

Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético

SALVADOR ACOSTA*

Resumen. Se presenta un análisis de la flora genérica de varios bosques mesófilos del nordeste, centro y sur de México. En un análisis de conglomerados usando el índice de similitud de Sørensen, se construyó el dendrograma correspondiente por el método UPGMA. En este estudio se mostraron agrupamientos heterogéneos aparentemente inesperados de bosques mesófilos de diferentes provincias fitogeográficas. En este sentido los bosques mesófilos estudiados no se deben considerar monotópicos y los esfuerzos para conservarlos deben tomar en cuenta el establecimiento de reservas regionales, provinciales y locales que puedan representar mejor la distribución natural y heterogeneidad de los bosques mesófilos de México.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, análisis de conglomerados, biogeografía, México.

Abstract. A floristic analysis of the composition at generic level of several cloud forests from northeastern, center and southern Mexico is presented. An UPGMA dendrogram was constructed, using cluster analysis through Sørensen's similarity index. In this study the clustering of cloud forests from different phyto-geographical provinces in apparently unexpected heterogeneous groups were evident. In this sense the cloud forests studied should not be considered monotypic and efforts to conserve them should consider local, provincial and regional reserves to represent the natural distribution and heterogeneity of the cloud forests of Mexico.

Key words: cloud forest, cluster analysis, biogeography, Mexico.

Introducción

Aunque el bosque mesófilo de montaña es un tipo de vegetación heterogéneo desde el punto de vista fisonómico y de su composición florística y las especies dominantes varían ampliamente de un lugar a otro, sus características más generalizadas, entre las que destacan la abundancia y diversidad de epífitas, trepadoras leñosas y pteridofitas, la afinidad geográfica de sus elementos, y su presencia en condiciones climáticas y ecológicas similares, nos permiten considerarlo una unidad de estudio interesante.

Las diferentes comunidades vegetales que lo componen prosperan en lugares de clima húmedo y fresco y representan el 10 % de la riqueza florística de México en tan sólo el 1 % de su superficie; es, por tanto, el tipo de vegetación más diverso por unidad de superficie del país (Rzedowski, 1996). Sin embargo, su escasa extensión, la insularidad de muchas de sus comunidades y la alarmante fragmentación y perturbación a las que ha sido sometido lo hacen el tipo de vegetación más amenazado en México, junto con el bosque tropical perennifolio.

El bosque mesófilo de montaña ha llamado la atención de los investigadores por la interesante afinidad geográfica de sus elementos. En este tipo de vegetación es donde mejor se pone de manifiesto la convivencia de elementos meridionales y boreales (Miranda y Sharp, 1950; Martin y Harrell, 1957, Rzedowski, 1978, 1996).

Así mismo, el bosque mesófilo concentra también las afinidades florísticas con el este de Asia. Sin embargo, en términos cuantitativos, existe una preponderancia de elementos relacionados con bosques similares de Sudamérica, en particular con los de la región andina. A menudo en el estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña existe una elevada proporción de elementos boreales, mientras que en el sotobosque predominan plantas con vínculos meridionales (Rzedowski, 1996).

Además, su riqueza florística, unida a su particular distribución en pequeñas islas ecológicas en forma de archipiélago, en las cuales cada una posee una composición biótica particular, lo hace muy interesante desde el punto de vista biogeográfico (Luna *et al.*, 2002)

Varios autores han analizado las afinidades florísticas del bosque mesófilo de alguna localidad, comparando su zona de estudio con otros bosques mesófilos (Luna *et al.*, 1988, 1994; Acosta, 1997). En otros trabajos se considera a las plantas arbóreas como indicadoras de estas afinidades (Puig *et al.*, 1983; Vázquez-García, 1994; Alcántara y Luna, 1997), o bien a las arbóreas y arbustivas (Ramírez-Marcial, 2001) que, si bien, representan un papel ecológico importante, no reflejan necesariamente la totalidad de su flora.

Luna *et al.* (1999) exploraron, por medio del Análisis Parsimonioso de Endemicidad, una hipótesis general de las relaciones históricas del bosque mesófilo de México y proponen que cinco bosques mesófilos mayores divergieron secuencialmente de un bosque anteriormente continuo, donde cambios climáticos mayores proveyeron los eventos de aislamiento que indujeron su fragmentación.

Luna *et al.* (2001), al analizar las afinidades biogeográficas entre los bosques nublados neotropicales, concluyeron que están estrechamente relacionados y que

los de la subregión caribeña muestran relaciones complejas, tal vez debidas a la compleja historia tectónica del área.

Luna y Alcántara (2002) realizaron un análisis de trazos de 18 géneros leñosos característicos de la flora vascular de los bosques mesófilos de México en el que definen tres trazos generalizados de distribución transpacífica. Las coincidencias entre éstos definen siete nodos: sureste de Asia, Indonesia, Nueva Guinea, sureste de Estados Unidos, Caribe, Mesoamérica y este de Sudamérica, algunos de los cuales coinciden con conocidos *hospots* y con refugios pleistocénicos propuestos. Sus resultados indican que el sur de México y norte de Centroamérica constituyen un área geológica excepcionalmente compleja donde se encuentran elementos de diferente origen.

En este trabajo se propone analizar las afinidades florísticas de bosques mesófilos de México, considerando el total de la flora genérica de sitios relativamente bien inventariados, de lugares representativos de las provincias fitogeográficas Sierra Madre Oriental, Serranías Meridionales y Serranías Transisthmicas (Región Mesoamericana de Montaña de acuerdo con Rzedowski, 1978), utilizando un método fenético.

Método

Se construyó una matriz de presencia-ausencia de la flora genérica de 18 diferentes bosques mesófilos representativos (Fig. 1). La flora genérica de Pluma Hidalgo, Oaxaca, registrada por Acosta (1997), se complementó con la base de datos del Herbario OAX. En este análisis, solamente fue considerada la flora genérica del bosque mesófilo de la vertiente del golfo de la reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. La lista fue revisada cuidadosamente para evitar sinonimias. La matriz resultante contó con 796 géneros. Con esta matriz original se corrió un análisis de conglomerados, utilizando el índice de similitud de Sørensen y, para construir el dendrograma, se usó el método UPGMA (McCune y Mefford, 1995) (Fig. 1).

Al construir la matriz, se evidenció la presencia de algunos géneros introducidos y otros que no correspondían propiamente al bosque mesófilo o que eran géneros de condiciones secundarias, de manera que se revisó su distribución y, en otro análisis, fueron eliminados, resultando la matriz con 777 géneros.

Debido a que los taxa encontrados en un solo sitio no son útiles para apreciar relaciones, en otro corrimiento de los datos se eliminaron, reduciéndose la matriz a 530 géneros. Los sitios que tuvieron más géneros exclusivos fueron: Sierra Madre del Sur, Guerrero (40); Pluma Hidalgo, Oaxaca (33); San Jerónimo Coatlán, Oaxaca (31); El Triunfo, Chiapas (26); Gómez-Farías, Tamaulipas (22) y los demás variaron entre 1 y 19 géneros exclusivos.

También se realizó el corrimiento de los datos considerando solamente los géneros arbóreos y arbustivos. En este caso, la matriz resultante contó con 314 géneros (número muy similar al utilizado por Ramírez-Marcial, 2001). Las matrices están disponibles a petición de los interesados.

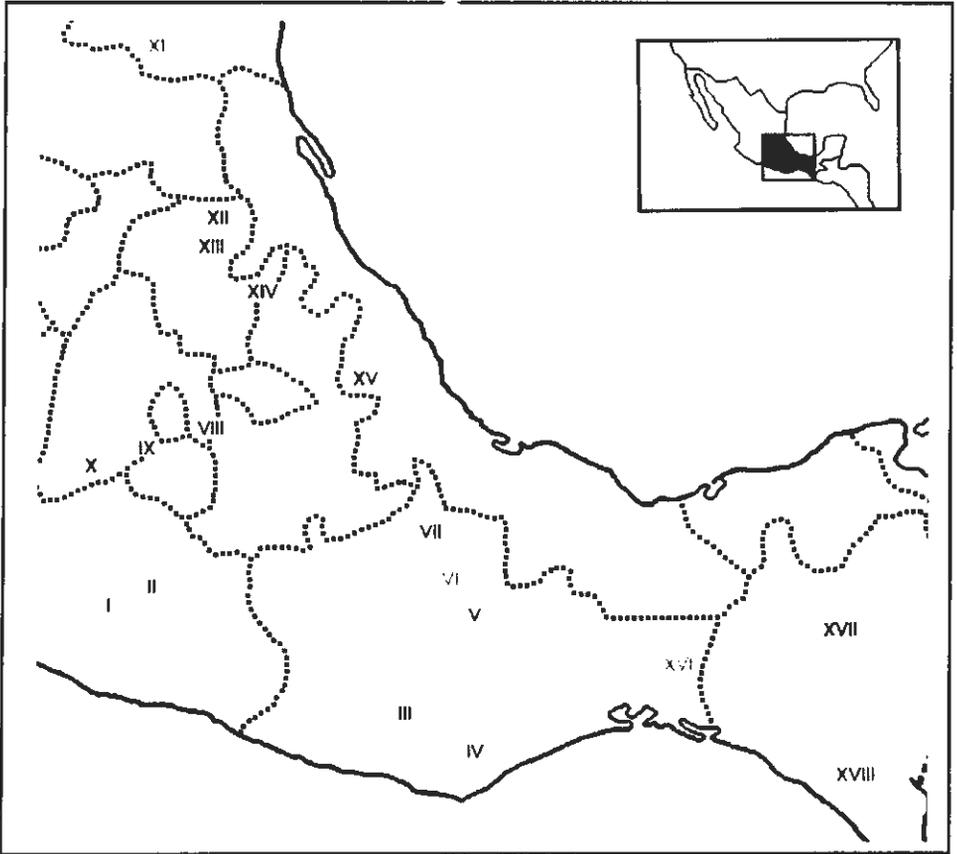


Fig. 1. Ubicación aproximada de los diferentes bosques mesófilos estudiados (la clave de sitios aparece en el Cuadro 1).

Resultados

Las similitudes entre la flora genérica de los bosques mesófilos analizados se pueden apreciar en el Cuadro 1 (véase también Fig.1). En la figura 2 se muestra el dendrograma resultante. Se debe mencionar que los resultados obtenidos al analizar la matriz en que fueron eliminados los géneros introducidos, secundarios y ajenos al bosque mesófilo fueron prácticamente los mismos, por lo que no se exponen aquí. Esto pone en evidencia la solidez del análisis y la pertinencia de las similitudes halladas.

Los bosques mesófilos de Hidalgo resultaron muy afines entre sí, lo que concuerda con lo observado por Alcántara y Luna (1997) y Luna *et al.* (1999). Con éstos, a su vez, se agrupó el bosque mesófilo de El Rincón, Oaxaca, aunque se encuentra más alejado que otros bosques de la misma vertiente del Golfo (Gómez

Cuadro 1. Matriz de índices de similitud de Sørensen de la flora genérica de bosques mesófilos del noreste, centro y sur de México

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
I	100	40.1	43.2	40.6	46.6	24.6	35.2	26.8	41.2	30.9	35.0	42.9	41.2	45.6	43.6	28.0	31.2	43.1
II		100	31.2	28.5	36.9	35.4	40.4	36.2	40.3	31.0	28.5	32.1	30.4	36.2	33.2	37.8	42.9	43.3
III			100	39.1	45.0	19.8	30.2	20.0	34.3	29.4	33.7	41.8	44.0	46.6	44.1	24.1	29.0	39.5
IV				100	41.7	18.0	24.7	19.8	31.6	24.5	34.4	37.8	32.3	38.9	47.2	18.5	23.5	37.2
V					100	33.3	48.9	26.9	38.4	34.0	36.1	55.9	52.8	59.0	48.0	36.9	40.7	49.2
VI						100	34.5	14.5	17.3	19.6	16.7	22.2	18.0	21.7	23.8	52.5	24.9	34.2
VII							100	35.2	37.6	33.7	30.5	34.4	37.3	43.3	34.1	34.8	43.1	39.4
VIII								100	41.2	32.4	27.7	28.1	28.8	31.6	25.0	21.8	42.0	20.4
IX									100	45.1	30.0	37.8	42.4	44.2	34.2	23.6	35.4	30.9
X										100	26.6	35.1	35.8	38.5	31.6	22.9	31.3	26.4
XI											100	37.9	42.8	38.2	38.9	19.0	23.3	31.9
XII												100	61.3	63.0	47.6	25.6	35.7	41.2
XIII													100	66.1	42.3	23.6	35.4	37.0
XIV														100	44.3	26.2	39.8	43.5
XV															100	28.1	29.2	41.1
XVI																100	26.5	37.1
XVII																	100	36.7
XVIII																		100

- I. Sierra Madre del Sur, Gro. (Lorenzo *et al.*, 1983)
 II. Omiltemi, Gro. (Meave *et al.*, 1992)
 III. S. Jerónimo Coatlán (S.S.), Oax. (Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995)
 IV. Pluma Hidalgo (S.S.), Oax.
 V. El Rincón (S.N.), Oax. (Acosta *et al.* en prensa)
 VI. Chinantla, (S.N.), Oax. (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977)
 VII. Huautla (S.N.), Oax. (Ruiz-Jiménez, 1995)
 VIII. Valle de México (Rzedowski, 1970)
 IX. Ocuilán, Méx.-Mor. (Luna *et al.*, 1989)
- X. Sultepec, Méx. (Torres-Zúñiga, y Tejero-Díez, 1998)
 XI. Gómez-Farías, Tamps. (Puig, 1989)
 XII. Tlanchinol, Hgo. (Luna *et al.*, 1994)
 XIII. Molcotlán, Hgo. (Mayorga *et al.*, 1998)
 XIV. Tenango de Doria, Hgo. (Alcántara y Luna, 1997)
 XV. Teocelo, Ver. (Luna *et al.*, 1988)
 XVI. C. Salomón, Oax. (Ishiki, 1988)
 XVII. C. Huitepec, Chis. (Ramírez-Marcial *et al.*, 1998)
 XVIII. El Triunfo (vert. Golfo), Chis. (Long y Heath, 1991)

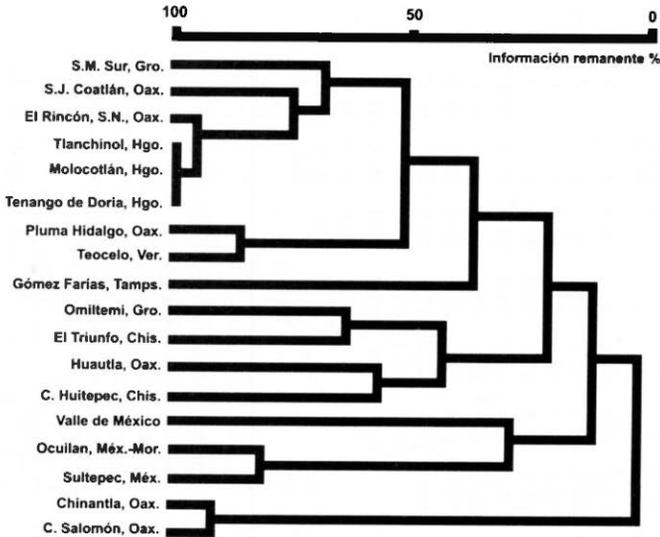


Fig. 2. Dendrograma del análisis de agrupamiento (UPGMA) de la flora genérica de los bosques mesófilos estudiados.

Farías, Teocelo, Huautla, Chinantla), pero lo más sorprendente es que en este agrupamiento (*cluster*) se encuentran también dos representantes de la vertiente del Pacífico: San Jerónimo Coatlán, Oaxaca y Sierra Madre del Sur, Guerrero. Es decir, este agrupamiento reúne elementos de la Provincia Sierra Madre Oriental con elementos de la Provincia Serranías Meridionales.

En el siguiente agrupamiento, se observa que Pluma Hidalgo, Oaxaca, de la vertiente del Pacífico muestra una mayor afinidad con Teocelo, Veracruz, de la vertiente opuesta, lo que confirma los resultados de Acosta (1997) y Ramírez-Marcial (2001) a pesar de que ahora se consideró un mayor número de géneros del primer sitio. Este grupo reúne a un elemento de la Provincia Serranías Meridionales con un elemento de la Provincia Sierra Madre Oriental.

El bosque mesófilo de Gómez Farías, Tamaulipas, aparece aislado, afín a los agrupamientos anteriores, aunque con una similitud baja. Esto no parece raro, ya que se encuentra en el extremo norte de la Provincia Sierra Madre Oriental.

Por otro lado, se observan otros tres agrupamientos; uno de ellos agrupa los bosques mesófilos de Omiltemi, Guerrero (vertiente del Pacífico) y El Triunfo, Chiapas (vertiente del Golfo), con los de Huautla, Oaxaca y Cerro Huitepec, Chiapas (ambos de la vertiente del Golfo), constituyendo también un grupo heterogéneo de elementos de diferentes provincias fitogeográficas: Serranías Meridionales y Serranías Transísmicas. El siguiente agrupamiento reúne los bosques mesófilos de las estribaciones del eje Neovolcánico: Valle de México, Ocuilan y Sultepec, resultando el grupo más homogéneo (todos los elementos de la Provincia Serra-

nías Meridionales). Como se puede ver más adelante, este grupo resultó ser muy constante y concuerda con lo observado por Luna *et al.* (1999)

El último grupo está formado por los bosques mesófilos de la Chinantla, Oaxaca, y Cerro Salomón, Oaxaca (ambos de la vertiente del Golfo, aunque el primero de la Provincia Serranías Meridionales y el segundo de la Provincia Serranías Transisthmicas) que, a su vez, resultaron los más disímiles del resto. Esto tal vez se pueda explicar por la unicidad de los mismos, ya que, mientras el bosque de la Chinantla se ha considerado un relictos del Terciario y se desarrolla en condiciones extremadamente húmedas (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977), el del Cerro Salomón se encuentra en condiciones ecológicas especiales, y corresponde a lo que otros autores han denominado *elfin forest* (Ishiki, 1988), mientras que el alto índice de similitud entre ellos se puede explicar por su cercanía.

Como puede observarse en la figura 3, cuando fueron eliminados los géneros exclusivos, la única modificación notable fue que el bosque de El Triunfo, Chiapas, salió de su grupo anterior y se intercaló entre los bosques mesófilos del primer grupo, resultando entonces más afín al bosque mesófilo de la Sierra Madre del Sur, Guerrero (como se recordará, estos bosques se encuentran entre los que presentaron mayor número de géneros exclusivos). El grupo así constituido resultó más heterogéneo, ya que reúne representantes de las tres provincias fitogeográficas estudiadas.

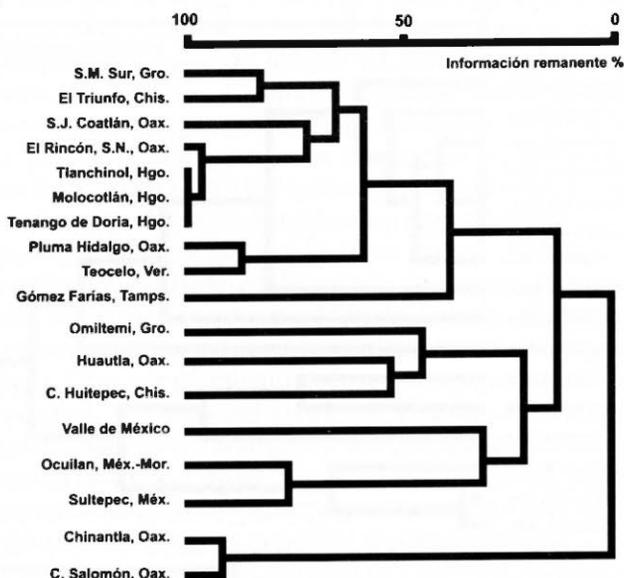


Fig. 3. Dendrograma del análisis de agrupamiento (UPGMA) de la flora genérica de los bosques mesófilos estudiados, excluyendo los géneros exclusivos a un solo sitio.

En el dendrograma obtenido con la matriz de los elementos leñosos (Fig. 4), se observa que las relaciones en el primer grupo se mantienen, con la diferencia de que el bosque mesófilo de Teocelo, Veracruz, resultó más afín a éste, y el de Pluma Hidalgo, Oaxaca, aparece aislado, lo mismo que los bosques mesófilos de El Triunfo, Chiapas, y Gómez Farías, Tamaulipas. El grupo de los bosques mesófilos de Ocuilán (México-Morelos), Sultepec (México) y Valle de México resultó más afín entre sí. Los bosques mesófilos de la Chinantla, Oaxaca y Cerro Salomón (Oaxaca) se mantuvieron en su grupo pero con un menor índice de similitud. El bosque mesófilo de Omiltemi, Guerrero, se agrupó con el del Cerro Huitepec, Chiapas, y a su vez con el bosque mesófilo de Huautla, Oaxaca.

De esta forma, el primer grupo también resultó heterogéneo, pues agrupa sitios de las provincias florísticas Sierra Madre Oriental y Serranías Meridionales. Los bosques mesófilos de El Triunfo, Chiapas (Serranías Transísmicas), Pluma Hidalgo, Oaxaca (Serranías Meridionales) y Gómez-Farías, Tamaulipas (Sierra Madre Oriental) en este contexto parecen algo particulares. Este último y el bosque mesófilo de El Triunfo siendo los extremos norte y sur, deberían a este alejamiento su aislamiento de otros bosques mesófilos, mientras que el bosque mesófilo de Pluma Hidalgo, aunque cercano relativamente al de San Jerónimo Coatlán y perteneciente a la misma vertiente del Pacífico, parece más afín al bosque mesófilo de Teocelo, Veracruz de la vertiente del Golfo. Los bosques mesófilos de las

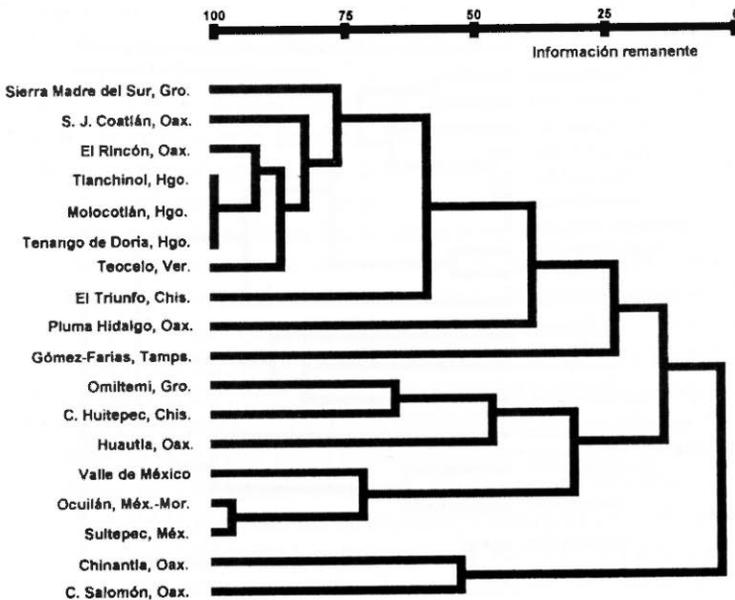


Fig. 4. Dendrograma del análisis de agrupamiento (UPGMA) de la flora genérica leñosa de los bosques mesófilos estudiados.

estribaciones del eje Neovolcánico (Ocuilan, Sultepec y Valle de México) confirman que constituyen un grupo natural. Los grupos restantes también resultaron heterogéneos, pues reúnen bosques mesófilos de las provincias florísticas de Serranías Meridionales y Serranías Transísmicas.

Discusión

Puig *et al.* (1983), Luna *et al.* (1988) y Acosta (1997) mostraron relaciones de afinidad aparentemente contradictorias entre los bosques mesófilos, que en este trabajo se vuelven a poner en evidencia, contrariamente a lo que Alcántara y Luna (1997) obtuvieron al considerar a los árboles compartidos entre los bosques mesófilos comparados.

Vázquez-García (1994) y Ramírez-Marcial (2001) obtuvieron resultados similares usando análisis de ordenación paramétrico de escala multidimensional, el primero a nivel de géneros de árboles y el segundo incluyendo árboles y arbustos. En el de Vázquez-García (1994) su agrupamiento que denomina Neotrópico norte, incluye tanto a los bosques mesófilos de la vertiente del Golfo como a los del Pacífico de México junto al bosque mesófilo de Uyuca, Honduras. Cabría esperar que este último fuese más afín al grupo mesoamericano (que incluye bosques mesófilos de Panamá, Costa Rica y El Triunfo, Chiapas). Cuando realiza este análisis al nivel de especies de árboles entre los bosques de diferentes provincias de México, su grupo de la Altiplanicie interior, agrupa entre bosques mesófilos de Ocuilan, México-Morelos, Valle de México y Cerro Viejo, Jalisco, a un sitio tan inesperado como Monte Bello, Chiapas, mostrando mayor similitud entre ellos que con los menos distantes geográficamente hablando. En su análisis, el bosque mesófilo de El Triunfo, Chiapas, aparece claramente separado de los otros bosques estudiados. Ramírez-Marcial (1994) también encontró que El Triunfo, Chiapas se separa marcadamente del resto. Establece un agrupamiento que reúne los bosques mesófilos de la vertiente sur del Pacífico: Atoyac, Omiltemi del estado de Guerrero y Coatlán, Pluma Hidalgo del estado de Oaxaca (Serranías Meridionales) entre los que se ubica el bosque mesófilo de Teocelo, Veracruz (Sierra Madre Oriental). Afín a este grupo, aunque un poco alejado, está el bosque mesófilo de El Cielo, Tamaulipas. Otro agrupamiento incluye los bosques mesófilos: Molocotlán-Molango, Tlanchinol, Tenango del estado de Hidalgo (Provincia Sierra Madre Oriental), Ocuilan, Sultepec, Parangaricutiro (Serranías Meridionales) y los de Montebello, Cerro Huitepec, Pueblo Nuevo Solistahuacán del estado de Chiapas y Cuchumatanes, Guatemala, en un grupo que denomina Centro Continental. Por otro lado se aglutinan los bosques mesófilos de Centroamérica.

Liebherr (1991), trabajando con especies de *Elliptoleus* y *Calathus* (coleópteros) encontró que la parte norte de la Sierra Madre Oriental comparte especies endémicas con la Sierra Madre Occidental, mientras que su porción sur las comparte con el sur de México, por lo que las áreas de la Sierra Madre Oriental no pueden

considerarse monotópicas (*sic* monofiléticas). Luna *et al.* (1994) apoyan la división de la Sierra Madre Oriental en las partes norte y sur; pero en este trabajo tal división no resultó clara, aunque se confirma la idea de que las áreas de bosque mesófilo tampoco se podrían considerar monotópicas.

Los resultados del presente análisis ponen en evidencia la heterogeneidad de los agrupamientos de afinidad encontrados y que concuerdan con los resultados de Luna *et al.* (1999), ya que, de las cinco provincias florísticas que detectaron, al menos las de la Sierra Madre Oriental y Serranías Meridionales, no representan unidades naturales.

Los resultados obtenidos concuerdan parcialmente con los obtenidos por Luna *et al.* (2000, 2001), quienes utilizaron un acercamiento panbiogeográfico. Como mencionan estos autores, tal vez ese enfoque es más apropiado para el estudio biogeográfico de los bosque mesófilos neotropicales.

En parte, los resultados apoyan también el modelo de vicarianza propuesto por Luna *et al.* (1999): los bosques mesófilos de Hidalgo y un representante de la Sierra norte de Oaxaca (El Rincón) pertenecerían al clado E; los bosques mesófilos de las estribaciones del Eje Neovolcánico formarían parte del clado D. Es posible que su clado A incluya también el bosque mesófilo del Cerro Salomón (Oaxaca) junto con los de las Serranías Transísmicas (Montebello y El Triunfo), pues en este estudio se relacionó estrechamente con el bosque mesófilo de La Chinantla.

Tal vez de la provincia florística de Serranías Meridionales se podría separar como subprovincia la parte central del Eje Neovolcánico, que aparece como un agrupamiento similar en el análisis realizado por un método cladístico (Luna *et al.*, 1999), aunque incluye el bosque mesófilo de Omiltemi, Guerrero

El bosque mesófilo de la Sierra Madre del Sur (Atoyac) y el de Omiltemi, ambos del estado de Guerrero, parecen ser de diferente origen de acuerdo con este estudio y con el de Luna *et al.* (1999).

Las relaciones de afinidad florística observadas pueden ser el resultado de múltiples eventos de migración (en diferentes periodos geológicos durante el Terciario y el Pleistoceno), seguidos de extinciones parciales locales y permanencia de algunos elementos florísticos en refugios o sitios protegidos, a partir de los cuales se han llevado a cabo fenómenos de recolonización diferenciales. Esta visión dispersionista se ve complementada por los análisis panbiogeográficos de Luna *et al.* (1999, 2001, 2002).

La idea de que el bosque mesófilo de montaña en el concepto de Rzedowski (1978, 1996) incluye una gran variedad de comunidades vegetales, heterogéneas en fisonomía y composición, que comparten condiciones ecológicas similares y las afinidades geográficas de sus elementos, debería complementarse diciendo que están cercanamente relacionadas (Luna *et al.*, 2001).

Concuerdo con Vázquez-García (1994) en que es de suma importancia el establecimiento en México de reservas regionales, provinciales y locales que puedan representar mejor la distribución natural y heterogeneidad de los bosques mesófilos de México.

Literatura citada

- AGOSTA, S. 1997. Afinidades fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de la zona de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México. *Polibotánica* 6: 25-39.
- 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.
- CAMPOS-VILLANUEVA, A. Y J. L. VILLASEÑOR, 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jerónimo Coatlán, distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 95-120.
- ISHIKI ISHIIHARA, M. 1988. *Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: Flora, comunidades y relaciones fitogeográficas*. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 86 p.
- LIEBHERR, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platyninae genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomology Society Washington* 93 (2): 390-406.
- LONG, A. Y M. HEATH, 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 62 (2): 133-172.
- LORENZO, S. A., A. RAMÍREZ, M. A. SOYO, A. BREGEDA, M. C. CALDERÓN, H. CORTÉZ, C. PUCHET, M. RAMÍREZ, R. VILLALÓN Y E. ZAPATA, 1983. Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 44:97-102.
- 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., L. ALMEIDA-LEÑERO Y J. LLORENTE-BOUSQUETS, 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 59 (1): 63-87.
- 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 (1): 31-62.
- LUNA, I., O. ALCÁNTARA, D. ESPINOSA Y J. J. MORRONE, 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- LUNA, I., O. ALCÁNTARA, J. J. MORRONE Y D. ESPINOSA, 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6: 137-143.
- LUNA, I., J. J. MORRONE, O. ALCÁNTARA Y D. ESPINOSA, 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228: 229-239.
- LUNA, I. Y O. ALCÁNTARA, 2002. Placing the Mexican cloud forests in a global context: a Track Analysis based on vascular plant genera. *Biogeographica* 78 (1): 1-14.
- MCCUNE, B. & M. J. MEFFORD, 1995. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 2.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 126 pp.
- MARTIN, P. S. Y B. E. HARRELL, 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38: 468-480.

- MAYORGA, R., I. LUNA Y O. ALCÁNTARA, 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63: 101-119.
- MEAVE, J., M. A. SOTO, L. M. CALVO, H. PAZ Y S. VALENCIA, 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52: 31-77.
- MIRANDA, F. Y A. J. SHARP, 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- PUIG, H., R. BRACHO Y V. SOSA, 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotica* 8 (4): 339-359.
- PUIG, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. *Biotam* 1(2): 34-53.
- RAMÍREZ-MARCIAL, N., S. OCHIOA-GAONA, M. GONZÁLEZ-ESPINOSA Y P. F. QUINTANA-ASCENCIO, 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44: 59-85.
- RAMÍREZ-MARCIAL, N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo en el Norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69: 63-76.
- RUIZ-JIMÉNEZ, C. A. 1995. *Análisis estructural del bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 103 p.
- RZEDOWSKI, J. 1970. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 18: 91-106.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 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.
- RZEDOWSKI, J. Y R. PALACIOS-CHÁVEZ, 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36: 93-123.
- TORRES-ZÚÑIGA, M. Y D. TEJERO-DÍEZ, 1998. Flora y vegetación de la Sierra de Sultepec, Estado de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 69 (2): 135-174.
- VÁZQUEZ-GARCÍA, J. A. 1994. Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. In: L.S. Hamilton, J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds.). *Tropical montane cloud forests*. Ecological Studies 110. Springer-Verlag, New York, pp: 315-332.

Recibido: 13.viii.2003

Aceptado: 21.iv.2004