

FOCUS ARTICLE

Los nodos: El aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad

César Miguel-Talonia y Tania Escalante

BIODIVERSIDAD

De acuerdo con el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD, por sus siglas en inglés; ONU 1992), la diversidad biológica — o biodiversidad — es “la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos, y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas”. Es decir, la diversidad biológica no sólo son las especies sino los genes, estructuras e individuos que las conforman, así como los grupos taxonómicos, poblaciones y comunidades que llegan a formar. Se puede decir por tanto que la biodiversidad está constituida por distintos niveles.

Cada país ha adecuado el concepto de biodiversidad, de acuerdo con sus leyes y códigos. Particularmente, desde el punto de vista de la legislación mexicana, la biodiversidad está formada por la vida silvestre y su hábitat, entendiéndose como vida silvestre a “los organismos que subsisten sujetos a los procesos de evolución natural y que se desarrollan libremente en su hábitat, incluyendo sus poblaciones menores e individuos que se encuentran bajo el control del hombre, así como

los ferales” (Diario Oficial de la Federación 2001).

No obstante que existen otros conceptos que tratan de explicar lo que implica el término *biodiversidad*, de manera general está relacionado con tres aspectos fundamentales. El primero es que hay una *variabilidad* en los sistemas biológicos, lo que nos lleva al segundo aspecto: la necesidad de *jerarquizar* dicha variabilidad en distintos niveles para poder entender, estudiar y manejar a la biodiversidad. El tercer punto es que dichos sistemas biológicos están sujetos a *procesos ecológicos y evolutivos* que ocurren en el espacio geográfico. Dado esto, es necesario contar con aproximaciones para el estudio de la biodiversidad considerando su componente espacial.

Existen diversos métodos biogeográficos para analizar la distribución de los taxones, algunos están basados en información filogenética o de genética de poblaciones. Otros, como la panbiogeografía, dan prioridad a la información espacial.

PANBIOGEOGRAFÍA

Las teorías de la deriva continental y la tectónica de placas marcaron un cambio de paradigma en la geología, lo cual modificó el pensamiento biogeográfico. Adicionalmente, Léon Croizat

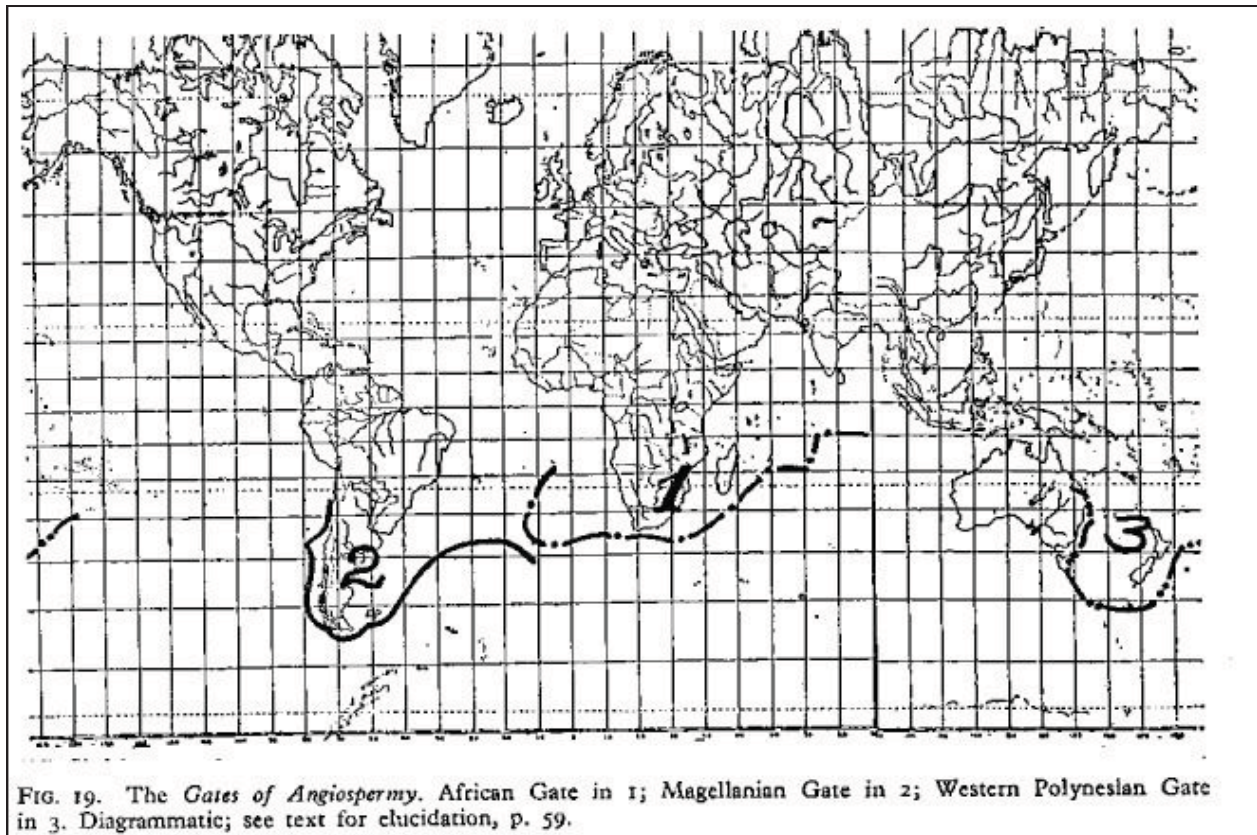


Fig. 1. Reproducción de la figura 19 de Croizat (1952), incluyendo su pie de figura original.

(1964) propuso al proceso de vicarianza como la principal explicación para los patrones de distribución de los taxones y a la panbiogeografía como un método que supone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas (Croizat 1964, Morrone 2000). A pesar de que su trabajo fue principalmente botánico, Croizat (1952) puntualizó que la biogeografía es una sola, siendo los principios y métodos propuestos para las plantas, igualmente eficientes para los problemas de distribución de los animales (es decir, la panbiogeografía; Croizat 1958).

Recientemente, el método de la panbiogeografía ha sido envuelto en una

polémica relacionada con su aceptación para ser usado como una alternativa para explicar la distribución de los taxones (Waters *et al.* 2013). Sin embargo, la panbiogeografía incluye conceptos que ningún otro método biogeográfico posee, entre ellos, el nodo.

Metodológicamente, el nodo es resultado de la intersección de trazos generalizados elaborados a partir de la superposición de trazos individuales, estos a su vez, trazados a partir de la unión de los puntos de registros – de los taxones – mediante un árbol de tendido mínimo (Morrone 2004). Para evitar confusiones respecto a los nodos

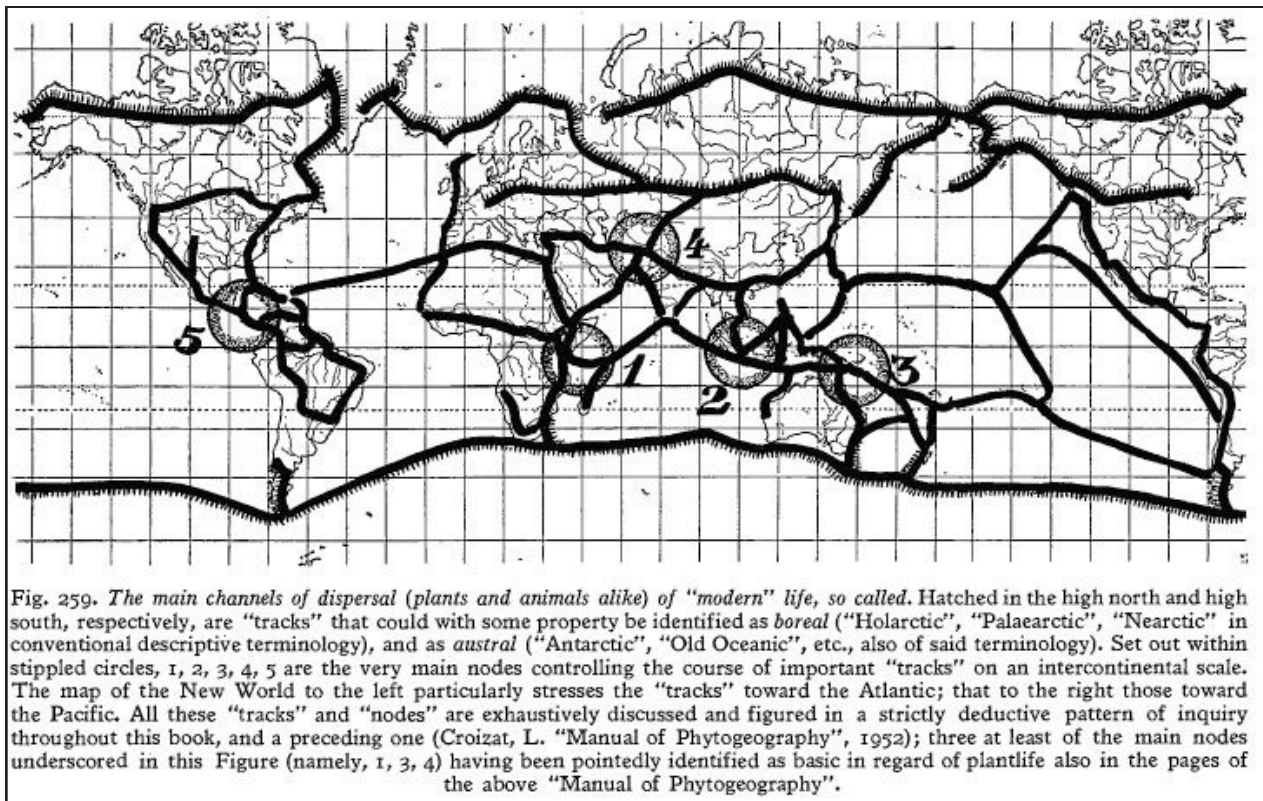


Fig. 2. Reproducción de la figura 259 de Croizat (1958), incluyendo su pie de figura original.

existentes en una filogenia, aquí proponemos utilizar el término "nodo panbiogeográfico" (NP o PN en inglés: *panbiogeographic node*) para distinguirlos de cualquier otro tipo de nodo.

NODOS PANBIOGEOGRÁFICOS (NP)

Los nodos panbiogeográficos (NP) son estructuras compuestas que permiten delinear límites biogeográficos, implicando la "sutura de diferentes historias ecológicas y biogeográficas" (Craw et al. 1999). El concepto de nodo en panbiogeografía fue inicialmente representado por Croizat en 1952 (ver Fig. 19 en el original; reproducida en este manuscrito como la figura 1) a través de portales o puertas (*gates*

en inglés) que identificó para las angiospermas. Estos tres portales estaban conectados en límites geológicos y entre ellos también había algunos más importantes que otros. Más adelante en el Manual de Fitogeografía, Croizat (1952; ver Fig. 67 en el original) también hace referencia a otras estructuras que componen los principales centros de angiospermas: triángulos, centros (cuyo conjunto conforman los portales) y nodos; así como centros de importancia secundaria, e incluso terciaria, etc.

En 1958, se publicó el mapa más conocido de Croizat (p. 1018, Fig. 259; ver referencias en Nelson y Ladiges 2001; reproducida en este manuscrito como la figura 2),

donde muestra cinco círculos que representan los nodos más principales (“*very main nodes*”). Adicionalmente, estos NP más relevantes (los portales), son puntos que conectan la historia pasada con distribuciones actuales (Croizat 1952). Esto sugiere una jerarquía nodal, donde a escalas continentales existen NP o portales de grandes dimensiones, seguidos por otros nodos de nivel jerárquico menor. Lo anterior posiblemente sería resultado de anidamiento de trazos generalizados que dieran origen a diferentes NP (Fernández-Badillo 2013). La jerarquía nodal también pudiera estar relacionada con los tipos de conexiones entre los vértices de los trazos; así, cuando éstos se intersectan en sus terminales o en vértices de 1° grado (ver figura 5-10 de Craw et al. 1999), entonces los NP tendrán mayor relevancia en términos de procesos evolutivos. Mientras que cuando los trazos generalizados se intersectan en sus vértices de 2°, 3° o más grados, podrían operar otro tipo de procesos (principalmente ecológicos). Finalmente, la jerarquía nodal también es escala-dependiente, ya que en escalas continentales los nodos también estarían relacionados con procesos evolutivos (por ejemplo: especiación simpátrida, hibridación, desplazamiento de caracteres) y a escalas más locales con interacciones bióticas y ambientales (tales como la exclusión competitiva). Por otro lado, existe la posibilidad de encontrar áreas geográficas con alta concentración de NP, que representarían super-nodos o áreas nodo-diversas, siendo áreas

geológica y bióticamente extremadamente complejas.

A continuación se describen algunos de los aportes más relevantes que permiten comprender la existencia e importancia de los NP:

Interpretación.- Un NP puede tener varias interpretaciones (Heads 2004), y características (Heads 1989, 2004): (a) presencia de endémicos locales, (b) ausencia local de taxones ampliamente distribuidos o dominantes en otros sitios, (c) diversidad filogenética y afinidades geográficas con varias áreas a la vez, y (d) límites (inicio y/o fin) geográficos o filogenéticos de taxones. Además, hay zonas de transición que pueden coincidir con múltiples NP, los cuales promoverían la diversificación biótica al ser zonas evolutivamente activas (Escalante et al. 2004). Cabe señalar que la presencia de cualquiera de estas características en los nodos está en función de distintos factores como la escala, grupos taxonómicos, incluso la cantidad de datos que represente la distribución de los taxones.

Tipos de NP.- Se ha propuesto que existen nodos generalizados (o estándar) compuestos de múltiples nodos individuales que involucran diferentes trazos (Craw et al. 1999). Sin embargo, estos conceptos no han sido desarrollados en la literatura. Por ejemplo, Craw et al. (1999) mencionan que los nodos individuales pueden ser el objeto de análisis biogeográficos respecto a su importancia relativa (número y tipo de trazos involucrados), interacciones, intersecciones y límites.

Métodos de identificación.- Se ha intentado proponer metodologías sistematizadas, llamadas genéricamente como panbiogeografía cuantitativa, para llevar a cabo análisis panbiogeográficos (ver Ferrari et al. 2013 para una revisión reciente). Tales métodos básicamente se enfocan en diagnosticar los trazos generalizados. Sin embargo, esto ha llevado a una muy pobre aplicabilidad de los métodos, debido a las confusiones conceptuales que existen en este enfoque y a la complejidad de evaluar la congruencia entre trazos individuales. Además, en muchos de ellos se requiere que los trazos individuales estén orientados para poder ser empleados (Morrone y Escalante 2009). A la fecha, ninguna metodología es suficientemente robusta para ser considerada como universal, ya que además existen pocas comparaciones y evaluaciones de ellas. En cuanto a la identificación de los nodos, la mayoría de las aproximaciones sólo utilizan la intersección simple de los trazos generalizados. Dado que esta intersección conduce únicamente a puntos adimensionales de ubicación de los nodos, existe la problemática adicional de delimitar las dimensiones reales de los mismos. La simbología propuesta para representar los nodos, es decir, una "x" encerrada en un círculo, representa un punto de convergencia y superposición (Fortino y Morrone 1997), lo cual es acorde con los principios del diseño gráfico; pero en términos de representación de superficie, escala, ubicación precisa y caracterización es totalmente inexacta.

PANBIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN

En palabras de Toledo (1988), el estudio de los patrones biogeográficos ayuda a la conservación de la biodiversidad debido a que "ofrece información sobre las áreas de mayor importancia florística y faunística, proporciona listas de especies amenazadas de extinción por la destrucción de los hábitat naturales, y permite evaluar las áreas protegidas en función de la riqueza y unidad de la flora y fauna que alojan".

La panbiogeografía se ha propuesto como un método con fines de conservación biológica (Grehan 1989, 1993). En México existen algunos ejemplos que utilizan estas herramientas para priorizar sitios de conservación empleando diferentes taxones como aves (Álvarez y Morrone 2004), asteráceas (González-Zamora et al. 2007) y mamíferos (García-Marmolejo et al. 2008). También la panbiogeografía ha sido usada en estos términos en otras partes del mundo (*v. gr.* Prevedello y Carvalho 2006, Maltchik et al. 2012). Sin embargo, aquí nos limitamos a abordar las implicaciones que tiene este enfoque en el entendimiento y conservación de la biodiversidad a través de uno de sus conceptos torales: el nodo.

CASO DE ESTUDIO: MÉXICO "NODO-DIVERSO"

En México se han analizado los patrones de distribución de distintos grupos taxonómicos mediante estudios panbiogeográficos. Aludiendo directa o indirectamente a las características de

los NP mencionadas por Heads (1989, 2004), en México encontramos ejemplo de ello:

(a) presencia de endémicos locales: este punto no ha sido abordado ampliamente, sin embargo, Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina (2001) citan las cuatro características de los nodos de Heads (1989) y proponen al Golfo de California como un nodo, además, refieren que se han encontrado especies endémicas de peces en esa zona. No obstante, es necesario desarrollar una metodología que permita detectar simultáneamente al nodo y sus endémicos locales, ya que estas especies no necesariamente son informativas cuando se realiza el análisis de los trazos individuales y generalizados;

(b) ausencia local de taxones ampliamente distribuidos o dominantes en otros sitios: no ha sido discutido en los análisis panbiogeográficos existentes debido a que la naturaleza del método por sí mismo lo limita. Para tener una respuesta a esta pregunta biogeográfica se tendría que comparar, evidentemente, con taxones no empleados en el análisis;

(c) diversidad filogenética y afinidades geográficas con varias áreas a la vez: sitios de riqueza de aves (Álvarez y Morrone 2004), mamíferos continentales (García-Marmolejo et al. 2008), mamíferos marinos (Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina 2001) vertebrados y plantas vasculares (Contreras-Medina y Elosa León 2001), asteráceas (González-Zamora et al. 2007), entre otros; y (d) límites (inicio y/o fin) geográficos o filogenéticos de taxones: trabajos

que abordan la problemática de los límites en la distribución de los taxones (Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina 2001, Márquez y Morrone 2003, Escalante et al. 2004).

Diversos autores han destacado la existencia de la Zona de Transición Mexicana (ZTM; Halffter 1962, 1964, Escalante et al. 2004, Morrone 2004, Miguez-Gutiérrez et al. 2013), considerándola como un componente biogeográfico importante en términos de diversidad biológica. Los límites exactos de la ZTM están aún en disputa, así como las provincias biogeográficas que la componen en sentido estricto, pero hay un consenso general en aceptar que está formada por las principales cadenas montañosas de México: las Sierras Madre Occidental, Oriental, del Sur, la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), los Altos de Chiapas e incluso la Depresión del Balsas. De ellas, la mayoría de los autores concuerda en que la FVT es una provincia representativa de la ZTM. Otros autores han considerado que el área geográfica del Istmo de Tehuantepec (junto con la Depresión del Balsas y la Depresión de Nicaragua) forman barreras de tierras bajas que han dividido a la biota al norte y sur (Marshall y Liebherr 2000), lo cual también constituye un área de límites biogeográficos con NP identificados (*v. gr.* García-Marmolejo et al. 2008). En las siguientes líneas abordamos dos áreas importantes en México con NP: la FVT y el Istmo de Tehuantepec, para discutir, a través de la interpretación de los NP, los patrones de

distribución geográfica de los taxones estudiados bajo el enfoque panbiogeográfico.

Faja Volcánica Transmexicana o FVT.- La FVT es un área que tradicionalmente se le ha considerado como muy compleja en origen y ambiente, altamente diversa y con un gran número de taxones endémicos, siendo el núcleo de la ZTM (ver Espinosa y Ocegueda 2007). La FVT también muestra una gran cantidad de NP (Torres-Miranda y Luna 2007), por lo que es posible que conforme un *gate* o un super-nodo. Es evidente en la FVT la presencia de los endémicos locales de diversos grupos taxonómicos, particularmente en su zona central (ver citas en Torres-Miranda y Luna 2007). Por ejemplo, el conejo de los volcanes o zacatuche, *Romerolagus diazi*, es la única especie del género y tiene una de las distribuciones más restringidas entre los mamíferos mexicanos (Romero y Cervantes 2005). Este conejo sólo se distribuye en la parte central de la FVT (Atlas biogeográfico, 2013b), habitando laderas de algunas montañas del valle de México y alrededores, lo que además la hace vulnerable a la fragmentación por lo que, entre otras razones, está catalogado en peligro de extinción (Romero y Cervantes 2005). Por su parte, la mascarita transvolcánica *Geothlypis speciosa*, es un ave restringida a una pequeña porción de la FVT y también en peligro de extinción (Dickerman 1970, AvesMX 2013).

Istmo de Tehuantepec.- De acuerdo con Márquez y Morrone (2003), en el Istmo de Tehuantepec existe un NP, sobre el cual cabe

señalar que, este rasgo geográfico de México, ha sido considerado como una barrera importante que explica la distribución de los coleópteros, así como la de otros insectos según Halftter (1987), como ellos mismos refieren, y de la herpetofauna (Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009). De esta manera es que se han producido distribuciones alopátridas y peripátridas de distintos grupos de taxones, evidentemente no relacionados filogenéticamente pero que guardan relaciones ecológicas, como el caso de especies de *Dendroctonus* y *Pinus* (Salinas-Moreno et al. 2004). Ejemplos de taxones de distribución amplia y que están ausentes en el Istmo de Tehuantepec son: las especies de *Grimmia* (Delgadillo et al. 2012), *Pinus pseudostrobus*, *P. hartwegii*, *P. tecunumanii*, *P. ayacahuite* y *P. patula* (Farjon y Styles 1997, Farjon et al. 1997), *Liquidambar macrophylla*, *Platanus mexicana* (Pennington y Sarukhán 2005) *Dendroctonus approximatus*, *D. mexicanus*, *D. valens*, *D. adjunctus*, *D. frontalis*, *D. parallelocolis* (Salinas-Moreno et al. 2004) y *Reithrodontomys microdon* (Atlas biogeográfico, 2013a). Sin embargo, por la barrera que representa el Istmo, es también el límite de la distribución entre especies relacionadas filogenéticamente como *Rana sierramedrensis* y *R. maculata* (Hillis y de Sá 1988). Además, se ha observado que hacia esta zona disminuye la riqueza de *Dendroctonus* (Salinas-Moreno et al. 2004), de las angiospermas endémicas de México (Sosa y de Nova 2012), de las especies de *Manfreda*, *Yucca* y *Agave* (García-Mendoza 1995) y asteráceas

(Villaseñor et al. 2005), así como de la riqueza y endemismo de *Quercus* (Torres-Miranda et al. 2011) en comparación con otras partes del país como la FVT, la Sierra Madre Occidental o la Sierra Madre Oriental.

Estas dos zonas del país han sido estudiadas con frecuencia en los análisis de trazos pero es necesario explorar otros sitios que podrían ser de interés histórico, tales como las zonas áridas del norte del país y en la Península de Baja California, donde los trabajos panbiogeográficos son escasos.

CONSIDERACIONES FINALES

Con expediciones extranjeras que dieron origen a obras como *Biología Centrali-Americana*; pasando por los primeros esfuerzos por institucionalizar la ciencia, a través de los cuales surgieron organizaciones como la Sociedad Mexicana de Historia Natural en 1868; hasta los listados florísticos y faunísticos promovidos por la CONABIO en las dos décadas pasadas, es que se ha ido acumulando el conocimiento sobre la diversidad biológica en México (Sarukhán y Seco 2012). Con base en este conocimiento, se ha confirmado que México es un país *megadiverso*. Sin embargo, se ha sugerido que México, más que un país *megadiverso*, es un país *betadiverso* (Rodríguez et al. 2003). De esta manera se resalta la importancia que tiene la diversidad beta sobre la diversidad gama (entendida como la diversidad total de taxones; es decir, la *megadiversidad*), ya que la diversidad biológica del país ha sido explicada por el elevado

recambio de especies debido a la baja diversidad alfa que existe en distintos puntos del país.

Arriba hemos mencionado que la biodiversidad es resultado de procesos ecológicos y evolutivos. No obstante que hay un término para referirse a la biodiversidad desde una perspectiva ecológica — resaltando un aspecto macroecológico como la diversidad beta —, no hay uno que describa a la diversidad biológica desde el punto de vista evolutivo. Para señalar al componente histórico de la biodiversidad mexicana frecuentemente se alude a la geología, a la ubicación del país entre dos grandes regiones biogeográficas y/o a explicaciones dispersalistas (por ejemplo, ver texto introductorio de Villaseñor 2003, Balleza et al. 2005, Ramos-Vizcaíno et al. 2007; Suárez-Mota et al. 2013). Lo anterior sólo da importancia a los factores históricos pero no se contempla la relación histórica entre los taxones que constituyen patrones en la actualidad. También hemos destacado una serie de estudios panbiogeográficos de vertebrados, insectos, plantas vasculares y briofitas que reflejan patrones biogeográficos consistentes, los cuales a su vez indican historias compartidas cuyas intersecciones se muestran en NP, los cuales pueden ser interpretados de diferentes maneras. En este orden de ideas — del México *megadiverso* y *betadiverso* — ¿se podría considerar a México como *nodo-diverso* bajo el enfoque panbiogeográfico? Probablemente no sea el único caso en el mundo, pero sería una propuesta interesante para referirse a la gama de

historias biogeográficas de los taxones que confluyen en ciertas áreas geográficas muy complejas.

REFERENCIAS

- Aguilar-Aguilar R., Contreras-Medina R. 2001. La distribución de los mamíferos marinos de México: un enfoque panbiogeográfico. In Llorente Bousquets J, Morrone JJ. (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México, D. F.: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 213-219.
- Álvarez E, Morrone JJ. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29(3): 112-120.
- Atlas biogeográfico. 2013a. *Reithrodontomys microdon*. Recuperado de <http://www.atlasbiogeografico.com/index.php>.
- Atlas biogeográfico. 2013b. *Romerolagus diazi*. Recuperado de <http://www.atlasbiogeografico.com/index.php>.
- AvesMX 2013. Red de Conocimiento sobre las Aves de México. *Geothlypis speciosa*. Recuperado de <http://avesmx.conabio.gob.mx/index.html>.
- Balleza JJ, Villaseñor JL, Ibarra-Manríquez G. 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 71-78.
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*. México, D. F.: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 197-211.
- Craw RC, Grehan JR, Heads M. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Nueva York: Oxford University Press.
- Croizat L. 1952. *Manual of Phytogeography*. Junk.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor: Caracas.
- Croizat L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor: Caracas.
- Delgadillo C, Villaseñor JL, Ortiz E. 2012. The potential distribution of *Grimmia* (Grimmiaceae) in Mexico. *The Bryologist* 115(1): 12-22.
- Diario Oficial de la Federación. 2000. *Ley General de Vida Silvestre*. Estados Unidos Mexicanos. Presidencia de la República. México D. F. 3 de julio del 2000.
- Dickerman RW. 1970. A Systematic Revision of *Geothlypis speciosa*, the Black-Polled Yellowthroat. *The Condor* 72(1): 95-98.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological*

- Journal of the Linnean Society* 83: 327-339.
- Espinosa D, Ocegueda S. 2007. Introducción. In Luna I, Morrone JJ, Espinosa D. (eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México, 5-6.
- Farjon A, Pérez de la Rosa J, Styles BT. 1997. *Guía de campo de los pinos de México y América Central*. Kew: The Royal Botanic Gardens.
- Farjon A, Styles BT. 1997. *Pinus* (Pinaceae) *Flora Neotropica*. Monograph 75. Nueva York: The New York Botanical Garden.
- Fernández-Badillo L. 2013. *Patrones de distribución de las lagartijas y las serpientes en los desiertos mexicanos*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Tesis de Maestría. Mineral de la Reforma, México.
- Ferrari A, Barao KR, Simoes FL. 2013. Quantitative panbiogeography: was the congruence problem solved? *Systematics and Biodiversity* 11(3): 285–302.
- Flores-Villela O, Martínez-Salazar EA. 2009. Historical explanation of the origin of the herpetofauna of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 817-833.
- Fortino A, Morrone JJ. 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica* 73(2): 49-56.
- García-Mendoza A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. In Linares-Mazari E, Dávila P, Chiang F, Bye R y Elias T. (eds.), *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. México, D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 51-75.
- García-Marmolejo G, Escalante T, Morrone JJ. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical* 15(1): 41-65.
- González-Zamora A, Luna I, Villaseñor JL, Ruíz-Jiménez CA. 2007. Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae (asters etc.) endemic to eastern Mexico: a panbiogeographical approach. *Systematics and Biodiversity* 5(2): 135-144.
- Grehan JR. 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 731-748.
- Grehan JR. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space/time. *Biodiversity Letters* 1: 134-140.
- Halffter G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 5: 1–17.

- Halffter G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 1–108.
- Halffter G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Heads MJ. 1989. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel arcs model. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 549-585.
- Heads MJ. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* 31: 1883-1891.
- Hillis DM, de Sá R. 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). *Herpetological Monographs* 2: 1-26.
- Maltchik L, Dalzochio MS, Stenert C, Rolon AS. 2012. Diversity and distribution of aquatic insects in Southern Brazil wetlands: implications for biodiversity conservation in a Neotropical region. *Revista de Biología Tropical* 60(1): 273-89.
- Márquez J, Morrone JJ. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homololinus* (Coleoptera:Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 90: 15-25.
- Marshall CJ, Liebherr JK. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*, 27: 203–216.
- Miguez-Guitérrez A, Castillo J, Márquez J, Goyenechea. 2013. Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 215-224.
- Morrone JJ. 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 25 (1): 41-47.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(2): 149-162.
- Morrone JJ, Escalante T. 2009. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Enfoques complementarios para entender la evolución biótica. In Morrone JJ, Magaña P. (eds.), *Evolución biológica: Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. México D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México, 385-396.
- Nelson G, Ladiges P. 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany* 49: 389-409.
- ONU. 1992. Convention on biological diversity. Recuperado de <http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>.
- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. 3ra. edición. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México/Fondo de Cultura Económica.

- Prevedello JA, Carvalho CJB. 2006. Conservação do Cerrado brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. *Journal for Nature Conservation* 4: 39-57.
- Ramos-Vizcaíno I, Guerrero-Vázquez S, Huerta-Martínez M. 2007. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 175-189.
- Rodríguez P, Soberón J, Arita HT. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (sueva serie)* 89: 241-259.
- Romero FJ, Cervantes FA. 2005. *Romerolagus diazi*: conejo zacatuche. In Ceballos G, Oliva G. (eds.), *Los mamíferos silvestres de México*. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica-Conabio, 832-837.
- Salinas-Moreno Y, Mendoza MG, Barrios MA, Cisneros R, Macías-Sámano J, Zúñiga G. 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. *Journal of Biogeography* 31: 1163-1177.
- Sarukhán J, Seco RM. 2012. *CONABIO: Dos décadas de historia, 1992-2012*. México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sosa V, De Nova JA. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: Hotspots for conservation. *Acta Botánica Mexicana* 100: 293-315.
- Suárez-Mota M, Téllez-Valdés O, Lira-Saade R, Villaseñor JL. 2013. Una regionalización de la Faja Volcánica Transmexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences* 91(1): 93-105.
- Toledo VM. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* 14: 17-30.
- Torres-Miranda A, Luna I. 2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia* 31(12): 849-855.
- Torres-Miranda A, Luna I. 2007. Hacia una síntesis panbiogeográfica. In Luna I, Morrone JJ, Espinosa D. (eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México, 503-514.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 98(2): 290-305.
- Villaseñor JL, 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28(1): 160-167.
- Villaseñor JL, Maeda P, Colín-López JJ, Ortez E. 2005. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 5-18.

Waters JM, Trewick SA, Paterson AM, Spencer GH, Kennedy M, Craw DC, BurrIDGE CP, Wallis GP. 2013. Biogeography off the tracks. *Systematic Biology* 62(3): 494–498.



César Miguel Talonia

Laboratorio de Recursos Naturales
Unidad de Biotecnología y Prototipos
Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Universidad Nacional Autónoma de México
Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090,
Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México.

miguel.talonia@gmail.com

Tania Escalante

Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”
Departamento de Biología Evolutiva
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D. F.,
México.

dharmasally@gmail.com