



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE
GÉNEROS DE PLANTAS CARACTERÍSTICAS
DE BOSQUE MESÓFILO Y RELACIONES
BIOGEOGRÁFICAS DE LOS BOSQUES
DE NIEBLA NEOTROPICALES

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA VEGETAL)

P R E S E N T A

OTHÓN ALCÁNTARA AYALA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

MÉXICO, D.F.

ENERO DE 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/010/08

ASUNTO: Asignación de Jurado

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
DIRECTOR GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

At'n: LIC. BALFRED SANTAELLA HINOJOSA.

Comunico a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas ha asignado al(a) BIÓL. OTHÓN ALCÁNTARA AYALA, el jurado para presentar Examen de Grado de **MAESTRO(A) EN CIENCIAS (BIOLOGÍA VEGETAL)**.

PRESIDENTE	DRA.	MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
VOCAL	DRA.	SUSANA VALENCIA ÁVALOS
SECRETARIO	DRA.	GUADALUPE WILLIAMS LINERA
SUPLENTE	DR.	ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
SUPLENTE	M. EN C.	DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

El trabajo aprobado como tesis es:

"Patrones de distribución altitudinal de géneros de plantas características de Bosque Mesófilo y relaciones biogeográficas de los bosques de niebla neotropicales"

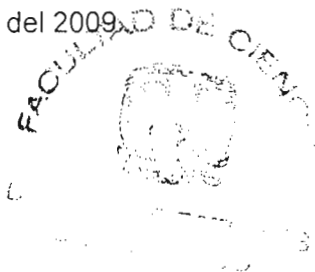
A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Cd. Universitaria, D. F., 13 de Enero del 2009.

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN

JNFVSR\lpp



Dedicatoria:

A Jesús Alcántara Peña (†) y Evodia Ayala Martínez

Para Ameyalli, Aquetzalli y Ana

Agradecimientos

La Dra. Isolda Luna Vega ha jugado una papel importante no sólo en la realización de este trabajo si no también en mi formación como profesionista, para ella mi agradecimiento y cariño de siempre.

A los miembros del Comité Tutorial: Dra. Isolda Luna Vega, Dra. Guadalupe Williams-Linera, Dra. Susana Valencia Ávalos, Dr. Alfredo Bueno Hernández, M. en C. David Espinosa Organista.

La influencia biogeográfica del M. en C. David Espinosa y el Dr. Alfredo Bueno, motivaron en buena parte mi interés por esta ciencia, y mi dedicación a ella.

A los encargados de las siguientes instituciones en los años en los que se obtuvieron los datos de ellas, por las facilidades brindadas: Herbario Nacional de México (MEXU), Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), Herbario del Instituto de Ecología A.C., Xalapa, (XAL), Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB), Herbario del Instituto de Ecología, A.C., Bajío (IE-BAJÍO).

Al Dr. Raúl Contreras Medina, su compañerismo y su total disposición siempre a ayudarme.

Hay varios maestros de esta facultad que han tenido una influencia muy importante en mi formación como Biólogo a ellos hoy les agradezco con especial cariño: Dra. Susana Valencia Ávalos, Dra. Martha Martínez Gordillo, M. en C. Jaime Jiménez Ramírez, Dra. Judith Márquez Guzmán, Dr. Adolfo Navarro Singuenza.

A todos aquellos con los he compartido enseñanzas y aprendizajes en los cubículos anexos del herbario y museo: Alberto González, Armando Ponce, Ana Quintos, Jorge Escutia, Cesar Andrés Torres, Ramiro Cruz, Héctor Olguín, Celia Sanginés, Katia Juárez, Andrés González, Gerardo Pantoja y Julio Ramírez.

A todos aquellos que de una u otra manera con su amistad y cariño han hecho más ligero el trabajo en este difícil oficio.

Por supuesto a la Universidad Nacional Autónoma de México.

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE GÉNEROS DE PLANTAS
CARACTERÍSTICAS DE BOSQUE MESÓFILO Y RELACIONES
BIOGEOGRÁFICAS DE LOS BOSQUES DE NIEBLA NEOTROPICALES**

CONTENIDO

Resumen.....	3
Introducción.....	5
Objetivos.....	9
Capítulo I.....	10
Alcántara O., Luna I. and Velázquez A. 2002. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera. <i>Plant Ecology</i> 161: 167–174.	
Capítulo II.....	19
Luna, I., J.J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. <i>Plant Syst. Evol.</i> 228: 229-239.	
Análisis prospectivo.....	31
- Discusión	
- Conclusiones	
Literatura citada.....	36

RESUMEN

En el presente trabajo se incluyen dos publicaciones, la primera trata sobre el patrón de distribución altitudinal del bosque mesófilo de montaña mexicano derivado de la distribución de algunos de sus géneros de plantas características. El segundo está enfocado en el estudio de las relaciones biogeográficas del bosque mesófilo mexicano con algunos bosques equivalentes de la zona neotropical.

El bosque de niebla en México (bosque mesófilo de montaña *sensu* Rzedowski, 1978), ha sido registrado en zonas templadas húmedas a diferentes intervalos de altitud que van desde los 600 hasta los 3000 msnm. Estos sitios se caracterizan por su alta biodiversidad expuesta a condiciones de alta humedad atmosférica, que se expresa en forma de una neblina casi constante.

Algunos autores afirman que existen varios géneros de plantas vasculares que son cuantitativamente importantes en estos tipos de vegetación, por lo cual pueden considerarse como característicos de estos bosques.

Los objetivos de este trabajo fueron, en primer lugar, identificar algunos géneros de plantas vasculares que pueden considerarse como característicos del bosque de niebla en México y, en segundo lugar determinar cuantitativamente el patrón de distribución altitudinal que actualmente presenta este tipo de vegetación.

Se eligieron preliminarmente seis géneros como característicos de este tipo de vegetación. Estos géneros fueron *Clethra*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Styrax*, *Symplocos* y *Ternstroemia*. Estos seis géneros incluyen a 70 especies que se distribuyen en más del 70% de los fragmentos de bosque de niebla mexicanos. El promedio de altitud en la que se registraron las especies de estos géneros fue de 1853 msnm. (± 600 en un intervalo de confianza del 95%). Los resultados mostraron que el bosque de niebla mexicano se presenta de manera óptima en un intervalo que va de los 1250 a los 2450 msnm. Adicionalmente se muestra que el bosque de niebla mexicano está mejor distribuido en algunas provincias de la “Región Mesoamericana de Montaña” *sensu* Rzedowski (1978), principalmente en las “Serranía Meridionales”, “Sierra Madre Oriental” y “Serranías Transístmicas”.

En el segundo trabajo se utilizó el método de análisis de trazos para estudiar las relaciones biogeográficas entre los bosques de niebla de la región Neotropical. El análisis de trazos se basó en obtener los trazos generalizados utilizando un análisis de simplicidad de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés).

Se utilizaron los datos de distribución de 946 géneros y 1266 especies de plantas vasculares (pteridofitas, gimnospermas y angiospermas) en 26 manchones de bosque de niebla de Colombia, Costa Rica, Cuba, Honduras, Jamaica, México, Perú, Puerto Rico, Venezuela y de cuatro localidades del este y oeste de los Estados Unidos que se utilizaron como grupos externos.

El análisis de trazos identificó seis trazos generalizados: el primero incluye la mayoría de las localidades de bosque de niebla de México, América Central, Las Antillas y el norte de Colombia; el segundo trazo incluye el sur de México y el norte de América Central; el tercero incluye las montañas en el noroeste de América del Sur; el cuarto incluye las montañas del suroeste de América del Sur y otros dos en el oeste y este de Estados Unidos de América del Norte.

Finalmente se concluyó que los bosques de niebla del Neotrópico están más estrechamente relacionados entre sí y que aquellos de la subregión caribeña presentan una relación compleja, la cual puede ser debido a la compleja historia tectónica del área.

INTRODUCCIÓN

De acuerdo con algunos autores (v.gr. Walter, 1966) las condiciones mesoclimáticas son el factor principal que explica los patrones de distribución de la vegetación actual. No obstante las condiciones climáticas, en la práctica, éstas están asociadas con los gradientes altitudinales a lo largo de los cuales los tipos de vegetación presentan distribuciones restringidas (Whittaker, 1978; Holdridge, 1987). Los tipos de vegetación mesófilos, sin embargo, siguen complejos patrones de distribución altitudinal, dependiendo de otros factores, tales como la exposición y la pendiente (Luna et al., 1999). Esto es muy evidente en nuestro país, donde varios autores (v. gr. Rzedowski, 1969; Puig, 1976, Luna et al., 1994) registran al bosque mesófilo de montaña en diferentes franjas altitudinales. Los patrones de distribución altitudinal del bosque mesófilo no han sido investigado adecuadamente y la mayoría de los reportes basan sus patrones de distribución en observaciones en campo de estudios regionales (Challenger, 1998).

Según Rzedowski (1978), el bosque mesófilo de montaña en México se presenta dentro de un intervalo altitudinal relativamente estrecho, en climas templados húmedos y se distribuye principalmente entre los 600 y los 3000 msnm (Luna et al., 1988). Está compuesto por elementos florísticos y estructurales bien distintivos (Rzedowski, 1978) y se caracteriza por una elevada diversidad y notable predominancia de epífitas vasculares y lianas, esto en gran parte debido a la presencia de abundante neblina (Puig, 1976).

La distribución geográfica actual del bosque mesófilo sigue un patrón semejante a un archipiélago a lo largo de las principales cordilleras de México y en cada uno de los manchones existe una composición biótica particular (Luna et al., 2000). De acuerdo con el mapa de distribución de Challenger (1998), el bosque mesófilo de montaña mexicano se distribuye principalmente en cuatro provincias florísticas (*sensu* Rzedowski, 1978): Serranías Transistmicas, Serranías Meridionales, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental.

Rzedowski (1996) considera que algunos géneros que habitan el bosque mesófilo de montaña mexicano son cuantitativamente importantes para caracterizar las condiciones de bosque mesófilo. Algunos de los géneros importantes que son considerados como característicos son: *Alfaroa*, *Carpinus*, *Chiranthodendron*, *Cinnamomum*, *Clethra*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Matudaea*, *Meliosma*, *Nyssa*, *Oreomunnea*, *Styrax*, *Symplocos* y *Ternstroemia*.

Sin embargo no hay estudios cuantitativos detallados que comprendan a gran parte de las localidades con registro de bosque mesófilo mexicano para mostrar los intervalos de distribución altitudinal. Por lo tanto, la ayuda de uno de los trabajos que se presentan aquí es reconocer géneros de plantas característicos preferenciales de las condiciones de bosque mesófilo para determinar cuantitativamente el patrón actual de distribución altitudinal de este tipo de vegetación en base a estos géneros. También se discute la manera en que estos géneros se presentan en las provincias florísticas, ya que pensamos que esto es relevante para identificar áreas prioritarias para la conservación de este tipo de vegetación, considerado como un ecosistema seriamente amenazado (Hamilton et al., 1995).

En el caso particular del bosque mesófilo de montaña, se ha considerado como una de las comunidades vegetales en que mejor se pone de manifiesto la interdigitación de elementos meridionales y boreales, y se ha puesto mucho énfasis en el estudio de las ligas florísticas existentes entre esta comunidad con el bosque caducifolio del este de los Estados Unidos, con el este de Asia y más recientemente se ha insistido en los fuertes vínculos de la flora de este tipo de vegetación con bosques similares de América del Sur, en particular con los de la región andina (Rzedowski, 1996).

Sobre los elementos templados se ha propuesto como origen de esta relación una progresiva migración de estos elementos hacia el sur; se ha sugerido que en el Terciario Tardío la temperatura disminuyó lo suficiente sobre el sur de los Estados Unidos, para permitir que taxones arbóreos templados migraran hacia las tierras altas de México, donde contribuyeron al desarrollo de los bosques de montaña. Esta propuesta es apoyada por la presencia de 14 géneros de árboles templados en las floras del Eoceno del sureste de Estados

Unidos (v. gr. *Abies*, *Alnus*, *Betula*, *Carya*, *Castanea*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Myrica*, *Nyssa*, *Tilia* y *Ulmus*); ocho de estos géneros (*Abies*, *Alnus*, *Celtis*, *Fagus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Myrica* y *Ulmus*), se han encontrado en el sur de México, en sedimentos del Mioceno Medio, pero están ausentes en sedimentos más antiguos. Durante el mismo período (Mioceno), sólo tres géneros (*Alnus*, *Juglans* y *Myrica*) se registran para América Central (Panamá) y están ausentes en conjuntos pre-miocénicos. En el norte de América del Sur estos mismos tres géneros fueron encontrados desde el Plioceno Tardío aunque no llegan a ser abundantes hasta el Pleistoceno (Graham 1973, 1976, 1987).

De acuerdo con Graham (1973) si las localidades donde hay fósiles se organizan por edades en una secuencia norte-sur, puede observarse un claro patrón de introducción progresiva hacia el sur de los elementos arbóreos templados en América Latina.

Sharp (1966) nota además que existen géneros que se comparten sólo entre el este de Asia y México-América Central, entre los que destacan *Beilschmiedia*, *Meliosma*, *Microtropis*, *Phoebe Saurauia*, *Talauma*, *Ternstroemia*, *Triumfetta* y *Turpinia*, por lo cual, según él, existen relaciones más fuertes entre la flora del este de Asia y la de México. Según Rzedowski (1996), una proporción importante de los elementos del bosque mesófilo de montaña de México también procede de América del Sur o de antecesores sudamericanos, aunque no es clara la forma como se desplazaron muchas de estas plantas.

Igualmente, se ha sugerido que algunos elementos comunes entre la parte templada de América del Norte y las regiones altas de México y de América Central pudieron haberse originado en las montañas del sur de México y de América Central y de ahí continuar a lo largo de dos vías migratorias bien definidas y dirigidas hacia el norte: la Sierra Madre Occidental y la Oriental (McVaugh, 1952 in Rzedowski, 1965). También se ha especulado que México, junto con una parte de América Central, ha funcionado como centro de origen y radiación de la flora del bosque mesófilo. Se cree también que una parte de los géneros considerados como neotropicales se hayan generado en esta zona y después se extendieron hacia América meridional (Rzedowski, 1996).

El objetivo del segundo trabajo que aquí se presenta está enfocado a revisar precisamente las relaciones que existen entre los bosques de niebla que habitan la zona Neotropical, la cual en el continente americano, abarca desde el centro de México hasta la parte central de Argentina (Morrone, 1999; Morrone et al., 1999). Esta región se caracteriza por su gran diversidad de ecosistemas, dentro de los cuales los bosques de niebla son particularmente interesantes desde un punto de vista biogeográfico (Luna et al., 1999).

Los bosques de niebla neotropicales se caracterizan por su distribución archipelágica, la presencia de taxones endémicos y su alta biodiversidad, la cual resalta su importancia biogeográfica y biológica.

Cada vez se reconoce más que los bosques de niebla neotropicales se encuentran entre los ecosistemas más amenazados del mundo (Hamilton et al., 1995; Churchill et al. 1995) y que el daño que se les ocasiona es muy probable que sea irreversible, ya que su capacidad para recuperarse de las perturbaciones es muy baja. Estas comunidades han sido severamente perturbadas por siglos por las actividades humanas tales como la silvicultura, la construcción de carreteras, la agricultura, la ganadería, la colonización y la quema intencional. El aumento en las poblaciones humanas ha ejercido una fuerte presión sobre estos bosques, así que la perturbación es muy extensiva en muchas áreas donde la vegetación original está desapareciendo muy rápidamente (Luna et al., 1988). Muchos de estos bosques están actualmente restringidos a las pendientes más inaccesibles y han sido parcialmente reemplazados por pastizales y cultivos. Se ha propuesto que el análisis biogeográfico puede ayudar a identificar áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad (Grehan, 1993; Morrone y Crisci, 1995; Morrone y Espinosa, 1998; Espinosa y Morrone, 1998).

Para cumplir con el objetivo de analizar estas relaciones y delimitar el patrón biogeográfico principal de estos bosques neotropicales se utilizó un análisis de trazos aplicando el análisis de simplicidad de endemismos.

OBJETIVOS

Este trabajo se enfocó de manera general a la búsqueda de patrones en la distribución ecológica e histórica del bosque mesófilo de montaña y de los elementos florísticos que lo componen. De manera particular, los objetivos de cada uno de los trabajos fueron:

- 1) identificar algunos géneros de plantas vasculares que puedan considerarse como característicos del bosque de niebla en México y determinar cuantitativamente el patrón de distribución altitudinal que actualmente presenta este tipo de vegetación;
- 2) analizar las relaciones y delimitar los patrones biogeográficos principales de los bosques de niebla neotropicales.

Capítulo I

Alcántara O., Luna I. and Velázquez A. 2002. Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera. *Plant Ecology* 161: 167–174.



Altitudinal distribution patterns of Mexican cloud forests based upon preferential characteristic genera

O. Alcántara¹, I. Luna¹ and A. Velázquez²

¹Herbario FCME, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad Universitaria, Apartado Postal 70-399, 04510, D.F., México; ²Laboratorio de Biogeografía y Sinecología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias and Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad Universitaria, 04510, D.F., México; *Author for correspondence

Received 14 October 1999; accepted in revised form 27 March 2000

Key words: Biogeography, Cloud forest, Distribution, Endemicity, Floristic provinces, Mexico

Abstract

Mexican cloud forest vegetation has been recorded in temperate humid conditions at rather different elevations ranging from 600 to 3000 m. They are characterised by high biodiversity under continuous foggy situations. Some authors state that many genera are quantitatively important to depict cloud forest conditions. Detailed quantitative studies comprising most of the localities of Mexican cloud forests to depict altitudinal distribution ranges on basis of preferential genera have not been previously conducted. The aim of this study is (1) to recognise characteristic preferential genera of Mexican cloud forest conditions, and (2) to determine quantitatively the current altitudinal distribution pattern of this vegetation type. From a database composed by 995 genera inhabiting in the Mexican cloud forests, six genera were chosen preliminary as preferential characteristics. These were *Clethra*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Styrax*, *Symplocos*, and *Ternstroemia*. These genera include 70 species that occur at over 70% of the current Mexican cloud forest fragments. The mean elevation of these genera records were 1853 m (± 600 at 95% confidence interval). The results showed that Mexican cloud forests occur optimally between 1250 and 2450 m. Additionally, Mexican cloud forest is the best distributed within some provinces of the “Región Mesoamericana de Montaña”, chiefly at “Serranías Meridionales”, “Sierra Madre Oriental”, and “Serranías Transístmicas”. The results are discussed in light of the importance of these regions as diversification centres.

Introduction

Current vegetation distribution patterns have been related to mesoclimatic conditions as the major attribute explaining such archetypes (Walter 1996). Climatic situations, in practice, have been associated with elevational gradients, along which vegetation types follow restricted distributions (Whittaker 1978; Holdridge 1987). Mesophyllous vegetation types, nonetheless, follow complex distribution patterns along elevation, depending on other factors (Luna et al. 1999). This is most evident in Mexico where several authors (e.g. Rzedowski (1969); Puig (1976); Luna et al. (1994)) recorded cloud forests in different altitudinal belts. This subject, has not been thoroughly investi-

gated and most reports based their distribution patterns on field observations from regional surveys (Challenger 1998).

In Mexico, cloud forests (“bosque mesófilo de montaña” *sensu* Rzedowski (1978)) occur within a relatively narrow altitudinal zone on humid temperate climates, distributed between 600 and 3000 m elevation (Luna et al. 1988). It is composed by distinctive floristic and structural forms (Rzedowski 1978) and is characterised by a high diversity and remarkable predominance of vascular epiphytes and lianas, this is due to the presence of abundant fog (Puig 1976). Its current geographic distribution follows an archipelago-like pattern across Mexico in each of the

patches there is a particular biotic composition (Luna et al. 2001).

Rzedowski (1978) states that the Mexican territory can be divided into 17 floristic provinces, clustered into four major regions: “Pacífica Norteamericana”, “Mesoamericana de Montaña”, “Xerofítica Mexicana”, and “Caribeá”. This regionalization was based upon a national floristic analysis, phytogeographic affinities and endemism in the different areas. Within these floristic provinces, Challenger (1998) shows in his map (page 448) that Mexican cloud forest distributes mainly in the next four provinces: “Serranías Transistmicas”, “Serranías Meridionales”, “Sierra Madre Oriental”, and “Sierra Madre Occidental”.

Mexican cloud forest have been considered to be one of the vegetation types that better expresses transitional conditions between tropical and temperate biogeographic realms. It shows close floristic affinities to deciduous forests of North America (Miranda and Sharp 1950), equivalent forests of the east of Asia (Sharp 1966), and similar plant communities present in the Andean region of South America (Gentry 1995; Joergensen et al. 1995; Brown 1995). This transitional condition has been explained, in part, as a result of cooling during the Tertiary and Quaternary. This favoured migration of numerous arboreal genera towards the south, statement that has been supported by the common presence of a number of genera in two or more of these areas (e.g. *Alnus* Miller, *Juglans* L., and *Myrica* L., among others) (Graham 1987).

Rzedowski (1996) considers that some genera that inhabit Mexican cloud forests are quantitatively important to characterise cloud forest conditions. Some of the important genera that he considers as characteristic are *Alfaroa* Standl., *Carpinus* L., *Chiranthodendron* Larréat., *Cinnamomum* Schaeffner, *Clethra* L., *Liquidambar* L., *Magnolia* L., *Matudaea* Lundell, *Meliosma* Blume, *Nyssa* L., *Oreomunnea* Oersted., *Styrax* L., *Symplocos* Jacq., and *Ternstroemia* Mutis ex L.f.,

Detailed quantitative studies comprising most localities of Mexican cloud forest to depict altitudinal distribution ranges have not yet been conducted. Hence, the aims of the present study are to recognise characteristic preferential genera of Mexican cloud forest conditions to determine quantitatively the current altitudinal distribution pattern of this vegetation type on basis of preferential characteristic genera. The way these genera occur at the floristic provinces is also discussed, since this is, relevant to identify priority areas for conservation purposes of this remark-

able vegetation type considered as a seriously threatened ecosystem (Hamilton et al. 1995).

Methods

To select the preferential characteristic genera, these criteria were considered: (1) species well-represented in the current Mexican cloud forest patches, especially those genera with vicarious species present in most cloud forest fragments; (2) species belonging to these genera must be closely related to humid mountain environmental conditions; (3) to have significantly large frequency values of species presence at cloud forest conditions; (4) the genera selected ought to be ancient elements, principally woody, (5) they must be important as dominants or co-dominants in Mexican cloud forests. In addition, genera must have been reported as typical elements of the Mexican cloud forests (Miranda and Sharp 1950; Rzedowski 1969, 1996; Luna et al. 1994).

A database comprising 995 genera was compiled from literature, plant collections (MEXU, XAL and FCME), and technical reports of projects funded by “Comisión Nacional Para el Estudio y Uso de la Biodiversidad, CONABIO” (projects F019, H304, A004, P083, P026, P011, B201, P092, and A007). From all the genera reported, only six fulfill the criteria. From these six genera, data of locality of collection, elevation and vegetation type where the collection took place of all species known were gathered.

We avoided double records by only using a single exemplar with the same collection number in the final database information. This implies that our final database comprised species belonging to the selected genera found at distinctive localities.

The frequency values of the records of each species of the genera selected and collected at the different vegetation types were plotted. The vegetation types used in the analysis were those proposed by Rzedowski (1978), with the exception of the pine-oak forest, due that this author considers the *Pinus* and *Quercus* forests separately; in this case we followed Leopold (1950). Frequency values > 50 records of one species present in cloud forest conditions were considered as the threshold to depict genera as potential preferential characteristic. The frequency value of the total number of species of each genus at different vegetation types was plotted. This was needed to detect preferences of species distribution of the selected genera per vegetation type.

The frequency value of the records of each species of the preferential characteristic genera grouped by floristic province *sensu* Rzedowski (1978) were also compared. These permitted the comparison among genera and among floristic provinces. This comparison included the number of species per genus present in each floristic province.

Average altitude of the cloud forest conditions as obtained by the preferential characteristic genera in each floristic province was calculated. The data obtained were pooled into a database, from which the number of records per genera along altitude were plotted, in order to detect the elevations where these genera are best distributed. The distribution curves of the species records of the preferential genera were plotted simultaneously in order to depict elevations where the cloud forest conditions are best represented.

Results

From a final database composed of 995 genera inhabiting in the Mexican cloud forests these, six genera fulfilled the criteria as preferential characteristics, *Clethra*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Styrax*, *Symplocos*, and *Ternstroemia*.

These genera comprised 70 species (Appendix 1). These species, in turn, have been recorded at 1156 sites covering over 70% of the current Mexican cloud forest fragments. The total number of records per species and localities resulted in 1290 scores in the final database.

Many of the species of these genera (five or more of them) occur principally in temperate conditions, for instance, cloud forest, pine-oak forest, oak forest, or coniferous forest (Figure 1a). Notwithstanding, all these species are better distributed in Mexican cloud forest than in any other vegetation type of Mexico (Figure 1b). Pine-oak forest also comprised a large number of records, but substantially fewer than cloud forest. Some species of these genera, however, are also represented in tropical humid vegetation types, such as tropical rain forest (“selva alta perennifolia” *sensu* Rzedowski (1978)). As a whole, many species from these preferential characteristic genera may be considered exclusive of cloud forest conditions (e.g., *Clethra kenoyeri* Lundell, *C. rosei* Britton, *C. vicentina* Standl., *Meliosma dives* Standl. et Steyerl., *M. matudai* Lundell, *M. oaxacana* Standl., *Symplocos ex-*

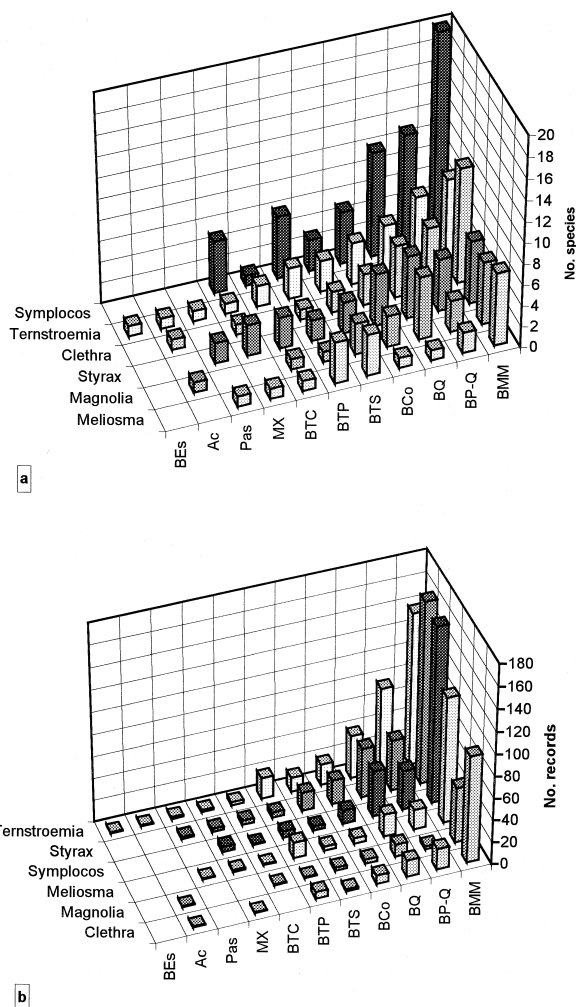


Figure 1. Number of species (a) and records (b) presented in different Mexican vegetation types. The abbreviations state for: BMM = “bosque mesófilo de montaña”; BP-Q = “bosque de *Pinus-Quercus*”, BQ = “bosque de *Quercus*”, BCo = “bosque de coníferas”, BTS = “bosque tropical subcaducifolio”, BTP = “bosque tropical perennifolio”, BTC = “bosque tropical caducifolio”, MX = “matorral xerófilo”, Pas = “pastizal”, Ac = “acuática y subacuática” and BEs = “bosque espinoso”.

celsa L.O. Williams, *S. flavifolia* Lundell, and *S. jurgensenii* Standl).

The analysis of the records per floristic province also showed restricted distribution patterns. Most of the species belonging to the six preferential genera are best distributed in the floristic province of “Serranías Meridionales”; in descending order, the “Sierra Madre Oriental”, “Serranías Transistmicas”, and “Sierra Madre Occidental” harbour species that belong to genera of cloud forest conditions. In minor proportion, the “Costa del Golfo de México”, “Altiplano”,

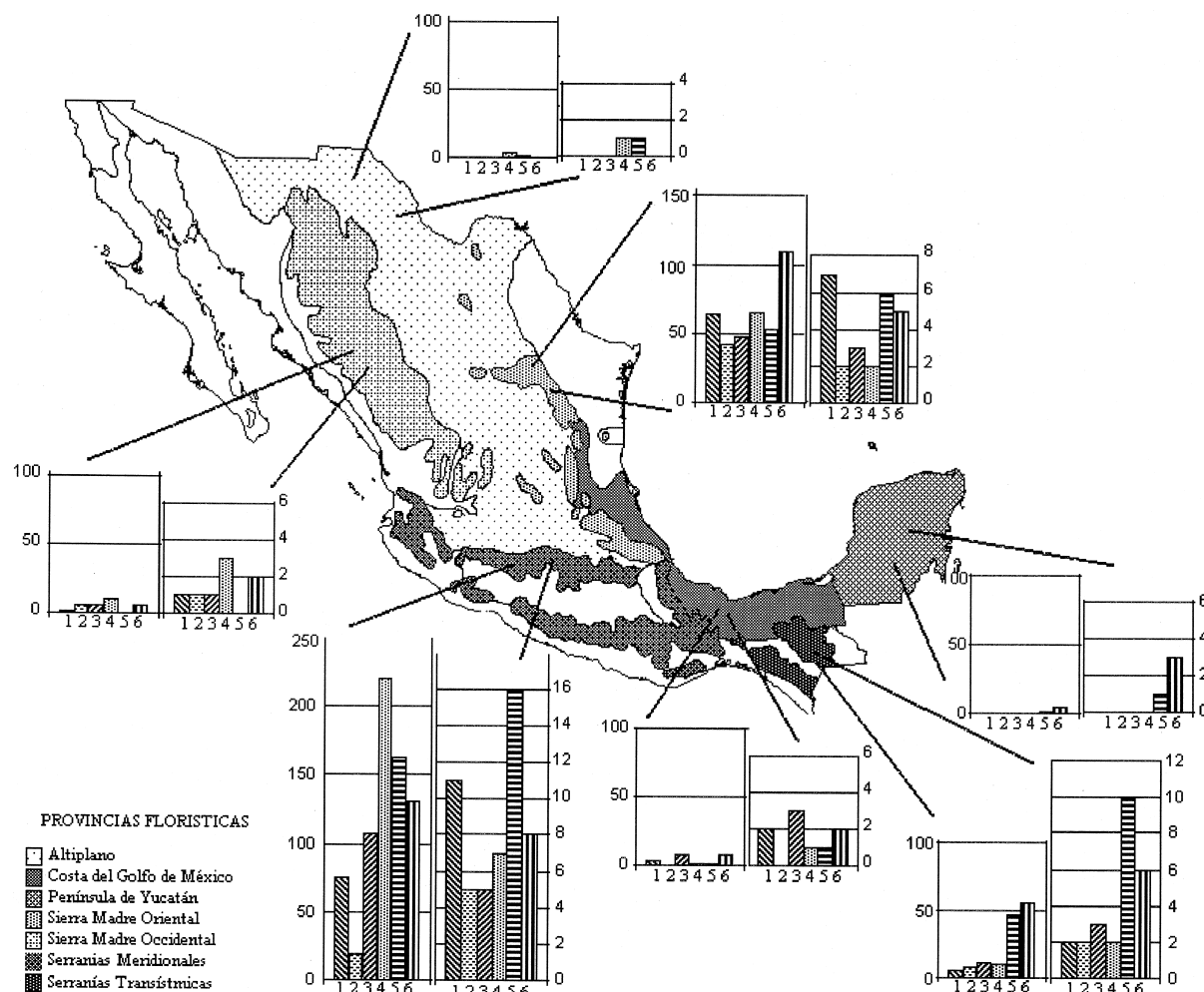


Figure 2. Number of records (left bar graphs) and species (right bar graphs) from the six characteristic preferential genera of Mexican cloud forest per Mexican floristic province. Most records and species are present within "Serranías Meridionales" province. The numbers state for: 1 = *Clethra*, 2 = *Magnolia*, 3 = *Meliosma*, 4 = *Styrax*, 5 = *Symplocos*, and 6 = *Ternstroemia*.

and "Península de Yucatán" provinces also comprised a few records of these genera (Figure 2); only the first harbours cloud forest environments, e.g. Volcán San Martín, Veracruz.

Records of selected species per genera showed an unimodal distribution pattern along elevation. All genera distributed along a large elevational gradient were significantly restricted to elevations between 600 and 2800 m. The mean elevation of all records was 1853 m (± 600 places at 95% confidence interval). These data suggest that Mexican cloud forests, typified by the occurrence of the six genera selected as preferential characteristics, are found optimally between 1250 and 2450 m (Figure 3a). This elevational range is broader than others suggested in previous studies (e.g. Luna (1984)), which document that this

vegetation type is best developed between 1700 and 2000 m. Many of the species of the selected genera are distributed principally above 1000 m of altitude, with the exception of some species of *Meliosma* (Figure 3b).

Distribution of Mexican cloud forests along elevation intervals, suggested by these characteristic genera, varied among floristic provinces (Figure 4). At the "Sierra Madre Oriental" the most common elevation ranges were between 1200–2000 m. In the "Sierra Madre Occidental" it was more frequent between 1600 and 2200 m. In the "Serranías Meridionales" it distributed between 1800 and 2600 m, whereas in the "Serranías Transistmicas" among 2400 and 2800 m. Mexican cloud forest was also recorded at 1100–1300 m at the "Costa del Golfo" province; notwithstand-

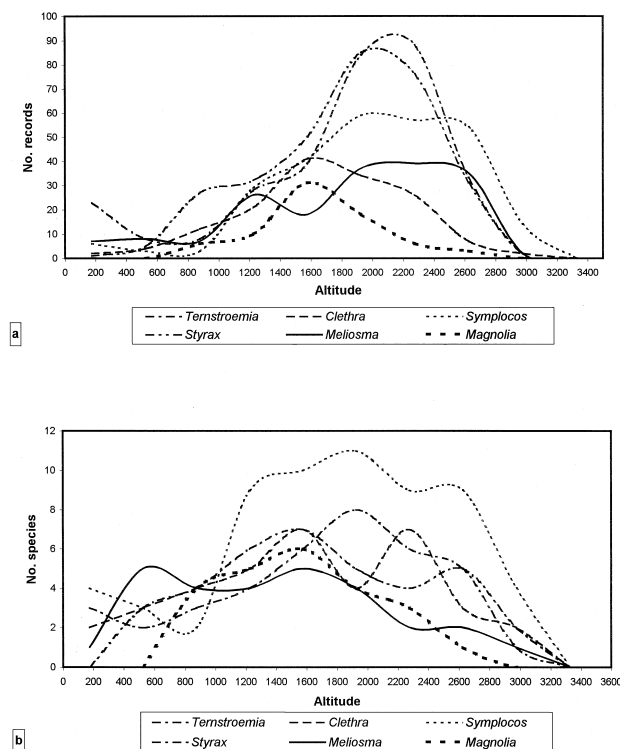


Figure 3. Number of records (a) and species (b) per genera distributed along elevation.

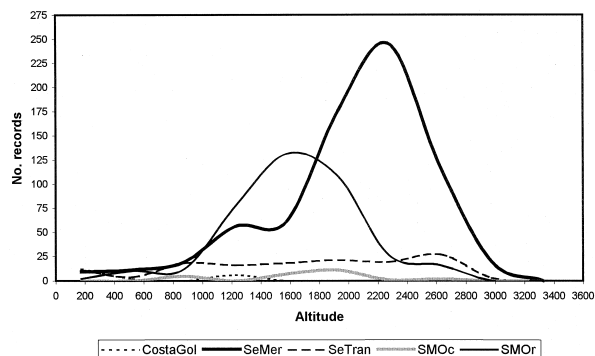


Figure 4. Frequency values of all species records per Mexican floristic province along elevation. Clear peaks are observed between 1000 and 2800 m of altitude.

ing, some species of these genera were recorded at lower altitudes within this province (200 m). Finally, a few species records of the selected genera in the “Altiplano” province occurred, but were neglected in the plots.

The majority of the species of the six genera selected as preferential characteristic were best distributed in Mexican cloud forest (Figure 1). *Clethra* prevailed at the “Serranías Meridionales” and “Sierra Madre Oriental” provinces, whereas no records were found at “Altiplano” and “Península de Yucatán”

provinces. *Clethra* was commonly found in oak and pine-oak forest too. *Magnolia* distributed proportionally in Mexican cloud forest and oak forest. Its presence prevailed at “Serranías Meridionales”, “Sierra Madre Oriental” and “Serranías Transísmicas” provinces. *Meliosma*, in turn, was common at “Serranías Meridionales”, “Sierra Madre Oriental” and “Serranías Transísmicas” provinces, within patches of Mexican cloud forest. It was also frequent in tropical rain forest. *Styrox* and *Symplocos* showed similar distribution patterns, and were more frequent in the cloud forest of the “Serranías Meridionales” and “Sierra Madre Oriental”. These taxa are also frequent in oak forest and coniferous forest. *Symplocos* is also abundant in the cloud forests of the “Serranías Meridionales”, “Serranías Transísmicas”, and “Sierra Madre Oriental”, being totally absent in the “Sierra Madre Occidental” floristic province. The species of *Ternstroemia* are very frequent in the cloud forest, oak forest and pine-oak forest of the “Sierra Madre Oriental”, “Serranías Meridionales”, and “Serranías Transísmicas” (Figures 1 and 2).

Discussion

Previous studies listed some genera as quantitatively important to depict cloud forest conditions (Rzedowski 1969, 1996; Puig 1976, 1989); many of these studies based their outputs upon local or regional studies. Recently Rzedowski (1996) stated that about 650 genera have at least one exclusive or preferential species to this vegetation type in Mexico. Specific genera, however, had not been previously detected and proved as important in this vegetation type, due, in part, to the lack of detailed systematic studies. In the present paper, many species records that belong to six preferential characteristic genera fulfilled the conditions to depict Mexican cloud forest. The number of preferential characteristic genera to these conditions may increase in the near future, as long as we have more studies in systematics, biogeography, and ecology.

The data included into the distribution analysis comprised over 1150 localities covering the majority of the current patches of Mexican cloud forest. The archipelago-like distribution pattern enhanced the biogeographic importance of the Mexican cloud forest. These patches harbour an extraordinary mixture of plants and animals associated with diverse biogeographic zones and display a high degree of local and regional endemism. The current 107 fragments distributed across Mexico cover about 14,119 km² (Challenger 1998). Detailed data, at species level, of all these areas are scanty, which makes comparisons among patches difficult. Our results suggests that *Clethra*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Styrax*, *Symplocos*, and *Ternstroemia* are best distributed in the cloud forests of the “Serranías Meridionales”, “Sierra Madre Oriental”, and “Serranías Transístmicas” provinces. Only a few species from these genera occur in oak forest and coniferous forest, where humid-cool conditions in deep valleys dominate and in tropical rain forest.

The majority of the species of these genera were distributed in elevations above 1000 m within the “Región Mesoamericana de Montaña”. Hence, it was here considered that this mountainous zones can be suggested as diversification areas of these genera, as many of these zones of Mexico have been proposed as diversification centres of many other taxa of vascular plants, such as *Quercus* (Nixon 1998), and *Pinus* (Styles 1998). Some authors (*e.g.* Rzedowski (1965); Toledo (1982)) have explained the disjunct distribution of many of these taxa as consequence of paleoclimatic changes, that create the necessary con-

ditions for the origin of plant and animal groups. Notwithstanding, Luna et al. (1999) and Luna et al. (2000) concluded that this pattern, in the case of the Mexican cloud forest, is rather the consequence of vicariant events, without proposing any particular process. The refuge model (Haffer 1987) is only a particular case of vicariance.

These diversification areas are characterised by a high percentage of endemism of other living groups such as reptiles (Flores 1998), and birds (Challenger 1998). Cracraft and Prum (1988), in addition, sustained that the speciation rate is incremented in areas of high topographic complexity. This is the case of this region, which turned out to be of extreme importance for conservation purposes (Luna et al. 1999, 2001).

Altitudinal ranges of the cloud forest are difficult to define due to several conditions. To illustrate this further, natural and man-made disturbance, influence of adjacent vegetation, latitudinal effect, different rainfall patterns, and “Massenerhebungseffekt” (Grubb 1971; Webster 1995; Luna et al. 2001) modify current distribution patterns. The records of the “Sierra Madre Occidental” and “Sierra Madre Oriental” are located at lower mean elevation than the ones in the “Serranías Transístmicas” and “Serranías Meridionales” due to the effect of latitude: the higher is latitude, the lower is the mean elevation of the records of the cloud forest. From our results, six genera are recommended as preferential characteristics of cloud forest conditions. Based on these results, preferential elevational ranges of Mexican cloud forests can be established.

Suitable conditions for the development of mountain cloud forest in Mexico are restricted to a few floristic provinces. This, nonetheless, demonstrates that efforts to preserve the current biodiversity harboured in this complex vegetation type requires a network of patches distributed at different floristic provinces and altitudes. Up to now, there are only a few protected areas that include this vegetation type (Challenger 1998). The number of endemic taxa inhabiting in these forests is overwhelming, so official protection must be a priority Mexican cloud forests are a relic-tual habitat worth conserving. The data presented in this paper illustrate an alternative path to detect most suitable cloud forest conditions on basis of characteristic preferential genera. Further floristic studies using complementary genera are still to be conducted.

Acknowledgements

The authors would like to thank J.J. Morrone and two anonymous referees for important suggestions on this paper. Databases from CONABIO (projects F019,

H304, A004, P083, P026, P011, B201, P092, and A007) were consulted. Financial support of DGAPA-PAPIIT-UNAM (project IN205799), CONACYT 31879-N, and FMCN (project B1-97/002) are gratefully acknowledged.

Appendix 1

Table A1. Species included into the present analysis.

Clethraceae

Clethra alcoceri Greenm.
C. hartwegii Britton
C. kenoyeri Lundell
C. aff. lanata M. Martens et Galeotti
C. lanata M. Martens et Galeotti
C. aff. macrophylla M. Martens et Galeotti
C. macrophylla M. Martens et Galeotti
C. aff. mexicana DC.
C. mexicana DC.
C. pringlei S. Watson
C. rosei Britton
C. suaveolens Turcz.
C. vicentina Standl.

Magnoliaceae

Magnolia dealbata Zucc.
M. iltisiana A. Vazquez
M. pacifica ssp. *pacifica* A. Vazquez
M. pacifica ssp. *pugana* A. Vazquez
M. pacifica ssp. *tarahuamara* A. Vazquez
M. schiedeana Schldtl.
M. sharpii Miranda

Sabiaceae

Meliosma alba (Schldtl.) Walp.
M. dentata Urb.
M. dives Standl. et Steyerl.
M. aff. glabrata Urb.
M. grandifolia (Liebm.) Urb.
M. matudai Lundell
M. nesites I.M. Johnst.
M. oaxacana Standl.
M. occidentalis Cuatrec.

Styracaceae

Styrax argenteus Presl.
S. glabrescens Benth.
S. jaliscanus S. Watson
S. lanceolatus P. Fritsch
S. platanifolius Engelm. ex Torr. ssp. *youniae* (Cory) P. Fritsch
S. radians P. Fritsch
S. ramirezii Greenm.
S. warszewiczii Perk

Symplocaceae

Symplocos austromexicana Almeda
S. breedlovei Lundell
S. citrea La Llave et OLex.
S. coccinea Humb. et Bonpl.
S. aff. excelsa L.O. Williams
S. excelsa L.O. Williams
S. flavifolia Lundell
S. hartwegii A. DC.
S. aff. johnsonii Standl.
S. johnsonii Standl.
S. jurgensenii Hemsl.
S. aff. matudai Lundell
S. matudai Lundell
S. aff. limoncillo Bonpl.
S. limoncillo Bonpl.
S. longipes Lundell
S. aff. prionophylla Hemsl.
S. prionophylla Hemsl.
S. aff. pycnantha Hemsl.
S. pycnantha Hemsl.
S. sousae Almeda
S. speciosa Hemsl.
S. aff. vernicosa L.O. Williams
S. vernicosa L.O. Williams

Theaceae

Ternstroemia dentisepala B.M. Barthol.
T. huasteca B.M. Barthol.
T. impressa Lundell
T. lineata DC. ssp. *chalicophila* (Loes.) B.M. Barthol.
T. lineata DC. ssp. *lineata*
T. maltbyi Rose
T. seemannii Triana et Planch.
T. sylvatica Schldtl. et Cham.
T. tepezapote Schldtl. et Cham.

References

- Brown A.D. 1995. Ecology and conservation of the Argentine montane forest. In: Hamilton S.L., Juvik J.O. and Scatena F.N. (eds), Tropical Montane Cloud forest. Springer-Verlag, New York, pp. 107–115.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. 9. La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Sierra Madre, México, pp. 433–518.
- Cracraft J. and Prum R. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*. 42: 603–620.
- Flores O. 1998. 7. Herpetofauna de México; distribución y endemismo. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. and Fa J. (eds), Diversidad biológica de México. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 251–278.
- Gentry H.A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. In: Churchill P.S., Balslev H., Forero E. and Luteyn J.L. (eds), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. New York Botanical Garden, New York, pp. 103–126.
- Graham A. 1987. Tropical American Tertiary floras and paleoenvironment: Mexico, Costa Rica, Panama. *American Journal of Botany*. 74: 1519–1531.
- Grubb P.J. 1971. Interpretation of the “Massenerhebung” effect on tropical mountains. *Nature* (London). 229: 44–45.
- Haffer J. 1987. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance G.T. (ed.), Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York, pp. 6–23.
- Hamilton L.S., Juvik J.O. and Scatena F.N. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest Symposium: Introduction and workshop synthesis. In: Hamilton S.L., Juvik J.O. and Scatena F.N. (eds), Tropical Montane Cloud Forest. Springer-Verlag, New York, pp. 1–23.
- Holdridge R.L. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica, 216 p.
- Joergensen M.P., Ulloa C., Madsen J.E. and Valencia R. 1995. A floristic analysis of the high Andes of the Ecuador. In: Churchill P.S., Balslev H., Forero E. and Luteyn J.L. (eds), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. New York Botanical Garden, New York, pp. 221–237.
- Leopold A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology*. 31: 507–518.
- Luna I. 1984. Notas fitogeográficas sobre el bosque mesófilo de montaña en México. Un ejemplo en Teocelo-Cosautlán-Ixhuacán, Veracruz, México.
- Luna I., Almeida L., Villers L. and Lorenzo L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 48: 35–63.
- Luna I., Ocegueda S. and Alcántara O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 65: 31–62.
- Luna I., Alcántara O., Espinosa D. and Morrone J.J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary approach applying Parsimony Analysis of Endemicity. *Journal of Biogeography* 26: 1299–1306.
- Luna I., Alcántara O., Morrone J.J. and Espinosa D. 2000. Track analysis and conservation priorities in cloud forest from Hidalgo (Mexico). *Diversity and Distributions*. 6(3): 137–144.
- Luna I., Velázquez A. and Velázquez E. 2001. México. In: Brown A.D. and Kappelle M. (eds), Bosques neotropicales nubosos. UICN-Instituto Nacional de la Biodiversidad-Universidad de Amsterdam-Fundación Agroforestal del noroeste de Argentina-Universidad Nacional de Tucumán.
- Miranda F. and Sharp A.J. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*. 31: 313–333.
- Nixon K.C. 1998. 16. El género *Quercus* en México. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot and Fa J. (eds), Diversidad biológica de México. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 435–447.
- Puig H. 1976. Végétation de la Huasteca, Mexique. *Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique*, México, 531 p.
- Puig H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías. *Biotam*. 1: 34–53.
- Rzedowski J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 121–177.
- Rzedowski J. 1969. Notas sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 18: 91–106.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, 432 p.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*. 35: 25–44.
- Sharp A.J. 1966. Some aspects of the Mexican phytogeography. *Ciencia*. 24: 229–232.
- Styles B.T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. and Fa J. (eds), Diversidad biológica de México. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 385–408.
- Toledo V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance G.T. (ed.), Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York, pp. 93–111.
- Walter K. 1996. Vegetation types of the world. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 149 p.
- Webster G.L. 1995. The panorama of neotropical cloud forests. In: Churchill P.S., Balslev H., Forero E. and Luteyn J.L. (eds), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. New York Botanical Garden, New York, pp. 53–77.
- Whittaker R.H. 1978. Classification of Plant Communities. Junk, The Hague, The Netherlands, 408 p.

Capítulo II

Luna, I., J.J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Syst. Evol.* 228: 229-239.

Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests

I. Luna-Vega¹, J. J. Morrone², O. Alcántara Ayala¹, and D. Espinosa Organista³

¹Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico D.F., Mexico

²Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico D.F., Mexico

³Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa, Mexico D.F., Mexico

Received February 22, 2001

Accepted May 1, 2001

Abstract. Biogeographical affinities among cloud forests in the Neotropical region were studied through a track approach, by constructing generalised tracks based on the results of a parsimony analysis of endemism (PAE). Distributional data on 946 genera and 1,266 species of vascular plants (Pteridophyta, angiosperms, and gymnosperms) from 26 cloud forest patches from Colombia, Costa Rica, Cuba, Honduras, Jamaica, Mexico, Peru, Puerto Rico, and Venezuela were analysed; and four localities from eastern and western United States were also included as outgroups. The track analysis identified six generalised tracks: a first one that includes the majority of the cloud forests of Mexico, Central America, the Antilles, and northern Colombia; a second one that includes southern Mexico and northern Central America; a third one that includes the mountains in northwestern South America; a fourth one that includes the mountains in southwestern South America; and two others in western and eastern United States. It is concluded that the Neotropical cloud forests are closely related and that those of the Caribbean subregion exhibit complex relationships, which could be due to the complex tectonic history of the area.

Key words: Neotropics, cloud forests, vascular plants, panbiogeography, track analysis, parsimony analysis of endemism.

Introduction

The Neotropical region ranges in the Americas, from central Mexico to central Argentina (Morrone 1999, Morrone et al. 1999). This biogeographic region is characterised by its great diversity of ecosystems, which include among others, steppes, grasslands, savannas, moorlands, and dry, moist, and cloud forests (Cabrera and Willink 1973, Dinerstein et al. 1995). Within the Neotropical ecosystems, cloud forests are particularly interesting from a biogeographic viewpoint (Luna et al. 1999). The northernmost stand of cloud forest is found in the Sierra de San Carlos and Gómez Farías (Tamaulipas), in the Mexican Sierra Madre Oriental, between 1,300 and 1,400 m (Briones 1991). The southernmost cloud forest is found in northeastern Argentina, at approximately 27–28° S (Webster 1995). Neotropical cloud forests are characterised by their archipelagic distribution, the presence of endemic taxa, and their high biodiversity, which highlight their biogeographic and biological importance. They have been considered also as one of the main world centres of domestication of certain plants such as corn, beans, peppers and tobacco, which have been

clues to the flourishing of Pre-Columbian civilizations.

Neotropical mountains harbour ca. 45,000 species of flowering plants, which when compared to the 250,000 species worldwide, show that they constitute one of the world's great centres of biological diversity (Churchill et al. 1995). Recently, attention has been placed in the study of these Neotropical montane forests, including principally their conservation (Churchill et al. 1995; Hamilton et al. 1995). Notwithstanding, their biodiversity is relatively poorly studied.

Graham (1995) recently argued that the close affinity between the forests of Mexico-Central America and northern South America are due to the arrival of elements by different routes and at various times across the Panamanian land bridge and the North Atlantic. He suggested that the montane vegetation is composed of four biogeographic components, three basically Gondwanic and one Laurasic.

It is becoming increasingly recognised that the Neotropical cloud forests rank high within the world's most threatened ecosystems (Hamilton et al. 1995), and that the damage done to them is far more likely to be irreversible, because they have low resilience to disturbance. These communities have been severely disturbed for centuries by human activities such as forestry, road building, agriculture, farming, colonization, pasture, and fires. The increasing human population has placed pressure on these forests, so that the disturbance is so extensive in several areas that the original vegetation is disappearing quickly (Luna et al. 1988). Many of these forests are today restricted to the most inaccessible slopes and have been partially replaced by grasslands and croplands. It has been proposed that biogeographic analyses can help identify priority areas for biodiversity conservation (Grehan 1993, Morrone and Crisci 1995, Morrone and Espinosa 1998, Espinosa and Morrone 1998).

If taxon-area cladograms for a cladistic biogeographic analysis are not available, Parsimony Analysis of Endemicity or PAE (Rosen 1988; Morrone 1994, 1998) can be used to

recognise patterns of biogeographical homology, equivalent to generalised tracks (Craw et al. 1999).

Our main objective is to analyse the main biogeographical patterns among several Neotropical cloud forests, by applying a track approach using PAE.

Material and methods

Taxa. From a data set composed of 1,727 genera and 7,307 species of vascular plants (gymnosperms, angiosperms, and pteridophytes), the taxa present in a single locality were deleted, obtaining a list composed of 946 genera and 1,266 species. These were obtained from field work from 1982 to 2001; published floristic surveys (Shreve 1914; Seifriz 1943; Whittaker 1956; Whittaker and Niering 1965; Howard 1968; Frye 1976; Álvarez del Castillo 1977; Cruz and Erazo 1977; Gutiérrez 1980; Sugden 1982; Luna et al. 1989, 1994; Puig 1989; Haber 1991; Long and Heath 1991; Meave et al. 1992; Kelly et al. 1994; López et al. 1994; Campos and Villaseñor 1995; Ruiz 1995; Silverstone-Sopkin and Ramos-Pérez 1995; Téllez 1995; Michener-Foote and Hogan 1999); Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) projects (Flores 1992–1994, Santana 1993, Santiago and Jardel 1993); and internet on the www (Dillon 2001). The complete list is available through e-mail upon request to the senior author (ilv@hp.fcien-cias.unam.mx). This list was carefully checked in order to assess the plant diversity and detect synonyms by consulting the relevant literature or communication with specialists. The units of analysis were 26 Neotropical cloud forest patches from Colombia, Costa Rica, Cuba, Honduras, Jamaica, Mexico, Peru, Puerto Rico, and Venezuela. In addition, four localities from eastern and western United States were included as outgroups (Fig. 1; see Table 1).

Track analysis. The panbiogeographic method was originally developed by Croizat (1958, 1964) and consists basically of plotting distributions of organisms on maps and connecting their discontinuous distributions together with lines named individual tracks, according to their minimal geographical proximity. The summary lines resulting from the coincidence of different individual tracks are considered generalised tracks, which indicate the preexistence of ancestral biotas that

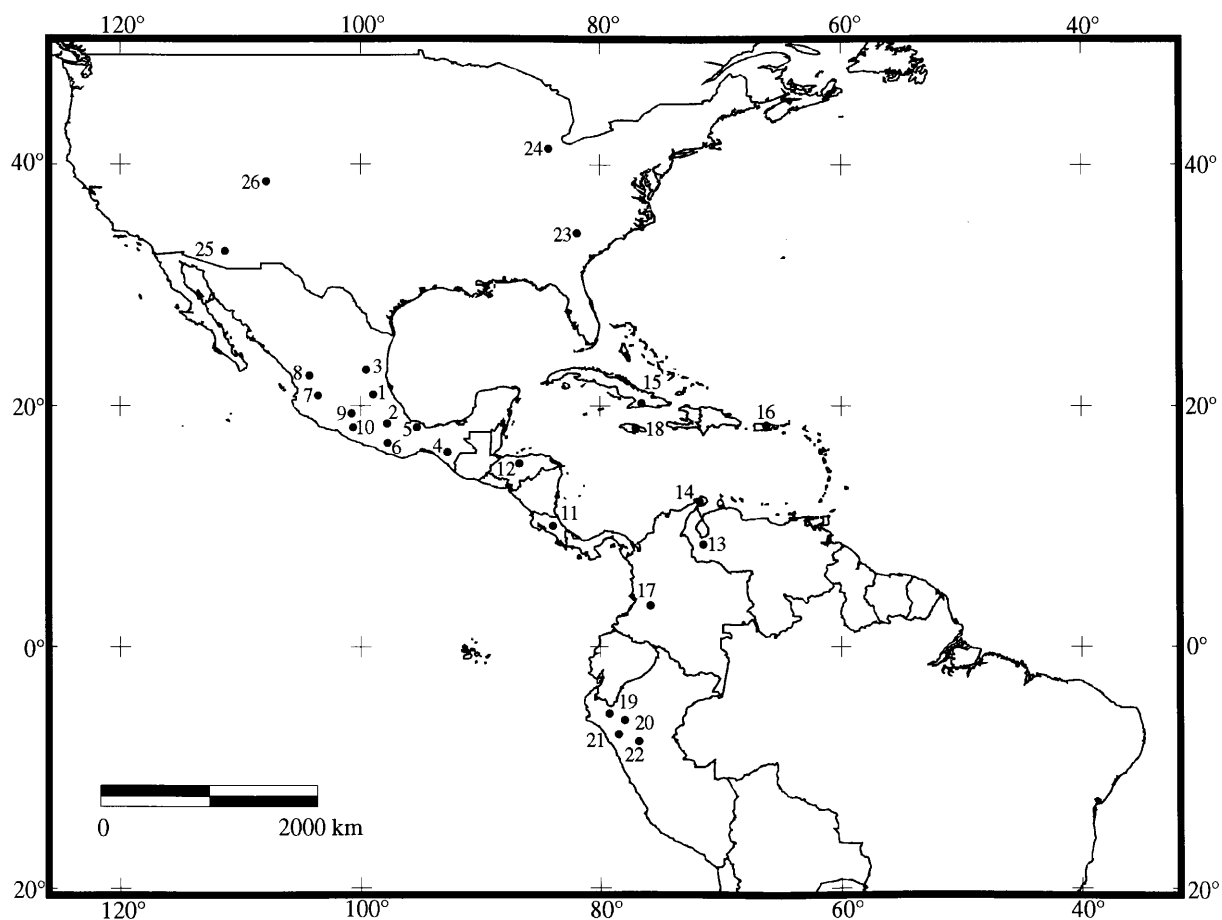


Fig. 1. Cloud forest localities analysed: 1. Tlachinol, Hidalgo, Mexico; 2. Huautla de Jiménez, Oaxaca, Mexico; 3. Gómez Farías, Tamaulipas, Mexico; 4. El Triunfo, Chiapas, Mexico; 5. Volcán San Martín, Veracruz, Mexico; 6. San Jerónimo Coatlán, Oaxaca, Mexico; 7. Sierra de Manantlán, Jalisco and Colima, Mexico; 8. Sierra de San Juan, Nayarit, Mexico; 9. Ocuilan, Morelos-Mexico, Mexico; 10. Omiltemi, Guerrero, Mexico; 11. Monteverde, Costa Rica; 12. San Juancito, Honduras; 13. La Montaña, Venezuela; 14. Serranía de Macuira, Colombia; 15. Turquino, Cuba; 16. Luquillo Mountains, Puerto Rico; 17. Cerro del Torrá, Chocó, Colombia; 18. Blue Mountain, Jamaica; 19. Canchaque, Peru; 20. Parque Nacional de Cutervo, Peru; 21. Bosque Monteseco, Peru; 22. Bosque Cachil, Peru; 23. Great Smoky Mountains, eastern United States; 24. Sandhill Woodlot, Michigan, northeastern United States; 25. Santa Catalina Mountains, western United States; 26. Needle Mountains, southwestern Colorado, western United States

were fragmented in the past due to tectonic and climatic changes. The areas where two or more generalised tracks intersect are nodes, which suggest that different ancestral biotic and/or geological components interrelated in space/time (Morrone and Crisci 1995, Craw et al. 1999).

Parsimony Analysis of Endemicity or PAE (Rosen 1988; Cracraft 1991; Myers 1991; Morrone 1994, 1998; Posadas 1996) classifies areas (analogous to taxa) by their shared taxa (analogous to characters) according to the most parsimonious

cladogram. Data for PAE consist of area x taxa matrices and the resulting cladograms represent nested sets of areas. Cladistic information is incorporated by adding supraspecific natural groups –genera in this study– to the matrix (Cracraft 1991, Morrone and Crisci 1995). Craw et al. (1999) considered PAE as a method that allows recognition of generalised tracks, through the discovery of nested sets of areas. In order to undertake this analysis, taxa were coded for their absence (0) or presence (1) in each area of endemism

Table 1. Units of the analysis, mountain systems where they are located, and literature consulted. Mexican floristic provinces based on Rzedowski (1978)

Units	Mountain system	Source
1. Tlanchinol, Hidalgo, Mexico	Sierra Madre Oriental	Luna et al. 1994, Mayorga et al. 1998, Alcántara and Luna 2001
2. Huautla de Jiménez, Oaxaca, Mexico	Serranías Meridionales	Ruiz 1995
3. Gómez Farías, Tamaulipas, Mexico	Sierra Madre Oriental	Puig 1989
4. El Triunfo, Chiapas, Mexico	Serranías Transísmicas	Long and Heath 1991
5. Volcán San Martín, Veracruz, Mexico	Mexican Gulf coast	Álvarez del Castillo 1977
6. San Jerónimo Coatlán, Oaxaca, Mexico	Serranías Meridionales	Campos and Villaseñor 1995
7. Sierra de Manantlán, Jalisco and Colima, Mexico	Serranías Meridionales	Santana 1993, Santiago and Jardel 1993
8. Sierra de San Juan, Nayarit, Mexico	Serranías Meridionales	Téllez 1995
9. Ocuilan, Morelos-México, Mexico	Serranías Meridionales	Luna et al. 1989
10. Omiltemi, Guerrero, Mexico	Serranías Meridionales	Flores 1992–1994, Meave et al. 1992
11. Monteverde, Costa Rica	Cordillera de Tilarán	Haber 1991
12. San Juancito, Honduras	Central American Sierra	Cruz and Erazo 1977
13. La Montaña, Venezuela	Cordillera de Mérida, Northern Andes	Kelly et al. 1994
14. Serranía de Macuira, Colombia	Andean Cordillera	Sugden 1982
15. Turquino, Cuba	Sierra Maestra	Seifriz 1943, Gutiérrez 1980, López et al. 1994
16. Montañas de Luquillo, Puerto Rico	Luquillo Mountains	Howard 1968
17. Cerro del Torrá, Chocó, Colombia	Cordillera Occidental	Silverstone-Sopkin and Ramos-Pérez 1995
18. Blue Mountain, Jamaica	Blue Mountain Range	Shreve 1914
19. Canchaque, Peru	Andean Cordillera	Dillon 2001
20. Parque Nacional de Cutervo, Peru	Cordillera de Tarros	Dillon 2001
21. Bosque Monteseco, Peru	Cordillera de los Andes Occidentales	Dillon 2001
22. Bosque Cachil, Peru	Andean Cordillera	Dillon 2001
23. Great Smoky Mountains, eastern United States	Appalachian Mountains	Whittaker 1956
24. Sandhill Woodlot, Michigan, eastern United States	Ingham County	Frye 1976
25. Santa Catalina Mountains, western United States	Rocky Mountains	Whittaker and Niering 1965
26. Needle Mountains, SW Colorado, western United States	Rocky Mountains	Michener-Foote and Hogan 1999

in the data matrix. The cladistic analysis was carried out with the heuristic search option in Nona (Goloboff 1994) through Winclada (Nixon 1999). The cladogram was rooted with a hypothetical area coded all zeros.

Results and discussion

The analysis of the original data matrix yielded a single most parsimonious cladogram, with 5,952 steps, CI=0.37, and RI=0.33 (Fig. 2). The six major clades supported by the congruent distributions of two or more taxa were identified as generalised tracks (Fig. 3; Appendix 1). The first track (F), supported by the congruent distribution of two genera (node 14 included in Fig. 2), includes the majority of the cloud forests in Mexico, Central America, the Antilles, and northern Colombia. A second one (C), supported by the presence of two species (node 8), includes southern Mexico and northern Central America. Another group, which includes the northern Andean forests, is only supported by one genus (*Axinea*, node 9

in Fig. 2) and contains two clades. One clade is in northwestern South America, in the Cordillera Oriental of the Andes in the Atlantic slope (D), and diagnosed by two genera and two species (node 10, Appendix 1). The other clade is located in southwestern South America, along the Peruvian Andes, in the Pacific slope (E), and is supported by the congruent distribution of 10 genera and 18 species (node 11 in Fig. 2). Two other generalised tracks are localised in western United States, along the Rocky Mountains (A), supported by three genera and eight species (node 4), and eastern United States, along the Appalachian mountains (B), supported by seven genera and 18 species (node 5). The genera and species diagnosing the nodes in the cladogram are detailed in Appendix 1.

Clade F includes some tracks that agree with our previous work (Luna et al. 1999) that included 24 Mexican cloud forest patches. Nevertheless, the relationship between the Mexican cloud forests from the Serranías Transísmicas and the Sierra Madre Oriental

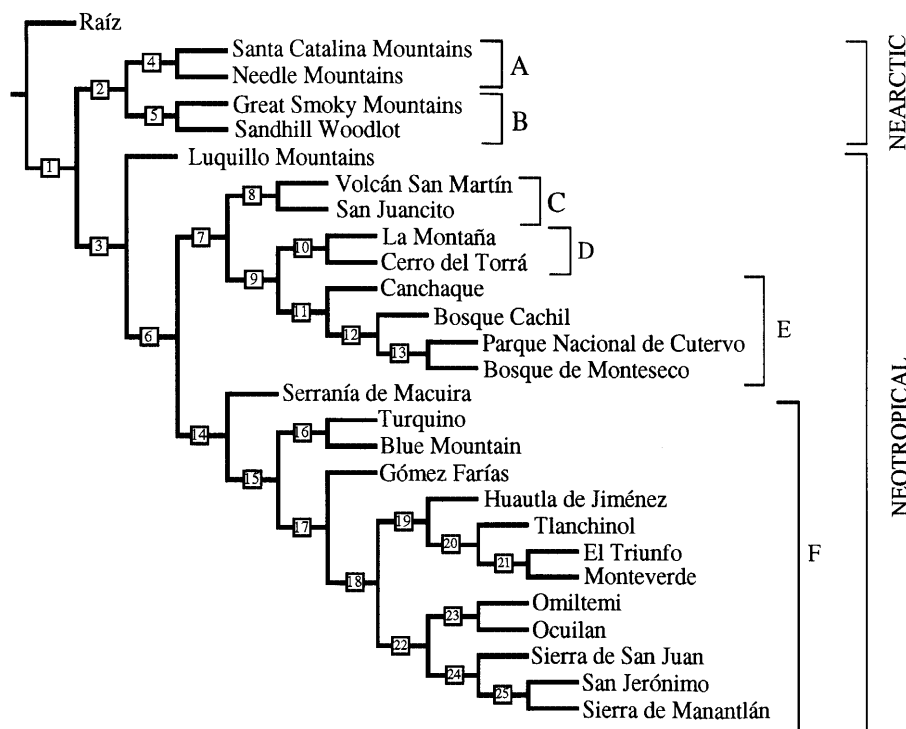


Fig. 2. Cladogram obtained by PAE. Raíz = root

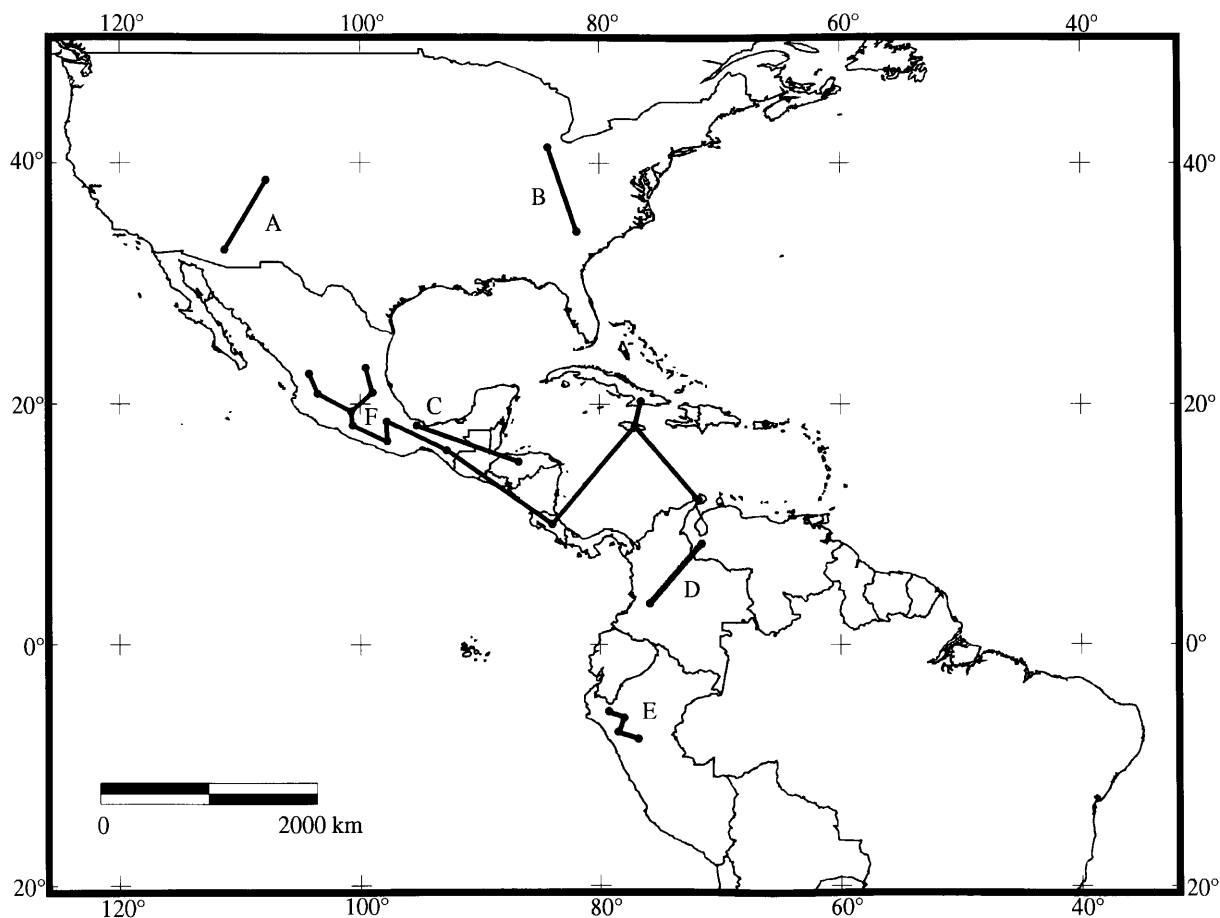


Fig. 3. Generalised tracks obtained in the analysis

may be obscured, since many of these localities were excluded from the present analysis.

The existence of several generalised tracks evidences the complex nature of the Neotropical region. It is relevant to note that all of the Neotropical tracks were included in a larger track (C, D, E, F), supported by the congruent distribution of five genera, *i.e.* *Begonia*, *Elaphoglossum*, *Epidendrum*, *Miconia*, and *Peperomia* (node 3 in Fig. 2), thus corroborating the naturalness of the Neotropical region as a biogeographic unit. It is interesting to note that many of the species of these genera are typical elements of the cloud forests (Rzedowski 1978, 1996; Luna et al. 1994; Alcántara and Luna 1997), and that they are represented in the Neotropical cloud forests by exclusive and preferential species. Another five genera present in the clade excluding Puerto Rico, are *Cestrum*,

Passiflora, *Piper*, *Pleurothallis*, and *Tillandsia*, that are also typical and frequent components of cloud forests (node 6 in Fig. 2). The complexity of the Caribbean subregion has been considered by previous authors to be due to its complex geobiotic history (Rosen 1976, 1985; Pregill 1981; Hedges 1982; Guyer and Savage 1986; Donnelly 1988; Thomas 1993; Briggs 1994; Ortega et al. 1994; Llorente 1996). On the other hand, it has been suggested that cloud forests represent extremely diverse and heterogeneous ecosystems, with different biotic affinities (Rzedowski 1978, Meave et al. 1992). Future studies should be addressed to test whether this vegetation type does really represent a natural biogeographic unit, as suggested by our analysis, or it has a hybrid or complex origin.

When we compare the cladogram obtained in this work with the cladogram of Luna et al.

(1999), we note that both confirm the naturalness of the patterns described. In the present case, we only include some representative localities of Mexico, instead of the 24 taken in the former work.

This work has been partially supported by projects DGAPA-PAPIIT IN205799, CONACyT 31879N, and National Geographic Society 6590-99. The useful suggestions by Pauline Ladiges and two anonymous reviewers are greatly acknowledged.

Appendix 1. List of genera and species that support the nodes in the cladogram

NODE	GENERA/SPECIES
1	–
2	–
3	<i>Begonia</i> , <i>Elaphoglossum</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Miconia</i> , and <i>Peperomia</i>
4	<i>Abies concolor</i> , <i>Acer glabrum</i> , <i>Aquilegia</i> , <i>Artemisia</i> , <i>Picea engelmannii</i> , <i>Pinus ponderosa</i> , <i>Pinus strobiformis</i> , <i>Pseudotsuga</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Salix scouleriana</i> , and <i>Senecio callosus</i>
5	<i>Acer rubrum</i> , <i>Acer saccharum</i> , <i>Adiantum pedatum</i> , <i>Amelanchier arborea</i> , <i>Amelanchier laevis</i> , <i>Aralia</i> , <i>Arisaema triphyllum</i> , <i>Athyrium</i> , <i>Carya cordiformis</i> , <i>Carya ovalis</i> , <i>Cornus alternifolia</i> , <i>Cornus florida</i> , <i>Fraxinus americana</i> , <i>Hamamelis</i> , <i>Hamamelis virginiana</i> , <i>Liriodendron</i> , <i>Liriodendron tulipifera</i> , <i>Monarda</i> , <i>Polystichum acrostichoides</i> , <i>Quercus alba</i> , <i>Quercus velutina</i> , <i>Sanguinaria</i> , <i>Sanguinaria canadensis</i> , <i>Smilacina racemosa</i> , and <i>Trillium</i>
6	<i>Cestrum</i> , <i>Passiflora</i> , <i>Piper</i> , <i>Pleurothallis</i> , and <i>Tillandsia</i>
7	–
8	<i>Calea urticifolia</i> and <i>Cirsium subcoriaceum</i>
9	<i>Axinaea</i>
10	<i>Blechnum schomburgkii</i> , <i>Diplopterygium</i> , <i>Diplopterygium bancroftii</i> , <i>Palicourea demissa</i> , <i>Paragynoxys</i> , and <i>Polypodium fraxinifolium</i>
11	<i>Abutilon dianthum</i> , <i>Achyrocline</i> , <i>Achyrocline alata</i> , <i>Barnadesia</i> , <i>Barnadesia hutchisoniana</i> , <i>Bocconia integrifolia</i> , <i>Bomarea distichifolia</i> , <i>Brachyotum</i> , <i>Calceolaria calycina</i> , <i>Cranichis longipetiolata</i> , <i>Dalea weberbaueri</i> , <i>Delostoma</i> , <i>Delostoma integrifolium</i> , <i>Fuchsia ayavacensis</i> , <i>Gardoquia</i> , <i>Hyptis eriocephala</i> , <i>Iochroma</i> , <i>Iochroma grandiflorum</i> , <i>Ipomoea purpurea</i> , <i>Miconia denticulata</i> , <i>Monactis</i> , <i>Monactis flaverioides</i> , <i>Myrsine manglilla</i> , <i>Philoglossa</i> , <i>Siphocampylus</i> , <i>Siphocampylus keissleri</i> , <i>Stenomesson</i> , and <i>Vriesea cylindrica</i>
12	<i>Asplundianthus</i> , <i>Asplundianthus sagasteguii</i> , <i>Begonia acerifolia</i> , <i>Calceolaria pinnata</i> , <i>Croton abutiloides</i> , <i>Dioscorea glandulosa</i> , <i>Hedyosmum scabrum</i> , <i>Manettia peruviana</i> , <i>Maytenus jelskii</i> , <i>Muehlenbeckia tiliifolia</i> , <i>Brandbyge</i> , <i>Otholobium</i> , <i>Otholobium munyense</i> , <i>Palicourea methystina</i> , and <i>Viola arguta</i>
13	<i>Allophylus densiflorus</i> , <i>Alonsoa meridionalis</i> , <i>Alternanthera mexicana</i> , <i>Aulonemia</i> , <i>Aulonemia longiaristata</i> , <i>Axinaea nitida</i> , <i>Baccharis latifolia</i> , <i>Bomarea purpurea</i> , <i>Brachyotum coronatum</i> , <i>Calceolaria tripartita</i> , <i>Centropogon pilosulus</i> , <i>Chionanthus pubescens</i> , <i>Cissus obliqua</i> , <i>Citronella incarum</i> , <i>Dalea coerulea</i> , <i>Dioscorea syringaefolia</i> , <i>Doryopteris</i> , <i>Erythrina edulis</i> , <i>Fernandezia</i> , <i>Fuchsia andrei</i> , <i>Heliopsis</i> , <i>Heliopsis buphthalmoides</i> , <i>Hoffmannia obovata</i> , <i>Jacquemontia</i> , <i>Lepechinia radula</i> , <i>Lycopersicon</i> , <i>Lycopersicon hirsutum</i> , <i>Mandevilla glandulosa</i> , <i>Miconia adinantha</i> , <i>Nectandra discolor</i> , <i>Nephelea</i> , <i>Oncidium macranthum</i> , <i>Oxalis lotoides</i> , <i>Passiflora cumbalensis</i> , <i>Passiflora mollissima</i> , <i>Pavonia sepium</i> , <i>Persea subcordata</i> , <i>Phaseolus polyanthus</i> , <i>Physalis peruviana</i> , <i>Piper acutifolium</i> , <i>Polystichum montevidense</i> , <i>Rhipsalis micrantha</i> , <i>Salvia oppositiflora</i> , <i>Saurauia peruviana</i> , <i>Schistocarpha sinforosi</i> , <i>Schmardaea</i> , <i>Schmardaea microphylla</i> ,

Appendix 1 (continued)

	<i>Solanum asperolanatum</i> , <i>Solanum cucullatum</i> , <i>Solanum poeppigianum</i> , <i>Stigmaphyllon bogotense</i> , <i>Styrax ovatus</i> , <i>Tillandsia tovarensis</i> , <i>Tristerix</i> , <i>Tristerix longibracteatus</i> , <i>Turpinia heterophylla</i> , <i>Vernonia scorpioides</i> , and <i>Weinmannia cymbifolia</i>
14	<i>Dendropanax</i> and <i>Malvaviscus</i>
15	–
16	<i>Besleria lutea</i> , <i>Brunellia comocladifolia</i> , <i>Brunfelsia</i> , <i>Cyrilla</i> , <i>Dichaea glauca</i> , <i>Fagara</i> , <i>Garrya fadyenii</i> , <i>Haemocharis</i> , <i>Heterotrichum</i> , <i>Isochilus linearis</i> , <i>Juniperus barbadensis</i> , <i>Lobelia assurgens</i> , <i>Marattia alata</i> , <i>Meriania leucantha</i> , <i>Peperomia verticillata</i> , <i>Stelis ophioglossoides</i> , and <i>Viburnum villosum</i>
17	<i>Cornus disciflora</i> , <i>Crusea</i> , <i>Dahlia</i> , <i>Peperomia collocata</i> and <i>Trichilia havanensis</i>
18	<i>Adiantum andicola</i> , <i>Alnus acuminata</i> , <i>Clethra mexicana</i> , and <i>Peperomia quadrifolia</i>
19	<i>Carex donnell-smithii</i> , <i>Cyathea fulva</i> , <i>Osmanthus</i> , <i>Osmanthus americanus</i> , <i>Rhynchosstele</i> , <i>Rhynchosstele rosii</i> , and <i>Vaccinium leucanthum</i>
20	<i>Hansteinia</i> , <i>Smilax mollis</i> , and <i>Styrax glabrescens</i>
21	<i>Achimenes pedunculata</i> , <i>Aegiphila valerii</i> , <i>Alfaroa</i> , <i>Amphitecna</i> , <i>Arpophyllum giganteum</i> , <i>Billia hippocastanum</i> , <i>Brassia</i> , <i>Brassia verrucosa</i> , <i>Calyptanthus pallens</i> , <i>Casearia corymbosa</i> , <i>Casearia tacanensis</i> , <i>Catopsis nutans</i> , <i>Chamaedorea tepejilote</i> , <i>Chomelia</i> , <i>Chomelia protracta</i> , <i>Costus scaber</i> , <i>Cupania aff. Macrophylla</i> , <i>Desmopsis</i> , <i>Dioscorea racemosa</i> , <i>Epidendrum laucheum</i> , <i>Epidendrum pseudoramosum</i> , <i>Epidendrum trachythece</i> , <i>Epiphyllum thomasianum</i> , <i>Exothea</i> , <i>Exothea paniculata</i> , <i>Forchhammeria</i> , <i>Geonoma seleri</i> , <i>Gibsoniothamnus</i> , <i>Gibsoniothamnus cornutus</i> , <i>Hasseltia</i> , <i>Hauya</i> , <i>Heisteria</i> , <i>Heisteria acuminata</i> , <i>Hirtella</i> , <i>Hyptis urticoides</i> , <i>Ipomoea lindenii</i> , <i>Juanulloa mexicana</i> , <i>Justicia aurea</i> , <i>Koanophyllum pittieri</i> , <i>Liabum bourgeavi</i> , <i>Lunania mexicana</i> , <i>Marattia excavata</i> , <i>Maxillaria cucullata</i> , <i>Miconia desmantha</i> , <i>Miconia globulifera</i> , <i>Monnina sylvatica</i> , <i>Nectandra sinuata</i> , <i>Nidema</i> , <i>Nidema boothii</i> , <i>Oerstedella</i> , <i>Onoseris onoseroides</i> , <i>Ophioglossum</i> , <i>Ornithocephalus</i> , <i>Pecluma ferruginea</i> , <i>Pelexia</i> , <i>Physalis aff. angulata</i> , <i>Pilea aff. auriculata</i> , <i>Piper glabrescens</i> , <i>Platymiscium</i> , <i>Pleuropetalum</i> , <i>Pseudolmedia</i> , <i>Secchium</i> , <i>Sideroxylon capiri</i> , <i>Sloanea ampla</i> , <i>Smilax velutina</i> , <i>Solanum trizygum</i> , <i>Solanum wendlandii</i> , <i>Spathiphyllum</i> , <i>Stemmadenia galeottiana</i> , <i>Synedrella</i> , <i>Synedrella nodiflora</i> , <i>Tapirira</i> , <i>Tillandsia brachycaulos</i> , <i>Tillandsia compressa</i> , <i>Tradescantia zebrina</i> , <i>Trigonidium</i> , <i>Tripogandra serrulata</i> , <i>Trophis mexicana</i> , <i>Verbesina turbacensis</i> , and <i>Xylosma quichense</i>
22	<i>Rumfordia</i> and <i>Rumfordia floribunda</i>
23	<i>Cranichis subumbellata</i> , <i>Heliocereus</i> , <i>Quercus crassifolia</i> , <i>Solanum demissum</i> , and <i>Tillandsia prodigiosa</i>
24	<i>Crotalaria longirostrata</i> , <i>Crotalaria quercetorum</i> , <i>Cunila</i> , <i>Cunila pycnantha</i> , <i>Ilex brandegeana</i> , <i>Quercus elliptica</i> , <i>Smilax moranensis</i> , <i>Tephrosia</i> , and <i>Tephrosia langlassei</i>
25	<i>Ardisia compressa</i> , <i>Asclepias auriculata</i> , <i>Asclepias pellucida</i> , <i>Astragalus guatemalensis</i> , <i>Calceolaria mexicana</i> , <i>Clidemia matudae</i> , <i>Cologania biloba</i> , <i>Commelina tuberosa</i> , <i>Cordia prunifolia</i> , <i>Costus pictus</i> , <i>Crotalaria bupleurifolia</i> , <i>Crotalaria mollicula</i> , <i>Desmodium jaliscanum</i> , <i>Drymaria gracilis</i> , <i>Encyclia chondylobulbon</i> , <i>Euphorbia ariensis</i> , <i>Guardiola</i> , <i>Guardiola tulocarpus</i> , <i>Hyptis oblongifolia</i> , <i>Marina</i> , <i>Panicum parviglume</i> , <i>Peperomia mexicana</i> , <i>Piper umbellatum</i> , <i>Ponthieva ephippium</i> , <i>Prunus cortapico</i> , <i>Quercus magnoliifolia</i> , <i>Quercus vicentensis</i> , <i>Rondeletia jurgensenii</i> , <i>Russelia coccinea</i> , <i>Sommeria grandis</i> , <i>Stanhopea martiana</i> , <i>Trigonospermum</i> , <i>Trigonospermum melampodiodes</i> , <i>Valeriana sorbifolia</i> , <i>Vallesia</i> , <i>Vallesia mexicana</i> , and <i>Zornia</i>

References

- Alcántara O., Luna I. (1997) Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 68(2): 57–106.
- Alcántara O., Luna I. (2001) Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Bot. Mex.* 54 (in press).
- Álvarez del Castillo C. (1977) Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biótica* 2(1): 3–54.
- Briggs J. C. (1994) The genesis of Central America: Biology versus geophysics. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 169–172.
- Briones O. L. (1991) Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas. *Acta Bot. Mex.* 16: 15–43.
- Cabrera A. L., Willink A. (1973) Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. OEA, Washington D.C.
- Campos A., Villaseñor J. L. (1995) Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Bol. Soc. Bot. México* 56: 95–120.
- Churchill S. P., Balslev H., Forero E., Luteyn J. L. (eds.) (1995) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA, 702 p.
- 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. C., Grehan J. R., Heads M. J. (1999) Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford University Press, New York and Oxford. 229 p.
- Croizat L. (1958) Panbiogeography. Published by the author. Caracas.
- Croizat L. (1964) Space, time, form: The biological synthesis. Published by the author. Caracas.
- Cruz G. A., Erazo M. (1977) Análisis de la vegetación del bosque nebuloso “La Tigra” (Reserva Forestal San Juancito). *Ceiba* 21(2): 19–60.
- Dillon O. (2001) Montane forests. Andean Botanical Information System in www.sacha.org.
- Dinerstein E. D., Olson M., Graham D. J., Webster A. L., Primm S. A., Bookbinder M. P., Ledec G. (1995) Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. World Bank, Washington, D.C. 135 p.
- Donnelly T. W. (1988) Geological constraints on Caribbean biogeography. In: Liebherr J. K. (ed.) Zoogeography of Caribbean insects. Cornell University Press, Ithaca and London, pp. 15–37.
- Espinosa D., Morrone J. J. (1998) On the integration of track and cladistic methods for selecting and ranking areas for biodiversity conservation. *J. Comp. Biol.* 3(2): 171–175.
- Flores O. (1992–94) Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Conabio project A004.
- Frye D. M. (1976) A botanical inventory of Sandhill Woodlot, Ingham County, Michigan. II. Checklist of vascular plants. *Michigan Bot.* 15(4): 195–204.
- Goloboff P. (1994) NONA: A tree searching program. Program and documentation. Available at ftp.unt.edu.ar/pub/parsimony.
- Grehan J. R. (1993) Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biodiv. Lett.* 1: 134–140.
- Graham A. (1995) Development of affinities between Mexican/Central American and Northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. In: Churchill S. P., Balslev H., Forero E., Luteyn J. L. (eds.) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium. The New York Botanical Garden, New York, pp. 11–22.
- Gutiérrez A. J. (1980) La Sierra del Turquino. Informe turístico. *Rev. Jard. Bot. Nac.* 1(2–3): 83–89.
- Guyer C., Savage J. M. (1986) Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.* 35(4): 509–531.
- Haber W. A. (1991) Lista provisional de las plantas de Monte Verde, Costa Rica. *Brenesia* 34: 63–120.
- Hamilton L. S., Juvik J. O., Scatena F. N. (eds.) (1995) Tropical montane cloud forests. Springer, New York, 408 p.
- Hedges S. B. (1982) Caribbean biogeography: Implications of recent plate tectonic studies. *Syst. Zool.* 31(4): 518–522.
- Howard R. A. (1968) The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 1. Introduction and composition studies. *J. Arnold Arb.* 49(4): 381–418.

- Kelly D. L., Tanner E. V. J., NicLughadha E. M., Kapos V. (1994) Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *J. Biogeogr.* 21: 421–440.
- Llorente J. (1996) Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? In: Llorente J., García A. N., González E. (eds.) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. UNAM. México D.F., pp. 41–56.
- Long A., Heath M. (1991) Flora of the “El Triunfo” Biosphere Reserve, Chiapas, México. A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 62(2): 133–172.
- López A., Rodríguez M., Cárdenas A. (1994) El endemismo vegetal del Turquino (Cuba oriental). *Fontqueria* 39: 395–431.
- Luna I., Alcántara O., Espinosa D., Morrone J. J. (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26(6): 1299–1306.
- Luna I., Almeida L., Llorente J. (1989) Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 59(1): 63–87.
- Luna I., Almeida L., Villers L., Lorenzo L. (1988) Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México* 48: 35–63.
- Luna I., Ocegueda S., Alcántara O. (1994) Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 65(1): 31–62.
- Mayorga R., Luna I., Alcántara O. (1998) Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Bol. Soc. Bot. México* 63: 101–109.
- Meave J., Soto M. A., Calvo L. M., Paz H., Valencia S. (1992) Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México* 52: 31–77.
- Michener-Foote J., Hogan T. (1999) The flora and vegetation of the Needle Mountains, San Juan range, southwestern Colorado. In: Wu S. (ed.) *Natural History inventory of Colorado*. No. 18. University of Colorado Museum, Boulder, Colorado, pp. 1–39.
- Morrone J. J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43: 438–441.
- Morrone J. J. (1998) On Udvardy’s Insulantarctica province: A test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *J. Biogeogr.* 25: 1–9.
- Morrone J. J. (1999) Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75(1): 1–16.
- Morrone J. J., Crisci J. V. (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373–401.
- Morrone J. J., Espinosa D. (1998) La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49(3): 12–16.
- Morrone J. J., Espinosa D., Aguilar C., Llorente J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Natur.* 44 (4): 507–514.
- Myers A. A. (1991) How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 1: 24–29.
- Nixon K. C. (1999) Winclada ver. 0.9.99.unam21 (BETA).
- Ortega F., Sedlock R. L., Speed R. C. (1994) Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. In: Speed R. C. (ed.) *Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transitions*. Geological Society of America. DNAG Continent – Ocean Transect Volume, Boulder, pp. 265–306.
- Posadas P. (1996) Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica* 72 (4): 161–177.
- Pregill G. K. (1981) An appraisal of the vicariance hypothesis of Caribbean biogeography and its application to West Indian terrestrial vertebrates. *Syst. Zool.* 30: 147–155.
- Puig H. (1989) Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías. *Biotam* 1 (2): 34–53.
- Rosen B. R. (1988) From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: Myers A. A., Giller P. S. (eds.) *Analytical biogeography*. Chapman & Hall, London, pp. 437–481.
- Rosen D. E. (1976) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431–464.
- Rosen D. E. (1985) Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 636–659.

- Ruiz C. A. (1995) Análisis estructural del bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 103 p.
- Rzedowski J. (1978) Vegetación de México. Ed. Limusa, México, 432 p.
- Rzedowski J. (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35: 25–44.
- Santana F. (1993) Flora de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Conabio project A007.
- Santiago A., Jardel E. J. (1993) Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5 (2): 13–26.
- Seifriz W. (1943) The plant life of Cuba. *Ecol. Monogr.* 13 (4): 375–426.
- Shreve F. (1914) A montane rain forest. A contribution to the physiological plant geography of Jamaica. Carnegie Institution of Washington. Publication No. 199. Washington, D.C. 41 p.
- Silverstone-Sopkin P. A., Ramos-Pérez J. E. (1995) Floristic exploration and phytogeography of the Cerro del Torrá, Chocó, Colombia. In: Churchill S. P., Balslev H., Forero E., Luteyn J. L. (eds.) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proceedings of the Neotropical montane forest biodiversity and conservation Symposium. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, USA, pp. 169–186.
- Sugden A. M. (1982) The vegetation of the Sierra de Macuira, Guajira, Colombia: A contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *J. Arnold Arb.* 63 (1): 1–30.
- Téllez O. (1995) Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 166 p.
- Thomas D. B. (1993) Scarabeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: A faunal survey and chorographic analysis. *Coleopt. Bull.* 47 (4): 363–408.
- Webster G. L. (1995) The panorama of the Neotropical cloud forests. In: Churchill S. P., Balslev H., Forero E., Luteyn J. M. (eds.) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, pp. 53–77.
- Whittaker R. H. (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 26 (1): 1–80.
- Whittaker R. H., Niering W. A. (1965) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46 (4): 429–452.

Addresses of the authors: Isolda Luna-Vega, Othón Alcántara Ayala, Herbario FCME, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico. Juan J. Morrone, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 Mexico D.F., Mexico. David Espinosa Organista, Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa, 09230 Mexico D.F., Mexico.

ANÁLISIS PROSPECTIVO

Discusión

Se ha postulado que con respecto a la composición florística del bosque mesófilo de montaña, la significativa proporción de familias y géneros exclusivos o preferentes de este tipo de vegetación le concede una individualidad propia bien establecida, por lo que es posible que el bosque mesófilo de montaña de México haya mantenido, a través de decenas de millones de años, el núcleo básico de su flora característica (Rzedowski, 1965, 1996).

De ser esto así, existen géneros de plantas que son cuantitativamente importantes para mostrar las condiciones del bosque mesófilo de montaña como lo muestran varios trabajos (por ejemplo Rzedowski, 1969, 1996 y Puig 1976, 1989); no obstante, muchos de estos trabajos basan sus afirmaciones en estudios regionales o locales.

Rzedowski (1996), afirma que cerca de 650 géneros de plantas tienen al menos una especie exclusiva o preferencial a este tipo de vegetación en México. Sin embargo no se ha determinado si existen géneros en específico importantes a este tipo de vegetación, debido en parte a la carencia de estudios detallados.

En la publicación 1 se comprueba que gran parte de las especies pertenecientes a los seis géneros característicos habitan de manera preferente en los bosques mesófilo de montaña de México, por lo que se puede decir que estos géneros pueden ser buenos indicadores para mostrar las condiciones en las cuales es probable encontrar a este tipo de vegetación.

Es muy probable que en un futuro cercano, el número de géneros pueda incrementarse según se realicen más estudios de su sistemática, biogeografía y ecología.

En los análisis de distribución se incluyeron los datos de 1150 localidades las cuales se distribuyen en la mayor parte de los manchones del bosque mesófilo en México.

Los resultados sugieren que *Clethra*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Styrax*, *Symplocos* y *Ternstroemia* están mejor distribuidos en los bosques mesófilos de las provincias Serranías Meridionales, Sierra Madre Oriental y Serranías Transístmicas. Sólo unas pocas especies de estos géneros se presentan en los bosques de encino y bosques de coníferas, específicamente en cañadas donde predominan las condiciones frías-húmedas y en el bosque tropical lluvioso.

La mayoría de las especies de estos géneros se registraron en altitudes por arriba de los 1000 m snm, dentro de la Región Mesoamericana de Montaña sensu Rzedowski (1978). Por lo anterior, se considera que estas zonas montañosas se pueden sugerir como áreas de diversificación para estos géneros, al igual que muchas otras zonas de México se han propuesto como centros de diversificación de muchos otros taxones de plantas vasculares, tales como *Quercus* (Nixon, 1998) y *Pinus* (Styles, 1998). Algunos autores (por ejemplo Rzedowski, 1965; Toledo, 1982) han explicado la distribución disyunta de muchos de estos taxones como una consecuencia de cambios paleoclimáticos, que crearon las condiciones necesarias para el origen de ciertos grupos de plantas y animales.

No obstante, Luna et al. (1999) y Luna et al. (2000) concluyen que este patrón, en el caso de los bosques mesófilos de montaña mexicano, es más la consecuencia de eventos vicariantes, sin proponer cualquier proceso en particular.

En cuanto al análisis de trazos para determinar las relaciones biogeográficas de los bosques mesófilos de México con bosques similares de Norte, Centro y América del Sur, se obtuvieron seis trazos generalizados: el primero de ellos incluye la mayoría de los bosques mesófilos de montaña (bosques de niebla) de México, América Central, Las Antillas y el norte de Colombia; un segundo trazo incluye el sur de México y la parte norte de América Central; el tercero incluye a los bosques del norte de los Andes, el cuarto trazo esta formado por los bosques ubicados al suroeste de los Andes del Perú, en la pendiente de cara

al Pacífico; estos dos últimos trazos están muy relacionado según el cladograma que se obtuvo. Los otros dos trazos generalizados son uno al oeste de los Estados Unidos a lo largo de las Montañas Rocallosas y otro al este de los Estados Unidos sobre los Montes Apalaches.

La existencia de varios trazos generalizados muestra la naturaleza compleja de la región Neotropical. Es importante notar que todos los trazos de la zona Neotropical son incluidos a su vez en un trazo más grande, esto de alguna manera corrobora la naturaleza de esta región como una unidad biogeográfica. Es interesante advertir que muchas de las especies de los géneros que sostienen este gran clado Neotropical, son elementos típicos del bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978, 1996; Luna et al., 1994; Alcántara y Luna, 1997), y que están representadas en estos bosques por especies exclusivas y preferenciales.

La complejidad de la subregión caribeña ha sido tratada previamente por otros autores, quienes ha resaltado también su compleja historia geobiotica (Rosen, 1976, 1985; Pragill, 1981; Hedges, 1982; Guyer y Savage, 1986; Donnelly, 1988; Thomas, 1993; Briggs, 1994; Ortega et al., 1994; Llorente, 1996).

Conclusiones

Es difícil definir el intervalo altitudinal en el cual se desarrolla el bosque mesófilo de montaña, debido a varias condiciones como por ejemplo la perturbación natural y la realizada por el hombre, la influencia de la vegetación adyacente, el efecto latitudinal, los diferentes patrones de precipitación y el llamado “Massenerhebungseffekt” (Grubb, 1971; Webster, 1995; Luna et al., 2001) que modifican los actuales patrones de distribución. Los registros de los géneros de plantas características de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental se localizan en promedio a una menor altitud que los localizados en las Serranías Transísmicas y las Serranías Meridionales debido al efecto de la latitud: entre mayor sea la latitud más bajo es el promedio de elevación de los registros de el bosque mesófilo.

A partir de los resultados del primer trabajo publicado, seis géneros son recomendados como característicos preferenciales de las condiciones de bosque mesófilo de montaña en México. También basándonos en los resultados, se puede establecer el intervalo de elevación preferencial de este tipo de vegetación. Las condiciones adecuadas para el desarrollo del bosque mesófilo de montaña en México esta restringido a unas cuantas provincias florísticas.

De acuerdo con lo anterior, los esfuerzos para preservar la actual biodiversidad que se reúne en este complejo tipo de vegetación, requiere de una red de parches distribuidos en diferentes altitudes y provincias florísticas. En la actualidad existen sólo unas cuantas áreas protegidas que incluyen este tipo de vegetación (Challenger, 1998). El número de taxones endémicos que habitan estos bosques es muy grande, de tal forma que la protección oficial debe ser una prioridad para los bosques mesófilos mexicanos, los cuales se consideran como hábitats relictuales. Los datos presentados en este trabajo ilustran una forma alterna para detectar los lugares más adecuados con las condiciones de bosque mesófilo en base a sus géneros característicos preferenciales. Sin embargo es necesario realizar más estudios

de este tipo utilizando otros géneros de plantas que habitan también de manera preferente estos bosques.

La distribución semejante a un archipiélago aumenta la importancia biogeográfica de este tipo de vegetación permite el estudio por medio de biogeografía vicariante, de islas, etc.

Estos manchones reúnen una extraordinaria mezcla de plantas y animales asociados con diversas zonas biogeográficas y muestran un alto grado de endemismo regional y local. Los aproximadamente 107 fragmentos de este tipo de bosque distribuidos a lo largo de los principales sistemas montañosos del país cubren cerca de 14 119 km² (Challenger, 1998). Estudios detallados, sobre todo a nivel de especie, de todas estas áreas son escasos, lo cual hace difícil hacer comparaciones entre estos diferentes parches.

Como ya mencionamos estas áreas de diversificación se caracterizan por un alto porcentaje de endemismos, no sólo de plantas sino también de otros grupos tales como reptiles (Flores, 1998) y aves (Challenger, 1998). Cracraft y Prum (1988) afirman, además, que la tasa de especiación se incrementa en áreas con alta complejidad topográfica. Este es el caso de esta región, la cual ha llegado a ser de extrema importancia para los propósitos de conservación (Luna et al., 1999, 2001).

Por otro lado, se ha sugerido que los bosques mesófilos representan ecosistemas extremadamente diversos y heterogéneos, con diferentes afinidades bióticas (Rzedowski, 1978; Meave et al., 1992). Estudios futuros podrían enfocarse a responder si realmente este tipo de vegetación representa una unidad biogeográfica natural, como ha sugerido nuestro análisis, o si bien tiene un origen híbrido o complejo.

LITERATURA CITADA

- Alcántara O. e I. Luna. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **68**(2): 57-106.
- Briggs J. C. 1994. The genesis of Central America: Biology versus geophysics. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 169-172.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. 9. La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Sierra Madre, México, pp. 433–518.
- Churchill S.P., H. Balslev, E. Forero, J.L. Luteyn (eds.) 1995. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forest. *Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium*. The New York, USA, 702 p.
- Cracraft J. y Prum R. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*. 42: 603–620.
- Donnelly T. W. 1988. Geological constraints on Caribbean biogeography. In: Liebherr J. K. (ed.). *Zoogeography of Caribbean insects*. Cornell University Press. Ithaca and London. pp. 15-37.
- Flores O. 1998. 7. Herpetofauna de México; distribución y endemismo. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. and Fa J. (eds), *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 251–278.
- Graham A. 1987. Tropical American Tertiary floras and paleoenvironment: Mexico, Costa Rica, Panama. *American Journal of Botany* 74: 1519–1531.

- Grehan J. R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/ time. *Biodiv. Lett.* 1: 134-140.
- Grubb P.J. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature (London)* 229: 44-45.
- Guyer C. y J. M. Savage. 1986. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.* 35 (4): 509-531.
- Haffer J. 1987. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 6-23.
- Hamilton L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest Symposium: Introduction and workshop synthesis. In: Hamilton S.L., Juvik J.O. and Scatena F.N. (eds), *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer-Verlag, New York, pp. 1-23.
- Hedges S. B. 1982. Caribbean biogeography: Implications of recent plate tectonic studies. *Syst. Zool.* 31 (4): 518-522.
- Holdridge R.L. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica, 216 p.
- Llorente J. 1996. Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? In: Llorente, J., García A. N., González, E. (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*. UNAM. México D.F. pp. 41-56.
- Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of the "El Triunfo" Biosphere Reserve, Chiapas, México. A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 62 (2): 133-172.

- López A., M. Rodríguez y A. Cárdenas. 1994. El endemismo vegetal del Turquino (Cuba oriental). *Fontqueria* 39: 395-431.
- Luna I., O. Alcántara, D. Espinosa y J.J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary approach applying Parsimony Analysis of Endemicity. *Journal of Biogeography* 26: 1299–1306.
- Luna I., O. Alcántara, J.J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in cloud forest from Hidalgo (Mexico). *Diversity and Distributions*. 6(3): 137–144.
- Luna I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 35–63.
- Luna I., S. Ocegueda y O. Alcántara. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 65: 31–62.
- Luna I., A. Velázquez y E. Velázquez. 2001. México. In: Brown A.D. and Kappelle M. (eds), *Bosques neotropicales nubosos*. UICN-Instituto Nacional de la Biodiversidad-Universidad de Ámsterdam-Fundación Agroforestal del noroeste de Argentina- Universidad Nacional de Tucumán. pp. 183-229
- Meave J., M. A. Soto, L. M. Calvo, H. Paz y S. Valencia. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México* 52: 31-77.
- Morrone J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Morrone J. J. y D. Espinosa 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49 (3): 12-16.

Morrone J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Natur.* 44 (4): 507-514.

Nixon K.C. 1998. 16. El género *Quercus* en México. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot and Fa J. (eds), *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 435–447.

Ortega F., R. L. Sedlock y R. C. Speed. 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico. In: Speed, R. C. (ed.). *Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transitions*. Geological Society of America. DNAG Continent - Ocean Transect Volume. Boulder. pp. 265-306.

Pregill G. K. 1981. An appraisal of the vicariance hypothesis of Caribbean biogeography and its application to West Indian terrestrial vertebrates. *Syst. Zool.* 30: 147-155.

Puig H. 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique, México. 531 p.

Puig H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías. *Biotam* 1: 34–53.

Rosen D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.

Rosen D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 636-659.

Rzedowski J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 121–177.

Rzedowski J. 1969. Notas sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 91–106.

Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México. 432 p.

Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25–44.

Sharp A.J. 1966. Some aspects of the Mexican phytogeography. *Ciencia* 24: 229–232.

Styles B.T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. and Fa J. (eds), *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM, México. pp. 385–408.

Thomas D. B. 1993. Scarabeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: A faunal survey and chorographic analysis. *Coleopt. Bull.* 47 (4): 363–408.

Toledo V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 93–111.

Whittaker R.H. 1978. *Classification of plant communities*. Junk, The Hague, The Netherlands, 408 p.