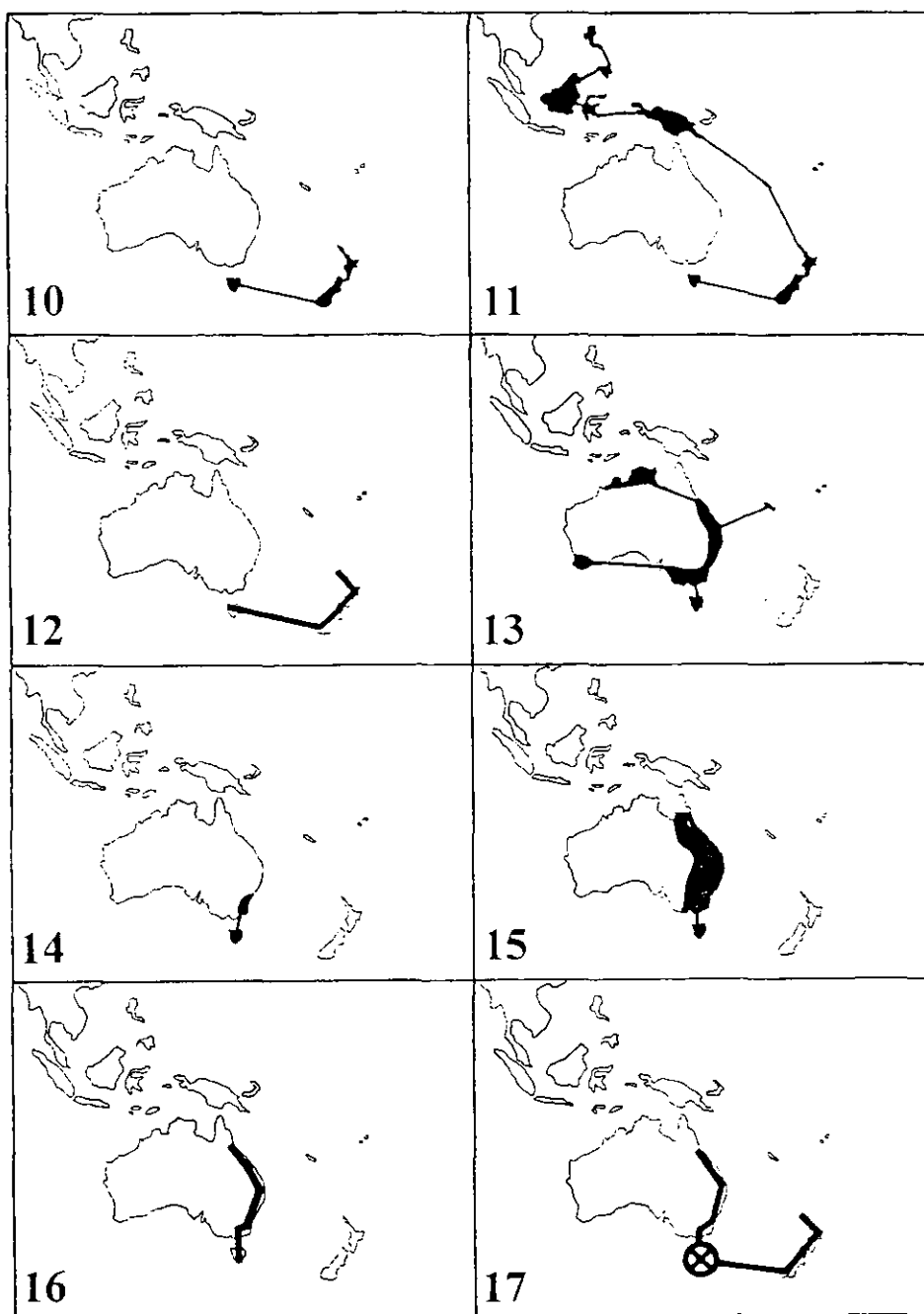


Fig. 3. Distribución geográfica del género *Calocedrus* (a) y su trazo individual (b).



Figs. 4-9. Trazos individuales de distintos taxones con distribución austral. 4. Agnesiotidina (gorgojo). 5. *Lepidothamnus* (gimnosperma). 6. *Aristotelia* (angiosperma). 7. *Cyttaria* (hongo). 8. *Nebela militaris* (protozooario). 9. Trazo generalizado construido a partir de la superposición de los trazos individuales.



Figs. 10-17. Trazos individuales de los géneros de gimnospermas *Lagarostrobos* (10), *Phyllocladus* (11) y su trazo generalizado (12). Trazos individuales de los géneros de gimnospermas *Callitris* (13) y *Microstrobos* (14), del mamífero *Ornithorhynchus anatinus* (15) y su trazo generalizado (16). Nótese que ambos trazos generalizados convergen en la isla de Tasmania. Trazos generalizados y nodo (17).

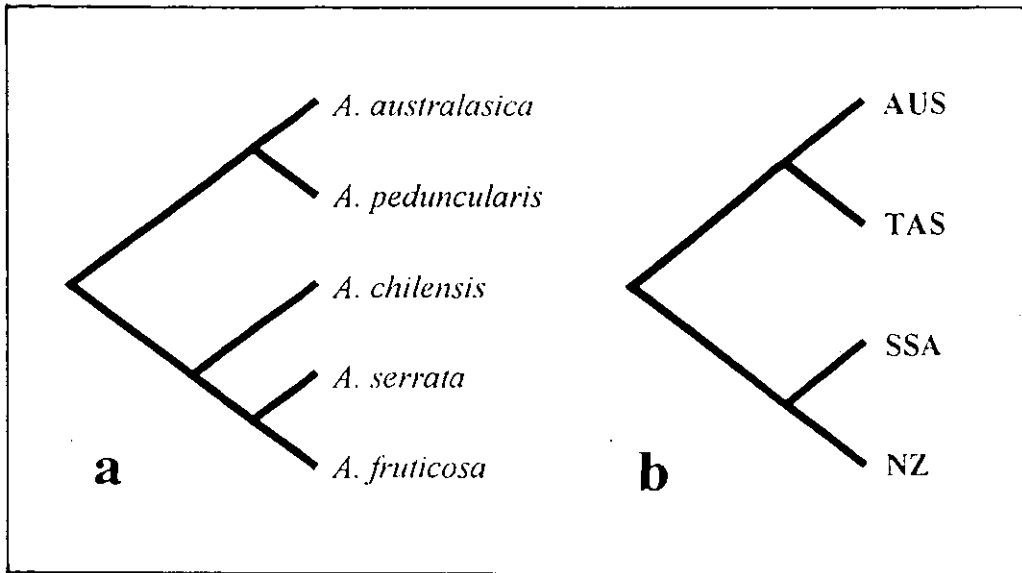


Fig. 18. Obtención del cladograma particular de áreas. Cladograma taxonómico de las especies del género *Aristotelia* (a) y su cladograma de áreas (b). Las abreviaturas son Australia (AUS), Tasmania (TAS), sur de Sudamérica (SSA) y Nueva Zelanda (NZ). Las especies *A. speciosa* y *A. laurasica* habitan en Nueva Zelanda por lo que se simplifica la rama del cladograma de áreas.

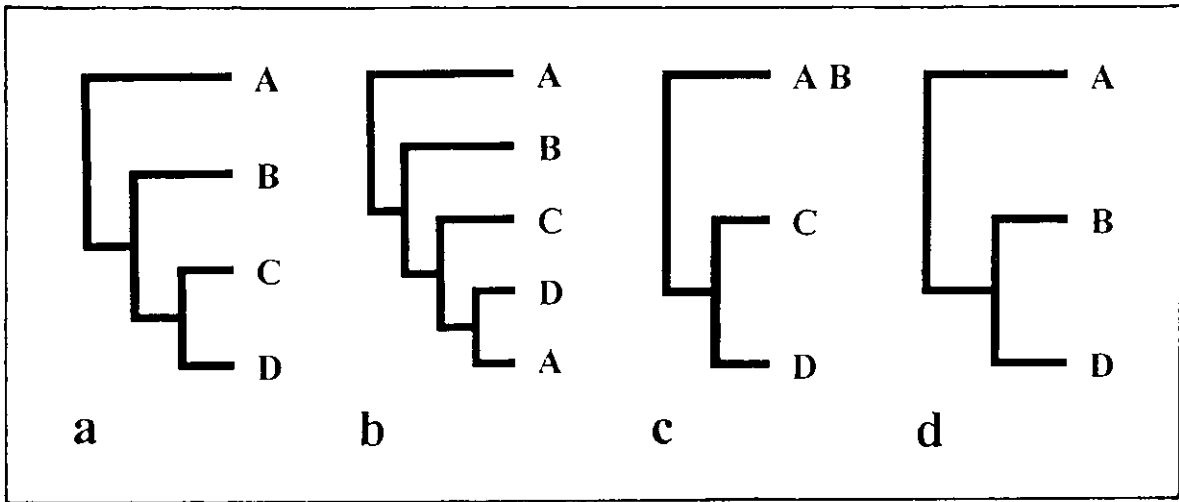
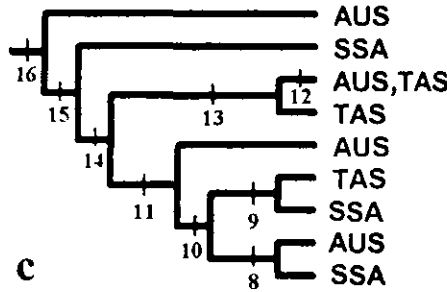
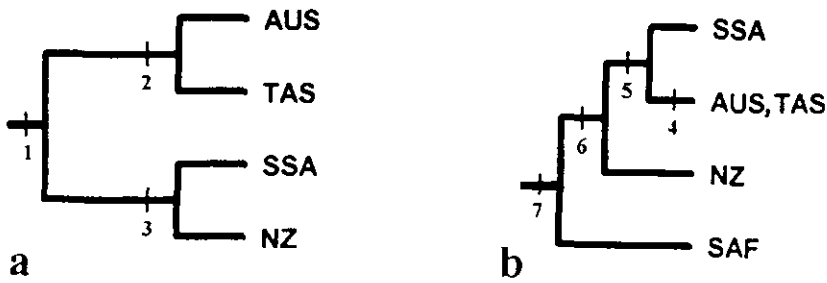
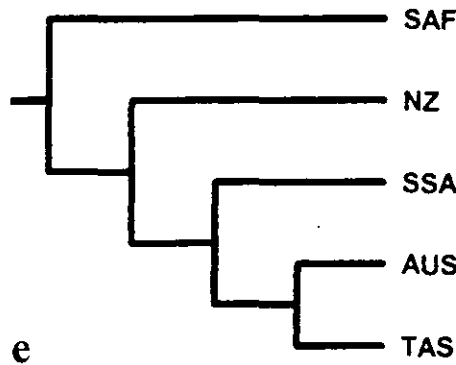


Fig. 19. Problemas en biogeografía cladística. Cladograma de áreas sin problema (a); distribuciones redundantes (b); taxones ampliamente distribuidos (c) y áreas ausentes (d).



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
RAIZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AUS	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
TAS	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
NZ	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SSA	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
SAF	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

d



e

Fig. 20. Análisis de simplicidad de Brooks. Cladogramas particulares de áreas de diferentes taxones: *Aristotelia* (a), *Galaxiinae* (b) y *Botryocladus* (c); matriz de taxones por áreas obtenida mediante BPA (d); cladograma general de áreas (e).

RESULTADOS

El análisis panbiogeográfico que se llevó a cabo con los géneros de gimnospermas se publicó en la revista *Biogeographica* cuya cita se escribe a continuación: Contreras-Medina, R., I. Luna y J.J. Morrone. 1999. Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): A panbiogeographic approach. *Biogeographica* 75(4): 163-176, el cual se presenta a continuación.

El análisis de las áreas de distribución de los géneros de gimnospermas para determinar sus áreas de endemismo, así como el establecimiento de las relaciones históricas entre ellas mediante un análisis de biogeografía cladística se encuentran en el documento intitulado. "On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography", que se envió para su publicación a la revista *Australian Systematic Botany*, cuyos autores son: Raúl Contreras-Medina e Isolda Luna Vega.

Se anexa el documento y la carta de recepción del mismo por la revista.

Como resultado de los dos análisis previos se pudo observar que existen ciertas áreas que son de gran importancia biogeográfica, ya que existe una superposición entre los nodos panbiogeográficos, las áreas de endemismo y los refugios pleistocénicos, estos últimos propuestos en otros trabajos previos. La congruencia entre estos tres tipos de áreas se aborda en el documento titulado: "Biogeographic methods identify common gymnosperm biodiversity hotspots?", que se envió para su publicación a la revista *Naturwissenschaften* y cuyos autores son: Raúl Contreras-Medina, Juan J. Morrone e Isolda Luna Vega.

Se anexa el documento y la carta de recepción del mismo por la revista.

BIOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF THE GENERA OF CYCADALES AND CONIFERALES (GYMNOSPERMAE) : A PANBIOGEOGRAPHIC APPROACH

Raúl CONTRERAS-MEDINA ¹, Isolda LUNA VEGA ¹, & Juan J. MORRONE ²

¹ Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D. F., MEXICO

² Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D. F., MEXICO

ABSTRACT.-The geographic distribution of 80 genera included in nine families of gymnosperms namely, Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae (including Taxodiaceae), Cephalotaxaceae, Taxaceae, Cycadaceae, Stangeriaceae, and Zamiaceae is analyzed, applying a panbiogeographic approach. Oceans, basins, seas, and straits are used to identify the major patterns of intercontinental distribution. Eight generalized tracks and seven nodes are suggested based on this analysis. The generalized tracks coincide with others previously recognized for other taxa, and the nodes with some or part of floristic regions proposed previously.

KEY-WORDS.- Biogeography, Distribution, Gymnosperms, Panbiogeography

RESUME.- La distribution géographique de 80 genres appartenant à neuf familles de Gymnospermes, Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Cupressaceae (y compris Taxodiaceae), Cycadaceae, Pinaceae, Podocarpaceae, Stangeriaceae, Taxaceae et Zamiaceae, est évaluée, selon une approche panbiogéographique. Océans, mers, détroits et bassins sont utilisés pour identifier les grands « patterns » de la distribution intercontinentale. Cette analyse propose huit « tracks » généralisés et sept nœuds. Les « tracks » généralisés coïncident avec d'autres reconnus préalablement pour des groupes différents, et les nœuds avec toute ou une partie des régions floristiques proposées précédemment.

MOTS-CLES.- Biogéographie, Distribution, Gymnospermes, Panbiogéographie

INTRODUCTION

The gymnosperms are a group of seed plants that have lived in the earth since the end of the Paleozoic era and the distribution of this group has been affected by continental drift events and climatic changes since that time. Currently the gymnosperms live in different habitats, in some cases they are dominant, e. g., conifer forests, cloud forest, and xerophytic vegetation, while in other habitats they are conspicuous elements, although not being dominant. Gymnosperms are divided in three or four major groups (SPORNE, 1974 ; VIDAČKOVIĆ, 1991). In this study we consider the orders Cycadales and Coniferales, with 11 and 69 extant genera, respectively. The relict condition of gymnosperm distribution is of special interest in historical biogeography. In addition, many genera are characteristic or endemic to some floristic regions of the world, and thus deserve special consideration when analyzing their historical evolution.

The goal of this work is to review the distributional patterns of these gymnosperm taxa applying a panbiogeographic approach, in order to identify major patterns of distribution.

MATERIAL AND METHODS

Distributional data were obtained from revisionary studies on Coniferales (SILBA, 1984, 1990; FARJON, 1990) and Cycadales (STEVENSON *et al.*, 1990; JONES, 1993). The analysis was based on the distributional maps of 80 genera of gymnosperms.

Some comments about the systematics of gymnosperms are necessary. The genus *Podocarpus* comprises two subgenera, *Podocarpus* and *Foliolatus*; in a recent cladistic analysis of Podocarpaceae (KELCH, 1997), *Podocarpus* seems to be paraphyletic and the subgenus *Foliolatus* is considered as a distinct genus. Since Kelch's cladistic analysis, other genera of Podocarpaceae were considered also valid, such as *Nageia*, *Sundacarpus*, and *Retrophyllum*. The family Taxaceae has been included in the order Taxales (LI, 1953; SPORNE, 1974; VIDAKOVIC, 1991), but some recent cladistic analysis based on morphological and molecular data place this family within Coniferales (HART, 1987; CHAW *et al.*, 1993); such idea is followed herein. Taxodiaceae have been considered as a distinct family within the order Coniferales, but some recent studies based on morphological and molecular data (ECKENWALDER, 1976; HART, 1987; BRUNSFELD *et al.*, 1994) place Taxodiaceae with Cupressaceae as a monophyletic group, where members of Cupressaceae represent the most apomorphic taxa within this clade (ECKENWALDER, 1976). We follow the idea that the genera of Taxodiaceae are members of Cupressaceae.

The panbiogeographic method was originally developed by CROIZAT (1958, 1964) and consist basically in plotting distributions of organisms on maps and connecting their disjunct distribution areas together with lines called individual tracks. After individual tracks are constructed, their direction may be determined by a phylogenetic hypothesis or using a baseline, which can be a geological feature such as an ocean basin crossed by the track. When individual tracks for unrelated groups of organisms coincide, the resulting summary lines are considered generalized or standardized tracks. These generalized tracks indicate the preexistence of ancestral biotas, that subsequently became fragmented by tectonic and/or climatic changes (MORRONE & CRISCI, 1995). Intersection or overlap of two or more generalized tracks determines a node, which is a composite and complex geological area (ESPINOSA & LORENTE, 1993).

The graphic representation of individual and generalized tracks, nodes, and base lines on maps was based on FORTINO and MORRONE (1997) proposal.

RESULTS

Distribution analysis of 80 gymnosperm genera showed that 30 of them have restricted distributions and thus were not included in the analysis. These genera are: *Actinostrobus*, *Athrotaxis*, *Austrocedrus*, *Austrotaxus*, *Cathaya*, *Ceratozamia*, *Chigua*, *Dioon*, *Diselma*, *Fitzroya*, *Fokienia*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Microbiota*, *Microcachrys*, *Microcycas*, *Neocallitropsis*, *Nothotsuga*, *Papuacedrus*, *Parasitaxus*, *Pilgerodendron*, *Pseudolarix*, *Pseudotaxus*, *Saxegothaea*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Stangeria*, *Thujopsis*, and *Wollemia*. Some of these genera, however, occur in the same areas, allowing to identify areas of endemism (CONTRERAS-MEDINA & LUNA VEGA, 1998), which is very interesting because some of these areas are in accordance with certain nodes found in this work. Five genera are represented by isolated or partially overlapping individual tracks: *Araucaria*, *Podocarpus*, *Retrophyllum*, *Taxodium*, and *Zamia* (Figs. 1-5).

Individual and generalized tracks. Individual tracks were obtained for the remaining 45 genera (Figs. 6-50) and based on them, eight generalized tracks resulted (Fig. 51). There are three in the Northern Hemisphere, two in the Southern Hemisphere,

two that cross the Equator from the Southern Hemisphere, and one located between the tropics. All generalized tracks are connected in some way, with the only exception of the African generalized track.

The generalized tracks found, the genera that support them, and the areas involved in the tracks are as follows:

(1) Asian-Australian generalized track. This intertropical track covers Fiji and New Caledonia islands, Australia, Malaysia, and continental Asia. In Borneo there is a bifurcation, with one branch leading to India and another to China. Some seas in northern Australia are considered as baselines for this track, which is based on the individual tracks of *Agathis*, *Cycas*, *Foliolatus*, *Nageia*, and *Sundacarpus* (Figs. 6-10).

(2) Asian-American generalized track. This track is located in the north Pacific, joining east Asia and North America; its baseline is the Pacific Ocean. It includes the individual tracks of the genera: *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Platycladus*, *Pseudotsuga*, *Thuja*, *Torreya*, and *Tsuga* (Figs. 11-18).

(3) Sino-Taiwanian generalized track. This is the shortest track; it is situated between Formosa Island and continental China, and has the Formosa Strait as baseline. The Sino-taiwanian track comprises the genera: *Amentotaxus*, *Cunninghamia*, and *Taiwania* (Figs. 19-21).

(4) Circum-Australian generalized track. This track connects the islands situated nearby Australia and the Philippines. In this track some local seas and basins in northern and eastern Australia are considered as baselines. It consists of the individual tracks of the genera *Acmopyle*, *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, *Falcatifolium*, *Halocarpus*, *Microstrobus*, *Libocedrus*, and *Phyllocladus* (Figs. 22-29).

(5) Laurasic generalized track. This is the largest standardized track and connects northern Africa, Europe, Asia, with North and Central America. This track has two bifurcations: one in Asia, and the other in North America. It has the Bering Strait as baseline. The genera used to construct this generalized track are *Abies*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*, and *Tetraclinis* (Figs. 30-40).

(6) Australian generalized track. Located in South and eastern Australia, it includes also Tasmania. It has two baselines: the Bass Strait between Tasmania and Australia, and the Eucla basin between southwestern and eastern Australia. It comprises the individual tracks of the next five genera: *Bowenia*, *Callitris*, *Lepidozamia*, *Macrozamia*, and *Microstrobus* (Figs. 41-45).

(7) African generalized track. This isolated generalized track includes the Southern, eastern and central regions of Africa. This track includes the genera: *Afrocarpus*, *Encephalartos*, and *Widdringtonia* (Figs. 46-48).

(8) Southern Pacific generalized track. It connects southern South America with New Zealand, with an Ocean Pacific baseline. This standardized track comprises only two genera of Podocarpaceae: *Lepidothamnus* and *Prumnopitys* (Figs. 49 and 50).

The number of genera that supports the generalized tracks was variable, from two in the Southern Pacific track to 11 in the Laurasic track. The genera that led to the generalized tracks belong to different families. The number of families involved in each generalized track was also different, with four families in the Australian and Laurasic tracks, three in the Asian-American, Asian-Australian and African tracks, two in the Sino-Taiwanian and Circum-Australian tracks, and only one in the Southern Pacific track.

Convergence or intersection in generalized tracks allowed the recognition of seven nodes (Fig. 51), which are located around the Pacific Ocean. There are three in the Northern Hemisphere and four in the Southern Hemisphere. These nodes are:

northeastern Australia, Tasmania, New Caledonia, and New Zealand in the south, and China, Japan, and western North America in the north.

The northeastern Australian node is recognized by the convergence of the Australian and Asian-Australian generalized tracks. The intersection between Circum-Australian and Asian-Australian generalized tracks established the New Caledonian node. The Tasmanian node represents the convergence of the Australian and Circum-Australian generalized tracks. The coincidence between Circum-Australian and Southern Pacific generalized tracks established the New Zealand node. In the Northern Hemisphere, the China node is recognized from congruence of the Asian-Australian, Laurasic, Asian-American, and Sino-Taiwanian generalized tracks. The nodes in the Northern Hemisphere are located in Japan and western North America, both recognized by the convergence of the Laurasic and Asian-American generalized tracks.

China is the node that includes the higher diversity of gymnosperms, with 31 genera, seven of them being endemic to this node. The genus *Ginkgo*, not included in this study, is also endemic to this node (LI, 1953 ; SILBA, 1984). The New Caledonian and Tasmanian nodes have three endemic genera each; in these islands there are 17 and eight genera of gymnosperms, respectively. Both western North America and Japan nodes include two endemic genera, *Sequoia* and *Sequoiadendron* in the first area, and *Sciadopitys* and *Thujaopsis* in Japan. In these two areas there are 14 and 19 genera, respectively. The New Zealand node has only the genus *Halocarpus* as endemic; in the two islands that conform New Zealand inhabit 10 genera, eight in both islands and two exclusively in the northern island (*Agathis* and *Dacrycarpus*). The northeastern Australian node does not have any endemic genus of gymnosperms, but 10 genera are present on this area.

Taxonomic synopsis. Cycadales. Cycadaceae. This family includes only the genus *Cycas*, with a worldwide distribution. It has the widest distribution within this order. This taxon is assigned to the Asian-Australian generalized track.

Stangeriaceae. This family includes two genera : *Stangeria*, endemic to Southern Africa, and *Bowenia*, in Australia; this latter genus is included in the Australian generalized track.

Zamiaceae. There are three genera in this family which are included in two generalized tracks. These are *Lepidozamia* and *Macrozamia*, included in the Australian generalized track, and *Encephalartos*, in the African generalized track. Two genera are restricted to a single country, *Chigua* to Colombia and *Microcycas* to Cuba. Similar conditions are present in *Dioon* and *Ceratozamia*, which are restricted to Mexico and Central America. *Zamia* is the only genus with an isolated individual track in the family, which is widely distributed in America from Florida in the United States to tropical South America, including Mexico, Central America, and the Greater Antilles.

Coniferales. Pinaceae. This family includes 11 genera, four with wide distributions in the Northern Hemisphere, three with relictual distributions, two with disjunct distributions between eastern Asia and North America, one with discontinuous distribution in eastern Asia, and one distributed in northern Africa and Asia. This family has a characteristic Laurasic distribution. The three relict genera are : *Cathaya*, *Nothotsuga* and *Pseudolarix* in eastern Asia. This taxon is included in the Asian-American and Laurasic generalized tracks.

Araucariaceae. This family includes the genera *Araucaria*, *Agathis*, and the recently discovered genus *Wollemia*. The first two genera have disjunct distributions in the Southern Hemisphere and the latter is endemic to southeastern Australia. This family is included in the Asian-Australian generalized track.

Cupressaceae. This family has a worldwide distribution and the genera considered in the analysis are included in many generalized tracks. The taxa with restricted

distribution are : *Sequoia* and *Sequoiadendron* in western North America ; *Metasequoia*, *Glyptostrobus* and *Fokienia*, endemic to China (this last genus also in Vietnam); *Thujaopsis* in Japan ; *Neocallitropsis* restricted to New Caledonia; *Microbiota* in southeastern Siberia ; *Papuacedrus* endemic to New Guinea ; *Actinostrobus* in southwestern Australia; *Athrotaxis* and *Diselma* restricted to Tasmania ; and *Austrocedrus*, *Fitzroya*, and *Pilgerodendron* in southern South America.

Podocarpaceae. This family has basically a gondwanic distribution. For this reason many genera of this family are included in four generalized tracks basically located in the Southern Hemisphere: Australian, Circum-Australian, Asian-Australian, and southern Pacific tracks. This last generalized track was constructed based only in two genera of Podocarpaceae. Four taxa of the family are endemic, *Saxegothaea* to southern South America, *Microcachrys* to Tasmania, *Halocarpus* restricted to New Zealand, and *Parasitaxus* to New Caledonia.

Taxaceae. This family includes five genera with primarily Laurasic distribution, with exception of *Austrotaxus*, which is endemic to New Caledonia. Another endemic genus is *Pseudotaxus* to China. This family is included in three generalized tracks: Laurasic, Asian-American, and Sino-Taiwanian tracks, with one genus each.

Cephalotaxaceae. The family includes only the genus *Cephalotaxus* distributed in eastern Asia; this taxon is comprised in the Laurasic generalized track.

DISCUSSION

AUBREVILLE (1973) recognized the area comprising Malaysia, Australia, and the Circum-Australian islands as an important center for the diversity of gymnosperm taxa. Notwithstanding, the present analysis shows that the Asian-Australian and Circum-Australian generalized tracks, as well as four nodes, are present in this area.

The Asian-American generalized track is congruent with other similar patterns of distribution of flowering plants; the two areas included were recognized previously as important biogeographic areas for gymnosperms (LI, 1953 ; AUBREVILLE, 1973).

Laurasic generalized track was constructed primarily from genera with wider distribution in laurasic continents; this track coincides with Circumboreal region of TAKHTAJAN (1985) primarily, and with others floristic regions ubicated in Asia and America, and one between Europe and Africa.

The African generalized track is rather isolated, and it is not connected with the remaining generalized tracks; being only northern Africa involved in the Laurasic generalized track. This can be due to the low diversity of gymnosperms genera in the African continent (AUBREVILLE, 1973).

Although the Southern Pacific generalized track is weakly supported (only two genera), it is important to note that it coincides with the distributions of other organisms, such as weevils (MORRONE, 1996), and mosses (TANGNEY, 1989). This track is part of another generalized track found by MORRONE (1996), in a study undertaken with weevils, which was named Southern temperate track.

Some areas of endemism of gymnosperms proposed at generic level (CONTRERAS-MEDINA & LUNA VEGA, 1998) coincide with some nodes found in this work. This agrees with the definition of node given by CRAW (1989) : « area of endemism where two or more generalized tracks overlap ». The nodes that coincide with such areas of endemism are: Tasmania, New Caledonia, China, Japan, and western North America. The remaining areas of endemism (Chile-Argentina, Southern Africa, and Mesoamerican) were found to coincide with the distal parts of some larger generalized tracks.

The seven nodes found in this study are in partial or total accordance with the floristic regions proposed by GOOD (1974) and TAKHTAJAN (1985). The eastern Asia floristic region (*sensu* TAKHTAJAN, 1985) represents a major center of diversity for the gymnosperm genera proposed in this work, because this area has the major concentration of genera, which are represented by four generalized tracks and two nodes. This region is also considered within the phytogeographic study done by GOOD (1974) as the Sino-Japanese floristic region.

The New Caledonia node is a smaller and exceptional region compared with other areas and has a very high species diversity of gymnosperms (AUBREVILLE, 1973; JAFFRI, *et al.*, 1987). It also represents the main massing of the genera *Agathis* and *Araucaria*. The diverse gymnosperm flora of New Caledonia contrasts with the almost absence of gymnosperms in Madagascar (LI, 1953), a much larger island, specially of Coniferales.

New Zealand was recognized as a distinct biogeographic region since the nineteenth century (CRAW, 1988). Recently it has been shown that it has a complex geological history (see CRAW, 1989). GOOD (1974) and TAKHTAJAN (1985) consider New Zealand as a floristic region distinct from Australia. It is also a node for some groups of terrestrial vertebrates (SOUTHEY, 1989) and mosses (TANGNEY, 1989).

Although the northeastern Australian node does not contain any endemic genus of gymnosperms, it is inhabited by other taxa of living organisms with distributions restricted to it, such as many bird species (CRACRAFT, 1991). This area has been recognized as important in biogeography, because it represents the distributional limit for some taxa -the so called MacPherson-MacLeay Overlap-, situated in eastern Australia (TANGNEY, 1989). In the case of gymnosperms, eastern Australia represents the limit of distribution for the genera that led to the Australian and Asian-Australian generalized tracks.

An ecological explanation for the existence of this nodes is that these areas have remained as such since the Mesozoic era, with similar climatic conditions (LI, 1953).

Most of the nodes found in this work agree with the existence of a Pacifica continent (NUR & BEN-AVRAHAM, 1981), due to their position around the Pacific ocean, which has been discussed previously for different living organisms (CROIZAT, 1958, 1964).

The recognition of nodes is a primary element to detect complex areas (ESPINOSA & LORENTE, 1993). Notwithstanding, the seven nodes found herein are congruent with some floristic regions of the world proposed previously by GOOD (1974) and TAKHTAJAN (1985); thus, at least from the gymnosperm genera distribution viewpoint and their panbiogeographic analysis, they do not seem to constitute natural areas.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to acknowledge David Espinosa and Layla Gutiérrez for the critical reading of the manuscript, and Alfredo Bueno for helpful discussions. This work was supported partially by PAPIIT IN215798, from DGAPA, UNAM.

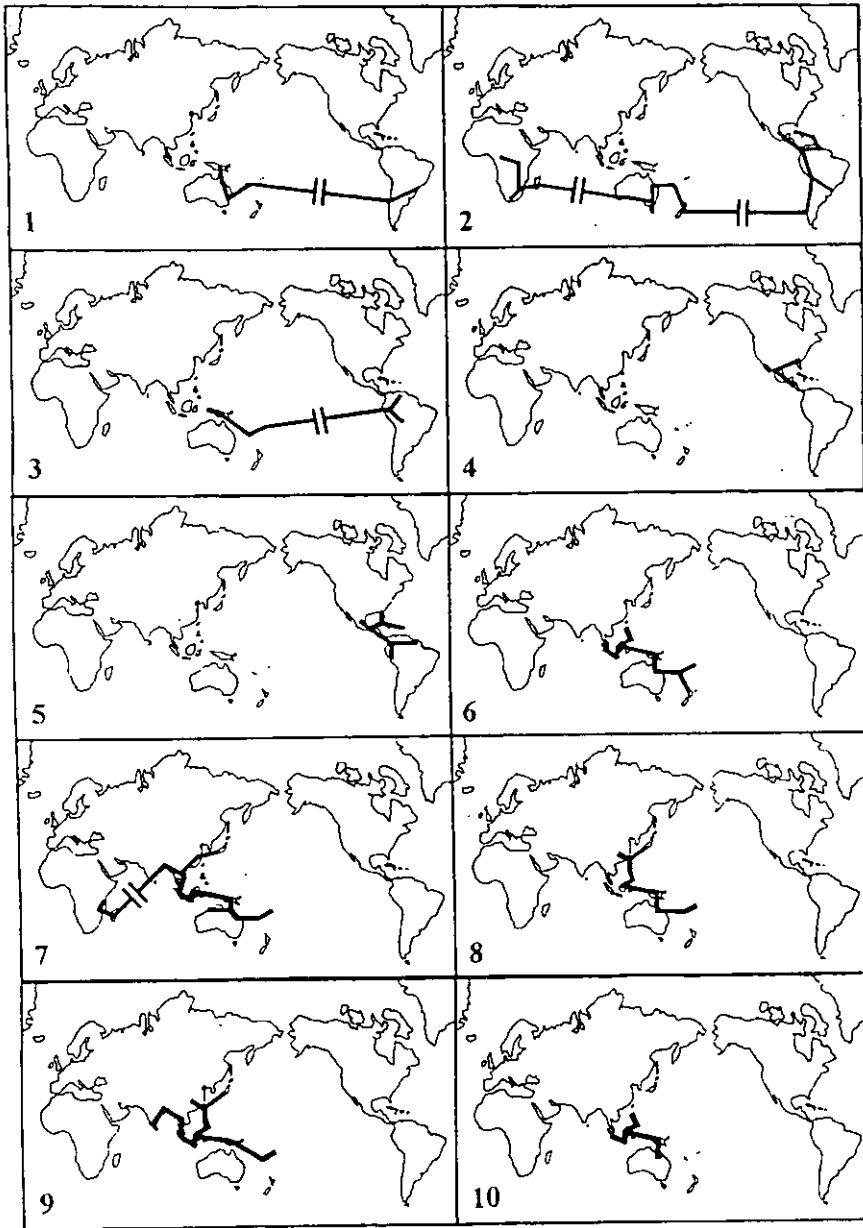
REFERENCES

- AUBREVILLE, A., 1973. Déclin des genres de conifères tropicaux dans le temps et l'espace. *Adansonia*, 13 (1) : 5-35.

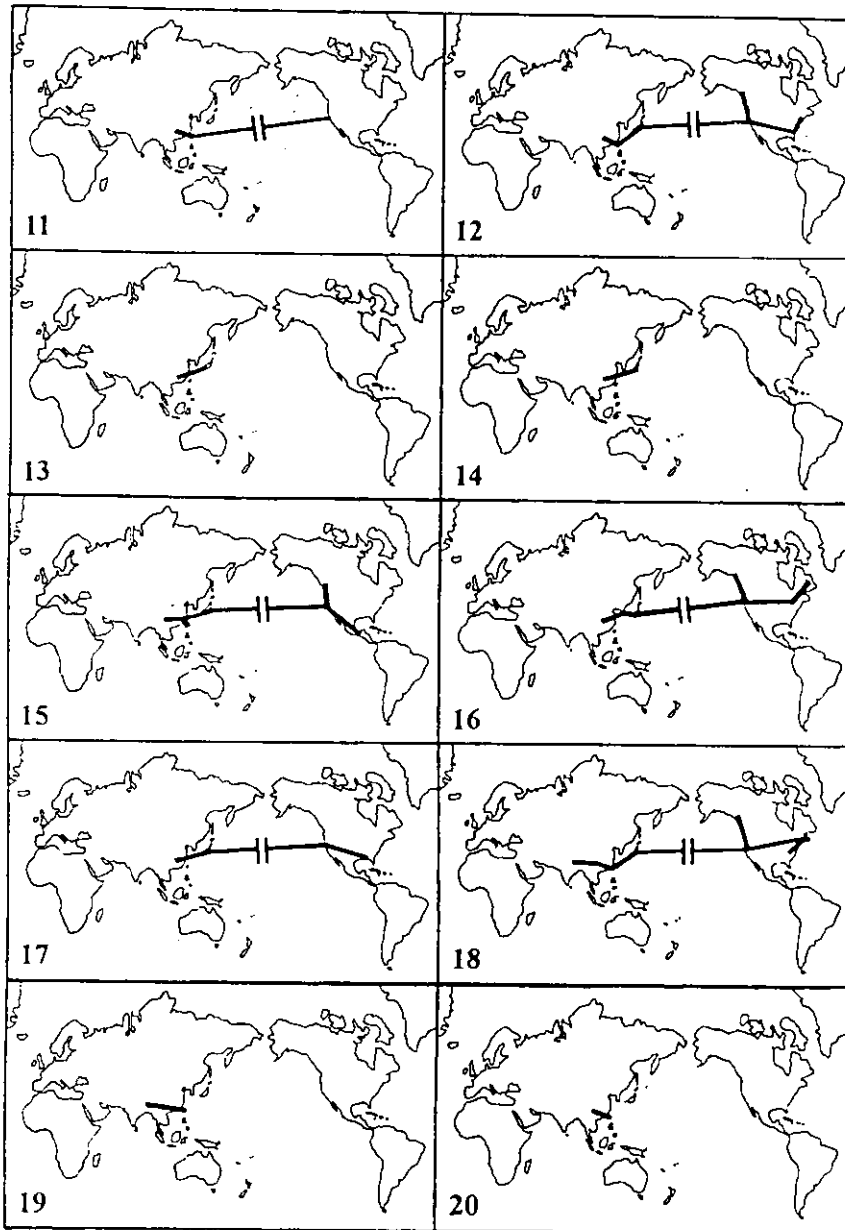
- BRUNSFELD, S., P. SOLTIS, D. SOLTIS, P. GADEK, C. QUINN, D. STRENGE & T. RANKER. 1994. Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: evidence from rbcL sequences. *Syst. Bot.*, 19 (2) : 253-262.
- CHAW, S. M., H. LONG, B. S. WANG, A. ZHARKIKH & W. H. LI. 1993. The phylogenetic positions of Taxaceae based on 18S rRNA sequences. *J. Mol. Evol.*, 37 : 624-630.
- CONTRERAS-MEDINA R. & I. LUNA VEGA. 1998. Áreas de endemismo en gimnospermas. *Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica, México*. (Abstract) p. 199.
- CRACRAFT, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Syst. Bot.*, 4 : 211-227.
- CRAW, R. 1988. Panbiogeography : Method and synthesis in biogeography. *In* : Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*. pp. 405-435. Chapman and Hall, London.
- CRAW, R. 1989. New Zealand biogeography : A panbiogeographic approach. *New Zealand J. Zool.*, 16 : 527-547.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Published by the author. Caracas.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, and form : The biological synthesis*. Published by the author. Caracas.
- ECKENWALDER, J. E. 1976. Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae : a proposed merger. *Madroño*, 23 : 237-256.
- ESPINOSA, D. & J. LLORENTE. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Universidad Nacional Autónoma de México-CONABIO. México. 133 p.
- FARJON, A. 1990. *Pinaceae*. Koeltz Scientific Books. 330 p.
- FORTINO, A. D. & J.J. MORRONE. 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73 (2) : 49-56.
- GOOD, R. 1974. *The geography of the flowering plants*. Longman, White Plains, New York.
- HART, J.A. 1987. A cladistic analysis of conifers: Preliminary results. *J. Arnold Arbor.*, 68(3) : 269-307.
- JAFFRÉ, T., J.-M. VEILLON & J.-F. CHERRIER. 1987. Sur la présence de deux Cupressaceae, *Neocallitropsis pancheri* (Carr.) Laubenf. et *Libocedrus austrocaledonica* Brongn. & Gris dans le massif du Pacoua et localités nouvelles de Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 9 (3) : 273-288.
- JONES, D. 1993. *Cycads of the world*. Smithsonian Institution Press. Singapur. 312 pp.
- KIELCH, D.G. 1997. The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence. *Syst. Bot.*, 22(1) : 113-131.
- LI, H. 1953. Present distribution and habitats of the conifers and taxads. *Evol.*, 7 : 245-261.
- MORRONE, J.J. 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae and Caridae). *J. Comp. Biol.*, 1(3/4) : 123-127.
- MORRONE, J.J. & J.V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26 : 373-401.
- NUR, A. & Z. BEN-AVRAHAM. 1981. Lost Pacifica continent: a mobilistic speculation. *In*: Nelson, G. & D.E. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*. pp. 341-358. Columbia University Press. New York.
- SILBA, J. 1984. An international census of the Coniferae. *Phytol. Mem.*, 7 : 1-79.
- SILBA, J. 1990. A supplement to the international census of the Coniferae. II. *Phytol.*, 68 (1) : 7-78.
- SOUTHEY, I. C. 1989. The biogeography of New Zealand's terrestrial vertebrates. *New Zealand J. Zool.*, 16 : 651-663.

- SPORNE, K. R., 1974. The morphology of gymnosperms. Hutchinson & Co. Ltd. London. 216 p.
- STEVENSON, D. W., R. OSBORNE & J. HENDRICKS, 1990. A world list of Cycads. *Mem. N. Y. Bot. Gard.*, 57 : 200-206.
- TAKHTAJAN, A., 1985. Floristic regions of the world. California University Press, USA.
- TANGNEY, R. S., 1989. Moss biogeography in the Tasman Sea region. *New Zealand J. Zool.*, 16 : 665-678.
- VIDAKOVIC, M., 1991. Conifers. morphology and variation. Graficki Zavod Hrvatske. 754 p.

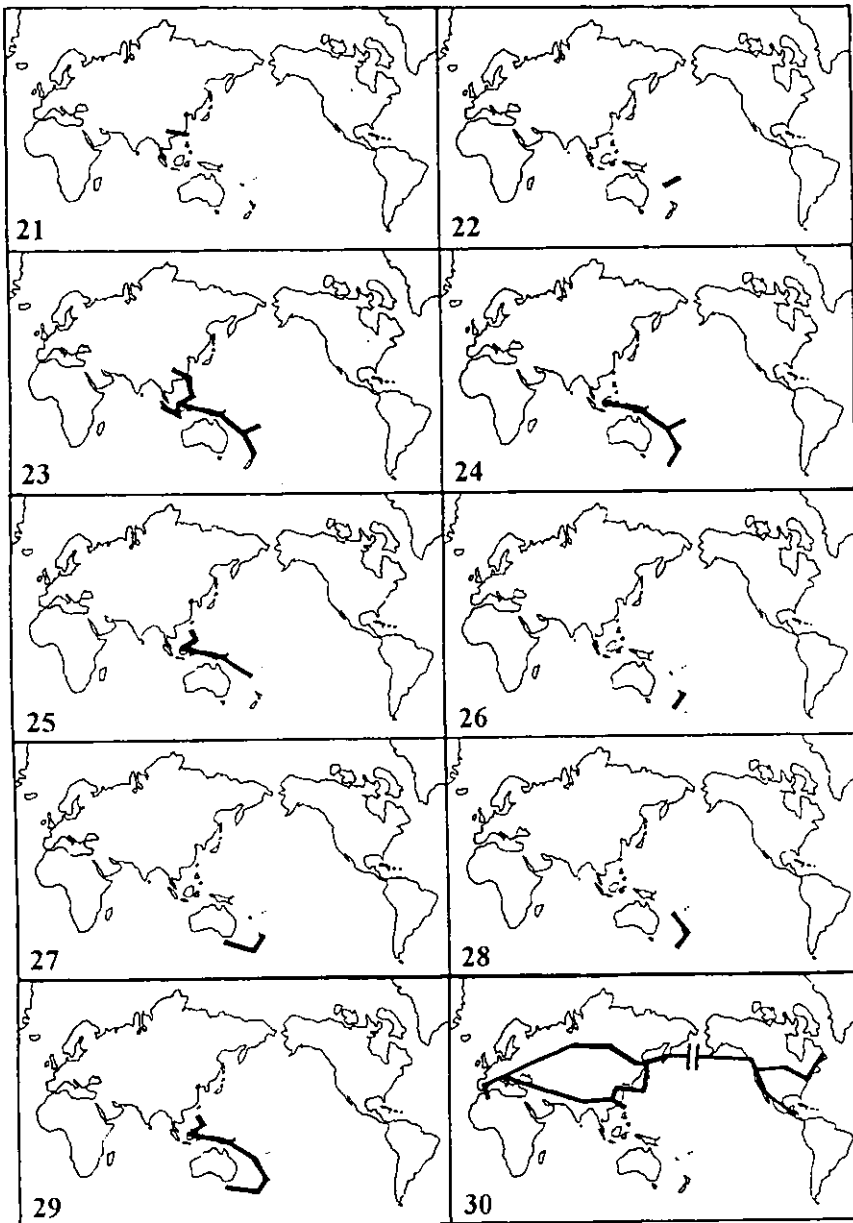
Reçu en juin 1999
Accepté en septembre 1999



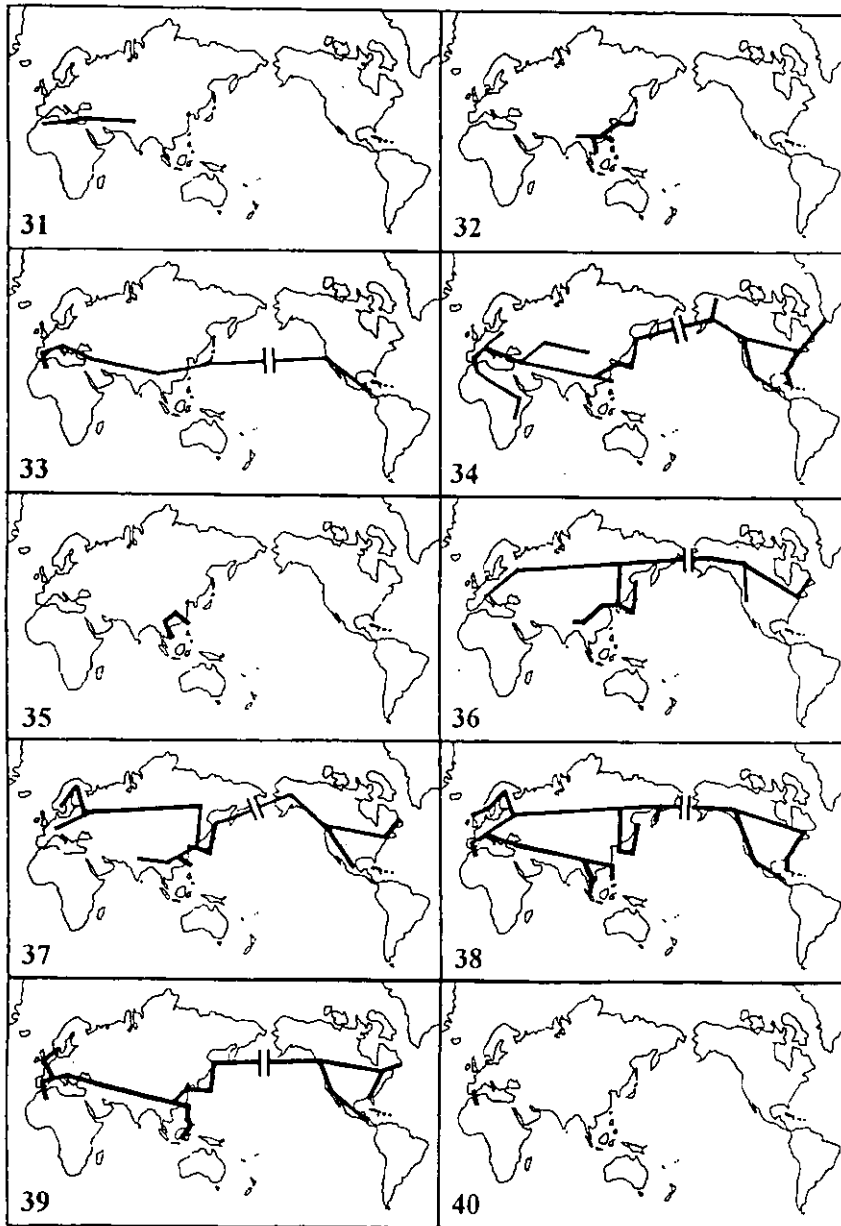
Figs. 1-10. Individual tracks of gymnosperm genera. 1. *Araucaria*. 2. *Podocarpus*. 3. *Retrophyllum*. 4. *Taxodium*. 5. *Zamia*. 6. *Agathis*. 7. *Foliolatus*. 8. *Nageia*. 9. *Sundacarpus*. 10. *Cycas*.



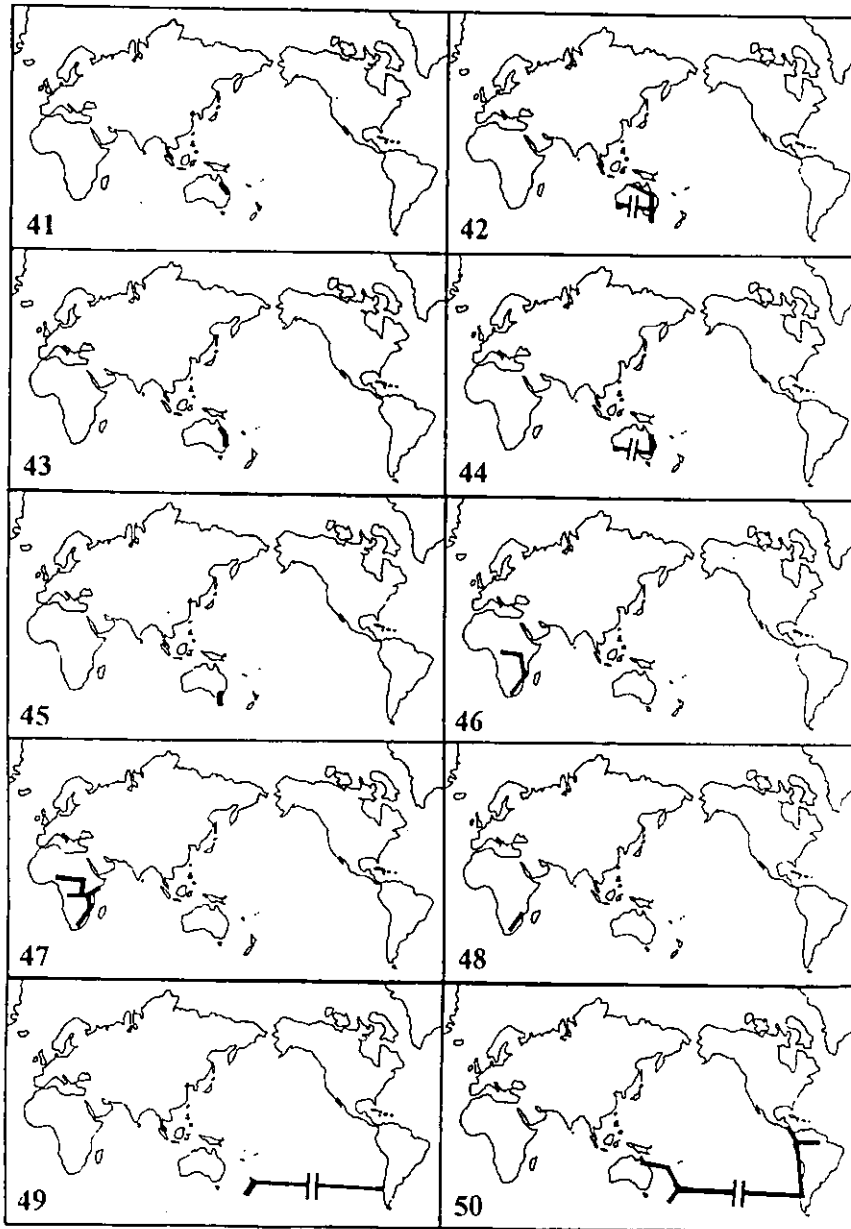
Figs. 11-20. Individual tracks of gymnosperm genera. 11. *Calocedrus*. 12. *Chamaecyparis*. 13. *Cryptomeria*. 14. *Platycladus*. 15. *Pseudotsuga*. 16. *Thuja*. 17. *Torreya*. 18. *Tsuga*. 19. *Amentotaxus*. 20. *Cunninghamia*.



Figs. 21-30. Individual tracks of gymnosperm genera. 21. *Taiwania*. 22. *Acmopyle*. 23. *Dacrycarpus*. 24. *Dacrydium*. 25. *Falcatifolium*. 26. *Halocarpus*. 27. *Lagarostrobos*. 28. *Libocedrus*. 29. *Phyllocladus*. 30. *Abies*.



Figs. 31-40. Individual tracks of gymnosperm genera. 31. *Cedrus*. 32. *Cephalotaxus*. 33. *Cupressus*. 34. *Juniperus*. 35. *Keteleeria*. 36. *Larix*. 37. *Picea*. 38. *Pinus*. 39. *Taxus*. 40. *Tetraclinis*.



Figs. 41-50. Individual tracks of gymnosperm genera. 41. *Bowenia*. 42. *Calliris*. 43. *Lepidozamia*. 44. *Macrozamia*. 45. *Microstrobus*. 46. *Afrocarpus*. 47. *Encephalartos*. 48. *Widdringtonia*. 49. *Lepidothamnus*. 50. *Prumnopitys*.

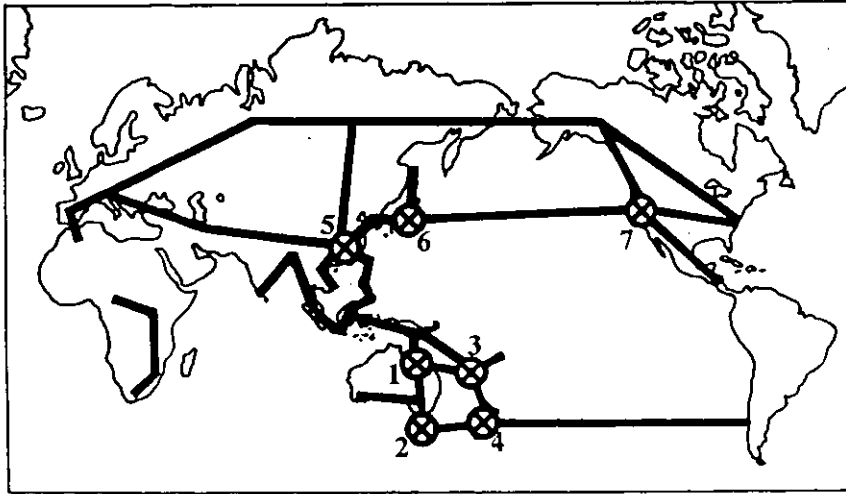


Fig. 51. Generalized tracks diagram from analysis of gymnosperm genera. Nodes found in this study are as follows: 1. Northeastern Australia, 2. Tasmania, 3. New Caledonia, 4. New Zealand, 5. China, 6. Japan, and 7. Western North America.



Academy of Science

Australian Systematic Botany



CSIRO

Postal Address: PO Box 1139, Collingwood, Victoria 3066, Australia

2 February 2000

Dr I Luna Vega
Ciudad Universitaria
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias
UNAM
D F 04510
Apartado Postal 70-399 MEXICO

CSIRO PUBLISHING

150 Oxford Street, Collingwood
Victoria 3066 Australia

Telephone: +61 3 9662 7500

Facsimile: +61 3 9662 7611

Email: ajsr@publish.csiro.au

<http://www.publish.csiro.au/journals>

Dear Dr Luna Vega,

Re: On the distribution of gymnosperm genera and their areas of endemism.

Thank you for submitting the above paper which is now being considered for publication in Australian Systematic Botany.

The paper has been assigned the file number SB00004; please quote this number in all correspondence.

In line with the usual practice of most journals, Australian Systematic Botany requires authors to transfer the copyright to the text and abstract of their paper to the publisher (CSIRO Publishing). Please fill out the enclosed 'Assignment of Copyright' form, and return it urgently, preferably by fax, so that we can proceed with consideration of your paper.

Yours sincerely,

Simone Farrer
Managing Editor
email: simone.farrer@publish.csiro.au
<http://www.publish.csiro.au/journals/asb>

The Australian Journals of Scientific Research are published by CSIRO PUBLISHING for CSIRO and the Australian Academy of Science

Australian Systematic Botany Invertebrate Taxonomy Australian Journal of Chemistry Wildlife Research
Australian Journal of Plant Physiology Australian Journal of Soil Research Australian Journal of Zoology
Australian Journal of Agricultural Research Australian Journal of Physics Australian Journal of Botany
Marine and Freshwater Research Reproduction, Fertility and Development

C
S
I
R
O
P
U
B
L
I
S
H
I
N
G

On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography

Raúl Contreras-Medina and Isolda Luna Vega^A

Herbario FCME, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México, D. F. 04510, Apartado Postal 70-399, México.

^ACorresponding author; e-mail: ilv@hp.fcencias.unam.mx

Running head: Endemism and cladistic biogeography of gymnosperms

Abstract

A distributional analysis of 81 gymnosperm genera was undertaken; based on the congruence in the distribution of these genera 23 areas of endemism were recognised. Many of these areas also represent areas of endemism for other plant and animal taxa. Southwestern China and New Caledonia are particularly interesting from the viewpoint of gymnosperm diversity. The suggested areas of endemism agree in part with some floristic regions previously proposed. The congruence between the areas of endemism suggested and postulated Pleistocene refuges and panbiogeographic nodes is discussed. A cladistic biogeographic analysis was carried out and a general area-cladogram obtained by strict consensus shows two major components: one Gondwanic and other almost Laurasic. This cladogram was compared with previous studies and the similarities and differences among relationship areas are discussed.

Introduction

Gymnosperms are a conspicuous group of vascular plants that primarily inhabit the temperate zones of both hemispheres. They have been important elements in fossil and extant plant communities, and are represented in the fossil record from the end of the Paleozoic era. Due to their antiquity, events such as continental drift and processes of climatic change have been important in the current distributional patterns of gymnosperms.

Wegener (1929) drew attention to gymnosperm distribution, especially in the Southern Hemisphere, where related genera were separated by vast oceans, representing the living evidence of continental drift. This distributional pattern has two different historical explanations: dispersal or vicariance. The former event consists in a common ancestor which originally occurred in one area and later dispersed into another, where their descendants survived until present day; whereas the latter considers that the ancestor was originally widespread in a bigger area, which became fragmented, and its descendants have survived in the fragments until now (Morrone and Crisci 1995). Cladistic biogeography gives more importance to vicariance process than dispersal events, because vicariance affects different groups of organisms and not isolated cases as occur in the dispersal explanations (Nelson and Platnick 1981). Many studies of the distribution of this group have been published from a dispersalist viewpoint (Li 1953; Silba 1984, 1990; Farjon 1990). Recent studies on their systematics and biogeography can help explain the distribution of many of the genera from a vicariant viewpoint. Cladistic biogeography represent a combination of phylogenetic systematics with panbiogeography, and search patterns of relationship among areas of endemism (Espinosa and Llorente 1993; Humphries and Parenti 1999).

Innovative ideas on the classification of gymnosperms have been proposed from a cladistic point of view. For example, the inclusion of the genus *Sciadopitys* in a monotypic family has been suggested in previous analyses with molecular and morphological data (Price and Lowenstein 1989; Brunsfeld *et al.* 1994). De Laubenfels (1985) suggests that *Podocarpus* comprises two subgenera, *Podocarpus* and *Foliolatus*; in a recent cladistic analysis of Podocarpaceae (Kelch 1997), *Podocarpus* seems to be paraphyletic, and the subgenus *Foliolatus* is treated as a distinct genus. Several authors (Eckenwalder 1976; Hart 1987; Brunsfeld *et al.* 1994) proposed that Taxodiaceae should be placed within Cupressaceae as a monophyletic group, from studies based on morphological and molecular data. Hart (1987) and Chaw *et al.* (1993) suggest that the families Taxaceae and Cephalotaxaceae must be included in the order Coniferales, based in recent cladistic analyses using morphological and molecular information.

The relictual nature of the distribution of some gymnosperm genera deserves special attention in historical biogeography, due to the occurrence of two or more taxa in the same area, allowing us to identify areas of endemism. These areas represent the bases for studies in cladistic biogeography and can be recognised by congruence in the geographic distributions of two or more taxa (Espinosa and Llorente 1993). Endemism too has been used to quantify the biological uniqueness of an area (Peterson and Watson 1998).

The aim of this work is to analyse the distribution of gymnosperm genera, in order to identify their areas of endemism and accomplish a cladistic biogeography analysis with these areas based on previous phylogenetic studies of gymnosperms.

Material and Methods

Distributional data of gymnosperm genera were obtained from revisionary studies of Cycadales (Stevenson *et al.* 1990; Jones 1993; Osborne *et al.* 1999), Coniferales (Silba 1984, 1990; Jaffré *et al.* 1987; Page 1988; Farjon 1989, 1990), and Ginkgoales (Silba 1984; Liguó *et al.* 1999) and collections from the following herbaria: National Herbarium at the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), herbarium of the Instituto Politécnico Nacional (ENCB), herbarium of the Instituto de Ecología in Xalapa City (XAL), herbarium of the Missouri Botanical Garden (MO), and herbarium of the Universidad Autónoma Chapingo (CHAP). Recent publications of new genera were considered, e.g. *Afrocarpus*, *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Nageia*, *Retrophyllum*, and *Sundacarpus* of Podocarpaceae (Quinn 1982; Page 1988), *Nothotsuga* of Pinaceae (Page 1988), *Chigua* of Zamiaceae (Stevenson 1990), and *Wollemia* of Araucariaceae (Jones *et al.* 1995). The cladistic analyses consider that the order Gnetales has an uncertain position, thus this group was excluded from the study; this order is sometimes more related with angiosperms and another with conifers, based on molecular and morphological data (Doyle 1998; Stefanovic *et al.* 1998).

The areas of endemism are recognised from the overlap of the distribution areas of two or more taxa; two types of overlap were used (Espinosa and Llorente 1993): (1) homopatric, which consist in a total overlap of two areas; and (2) endopatric, where one area is included in a second and bigger area. We followed these two criteria and recognise the areas of endemism of gymnosperm genera from the congruence in the distribution of two or more taxa. Currently areas of endemism represent the basic unit in cladistic biogeography research (Morrone 1994).

The areas of endemism obtained from distribution analysis of gymnosperm genera were selected for the cladistic biogeography analysis. The software used for this latter analysis was COMPONENT 2.0 (Page 1993), which requires resolved cladograms for its input; in the case of polytomies, the program resolve them randomly; this was the case of Araucariaceae, Cupressaceae, and Podocarpaceae. In this analysis assumption 0 was applied with the option "map widespread associates", because there are may be numerous possible combinations of areas to be deleted with the option "map widespread associates" turned off (Enghoff 1998).

Due to that in current literature there are only phylogenetic analyses at genera level for gymnosperms, except for Araucariaceae (Setoguchi *et al.* 1998) that includes analysis at specific level, that this study intends to find the areas of endemism of the gymnosperms at world level, and that taxonomic cladograms are essential to undertake the analysis in cladistic biogeography, we based our study in this available information.

The phylogenies of genera of Cycadales (Crane 1988), Araucariaceae (Setoguchi *et al.* 1998), Pinaceae (Farjon 1990), Cupressaceae, Podocarpaceae, and Taxales (Hart 1987) were used to construct a general area-cladogram. New Guinea and Tasmania were considered as separate areas, despite the fact that they are in the same continental block that Australia; the same situation occurs with North America which was divided in three areas. The general area-cladogram obtained was compared with previously published works in cladistic biogeography at continental scale (Crisci *et al.* 1991; Amorim and Tozoni 1994; Enghoff 1995; Linder and Crisp 1995; Morrone 1996).

Results

The 81 gymnosperm genera included in this work are listed in Appendix 1; 40 genera are distributed exclusively or primarily in the Northern Hemisphere, 29 are restricted to the Southern Hemisphere, and 12 are present in both hemispheres. Exceptionally, some species of few genera almost restricted to one of the two hemispheres can cross the Equator, e.g. *Podocarpus* with a distribution primarily in the Southern Hemisphere, which exceptionally crosses the Equator and reaches north-eastern Mexico; the same situation occurs with *Prumnopitys*, with one species reaching Costa Rica (Silba 1984; Kappelle *et al.* 2000). Among the northern genera, some species of *Juniperus*, *Pinus*, and *Taxus* inhabit tropical regions and extends southwards.

These generic distributional patterns are also found at the familial level; e.g. Cephalotaxaceae, Ginkgoaceae, Pinaceae, and Taxaceae exhibit a primarily northern distribution, with the only exception of the genus *Austrotaxus* within Taxaceae, which is restricted to New Caledonia in the Southern Hemisphere; Araucariaceae, Podocarpaceae, and Stangeriaceae have mainly a southern distribution; Cupressaceae, Cycadaceae, and Zamiaceae are present in both hemispheres. Notwithstanding, in the gymnosperm genera other types of distribution can be recognised, namely, disjunct, endemic, and widespread in one hemisphere. *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Larix*, *Picea*, and *Pinus* are widespread in the Northern Hemisphere; in the Southern Hemisphere only *Podocarpus* presents a wide distribution. *Araucaria* and *Lepidothamnus* have a disjunct distribution in the Southern Hemisphere and *Pseudotsuga* and *Thuja* in the north; some of these discontinuous distributions show a similar pattern, due to that they encompass different areas along the margins of the Pacific ocean; these distributions agree with the existence of the Pacifica paleocontinent (Nur and Ben-Avraham 1981), where the vicariant process can explain the

current distribution of these taxa, due to the breakup of this paleocontinent and the subsequent migration and collision of the fragments with the marginal areas of the continents around the Pacific Ocean. Notwithstanding there is not consensus among the scientific community about the existence of this paleocontinent (see Humphries and Parenti 1999).

31 genera have restricted distributions; 26 of these genera occur in the same areas (Table 1). From the two criteria of overlap commented previously, 23 areas of endemism were recognised for gymnosperms (Fig. 1) and are the following: central Africa (CAF), southern Africa (SAF), Madagascar (MAD), eastern North America (ENA), western North America (WNA), northern North America (NNA), Mesoamerica (MESO), Antilles (ANTI), Brazilian (BRAS), northern South America (NSA), southern South America (SSA), New Zealand (NZ), New Caledonia (NC), Fiji (FIJI), Tasmania (TAS), eastern Australia (EAUS), western Australia (WAUS), New Guinea (NG), Malay Archipelago (ARMA), south-western China (CHI), Japan (JAP), Eurasia (EAA), and southern India (IN). Two areas resulted particularly interesting from a gymnosperm diversity viewpoint: south-western China and New Caledonia (Table 1).

From our data file of gymnosperm distributions and phylogenies achieved (Appendix 2), 81 cladograms resulted; from these trees a strict consensus cladogram was obtained (Fig. 2). The general area-cladogram obtained from the cladistic biogeography analysis show two major components, one Gondwanic and other almost Laurasic, with the exception of continental Africa.

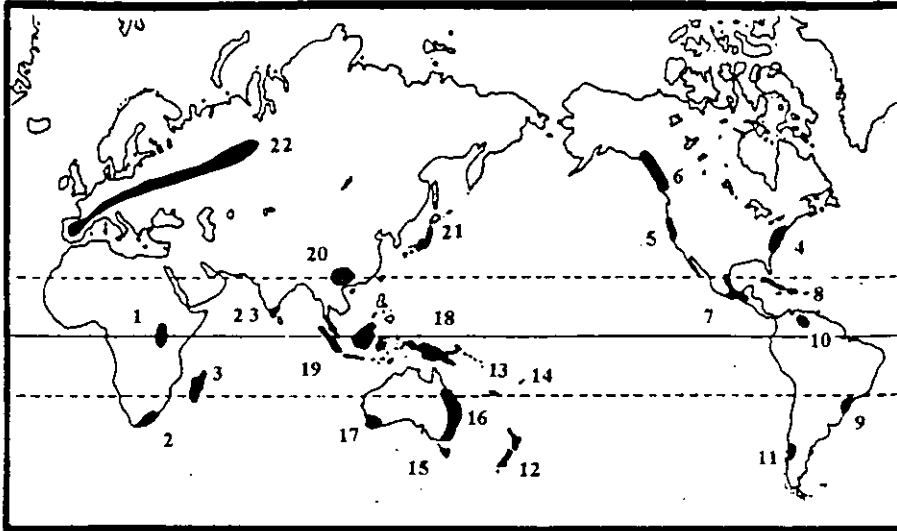


Fig. 1. Areas of endemism suggested from the analysis of distribution of gymnosperm genera: central Africa (1), southern Africa (2), Madagascar (3), eastern North America (4), western North America (5), northern North America (6), Mesoamerica (7), Antilles (8), Brazilian (9), northern South America (10), southern South America (11), New Zealand (12), New Caledonia (13), Fiji (14), Tasmania (15), eastern Australia (16), western Australia (17), New Guinea (18), Malay Archipelago (19), south-western China (20), Japan (21), Eurasia (22), and southern India (23).

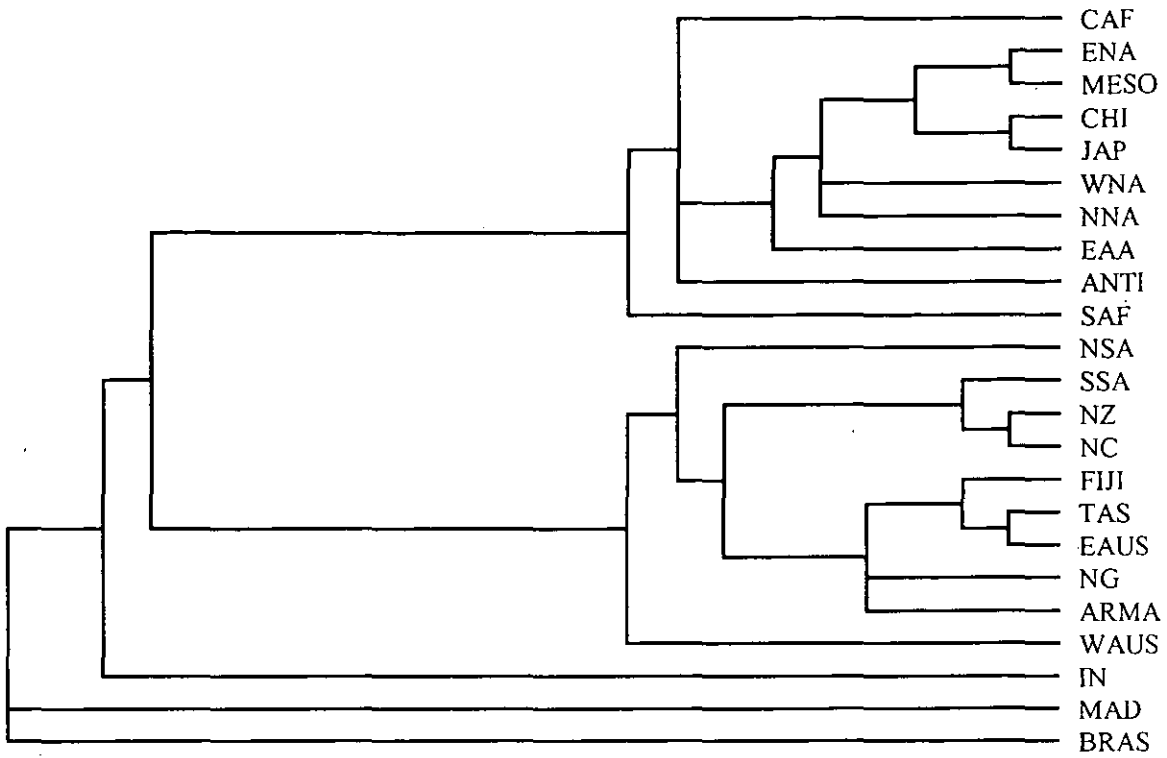


Fig. 2. General area-cladogram for areas of endemism of gymnosperm genera. This tree represent a strict consensus cladogram from 81 trees resulted using COMPONENT 2.0. See text for abbreviations.

Discussion

We recognise 23 areas of endemism based in the distribution of all the genera of gymnosperms. The south-western China area include eight endemic genera, more taxa than the other areas of endemism proposed.

Two areas are very interesting from a gymnosperm diversity viewpoint: south-western China and New Caledonia. South-western China includes the higher diversity of gymnosperms in the world, with 31 genera present; this area represents the diversity centre of other taxa of vascular plants, e.g. the genus *Camellia* (Luna 1997; Luna and Contreras-Medina 2000). New Caledonia is a smaller and exceptional region, harbouring a high species diversity of gymnosperms (Jaffré *et al.* 1987) and comprising 17 genera, three of them endemic to this area. The highest concentration of specific diversity of the Araucariaceae is in New Caledonia (Setoguchi *et al.* 1998). This diverse gymnosperm flora contrasts with the almost absence of gymnosperms in Madagascar, a much larger island, especially for Coniferales (Li 1953). In this same sense the diversity of cycad genera in Mesoamerica (with three genera) and Australia (with four genera) contrasts with their absence in Europe, New Zealand, and southern South America.

The congruence among the areas of endemism suggested in this work and the restricted distributions of other biological groups of animals and plants, supports the existence of these areas of endemism.

The existence of these areas of endemism agrees partially with the Pleistocene refuge model of Haffer (1982); many of the postulated forest refuges of the world are congruent with several of the areas of endemism suggested in this work. These areas have suitable climatic conditions that allow the survivor of certain taxa since the Mesozoic era (Li 1953).

Also, some of these areas of endemism agree with previously suggested nodes achieved from a panbiogeographic approach with gymnosperm genera (Contreras-Medina *et al.* 1999). The congruence between these areas of endemism and the nodes agrees with the definition of “node” proposed by Craw (1989): “an area of endemism where two or more standard tracks overlap”. The nodes that coincide with the areas of endemism obtained are south-western China, Japan, New Caledonia, New Zealand, Tasmania, and western North America. Notwithstanding that other areas of endemism (e.g. southern South America, Mesoamerica, eastern North America, western Australia, Fiji, southern India, and southern Africa) do not coincide with nodes, they represent the distal parts of some generalised tracks in the panbiogeographic analysis (Contreras-Medina *et al.* 1999).

31 genera of gymnosperms have restricted distributions (38.7%); 26 of them are localised in eight areas of endemism. The areas inhabited by a single endemic genus are the following: Cuba (*Microcycas*), Colombia (*Chigua*), New Zealand (*Halocarpus*), south-eastern Australia (*Wollemia*), south-western Australia (*Actinostrobus*), and south-eastern Siberia (*Microbiota*). The patterns of endemism suggested in this work were compared with the floristic regions and subregions proposed previously by Good (1974) and Takhtajan (1985); this let us recognise a partial or complete overlap among many of these areas with the areas of endemism proposed for gymnosperm genera, e.g. New Zealand is proposed by Takhtajan (1985) as the Neozeylandic region and by Good (1974) as the New Zealand floristic region; eastern North America is recognized by Takhtajan (1985) as the North American Atlantic region and by Good (1974) as the northern Atlantic North American floristic region.

In the general area-cladogram the position of the most basal areas (BRAS, MAD and IN) may be explained by the almost absence of gymnosperm in these areas, only two

genera present in each, so this condition difficult the resolution of these areas in the general area-cladogram.

Continental Africa (CAF, SAF) is included in the Laurasic component. The position of continental Africa in this component differs from geological data (see Linder and Crisp 1995) and previous studies (Crisci *et al.* 1991; Amorim and Tozoni 1994; Linder and Crisp 1995; Morrone, 1996). The low number of genera in continental Africa obscures its resolution in the general area-cladogram.

The component that include all the areas located in the Northern Hemisphere comprises the named "Tertiary boreotropical flora" by Tiffney (1985). Eastern North America represents the sister area of Mesoamerica in this study, idea also suggested by Rosen (1978) based on different biological groups, and Wen and Shi (1999) on the biogeography and phylogeny of *Hamamelis*. Notwithstanding, eastern North America has been proposed as more related with Europe (Amorim and Tozoni 1994; Enghoff 1995), western North America (Xiang *et al.* 2000), and eastern Asia (Zhengyi 1983); possibly this area should have had a complex history, closely related at different times to Mesoamerica, western North America, Europe, and eastern Asia.

The close relationship among eastern Asia (China-Japan) with eastern North America is not new; the discontinuity in plant and animal ranges has been recognised since the past century (e.g. Gray 1859; Hemsley 1888). Recently, this fact has been reconsidered by Li (1952, 1972), Graham (1972), Wood (1972), Good (1974), and De-yuan (1993), among others. Zhengyi (1983) found about 120 genera of vascular plants with this range, which reflects the well-know disjunction pattern displayed by many moist temperate forest plants that inhabit both regions (Latham and Ricklefs 1993). Good (1974) proposed that many of these genera could be survivors of an ancient flora now extinct in Europe and

western Asia, and regarded them as “circumboreal” in distribution; instead Zhengyi (1983) assumes that these genera might be relicts of a warm temperate-subtropical montane flora derived from a Tertiary paleotropical flora. Furthermore, the isolation of most disjunct taxa in eastern Asia and eastern North America is proposed that occurred during the global climatic cooling period that took place throughout the late Tertiary and Quaternary (Xiang *et al.* 2000). This relationship is corroborated by molecular analysis of *Suillus* species, a pored mushroom (Wu *et al.* 2000).

The relationship between North America and eastern Asia was considered by Xiang *et al.* (1998), from a phylogenetic analysis based on molecular data in seven genera of plants, by Wen *et al.* (1998) based on the phylogeny and biogeography of *Aralia*, where eastern North America and western North America show a close relationship and eastern Asia is the sister area of these two last areas. Despite the proximity of eastern North America and western North America, the temperate forests of these two areas share few genera, in relation to those shared between eastern Asia and eastern North America (Latham and Ricklefs 1993). The relationship between eastern Asia and western North America has also been proposed with the consideration of a paleoregion named Asiamerica (see Cox 1974; Enghoff 1995).

An austral component is evident in the general area-cladogram, including the following areas: southern South America, New Zealand, New Caledonia, Fiji, Tasmania, eastern Australia, New Guinea, and the Malay Archipelago. This pattern is similar to others cited in previous studies (Crisci *et al.* 1991; Amorim and Tozoni 1994; Linder and Crisp 1995; Morrone, 1996), but differs in the relationships of some areas.

The results of this work support an hybrid origin of the South American biota, which was proposed previously by Crisci *et al.* (1991) and Morrone (1996); the same

happens for the North American and Australian biotas. Three patterns are reported that show the relation of some areas of the southern Pacific: (southern South America, (New Zealand, Australia)) based on plant data (Linder and Crisp 1995); (Australia, (southern South America, New Zealand)) supported by insect and geological data (Linder and Crisp 1995); and (New Zealand, (southern South America, Australia)) based on animal and plant data (Amorim and Tozoni 1994). In this study southern South America, New Zealand and New Caledonia areas constitutes a monophyletic group. The relationship between New Caledonia and New Zealand is supported by geological (Linder and Crisp 1995) and biological evidence (Craw 1982).

In the analysis carried out by Linder and Crisp (1995), New Guinea represents the sister area of eastern Australia and Tasmania; in our study, Fiji represent the sister area of eastern Australia-Tasmania. Notwithstanding, New Guinea represent the sister area of this last component that include Fiji-Tasmania-eastern Australia.

The different results of this study with previous works can be explained due to the fact that the areas of endemism have more than one history of area relationships, as well as the different methods employed in each biogeographic analysis; Morrone and Carpenter (1994) have suggested that only if data are very "clean", with few widespread taxa, redundant distributions, or missing areas, the different methods in cladistic biogeography give basically the same results. In addition, in the gymnosperms probably the patterns are obscured by the existence of relictual groups (extinction).

Acknowledgments

We thank Juan J. Morrone, David Espinosa, Alfredo Bueno, Simone Farrer and an anonymous referee for useful comments on the manuscript. Edgar Ruiz assist us with the capture of the information for Appendix 2. This manuscript is part of the Master in Sciences dissertation submitted to the Departamento de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México by the senior author. Support from PAPIIT IN205799 of the DGAPA, UNAM and 31879-N of CONACYT is gratefully acknowledged.

References

- Amorim DS, Tozoni SHS (1994) Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revista brasileira de Entomologia* **38**, 517-543.
- Brunsfeld SJ, Soltis PS, Soltis DE, Gadek PA, Quinn CJ, Strenge DD, Ranker TA (1994) Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: Evidence from rbcL sequences. *Systematic Botany* **19**, 253-262.
- Chaw SM, Long H, Wang BS, Zharkikh A, Li WH (1993) The phylogenetic position of Taxaceae based on 18S rRNA sequences. *Journal of Molecular Evolution* **37**, 624-630.
- Contreras-Medina R, Luna I, Morrone JJ (1999) Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): a panbiogeographic approach. *Biogeographica* **75**, 163-176.
- Cox B (1974) Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *Journal of Biogeography* **1**, 75-94.
- Crane P (1988) Major clades and relationships in "higher" gymnosperms. In 'Origin and evolution of gymnosperms'. (Ed C Beck) pp. 218-272. (Columbia University Press: New York.)
- Craw RC (1982) Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Systematic Zoology* **31**, 304-316.

- Craw RC (1989) New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology* **16**, 527-547.
- Crisci JV, Cigliano MM, Morrone JJ, Roig-Juñent S (1991) Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* **40**, 152-171.
- De Laubenfels DJ (1985) A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. *Blumea* **30**, 251-278.
- De Laubenfels DJ (1996) Gondwanan conifers on the Pacific Rim. In 'The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and processes'. (Eds A Keast and SE Miller) pp. 261-265 (SPB Academic Publishing: Amsterdam)
- De Luca P, Moretti A, Siniscalco G, Caputo P, Cozzolino S, Gaudio L (1995) Molecular systematics of cycads. In 'Proceedings of the Third International Conference on Cycad Biology'. Pretoria (Ed. P Vorster) pp. 131-137. (Cycad Society of South Africa: Stellenbosch)
- De-yuan H (1993) Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance. *Cathaya* **5**, 1-39.
- Doyle JA (1998) Molecules, morphology, fossils, and the relationship of angiosperms and Gnetales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**, 448-462.
- Eckenwalder JE (1976) Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: A proposed merger. *Madroño* **23**, 237-256.
- Engelhoff H (1995) Historical biogeography of the Holarctic: Area relationships, ancestral areas, and dispersal of non-marine animals. *Cladistics* **11**, 223-263.
- Engelhoff H (1998) Widespread taxa and Component 2.0. *Cladistics* **14**, 383-386.
- Espinosa D, Llorente J (1993) 'Fundamentos de biogeografías filogenéticas'. (UNAM-CONABIO: México, D. F.)
- Farjon A (1989) A second revision of the genus *Keteleeria* Carrière. *Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburgh* **46**, 81-99.
- Farjon A (1990) 'Pinaceae'. (Koeltz Scientific Books: Königstein)
- Gadek PA, Quinn CJ (1993) An analysis of relationships within the Cupressaceae *sensu stricto* based on rbcL sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**, 581-586.

- Good R (1974) 'The geography of the flowering plants'. (Longman: London)
- Graham A (1972) Outline of the origin and historical recognition of floristic affinities between Asia and eastern North America. In 'Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America' (Ed A Graham) pp. 1-18 (Elsevier: Amsterdam)
- Gray A (1859) Observations upon the relationships of the Japanese flora to that of North America and other parts of the Northern Hemisphere. *Memoirs of the American Academy of Sciences and Arts* 6, 377-453.
- Haffer J (1982) General aspects of the refuge theory. In 'Biological diversification in the tropics'. (Ed GT Prance) pp. 6-22. (Columbia University Press: New York)
- Hart JA (1987) A cladistic analysis of conifers: preliminary results. *Journal of the Arnold Arboretum* 68, 269-307.
- Hemsley WB (1888). Botany. In 'Biologia Centrali-Americana'. (Eds FD Godman and O Salvin) (Porter: London)
- Hill KD (1996) Cycads in the Pacific. In 'The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and processes'. (Eds A Keast and SE Miller) pp. 267-274 (SPB Academic Publishing: Amsterdam)
- Hill KD (1998) Gymnosperms – the paraphyletic stem of seed plants. In 'Flora of Australia' vol. 48 Ferns, Gymnosperms and allied groups (Ed PM McCarthy) pp. 505-526. (CSIRO Publishing: Canberra)
- Humphries CJ, Parenti LR (1999) 'Cladistic biogeography (2nd ed)'. (Oxford University Press: Oxford)
- Jaffré T, Veillon J-M, Cherrier J-F (1987) Sur la présence de deux Cupressaceae, *Neocallitropsis pancheri* (Carr.) Laubenf. et *Libocedrus austrocaledonica* Brogn. & Gris dans le massif du Paéoua et localités nouvelles de Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 9, 273-288.
- Jones D (1993) 'Cycads of the world'. (Smithsonian Institution Press: Singapore)
- Jones WG, Hill KD, Allen JM (1995) *Wollemia nobilis*, a new living Australian genus and species in the Araucariaceae. *Telopea* 6, 173-176.
- Kappelle M, van Omme L, Juárez ME (2000) Lista de la flora vascular de la cuenca superior del Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica. *Acta Botánica Mexicana* 51, 1-38.

- Kelch DG (1997) The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence. *Systematic Botany* **22**, 113-131.
- Latham E, Ricklefs RE (1993) Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In 'Species diversity in ecological communities' (RE Ricklefs and D Schluter) pp. 294-314 (University of Chicago Press: Chicago)
- Li HL (1952) Floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. *Transactions of the American Philosophy Society* **42**, 371-429.
- Li HL (1953) Present distribution and habitats of the conifers and taxads. *Evolution* **7**: 245-261.
- Li HL (1972) Eastern Asia-eastern North America species-pairs in wide-ranging genera. In 'Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America' (Ed A Graham) pp. 65-78 (Elsevier: Amsterdam)
- Liguo F, Nan L, Mill RR (1999) Ginkgoaceae. In 'Flora of China'. (Eds W Zheng-yi and PH Raven) p. 8 (Science Press-Missouri Botanical Garden Press: Beijing-St. Louis)
- Linder HP, Crisp MD (1995) *Nothofagus* and Pacific biogeography. *Cladistics* **11**, 5-32.
- Luna I (1997) Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Theaceae D. Don. Doctor in Science thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Luna I, Contreras-Medina R (2000) Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic analysis. *Biogeographica* **76**, 79-88.
- Morrone JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**, 438-441.
- Morrone JJ (1996) The biogeographical Andean subregion: A proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotrópica* **42**, 103-114.
- Morrone JJ, Carpenter JM (1994) In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* **10**, 99-153.
- Morrone JJ, Crisci JV (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 373-401.
- Nelson G, Platnick NI (1981) 'Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance'. (Columbia University Press: New York)

- Nur A, Ben-Avraham Z (1981) Lost Pacifica continent: A mobilistic speculation. In 'Vicariance biogeography: a critique'. (Eds G Nelson and DE Rosen) pp. 341-358. (Columbia University Press: New York)
- Osborne R, Stevenson DW, Hill KD (1999) The world list of cycads. In 'Proceedings of the Fourth International Conference on Cycad Biology'. Panzihua (Ed. CJ Chen) pp. 224-239. (International Academic Publishers: Beijing)
- Page CN (1988) New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. *Notes of the Royal Botanical Gardens of Edinburgh* **45**, 377-395.
- Page RDM (1993) *Component version 2.0*. (The Natural History Museum: London)
- Peterson AT, Watson DM (1998) Problems with areal definitions of endemism: The effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions* **4**, 189-194.
- Price RA, Lowenstein JM (1989) An immunological comparison of the Sciadopityaceae, Taxodiaceae, and Cupressaceae. *Systematic Botany* **14**, 141-149.
- Quinn CJ (1982) Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. De Laub. (Podocarpaceae). *Australian Journal of Botany* **30**, 311-320.
- Rodríguez R, Quezada M (1995) Gymnospermae. In 'Flora de Chile'. (Eds C Marticorena and R Rodríguez) pp. 310-327. (Universidad de Concepción: Concepción)
- Rosen DE (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* **27**, 159-188.
- Setoguchi H, Asakawa T, Pintaud J-C, Jaffré T, Veillon JM (1998) Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences. *American Journal of Botany* **85**, 1507-1516.
- Silba J (1984) An international census of the Coniferae. *Phytologia Memoirs* **7**, 1-79.
- Silba J (1990) A supplement to the international census of the Coniferae, II. *Phytologia* **68**, 7-78.
- Stefanovic S, Jager M, Deutsch J, Broutin J, Masselot M (1998) Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. *American Journal of Botany* **85**, 688-697.
- Stevenson DW (1990) *Chigua*, a new genus in the Zamiaceae with comments on its biogeographic significance. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **57**, 169-172.

- Stevenson DW, Osborne R, Hendricks J (1990) A world list of cycads. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **57**, 200-207.
- Takhtajan A (1985) 'Floristic regions of the world'. (University of California Press: Berkeley)
- Tiffney BH (1985) The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* **66**, 243-273.
- Wegener A (1929) El origen de los continentes y océanos. (Planeta-Agostini: Barcelona)
- Wen, J, Shi S, Jansen RK, Zimmer EA. (1998) Phylogeny and biogeography of *Aralia* sect. *Aralia* (Araliaceae). *American Journal of Botany* **85**, 866-875.
- Wen J, Shi S (1999) A phylogenetic and biogeographic study of *Hamamelis* (Hamamelidaceae), and eastern Asian and eastern North American disjunct genus. *Biochemical Systematics and Ecology* **27**, 55-66.
- Wood CE (1972) Morphology and phytogeography: The classical approach to the study of disjunctions. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **59**, 107-124.
- Wu QX, Mueller GM, Lutzoni FM, Huang YQ, Guo SY (2000) Phylogenetic and biogeographic relationships of eastern Asian and eastern North American disjunct *Suillus* species (Fungi) as inferred from nuclear ribosomal RNA ITS sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**, 37-47.
- Xiang, QY, Soltis DE, Soltis PS (1998) The eastern Asian and eastern and western North American floristic disjunction: Congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**, 178-190.
- Xiang, QY, Soltis DE, Soltis PS, Manchester SR, Crawford DJ (2000) Timing the eastern Asian-eastern North American floristic disjunction: Molecular clock corroborates paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**, 462-472.
- Zhengyi W (1983) On the significance of Pacific intercontinental discontinuity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **70**, 577-590.

Appendix 1. List of gymnosperms genera of the world and their taxonomic placement

This scheme of classification is based on recent cladistic studies (Hart 1987; Crane 1988; Price and Lowenstein 1989; Chaw *et al.* 1993; Gadek and Quinn 1993; Brunsfeld *et al.* 1994; De Luca *et al.* 1995; Hill 1996, 1998; Kelch 1997). The following list offers, in alphabetic sequence, a brief summary of the distribution and the number of species of each genus (Silba 1984; Rodríguez and Quezada 1995; De Laubenfels 1996; Hill 1996, 1998; Osborne *et al.* 1999)

Order Cycadales

Cycadaceae

Cycas (65 spp.). Africa, Australia, south and eastern Asia.

Stangeriaceae

Bowenia (3 spp.). Northeastern Australia.

Stangeria (1 sp.). Southern Africa.

Zamiaceae

Ceratozamia (12 spp.). Mexico and Central America.

Chigua (2 spp.). Restricted to Colombia.

Dioon (10 spp.). Mexico and Central America.

Encephalartos (61 spp.). Central and Southern Africa.

Macrozamia (39 spp.). Restricted to Australia.

Microcycas (1 sp.). Restricted to Cuba.

Lepidozamia (2 spp.). Eastern Australia.

Zamia (49 spp.). Tropical America, since Florida to middle South America.

Order Ginkgoales

Ginkgoaceae

Ginkgo (1 sp.). Restricted to China.

Order Pinales

Araucariaceae

Agathis (21 spp.). Australasia and Malaysia.

Araucaria (19 spp.). Australasia and southern South America.

Wollemia (1 sp.). Restricted to southeastern Australia.

Cephalotaxaceae

Cephalotaxus (8 spp.). Eastern Asia.

Cupressaceae

Actinostrobus (3 spp.). Southwestern Australia.

Athrotaxis (2 spp.). Restricted to Tasmania.

Austrocedrus (1 sp.). Southern South America.

Callitris (19 spp.). Australia and New Caledonia.

Calocedrus (3 spp.). Eastern Asia and western North America.

Chamaecyparis (6 spp.). Eastern Asia and North America.

Cryptomeria (1 sp.). Eastern Asia.

Cunninghamia (1 sp.). Eastern Asia.
Cupressus (13 spp.). Widely distributed in Northern Hemisphere.
Diselma (1 sp.). Restricted to Tasmania.
Fitzroya (1 sp.). Southern South America.
Fokienia (1 sp.). Eastern Asia.
Glyptostrobus (1 sp.). Eastern Asia.
Juniperus (50 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.
Libocedrus (8 spp.). New Caledonia and New Zealand.
Metasequoia (2 spp.). Eastern Asia.
Microbiota (1 sp.). Restricted to southeastern Siberia.
Neocallitropsis (1 sp.). Restricted to New Caledonia.
Papuacedrus (1 sp.). Restricted to New Guinea.
Pilgerodendron (1 sp.). Southern South America.
Platycladus (1 sp.). Eastern Asia.
Sequoia (1 sp.). Western North America.
Sequoiadendron (1 sp.). Western North America.
Taiwania (1 sp.). Eastern Asia.
Taxodium (2 spp.). Eastern North America, Mexico and Guatemala.
Tetraclinis (1 sp.). Northern Africa and Spain.
Thuja (5 spp.). Eastern Asia and North America.
Thujopsis (1 sp.). Restricted to Japan.
Widdringtonia (3 spp.). Southern Africa.

Pinaceae

Abies (41 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.
Cathaya (1 sp.). Eastern Asia.
Cedrus (4 spp.). Central Asia and northern Africa.
Keteleeria (5 spp.). Eastern Asia.
Larix (15 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.
Nothotsuga (1 sp.). Eastern Asia.
Picea (34 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.
Pinus (93 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.
Pseudolarix (1 sp.). Eastern Asia.
Pseudotsuga (6 spp.). Eastern Asia and North America, including Mexico.
Tsuga (10 spp.). Eastern Asia and North America.

Podocarpaceae

Acmopyle (2 spp.). New Caledonia and Fiji.
Afrocarpus (6 spp.). Central and Southern Africa.
Dacrycarpus (9 spp.). Malaysia and eastern Asia.
Dacrydium (21 spp.). Malaysia and islands around Australia.
Falcatifolium (5 spp.). Islands around Australia.
Foliolatus (53 spp.). Eastern Asia and Australasia.
Halocarpus (3 spp.). Restricted to New Zealand.
Lagarostrobos (2 spp.). Tasmania and New Zealand.
Lepidothamnus (3 spp.). Southern South America and New Zealand.
Microcachrys (1 sp.). Restricted to Tasmania.
Microstrobos (2 spp.). Southeastern Australia, including Tasmania.
Nageia (6 spp.). Eastern Asia, Malaysia, India, and New Caledonia.

Parasitaxus (1 sp.). Restricted to New Caledonia.

Phyllocladus (7 spp.). Islands around Australia and eastern Asia.

Podocarpus (41 spp.). Widely distributed in the Southern Hemisphere.

Prumnopitys (9 spp.). Central and South America and Australasia.

Retrophyllum (5 spp.). New Caledonia, New Guinea, and South America.

Saxegothaea (1 sp.). Southern South America.

Sundacarpus (1 sp.). Malaysia, New Guinea, and Australia.

Sciadopityaceae

Sciadopitys (1 sp.). Restricted to Japan.

Taxaceae

Amentotaxus (5 spp.). Eastern Asia.

Austrotaxus (1 sp.). Restricted to New Caledonia.

Pseudotaxus (1 sp.). Restricted to China.

Taxus (7 spp.). Widely distributed in the Northern Hemisphere.

Torreya (6 spp.). Eastern Asia and North America.

Appendix 2. Data file for COMPONENT 2.0

```
#nexus
[AUS. SYST. BOT.]
begin taxa;
dimensions ntax=23;
taxlabels CAF SAF MAD ENA WNA NNA MESO ANTI BRAS NSA SSA NZ NC FIJI
TAS EAUS WAUS NG ARMA CHI JAP EAA IN;
endblock;
```

```
begin distribution;
title='Cycadales';
ntax=10;
range
Cycas: CAF MAD ARMA NG NC FIJI CHI JAP EAUS IN,
Bowenia: EAUS,
Stangeria: SAF,
Dioon: MESO,
Macrozamia: WAUS EAUS,
Lepidozamia: EAUS,
Encephalartos: CAF SAF,
Ceratozamia: MESO,
Zamia: ENA MESO ANTI NSA,
Microcycas: ANTI;
tree set1= (1,((2,3),(4,((7,(5,6)),(8,(9,10))))));
endblock;
```

```
begin distribution;
title='Pinaceae';
ntax=11;
range
Abies: NNA ENA WNA EAA MESO JAP CHI,
Cedrus: EAA,
Keteleeria: CHI,
Nothotsuga: CHI,
Pseudolarix: CHI,
Tsuga: CHI JAP NNA ENA WNA,
Pseudotsuga: CHI JAP WNA MESO,
Larix: NNA ENA CHI JAP EAA,
Cathaya: CHI,
Picea: NNA ENA WNA CHI JAP EAA,
Pinus: NNA ENA WNA MESO ANTI CHI JAP ARMA EAA;
tree set2= (((1,2),(6,(5,(3,4)))),(11,(10,(9,(7,8)))));
endblock;
```

```

begin distribution;
title='Taxales';
ntax=6;
range
Amentotaxus: CHI,
Torreya: CHI JAP WNA ENA,
Pseudotaxus: CHI,
Taxus: ENA WNA MESO CHI JAP ARMA EAA,
Austrotaxus: NC,
Cephalotaxus: CHI JAP;
tree set3=(6,(5,((1,2),(3,4))));
endblock;

```

```

begin distribution;
title='Podocarpaceae';
ntax=19;
range
Saxegothaea: SSA,
Phyllocladus: ARMA TAS NC NG NZ.
Microcachrys: TAS,
Microstrobos: TAS EAUS,
Lagarostrobos: TAS NZ,
Lepidothamnus: SSA NZ,
Halocarpus: NZ,
Parasitaxus: NC,
Sundacarpus: EAUS NG ARMA,
Prumnopitys: NSA SSA EAUS NC NZ.
Acmopyle: NC FIJI,
Dacrycarpus: CHI ARMA NC NG FIJI NZ,
Dacrydium: ARMA NG NC FIJI NZ,
Falcatifolium: ARMA NG NC,
Foliolatus: CHI JAP ARMA NG EAUS NC FIJI,
Podocarpus: CAF SAF MAD MESO ANTI NSA BRAS SSA NZ NC EAUS TAS WAUS,
Retrophyllum: NSA ARMA NG NC FIJI,
Afrocarpus: CAF SAF,
Nageia: CHI JAP ARMA NC FIJI NG IN;
tree set4=(1,(10,(9,(8,(7,(6,(5,(2,(3,4))))))))),
((16,(15,((11,12),(13,14))), (19,(17,18))));
endblock;

```

```

begin distribution;
title='Cupressaceae';
ntax=30;
range
Sciadopitys: JAP,
Athrotaxis: TAS,
Sequoia: WNA,

```

Sequoiadendron: WNA,
 Glyptostrobus: CHI,
 Metasequoia: CHI JAP,
 Taxodium: MESO ENA,
 Taiwania: CHI,
 Cryptomeria: CHI JAP,
 Cunninghamia: CHI,
 Microbiota: EAA,
 Platycladus: CHI JAP,
 Thuja: WNA ENA NNA CHI JAP EAA,
 Thujopsis: JAP,
 Fokienia: CHI,
 Calocedrus: WNA CHI,
 Juniperus: CAF MESO ANTI WNA ENA NNA CHI JAP EAA,
 Chamaecyparis: WNA ENA CHI JAP,
 Cupressus: MESO WNA CHI EAA,
 Tetraclinis: EAA,
 Diselma: TAS,
 Fitzroya: SSA,
 Pilgerodendron: SSA,
 Austrocedrus: SSA,
 Libocedrus: NC NZ,
 Papuacedrus: NG,
 Neocallitropsis: NC,
 Widdringtonia: CAF SAF,
 Callitris: NC TAS EAUS WAUS,
 Actinostrobus: WAUS;
 tree set5=(1,(2,((3,4),((5,(6,7)),(8,(9,10)),((11,12),((13,14),
 (15,(16,(17,18,19)),(20,((21,22),23).(24,25,26),27,(28,(29,30))))))))));
 endblock;

begin distribution;
 title='Araucariaceae';
 ntax=30;
 range
 Agathis_montana: NC,
 Agathis_moorei: NC,
 Agathis_lanceolata: NC,
 Agathis_ovata: NC,
 Agathis_dammara: ARMA,
 Agathis_obtusa: FIJI,
 Agathis_robusta: EAUS,
 Agathis_vitiensis: FIJI,
 Agathis_borneensis: ARMA,
 Agathis_palmerstoni: ARMA,
 Araucaria_bernieri: NC,
 Araucaria_biramulata: NC,

Araucaria_columnaris: NC,
 Araucaria_humboldtensis: NC,
 Araucaria_laubenfelsii: NC,
 Araucaria_luxurians: NC,
 Araucaria_montana: NC,
 Araucaria_nemorosa: NC,
 Araucaria_schmidii: NC,
 Araucaria_scopulorum: NC,
 Araucaria_subulata: NC,
 Araucaria_muelleri: NC,
 Araucaria_rulei: NC,
 Araucaria_heterophylla: NC,
 Araucaria_cunninghamii: EAUS NG,
 Araucaria_araucana: SSA,
 Araucaria_angustifolia: BRAS,
 Araucaria_hunsteinii: NG,
 Araucaria_bidwillii: EAUS,
 Wollemia_nobilis: EAUS;
 tree set6=(30,(((3,4,(1,2)),(5,(6,7,8)),(9,10)),(((26,27),(28,29)),
 (25,(24,(11,12,13,14,15,16,17,18,19,20,21,(22,23))))));
 endblock;

Table 1. Diversity of gymnosperm genera in the areas of endemism with two or more genera with restricted distribution

Column 1 represents the total number of genera recorded in an area, including widespread genera. Column 2 represents the percentage of the total (81) genera of gymnosperms. Column 3 represents the number of genera restricted to each area. Column 4 is the percentage of endemic genera in each area

Areas of endemism	No. of genera	% of total genera	No. of endemic genera	Endemism (%)
SW China	31	38.27	8	25.80
Japan	19	23.45	2	10.52
New Caledonia	17	20.98	3	17.64
W North America	14	17.28	2	14.28
Mesoamerica	11	13.58	2	18.18
S South America	8	9.87	4	50.00
Tasmania	8	9.87	3	37.50
Southern Africa	5	6.17	2	40.00



Dr. Raúl Contreras-Medina
Herbario (FCME)
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. Postal 70-399
04510 Mexico DF
Mexico

Editors

Hansjochem Autrum, München
Ekkehard Fluck, Heidelberg
Bernd Herrmann, Göttingen
Bert Hölldobler, Würzburg
Lothar Jaenicke, Köln
Oskar Mahrenholtz, Hamburg
Horst J. Neugebauer, Bonn
Andreas Oksche, Giessen
Eugen Seibold, Freiburg
Herbert Walther, Garching
Hubert Ziegler, München

Editorial Office

Tatiana Czeschlik
Mühltalstr. 9
69121 Heidelberg, Germany
Fax: + 49 - 6221 - 418315
naturwissenschaften@t-online.de

NAWI/2000/000136

Raúl Contreras-Medina, Juan J Morrone and Isolda Luna-Vega

„Different biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots“

26th November 2000

Dear Dr. Contreras-Medina,

Thank you very much for submitting your manuscript to our journal "Naturwissenschaften" (received 24th November 2000). It has been sent to referees and is now being considered for publication.

You will hear from us again after the reviewing process.

Sincerely yours,

Cindy Weidner

Editorial Assistant

for Tatiana Czeschlik

Different biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots

Raúl Contreras-Medina*, Juan J. Morrone† & Isolda Luna Vega*

* *Herbario, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico DF, MEXICO*

† *Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico DF, MEXICO*

A remarkable congruence among areas of endemism, panbiogeographic nodes, and refugia in western North America, Japan, south-western China, Tasmania, and New Caledonia indicates that these areas deserve special status for conservation. Here we propose that areas identified by different biogeographic methods are significant candidates for designation as hotspots.

The current loss of biodiversity places a premium on the task of identifying hotspots¹. In addition to the criteria currently used for discovering them, biogeographic methods also have a relevant role to play^{2,3}. We examine herein the application of different biogeographic methods to identify hotspots for gymnosperms, based on the congruence among areas of endemism, panbiogeographic nodes, and Pleistocene refugia.

Currently there are several approaches used in the analysis of the geographic distribution of organisms. In the XIX century, it was proposed that the Earth could be divided into biogeographic realms and regions^{4,5}, that were later divided into smaller zones, known as subregions, domains, provinces, and districts. This regionalization, based on the presence of endemic plant and animal taxa, led to the delimitation of areas of endemism, defined by several taxa with restricted ranges. Nowadays, areas of

endemism represent the basic units in cladistic biogeography⁶ and can help determine priorities for biodiversity conservation⁷. These areas of endemism are also known as centres of endemism, distribution centres, core areas, dispersal centres, and centres of evolution⁸.

The concept of node is a contribution of the panbiogeographic approach, originally developed by Croizat^{9,10}. A node represents a geologically and biotically complex area^{3,11,12}, which is recognised by the intersection of two or more generalised tracks¹¹, in turn obtained from the overlap of individual tracks of different plant and animal taxa^{13,14}. Heads¹⁵ proposed that nodes have four main features: (1) presence of endemic taxa, (2) absence of widespread taxa, (3) phylogenetic and geographic relationships or affinities with several areas at once, and (4) phylogenetically and geographically boundary zones. Based on these features, some authors have proposed the identification of nodes as priority areas for biodiversity conservation^{2,3,16-18}.

The model of Pleistocene refugia, originally proposed by Haffer¹⁹, represents a model of allopatric speciation on a subcontinental scale, originally developed to explain the high taxonomic diversity of birds in tropical South America, especially in the Amazonian area. Refugia were considered by many authors as areas with stable climatic conditions during dry periods following a reduction of a once more extensive habitat, which allowed some organisms to survive there during adverse climatic conditions. In addition, they are considered areas of taxonomic differentiation for some but not necessarily all the taxa inhabiting them⁷. Delimitation of refugia is based primarily on studies as geomorphology, geology, and palynology, and secondarily on distributional data of endemic taxa^{8,20}, although there exists some controversy on the criteria for recognising refugia²¹. Refugia have been identified in both tropical and temperate areas of the world²⁰ and a conservation programme based on refugia was proposed for tropical South America²².

Gymnosperm distributional patterns

The revision of data from different bibliographic sources led us to recognise the congruence among these three concepts in some areas. Distributional data of gymnosperm genera were obtained from systematic studies of the orders Cycadales, Coniferales, and Ginkgoales²³⁻²⁷. Distributions of all genera were mapped and this information allowed us to recognise areas of endemism and to construct individual and generalised tracks. On these maps, a marked congruence in the geographic distribution was observed for different gymnosperm genera, which led us to recognise 23 areas of endemism²⁸ (fig. 1). A panbiogeographic analysis of gymnosperm genera showed the existence of some generalised tracks and the following nodes (fig. 2): New Caledonia, New Zealand, southern China, southeastern Australia, western North America, Tasmania, and Japan²⁹.

If we compare the above results with the world distribution of refugia from Haffer²⁰ (fig. 3), congruence among some areas of endemism, nodes, and refugia is evident for the gymnosperm taxa analysed, which is remarkable because these methods are generally viewed as competing. The concept of refuge is closely related to the notion of area of endemism, but not identical. Areas with high concentrations of endemic taxa have been considered as refugia by many authors³⁰; however, Cracraft⁷ argued that some of them represent areas of high speciation but not necessarily refugia. A similar caveat was stated by Brown²² in the overlap between endemic centres and forest refuges. The relationship between areas of endemism and nodes was somehow allowed by Craw's definition of a node: "an area of endemism where two or more generalized tracks overlap"³¹.

Congruence between areas of endemism and nodes does not exist in all cases for gymnosperms, but some nodes may represent areas of endemism for other groups of

organisms. Similarly, areas of endemism that do not coincide with nodes for gymnosperms may represent nodes for other taxa.

Five areas are identified by all three biogeographic approaches: Tasmania, New Caledonia, Japan, south-western China, and western North America (fig. 4); the remaining areas are only congruent among two of the three approaches, for example the Valdivian and Mesoamerican areas represent both areas of endemism and refugia; northeastern Australia represents a node and a refuge; and New Zealand represents an area of endemism and a panbiogeographic node. Southern Africa is an area with uncertain status, because it is an area of endemism for gymnosperms, but neither a panbiogeographic node nor a refuge. Notwithstanding, some of the areas proposed are supported by the three approaches if we consider other sets of taxa, e.g. Mesoamerica is a node based on animal and plant distributions^{9,32}, whereas northeastern Australia represents an area of endemism for birds³³ and beetles³⁴.

Hot spots

Biogeographic studies can contribute useful information for conservation policies, e.g., areas of endemism may represent a key in a solid conservation plan², and panbiogeographic nodes may represent complex areas which deserve conservation¹⁶. The application of panbiogeographic methods in conservation biology has been proposed in New Zealand³⁵ and Mexico^{2,3}. Nodes have been also considered as hotspots^{17,36}; these areas may also be particularly important for conservation biology purposes, because they contain biotic elements from different origins³. Refugia have been considered as areas with highest species richness³⁰, and for this reason they could be considered in a conservation plan²².

There is a significant congruence among the five areas discussed and hotspots —areas of extreme taxonomic richness³⁷— that have been proposed previously as

priorities for conservation¹. In this latter study, 25 hotspots were proposed for the world; we add to this list two new areas, namely Tasmania and Japan, based on the overlap of methods applied in this study from gymnosperm distribution.

The coincidence among different approaches invites an explanation, which may be either methodological or ontological. From a methodological viewpoint, it might be possible that the different methods, although radically different, share some basic procedures, which may lead to the same results. In contrast, it is possible that areas with high diversity values may be detected by the different approaches. We think that the latter option is the most plausible explanation for our finding, although further studies are still required to test the congruence between the patterns here observed in relation to other taxa.

At present, it seems that the fundamental question in conservation biology is: what to protect? From this perspective, biogeography can and should play a key role^{2,3}. Areas identified by all three approaches are of conservation importance due to: (1) their appropriate climatic conditions (refugia); (2) the historical factors that have been important in their evolution (nodes); and (3) the restricted distributions of some taxa that inhabit them (areas of endemism). In this sense, ecological and historical biogeographic studies focused in these areas can be used to formulate conservation plans in the countries where they are located.

1. Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca G. A. B. & Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853-858 (2000).
2. Morrone, J. J. & Espinosa, D. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* **49**, 12-16 (1998).

3. Luna, I., Alcántara, O., Morrone, J. J. & Espinosa, D. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Div. Distrib.* 6, 137-144 (2000).
4. De Candolle, A. *Geographie botanique*, pp 359-422. Dictionnaire des Sciences Naturelles. Paris (1820).
5. Sclater, P. L. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.* 2, 130-145 (1858).
6. Morrone, J. J. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43, 438-441 (1994).
7. Cracraft, J. L. in *Neotropical Ornithology* (eds. Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton E. S., Ridgely R. S. & Buckley, F. G.) 49-84 (American Ornithologists Union, Washington, 1985).
8. Haffer, J. in *Neotropical Ornithology* (eds. Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton E. S., Ridgely R. S. & Buckley, F. G.) 113-146 (American Ornithologists Union, Washington, 1985).
9. Croizat, L. *Panbiogeography* (Published by the author, Caracas, 1958).
10. Croizat, L. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis* (Published by the author, Caracas, 1964).
11. Craw, R. C. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.* 31, 304-316 (1982).
12. Espinosa, D. & Llorente, J. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas* (UNAM-CONABIO, México, D. F., 1993).
13. Morrone, J. J. & Crisci, J. V. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 373-401 (1995).
14. Craw, R. C., Grehan, J. R. & Heads, M. J. *Panbiogeography: Tracking the History of Life* (Oxford University Press, New York, 1999).

15. Heads, M. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel arcs model. *New Zealand J. Zool.* **16**, 549-585 (1989).
16. Morrone, J. J. & Crisci, J. V. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* (Bogotá) **6**, 53-66 (1992).
17. Grehan, J. R. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biodiv. Lett.* **1**, 134-140 (1993).
18. Morrone, J. J. How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation? A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica* **75**, 89-96 (1999).
19. Haffer, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**, 131-137 (1969).
20. Haffer, J. in *Biological Diversification in the Tropics* (ed. Prance, G. T.) 6-24 (Columbia University Press, New York, 1982).
21. Amorim, D. S. Refugios quaternarios e mares epicontinentais: Uma análise de modelos, métodos e reconstruções biogeográficas para a região Neotropical, incluindo o estudo de grupos de Mycetophiliformia (Diptera: Bibionomorpha). (Doctor in Sciences thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1987).
22. Brown, K. S. in *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (eds. Whitmore, T. C. & Prance, G. T.) 175-196 (Clarendon Press, Oxford, 1987).
23. Silba, J. An international census of the Coniferae, I. *Phytol. Mem.* **7**, 1-79 (1984).
24. Silba, J. A supplement to the international census of the Coniferae, II. *Phytologia* **68**, 7-78 (1990).
25. Farjon, A. (1990) *Pinaceae* (Koeltz Scientific Books, Königstein, 1990).
26. Osborne, R., Stevenson, D.W., & Hill, K. D. in Proceedings of the Fourth International Conference on Cycad Biology (ed. Chen, C. J.) 224-239 (International Academic Publishers, Beijing, 1999).

27. Jones, D. *Cycads of the world* (Smithsonian Institution Press, Singapore, 1993).
28. Contreras-Medina, R. & Luna, I. in *Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica*. (Sociedad Botánica de México, México, D. F., 1998).
29. Contreras-Medina, R., Luna, I. & Morrone, J. J. Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): A panbiogeographic approach. *Biogeographica* **75**, 163-176 (1999).
30. Toledo, V. M. in *Biological Diversification in the Tropics* (ed. Prance, G. T.) 93-111 (Columbia University Press, New York, 1982).
31. Craw, R. C. New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand J. Zool.* **16**, 527-547 (1989).
32. Luna, I. & Contreras-Medina, R. Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic approach. *Biogeographica* **76**, 79-88 (2000).
33. Cracraft, J. L. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Austr. Syst. Bot.* **4**, 211-227 (1991).
34. Wang, Q., Thorton, I. & New, T. Biogeography of the phoracanthine beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Biogeogr.* **23**, 75-94 (1996).
35. Grehan, J. R. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand J. Zool.* **16**, 731-748 (1989).
36. Luna, I., Alcántara, O., Espinosa, D. & Morrone, J. J. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* **26**, 1299-1305 (1999).
37. Gaston, K. J. & Williams, P. H. in *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference* (ed. Gaston, K. J.) 202-229 (Blackwell Science, Cambridge, 1996).

Acknowledgements

We thank John Grehan, Jorge Meave, Juan Carlos Morales, Sergio Roig-Juñent, Gerrit Davidse, and Peter Stevens for critical comments on the manuscript. Support from projects PAPIIT IN205799 (DGAPA, UNAM), 31879-N (CONACYT), and National Geographic grant 6590-99 are gratefully acknowledged.

Figure legends

Figs. 1-4. Areas of endemism proposed for gymnosperm genera²⁸; **2**, nodes proposed from a panbiogeographic analysis of gymnosperm genera²⁹; **3**, refugia proposed in the world²⁰; **4**, hotspots resulted from overlap among areas of endemism, panbiogeographic nodes, and Pleistocene refugia: **a**, south-western China; **b**, Japan; **c**, New Caledonia; **d**, Tasmania; **e**, western North America.

