

2 La perspectiva biogeográfica histórica

AUTORES RESPONSABLES: Gonzalo Halffter • Jorge Llorente-Bousquets • Juan J. Morrone
REVISORES: Alfonso García Aldrete • Adolfo Navarro-Sigüenza • José Ramírez Pulido

CONTENIDO

- 2.1 Introducción / 68
- 2.2 La Zona de Transición Mexicana / 69
 - 2.2.1 Los insectos de la Zona de Transición Mexicana / 72
 - 2.2.2 Estudios actuales sobre la Zona de Transición Mexicana / 74
 - 2.2.3 La distribución de los vertebrados / 75
- 2.3 Biogeografía histórica de las fanerógamas / 75
- 2.4 Otros estudios sobre la biogeografía histórica de México / 80
- Referencias / 84

RECUADROS

- Recuadro 2.1. *México como área de origen y diversificación de linajes vegetales* / 77

Halffter, G., J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 67-86.

Resumen

Desde el restablecimiento de la conexión terrestre del Puente de Panamá, hace 3.5 millones de años, más que una frontera biogeográfica nítida tenemos una gran área de solapamiento, llamada Zona de Transición Mexicana, que abarca desde el sur y suroeste de Estados Unidos, México y gran parte de América Central, hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua. La fisiografía de la Zona de Transición Mexicana es resultado de la historia geológica que ha prevalecido desde el Cenozoico Medio. La biogeografía histórica de México es especialmente compleja, ya que refleja los contactos entre las regiones Neártica y Neotropical. Este origen biótico mixto tiene un equivalente altitudinal en la Zona de Transición Mexicana —las partes altas ocupadas por linajes de afinidad septentrional, las partes bajas por linajes de afinidad neotropical, y la zona intermedia con biotas mixtas y una fuerte especiación *in situ*— lo que ha determinado diversos patrones de distribución. Los elementos de afinidad septentrional siguen los patrones de distribución paleoamericano —grupos de presencia muy antigua con una

riqueza y diversidad mucho mayores en el Viejo Mundo— y Neártico —líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) y marcadas afinidades con América del Norte—. Las especies de afinidad neotropical también muestran una separación en antiguas —linajes aislados por la Faja Volcánica Transmexicana con distribución restringida en el Altiplano mexicano y que conservan la afinidad sudamericana a nivel genérico— y modernas —líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) con marcadas afinidades con América del Norte—. Los linajes de distribución moderna constituyen el patrón neotropical típico, integrado después de la consolidación del puente panameño con especies muy próximas a las del norte de América del Sur (a veces las mismas especies), que se distribuyen en las tierras bajas tropicales de México. Un quinto patrón, el mesoamericano de montaña, está integrado por taxones que evolucionaron en el Núcleo Centroamericano, presentando en muchos casos importantes expansiones hacia el norte, y cuyas afinidades más importantes son sudamericanas antiguas.

2.1 INTRODUCCIÓN

Zunino y Zullini (2003) señalan que la biogeografía es el estudio de los aspectos espaciales y espacio-temporales de la biodiversidad o, en otras palabras, la ciencia que estudia la dimensión espacial de la evolución biológica. Desde un enfoque evolutivo, una propuesta biogeográfica histórica representa un conjunto de hipótesis referentes a la distribución de la biota y sus interpretaciones históricas (Morrone 2006).

La biogeografía histórica de México es especialmente compleja porque el territorio nacional forma parte de dos regiones biogeográficas: la Neártica y la Neotropical. Refleja los contactos entre estas dos grandes regiones con las consiguientes posibilidades de expansión de biotas, así como de evolución en aislamiento durante los periodos geológicos en que no ha habido contacto. La evolución tectónica de México durante el Fanerozoico puede consultarse en el trabajo de Ortega-Gutiérrez *et al.* (2000).

Desde los primeros trabajos en que se establecieron las grandes regiones biogeográficas (Sclater, 1858), claramente se indicó que los límites entre las regiones Neártica y Neotropical se hallaban en el territorio mexicano. Wallace (1876) destacó que México debería considerarse una subregión de transición entre ambas regiones. El norte, el altiplano y las montañas que lo rodean forman

parte de la región Neártica, mientras que las tierras bajas tropicales y la Península de Yucatán forman parte de la región Neotropical. Durante mucho tiempo, sin embargo, no se dio la debida importancia a lo que para las relaciones biogeográficas y para la excepcional riqueza de especies y grupos taxonómicos superiores representa esta frontera dinámica o solapamiento. Contribuyó a ello la idea dominante, hasta bien entrado el siglo xx, de que las floras y faunas del mundo correspondían a diferentes olas de expansión a partir del Viejo Mundo —la llamada por Reig (1962, 1968) “corriente holartística”, que agrupó a influyentes autores norteamericanos como G.G. Simpson, Ph. Darlington y E. Mayr, entre otros. En la primera mitad del siglo xx, siguiendo las ideas sobre la deriva de los continentes de A. Wegener, diferentes autores consideraron que los continentes del sur tenían faunas y floras que correspondían a procesos biogeográficos evolutivos propios (los linajes de origen gondwánico), independientes de los que habían ocurrido en las masas continentales del norte. De acuerdo con estas ideas, en México no solamente entran en contacto dos regiones biogeográficas diferentes, sino también confluyen dos historias evolutivas distintas, que en diferentes tiempos geológicos intercambiaron biotas y que en otros dieron lugar a linajes autóctonos en aislamiento. Estos intercambios son la principal razón de la excepcional riqueza biológica de

México (Halffter 1987). Como los intercambios entre norte y sur han sido desde bastante fluidos hasta muy difíciles, según los tiempos geológicos, los periodos en que han aparecido los distintos grupos de organismos son un factor fundamental para comprender su distribución en el territorio nacional. El escenario geográfico y ecológico fue totalmente distinto para las familias de insectos, cuya presencia se inició en el Cretácico, que para grupos de mamíferos que aparecieron como tales a mediados del Cenozoico (Oligoceno-Mioceno).

La obra de Rzedowski (1978) constituye la síntesis del conocimiento biogeográfico de México basado en plantas. Los estudios biogeográficos basados en taxones animales, principalmente insectos, se encuentran sintetizados, con la colaboración de muchos autores, en las obras editadas por Llorente-Bousquets *et al.* (1996, 2000, 2004), Llorente-Bousquets y Morrone (2001, 2002, 2005) y Morrone y Llorente-Bousquets (2003, 2006) y en el *Atlas nacional de México* (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1992; Ferrusquía-Villafranca 1992).

2.2 LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA

En el territorio nacional no solo tenemos el contacto, tanto en el pasado geológico como ahora, de dos grandes conjuntos bióticos muy distintos en su historia evolutiva, sino también condiciones orográficas y climáticas que, en lugar de limitar la distribución de cada uno de estos conjuntos, facilitaron la expansión de los elementos septentrionales hacia el sur y de los sudamericanos hacia el norte. Desde el restablecimiento de la conexión terrestre correspondiente al Puente de Panamá (hace 3.5 millones de años, véase cap. 9), más que una frontera biogeográfica nítida tenemos una enorme área de solapamiento, en la que cada tipo de linaje sigue las condiciones geográficas y ecológicas que le son más adecuadas. El conjunto integra la Zona de Transición Mexicana, desarrollada en varios trabajos por Halffter (1974, 1976, 1987, 2003).

La Zona de Transición Mexicana comprende la imbricada área de solapamiento entre las faunas neártica y neotropical, que se extiende desde el sur y suroeste de Estados Unidos, México y gran parte de América Central hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua. El istmo al sur del Lago de Nicaragua (Costa Rica y Panamá) posee afinidades sudamericanas muy marcadas y una penetración neártica muy inferior a la del norte de América del Sur, por lo que queda fuera de la Zona de Transición. Este esquema simplificado no refleja toda la complejidad de la

Zona de Transición Mexicana, ya que las expansiones bióticas no han ocurrido simultáneamente durante los mismos tiempos geológicos. En rasgos muy generales podemos distinguir, tanto para los elementos procedentes del norte como para aquellos que se expanden desde el sur, una expansión antigua que termina en el Plio-Pleistoceno y una moderna del Pleistoceno al Reciente que aún continúa (Kohlmann y Halffter 1990). La expansión antigua ha dado lugar a importantes procesos de evolución *in situ*, en los que, sin embargo, es posible establecer las afinidades filogenéticas con la biota del norte o con la del sur.

La extensa Zona de Transición posee una fisiografía particular (Fig. 2.1), resultado de la historia geológica compleja, que ha prevalecido desde el Cenozoico Medio. Su historia biológica múltiple le da una riqueza excepcional en flora y fauna, resultado, por una parte, de la gran variedad de ambientes y refugios ecológicos disponibles y, por otra, de la contribución de biotas de distintas procedencias espaciales y temporales, que han encontrado en la zona vías de expansión adecuadas, que van desde aquellas correspondientes a condiciones de montaña templada-fría hasta corredores tropicales húmedos por las planicies costeras. Ha sido muy importante el hecho de que estas vías se encuentren en un arreglo norte-sur, disposición que ha facilitado los desplazamientos faunísticos y florísticos ante las grandes modificaciones de clima, con un efecto de corredor y no de barrera (Lobo y Halffter 2000). También son importantes en la Zona de Transición las enormes posibilidades de diferenciación alopátrida o vicariante que derivan de una orografía sumamente compleja en un área tropical.

El origen biótico mixto de los escenarios macrogeográficos de la Zona de Transición Mexicana tiene su equivalente altitudinal en las montañas de la misma zona. Las partes altas están ocupadas por linajes de afinidades septentrionales, las partes bajas por linajes de afinidad neotropical, y en la zona intermedia existen biotas mixtas y una fuerte especiación *in situ* (Halffter 1976, 1987; Llorente-Bousquets 1984; Zunino y Halffter 1988; Halffter *et al.* 1995, Lobo y Halffter 2000).

Como hemos señalado, la Zona de Transición Mexicana no solo está influida por las condiciones orográficas y climáticas actuales, sino que refleja una historia tectónica y biótica muy antigua. Las elevaciones actuales en el área son el resultado de la intensa actividad volcánica del Mioceno al Pleistoceno. Esta actividad llevó a la elevación y conformación de la Faja Volcánica Transmexicana, con acciones que persisten hasta el Reciente, así como

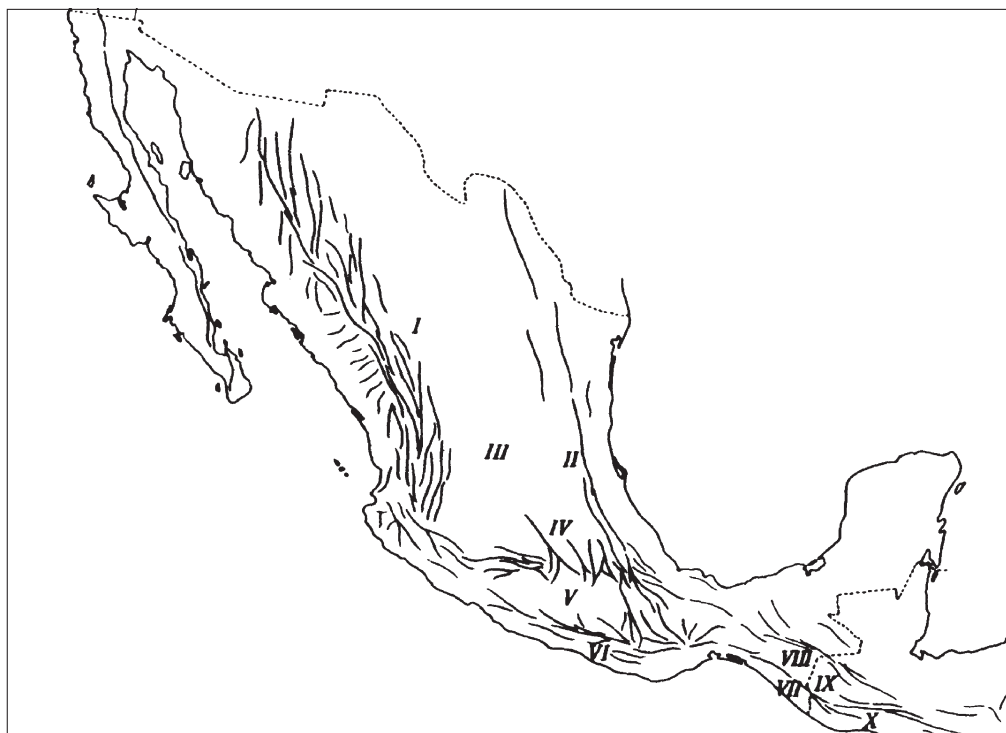


Figura 2.1 Figura original publicada por Halffter (1987) de los sistemas orográficos de la Zona de Transición Mexicana: I. Sierra Madre Occidental; II. Sierra Madre Oriental; III. Altiplano Mexicano; IV. Faja Volcánica Transmexicana; V. Cuenca del Balsas; VI. Sierra Madre del Sur; VII. Sierra Madre de Chiapas; VIII. Macizo Central de Chiapas; IX y X. Núcleo Centroamericano.

al aislamiento del Altiplano mexicano. Estos dos fenómenos, de gran importancia biogeográfica, marcan la división entre las distribuciones antiguas y las modernas. Estas últimas se ajustan a un patrón geográfico similar al actual. Desde el Eoceno, la Zona de Transición Mexicana resultó progresivamente más árida: semidesiertos con vegetación xerofítica dominaron durante los interglaciares del Pleistoceno (Axelrod 1979). Durante los periodos glaciales, la vegetación templada tuvo su extensión máxima; remanentes de este tipo de vegetación (por ejemplo, bosques de pino y encino) se encuentran aislados en un “mar” de bosque tropical (Sarukhán 1968; Toledo 1982). La discontinuidad orográfica y climática en el territorio, en conjunto con las glaciaciones pleistocénicas, nos explica los archipiélagos biogeográficos que se presentan en el escenario mexicano, lo cual ha dado como resultado diversas posibilidades de especiación.

Es difícil entender la composición biológica de la Zona de Transición sin tomar en cuenta que la comunicación con América del Norte ha existido en forma constante desde el Mesozoico, aunque con barreras temporales especialmente en la latitud del Istmo de Tehuantepec. Por el con-

trario, la comunicación con América del Sur —y por lo tanto la posibilidad de inmigración de los elementos sudamericanos que en la actualidad forman parte importantísima de la biota de la zona— a lo largo del tiempo ha estado sujeta a condiciones sumamente variables (para información sobre la historia geológica de México véase Ferrusquía-Villafranca 1993, y Ortega-Gutiérrez *et al.* 2000).

Los invertebrados terrestres son grupos muy antiguos, por lo que muestran una de las características fundamentales de la Zona de Transición Mexicana: la coexistencia de patrones de distribución antiguos y modernos. Por otra parte, la distribución de algunos artrópodos mexicanos, especialmente de varios grupos de insectos, se ha estudiado a fondo en los últimos años (Llorente-Bousquets *et al.* 1996, 2000, 2004; Llorente-Bousquets y Morrone 2002; Morrone y Llorente-Bousquets 2006), lo que permite confrontar las propuestas sobre la Zona de Transición Mexicana con la distribución de distintos grupos de organismos. Al respecto, Halffter (1972, 1974, 1976, 1978, 1987, 2003) planteó la existencia de cinco patrones de distribución principales en la Zona de Transición Mexicana, y definió el patrón de distribución como

una síntesis de los rasgos esenciales de distribución de un conjunto de organismos que, originados o integrados como tal conjunto en un área y tiempo determinados, coexisten y están sometidos a las mismas presiones macroecológicas por un lapso prolongado, viviendo bajo las mismas condiciones geográficas, lo que les da una historia biogeográfica común. El concepto de patrón es una generalización que pretende ser unidad de referencia y comparación que sirva para analizar y confrontar las peculiaridades de la distribución de cada taxón. Morrone (2005) definió los componentes bióticos como los conjuntos de taxones integrados espacial y temporalmente debido a una historia común que caracterizan áreas geográficas. Es una definición que coincide con las ideas de Halffter antes señaladas.

Los elementos de afinidad septentrional siguen dos patrones de distribución: el paleoamericano y el neártico. Ambos se distinguen con precisión por la época en que ocurrió la distribución de la biota en el espacio que hoy es la Zona de Transición. El patrón paleoamericano

(Fig. 2.2) es seguido por grupos cuya presencia es muy antigua, y que tienen una riqueza y diversidad mucho mayores (tanto taxonómica como ecológica) en el Viejo Mundo, su principal área de evolución. En América ha ocurrido un proceso de especiación a partir de un número muy reducido (muchas veces uno solo) de linajes ancestrales claramente derivados de troncos filéticos del Viejo Mundo. En las líneas filéticas que siguen el patrón paleoamericano existe un marcado fenómeno de heterogeneidad ecológica: dentro de una misma línea o género existen especies adaptadas a condiciones tropicales, semiáridas o de bosque (subpatrón paleoamericano tropical) y otras exclusivas de las montañas (subpatrón paleoamericano de montaña) (véanse Halffter 1976, 1987; Zunino y Halffter 1988; Morón 1992; Halffter *et al.* 1995; Halffter 2003; Morrone 2005, 2006).

Hay un marcado contraste ecológico entre los taxones paleoamericanos y los que siguen el patrón neártico (Fig. 2.3). Estos últimos corresponden a géneros ecológicamente relacionados con climas fríos o templado-fríos,

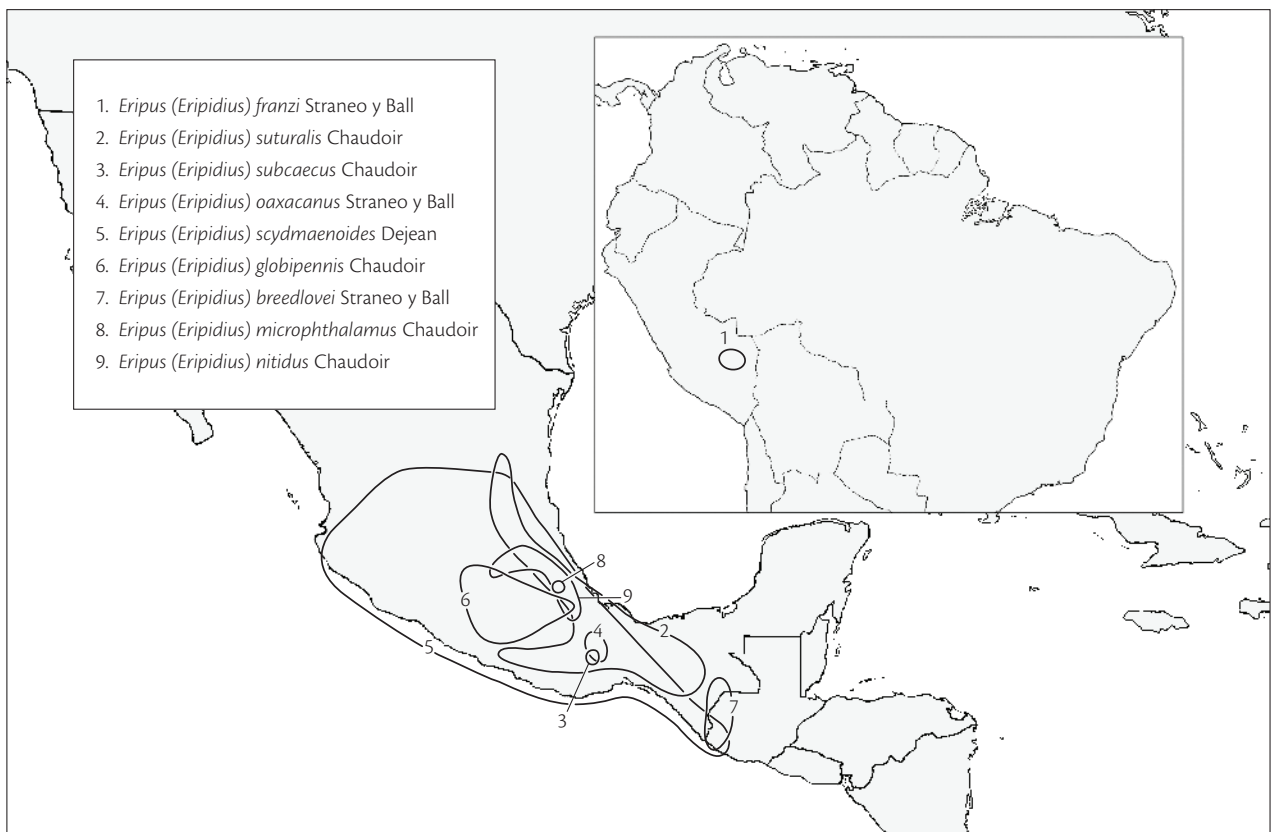


Figura 2.2 Distribución del género *Eripus* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón paleoamericano (tomado de Liebherr, 1994a).

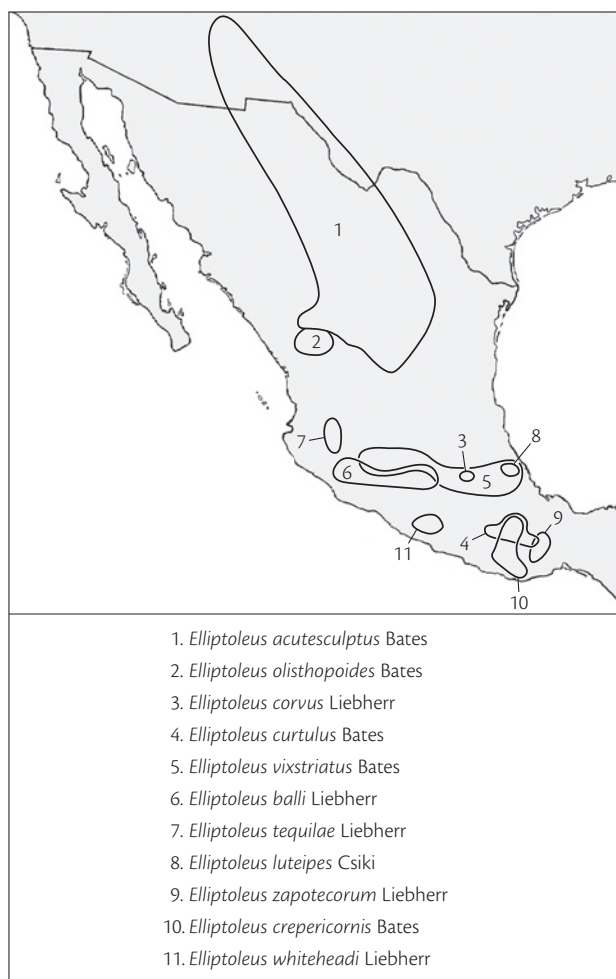


Figura 2.3 Distribución del género *Elliptoleus* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón neártico (tomado de Liebherr, 1994a).

como los que habitan en las condiciones de la Zona de Transición Mexicana; estos están en los bosques y praderas de montaña y alta montaña. El patrón neártico está constituido por líneas de penetración reciente (Plioceno-Reciente) en la Zona de Transición Mexicana. Sus afinidades con la zona de América del Norte son marcadas (véanse Linsley 1963; Halffter 1964a, b, 1976, 1987, 2003; Evans 1966; Ball 1970; Ball y Edwin 1970; Ball y Negre 1972; Zunino 1984; Peck y Anderson 1985; Martín-Piera y Lobo 1993; Liebherr 1994a, b; Morrone 2005, 2006).

Las especies de afinidades neotropicales en su distribución también muestran una separación en antiguas y modernas (Kohlmann y Halffter 1990). Las especies de distribución antigua no encontraron las barreras que en tiempos posteriores han sido la Faja Volcánica Trans-

mexicana y el Altiplano mexicano. Al levantarse el Altiplano, un conjunto de linajes antiguos quedó aislado e integró el patrón de distribución en el mismo, donde se conservan las afinidades sudamericanas a nivel genérico.

Los linajes de distribución moderna constituyen el patrón neotropical típico, integrado después de la consolidación del puente panameño (hace 3.5 millones de años). En su expansión hacia el norte estos linajes encontraron los obstáculos actuales que representan la Faja Volcánica Transmexicana y el Altiplano. Se trata de especies muy próximas a las del norte de América del Sur (a veces las mismas especies) que se distribuyen en las tierras bajas tropicales de México.

Existe un quinto patrón de distribución, el mesoamericano de montaña (Fig. 2.4), integrado por taxones que han evolucionado en el conjunto geológico que se denomina Núcleo Centroamericano, que presenta en muchos casos importantes expansiones hacia el norte. Las afinidades biogeográficas más importantes son sudamericanas antiguas, pero también incluye algunos elementos procedentes de México al norte del Istmo de Tehuantepec, con afinidades septentrionales antiguas. Durante el Cenozoico Medio llegaron al Núcleo Centroamericano y ahí evolucionaron, expandiéndose después con las líneas de origen sudamericano ya mencionadas. Ecológicamente, los elementos del patrón mesoamericano de montaña están ligados con la selva de montaña y el bosque nublado, penetrando algunos en los bosques de pino-encino más húmedos (Halffter 1978, 1987, 2003; Reyes-Castillo 1978; Reyes-Castillo y Halffter 1978; MacVean y Schuster 1981; Morón 1981, 1983, 1986, 1987, 1991; Quintero y Reyes-Castillo 1983; Llorente-Bousquets 1984; Kohlmann 1984; Castillo y Reyes-Castillo 1984; Zunino y Halffter 1988; Schuster y Reyes-Castillo 1990; Llorente-Bousquets y Escalante-Pliego 1992; Schuster 1992; Whitehead y Ball 1997; Morrone 2005).

2.2.1 Los insectos de la Zona de Transición Mexicana

En ninguna otra región del mundo la fauna de insectos de montaña (por encima de los 2000 m) es tan distinta a la de las tierras bajas contiguas como en la Zona de Transición Mexicana al norte del Istmo de Tehuantepec. En estas montañas se unen efectos de insularidad y refugio, con la consiguiente multiplicación de endemismos (Ball 1970), con el hecho de que constituyen la continuación —dentro de la Zona de Transición— de la región Neártica. Son las rutas de expansión de la fauna neártica y también el lu-

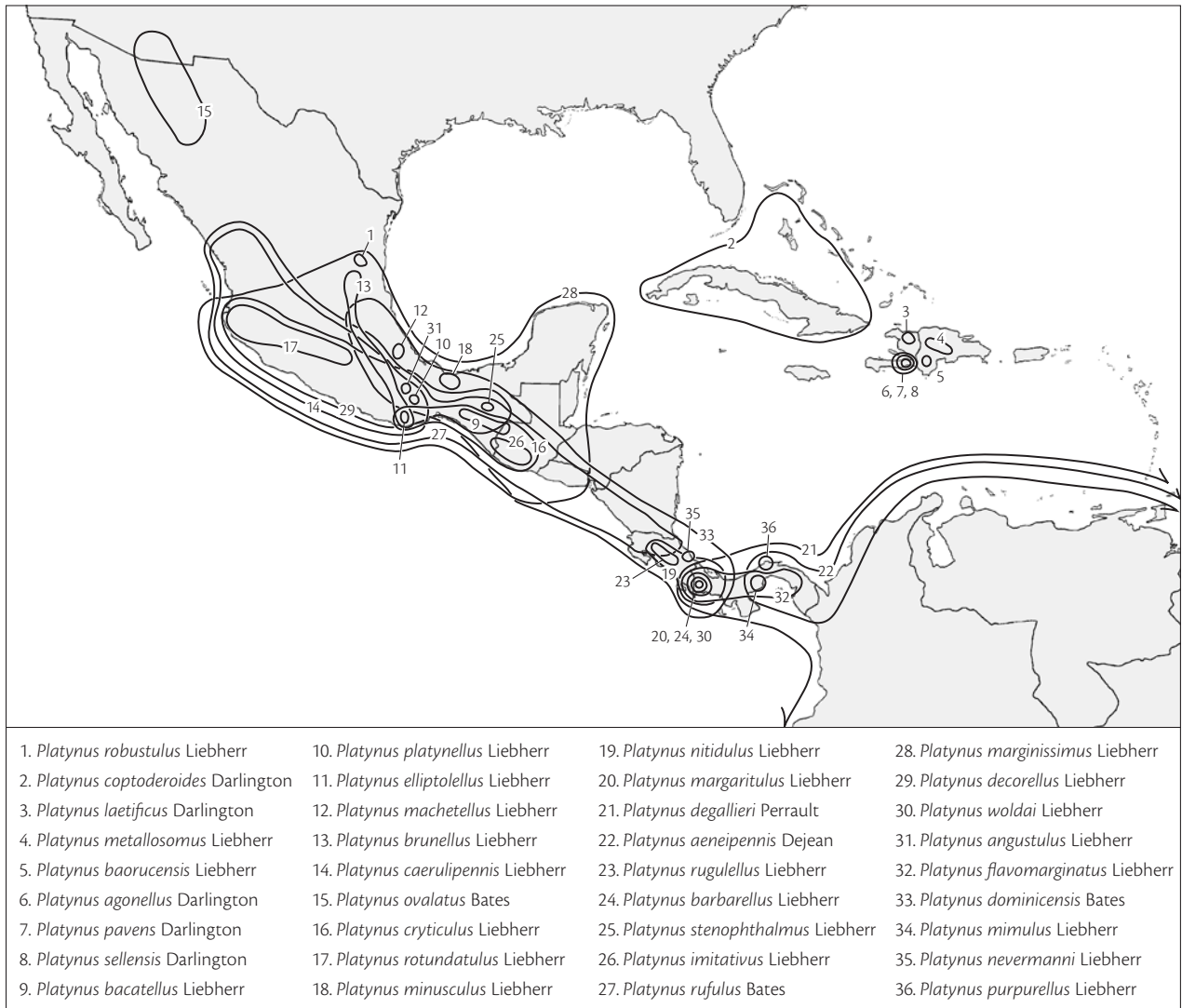


Figura 2.4 Distribución del grupo de especies de *Platynus degallieri* (Coleoptera: Carabidae), asignado al patrón mesoamericano de montaña (tomado de Liebherr, 1994a).

gar donde se conservan más especies paleoamericanas, es decir, de origen septentrional antiguo. Por el contrario, el Altiplano mexicano, que en su extremo sur alcanza altitudes de 2 000 m y superiores, básicamente está colonizado por elementos de origen sudamericano muy antiguo que han evolucionado *in situ*; las tierras bajas tropicales lo están por elementos sudamericanos de origen mucho más reciente y con un grado de diferenciación mucho menor.

Los insectos de las montañas de la Zona de Transición al norte del Istmo de Tehuantepec presentan afinidad septentrional predominante. La parte más característica de esta entomofauna sigue el patrón de distribución

neártico, cuyos elementos integran, en forma casi exclusiva, la fauna por encima de los 3 000 m. Hay, además, un fuerte aporte de elementos de líneas paleoamericanas, que a nivel de grupo de especies o de especies son exclusivos de la montaña (Halffter 2003). En los declives internos, a veces hasta altitudes algo superiores a los 2 000 m, se presentan algunas expansiones de elementos que corresponden al patrón de distribución en el Altiplano. En las montañas de Oaxaca-Guerrero, en la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre Oriental también existen algunas especies vicariantes de líneas mesoamericanas (Llorente-Bousquets 1984). El resultado es una fauna homogénea en cuanto a su composición (un míni-

mo de elementos de origen sudamericano que forman un porcentaje notablemente inferior al que se encuentra en el Altiplano), con una zonación altitudinal bien definida: los elementos del Altiplano y los mesoamericanos por lo general no rebasan los 2 200 o 2 300 m, la fauna mixta neártica-paleoamericana domina entre los 2 000 y 2 800 m, y por encima de los 2 800 m los insectos son exclusivamente neárticos.

Al sur del Istmo de Tehuantepec la composición de la entomofauna es marcadamente diferente. De las montañas de Chiapas a las de Nicaragua se presenta un dominio del elemento mesoamericano, hay pocas especies paleoamericanas y estas, al igual que las neárticas que aún son menos numerosas, muestran vicarianza con formas del norte del Istmo. La disminución en el número de especies y en la diversidad de linajes de origen septentrional señala que en numerosos casos el Istmo ha sido una barrera efectiva. Aún no se han estudiado las implicaciones biogeográficas del movimiento del bloque de Chortis, que en el Oligoceno estuvo al norte del Istmo y hoy es parte importante del Núcleo Centroamericano (Llorente-Bousquets 1996).

2.2.2 Estudios actuales sobre la Zona de Transición Mexicana

Morrone y Márquez (2001) realizaron un análisis panbiogeográfico de la Zona de Transición, basándose en representantes de varias familias de coleópteros (Figs. 2.5a, b, c). Encontraron un trazo generalizado septentrional que básicamente comprende áreas de montaña: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur, y un trazo generalizado meridional que comprende la Sierra Madre de Chiapas y las tierras bajas de Chiapas, el Golfo de México y el litoral del Pacífico. Este trazo se extiende hacia el sur hasta Panamá. El trazo generalizado septentrional comprende la mayor mezcla de elementos neárticos y neotropicales, mezcla que no es solo latitudinal sino también altitudinal, con una mayor influencia neártica en las altitudes mayores y neotropicales en las menores. Muchos de los taxones de insectos han sido asignados a los patrones neártico y paleoamericano. Morrone (2004b, 2006) consideró que por su fauna mixta y su situación geográfica el trazo del norte corresponde a la Zona de Transición Mexicana en sentido estricto, no solo altitudinal sino también latitudinal, con una mayor influencia neártica en las altitudes mayores y neotropical en las partes bajas.

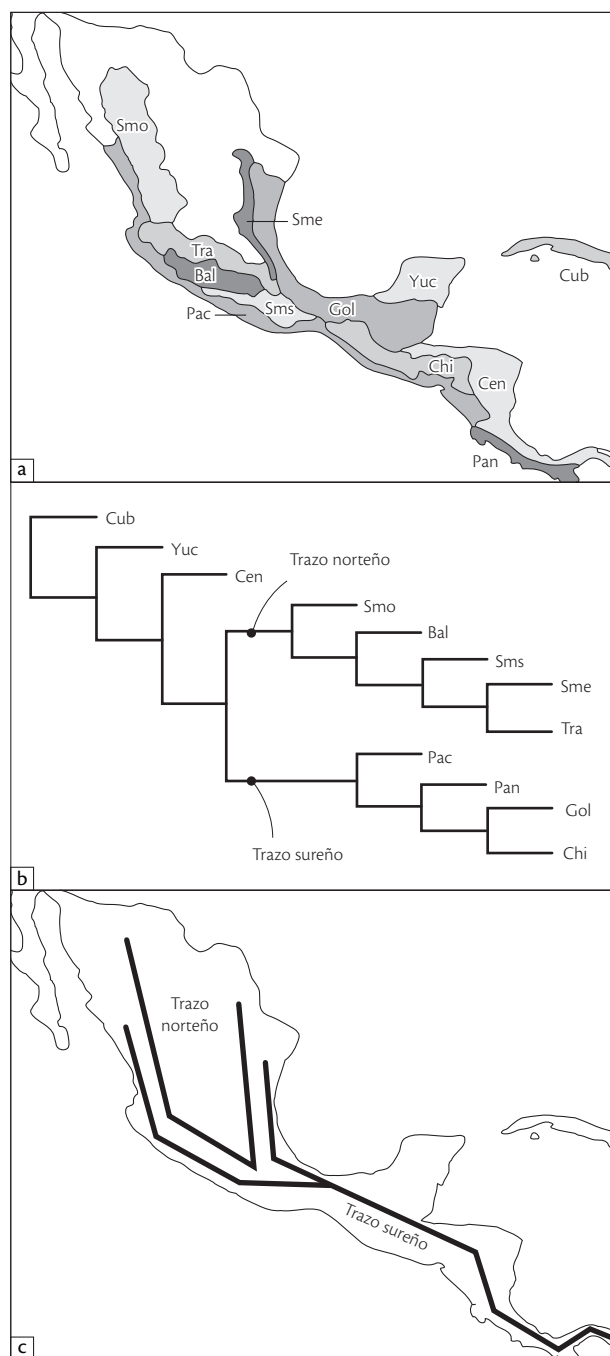


Figura 2.5 Análisis panbiogeográfico de Morrone y Márquez (2001). **(a)** Áreas analizadas. Bal, Cuenca del Balsas; Cen, este y centro de América Central; Chi, Chiapas; Cub, Cuba; Gol, Golfo de México; Pac, Costa del Pacífico mexicano; Pan, oeste del Istmo de Panamá; Sme, Sierra Madre Oriental; Smo, Sierra Madre Occidental; Sms, Sierra Madre del Sur; Tra, Faja Volcánica Transmexicana; Yuc, Península de Yucatán; **(b)** cladograma obtenido del análisis de parsimonia de endemismos; **(c)** trazos generalizados.

Morrone (2004a, b) reunió en la Zona de Transición Mexicana en sentido estricto las provincias de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur. Morrone (2005) señaló que el análisis de Ortega y Arita (1998) con murciélagos establece una zona de transición semejante. Los análisis panbiogeográficos de Ochoa *et al.* (2003), Escalante *et al.* (2004) y Morrone y Gutiérrez (2005) corroboraron la naturaleza transicional de estas provincias (para la regionalización biogeográfica de México véase el capítulo 1 de este volumen). Otros resultados recientes, en gran variedad de grupos de insectos, pueden consultarse en la obra editada por Morrone y Llorente-Bousquets (2006).

2.2.3 La distribución de los vertebrados

Las ideas de Savage (1966, 1982) sobre distribución de anfibios y reptiles de Mesoamérica coinciden en sus rasgos básicos con los patrones de distribución de Halffter. Este autor reconoció un elemento mesoamericano con especies endémicas de México y América Central, pero cuyos taxones emparentados se encuentran en América del Sur; un elemento septentrional antiguo, que incluye géneros primariamente extratropicales en Eurasia y América del Norte, pero que en la Zona de Transición incluye representantes tropicales; un elemento sudamericano, que incluye géneros que arribaron recientemente a Mesoamérica, y un elemento septentrional reciente, que está representado por pocos géneros, sobre todo extratropicales, distribuidos en regiones áridas y semiáridas del suroeste de Estados Unidos y en áreas adyacentes de México. Estos últimos aparentemente evolucionaron *in situ* en respuesta a las condiciones de aridez y temperaturas más bajas de la última parte del Cenozoico. Anfibios y reptiles son los vertebrados más antiguos de la actual fauna mexicana. Por eso, al igual que los insectos, su distribución refleja tanto eventos antiguos como modernos.

2.3 BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LAS FANERÓGAMAS

Rzedowski (1978) reconoció la existencia de seis elementos florísticos principales en el territorio nacional. El elemento con afinidades meridionales incluye taxones neotropicales, relacionados con formas centroamericanas y sudamericanas y constituye la mayor parte de la flora del país. El elemento con afinidades septentrionales incluye

taxones neárticos, relacionados con formas de regiones templadas y frías de Estados Unidos y Canadá. El elemento con afinidades antillanas comprende taxones neotropicales con formas emparentadas con las de las Antillas. El elemento con afinidades con el este de Asia es más evidente en las floras templado-húmedas de montaña, como es el bosque mesófilo de montaña. El elemento con afinidades africanas, poco frecuente, se da en plantas de clima cálido. Finalmente, el elemento endémico, aunque no tan abundante como en Australia o Sudáfrica, es significativo y le confiere un sello particular a la flora del país. Estas relaciones biogeográficas, así como el capítulo sobre provincias florísticas de México (Rzedowski 1978), que distingue 17 provincias (Fig. 2.6), clasificadas, a su vez, en dos reinos y cuatro regiones, han sido ampliamente seguidos en los análisis biogeográficos, en especial los realizados por botánicos.

Rzedowski (1993) estableció una nueva perspectiva para el análisis biogeográfico de las plantas mexicanas. Se trata del concepto de *Megaméxico*, que no considera los límites políticos del país, sino aquellos determinados por factores geomorfológicos y geográficos: fisiográficos, climáticos, edáficos y otros. En Megaméxico I incluye, además del territorio nacional, las partes de las zonas áridas sonorenses, chihuahuenses y tamaulipecas comprendidas dentro del territorio de Estados Unidos. En Megaméxico II incluye América Central hasta la parte norte de Nicaragua. Megaméxico III comprende tanto Megaméxico I como Megaméxico II. Como puede verse hay coincidencia entre los planteamientos de los diferentes Megaméxicos y los de la Zona de Transición Mexicana.

En 1993, Rzedowski retomó el tema de las afinidades biogeográficas relacionándolo con el endemismo. Así, el elevado endemismo de las fanerógamas de México (10% de los géneros y 52% de las especies del territorio nacional; 17% de los géneros y 72% de las especies considerando Megaméxico III) claramente señala que el país ha sido lugar de origen y evolución de gran número de linajes (véase el recuadro 2.1). Al respecto, Rzedowski (1993) señala que en las zonas áridas y semiáridas del norte de México las plantas han experimentado un intenso proceso evolutivo, dando lugar a una rica y muy característica flora con formas especiales de desarrollo; que la flora de las regiones semihúmedas comprende muchos elementos originados en otras partes del mundo, pero que han tenido una importante evolución y radiación *in situ*, y que la flora de las áreas cálido-húmedas del este y suroeste del país también es variada; sin embargo, México no ha sido un centro importante en su evolución. La flora

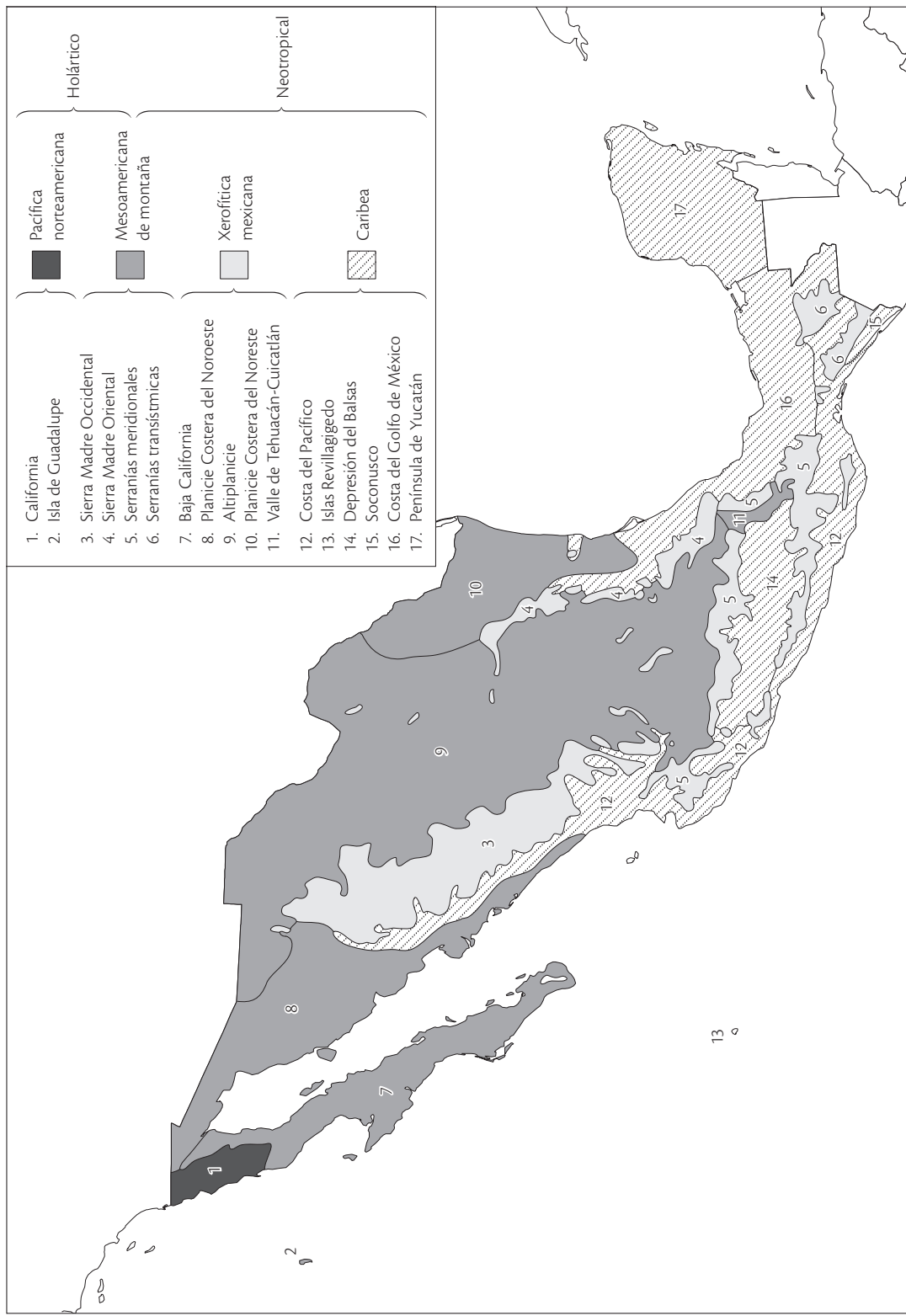


Figura 2.6 Provincias reconocidas en el esquema biogeográfico de Rzedowski (1978).

1. California; 2. Isla de Guadalupe; 3. Sierra Madre Occidental; 4. Sierra Madre Oriental; 5. Serranías meridionales; 6. Serranías transísmicas; 7. Baja California; 8. Planicie Costera del Noroeste; 9. Altiplanicie; 10. Planicie Costera del Noreste; 11. Valle de Tehuacán-Cuicatlán; 12. Costa del Pacífico; 13. Islas Revillagigedo; 14. Depresión del Balsas; 15. Soconusco; 16. Costa del Golfo de México; 17. Península de Yucatán.

RECUADRO 2.1 MÉXICO COMO ÁREA DE ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DE LINAJES VEGETALES¹

La complejidad de la topografía y la geología de México, aunada a una gama amplia de climas y microclimas presentes en el territorio, dieron como resultado una variedad de ecosistemas compuestos por numerosos hábitats, en los que se ha llevado a cabo un complicado proceso de integración y evolución de taxones vegetales. Esto se manifiesta en la presencia de un porcentaje elevado de taxones endémicos (10% de los géneros y 52% de las especies), así como de taxones ampliamente diversificados y que concentran su mayor diversidad de especies y formas biológicas en el territorio mexicano. Destacan las xerófitas, los árboles y las epífitas como grupos particularmente diversos, mientras que las zonas áridas y semiáridas del norte son reconocidas como centros de evolución y las regiones semihúmedas como de radiación secundaria de la flora mexicana (Rzedowski, 1993, 2005). En el cuadro 1 se presentan los 80 géneros más diversificados en nuestro país.

La evolución de las floras modernas de México comenzó a fines del Cretácico, cuando se inició el contacto hacia el norte con la América boreal; no así hacia el sur y el este, ya que las conexiones con América Central y las Antillas se establecieron e interrumpieron durante el Cenozoico (Rzedowski 1978).

La afinidad de la flora mexicana con las floras de otras partes del mundo se manifiesta en cinco tipos *principales*: a] *Meridional*. Relaciones que se establecen entre México, América Central y América del Sur. Los componentes meridionales son los mejor representados en la flora mexicana, aunque sus interrelaciones se han estudiado poco. b] *Boreal*. Relaciones que se establecen con la flora de Estados Unidos, Canadá y algunos elementos holárticos. Su representación en la flora mexicana se encuentra en una menor proporción que los elementos de afinidad meridional. No obstante, son significativos históricamente. c] *Antillano*. Elementos vinculados con la flora de las Antillas. Pese a la cercanía entre ambas zonas, la proporción de elementos antillanos presentes en México es menor; en la Península de Yucatán es donde la relación es más fuerte, en particular a nivel de especie. d] *Del este asiático*. Las similitudes de la flora mexicana con la del este de Asia se consideran significativas dada la distancia que separa ambas regiones. Este tipo de afinidad se concentra en las partes más húmedas de México, tanto en las montañas como en altitudes bajas. e] *Africano*. Las relaciones florísticas con África son remotas, al menos en las plantas vasculares. Se trata de

Cuadro 1 Géneros de plantas más diversificados en México

Género	Especies	Género	Especies	Género	Especies	Género	Especies
<i>Salvia</i>	310	<i>Epidendrum</i>	100	<i>Dioscorea</i>	70	<i>Acourtia</i>	55
<i>Euphorbia s.l.</i>	240	<i>Mimosa</i>	100	<i>Passiflora</i>	70	<i>Bidens</i>	55
<i>Ipomoea</i>	170	<i>Stevia</i>	100	<i>Peperomia</i>	70	<i>Bouteloua</i>	55
<i>Tillandsia</i>	165	<i>Cyperus</i>	95	<i>Aristolochia</i>	65	<i>Chamaedorea</i>	55
<i>Senecio s.l.</i>	155	<i>Astragalus</i>	90	<i>Brongniartia</i>	65	<i>Cirsium</i>	55
<i>Mammillaria</i>	150	<i>Erigeron</i>	90	<i>Lepanthes</i>	65	<i>Oncidium</i>	55
<i>Solanum</i>	150	<i>Justicia</i>	90	<i>Lupinus</i>	65	<i>Phoradendron</i>	55
<i>Quercus</i>	140	<i>Paspalum</i>	90	<i>Ruellia</i>	65	<i>Selaginella</i>	55
<i>Agave</i>	125	<i>Acacia</i>	85	<i>Senna</i>	65	<i>Cuscuta</i>	50
<i>Croton</i>	125	<i>Bursera</i>	85	<i>Asclepias</i>	60	<i>Echeandia</i>	50
<i>Muhlenbergia</i>	120	<i>Polygala</i>	85	<i>Cheilantes</i>	60	<i>Elaphoglossum</i>	50
<i>Verbesina</i>	120	<i>Cuphea</i>	80	<i>Coryphantha</i>	60	<i>Eragrostis</i>	50
<i>Ageratina</i>	115	<i>Opuntia</i>	80	<i>Eriogonum</i>	60	<i>Hechtia</i>	50
<i>Carex</i>	115	<i>Panicum</i>	80	<i>Eryngium</i>	60	<i>Jatropha</i>	50
<i>Dalea</i>	115	<i>Asplenium</i>	75	<i>Gonolobus</i>	60	<i>Lobelia</i>	50
<i>Acalypha</i>	110	<i>Brickellia</i>	75	<i>Piper</i>	60	<i>Malaxis</i>	50
<i>Sedum</i>	110	<i>Lonchocarpus</i>	75	<i>Psychotria</i>	60	<i>Pinus</i>	50
<i>Begonia</i>	100	<i>Miconia</i>	75	<i>Stelis</i>	60	<i>Polypodium</i>	50
<i>Desmodium</i>	100	<i>Viguiera</i>	75	<i>Thelypteris</i>	60	<i>Rhynchospora</i>	50
<i>Echeveria</i>	100	<i>Castilleja</i>	70	<i>Vernonia s.l.</i>	60	<i>Valeriana</i>	50

RECUADRO 2.1 [continúa]

elementos característicos de áreas con clima caliente y de algunas xerófitas.

Podemos concluir entonces que la composición de la flora mexicana está integrada por tres elementos principales: meridionales, boreales y endémicos y, a su vez, México ha sido sitio de origen y evolución de gran número de linajes vegetales, particularmente en a) zonas áridas y semiáridas del norte de México, donde ha tenido su origen una flora moderadamente rica con sello propio y con formas biológicas especializadas; b) floras de las regiones semihúmedas, donde se desarrollaron en gran proporción con base en elementos que existen en otras partes del mundo (un considerable número de estos elementos ha experimentado radiación secundaria

local, dando como resultado una flora cuantiosa y diversificada), y c) flora de las regiones húmedas, sobre todo las cálidas-húmedas del este y sureste del país, que son muy variadas aunque para las cuales hasta el momento no existen muchos indicios de que México pudiera haber sido un centro importante de su evolución, sino solo de una especiación reciente.

En el cuadro 2 se observan algunos grupos supragenéricos y géneros mexicanos representantes de las afinidades mencionadas.

1 Elaborado por Olivia Yáñez Ordóñez, con información tomada de Rzedowski (1978, 1993, 2005).

Cuadro 2 Grupos supragenéricos y géneros de plantas presentes en México y su afinidad con otras floras del mundo

Meridional	Boreal	Endémica	Asiática	Africana	Antillana
Bromeliaceae	<i>Pinus</i>	Crossosomataceae	<i>Calophyllum</i>	<i>Carpodiptera</i>	<i>Acoelorrhaphe</i>
Brunelliaceae	<i>Quercus</i>	Fouquieriaceae	<i>Cephalanthus</i>	<i>Ceiba</i>	<i>Cameraria</i>
Cyclanthaceae	<i>Abies</i>	<i>Echinocereus</i>	<i>Phoebe</i>	<i>Chlorophora</i>	<i>Coccothrinax</i>
Tovariaceae	<i>Alnus</i>	<i>Coryphantha</i>	<i>Protium</i>	<i>Erblichia</i>	<i>Drejerella</i>
Vochysiaceae	<i>Cupressus</i>	<i>Ferocactus</i>	<i>Sageretia</i>	<i>Guarea</i>	<i>Erithalis</i>
<i>Anthurium</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Cowania</i>	<i>Sapindus</i>	<i>Hirtella</i>	<i>Ernodea</i>
<i>Aspidosperma</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Dasylyrion</i>	<i>Sloanea</i>	<i>Lonchocarpus</i>	<i>Metopium</i>
<i>Brosimum</i>	<i>Arbutus</i>	<i>Lindleyella</i>	<i>Spondia</i>	<i>Lippia</i>	<i>Pseudophoenix</i>
<i>Byrsonima</i>	<i>Arceuthobium</i>	<i>Machaerocereus</i>	<i>Clethra</i>	<i>Swartzia</i>	<i>Rachichallis</i>
<i>Castilla</i>	<i>Arctostaphylos</i>	<i>Mortonia</i>	<i>Cleyera</i>	<i>Trichilia</i>	<i>Strumpfia</i>
<i>Cecropia</i>	<i>Calochortus</i>	<i>Nerisyrenia</i>	<i>Deutzia</i>	<i>Urea</i>	<i>Thrinax</i>
<i>Chamaedora</i>	<i>Ceanothus</i>	<i>Olneya</i>	<i>Distylium</i>	<i>Vismia</i>	
<i>Jacobinia</i>	<i>Cercocarpus</i>	<i>Pachycornus</i>	<i>Drimys</i>	<i>Menodora</i>	
<i>Lasiacis</i>	<i>Chimaphila</i>	<i>Psilostrophe</i>	<i>Engelhardtia</i>	<i>Oligomeris</i>	
<i>Maranta</i>	<i>Garrya</i>	<i>Sartwellia</i>	<i>Gaultheria</i>	<i>Peganum</i>	
<i>Maxillaria</i>	<i>Holodiscus</i>	<i>Sericodes</i>	<i>Laplacea</i>	<i>Thamnosma</i>	
<i>Piptadenia</i>	<i>Lewisia</i>	<i>Venegasia</i>	<i>Litsea</i>		
<i>Pseudolmedia</i>	<i>Mimulus</i>	<i>Viscainoa</i>	<i>Magnolia</i>		
<i>Psidium</i>	<i>Muhlenbergia</i>	<i>Xylonagra</i>	<i>Meliosma</i>		
<i>Theobroma</i>	<i>Penstemon</i>	<i>Chiranthodendron</i>	<i>Microtropis</i>		
<i>Zamia</i>	<i>Phacelia</i>	<i>Iostephane</i>	<i>Mitrastemon</i>		
<i>Alloplectus</i>	<i>Pseudotsuga</i>	<i>Jaliscoa</i>	<i>Perrottetia</i>		
<i>Billia</i>	<i>Sidalcea</i>	<i>Milla</i>	<i>Saurauia</i>		
<i>Brunellia</i>	<i>Tauschia</i>	<i>Nolina</i>	<i>Staphylea</i>		

Cuadro 2 [concluye]

Meridional	Boreal	Endémica	Asiática	Africana	Antillana
<i>Cavendishia</i>	<i>Amelanchier</i>	<i>Weldenia</i>	<i>Symplocos</i>		
<i>Centropogon</i>	<i>Cirsium</i>	<i>Bursera</i>	<i>Turpinia</i>		
<i>Clusia</i>	<i>Claytonia</i>	<i>Beltrania</i>			
<i>Deppea</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Celaenodendron</i>			
<i>Drymonia</i>	<i>Delphinium</i>	<i>Conzattia</i>			
<i>Fuchsia</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Eryngiophyllum</i>			
<i>Hedyosmum</i>	<i>Heuchera</i>	<i>Plagiolophus</i>			
<i>Hoffmania</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Pseudosmodingium</i>			
<i>Hypocyrtia</i>	<i>Pedicularis</i>				
<i>Macleania</i>	<i>Philadelphus</i>				
<i>Oreopanax</i>	<i>Platanus</i>				
<i>Podocarpus</i>	<i>Populus</i>				
<i>Roupala</i>	<i>Pyrola</i>				
<i>Satyria</i>	<i>Salix</i>				
<i>Tibouchina</i>					
<i>Topobea</i>					
<i>Weinmannia</i>					
<i>Braccharis</i>					
<i>Calceolaria</i>					
<i>Calea</i>					
<i>Cestrum</i>					
<i>Chaptalia</i>					
<i>Eupatorium</i>					
<i>Lamourouxia</i>					
<i>Orthrosanthus</i>					
<i>Perezia</i>					
<i>Pernettya</i>					
<i>Stevia</i>					
<i>Tagetes</i>					
<i>Tigridia</i>					
<i>Tillandsia</i>					
<i>Triniochloa</i>					
<i>Ungi</i>					
<i>Viguiera</i>					
<i>Allenrolfea</i>					
<i>Larrea</i>					
<i>Maytenus</i>					
<i>Nicotiana</i>					
<i>Pappophorum</i>					
<i>Porlieria</i>					
<i>Prosopis</i>					

fanerogámica de México tiene cuatro veces más afinidades con la flora de América del Sur que con la de América del Norte, prueba de que un buen número de plantas mexicanas proceden del sur.

Según Rzedowski (1993), Megaméxico III incluye 400 géneros endémicos (17% de la flora mexicana) y una estimación conservadora de 12 900 especies endémicas (72% de la flora mexicana). El alto grado de endemismo, asociado con su notable diversidad, señala que el país ha sido lugar de origen y diversificación de gran número de plantas. Lo anterior es particularmente notable en las zonas áridas y semiáridas; por ejemplo las Cactaceae, que, aunque de origen sudamericano, tienen su máxima diversidad, abundancia e importancia en México, con alrededor de 900 especies, de las cuales más de 95% está restringido a Megaméxico I.

Otras partes del país también han sido centros activos de especiación. Así, las montañas en sus partes semihúmedas frías tienen una flora rica que se ha desarrollado ahí. A su vez, el bosque nublado ha sido escenario significativo para la especiación de las epífitas. Aunque, como queda señalado, México es un importante centro de diversificación para muchos linajes de plantas, es evidente que numerosos componentes de la flora o de sus ancestros se han diversificado primariamente en otras partes del mundo. De manera general se han reconocido tres componentes principales en la flora de México: de afinidad austral, de afinidad septentrional y endémico o indígena. Ya nos hemos referido a la composición de estos componentes siguiendo a Rzedowski (1978).

Las afinidades con el sur colocan una parte de México en el reino florístico Neotropical (equivalente a la región Neotropical de la fauna) y sugieren que una porción importante de la flora mexicana se ha originado en América Central y del Sur. Por otra parte, muchos de los linajes que actualmente se encuentran en el Neotrópico parecen haberse originado en México y emigrado al sur, o bien llegado a México y al Neotrópico de otras partes del mundo. También debe señalarse la expansión de elementos de origen mexicano hacia el norte, en especial plantas de los climas árido o semiárido, aunque también de otros ambientes.

La evidencia de plantas que hayan llegado a México y al Neotrópico de otras partes del mundo es más difícil de establecer, pero no menos significativa. Así, *Bursera*, tan importante en la flora de la vertiente pacífica de México, probablemente es de origen africano, región donde se encuentran sus parientes más próximos. Al igual ocurre con el mezquite (*Prosopis*), que es de ascendencia africana a pesar de su diversificación en América del Sur. Se supone

que *Bursera*, *Prosopis* y otros géneros de plantas se vinculan con México vía Laurasia (la masa continental del norte) durante los largos periodos del Terciario en que el clima fue más cálido que ahora. Así, pueden ser equivalentes al patrón paleoamericano propuesto para los insectos. Los bosques nublados de México y América Central contienen un importante grupo de géneros que comparten con el este de Asia. Varios de estos géneros están representados en América del Sur y otros en el este de América del Norte. La ruta de expansión sugerida para estos elementos es el Estrecho de Bering y el oeste de América del Norte. La influencia de elementos florísticos característicos de las islas del Caribe es manifiesta en la Península de Yucatán y menor en otras regiones del país.

De acuerdo con la información paleobotánica disponible, las características básicas de la distribución de las fanerógamas en México se establecieron durante el Terciario Medio, en muchos casos incluso antes. Sin embargo, los cambios orográficos y las fluctuaciones climáticas —ocurridos durante el Pleistoceno— contribuyeron ampliamente a la diversificación de la flora mexicana. Rzedowski llevó a cabo en 2005 un estudio de síntesis fitogeográfica de México (véase el recuadro 2.1).

2.4 OTROS ESTUDIOS SOBRE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE MÉXICO

Liebherr (1994a) realizó un análisis biogeográfico cladístico con base en 14 taxones de Carabidae (Insecta: Coleoptera) que habitan la Zona de Transición Mexicana (Fig. 2.7a, b). Obtuvo un cladograma general de áreas en el cual la Sierra Madre Oriental resultó el área hermana de las restantes áreas estudiadas, las cuales constituyen una tricotomía que comprende el sur de la Sierra Madre Occidental; el resto de la Sierra Madre Occidental junto con el Altiplano mexicano, el Desierto Sonorense y las montañas de Arizona, y la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre de Chiapas y la Cordillera de Talamanca (Costa Rica). Como evento vicariante, el Istmo de Tehuantepec básicamente sería relevante para taxones del patrón neártico.

Marshall y Liebherr (2000) realizaron un análisis biogeográfico cladístico que incluyó 30 géneros o grupos de especies de insectos, peces, reptiles y plantas. Obtuvieron cuatro cladogramas generales de área, de los cuales seleccionaron uno. Éste muestra una dicotomía básica entre dos áreas: una septentrional que incluye la Sierra Madre Occidental y la Oriental y los desiertos de Sonora

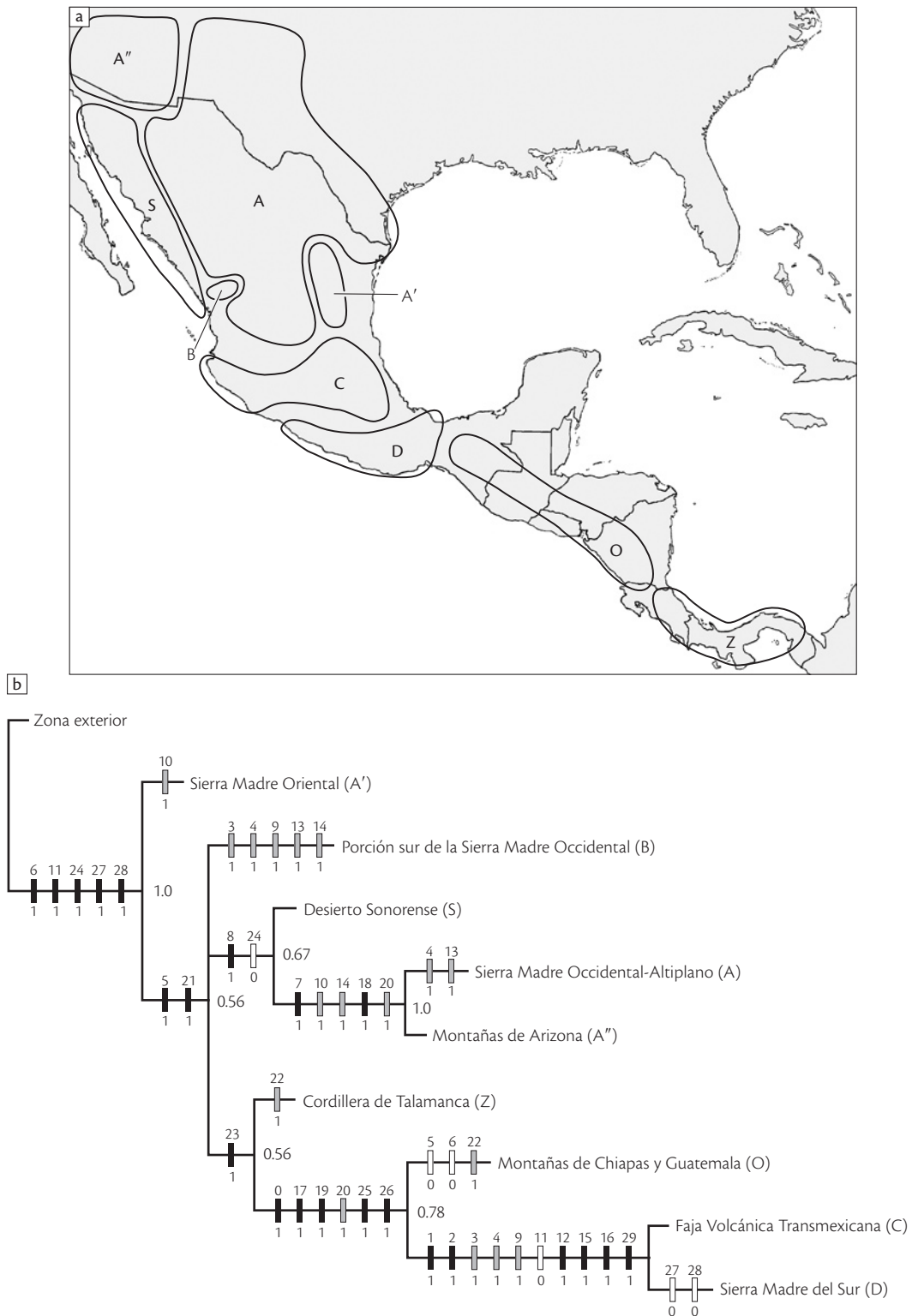


Figura 2.7 Análisis biogeográfico cladístico de Liebherr (1994a).

A. Sierra Madre Occidental-Altiplano mexicano; A'. Sierra Madre Oriental; A''. Montañas de Arizona;
 B. Porción sur de la Sierra Madre Occidental; C. Faja Volcánica Transmexicana; D. Sierra Madre del Sur;
 O. Montañas de Chiapas y Guatemala; S. Desierto Sonorense; Z. Cordillera de Talamanca.

y Arizona, y otra meridional que incluye la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur y la de Chiapas, el sur de la Sierra Madre Occidental y la cordillera de Talamanca en América Central.

Flores-Villela y Goyenechea (2001) llevaron a cabo un análisis con el fin de elucidar las relaciones entre varias áreas de endemismo mesoamericanas. Utilizaron los cladogramas de varios taxones de reptiles, anfibios y dos géneros de Carabidae (Coleoptera). Obtuvieron seis cladogramas generales de área que en general señalan una relación estrecha entre el Desierto Sonorense y el Chihuahuense; entre las tierras bajas del Pacífico de América Central, las tierras bajas del Pacífico mexicano y la cuenca del Balsas; entre las tierras semiáridas de Tamaulipas y sur de Texas y la Sierra Madre Occidental, y entre la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana.

Morrone y Márquez (2001) llevaron a cabo un análisis panbiogeográfico de varios taxones del orden Coleoptera distribuidos en México, América Central y las Antillas. El análisis de parsimonia de endemismos produjo un cladograma con dos clados principales que fueron convertidos en trazos generalizados: *a*] un trazo generalizado septentrional, que abarca la Sierra Madre Occidental, la Oriental y la del Sur, la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas, y *b*] un trazo generalizado meridional, que comprende América Central, Chiapas y las costas del Pacífico y del Golfo de México. Morrone y Márquez (2003) agregaron otros tres trazos generalizados: neártico californiano, neártico continental y antillano (Fig. 2.8).

Márquez y Morrone (2003) analizaron la biogeografía de dos géneros de Staphylinidae (Coleoptera) reconociendo seis trazos generalizados: Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, mesoamericano septentrional, mesoamericano meridional y sudamericano del noroeste. De acuerdo con su análisis, el Istmo de Tehuantepec y las tierras bajas de Nicaragua constituyen eventos vicariantes importantes. Abrahamovich *et al.* (2004), al analizar la distribución geográfica de varias especies americanas de *Bombus* (Hymenoptera: Apidae), hallaron ocho trazos generalizados: mexicano de montaña, mesoamericano septentrional, mesoamericano meridional, mesoamericano amplio, andino septentrional, yungas, sudeste de Brasil y sudamericano amplio.

Corona y Morrone (2005) analizaron 29 especies norteamericanas, centroamericanas y antillanas de *Lampetis* (Coleoptera: Buprestidae); hallaron 17 trazos generalizados: tres en la región Neártica, seis en la Zona de Transición Mexicana y ocho en la región neotropical (dos en el dominio antillano y seis en el mesoamericano). Además,

identificaron seis nodos en la Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre del Sur y Faja Volcánica Transmexicana) y en la región Neotropical (Golfo de México y Costa del Pacífico mexicano). Dos de los nodos se encontraron en el Istmo de Tehuantepec, que según estos autores representa un área clave para la evolución biogeográfica de Mesoamérica.

Morrone y Gutiérrez (2005) analizaron los trazos individuales de 112 especies de pulgas (Siphonaptera). Obtuvieron 34 trazos generalizados distribuidos en la Zona de Transición Mexicana (20), la región Neártica conjuntamente con la Zona de Transición Mexicana (8), la región Neártica (4) y la región Neotropical conjuntamente con la Zona de Transición Mexicana (2). Además, identificaron 23 nodos concentrados en las provincias de la Faja Volcánica Transmexicana (14), Sierra Madre Oriental (5) y Sierra Madre del Sur (4) asignadas a la Zona de Transición Mexicana.

Mención aparte merecen varias contribuciones recientes que proponen hipótesis biogeográficas basadas en caracteres moleculares (Sullivan *et al.* 1997; Grismer 1999; Cuenca *et al.* 2003; García-Moreno *et al.* 2004; Hasbun *et al.* 2005; Mateos 2005; Wuster *et al.* 2005; León-Paniagua *et al.* 2007). Estos análisis permiten incorporar información temporal, para determinar el momento en que se han integrado los distintos conjuntos de taxones que conforman un componente biótico.

Los trabajos antes reseñados confirman la idea de una zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical; incluso en varios casos son consistentes con los patrones propuestos por Halffter. Hay una diferencia importante entre estos patrones y los análisis panbiogeográficos: en los primeros un elemento fundamental son las afinidades taxonómicas de los taxones estudiados con las formas más próximas fuera de la Zona de Transición Mexicana. Estas son las que permiten establecer las afinidades filogenéticas y los posibles orígenes septentrional o sudamericano. Las diferencias que muestran los distintos análisis corresponden a las peculiaridades biogeográficas e incluso ecológicas de los taxones estudiados, lo que es particularmente importante cuando el análisis se basa en las especies de un género (Morrone y Llorente-Bousquets, 2006).

Aún falta un trabajo que sintetice los estudios cladísticos y biogeográficos. En un esfuerzo de síntesis, Morrone (2005) incluyó los aportes de esta biogeografía histórica y los relacionó con la división en regiones, zona de transición, subregiones y provincias (véase el capítulo 1 de este volumen).



Figura 2.8 Trazos generalizados reconocidos por Morrone y Márquez (2003), junto con las provincias que los integran.

1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Península de Yucatán;
7. Sierra Madre Occidental; 8. Sierra Madre Oriental; 9. Faja Volcánica Transmexicana; 10. Cuenca del Balsas;
11. Sierra Madre del Sur; 12. Costa del Pacífico mexicano; 13. Golfo de México; 14. Chiapas.

REFERENCIAS

- Abrahamovich, A., N.B. Díaz y J.J. Morrone. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **20**: 99-117.
- Axelrod, D.I. 1979. Age and origin of the Sonoran Desert vegetation. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* **132**: 1-74.
- Ball, G.E. 1970. Barriers and southward dispersal of the Holarctic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. (México)* **17**: 91-112.
- Ball, G.E., y T.L. Edwin. 1970. A taxonomic synopsis of the tribe Loricerini (Coleoptera: Carabidae). *Can. J. Zool.* **47**: 877-907.
- Ball, G.E., y J. Negre. 1972. The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Calathus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). *Trans. Amer. Ent. Soc.* **98**: 412-533.
- Castillo, C., y P. Reyes-Castillo. 1984. Biosistemática del género *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **4**: 1-84.
- Corona, A.M., y J.J. Morrone. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribb. J. Sci.* **41**: 37-41.
- Cuenca, A., A.E. Escalante y D. Piñero. 2003. Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Mol. Ecol.* **12**: 2087-2097.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J.J. Morrone. 2004. The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biol. J. Linn. Soc.* **83**: 327-339.
- Evans, H.E. 1966. A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Mem. Amer. Ent. Soc.* **20**: 1-442.
- Ferrusquía Villafranca, I. 1992. Regionalización biogeográfica de México. *Atlas Nacional de México*, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Ferrusquía Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 3-108.
- Flores-Villela, O., e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern, en J.D. Johnson, R.G. Webb y O. Flores-Villela (eds.), *Mesoamerican herpetology: Systematics, zoogeography and conservation*. The University of Texas at El Paso, El Paso, pp. 171-181.
- García-Moreno, J., A.G. Navarro-Sigüenza, A.T. Peterson y L.A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol. Phylog. Evol.* **33**: 186-196.
- Grismer, L.L. 1999. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of *Cnemidophorus hyperythrus* and *C. ceralbensis* (Squamata: Teiidae) in Baja California, Mexico. *Herpetologica* **55**: 28-42.
- Halffter, G. 1964a. La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomol. Mex.* **6**: 1-108.
- Halffter, G. 1964b. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *An. II Congr. Latinoamer. Zool.* (São Paulo) **1**: 51-61.
- Halffter, G. 1972. Éléments anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogéographiques, en *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*, 17^{me} Congr. Int. Zool. (Montecarlo), pp. 1-40.
- Halffter, G. 1974. Éléments anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogéographiques. *Quaest. Entomol.* **10**: 223-262.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* **35**: 1-64.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomol. Mex.* **39-40**: 219-222.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* **32**: 95-114.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 87-97.
- Halffter, G., M.E. Favila y L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron* **9**: 151-185.
- Hasbun, C.R., A. Gómez, G. Kohler y D.H. Lunt. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): Historical biogeography, species status, and conservation. *Mol. Ecol.* **14**: 3095-3107.
- Kohlmann, B. 1984. Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* **60**: 3-81.
- Kohlmann, B., y G. Halffter. 1990. Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: The cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaest. Entomol.* **26**: 1-20.
- León-Paniagua, L., A.G. Navarro-Sigüenza, B.E. Hernández-Baños y J.C. Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae)

- Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Mol. Phylog. Evol.* **42**:653-662.
- Liebherr, J.K. 1994a. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canad. Entomol.* **126**:841-860.
- Liebherr, J.K. 1994b. Identification of New World *Agonum*, review of the Mexican fauna, and description of *Incagonum*, new genus, from South America (Coleoptera: Carabidae; Platynini). *J. New York Entomol. Soc.* **102**:1-55.
- Linsley, G.E. 1963. Behring arc relationship of Cerambycidae and their host plants, in J.L. Gressitt (ed.), *Symposium Pacific Basin Biogeography*. Bishop Museum Press, Honolulu, pp. 159-178.
- Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia del género *Enantia* Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomol. Mex.* **58**:1-207.
- Llorente-Bousquets, J. 1996. Biogeografía de artrópodos de México. ¿Hacia un nuevo enfoque?, en J. Llorente, A.N. García y E. González (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I. UNAM, México, pp. 41-56.
- Llorente-Bousquets, J., y P. Escalante-Pliego. 1992. Insular biogeography of submontane humid forests in Mexico, in S.P. Darwin y A.L. Welder (eds.), *Biogeography of Mesoamerica*. The E.O. Painter Printing, Florida, pp. 139-146.
- Llorente-Bousquets, J., A.N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). 1996. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. I. UNAM, México.
- Llorente-Bousquets, J., E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). 2000. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II. UNAM, México.
- Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.) 2001. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.). 2002. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. III. UNAM, México.
- Llorente-Bousquets, J., y J.J. Morrone (eds.). 2005. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas RIBES). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Llorente-Bousquets, J., J.J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). 2004. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. IV. Facultad de Ciencias, UNAM-CONABIO, México.
- Lobo, J.M., y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93**:115-126.
- MacVean, C., y J.C. Schuster. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America. *Biotropica* **13**:29-38.
- Márquez, J., y J.J. Morrone. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **90**:15-25.
- Marshall, C.J., y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* **27**:203-216.
- Martín-Piera, F., y J.M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copronephage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopt. Bull.* **47**:321-334.
- Mateos, M. 2005. Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central Mexico. *J. Biogeogr.* **32**:775-780.
- Morón, M.A. 1981. Descripción de dos nuevas especies de *Plusiotis* Burm. y discusión de algunos aspectos zoogeográficos del grupo de especies *costata* (Coleoptera: Melolonthidae). *Folia Entomol. Mex.* **49**:49-69.
- Morón, M.A. 1983. A revision of the subtribe Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* **55**:31-101.
- Morón, M.A. 1986. *El género Phyllophaga en México: Morfología, distribución sistemática supraespecífica* (Coleoptera). Instituto de Ecología, A.C., México.
- Morón, M.A. 1987. Adiciones a los Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* **73**:69-87.
- Morón, M.A. 1991. Estudio biogeográfico-ecológico preliminar del género *Plusiotis* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Giorn. It. Ent.* **5**:309-323.
- Morón, M.A. 1992. Análisis biogeográfico preliminar del género *Plusiotis* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae, en S.P. Darwin y A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica: Proceedings of a Symposium*. Tulane University, Nueva Orleans, pp. 235-242.
- Morrone, J.J. 2004a. *Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Morrone, J.J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Ent.* **48**:149-162.
- Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* **76**:207-252.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.* **51**:467-494.
- Morrone, J.J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *J. Biogeogr.* **32**:1315-1325.
- Morrone, J.J., y J. Llorente-Bousquets (eds.). 2003. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Morrone, J.J., y J. Llorente-Bousquets (eds.). 2006. *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Morrone, J.J., y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and biogeographical homology. *J. Biogeogr.* **28**: 635-650.
- Morrone, J.J., y J. Márquez. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 217-220.
- Ochoa, L., B. Cruz, G. García, y A. Luis-Martínez. 2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Leinix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). *Folia Entomol. Mex.* **42**: 65-77.
- Ortega, J., y H.T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *J. Mammal.* **79**: 772-781.
- Ortega-Gutiérrez, F., R.L. Sedlock y R.C. Speed. 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II. UNAM, México, pp. 3-59.
- Peck, S.B., y R.S. Anderson. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaest. Entomol.* **21**: 247-317.
- Quintero, G., y P. Reyes-Castillo. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* **54**: 1-50.
- Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1992. Regionalización mastofaunística de México. *Atlas Nacional de México*, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Reig, O. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana* **2**: 131-140.
- Reig, O. 1968. Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud, en *Biologie de l'Amérique australe* 4, Centre National de la Recherche Scientifique, París, pp. 215-260.
- Reyes-Castillo, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Studia Entomol.* **20**: 269-290.
- Reyes-Castillo, P., y G. Halffter. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* **39-40**: 222-226.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 129-144.
- Rzedowski, J. 2005. México como área de origen y diversificación de linajes vegetales, en J. Llorente y J.J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática). CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 375-382.
- Sarukhán, J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo.
- Savage, J.M. 1966. The origins and history of the Central America herpetofauna. *Copeia* **4**: 719-766.
- Savage, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Ann. Missouri Bot. Gard.* **69**: 464-547.
- Schuster, J.C. 1992. Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: Post-Pleistocene montane refuges, en S.P. Darwin y A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica*. The Tinker Foundation, Tulane, pp. 285-292.
- Schuster, J.C., y P. Reyes-Castillo. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogytes* Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **40**: 1-49.
- Slater, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.* **2**: 130-145.
- Sullivan, J., J.A. Markert y C.W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Syst. Biol.* **46**: 426-440.
- Toledo, V. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, en G.T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, Nueva York, pp. 93-111.
- Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. McMillan, Londres.
- Whitehead, D.R., y G.E. Ball. 1997. The Middle American genus *Onypterygia* Dejean (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Platynini): A taxonomic revision of the species, with notes about their way of life and geographical distribution. *Ann. Carnegie Mus.* **66**: 289-409.
- Wuster, W., J.E. Ferguson, J.A. Quijada-Mascarenas, C.E. Pool, M.D. Salomao y R.S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: Land bridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Mol. Ecol.* **14**: 1095-1108.
- Zunino, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* **2**: 9-162.
- Zunino, M., y G. Halffter. 1988. *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Monografía IX: 1-211. Museo Regionale di Science Naturali, Turín.
- Zunino, M., y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.