



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN
GEOGRAFÍA

**ANÁLISIS ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD Y EL ENDEMISMO
DE LA FAMILIA ORCHIDACEAE EN MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN GEOGRAFÍA

PRESENTA:
LIC. HÉCTOR MIGUEL HUERTA ESPINOZA

DIRECTORES DE TESIS:
DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM
DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, ENERO DE 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme albergado durante mi desarrollo académico.

Al Programa de apoyo a los estudios de Posgrado por el apoyo económico otorgado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (631276).

A mis tutores Dra. Irma Trejo y Dr. Gerardo Salazar por todas las sugerencias, discusiones y tiempo dedicado durante este periodo.

A los profesores que formaron parte del sínodo: Mtro. José Manuel Espinoza, Dr. Rodolfo Solano y Dr. Oswaldo Téllez por los comentarios y sugerencias hechos durante la revisión de este escrito y que enriquecieron esta investigación.

A los curadores responsables y al personal que labora en los herbarios AMO, CHAPA, ENCB, FCME, FEZA, IZTA, MEXU y UAMIZ que me permitieron el acceso a las colecciones que resguardan. Particularmente a Rolando Jiménez, Luis Sánchez (†) y Eric Hågsater del herbario AMO.

Al Dr. Gerardo Salazar, Dr. Rodolfo Solano y Mtro. Miguel Castañeda que me compartieron sus bases de datos personales.

A Efraín Fernández, Erika Bautista, Miriam Ramírez, Miguel Hernández, Lic. Andrea Juárez, Lic. Alma Espinoza, Mtra. Nely Almaráz y Dra. Aline Vale por su valiosa ayuda en distintos ámbitos académicos y/o personales.

Principalmente a mis padres y hermanos por su eterno apoyo y confianza durante toda mi vida.

Para ti, por siempre ser partícipe en mis andanzas, sobre todo por
todo tu apoyo en mis reveses.

Por lo mejor y lo peor de todo este tiempo.

Con todo mi cariño.

Andrea JS

CONTENIDO GENERAL

<i>INTRODUCCIÓN</i>	1
<i>OBJETIVOS</i>	3
Objetivo general.....	3
Objetivos particulares	3
<i>ANTECEDENTES</i>	4
Biodiversidad	4
Medición de la biodiversidad	5
Estudio espacial de la biodiversidad	8
Generalidades de la familia Orchidaceae	10
La familia Orchidaceae en México	16
<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	18
Base de datos	18
Regionalizaciones naturales.....	19
Variables ambientales	22
Análisis de la información.....	24
Base de datos.....	24
Diversidad y endemismo.....	25
Recambio de especies	26
Análisis de parsimonia de endemismos	26
Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo	27
<i>RESULTADOS</i>	30
Base de datos	30
Diversidad y endemismo	34
Recambio de especies	42

Análisis de parsimonia de endemismos.....	47
Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo.....	50
<i>DISCUSIÓN.....</i>	<i>57</i>
Base de datos	57
Diversidad y endemismo	59
Diversidad en las ecorregiones.....	59
Diversidad en los tipos de vegetación	62
Endemismo en las ecorregiones	66
Endemismo en los tipos de vegetación	69
Recambio de especies	71
Análisis de parsimonia de endemismos.....	73
Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo.....	78
Ambiente-riqueza	78
Ambiente-endemismo	82
<i>CONCLUSIONES</i>	<i>85</i>
<i>REFERENCIAS.....</i>	<i>87</i>

INTRODUCCIÓN

La familia Orchidaceae constituye el grupo de plantas más diverso del mundo vegetal con un aproximado de 28,000 especies conocidas a nivel mundial (Chase *et al.*, 2015; Christenhusz y Byng, 2016). Actualmente, en México las orquídeas ocupan el tercer lugar entre las familias de plantas con mayor número de especies con aproximadamente 1,300 spp. (Villaseñor, 2003, 2016a; Hágsater *et al.*, 2015), un incremento significativo comparado con los 609 taxa reconocidos en 1951 por Williams o las 918 especies registradas por Soto-Arenas (1988). Esta diversidad de especies de orquídeas es atribuida, en gran medida, a la posición geográfica de México a ambos lados del Trópico de Cáncer y a su compleja historia climática y geológica. Además, estudios recientes han mostrado que numerosos linajes de orquídeas tienen su principal centro de diversidad en México (Soto-Arenas y Salazar, 2004; Hágsater *et al.*, 2015).

Trabajos como los de Soto-Arenas *et al.* (2007a) y Hágsater *et al.* (2015), así como muchos otros sobre taxonomía y florística, reflejan que la familia Orchidaceae en México se encuentra bien estudiada. A pesar de lo anterior, no se ha hecho algún análisis para estimar el número total de especies esperadas para México, evaluar la distribución geográfica de la diversidad y endemismo de las orquídeas, o bien conocer las preferencias ambientales de las especies en México.

Pocos estudios han intentado evaluar de manera objetiva los patrones espaciales de la orquideoflora mexicana; los esfuerzos previos han sido enfocados principalmente a entender mejor la distribución de las orquídeas en el estado de Oaxaca (*e.g.*, Soto-Arenas y Salazar, 2004; Solano *et al.*, 2008; Martínez-Feria, 2010). Existen algunos otros trabajos que abordan aspectos sobre la diversidad, endemismo y/o biogeografía de las orquídeas en regiones específicas de México (*e.g.*, Hágsater *et al.*, 1998; Salazar, 1999; Soto-Arenas, 2001; Noguera-Savelli y Cetzal-Ix, 2014) o para géneros particulares (*e.g.*, Salazar y Soto-Arenas, 1996; Angulo *et al.*, 2012; Huerta, 2014). Otro aspecto importante que ha sido

evaluado para la orquideoflora mexicana en su conjunto, ha sido determinar posibles riesgos de extinción para las especies incluidas en la NOM-059 (*e.g.*, Soto-Arenas *et al.*, 2007b).

En vista de la falta de trabajos que aborden los patrones de distribución de la diversidad y el endemismo de la familia Orchidaceae y, por ende, las posibles explicaciones de los mismos en el contexto de México, el presente trabajo planteó como meta principal el analizar cuantitativamente los patrones de distribución de la diversidad y el endemismo de la familia Orchidaceae, a través de dos regionalizaciones bióticas para México (ecorregiones terrestres y tipos de vegetación), así como su relación con factores ambientales (esencialmente climáticos). Con ello se pretende responder las siguientes preguntas: ¿Dónde se localiza la mayor diversidad de especies y endemismo de orquídeas en el país?, ¿Qué tan similares son las floras de orquídeas entre las ecorregiones y tipos de vegetación de México?, ¿Cómo se relacionan geográficamente las orquídeas de México con las de países vecinos? y ¿Qué características ambientales podrían explicar los patrones de distribución de la diversidad de especies y el endemismo de las orquídeas mexicanas?

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar cuantitativamente los patrones de distribución espacial de la diversidad de especies y el endemismo de la familia Orchidaceae en México y su relación con variables ambientales actuales.

Objetivos particulares

- Identificar regiones (ecorregiones y tipos de vegetación) con alta concentración de diversidad de especies y especies endémicas, así como evaluar el recambio de especies entre las floras de orquídeas de las distintas unidades.
- Evaluar posibles patrones jerárquicos en la distribución de la diversidad de Orchidaceae de México y de otras áreas próximas a su territorio, mediante un análisis parsimonioso de endemismo (PAE); además de examinar las afinidades de la orquideoflora entre ecorregiones, por medio de índices de similitud.
- Explorar las relaciones entre la diversidad de especies y especies endémicas de orquídeas en México con distintas variables climáticas y topográficas, con el fin de establecer qué variables explican mejor los patrones de distribución de la orquideoflora, además de reconocer qué regiones presentan una diversidad y endemismo mayor o menor a lo esperado estadísticamente.

ANTECEDENTES

Biodiversidad

El concepto de biodiversidad, o diversidad biológica, se refiere de modo general a la variabilidad de la vida (Halffter, 1994; Gaston y Spicer, 2004; Hooper *et al.*, 2005); una de sus definiciones más ampliamente conocidas es la ofrecida por el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD, por sus siglas en inglés; UNO, 1992), quien la define como “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”. No obstante, en la actualidad existe una gran cantidad de definiciones acerca de lo que se entiende por biodiversidad, aunque la gran mayoría coinciden en que el concepto no puede restringirse a un simple inventario de especies.

De esta forma, distintos autores (*e.g.*, Wilson y Peter, 1988; Solbrig, 1991; UNO, 1992; Halffter, 1994; Aguilera y Silva, 1997; Neyra y Durand, 1998; Waldman y Shevah, 2000; Gaston y Spicer, 2004; Brazeiro, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Mace *et al.*, 2005) concuerdan en la necesidad de concebir a la biodiversidad en distintos niveles de organización, los cuales pueden agruparse en tres niveles: (a) diversidad genética (poblaciones, individuos, cromosomas, genes, nucleótidos), (b) diversidad orgánica o taxonómica (dominios o reinos, *phyla*, ordenes, familias, especies, subespecies, formas, poblaciones, individuos) y (c) diversidad ecológica (biomas, paisajes, ecosistemas, hábitats, poblaciones). Adicionalmente, la biodiversidad también involucra el conjunto de complejas relaciones estructurales y funcionales dentro de esos niveles de organización y entre ellos (ecológicos y evolutivos, principalmente; Waldman y Shevah, 2000).

Aunque los elementos que componen a cada uno de los tres grupos se presentan por separado y en muchos casos son difíciles de definir rigurosamente como entidades discretas (particularmente los elementos de la diversidad ecológica, porque realmente no existe un

inicio o fin inamovible), éstos no son independientes y se encuentran tan íntimamente ligados unos a otros que presentan elementos en común (*e.g.*, las poblaciones); además, su relación es jerárquica (Gaston y Spicer, 2004).

Un ejemplo de este tipo de relaciones lo ofrece Brazeiro (2004): el menor nivel de organización estudiado en Ecología es el individuo; un conjunto de individuos de una localidad dada se agrupa para formar poblaciones locales. Debido a que los individuos de una población no son genéticamente idénticos, a este nivel se puede hablar de diversidad genética. Al considerar todo el rango de distribución geográfica de las especies es factible distinguir distintas poblaciones, las cuales pueden presentar importantes diferencias entre ellas; a este nivel se habla de diversidad infraespecífica, es decir, dentro de la especie. Al conjunto de poblaciones de diferentes especies que ocurren en una localidad dada se le denomina comunidad y en este caso se puede hablar de diversidad interespecífica, es decir, entre especies. Esta diversidad representa el número de especies presentes en un área dada y constituye el índice de biodiversidad más utilizado a este nivel (Myers *et al.*, 2000; Moreno, 2001; Brazeiro, 2004; Gaston y Spicer, 2004; Mace *et al.*, 2005).

Al disminuir la escala espacial de estudio (*i.e.*, en áreas mayores) es factible observar distintos tipos de comunidades, las que en su conjunto conforman un paisaje. A este nivel se puede hablar de diversidad de hábitats, si se hace énfasis en el ambiente físico utilizado o generado por las diferentes comunidades. Asimismo, también se puede hablar de diversidad de ecosistemas, en el caso de que el énfasis se centre en la unidad integrada por la comunidad biológica más su ambiente abiótico. Por encima del paisaje existe otro nivel de organización, el bioma, el cual está determinado por las características climáticas (*i.e.*, temperatura y pluviosidad) de la región y se expresa a través de la comunidad vegetal predominante. Finalmente, dentro de un continente se habla de biodiversidad de biomas.

Medición de la biodiversidad

A partir de su definición, es claro que ninguna medida de la biodiversidad, por sí sola, será adecuada para representarla; su gran complejidad hace imposible que la variedad de la vida en un área, por pequeña que sea, pueda ser capturada en un sólo número (Gaston y Spicer, 2004). Sin embargo, el estudio de la biodiversidad hace necesario ser capaz de

medir los atributos que la definen, los cuales sólo serán operativos para objetivos particulares.

En general, la biodiversidad puede ser descrita y medida en términos de número, abundancia, composición y distribución espacial de sus elementos (*e.g.*, genes, individuos, poblaciones, especies, etc.; Hooper *et al.*, 2005). De modo sintético, Mace *et al.* (2005) clasifican estos atributos mensurables de la siguiente forma:

- Variedad. Refleja el número de diferentes tipos. Puede referirse a cuántas poblaciones o especies viven en un lugar particular.
- Cantidad y calidad. Indica cuánto hay de un sólo tipo. La biodiversidad no depende sólo de la variedad de especies, sino también de la dominancia relativa de cada una de ellas. Las especies se distribuyen según jerarquías de abundancias, desde algunas muy abundantes hasta algunas muy raras; cuanto mayor el grado de dominancia de algunas especies y de rareza de las demás, menor es la biodiversidad de la comunidad (Halffter, 1994). La calidad, por ejemplo, resulta importante cuando se estudia niveles de disturbio sobre un elemento de la biodiversidad para su permanencia o viabilidad a lo largo del tiempo.
- Distribución. Muestra dónde se encuentra ese atributo de la biodiversidad. La presencia de un elemento de la biodiversidad indicará las interacciones estructurales y funcionales, dentro de los diversos niveles de organización y entre ellos, que se llevan o llevaron a cabo en un lugar en particular. O, qué elementos pueden ser susceptibles de ser aprovechados por las sociedades humanas en distintos lugares y momentos.

En vista de lo anterior, los análisis y cuantificación de la diversidad biológica difirieren según el enfoque con el que se le estudie. No obstante, uno de los enfoques de estudio más recurrentes es el propuesto por Whittaker (1960, 1972), quien distingue tres tipos de diversidad, alfa (α), beta (β) y gamma (γ). La diversidad α es definida como la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea, la diversidad β es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje y la diversidad γ es la riqueza de especies del conjunto de

comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades α como de las diversidades β (Moreno, 2001).

Desde la publicación del trabajo de Whittaker (1960), donde propone el término de diversidad α , han surgido gran variedad de nuevos criterios y definiciones sobre lo que es este tipo de diversidad. La principal diferencia radica en qué es medido: la riqueza de especies de una muestra territorial o la riqueza de especies de la muestra de una comunidad. Para Whittaker (1960, 1972) la diversidad α es la riqueza en especies de una muestra territorial (Halffter y Moreno, 2005). Autores como Gray (2000), Whittaker *et al.* (2001) o Halffter y Moreno (2005) han propuesto y analizado nuevos tipos de diversidad α con el fin de dar solución a ese problema conceptual y hacerlo operativo; sin embargo, ninguno de sus conceptos, ni el de Moreno (2001) o Whittaker (1960), se ajusta a lo metodológica y conceptualmente abordado a aquí.

Dada esa circunstancia, en este trabajo lo que se considerará como diversidad α es la diversidad de especies presentes en una unidad territorial natural (*i.e.*, ecorregiones terrestres y tipos de vegetación, como se verá más adelante). Esta definición, si bien no permite hacer comparaciones entre una ecorregión y un tipo de vegetación, tiene la bondad de permitir analizar simultáneamente dos tipos de unidades naturales que son delimitadas bajo distintos criterios. Hay que agregar que esta conceptualización es parcialmente concordante con la definición de Underwood (1986), quien define diversidad α como aquella diversidad de especies dentro de una comunidad natural identificada, independientemente de los criterios con los cuales se identifiquen las comunidades, si se considera a los tipos de vegetación como una expresión de una comunidad. Dicho lo anterior, diversidad β se referirán al recambio de especies entre unidades naturales, mientras y a la riqueza de especies del conjunto unidades naturales.

En la práctica, cuando se estudia las características espaciales de la biodiversidad, como en el presente trabajo, lo más frecuente a medir es la variedad y la distribución; de hecho, a pesar que la biodiversidad es un fenómeno muy amplio y complejo, la riqueza de especies (o diversidad de especies, términos aquí empleados indistintamente) es el índice más utilizado para cuantificarla (Myers *et al.*, 2000; Gaston y Spicer, 2004; Mace *et al.*, 2005).

Ésta es definida como el número de especies presentes en un área delimitada y a pesar de ser cuantificada de un modo simple, es lo suficientemente sólida, útil y operativa como métrica para hacer comparaciones entre distintas regiones (Moreno, 2001).

Estudio espacial de la biodiversidad

Expresado lo anterior, resulta evidente el vasto campo de estudio que representa biodiversidad. Consecuentemente, también existe una amplia gama de disciplinas encargadas de analizarla desde muy variadas perspectivas. Algunas de ellas estudian los aspectos espaciales de su distribución en el mundo y han sido abordadas desde hace bastante tiempo y desde muy variados enfoques (Morrone, 2004). Sin embargo, el denominador común de éstas es el conocimiento de las áreas de distribución de las especies y su arreglo espacial (Koleff *et al.*, 2008).

Dado que una de las características más evidentes de la biodiversidad a nivel mundial, es que no se distribuye de manera homogénea en todo el territorio (Koleff *et al.*, 2008) y aunado a que desde hace tiempo se reconoce que la distribución de las especies en la superficie terrestre no es azarosa, le corresponde a la Biogeografía descubrir, analizar y explicar éstos y otros patrones espaciales de la biodiversidad. De hecho, de acuerdo con Espinosa y Ocegueda (2008), en un contexto geográfico, la Biogeografía es una de las principales disciplinas que han estudiado la biodiversidad en México y su análisis puede remontarse a comienzos del siglo XIX con el trabajo de Alexander von Humboldt (1805) titulado "*Ensayo sobre la geografía de las plantas*".

La Biogeografía puede definirse como la disciplina encargada de documentar y comprender los patrones espaciales de la biodiversidad, así como de explicar los procesos (actuales o pasados) que los causaron, en función de la evolución de la Tierra y la diversificación de los taxa (Blackburn y Gastón, 2002; Ruggiero, 2003; Espinosa y Ocegueda, 2008). En otras palabras, estudia la dimensión espacial de la evolución biológica (Halffter *et al.*, 2008). Además, Morrone (2004) señala que también se encarga de identificar regiones, provincias y otras unidades biogeográficas menores, para proporcionar un sistema de regionalización biótica. Para la Biogeografía, el elemento básico de estudio es el área de distribución de las especies, es decir, "aquella fracción del espacio geográfico donde una especie está presente

e interactúa en forma constante con el ecosistema” (Zunino y Zullini, 2003) y tiene entre sus principales objetivos determinar si los taxa se distribuyen en el espacio de manera aleatoria o si existen grupos de taxa con patrones de distribución comunes (Brown y Lomolino, 1998).

Un patrón resulta de la observación de tendencias de comportamiento dentro de un conjunto de datos o eventos y, en Biogeografía, éste se refiere al arreglo o distribución de los taxa en el espacio geográfico, que no se debe al azar y que implica causalidad, además de que se manifiesta de distintas formas (Vargas, 1992; Espinosa *et al.*, 2002; Morrone, 2004). Espinosa *et al.* (2002) destacan que entre los patrones más estudiados se encuentran: los patrones de diversidad y endemismo de los taxa, las relaciones entre áreas, las coincidencias entre el tamaño y forma de las áreas de distribución (*i.e.*, corología), la distribución de las formas de vida y la homología espacial.

De singular importancia para México es el reconocimiento formal y detallado de los patrones espaciales de la diversidad de especies y de su endemismo. Lo anterior se debe a que el conocimiento de su existencia y magnitud (en términos biológicos y geográficos), es la materia prima indispensable de cualquier estrategia de planeación y manejo de la conservación de la diversidad biológica (Koleff *et al.*, 2008), las cuales pueden incluir la propuesta, priorización y/o establecimiento de áreas que deben ser dedicadas a actividades de conservación o, en su caso, a la evaluación de las ya establecidas.

Cabe mencionar que el concepto de endemismo tiene diferentes problemas conceptuales y analíticos, ya que puede ser entendido y medido de múltiples formas, de acuerdo la orientación y objetivos particulares de interés. Sin embargo, al igual que con la riqueza específica, aquí se optó por utilizar una definición básica, pero operativa del concepto: aquella especie cuya área de distribución se restrinja sólo a una región (Anderson, 1994); lo cual significa que, para el presente trabajo, serán las especies restringidas a una ecorregión o un tipo de vegetación en particular, según la regionalización empleada. Esto se adoptó no ignorando que, para muchas especies, el territorio mexicano representa el límite septentrional o meridional de su distribución y que algunos taxa presentan una distribución muy restringida en México, pero fuera de él están ampliamente distribuidas. La conceptualización aquí expresada de ambos términos (riqueza específica y endemismo) coincide en gran medida

con la adoptada, implícita o explícitamente, en los distintos trabajos que se han dedicado a estudiar este patrón en otros grupos biológicos en México o en otras regiones del mundo (*e.g.*, Linder, 2001; Lira *et al.*, 2002; Juárez-Jaimes *et al.*, 2007; Koleff *et al.*, 2008; Hágsater *et al.*, 2016).

Tal es la importancia que se le ha otorgado al estudio de los patrones de diversidad de especies y del endemismo de la biodiversidad en el país, que hay una amplia cantidad de bibliografía reciente que trata de estos patrones en particular, a nivel nacional o en distintas regiones de México y para muy diversos grupos taxonómicos (*e.g.*, en el caso de las plantas, Rzedowski, 1991a, b; Durán *et al.*, 1998; Morrone *et al.*, 1999; Lira *et al.*, 2002; Villaseñor, 2003; Villaseñor *et al.*, 2004; Contreras-Medina *et al.*, 2007; Juárez-Jaimes *et al.*, 2007; Espejo-Serna, 2012; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2013; Villaseñor y Ortiz, 2014; Hágsater *et al.*, 2015). Todos estos trabajos aportan información de alto valor para la conservación, ya que uno de sus objetivos comunes se enfoca a documentar y caracterizar el valor biológico singular de ciertas regiones del territorio mexicano, como lo son los centros de alta diversidad de especies y de taxa endémicos. Dado que, en un contexto mundial, México ocupa el cuarto lugar en diversidad de especies de plantas (Giam *et al.*, 2010), es clara la trascendencia de los estudios de su biodiversidad desde una perspectiva biogeográfica.

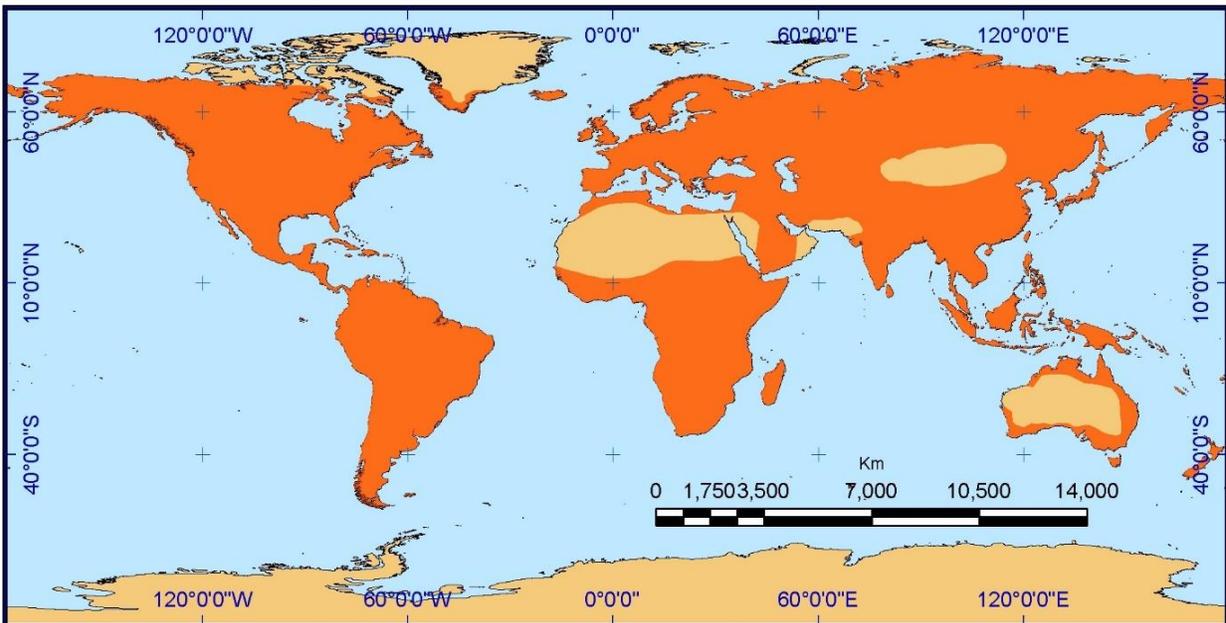
Generalidades de la familia Orchidaceae

La familia Orchidaceae es a nivel mundial uno de los grupos vegetales más diversos morfológicamente y, al mismo tiempo, uno de los que cuenta con el mayor número de especies. A lo largo de los años el número total aproximado de especies para esta familia ha cambiado. De esta forma, Dressler (1981, 1993) estima que ésta se compone de alrededor de 25,000 a 35,000 especies, mientras que Hágsater *et al.* (2015) calculan entre 20,000 a 30,000; mientras que, en un reciente recuento de la totalidad de plantas conocidas actualmente a nivel mundial, Christenhusz y Byng (2016) afirman que las orquídeas son la familia de plantas vasculares más diversa en especies, con alrededor de 28,000 especies descritas formalmente, repartidas en cerca de 736 géneros (Chase *et al.*, 2015). Si se ponen en perspectiva los datos de Christenhusz y Byng (2016), significa que prácticamente una

de cada 10 especies de plantas vasculares conocidas actualmente, pertenece a la familia Orchidaceae (ellos reconocen una flora mundial conocida de 308,312 spp.).

Esa amplia diversidad de especies de orquídeas se encuentra en la totalidad de la superficie terrestre, con la excepción de los ambientes extremadamente secos y los polares (Figura 1); sin embargo, su mayor diversidad se localiza en los trópicos (Romero, 1996). Pueden crecer en muy variados tipos de suelo o sobre rocas, pero la mayor parte de ellas presentan la forma de vida epífita, lo que significa que crecen sobre otras plantas; aunque también hay casos documentados por Dixon *et al.* (1990) de orquídeas totalmente subterráneas.

Figura 1. Distribución de la familia Orchidaceae a nivel mundial. Elaborado a partir de los mapas de Wood (1999a, 1999b), Cribb (1999, 2001), Cameron (2003) y Chase y Cribb (2005).



Las orquídeas son plantas herbáceas (*i.e.*, no forman madera) con flores que, dentro del grupo de las angiospermas (*i.e.*, plantas con flores), pertenecen a las monocotiledóneas. Aunque existen muy pocas características exclusivas que distinguen a las orquídeas de las demás monocotiledóneas, de acuerdo con Dressler (1981) y Hágsater *et al.* (2015), es en las partes florales donde se localizan las principales características que distinguen a la familia Orchidaceae, que en general puede caracterizarse por los siguientes atributos:

- Las estructuras reproductivas masculinas y femeninas están al menos parcialmente unidas. En la mayoría de las orquídeas, estas estructuras están completamente

fusionadas formando una única estructura llamada columna o ginostemio (Figura 2b, c).

- La flor suele tener un labio o labelo. Éste es realmente el pétalo opuesto a la columna. Comúnmente es diferente de los otros dos pétalos en tamaño, color o forma y, generalmente, es la parte más vistosa de la flor, pero en algunas orquídeas el labelo no es muy diferente de los otros dos pétalos. Tiene la función de atraer, guiar o servir como plataforma de aterrizaje a los polinizadores (Figura 2a).
- Granos de polen cohesionados en masas más o menos sólidas llamadas polinios, comúnmente dotados de estructuras adicionales que permiten su adhesión a lugares específicos del cuerpo del polinizador (Figura 2c).
- Semillas diminutas y extremadamente ligeras que son producidas en gran cantidad, dispersadas por el viento y que requieren para su germinación el establecimiento de una relación simbiótica con hongos. Arditti (1992) acota que el número de semillas por fruto varía entre unos pocos miles y 4,000,000, con un tamaño entre 0.3 y 4 mm.

Adicionalmente, las flores:

- Son zigomorfas, es decir, presentan un único plano de simetría que divide a la flor en dos partes idénticas. Excepcionalmente, en géneros particulares, la simetría es alterada por la torsión o flexión de la columna, el labelo o ambos (Figura 2a).
- Han experimentado una supresión de estambres, por lo que éstos sólo se localizan en un sólo lado de la flor, en lugar de estar dispuestos de forma simétrica. La mayoría de las orquídeas tienen sólo un estambre fértil, aunque hay géneros con dos o tres; sin embargo, siempre están en un sólo lado de la flor (Figura 2a).
- La flor generalmente gira en el curso de su desarrollo. Este proceso se conoce como resupinación. La mayoría de las flores resupinan por la torsión de 180° del pedicelo u ovario durante su desarrollo, de modo que el labelo queda en el lado inferior de la flor cuando ésta abre (Figura 2a). La resupinación es tan general en las orquídeas que en los pocos casos no resupinados las flores parecen estar al revés.

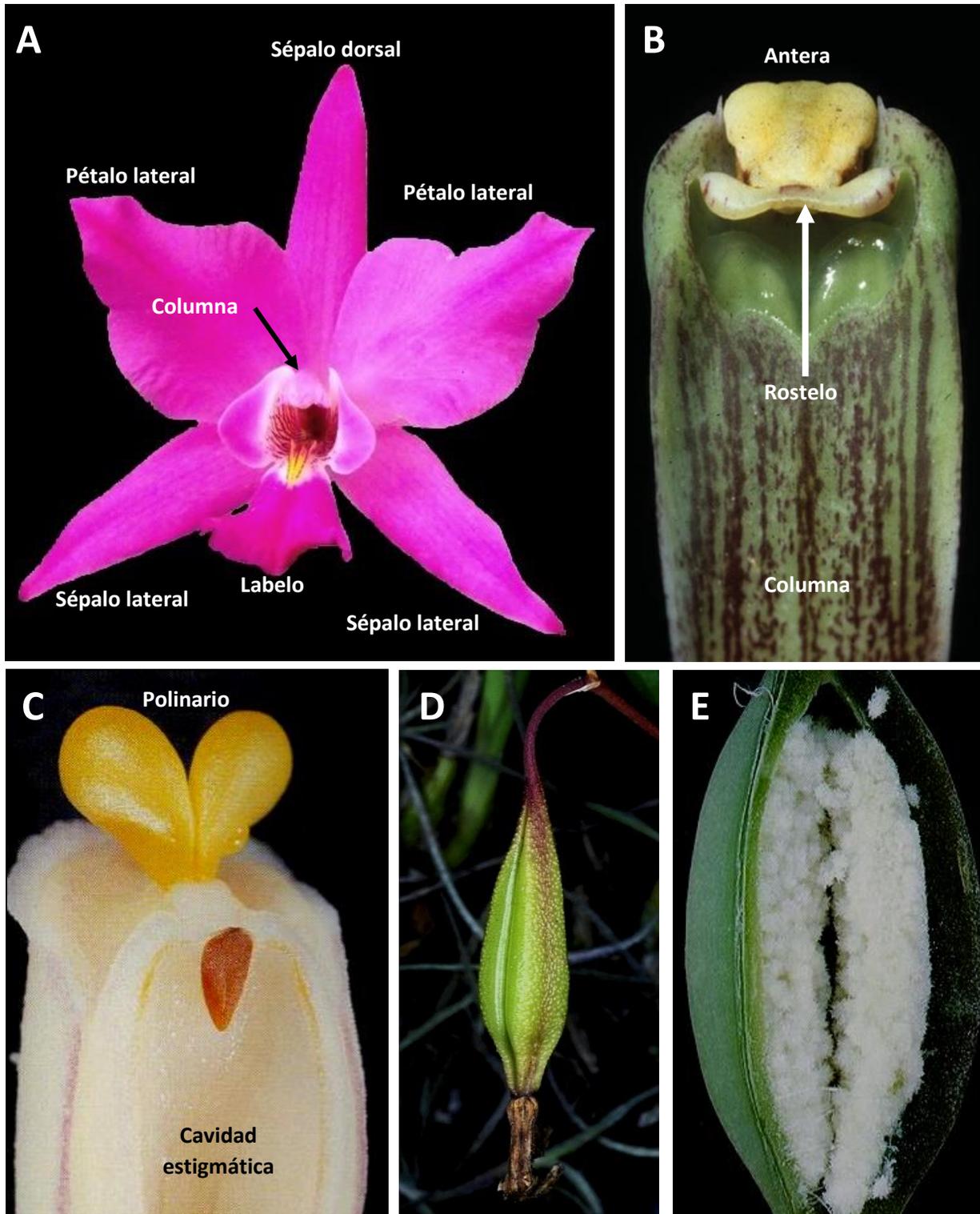


Figura 2. Estructuras florales, frutos y semillas de las orquídeas. A: flor, B: columna, C: ápice de la columna sin la antera, D: fruto o cápsula, E: cápsula abierta artificialmente con semillas. Foto A: Héctor Huerta, B y D: Gerardo Salazar, C y E Alec Pridgeon.

- Salvo con algunas excepciones en el que los granos de polen son individuales, el polen presenta algún grado de agregación, primero en grupos de cuatro llamados tétradas, que a su vez están unidas en masas más o menos sólidas nombradas polinios (Figura 2c). La unidad de dispersión que conforma los polinios y en muchos casos, estructuras accesorias para pegarlos a los polinizadores, es llamada polinario.
- Con excepción de las subfamilias Apostasioideae y Cyripedioideae, la columna presenta un rostelo, una parte no receptiva del lóbulo medio del estigma que separa los polinios de la superficie fértil del estigma e intervine en la dispersión de aquellos. Por lo general, el rostelo produce una parte adhesiva que permite fijar el polinario al polinizador (Figura 2b, c).

La flor, como es sabido, es la parte de la planta responsable de la reproducción sexual. La amplia variedad floral en la familia responde a la necesidad de efectuar la polinización cruzada y con ello propiciar variación genética, sobre la cual actúa la selección natural. Sólo una pequeña fracción de todas las especies de orquídeas se reproducen exclusivamente por autopolinización (*i.e.*, autogamia obligada), en tanto las demás son polinizadas por agentes animales de entre los cuales destacan las abejas, avispas, moscas, mariposas y aves como los colibríes (Hágsater *et al.*, 2015); no obstante, en muchos casos las especies son autógamias facultativas (*i.e.*, la autopolinización es posible concretarla, pero no es su usual forma de reproducción). Dressler (1981) y Hágsater *et al.*, (2015) señalan que la amplia variedad de estructuras florales (*i.e.*, forma, color y tamaño de la flor en sí mismo, como de las estructuras que las conforman) tiene la finalidad de evitar el cruzamiento entre distintas especies, por medio de la atracción más o menos selectiva de un solo o pocos tipos de polinizadores mediante aromas, formas, texturas o recompensas en conjunción con precisos y complejos mecanismos de polinización.

Por otro lado, estudios recientes sugieren que la familia Orchidaceae conforma un grupo natural o monofilético, es decir, que contiene todos los descendientes de un ancestro común (Cameron *et al.*, 1999; citado por Hágsater *et al.*, 2015). La clasificación interna de la familia ha sido estudiada desde principios del siglo XIX, por autores como Swartz, Lindley, Bentham, Pfitzer, Schlechter, Mansfeld, Reichenbach, Dressler, Garay, Chase, entre otros

(Rasmussen, 1999). Primordialmente, se había basado en las características morfológicas de la flor, aunque actualmente es más común (y en muchos casos totalmente imprescindible) la incorporación de información proveniente de análisis de secuencias de ADN (Dressler y Dodson, 1960; Dressler, 1981; Chase, 2005; Chase *et al.*, 2015). Sin embargo, la convergencia floral es muy frecuente en esta familia y no en pocas ocasiones ha confundido a los botánicos que propusieron las diferentes clasificaciones.

Por ejemplo, diversas orquídeas que tienen una morfología floral similar no necesariamente están cercanamente relacionadas, sino que adoptan formas, tamaños y colores similares debido a que comparten un mismo polinizador (Hágsater *et al.*, 2015). Favorablemente en la actualidad, la labor de clasificación es, en parte, simplificada por el empleo de métodos que permiten hipotetizar la historia evolutiva de los organismos y también por el acceso a nuevas fuentes de información sobre las especies, como las secuencias de bases del ADN.

Chase (2005) y Chase *et al.* (2015), a partir de la síntesis de estudios filogenéticos moleculares previos, reconocen cinco linajes dentro de la familia considerados de manera formal como subfamilias. Éstas son, de acuerdo con su orden de divergencia en el árbol evolutivo de la familia: Apostasioideae, Vanilloideae, Cypripedioideae, Orchidoideae y Epidendroideae.

Las apostasioideas se encuentran únicamente en el sureste asiático, incluyen sólo a dos géneros y aproximadamente a 16 especies. De acuerdo con Hágsater *et al.* (2015), las vanilloideas incluyen unas 250 especies, dentro de 15 géneros y tienen una amplia distribución, básicamente, en las regiones tropicales; en México sólo está presente el género *Vanilla*, al cual pertenece la vainilla comercial (*Vanilla planifolia* Jacks.). Las flores de la subfamilia Cypripedioideae son conocidas comúnmente como “orquídeas zapatilla” y esta subfamilia tiene amplia distribución a excepción de África y Australia, albergando alrededor de 155 especies distribuidas en cinco géneros, de los cuales tres existen en México. En tanto, las orchidoideas abarcan aproximadamente 4,700 especies en 210 géneros y se encuentran en todas las regiones habitables del planeta.

Finalmente, la subfamilia Epidendroideae es el linaje más diverso tanto en número de géneros como de especies, hábitos y formas de vida, intervalo de tamaños y estrategias

reproductivas; aproximadamente 20,000 especies componen a esta subfamilia, es decir, el 70% de toda la familia. Con excepción de las orquídeas zapatilla, todas las orquídeas ampliamente cultivadas en el mundo pertenecen a este grupo (Hágsater *et al.*, 2015).

La familia Orchidaceae en México

En la actualidad en México son reconocidas cerca de 1,300 taxa de orquídeas (Soto-Arenas *et al.*, 2007a; Hágsater *et al.*, 2015), un incremento significativo comprado con las 609 especies reconocidas a mediados del siglo pasado (Williams, 1951) o las 918 especies registradas en un listado algo más reciente (Soto-Arenas, 1988). Por lo tanto, la familia Orchidaceae se ubica en el tercer lugar en diversidad entre las plantas vasculares mexicanas, sólo por detrás de las compuestas y las leguminosas (Asteraceae y Fabaceae, respectivamente; Villaseñor, 2003, 2016). Esta riqueza de orquídeas corresponde en gran medida a la posición geográfica de México a ambos lados del Trópico de Cáncer y a su compleja historia climática y fisiográfica.

Soto-Arenas (1996) y Hágsater *et al.* (2015) señalan que la distribución de esta familia no es homogénea en todo el país, a pesar de que se distribuyen en prácticamente en todos los ecosistemas presentes en México, con la única excepción de los desiertos extremos. Por ejemplo, ellos mencionan que entre el 50 y 60% del total de orquídeas son encontradas en el bosque mesófilo de montaña, el cual originalmente cubría el 2% del territorio, aunque no exclusivamente confinadas a este tipo de vegetación; otras agrupaciones vegetales importantes en este sentido son, en orden de importancia: selva alta perennifolia, bosque de pino-encino y las selvas subcaducifolia y caducifolia.

Soto-Arenas (1996) resalta algunas áreas de alta riqueza de especies de orquídeas en México: el sistema montañoso del cerro Teotepec, Guerrero; la región de Teoxomulco, Oaxaca; la Sierra Mixe, Oaxaca; la Sierra Juárez, Oaxaca; área de Montebello, Chiapas y volcán Tacaná y montañas adyacentes en el Soconusco, Chiapas. Otros centros de endemismo y también de alta riqueza se localizan en: Puerto Vallarta, Jalisco; Pluma Hidalgo, Oaxaca; Uxpanapa-Chimalapas, Veracruz y Oaxaca; la Selva Lacandona, Chiapas y la región de Temascaltepec, Estado de México.

La endemidad de la orquideoflora mexicana es notable. De acuerdo con Soto-Arenas (1996), el porcentaje de endemismo a nivel de especie para esta familia en el país es del 40%. No obstante, otros trabajos señalan que el endemismo de la familia es del 35, 46, 46.3 o hasta el 63% (Rzedowski, 1991b; Villaseñor, 2003; Espejo-Serna, 2012; Hágsater *et al.*, 2016). Lo anterior adquiere mayor significado cuando se compara con el porcentaje de endemismo de toda la flora mexicana, el cual es de un aproximado del 50% (Villaseñor, 2003, 2016; Villaseñor y Ortiz, 2014).

Muchas especies de orquídeas mexicanas enfrentan problemas de conservación, debido a que sus poblaciones han sido severamente afectadas por la alteración o eliminación de los hábitats por actividades humanas como la expansión de la frontera agrícola, la explotación maderera y la ganadería, además de que algunas especies son objeto de extracción selectiva directamente del medio natural para el comercio ilegal (Salazar, 1996; Soto-Arenas, 1996; Sosa y Platas, 1998; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Soto-Arenas *et al.*, 2007b; Hágsater *et al.*, 2015). Actualmente la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), que enlista las especies de flora y fauna silvestre mexicanas consideradas en alguna categoría de riesgo, incluye 181 especies de Orchidaceae (aproximadamente 14% del total registrado para el país).

MATERIALES Y MÉTODOS

Base de datos

Se ensambló una base de datos procedente de diversas fuentes de información con el fin de obtener el mayor número de registros documentados de ejemplares de todas las especies de orquídeas conocidas para México. Sólo se trabajó a nivel de especie debido a la carencia, en varias de las fuentes, de determinaciones a niveles infraespecíficos. La base de datos quedó construida principalmente a partir de los ejemplares depositados en los herbarios AMO y MEXU; en su conjunto estas dos instituciones resguardan la colección más importante de las orquídeas mexicanas a nivel mundial. Adicionalmente, la base de datos fue enriquecida con los ejemplares depositados en los herbarios CHAPA, ENCB, FCME, FEZA, HEM, HUAA, IBUG, IZTA, OAX y UAMIZ (abreviaturas de acuerdo con el Index Herbariorum: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>).

De manera complementaria se obtuvo información de bases de datos públicas disponibles en línea: Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB, <http://www.conabio.gob.mx/remib>); Tropicos (<http://www.tropicos.org>); Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org>); SEINET (<http://swbiodiversity.org/seinet/index.php>), así como de literatura especializada (Balam-Narváez *et al.*, 2009, 2011; Balam-Narváez y Cetzal-Ix, 2012; Bogarín, 2012; Castañeda-Zárate *et al.*, 2012; Cetzal Ix y Carnevali, 2010; García-Cruz y Sosa, 2006; García-González *et al.*, 2015; González-Tamayo y Hernández-Hernández, 2010; Hágsater *et al.*, 2015; Jiménez-Machorro, 2008; Leopardi *et al.*, 2012; Leopardi *et al.*, 2016; Morales-Linares *et al.*, 2015; Noguera-Savelli y Cetzal-Ix, 2014; Salazar, 1999; Salazar y Solano, 2007; Salazar *et al.*, 2011; Solano *et al.*, 2011; Solano y Martínez-Ovando, 2011; Solano, 2009, 2011, 2014, 2015; Sosa, 1994; Soto-Arenas y Dressler, 2009; Velázquez *et al.*, 2007).

La base de datos compilada fue depurada en cuatro aspectos:

- Eliminación de registros duplicados.
- Revisión de la identidad taxonómica y actualización de la nomenclatura para contar con los nombres científicos actualmente aceptados, esto con el apoyo de especialistas en la familia. Los registros cuya identidad fue dudosa (*i.e.*, por provenir de un sitio fuera de la distribución conocida de la especie y cuya identidad taxonómica no pudo ser verificada examinando el ejemplar mismo, una fotografía o ilustración del mismo o no haber sido referidos en alguna publicación) fueron eliminados de la base de datos.
- Exclusión de especies exóticas, híbridos y de ejemplares procedentes de cultivo, debido a que el lugar donde son cultivados no necesariamente corresponde con el área de distribución natural de la especie.
- Georreferenciación de las localidades de colecta cuando carecían de coordenadas geográficas (x, y) y verificación de la misma cuando los registros que ya contaban con una. La georreferenciación se hizo siguiendo los criterios de la CONABIO (2008) y empleando el sistema de información geográfica ArcGIS 10.3 (ESRI, 2015); los registros que no pudieron ser georreferenciados fueron excluidos de los análisis.

Complementariamente a la base de datos de orquídeas colectadas en México, se obtuvo información de la orquideoflora de Canadá-Estados Unidos (Luer, 1972, 1975; Brown, 2003), Cuba (Mújica y González, 2015), Belice (Adams *et al.*, 1995; Sayers y du Plooy, 2003), Nicaragua (van den Berghe y de van den Berghe, 2008), Costa Rica (Pupulin, 2002; Dressler, 2003) y Panamá (Bogarín *et al.*, 2014), esto con el fin de determinar las afinidades geográficas de las especies presentes en México con regiones adyacentes.

Regionalizaciones naturales

Como unidades geográficas de estudio se utilizaron dos regionalizaciones del país: las Ecorregiones Terrestres de México, nivel II (INEGI *et al.*, 2008; Figura 3; denominadas en adelante como “ecorregiones”) y la Carta de Vegetación Primaria Potencial (INEGI, 2003; Figura 4; denominadas en adelante como “tipos de vegetación”). La finalidad de utilizar ambas fue poder comparar diferentes perspectivas de la distribución de las orquídeas, a través de dos regionalizaciones naturales del territorio elaboradas bajo distintos criterios.

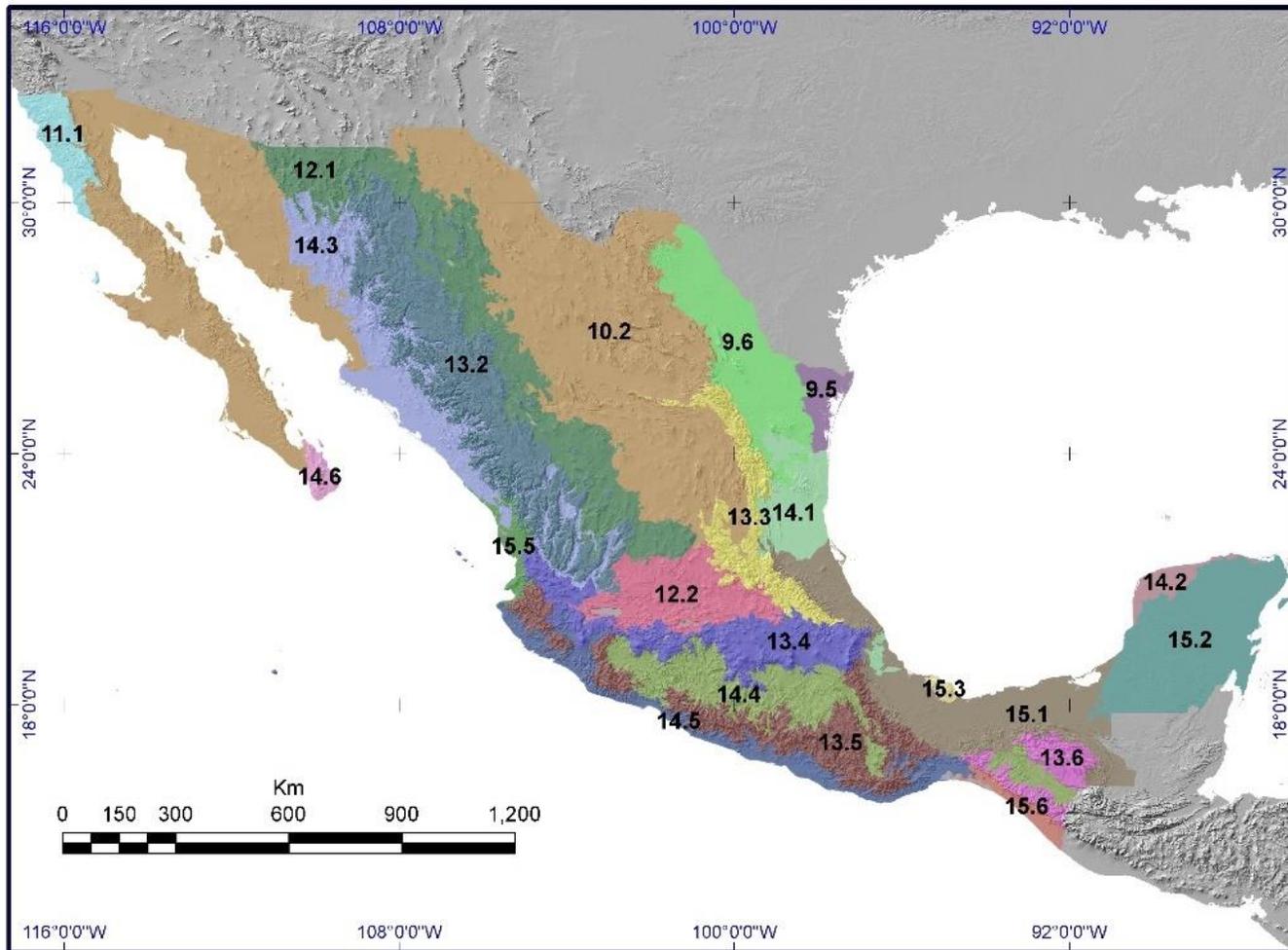


Figura 3. Ecorregiones terrestres de México, nivel II (INEGI *et al.*, 2008). 9.5: Planicie costera de Texas-Louisiana, 9.6: Planicie semiárida de Tamaulipas-Texas, 10.2: Desiertos Cálidos, 11.1: California Mediterránea, 12.1: Piedemonte de la Sierra Madre Occidental, 12.2: Altiplanicie Mexicana, 13.2: Sierra Madre Occidental, 13.3: Sierra Madre Oriental, 13.4: Sistema Neovolcánico Transversal, 13.5: Sierra Madre del Sur, 13.6: Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas, 14.1: Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México, 14.2: Planicie Noroccidental de la Península de Yucatán, 14.3: Planicie Costera, Lomeríos y Cañones del Occidente, 14.4: Depresiones Intermontanas, 14.5: Planicie Costera y Lomeríos del Pacífico Sur, 14.6: Sierra y Planicies de El Cabo, 15.1: Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México, 15.2: Planicie y Lomeríos de la Península de Yucatán, 15.3: Sierra de Los Tuxtlas, 15.5: Planicies y Lomeríos del Occidente, 15.6: Planicie Costera y Lomeríos del Soconusco. Nótese que las ecorregiones 13.5, 14.1, 14.3 y 14.4 están formadas por más de un polígono. El código numérico que identifica a cada ecorregión fue tomado de la fuente original.

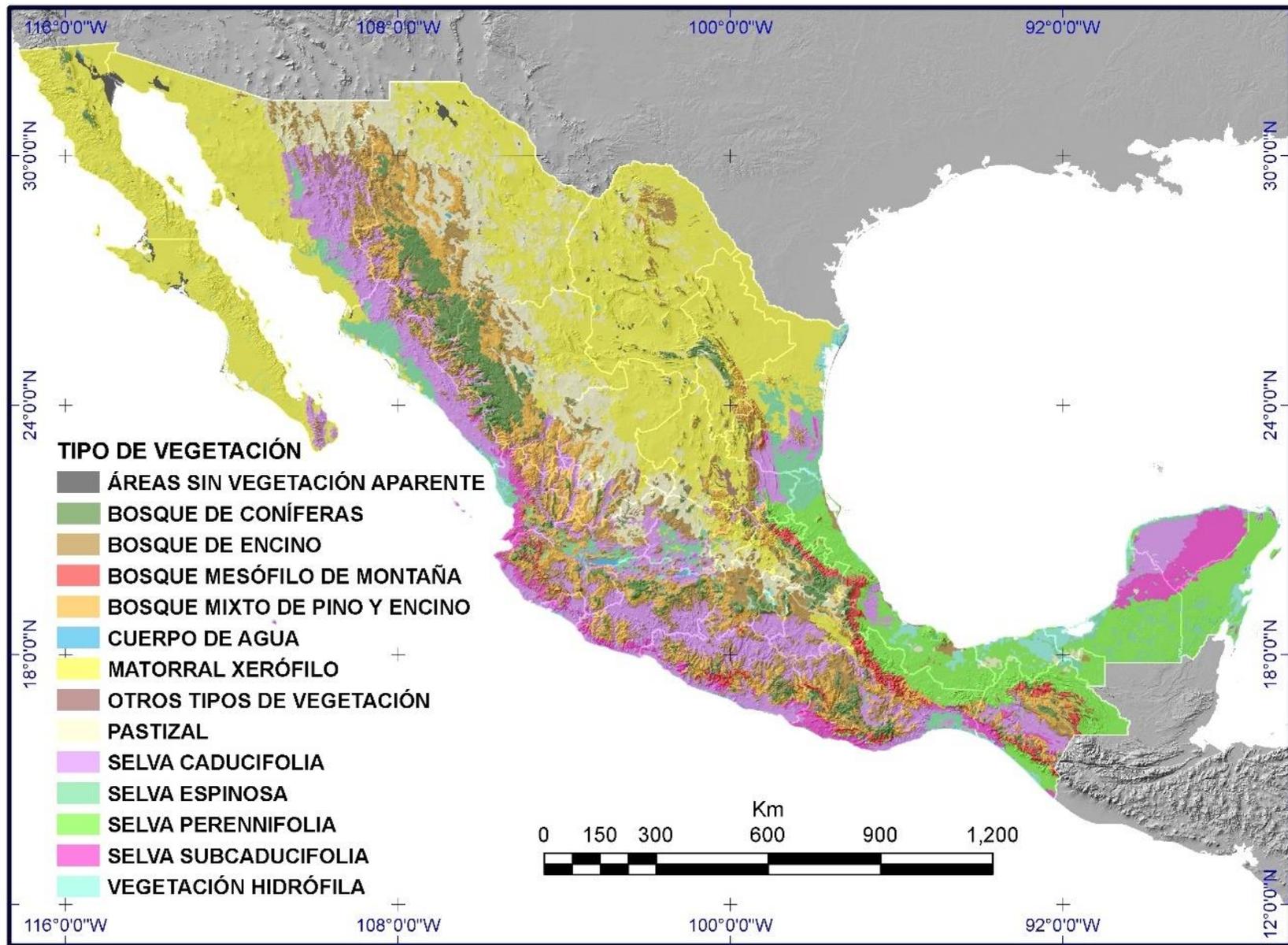


Figura 4. Carta de Vegetación Primaria Potencial (INEGI, 2003).

Por un lado, las ecorregiones se delimitan a partir de los componentes del ecosistema que se consideran perdurables y relativamente estables en el tiempo (CCA, 1997), que se subdividen al utilizar criterios ambientales, dados por tipos de vegetación con estructura y composición de especies, rasgos fisiográficos, así como elementos del clima (Challenger y Soberón, 2008). Es decir, estas unidades delimitan comunidades bióticas particulares ubicadas en rasgos topográficos y geológicos comunes, bajo la influencia de un determinado clima, por lo que se asume que representan unidades naturales. Se empleó el nivel II de esta regionalización debido a que hace énfasis en la fisiografía y el clima del territorio, en tanto en el nivel III y IV, los tipos de vegetación son primordiales en el establecimiento de sus límites.

Por el otro, se utilizó la cartografía del INEGI (2003) para los tipos de vegetación; éstos se refieren a las cubiertas vegetales que dado el clima, suelo, geología y biogeografía deberían existir en sitios particulares en ausencia de actividades humanas (SEMARNAT, 2006). La cartografía desglosa los tipos de vegetación en 47 categorías; no obstante, se redujeron a 14 de acuerdo con la propia clasificación de la fuente con una modificación en algunos de sus agrupamientos: se creó una nueva categoría denominada “bosque mixto de pino y encino”, integrada por el bosque de pino-encino y el bosque de encino-pino. Estos tipos de vegetación estaban incluidos, en la fuente original, dentro de bosques de coníferas y bosque de encino, respectivamente. La razón para realizar esta nueva categoría es que los ecotonos entre los bosques de coníferas y los de encino reiteradamente han sido señalados como un hábitat particularmente rico en especies de orquídeas (Soto-Arenas, 1996; Halbinger y Soto-Arenas, 1997; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Hågsater *et al.*, 2015).

Variables ambientales

Las características ambientales presentes en los sitios de colecta en México fueron obtenidas a partir del empleo de variables climáticas y topográficas en formato digital y con resolución espacial de ~1 km (Tabla 1). En caso de las primeras, se emplearon las 19 variables bioclimáticas de Cuervo-Robayo *et al.* (2014), las cuales son una representación, actualizada para México, de variables bioclimáticas estimadas mediante técnicas de

interpolación geográfica de datos de temperatura y precipitación de estaciones meteorológicas y que corresponden al periodo 1910-2009. También fue considerada la evapotranspiración real; ésta se calculó mediante la ecuación de Turc:

$$ETR = \frac{P}{\sqrt{0.9 + \left(\frac{P^2}{L^2}\right)}} \quad (1)$$

Donde P= precipitación total anual (mm), $L = 300 + 25T + 0.05T^3$, T= temperatura media anual (°C) y ETR= evapotranspiración real anual (mm). Adicionalmente, también fueron empleadas la evapotranspiración del trimestre más húmedo y del trimestre más seco.

Tabla 1. Variables ambientales. Unidades de temperatura en °C, precipitación y evapotranspiración en mm, altitud en m y orientación y pendiente en °. * Variables calculadas a partir de la información de Cuervo-Robayo *et al.* (2014). ** Variables calculadas a partir del modelo digital de elevación obtenido de INEGI (2013a).

ID	Variable	ID	Variable
BIO1	Temperatura media anual	BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO2	Rango de temperatura diurno medio (temperatura máxima – temperatura mínima)	BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
BIO3	Isotermalidad [(Bio2 / Bio7) * (100)]	BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO4	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar * 100)	BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente	BIO18	Precipitación del trimestre más caliente
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío	BIO19	Precipitación del trimestre más frío
BIO7	Rango de temperatura anual (Bio5 – Bio6)	ETR*	Evapotranspiración real anual
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	ETRH*	Evapotranspiración real del trimestre más húmedo
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco	ETRS*	Evapotranspiración real del trimestre más seco
BIO10	Temperatura media del trimestre más caliente	ALT	Altitud
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío	ORI**	Orientación
BIO12	Precipitación total anual	PEN**	Pendiente
BIO13	Precipitación del mes más húmedo	TOPO	Cantidad de topografías

Dado que la riqueza de especies está relacionada con la complejidad del terreno (Espinosa y Ocegueda, 2008), se consideraron para este estudio cuatro características del relieve: altitud, orientación, pendiente y el número de topoformas en que se encuentran el conjunto las colectas por ecorregión o tipo de vegetación (INEGI, 2013a; INEGI, 2001). La elección de estas variables se debió a que son un recurso libre, a que tienen una resolución espacial adecuada para los fines de este estudio y a que tienen un sentido biológico por tener una influencia directa sobre la distribución de las plantas (Austin, 2007), ya que no sólo reflejan precipitación y temperatura, sino también sus variaciones a lo largo del año, además del hecho de que variables similares han sido empleadas en otros trabajos para un fin análogo (*e.g.*, Nichols *et al.*, 1998; López-Mata *et al.*, 2011).

Análisis de la información

Base de datos

Se calcularon dos curvas de acumulación de especies, con el fin de estimar la representatividad de las especies presentes en la base de datos con la esperada estadísticamente para México (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para una de las curvas, se empleó como medida de comparación el esfuerzo de muestreo de las ecorregiones donde hay colectas de orquídeas y, para la otra, los tipos de vegetación que presentaron colectas; el esfuerzo de muestreo medido de esta forma se orientó por lo realizado por Lobo y Martín-Piera (2002) y Hortal y Lobo (2002), quienes realizaron un análisis análogo para escarabajos empleando grandes superficies (cuadros de 2500 km² de una malla que dividió la península Ibérica) en lugar de las habituales unidades de muestreo que extienden unos cuantos kilómetros cuadrados o menos y donde los datos de las especies se obtuvieron igualmente de bases de datos computarizadas. Los análisis se realizaron en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2009) con 100 corridas al azar. La asíntota de ambas curvas se estimó ajustando la ecuación de Clench a la curva de acumulación (Soberón y Llorente, 1993) mediante el método Simplex and Quasi-Newton en el programa STATISTICA (StatSoft, 2011). Se empleó la ecuación de Clench debido a su buen desempeño en circunstancias de alta incidencia de especies raras, como sucede con la orquideoflora

mexicana (ver Figura 6) y cuando se trabaja en áreas extensas y heterogéneas, como el territorio mexicano (Soberón y Llorente, 1993).

Diversidad y endemismo

Con la finalidad de evaluar la riqueza y el endemismo de la familia Orchidaceae en México, se construyó una tabla de ausencia (0) y presencia (1) de los registros de la base de datos en cada una de las unidades que conforman las ecorregiones y los tipos de vegetación; a partir de ella se calculó la diversidad de especies mediante la riqueza específica. El endemismo se evaluó, en primer lugar, con el cálculo de las especies restringidas a una sola unidad (*i.e.*, endemismo no ponderado). Sin embargo, esta forma de evaluar el endemismo presenta algunos inconvenientes como: anular o subvalorar la información que pueden aportar aquellas unidades carentes de especies restringidas a ellas, mostrar una correlación directa con el número de especies por unidad, además que la elección de un determinado número de unidades (en este caso una) para considerar endémica o no a una especie resulta arbitraria (Crisp *et al.*, 2001).

Dada esta situación, se optó por también emplear el índice de endemismo ponderado corregido (CWE, por sus siglas en inglés; Linder, 2001; Crisp *et al.*, 2001), el cual resulta de la división del índice ponderado de endemismo (WE, por sus siglas en inglés) de cada unidad, entre la riqueza específica de la misma. Estos índices se obtienen por medio de las siguientes formulas:

$$WE = \sum_{t \in T} \frac{r_t}{R_t} \quad (2)$$

$$CWE = \frac{WE}{riqueza\ de\ especies} \quad (3)$$

donde t=una especie del conjunto T (la orquideoflora total de México), r_t = la distribución local de especie t en una unidad (ausencia=0, presencia=1) y R_t = número total de unidades en las que se encuentra la especie t. No se utilizó el WE debido a que, al igual que el endemismo no ponderado, está directamente correlacionado con el número de especies por unidad (ecorregión o tipo de vegetación en este trabajo).

Recambio de especies

Se aplicaron los índices de similitud de Jaccard y Sørensen con el fin de cuantificar el recambio de las especies entre las distintas unidades (ecorregiones y tipos de vegetación); además, con estos índices se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos empleando el agrupamiento promedio no ponderado (UPMGA, por sus siglas en inglés), con el software STATISTICA (StatSoft, 2011). La elección de estos métodos se debió a su amplia utilización y al tipo de información (ausencia-presencia) con la que se contó para este estudio.

Análisis de parsimonia de endemismos

Para determinar patrones jerárquicos en la distribución de las orquídeas en México, así como de sus relaciones con la orquideoflora de países cercanos, se efectuó un análisis de parsimonia¹ de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés; Rosen y Smith, 1988; Morrone, 1994, 2014a). Este método puede ayudar a revelar asociaciones entre áreas de endemismo, evidenciadas por la presencia de especies exclusivas compartidas, que podrían interpretarse como resultado de eventos históricos y donde la vicarianza ha sido el principal proceso causante de la distribución actual de las especies.

Las unidades geográficas que se analizaron fueron las ecorregiones junto con la orquideoflora de Canadá-Estados Unidos (excepto florida), Florida, Cuba, Belice, Nicaragua, Costa Rica y Panamá. A pesar que la orquideoflora externa a México no está dividida por ecorregiones, sino políticamente, puede afirmarse que representan entidades discretas, distintas a las ecorregiones mexicanas. No se realizó este análisis con los tipos de vegetación, porque al contrario que las ecorregiones, gran parte de los tipos de vegetación presentes en otros países de la región son compartidos con México, es decir, no representan unidades distintas a las mexicanas, sino más bien parte de un continuo dividido artificialmente por límites políticos, además de que los tipos de vegetación no

¹En un contexto general, el criterio de parsimonia significa simplicidad. Se basa en lo que sea denominado “la navaja de Occam”, que en su acepción más habitual indica que: de entre todas las hipótesis coherentes con un mismo conjunto de datos, la más probable es la más sencilla (Ribera y Melic, 1996). Dentro de un PAE implica que el mejor arreglo topológico (*i.e.*, cladograma o “árbol”) que explica las relaciones entre las áreas bajo estudio, es aquel que su construcción conlleva el menor número de pasos.

necesariamente tienen un origen ni historia biogeográfica común en todas las áreas donde se distribuyen.

Para ello, a la matriz anteriormente construida para las ecorregiones le fueron agregadas las especies (codificadas por su ausencia o presencia) de las nuevas áreas incluidas: Canadá-Estados Unidos (excepto florida), Florida, Cuba, Belice, Nicaragua, Costa Rica y Panamá. Esta nueva matriz fue analizada mediante una búsqueda heurística con el programa PAUP*4.0b (Swofford, 2002), con 1,000 réplicas aleatorias de adición paso a paso para los árboles iniciales; se buscaron los árboles más cortos mediante intercambio y reconexión de ramas con la opción "TBR" y se retuvieron hasta 10 árboles óptimos por réplica. Se calculó un árbol de consenso estricto para mostrar los grupos que concuerdan en todos los árboles resultantes y éste fue arraigado con una región hipotética en la que todas las especies incluidas en la matriz fueron codificadas como ausentes.

Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo

Para conocer qué regiones de México presentan un mayor o menor valor de lo esperado en cuanto a riqueza de especies y grado de endemismo (por medio del valor del CWE), así como determinar cuál de las variables ambientales explica mejor dicho patrón, se realizaron modelos de regresión lineal múltiple. El primer paso fue dividir el territorio mexicano en una malla de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ de latitud y longitud; se eliminaron las celdas que no contuvieran al menos un registro de colecta de orquídeas y aquellas celdas que contenían un número menor a cinco registros fueron fusionadas con celdas contiguas que pertenecieran a la misma ecorregión. Esto resultó en un total de 151 celdas a utilizar. Se procedió al agrupamiento debido a que no era posible calcular estadísticos básicos (*i.e.*, mínimo, máximo, media, rango y desviación estándar) para cada celda individual de la malla y a que en algunas áreas del norte de México no fue posible hacer agrupamientos de celdas contiguas que contuvieran más de cinco registros de colecta de orquídeas.

Posteriormente, se obtuvo el perfil ambiental de cada unidad (*i.e.*, celda o agrupamiento de ellas) mediante los datos obtenidos de un muestreo de las variables ambientales, a partir de los registros de colecta en el interior de cada unidad. Con el fin de no simplificar las

características de las unidades e incorporar la amplitud de la heterogeneidad ambiental existente dentro de ellas, se calcularon sus estadísticos descriptivos: mínimo, máximo, media, rango y desviación estándar (para cada variable empleada, excepto para cantidad de topofomas), que a su vez fueron utilizadas como nuevas variables.

Las 126 variables ambientales obtenidas (bio1 mínima, bio1 máxima, bio1 media, bio1 rango, bio1 desviación estándar, bio2 mínima, etc.) se sometieron a la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors con el software R (R Core Team, 2014); a diferencia de la mayoría de las pruebas estadísticas, en ésta se buscan valores de p altos ($p > 0.5$). Debido a que no todas las variables presentaban una distribución normal, las que obtuvieron un valor de $p < 0.05$ fueron transformadas, con el fin de normalizarlas, mediante la extracción de su raíz cuadrada, $\ln(x)$ o $\ln(x+1)$, según el tipo de sesgo en su distribución; al realizar esta transformación también se logró evitar la heterocedasticidad de las variables. Las variables en las cuales no se logró normalidad, a pesar de la transformación, fueron excluidas del análisis, debido a las restricciones que supone este tipo de análisis.

Se procedió a realizar dos modelos de regresión lineal en el programa ArcGIS 10.3 (ESRI, 2015) mediante la herramienta “Exploratory Regression”, uno donde la variable dependiente fue la riqueza de especies y otro en que fue el valor del CWE, ambos en función de las variables ambientales que pasaron la prueba de normalidad (variables independientes). Esta herramienta evalúa todas las posibles combinaciones entre las variables independientes (variables explicativas) y busca aquellos modelos de regresión que expliquen mejor la variable dependiente, al cumplir distintos criterios estadísticos que son especificados *a priori*.

Los parámetros establecidos fueron: la cantidad mínima de variables aceptadas por un modelo válido se estableció en dos y el máximo en 15, con el fin de permitir al software buscar entre una amplia gama de posibles modelos, pero sin que ello implique un muy alto requerimiento computacional. El mínimo valor de R^2 ajustada se estableció en 0.5 para obtener una combinación de variables que permitan explicar al menos el 50% de la variación espacial de la riqueza y el endemismo de las especies de orquídeas en México. Con la finalidad de evitar a la colinealidad entre las variables ambientales, se evaluó el factor de

inflación de la varianza (*VIF*, por sus siglas en inglés). De esta forma, un modelo de regresión fue considerado válido cuando las variables que lo conforman presentaron valores $VIF < 5$, tal como es sugerido por la propia herramienta en ArcGIS. El nivel de significancia estadística de las variables independientes fue establecido en $p < 0.05$; en tanto, el valor de significancia estadística para pasar la prueba de normalidad de los residuos de los modelos de regresión fue de $p > 0.5$.

Tradicionalmente, los modelos de regresión lineal múltiple no toman en cuenta la estructura geográfica-espacial de los datos; no obstante, la autocorrelación espacial debe ser controlada ya que puede modificar sustancialmente los resultados y las interpretaciones de los análisis estadísticos (Legendre, 1993; Beale, 2010). Dentro de la herramienta “Exploratory Regression”, es calculado el índice *I* de Moran, el cual evalúa la existencia de autocorrelación espacial a partir de los residuales del modelo. Un índice *I* de Moran estadísticamente no diferente de cero indica ausencia de autocorrelación espacial (Rodríguez *et al.*, 2010; Galán *et al.*, 2011); para este caso se estableció un valor de $p > 0.1$, ya que al igual que las pruebas de normalidad, se buscan valores de p altos.

Los mejores modelos de regresión se seleccionaron cuando carecían de autocorrelación espacial, los valores de $VIF < 5$ (Chatterjee y Hadi, 2012) y se obtuvo el valor del criterio de información Akaike (*AIC_c*) más bajo; este último penaliza aquellos modelos con un mayor número de variables independientes empleadas para explicar la variable dependiente (Burnham y Anderson, 2002; Schermelleh-Engel *et al.*, 2003; López-Mata *et al.*, 2011).

RESULTADOS

Base de datos

Como resultado de la depuración de la base de datos se obtuvo información de 1,266 especies de orquídeas presentes en México, repartidas en 166 géneros. Esta base de datos representa casi la totalidad de las especies mexicanas. Cabe aclarar que no se consideraron especies como *Gongora cassidea* Rchb.f., *Habenaria irazuensis* Schltr., *Habenaria rotundifolia* Conzatti (*non* Richards., *non* Lindl.) o *Prosthechea abbreviata* (Schltr.) W.E. Higgins, para las cuales su presencia en México es dudosa o no se ha determinado su identidad taxonómica. O, en el caso de *Amoana latipetala* Leopardi & Hágsater, por ser una especie de la cual se desconoce la localidad de colecta precisa del único ejemplar conocido (procedente de Guerrero u Oaxaca; Leopardi *et al.*, 2012); aunque para esta última, R. Solano (com. pers.) sugiere la posibilidad de que represente un sinónimo de *Amoana kienastii* (Rchb. f.) Leopardi & Carnevali.

Las curvas de acumulación de especies (Figura 5) indican el número de especies colectadas como una función del esfuerzo de muestreo (*i.e.*, número de registros) en las ecorregiones y tipos de vegetación. Ambas curvas muestran un buen ajuste con respecto a la ecuación de Clench (ecorregiones: $R^2=0.999$, especies observadas=1,266, especies esperadas=1,651; tipos de vegetación: $R^2=0.999$, especies observadas=1,266, especies esperadas=1,554); sin embargo, ninguna de las curvas alcanzó la asíntota y los modelos indican que aún faltan por registrar, para la orquideoflora mexicana, entre 385 spp. (23.3%) en el caso de las ecorregiones y 288 spp. (18.5%) en el caso de los tipos de vegetación.

Las 1,266 especies de la base de datos están respaldadas por 56,143 registros únicos. En promedio, cada especie está representada por 44.3 registros, pero en la Figura 6 puede apreciarse que un bajo porcentaje de ellas (28%) tiene ≥ 44 registros; el 10% de las especies (126) están representados por un único registro, mientras que solamente el 3.4% de las

especies (43) cuentan con más de 200 registros; *Prosthechea cochleata* (L.) W.E. Higgins, una especie epífita abundante y ampliamente distribuida en selvas húmedas de la vertiente del Golfo de México, fue la especie mejor representada (715 registros).

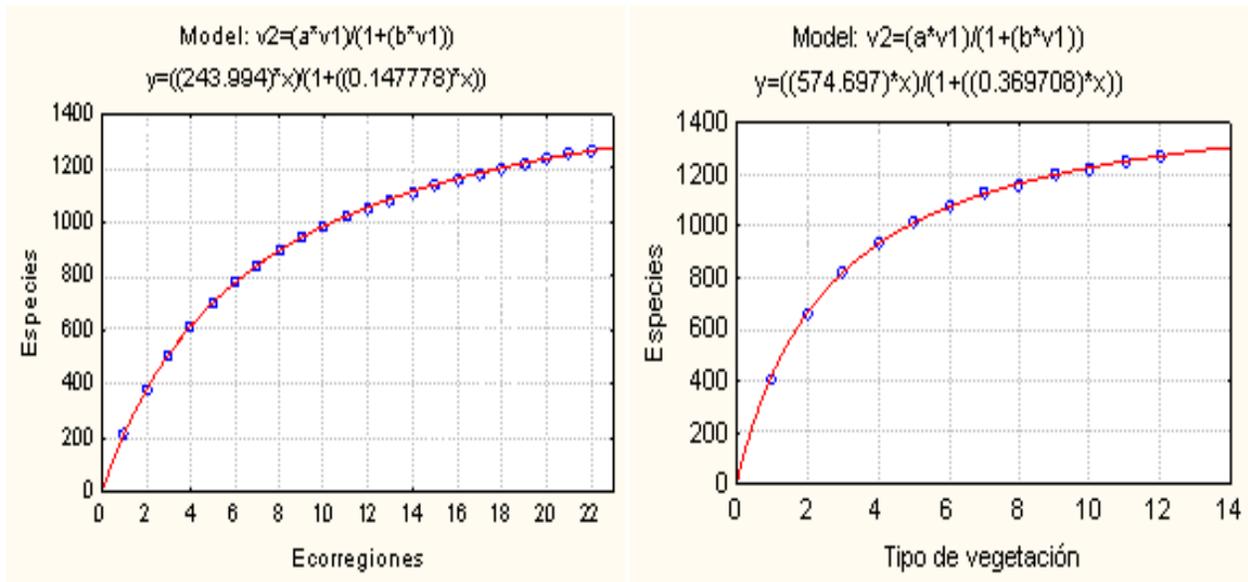


Figura 5. Curvas de acumulación de especies para las ecorregiones y los tipos de vegetación. En ambas gráficas la línea roja representa la curva de acumulación de especies esperada, mientras los círculos azules trazan la curva obtenida a partir de las especies observadas.

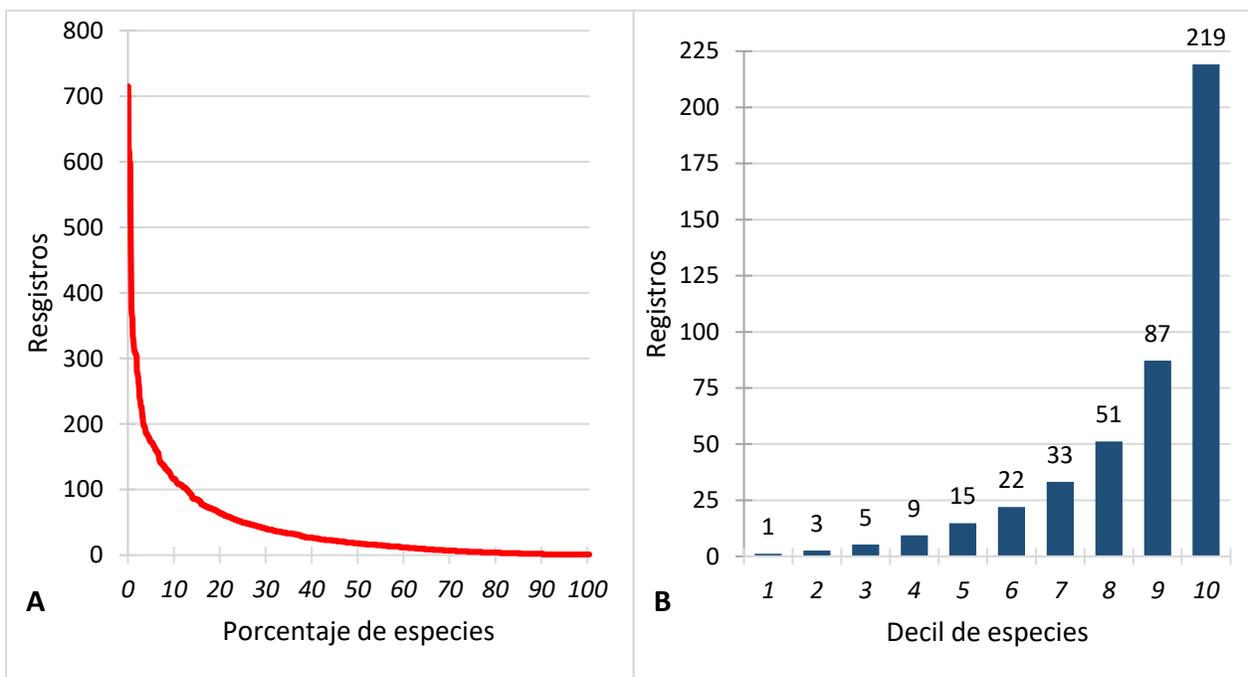


Figura 6. Frecuencia de registros por especie. A: número de registros por especie, B: número promedio de registros por decil de especies.

La distribución de los registros en una dimensión temporal exhibe importantes contrastes. En la Figura 7 es apreciable un destacable esfuerzo de colecta de orquídeas en México en la década de 1930, periodo en el que se descubrieron 320 nuevas especies y fueron publicadas años después en la obra de Williams (1951). Otro impulso importante, de hecho, el más importante en la historia de orquideología mexicana, inició en la década de 1970, por lo cual un alto porcentaje de los registros de orquídeas mexicanas incorporados en la base de datos analizada aquí (75%) procede de los últimos 50 años, particularmente de la década de 1980, decenio en el que se colectó poco más del 30% de todos ellos. Es interesante observar que para 1950 ya se había colectado ejemplares de 765 spp., pero en la obra de Williams (1951) únicamente se reconocían para México 609 taxa (Figura 7) y que en 1980 había colectas de 1,146 spp. pero Soto-Arenas (1988) sólo listó 918 spp. pocos años después.

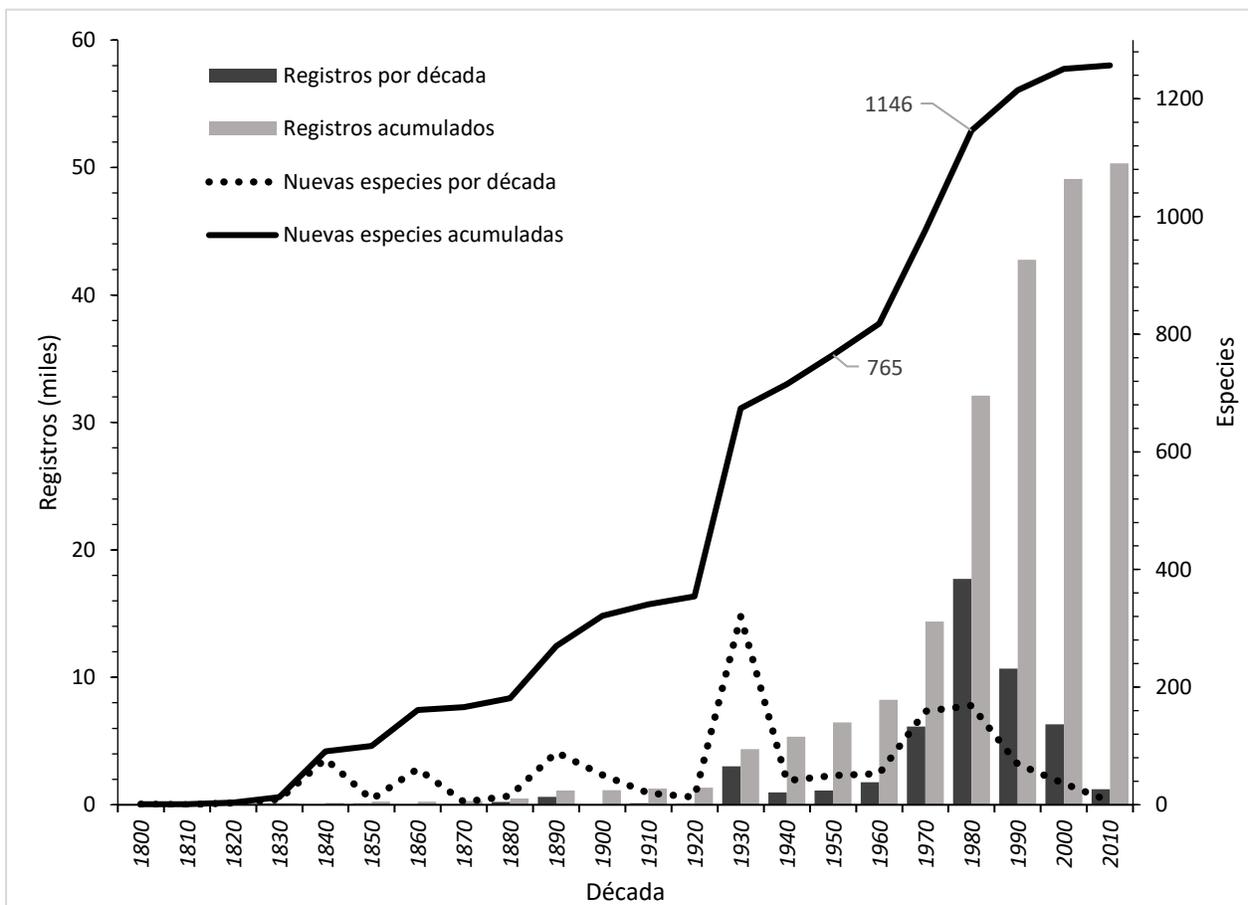


Figura 7. Distribución temporal de los registros de colecta y de especies colectadas por primera vez para la orquideoflora mexicana.

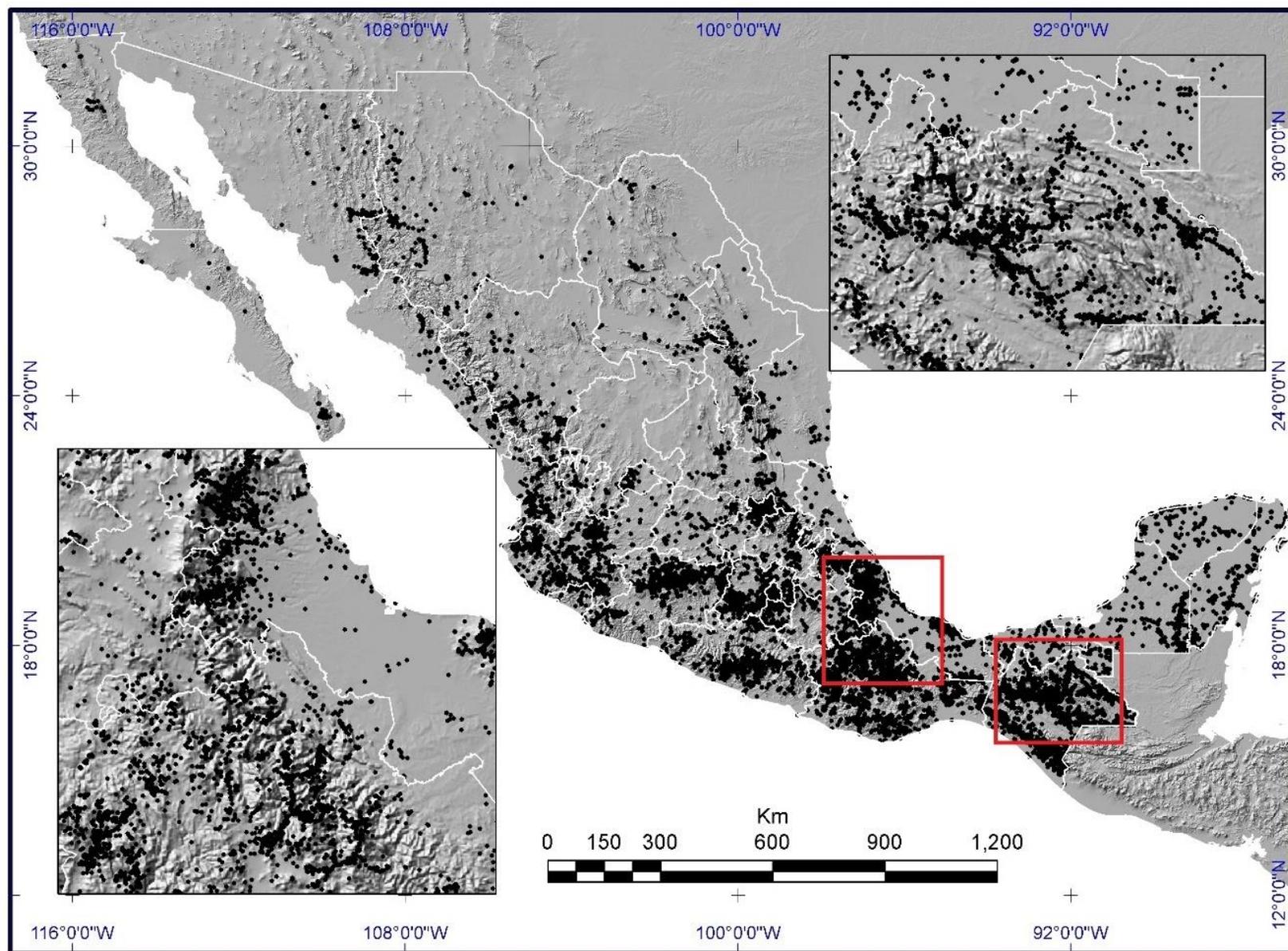


Figura 8. Distribución espacial de los registros de colecta de orquídeas en México.

Como se muestra en la Figura 8, la distribución espacial de las colectas de orquídeas en el territorio mexicano es desigual; se aprecia una clara disminución en el número de colectas desde la porción central de México hacia el norte, mientras que en la región sur se concentra la mayor proporción de los registros. Sin embargo, a pesar de que el sur de México (*i.e.*, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas) se encuentra mejor colectado que el resto del país (ver Figura 8), aún dentro de esta región existen claras zonas donde el esfuerzo de colectada es menor, como la depresión del río Balsas (entre los estados de Michoacán y Guerrero) o la Depresión Central de Chiapas.

Diversidad y endemismo

La distribución de la riqueza de especies y del endemismo en el territorio mexicano muestra algunos patrones, tanto al analizarla desde la perspectiva de las ecorregiones por tipos de vegetación. Cuando se habla de su distribución se observa que, de las 22 que componen México, solamente en una de ellas (Planicie costera de Texas-Louisiana) no se encontraron registros de colecta de orquídeas (Figura 9 y 10). Del mismo modo, solamente en uno de los 13 tipos de vegetación no se tienen registros de colectas de orquídeas (áreas sin vegetación aparente). Lo anterior indica que, a pesar que la intensidad de colecta se ha focalizado en regiones particulares, espacialmente se ha abarcado la mayor parte de los ambientes presentes en el territorio mexicano, ya que además las dos unidades sin registros de colecta son unas las de menor superficie en su respectiva cartografía.

Al considerar la diversidad táxica de orquídeas por ecorregiones, la mayor riqueza de especies se presenta en las serranías más meridionales de México, concretamente en la Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas; de hecho, se puede apreciar que la riqueza disminuye conforme aumenta en latitud (Figura 9). Es importante destacar que estas dos ecorregiones en conjunto albergan al menos el 50% de todas las especies de orquídeas mexicanas (Figura 13), a pesar de representar un porcentaje relativamente pequeño de la superficie del país (<5%).

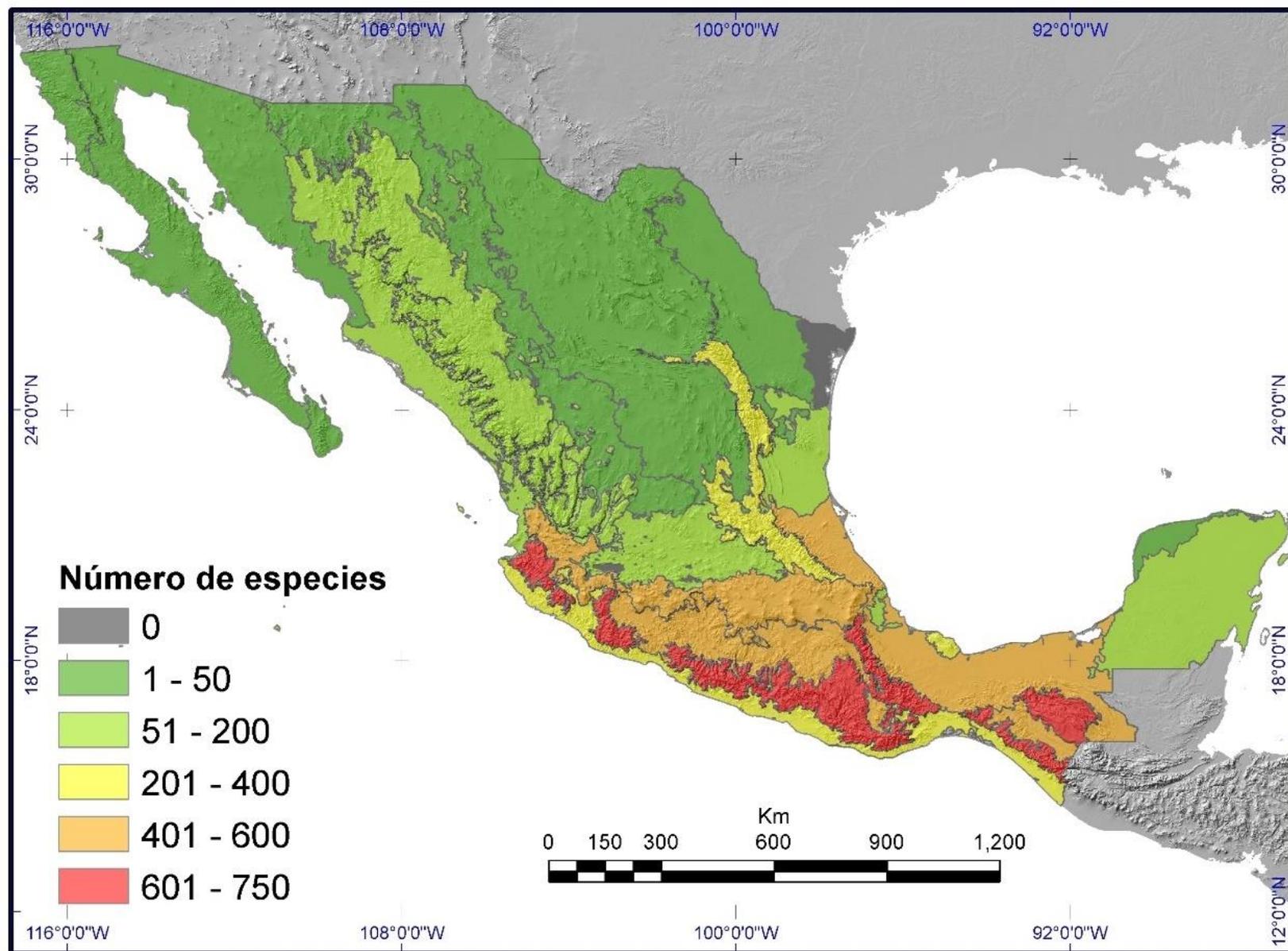


Figura 9. Distribución geográfica de la diversidad de especies de orquídeas en las ecorregiones de México.

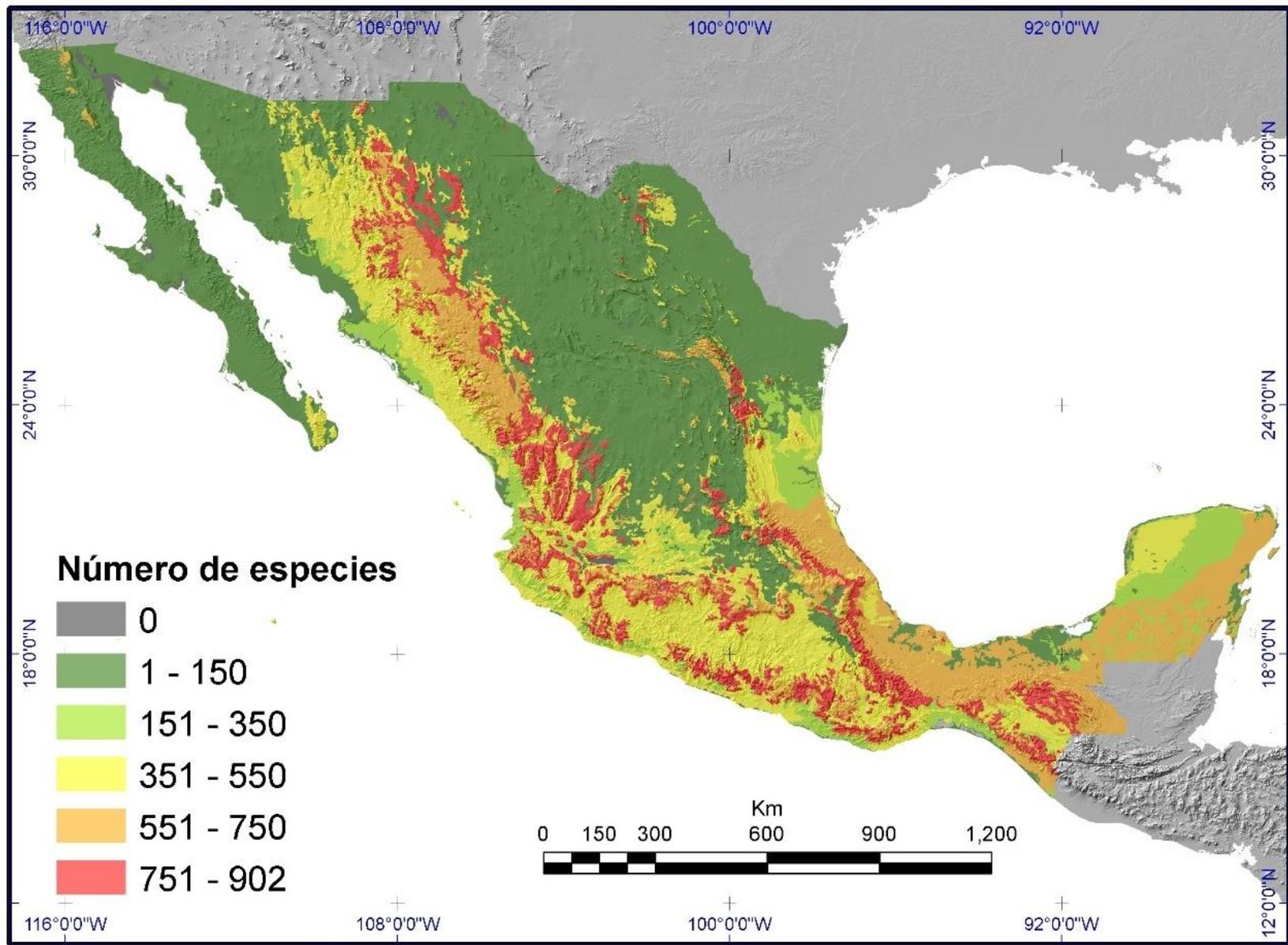


Figura 10. Distribución geográfica de la diversidad de especies de orquídeas en los tipos de vegetación de México.

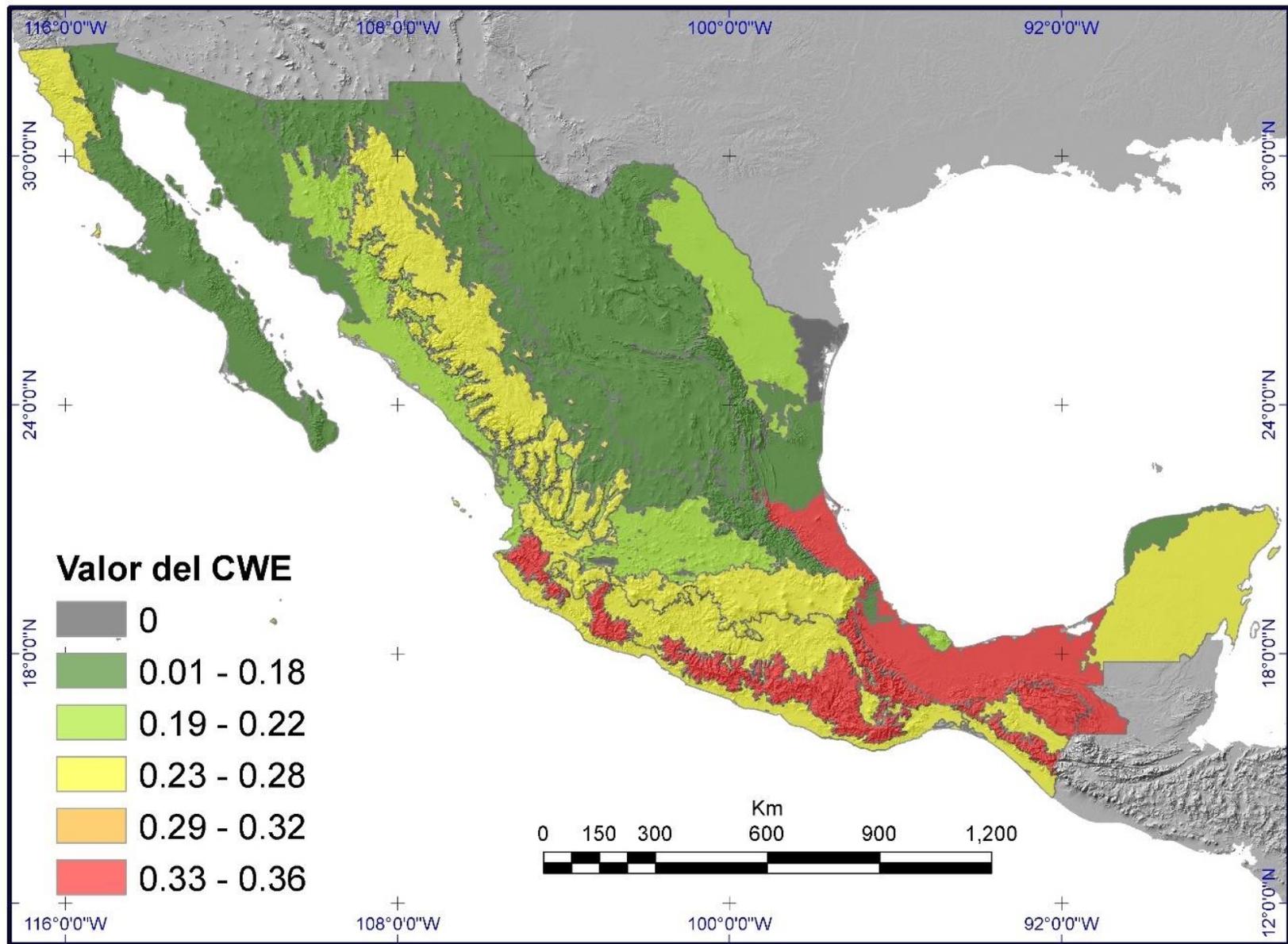


Figura 11. Distribución geográfica del endemismo de las orquídeas en las ecorregiones de México.

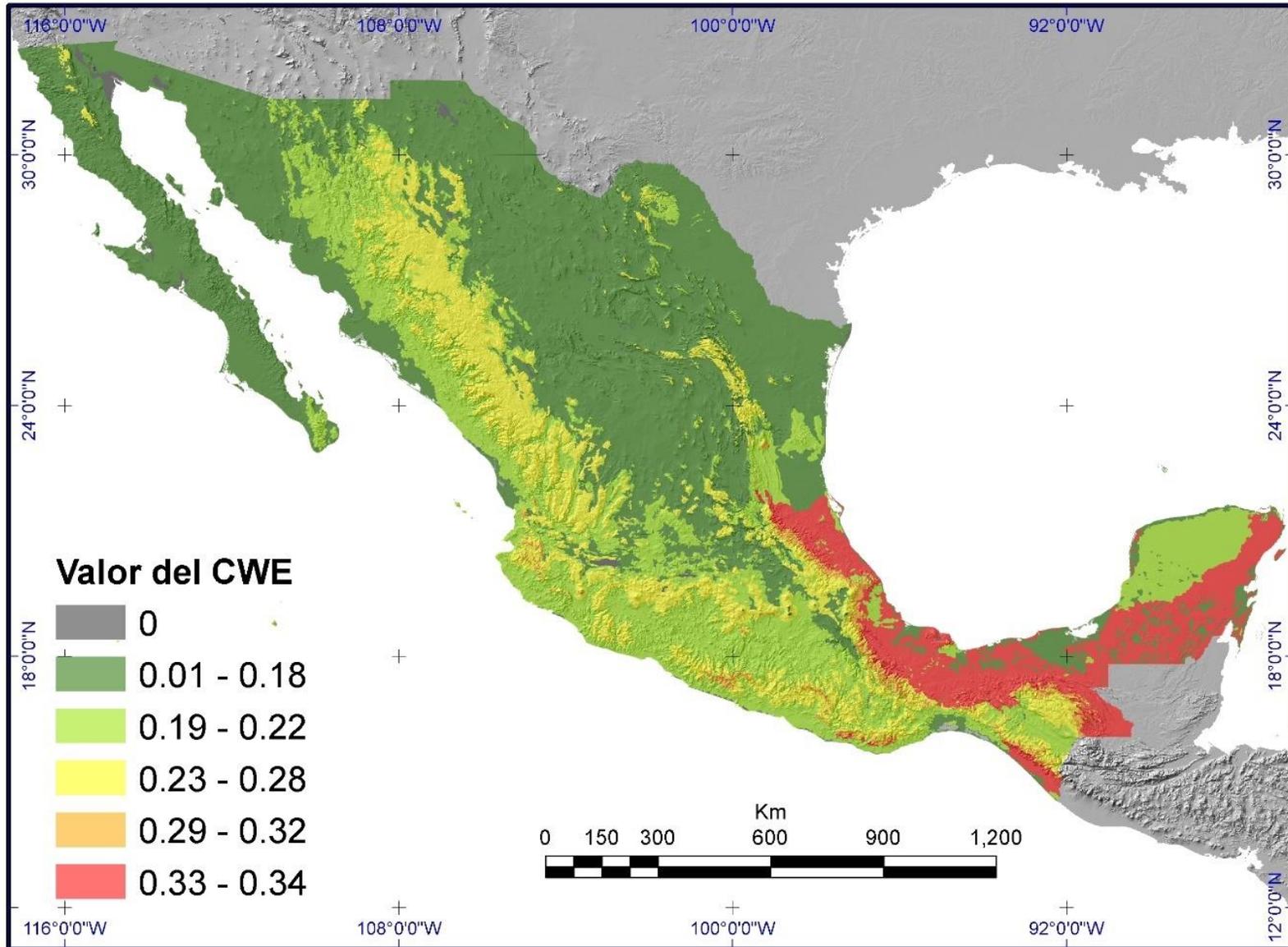


Figura 12. Distribución geográfica del endemismo de las orquídeas en los tipos de vegetación de México.

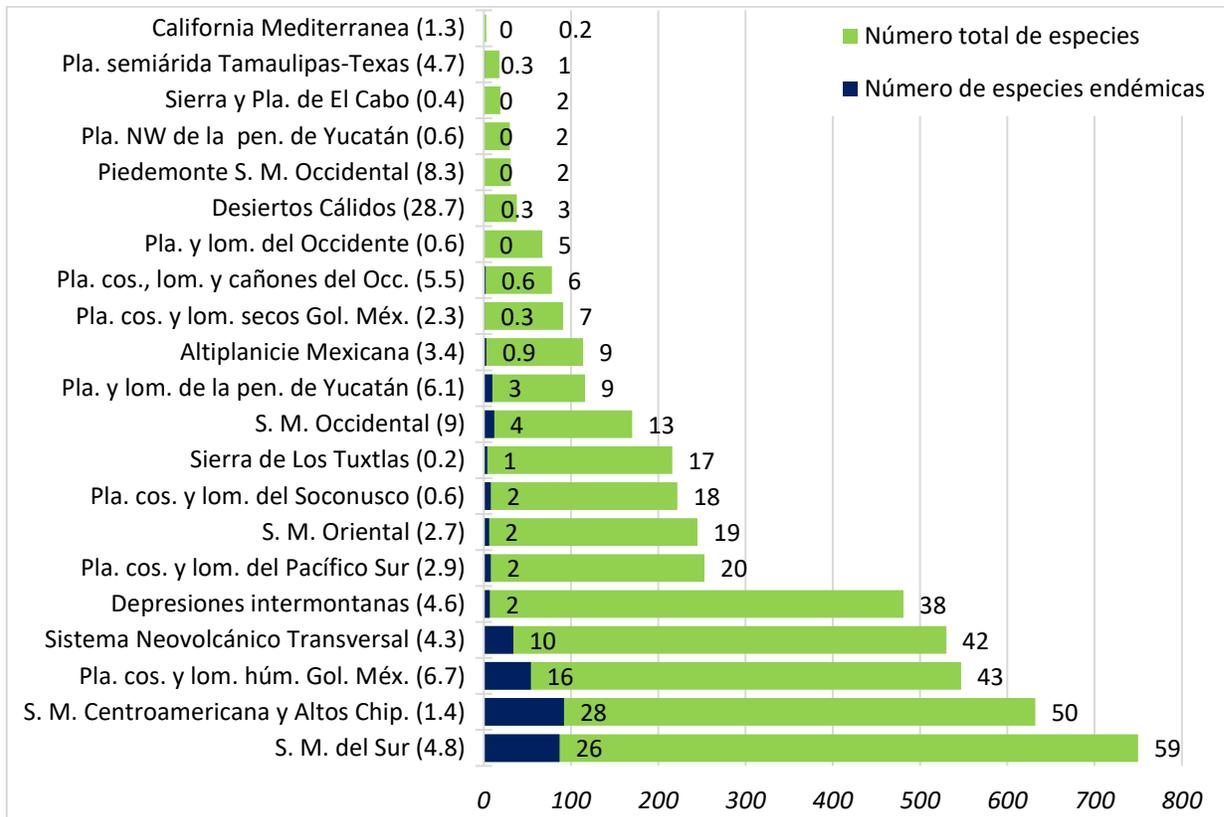


Figura 13. Distribución de la riqueza y el endemismo de las orquídeas mexicanas por ecoregión. Los valores entre paréntesis indican el porcentaje del área que ocupa la ecoregión en México; los números después de las barras azules y verdes indican el porcentaje respecto al total de las especies endémicas (330) y el porcentaje respecto al total de las especies mexicanas de orquídeas (1,266), respectivamente.

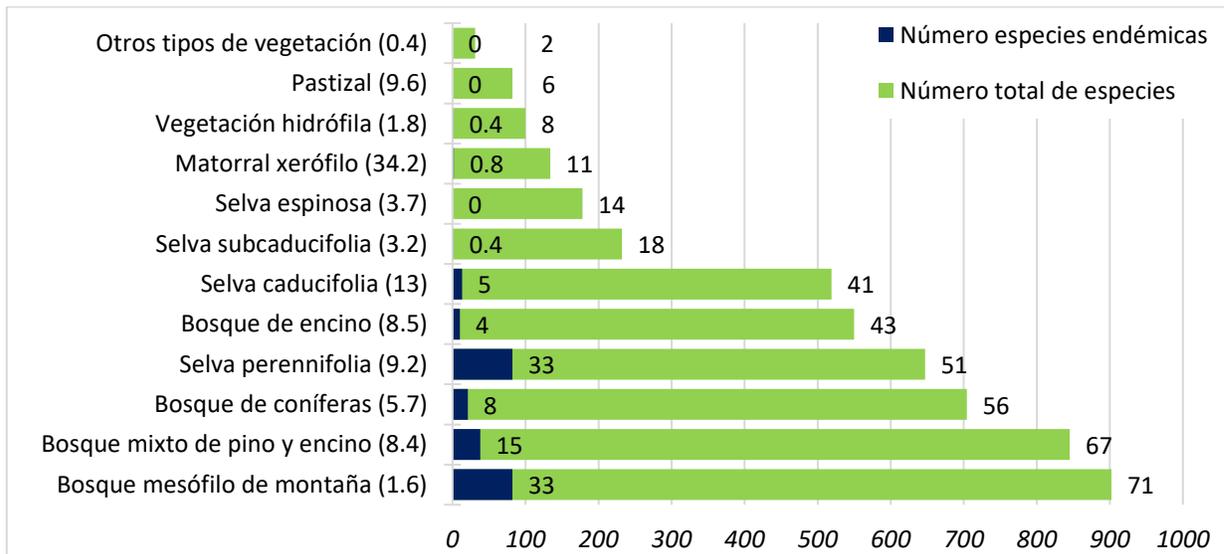


Figura 14. Distribución de la riqueza y el endemismo de las orquídeas mexicanas por tipo de vegetación. Los valores entre paréntesis indican el porcentaje del área que ocupa el tipo de vegetación en México y los números después de las barras azules y verdes indican el porcentaje respecto al total de las especies endémicas (250) y el porcentaje respecto al total de las especies mexicanas de orquídeas (1,266), respectivamente.

Las ecorregiones que, tanto en números absolutos como relativos presentan la menor cantidad de especies ($\leq 5\%$ de las especies) son las del norte de México, particularmente las del noroeste. En cierta forma esto no sorprende ya que esas áreas son las que presentan los climas más secos del país y, por lo tanto, no son aptos para la presencia de la mayor parte de las orquídeas. No obstante, hay que considerar que en dichas ecorregiones hacen falta estudios florísticos (especialmente en los bosques montanos dentro de ellas) y una revisión de los herbarios locales por parte de especialistas en la familia. Adicionalmente, las ecorregiones que componen a la península de Yucatán resultaron relativamente pobres en especies, específicamente la Planicie Noroccidental de la Península de Yucatán, la cual es la ecorregión al sur del Trópico de Cáncer con la menor diversidad de orquídeas (2%; Figura 9 y 13).

Los tipos de vegetación más ricos en especies son el bosque mesófilo de montaña, bosque mixto de pino y encino, bosque de coníferas y la selva perennifolia, cada uno de ellos albergando al menos la mitad de toda la orquideoflora mexicana (Figura 10 y 14). El bosque mesófilo de montaña destaca sobre los demás tipos de vegetación, tanto cuantitativa como cualitativamente, debido a que su alta diversidad de especies de orquídeas por unidad de área: ocupa el 1.6% del territorio mexicano (INEGI, 2003), pero contiene $>70\%$ de la riqueza táxica de su orquideoflora. Los valores más bajos de riqueza de especies se presentaron, contrastantemente, tanto en algunos de los tipos de vegetación con menor superficie (otros tipos de vegetación y vegetación hidrófila) como en los de mayor extensión en México (matorral xerófilo y pastizal).

En las dos regionalizaciones empleadas, las regiones que corresponden con lo denominado desiertos de “Baja California”, “Sonorense” y “Chihuahuense” exhiben un patrón similar de baja riqueza específica. Esto reafirma la escasez de especies de orquídeas en ambientes desérticos mencionada por múltiples autores (Dressler, 1981, 1993; Hágsater *et al.*, 2015). Sin embargo, no hay que perder de vista que esas regiones han sido las menos colectadas de todo el país para esta familia de plantas, por lo cual no es posible determinar categóricamente si su baja riqueza de especies se debe a su generalizada aridez o a un

limitado esfuerzo de colecta. En contraste, la región semiárida de Tehuacán-Cuicatlán incluye una diversidad de orquídeas substancial.

En lo que respecta al endemismo como el número de especies restringidas a una sola unidad (ecorregión o tipo de vegetación), se aprecia que, al igual que la riqueza de especies en las ecorregiones, éste se concentra en las serranías del sur y en la unidad denominada Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México (Figura 11 y 13). Estas tres ecorregiones en su conjunto cubren menos del 13% del territorio nacional, pero albergan a poco más del 70% de todas las especies endémicas de México. Es de resaltar los bajos valores de endemismo que presentan, en general, todo el resto de las ecorregiones (<5% de las especies endémicas), salvo por el Sistema Neovolcánico Transversal, ecorregión que alberga el 10% de todas las especies endémicas de México en poco más del 4% del territorio nacional.

En cuanto a los tipos de vegetación, sobresalen por su riqueza en especies endémicas el bosque mesófilo de montaña, la selva perennifolia y el bosque mixto de pino y encino (Figura 12 y 14). Al igual que para los patrones de riqueza de especies, los números más bajos de especies endémicas se encuentran en el matorral xerófilo, otros tipos de vegetación, pastizal y vegetación hidrófila, a los que hay que agregar las selvas espinosas y las subcaducifolias. Este patrón de unidades con alta riqueza de especies y alto endemismo y viceversa, refleja claramente lo mencionado por Linder (2001) y Crisp *et al.* (2001) cuando se evalúa el endemismo no ponderado; inesperadamente, al evaluarlo según el índice de endemismo ponderado corregido (CWE), se observa que se conserva este mismo patrón. Lo anterior indica que las ecorregiones Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas, así como los tipos de vegetación bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y la selva perennifolia además de ser importantes en números absolutos y relativos en términos de riqueza de especies, también lo son en especies endémicas, tanto si el endemismo es evaluado de manera no ponderada como con el CWE.

Resultan particularmente interesantes las ecorregiones California Mediterránea y Sierra Madre Oriental y el tipo de vegetación bosque mixto de pino y encino, ya que se salen del

patrón arriba indicado. Por ejemplo, en la ecorregión California Mediterránea sólo hay tres especies registradas, ninguna de ellas endémica a esta unidad; sin embargo, presenta un CWE relativamente alto. Lo anterior indica que, si bien esta ecorregión no es particularmente rica en especies ni cuenta con especies endémicas a ella, las que están presentes se distribuyen en pocas ecorregiones adicionales.

Recambio de especies

La similitud de las orquideofloras entre unidades para cada una de las dos regionalizaciones fue baja con los dos índices empleados (Tabla 2 y 3). De hecho, el valor de similitud promedio más alto fue para los tipos de vegetación con el índice de Sørensen (0.33) y el más bajo lo obtuvieron las ecorregiones con del índice de Jaccard (0.11).

Las ecorregiones que presentaron la mayor similitud fueron la Sierra Madre del Sur y el Sistema Neovolcánico Transversal con una similitud de 0.53 y 0.69 en los índices Jaccard y Sørensen, respectivamente. En esta regionalización se obtuvo un número importante de valores de cero o muy cercanos a éste, lo cual indica la particularidad de las orquideofloras de cada ecorregión. La similitud más alta entre tipos de vegetación fue para el bosque de coníferas y el bosque mixto de pino y encino (Jaccard=0.64 y Sørensen = 0.78), aunque seguida de cerca por la similitud del bosque mixto de pino y encino con el bosque mesófilo de montaña en ambos índices (Tabla 3). Entre tipos de vegetación no se obtuvieron valores de similitud de cero; no obstante, las categorías otros tipos de vegetación y vegetación hidrófila obtuvieron los valores más bajos con ambos índices al compararlos con los restantes tipos de vegetación, varios de los cuales son muy cercanos a cero.

Tabla 2. Índices de similitud entre las orquideofloras registradas en las ecorregiones. En la parte inferior de la diagonal se muestran los valores del índice de Jaccard, en la parte superior los del índice de Sørensen. 9.6: Planicie semiárida de Tamaulipas-Texas, 10.2: Desiertos Cálidos, 11.1: California Mediterránea, 12.1: Piedemonte de la Sierra Madre Occidental, 12.2: Altiplanicie Mexicana, 13.2: Sierra Madre Occidental, 13.3: Sierra Madre Oriental, 13.4: Sistema Neovolcánico Transversal, 13.5: Sierra Madre del Sur, 13.6: Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas, 14.1: Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México, 14.2: Planicie Noroccidental de la Península de Yucatán, 14.3: Planicie Costera, Lomeríos y Cañones del Occidente, 14.4: Depresiones Intermontanas, 14.5: Planicie Costera y Lomeríos del Pacífico Sur, 14.6: Sierra y Planicies de El Cabo, 15.1: Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México, 15.2: Planicie y Lomeríos de la Península de Yucatán, 15.3: Sierra de Los Tuxtlas, 15.5: Planicies y Lomeríos del Occidente, 15.6: Planicie Costera y Lomeríos del Soconusco. Los valores en negritas indican los valores máximos y mínimos en sus respectivos índices. El código numérico que identifica a cada ecorregión fue tomado de la fuente original.

JAC\SØR	9.6	10.2	11.1	12.1	12.2	13.2	13.3	13.4	13.5	13.6	14.1	14.2	14.3	14.4	14.5	14.6	15.1	15.2	15.3	15.5	15.6	
9.6	-	0.39	0.10	0.24	0.15	0.12	0.12	0.05	0.03	0.03	0.09	0.00	0.10	0.04	0.05	0.22	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
10.2	0.24	-	0.10	0.38	0.24	0.25	0.24	0.11	0.06	0.06	0.22	0.03	0.21	0.08	0.07	0.25	0.05	0.05	0.04	0.06	0.06	0.03
11.1	0.05	0.05	-	0.06	0.02	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12.1	0.14	0.23	0.03	-	0.29	0.27	0.17	0.10	0.07	0.04	0.11	0.03	0.22	0.09	0.06	0.36	0.03	0.01	0.01	0.04	0.04	0.03
12.2	0.08	0.13	0.01	0.17	-	0.49	0.34	0.32	0.22	0.13	0.16	0.04	0.40	0.27	0.26	0.18	0.11	0.05	0.05	0.14	0.09	0.09
13.2	0.06	0.14	0.01	0.16	0.33	-	0.38	0.41	0.30	0.17	0.13	0.05	0.51	0.29	0.33	0.17	0.13	0.07	0.06	0.25	0.12	0.12
13.3	0.06	0.14	0.01	0.09	0.20	0.23	-	0.52	0.42	0.39	0.40	0.09	0.19	0.45	0.33	0.11	0.42	0.21	0.42	0.09	0.32	0.32
13.4	0.03	0.06	0.01	0.05	0.19	0.26	0.35	-	0.69	0.42	0.23	0.05	0.22	0.59	0.41	0.06	0.40	0.12	0.32	0.18	0.26	0.26
13.5	0.02	0.03	0.00	0.04	0.13	0.18	0.27	0.53	-	0.52	0.17	0.05	0.16	0.62	0.45	0.04	0.49	0.14	0.34	0.15	0.32	0.32
13.6	0.01	0.03	0.00	0.02	0.07	0.10	0.24	0.27	0.35	-	0.19	0.06	0.09	0.55	0.29	0.03	0.67	0.22	0.43	0.09	0.46	0.46
14.1	0.05	0.12	0.01	0.06	0.08	0.07	0.25	0.13	0.09	0.11	-	0.25	0.14	0.23	0.23	0.09	0.24	0.33	0.36	0.11	0.21	0.21
14.2	0.00	0.01	0.00	0.02	0.02	0.03	0.05	0.02	0.02	0.03	0.14	-	0.07	0.06	0.13	0.04	0.09	0.36	0.12	0.10	0.09	0.09
14.3	0.05	0.12	0.01	0.12	0.25	0.34	0.11	0.12	0.09	0.05	0.08	0.04	-	0.18	0.26	0.23	0.07	0.06	0.05	0.28	0.09	0.09
14.4	0.02	0.04	0.00	0.05	0.15	0.17	0.29	0.41	0.45	0.38	0.13	0.03	0.10	-	0.44	0.06	0.50	0.19	0.38	0.12	0.39	0.39
14.5	0.03	0.04	0.00	0.03	0.15	0.20	0.20	0.26	0.29	0.17	0.13	0.07	0.15	0.28	-	0.05	0.30	0.24	0.25	0.31	0.30	0.30
14.6	0.12	0.14	0.05	0.22	0.10	0.09	0.06	0.03	0.02	0.02	0.05	0.02	0.13	0.03	0.03	-	0.03	0.03	0.02	0.07	0.03	0.03
15.1	0.01	0.03	0.00	0.02	0.06	0.07	0.27	0.25	0.32	0.50	0.14	0.05	0.04	0.34	0.18	0.01	-	0.31	0.52	0.08	0.42	0.42
15.2	0.00	0.03	0.00	0.01	0.03	0.04	0.12	0.07	0.08	0.12	0.20	0.22	0.03	0.10	0.14	0.02	0.18	-	0.34	0.16	0.25	0.25
15.3	0.00	0.02	0.00	0.00	0.03	0.03	0.27	0.19	0.21	0.27	0.22	0.06	0.02	0.23	0.14	0.01	0.35	0.20	-	0.08	0.42	0.42
15.5	0.00	0.03	0.00	0.02	0.08	0.14	0.05	0.10	0.08	0.05	0.06	0.05	0.16	0.07	0.18	0.04	0.04	0.09	0.04	-	0.14	0.14
15.6	0.00	0.02	0.00	0.02	0.05	0.07	0.19	0.15	0.19	0.30	0.12	0.05	0.05	0.24	0.18	0.02	0.27	0.15	0.27	0.07	-	-

Tabla 3. Índices de similitud entre las orquideofloras registradas en los tipos de vegetación. En la parte inferior de la diagonal se muestran los valores del índice de Jaccard, en la parte superior los del índice de Sørensen. BC: Bosque de coníferas, BE: Bosque de encino, BMM: Bosque mesófilo de montaña, BPE: Bosque mixto de pino y encino, MX: Matorral xerófilo, OTV: Otros tipos de vegetación, PAS: Pastizal, SC: Selva caducifolia, SE: Selva espinosa, SP: Selva perennifolia, SSC: Selva subcaducifolia, VH: Vegetación hidrófila. Los números resaltados en negritas indican los valores máximos y mínimos en sus respectivos índices.

JAC\SØR	BC	BE	BMM	BPE	MX	OTV	PAS	SC	SE	SP	SSC	VH
BC	-	0.70	0.72	0.78	0.29	0.06	0.18	0.66	0.29	0.53	0.36	0.16
BE	0.53	-	0.61	0.71	0.35	0.09	0.23	0.70	0.36	0.44	0.41	0.23
BMM	0.56	0.44	-	0.77	0.21	0.05	0.13	0.59	0.26	0.64	0.34	0.15
BPE	0.64	0.55	0.62	-	0.26	0.06	0.16	0.65	0.28	0.54	0.36	0.15
MX	0.17	0.21	0.12	0.15	-	0.16	0.42	0.33	0.29	0.20	0.19	0.26
OTV	0.03	0.05	0.03	0.03	0.09	-	0.20	0.10	0.17	0.08	0.17	0.23
PAS	0.10	0.13	0.07	0.09	0.26	0.11	-	0.24	0.28	0.14	0.16	0.39
SC	0.49	0.54	0.41	0.48	0.20	0.05	0.13	-	0.39	0.48	0.47	0.27
SE	0.17	0.22	0.15	0.16	0.17	0.09	0.16	0.24	-	0.29	0.40	0.46
SP	0.36	0.28	0.47	0.37	0.11	0.04	0.08	0.31	0.17	-	0.35	0.22
SSC	0.22	0.26	0.20	0.22	0.11	0.09	0.09	0.31	0.25	0.21	-	0.31
VH	0.09	0.13	0.08	0.08	0.15	0.13	0.24	0.15	0.30	0.12	0.19	-

Los dos dendrogramas resultantes para cada regionalización (uno elaborado con el índice de Jaccard y otro con el de Sørensen) resultaron en los mismos agrupamientos, aunque con pequeñas diferencias en la topología (Figura 15 y 16). En las ecorregiones se distinguen cinco agrupaciones principales, las cuales están formadas por ecorregiones esencialmente contiguas: I) formado por tres unidades, dos de ellas adyacentes (aquellas unidades que conforman la Península de Yucatán) y una disyunta (Planicies costeras y lomeríos secos del Golfo de México), pero todas localizadas en la vertiente del Golfo de México; II) constituido básicamente por todos los sistemas de sierras del país (con la excepción de la Sierra Madre Occidental y Sierra del Cabo), las depresiones entre ellas y las planicies costeras colindantes; III) la Sierra Madre Occidental y Altiplanicie Mexicana; IV) los grandes desiertos del norte de México; V) California Mediterránea formó una entidad independiente de las demás.

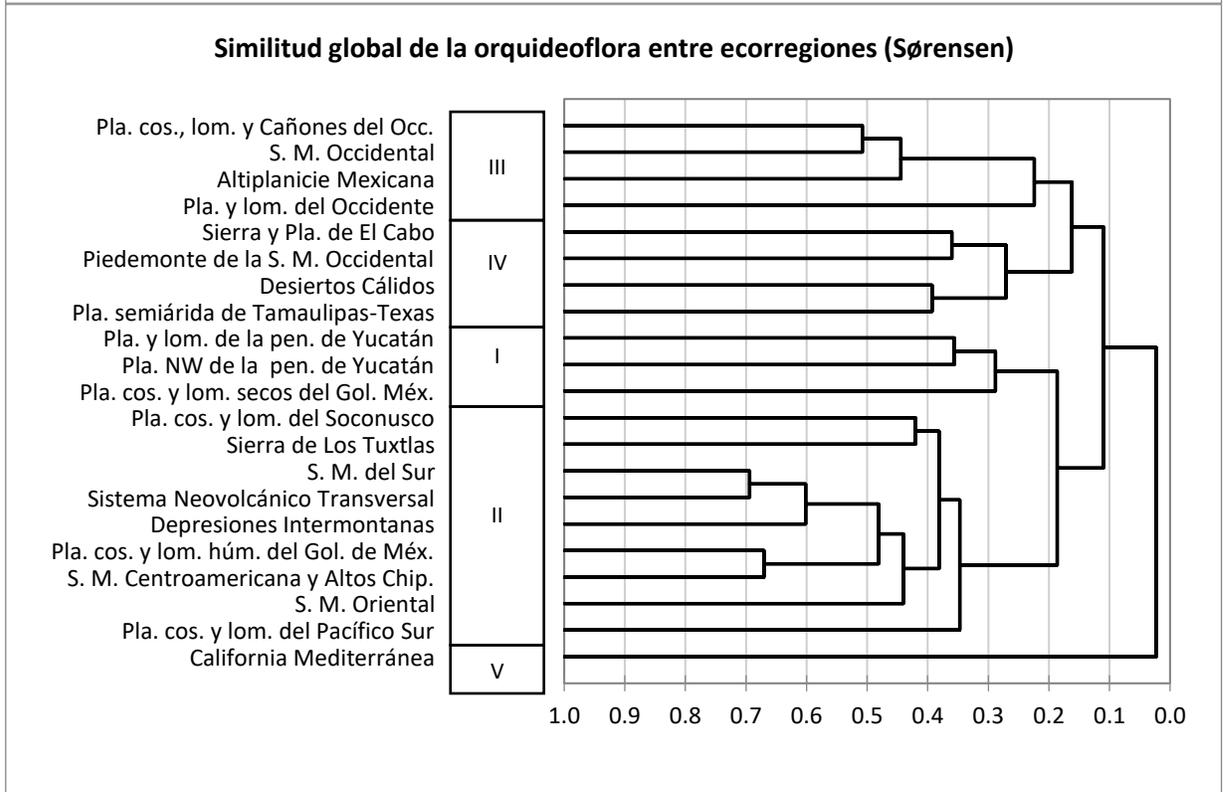
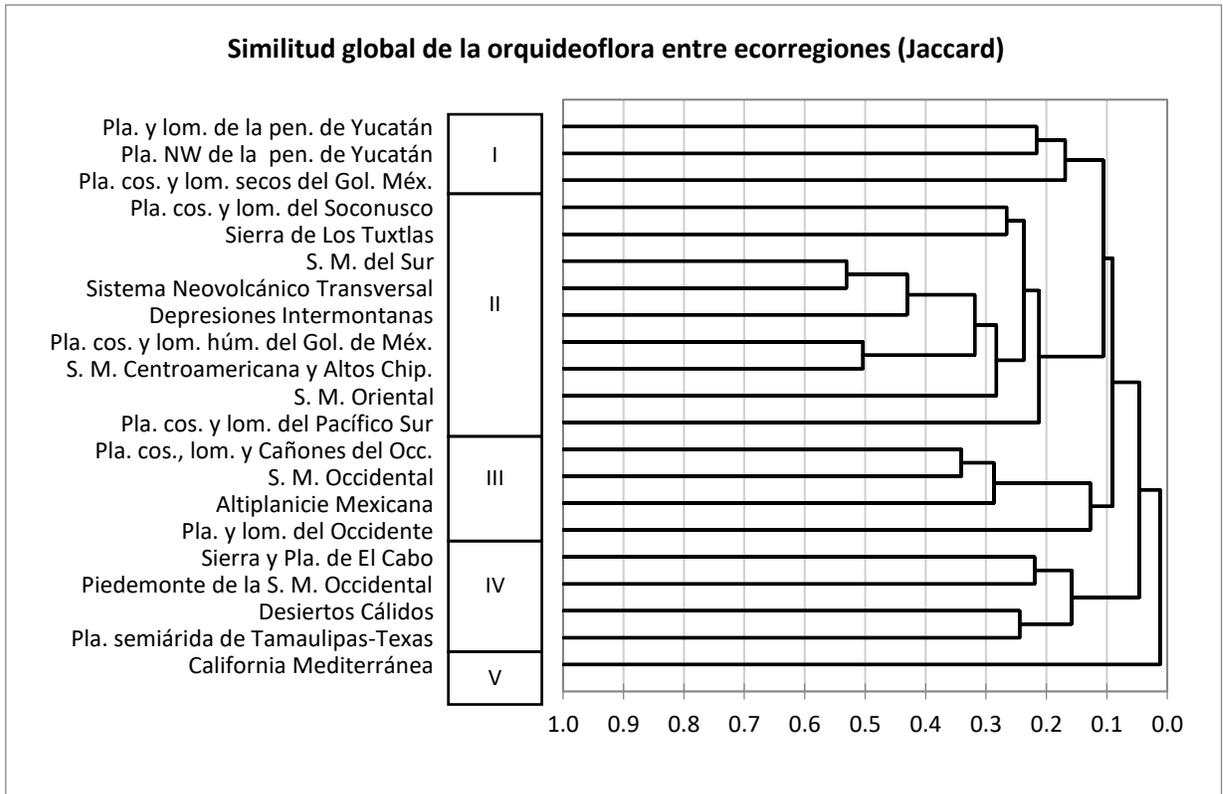


Figura 15. Dendrogramas que muestran la afinidad de las especies de orquídeas entre ecorregiones de México por índice de similitud.

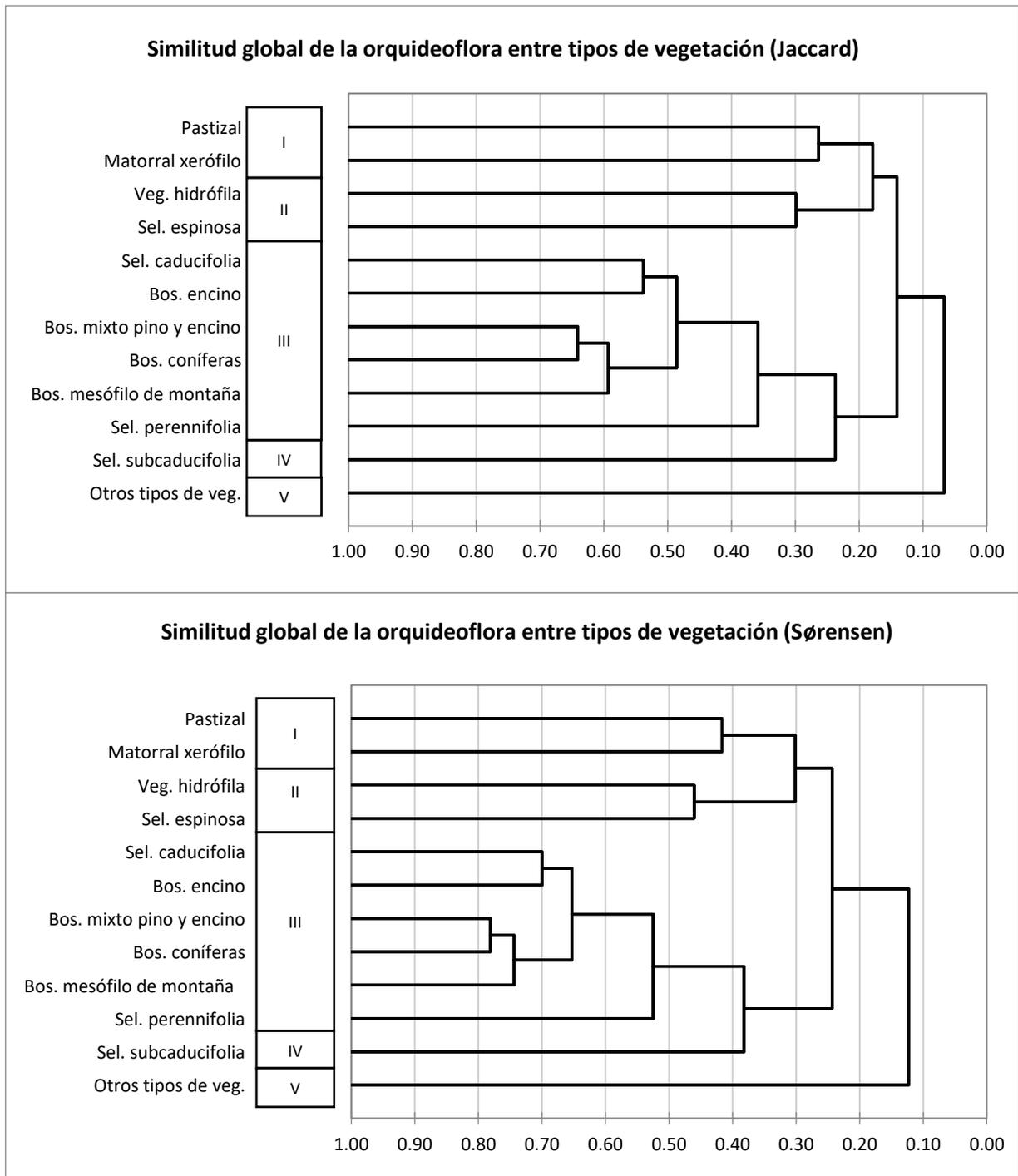


Figura 16. Dendrogramas que muestran la afinidad de las especies de orquídeas entre tipos de vegetación de México por índice de similitud.

Para los tipos de vegetación, los análisis también encontraron cinco agrupamientos coincidentes entre ambos índices: I) pastizal y Matorral xerófilo, II) vegetación hidrófila y selva espinosa (estos dos primeros agrupamientos comparten realmente un bajo número

de especies entre sus unidades debido a su poca riqueza de especies de orquídeas, por lo que bien podrían formar entidades individuales cada uno de los cuatro tipos de vegetación involucrados). III) Incluye el bosque mixto de pino y encino y bosque de coníferas, el par de tipos de vegetación más similares y cercanamente relacionados con el bosque mesófilo de montaña; el bosque de encino y selva caducifolia aparecen como un subgrupo y la selva perennifolia fue el tipo de vegetación más distantemente asociado a los demás dentro del grupo. IV) Selva subcaducifolia, a pesar de agruparse en un punto en con el contingente anterior, esta relación es baja y debido a que posee una importante riqueza específica, se le consideró una entidad distinta. V) Otros tipos de vegetación, al tener el más bajo número de especies, resultó ser una entidad distinta al carecer de elementos compartidos con las otras unidades.

Análisis de parsimonia de endemismos

Del análisis de parsimonia hecho para las ecorregiones se obtuvieron dos árboles más parsimoniosos (longitud= 5,660 pasos, CI= 0.58, RI= 0.58), por lo cual se calculó un árbol de consenso estricto; en él se aprecia notoriamente la formación de algunos clados (Figura 17 y 18). El primero de ellos (clado A) quedó conformado por dos subclados hermanos principales (las orquídeas estrictamente centroamericanas y las orquídeas del sureste de México), además de otro que resultó hermano de los anteriores (Planicie costera y lomeríos del Soconusco). Según los resultados obtenidos, las orquideofloras centroamericanas forman un clado claramente definido (soportado por 117 spp.) y no mezclado con las ecorregiones del sureste de México (soportado por 171 spp.), pero dado el alto número de especies comunes entre ambos grupos (51 spp.), resultaron cercanamente relacionadas. Este clado se presenta, de modo general, en climas cálidos y húmedos, así como en áreas con una geología de origen volcánico.



Figura 17. Árbol consenso estricto para las ecorregiones de México y países circundantes.

El centro-sur de México forma otro clado bien definido (clado B) con 63 especies compartidas como sinapomorfías, el cual incluye sistemas montañosos y las áreas bajas que los rodean. Destaca la gran variedad de substratos presentes en este clado: rocas sedimentarias en la Sierra Madre Oriental, ígneas en el Sistema Neovolcánico Transversal y una combinación de ígneas, sedimentarias y metamórficas en la Sierra Madre del Sur. Formaría un área compacta de no ser por la Sierra Madre Oriental, la cual resultó ser la ecorregión hermana de todas las demás que forman este grupo.

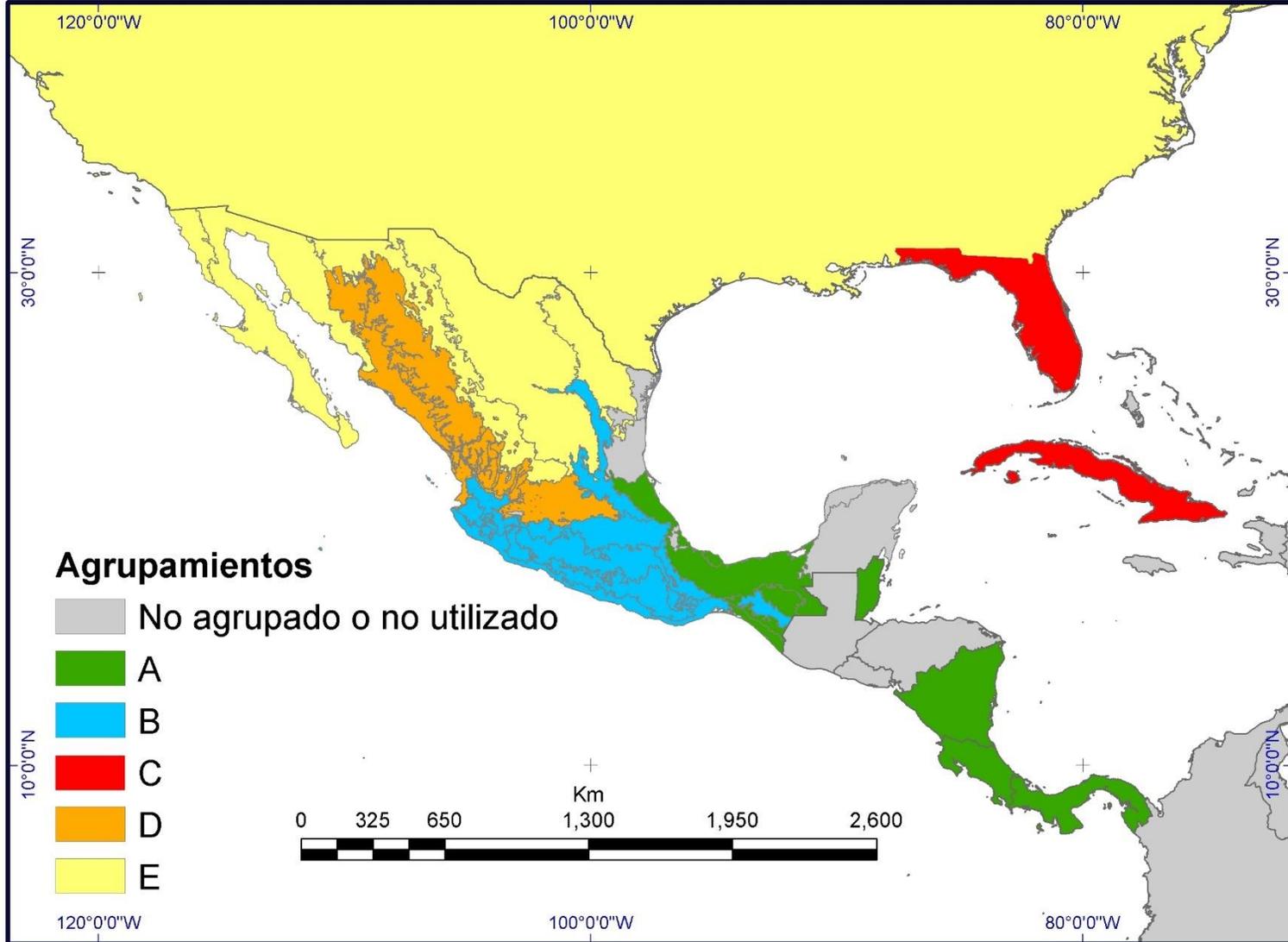


Figura 18. Agrupamiento de las ecorregiones tal como aparecen en el árbol de consenso estricto derivado del análisis parsimonioso de endemismos. Sólo se muestra el sur de Estado Unidos, aunque forma una sola unidad junto con Canadá.

Un tercer grupo (clado C) incluye a Florida y Cuba, con 51 especies compartidas como sinapomorfías. Se ha encontrado que la orquideoflora de la península de Yucatán está relacionada con la flora del Caribe, más particularmente con la de Florida (Trejo-Torres y Ackerman, 2001). Sin embargo, este análisis no recuperó a la orquideoflora del Caribe formando un clado como tal. Las ecorregiones que componen a la Península de Yucatán, más la ecorregión Planicies Costeras y Lomeríos Secos del Golfo de México formaron un grado en el cual están anidados los cladogramas A y B.

El clado D lo conforma la región noroccidente de México, donde la Sierra Madre Occidental es el rasgo orográfico principal. Este grupo quedó bien diferenciado de las ecorregiones más al sur, a pesar de compartir climas templados y tropicales estacionalmente secos, presentes en otras ecorregiones más meridionales. Estas ecorregiones comparten en común ocho especies.

Un último clado (clado E) incluye las ecorregiones más septentrionales de México junto con la orquideoflora de Estados Unidos y Canadá. Aquí se agrupan básicamente los grandes desiertos mexicanos, así como las áreas adyacentes que presentan ambientes de baja precipitación. Además, se caracterizan por poseer los más bajos valores de riqueza de especies, razón posiblemente responsable que este grupo presentara la única área no resuelta de todo el árbol y sólo está apoyado por *Epipactis gigantea* Douglas ex Hook.

Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo

De las 126 variables ambientales obtenidas originalmente, solamente en 52 de ellas su variación se ajustó a una distribución normal, 36 de ellas mediante transformación. Esas variables fueron utilizadas en los dos análisis de regresión lineal múltiple, uno donde la variable dependiente fue la riqueza de especies en las unidades (celdas) y otro donde lo fue el valor del CWE.

En el análisis hecho para la riqueza de especies, sólo tres modelos cumplieron con todos los criterios establecidos, entre casi 4,000 modelos evaluados. El mejor modelo de los tres (*i.e.*, con el valor de AIC_C más bajo) fue uno compuesto por 10 variables (Tabla 4), que

explicó el 83.1% de la variación de la riqueza. Una prueba ANOVA confirmó la existencia de una relación lineal significativa entre la variable riqueza de especies y el conjunto de las variables independientes ($p < 0.0001$).

Tabla 4. Variables ambientales empleadas en el mejor modelo de regresión que explica la variación en la riqueza de especies de orquídeas en México. BIO2: rango de temperatura diurna medio (temperatura máxima – temperatura mínima), BIO3: isothermalidad [(Bio2 / Bio7) * (100)], BIO4: estacionalidad de temperatura (desviación estándar * 100), BIO5: temperatura máxima del mes más caliente, BIO7: rango de temperatura anual (Bio5 – Bio6), BIO14: precipitación del mes más seco, ETR: evapotranspiración real anual, PEN: pendiente. Subíndice RAN: rango de valores, MAX: valores máximos, MIN: valores mínimos, DES: desviación estándar de los valores, PRO: valor promedio.

Variables	R^2 parcial	R^2 semiparcial	p
PEN _{RAN}	0.309	0.070	<0.0001
BIO3 _{MAX}	0.297	0.067	<0.0001
BIO2 _{RAN}	0.191	0.037	<0.0001
BIO14 _{MIN}	0.164	0.031	<0.0001
BIO4 _{RAN}	0.121	0.022	<0.0001
BIO5 _{MAX}	0.116	0.021	<0.0001
BIO2 _{PRO}	0.100	0.018	<0.0001
ETR _{DES}	0.067	0.011	0.002
BIO7 _{DES}	0.043	0.007	0.013
BIO5 _{PRO}	0.031	0.005	0.035
Modelo completo: $R^2=0.831$, $AIC_c=292.6$, $p<0.0001$			

Como se aprecia en la Tabla 4, la amplitud de la pendiente (PEN_{RAN}) en cada una de las unidades analizadas resultó ser la variable más importante al explicar la variación de la riqueza de especies de orquídeas en México; por sí sola es responsable del 30.9% del total de la variación (R^2 parcial), en tanto sólo el 7% de la variación es exclusivamente explicado por esta variable (R^2 semiparcial). En un nivel de importancia muy similar se comportó la variable BIO3_{MAX} (isothermalidad máxima), ya que por sí sola explica el 29.7% de la variación de la riqueza de especies y el 6.7% de la misma es únicamente explicada por esta variable.

El mejor modelo de regresión obtenido de los cinco que cumplieron con todos los parámetros establecidos para predecir los valores del CWE y de los poco más de 2,100 modelos evaluados, se compuso de 11 variables (Tabla 5). Al igual que en la regresión lineal múltiple de la riqueza de especies contra las variantes ambientales, la prueba ANOVA reveló que el valor de la R^2 obtenida (0.773) es estadísticamente distinto de cero

($p < 0.0001$). La variable más importante en este modelo de regresión fue la isothermalidad máxima (BIO3_{MAX}), que explica por si sola casi el 25% de la variación en los valores del CWE y de modo exclusivo es responsable del 6.9%. Las tres primeras variables resultaron las mismas que explican la variación en la riqueza de las especies, sólo con un cambio en la posición de las dos primeras.

Tabla 5. Variables ambientales empleadas en el mejor modelo de regresión que explica la variación en el CWE de orquídeas en México. BIO2: rango de temperatura diurno medio (temperatura máxima – temperatura mínima), BIO3: isothermalidad [(Bio2 / Bio7) * (100)], BIO5: temperatura máxima del mes más caliente, BIO7: rango de temperatura anual (Bio5 – Bio6), BIO14: precipitación del mes más seco, BIO16: precipitación del trimestre más húmedo, BIO18: precipitación del trimestre más caliente, ETR: evapotranspiración real anual, PEN: pendiente. Subíndice RAN: rango de valores, MAX: valores máximos, MIN: valores mínimos, DES: desviación estándar de los valores, PRO: valor promedio.

Variables	R² parcial	R² semiparcial	p
BIO3 _{MAX}	0.248	0.069	<0.0001
PEN _{RAN}	0.164	0.041	<0.0001
BIO2 _{RAN}	0.107	0.025	<0.0001
BIO2 _{PRO}	0.072	0.016	0.001
BIO5 _{MAX}	0.064	0.014	0.002
BIO16 _{MIN}	0.062	0.014	0.003
BIO14 _{MIN}	0.049	0.011	0.009
BIO7 _{DES}	0.041	0.009	0.016
ETR _{DES}	0.037	0.008	0.022
BIO5 _{PRO}	0.037	0.008	0.022
BIO18 _{DES}	0.023	0.005	0.042
Modelo completo: R²= 0.773, AIC_c= 392.37, p<0.0001			

Solamente una característica de la pendiente (PEN_{RAN}) quedó incluida en los dos modelos de regresión realizados; de hecho, fue la única variable no climática incluida en los modelos de regresión finales y resultó ser una de las más importantes en ambos análisis. La variabilidad de ésta en las unidades de muestro fue muy amplia (0.3°-73.1°) y su relación con la riqueza de especies y el CWE fue positiva en ambos casos. No obstante, no siempre hubo coincidencia entre los más altos valores de riqueza de especies y del CWE, con más altos valores de la variable PEN_{RAN}, particularmente en el sur y sur-oeste de México (Figura 19 y 20).

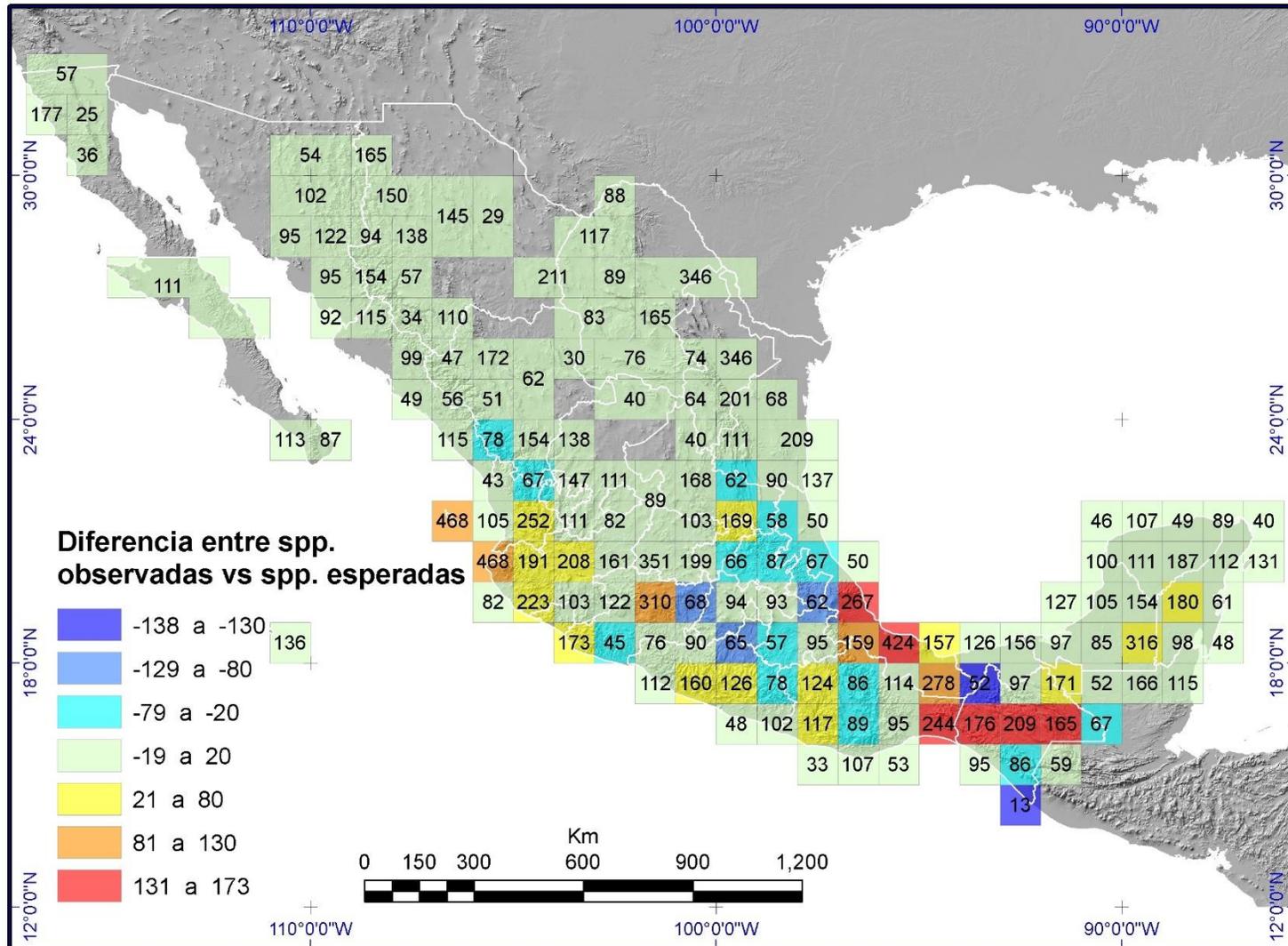


Figura 19. Riqueza de especies calculado para cuadros de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ en México. Los colores hacen referencia a la diferencia absoluta entre las especies observadas con respecto a las especies esperadas, mientras que los números dentro de los cuadros, al porcentaje que representa lo observado con respecto a lo esperado. De esta forma, los cuadros en colores azules y los porcentajes <100 indican un déficit de especies, mientras que los cuadros coloreados en tonos cálidos y los porcentajes >100 indican un superávit.

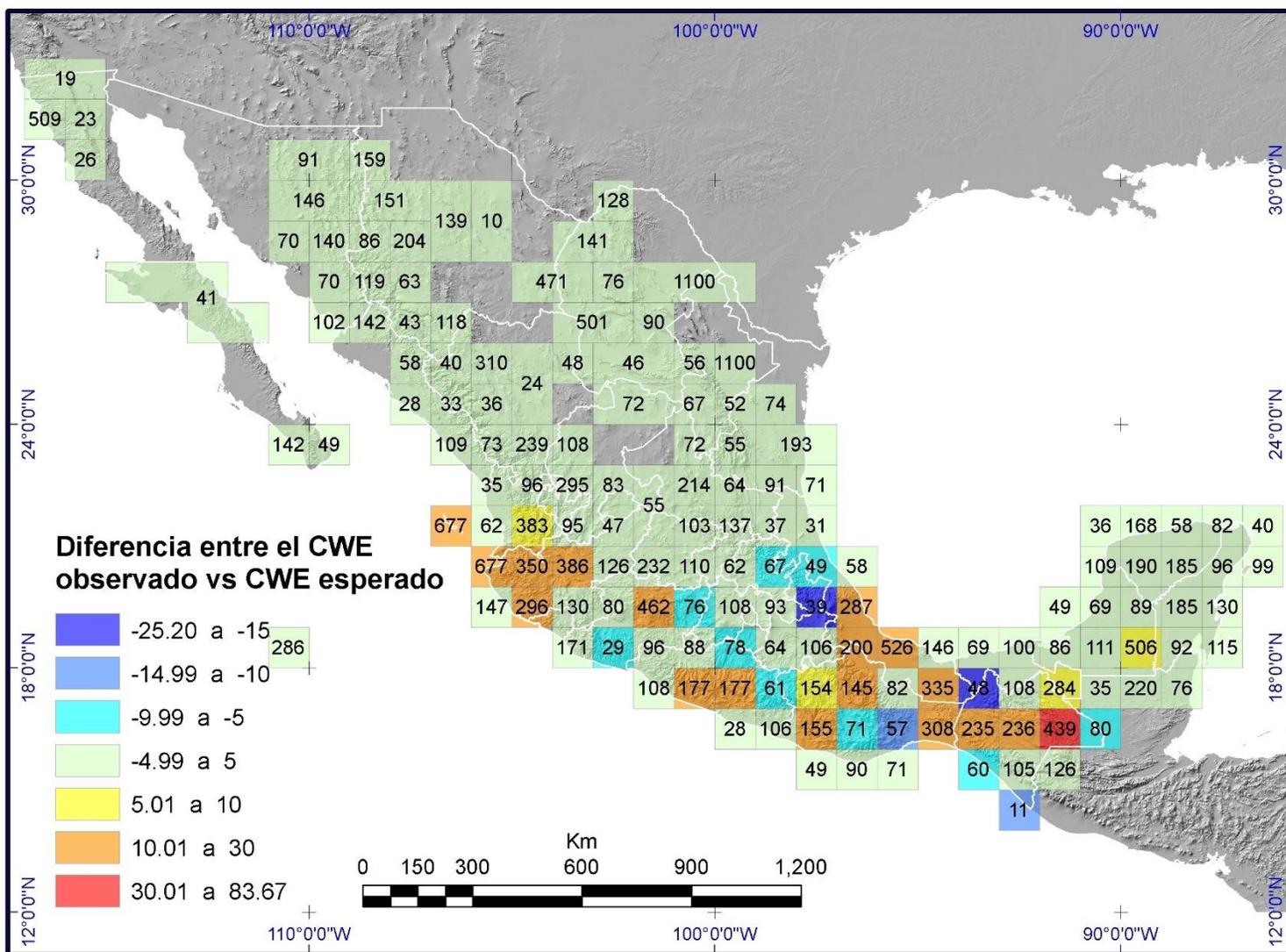


Figura 20. Valor del endemismo (CWE) calculado para cuadros de $1^\circ \times 1^\circ$ en México. Los colores hacen referencia a la diferencia absoluta entre el valor de endemismo observado con respecto al valor de endemismo esperado, mientras que los números dentro de los cuadros, a la diferencia porcentual. De esta forma, los cuadros en colores azules y los porcentajes <100 indican un déficit del valor de endemismo, mientras que los cuadros coloreados en tonos cálidos y los porcentajes >100 indican un superávit.

Los valores de $BIO3_{MAX}$ (isotermalidad máxima) van desde 48.2% hasta 87.5% y al igual que en la riqueza de especies, los valores más altos en el CWE están positivamente relacionados a las unidades con los mayores valores de esta variable; esto sucede a pesar que dentro de esta variable no existe una variación muy amplia a través de las unidades muestreadas, lo cual exhibe lo importante que resulta una relativa concordancia en la oscilación entre las temperaturas diurnas y anuales.

La suma de los valores de R^2 semiparcial en el análisis de la riqueza de especies es de 28.9%, mientras en el CWE es de 22.1%, indicando que, a pesar de los esfuerzos de evitar la colinealidad, un porcentaje mayor al 50% de la variación explicado redundantemente por dos o más variables, a pesar que según el estadístico A/C_c ningún otro modelo es mejor.

Las áreas que presentaron una riqueza menor a la esperada fueron (Figura 19), en números absolutos, la zona de confluencia de los estados de Veracruz, Tabasco y Chiapas, el extremo más meridional del estado de Chiapas, la parte sur de las serranías del norte de Puebla y la mitad oeste de Morelos y sus áreas adyacentes en el Estado de México y Guerrero. Estas cuatro áreas tienen cada una un déficit de más de 100 especies según las estimaciones. Porcentualmente, sólo el extremo sur de Chiapas vuelve a resaltar, debido a que cuenta con una riqueza de únicamente el 11% de lo esperado (presenta sólo 21 spp., pero los cálculos indican que debe tener 158 spp.); otras áreas que presentan una riqueza por debajo del 50% a la esperada son en la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California, centro y sur de Chihuahua, occidente de Coahuila, norte de Zacatecas, sur de Guerrero y Oaxaca, así como el norte de la Península de Yucatán.

Por el contrario, entre las áreas en México destacables que obtuvieron una riqueza de especies mayor a la esperada fueron el sur-oriente de Nayarit, prácticamente todo el estado de Jalisco, sur de Guanajuato y norte de Michoacán, Sierra Gorda Querétaro, Xalapa y Sierra de Los Tuxtlas en Veracruz, Chimalapas (Oaxaca), la parte central de Chiapas, centro de la Península de Yucatán, así como áreas aisladas del estado de Nuevo León y Tamaulipas.

En cuanto a los resultados obtenidos para los valores absolutos del CWE (Figura 20), se observó un comportamiento similar a lo obtenido con la riqueza de especies, es decir, los

sitios que presentaron alta riqueza de especies, también obtuvieron altos valores de endemismos (CWE) y viceversa, tanto en forma absoluta como porcentual, sólo con algunos cambios menores en cuanto al orden. Porcentualmente, las áreas con un déficit según los cálculos se concentran básicamente en el noroeste de México, norte de Veracruz y de la Península de Yucatán. Las áreas que presentan un mayor CWE que lo esperado están en gran parte de Jalisco, sur de Veracruz, los Chimalapas en Oaxaca y el centro de Chiapas.

DISCUSIÓN

Base de datos

Las curvas de acumulación de especies indican que la orquideoflora conocida hasta el momento en México (1,266 spp.) representa entre el 76.7 y 81.5% de la riqueza esperada. Soto-Arenas (2001) afirma que la flora de orquídeas de México está ya bastante bien conocida, mientras que Hágsater *et al.* (2015) calculan que el número final de especies para México rondará entre 1,300 y 1,400. La diferencia entre estas estimaciones y la calculada aquí es sustancial (>300 spp.); sin embargo, hay que mencionar que la estimación de Hágsater *et al.* (2015), resulta de las tendencias recientes en el descubrimiento de nuevas especies y no en un análisis estadístico formal. El método empleado aquí resulta conveniente dada las características de las especies (*i.e.*, presencia de especies raras) y del área de estudio (*i.e.*, áreas grandes y heterogéneas; Soberón y Llorente, 1993).

Es importante destacar una situación que potencialmente puede dificultar el inventario de las orquídeas presentes en México: el decremento sustancial en el esfuerzo de colecta en las últimas décadas (Figura 7), en un vasto territorio que no ha sido adecuadamente explorado, especialmente en los estados del centro y norte (Figura 8). Si bien parece que la pendiente de la curva de acumulación de especies (Figura 7) ha comenzado a disminuir, este gráfico también muestra que las décadas de mayor colecta coinciden con décadas de mayor número de nuevas especies descubiertas (1930 y 1980 principalmente). Además, si se considera la rápida destrucción de los ecosistemas actuales, resulta clara la necesidad de hacer esfuerzos para incrementar la exploración botánica dirigida, cuya planeación puede ser mucho más eficiente a partir de datos y resultados presentados en este trabajo.

Regiones poco exploradas e inventariadas en cuanto a su orquideoflora (Figura 8), que potencialmente presentan alta diversidad de especies, son prácticamente toda la Sierra Madre Occidental, varias áreas de la Sierra Madre del Sur (sur de Michoacán, occidente y

oriente de Guerrero, sur de Oaxaca), los Chimalapas y la zona Mixe en Oaxaca y la porción norte de la Sierra Madre Oriental. Otras áreas menos diversas en especies, pero aún menos exploradas, es en general todo el norte de México, particularmente las serranías de la península de Baja California.

Cuando los registros de colecta en México se proyectan en la cartografía de vías de comunicación, se aprecia un claro sesgo de colecta hacia las inmediaciones de los caminos y carreteras (datos no mostrados). Es muy probable que, en las regiones poco exploradas mencionadas anteriormente, existan novedades para la orquideología de México. Por ejemplo, el estado de Oaxaca concentra una alta proporción de los registros aquí utilizados (17%) y ha sido colectado desde hace dos siglos, pero aún presenta importantes áreas sin explorar adecuadamente, ya que menos de una cuarta parte de su territorio ha sido inventariada adecuadamente (García-Mendoza, 2004b; Solano *et al.*, 2007) hablando de su flora en general.

La colecta de los especímenes en el tiempo, mostrados en la Figura 7, refleja claramente los “pulsos” en el aumento del conocimiento e interés por esta familia en México. Una excepción a lo anterior (ya que no se ve reflejada en el gráfico), es la primera gran obra de orquideología moderna para México, publicada en 1825 por Juan Lexarza (La Llave y Lexarza, 1825), en la cual son reconocidas 50 especies sólo para el estado de Michoacán.

Los momentos más importantes de la orquideología mexicana, evaluados según el descubrimiento de nuevas especies (Figura 7), coinciden inequívocamente con importantes colectores (H.G. Galeotti en la década de 1840, E. Bourgeau en 1860, C.G. Pringle en 1890-1900, O. Nagel en 1930); pero después de la primera mitad del siglo XX con el surgimiento de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. el inicio de los grandes proyectos botánicos Flora Mesoamericana (iniciada en 1980 por Davidse, G., Sousa, M., Chater, A. y Humphries, C.; <http://www.tropicos.org/Project/FM>), listados florísticos de México iniciados por Cowan (1983), Flora Novo-Galiciana (McVaugh, 1985), Flora de Veracruz (García-Cruz y Sosa, 1998), Flora del Bajío y regiones adyacentes (Jiménez-Machorro *et al.*, 1998)], en diversas regiones de país y llevados a cabos por distintas instituciones, particularmente el Instituto de Biología de la UNAM, han influido sustancialmente en el conocimiento de esta

familia. Si bien es evidente que en las últimas décadas ha habido un decremento significativo en el esfuerzo de colecta (al menos eso sugiere la muestra de colecciones muestreadas, principalmente del centro de México, aunque se desconoce si esta tendencia se mantendría si se hubieran muestreado más herbarios del interior del país) y, con ello, una disminución en el ritmo de descripción de nuevas especies, es también válido afirmar que ha habido un aumento en el número de líneas de investigación referentes a esta familia: biogeografía (*e.g.*, Soto-Arenas y Salazar, 2004; Solano *et al.*, 2008), ecología (*e.g.*, Hernández-Apolinar, 1992), filogenia (*e.g.*, Salazar *et al.*, 2011), propagación (*e.g.*, Bertolini y Damon, 2014), riesgo de extinción y conservación, (*e.g.*, Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Soto-Arenas *et al.*, 2007b), etc. y en cierta medida, exploración botánica más dirigida.

Diversidad y endemismo

Diversidad en las ecorregiones

Dado que las ecorregiones empleadas como una unidad espacial de análisis en este trabajo no han sido consideradas de manera equivalente en análisis previos, es difícil hacer comparaciones totalmente objetivas entre los patrones espaciales que presentan las orquídeas y otras familias de plantas en México. No obstante, la diversidad especies de la familia Orchidaceae encontrado aquí dentro de las ecorregiones, corrobora *grosso modo* las áreas de alta riqueza mencionados por Soto-Arenas (1996). Además, los resultados aquí obtenidos coinciden en general con las predicciones hechas sobre la distribución de la riqueza de especies de plantas vasculares para todo México por Cruz-Cárdenas *et al.* (2013), puesto que la distribución de la diversidad de especies de familia Orchidaceae en el país presenta un patrón general similar, ésta se concentra en la mitad sur del país.

Resulta evidente que la mayor diversidad de especies se concentra, principalmente, en las serranías situadas en su totalidad al sur del trópico de Cáncer y no particularmente en las ecorregiones dominadas por planicies y lomeríos, situadas igualmente al sur de este paralelo (Figura 9). Lo anterior sugiere que, en México, la familia Orchidaceae presenta una mayor diversidad táxica en regiones que presentan un amplio gradiente altitudinal en cortas

distancias en la horizontal, localizadas dentro de la franja intertropical. A nivel mundial, las orquídeas, presentan este patrón en la distribución de la diversidad de especies (*i.e.*, mayor diversidad de especies en relieves montañosas de regiones tropicales que, en planicies tropicales), tal como es señalado por Pridgeon (1992), Dodson y Escobar (1993) y Endara *et al.* (2009). Esto queda particularmente acentuado en la parte tropical de la cordillera andina en Suramérica. De hecho, esta circunstancia puede ser una de las razones de que países como Colombia y Ecuador con 3,588 y 3,630 especies de orquídeas, respectivamente (Jørgensen *et al.*, 2011), tengan dentro de sus límites una diversidad mayor que Brasil (2,548 spp.; BFG, 2015), un territorio casi 19 veces más grande que Ecuador.

La ecorregión Sierra Madre del Sur y la denominada Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas (que comprenden principalmente los estados de Guerrero, Oaxaca y Chiapas) resultaron ser las más importantes, tanto en términos absolutos como relativos, en términos de diversidad de especies en México (Figura 9 y 13). Lo anterior concuerda de modo parcial con lo señalado por Soto-Arenas y Salazar (2004) en un estudio sobre la diversidad de las orquídeas de Oaxaca. Adicionalmente, este patrón se mantiene en diversas familias de plantas como lo son Asteraceae (Turner y Nesom, 1998; Villaseñor *et al.*, 2004), Apocynaceae *sensu lato* (Juárez-Jaimes *et al.*, 2007), Commelinaceae (Hunt, 1998), Cucurbitaceae (Lira *et al.*, 2002) Euphorbiaceae (Steinmann, 2002) o Lamiaceae (Ramamoorthy y Elliott, 1998). Esto confirma, con datos cuantitativos, la importancia que tienen estas dos ecorregiones en términos de biodiversidad en México, donde ya se han reconocido más de 20 regiones terrestres prioritarias para la conservación (CONABIO, 2004).

Al hablar de diversidad de especies en las ecorregiones no se puede perder de vista que varias de ellas parecen ser centros de diversidad de varios grupos de orquídeas. De este modo la ecorregión más diversa, Sierra Madre del Sur, representa un centro de diversidad para las especies mexicanas de géneros como *Acianthera*, *Anathallis*, *Arpophyllum*, *Aulosepalum*, *Barkeria*, *Bletia*, *Corallorhiza*, *Cranichis*, *Deyregine*, *Dichaea*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Govenia*, *Habenaria*, *Isochilus*, *Laelia*, *Leochilus*, *Lepanthes*, *Liparis*, *Malaxis*,

Mormodes, Oncidium, Prosthechea, Rhynchosstele, Scaphyglottis, Schiedeella, Stanhopea, Stelis y *Trichocentrum*, ya que al menos el 50% de las especies presentes en México de cada uno de estos géneros, están presentes en esta ecorregión. Además, otros géneros con menor riqueza que los anteriores, están representados con el 100% de su diversidad (aunque no todos de manera exclusiva) en esta ecorregión; tal es el caso de *Artorima, Aspidogyne, Beloglottis, Dichromanthus, Hagsatera, Hintonella, Kionophyton, Kreodanthus, Ponera* o *Svenkoeltzia*, sólo por mencionar algunos de ellos.

La ecorregión Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas junto con la denominada Planicie costera y lomeríos húmedos del Golfo de México, la segunda y tercera ecorregión más diversa en orquídeas respectivamente (Figura 9 y 13), a pesar de contener una importante diversidad de la orquideoflora mexicana (el 50% de todas las especies en únicamente el 1.4% de todo el territorio mexicano, en el caso de la primera de ellas) no parece representar propiamente un centro de diversificación. Esto se debe a que son, en gran medida, dos áreas que representan el límite latitudinal más al norte de diversas especies y géneros más diversificados y típicos en Centro- y Suramérica; de hecho, varias especies y géneros alcanzan el límite norte de su distribución en la parte oriente del Istmo de Tehuantepec. Tal parece que la baja elevación y las condiciones más cálidas y estacionalmente secas del istmo son una barrera infranqueable para muchos taxa de orquídeas. Ejemplo de lo anterior son algunas especies de los géneros *Dracula, Epidendrum, Eriopsis, Eurystyles, Houletia, Lepanthopsis, Lycaste, Maxillaria, Mesadenella, Ornithidium, Palmorchis, Phloeophila, Phragmipedium, Platystele, Plectrophora, Pleurothallis, Pleurothallopsis, Scaphosepalum, Sobralia, Specklinia, Stenotyla, Teuscheria, Trichopilia, Warrea* y *Wulfschlaegelia*.

Todo esto reafirma y enriquece lo ya mencionado por Soto-Arenas (1988, 1996), Soto-Arenas y Salazar (2004) y Solano *et al.* (2007), quienes mencionan a la Sierra Madre del Sur como un centro de diversificación y de alta diversidad de especies para la familia Orchidaceae en México y, dada esta situación, es posible afirmar que la ecorregión Sierra Madre del Sur es el centro de diversidad de especies más septentrional del continente americano para esta familia de plantas.

Por el otro lado, gran parte de las ecorregiones que componen el norte de presentaron los menores niveles de diversidad de especies México (Figura 9 y 13), lo cual contrasta con la superficie que representan del territorio nacional; de esta forma, el 44% del territorio de México (seis ecorregiones) alberga únicamente a 100 de especies de orquídeas, lo que representa el 7.9% de la diversidad de esta familia en el país. Como es de esperar, el contingente que especies que se encuentran en estas regiones áridas y semiáridas es de hábitos terrestres, de entre las que destacan especies de los géneros *Bletia*, *Corallorhiza*, *Habenaria*, *Hexalectris*, *Malaxis* y *Platanthera*, por mencionar algunos.

Contrariamente a lo que ocurre con las ecorregiones del sur del país, las del norte no representan el límite más meridional para las especies o linajes de orquídeas característicos de la flora de Estados Unidos y Canadá, de hecho, ocurre lo contrario: el sur de Estados Unidos es el límite más septentrional de varias especies más comunes en México. Esta situación concuerda con la concepción de Megaméxico 1 de Rzedowski (1991a) y es respaldada por especies como *Dichromanthus cinnabarinus* (La Llave & Lex.) Garay, *Dichromanthus michuacanus* (La Llave & Lex.) Salazar & Soto Arenas, *Funkiella parasítica* (A. Rich. & Galeotti) Salazar & Soto Arenas, *Hexalectris grandiflora* (A. Rich. & Galeotti) L.O. Williams, *Hexalectris revoluta* Correll, *Malaxis abieticola* Salazar & Soto Arenas, *Malaxis corymbosa* (S. Watson) Kuntze, *Malaxis soulei* L.O. Williams, *Platanthera brevifolia* (Greene) Kraenzl., *Platanthera limosa* Lindl., *Platanthera sparsiflora* (S. Watson) Schltr., *Schiedeella durangensis* (Ames & C. Schweinf.) Burns-Bal., *Spiranthes graminea* Lindl., *Tamayorkis porphyrea* (Ridl.) Salazar & Soto Arenas, *Tamayorkis ehrenbergii* (Rchb. f.) R. González & Szlach. y *Tamayorkis wendtii* (Salazar) R. González & Szlach. Las especies que muestran el patrón inverso son realmente escasas [*e.g.*, *Goodyera oblongifolia* Raf., *Hexalectris spicata* (Walter) Barnhart, *Hexalectris warnockii* Ames & Correll, *Platanthera cooperi* (S. Watson) R.M. Bateman o *Platanthera sparsiflora* (S. Watson) Schltr.] y al hablar de géneros, sólo se limitan a aquellos más diversificados en Estados Unidos-Canadá que en México (*e.g.*, *Cypripedium*, *Epipactis*, *Platanthera* y *Spiranthes*).

Diversidad en los tipos de vegetación

La distribución de la diversidad de especies por tipos de vegetación evaluada aquí, confirmó cuantitativamente lo ya mencionado por múltiples autores acerca de la particular relevancia

del bosque mesófilo de montaña para la familia Orchidaceae (Soto-Arenas, 1996; Villaseñor, 2010; Hágsater *et al.*, 2015), ya que al comparar la diversidad de especies entre los todos los tipos de vegetación, el bosque mesófilo de montaña figura como el tipo de vegetación más importante en México para esta familia (Figura 10 y 14). Únicamente el bosque mixto de pino y encino puede compararse en cuanto a riqueza de especies. De hecho, Rzedowski (1996) afirma que la familia de plantas más diversa en el bosque mesófilo de montaña es Orchidaceae, donde incluso en una sola hectárea se han encontrado hasta 120 especies de orquídeas, esto en la región de Montebello, Chiapas (Hágsater *et al.*, 2015). Asimismo, se validó que la familia Orchidaceae respalda el patrón señalado por Rzedowski (1978, 1996), de ser el tipo de vegetación con mayor riqueza de especies por unidad de área en el país y que al mismo tiempo es uno de los más amenazados en México (Challenger, 1998; Ponce-Reyes *et al.*, 2012; Hágsater *et al.*, 2015).

Es importante resaltar la existencia de varios géneros que son más característicos del bosque mesófilo de montaña que de otros tipos de vegetación, aunque no necesariamente están restringidos a éste. Entre los géneros más diversos en México, los que presentan más especies en este tipo de vegetación son: *Epidendrum* (104 spp., el 86% de las especies del género en el país), *Lepanthes* (57 spp., el 91%), *Stelis* (51 spp., el 66%), *Prosthechea* (43 spp., el 65%), *Oncidium* (35 spp., el 92%), *Malaxis* (33 spp., el 56%), *Habenaria* (30 spp., el 38%), *Maxillaria* (29 spp., el 78%), *Encyclia* (26 spp., el 61%) y *Bletia* (20 spp., el 74%); aunque también lo son la mayoría de los géneros con pocas especies en México. Ya que el hábito epífita de la flora del bosque mesófilo de montaña es una de sus particularidades, no extraña que de los anteriores géneros únicamente tres de ellos sean esencialmente terrestres, además del hecho de que sólo un género no pertenece a la subfamilia Epidendroideae. Al parecer existe la tendencia a que, en los géneros más diversificados de orquídeas en México, sus especies tiendan a distribuirse más preferentemente en el bosque mesófilo de montaña que sobre otros tipos de vegetación; esto puede implicar que, en el bosque mesófilo de montaña sean más frecuentes los eventos de especiación que en otros tipos de vegetación, pero esto debe comprobarse.

Con base en los análisis llevados a cabo, el bosque mesófilo de montaña alberga un porcentaje de especies de orquídeas mayor al que hasta ahora le ha sido atribuido. Luna y Magallón (2010) indican que en México dentro este tipo de vegetación existen 296 especies de orquídeas, Villaseñor (2010) revela un número mayor (583 spp.), Soto-Arenas (1996) y Hágsater *et al.* (2015) mencionan que hasta un 60% de las especies están presentes en este tipo de vegetación (aproximadamente 730 spp. para este último), mientras que Rzedowski (1996) señala la presencia de al menos 83 géneros; sin embargo, el presente estudio revela que 902 especies (71.2%; Figura 14) y 142 géneros de orquídeas mexicanas están presentes en el bosque mesófilo de montaña.

Las discrepancias entre las cifras anteriores son marcadas, pero difieren muy probablemente por la manera en que se obtuvieron esas estimaciones: la experiencia y grado de conocimiento en campo de los especialistas, información disponible dentro de las colecciones científicas o bien, la base cartográfica que delimita de modo diferente, aunque no muy distinto, al bosque mesófilo de montaña en el país. Si bien, en el primero de ellos no se demerita su utilidad y practicidad, el método tiene el inconveniente de ser el menos objetivo, ya que como es mencionado por Villaseñor (2016b), en reiteradas ocasiones para una misma localidad, un mismo colector, pero en distintos momentos en el tiempo, se han asociado las colectas a distintos tipos de vegetación, esto aun tratándose de colectores experimentados.

Para los otros métodos, la utilización de distinta base cartográfica no es menos importante, debido, en primer lugar, a las distintas definiciones que tienen los diferentes tipos de vegetación, lo cual ocasiona que la delimitación de los mismos, entre dos fuentes, las hagan distintas (Mas *et al.*, 2009; Velázquez-Montes *et al.*, 2002). Otro factor que es imposible pasar por alto es la escala geográfica de la cartografía y la cual se vincula estrechamente con el punto anterior. Dada la vasta superficie de México es un reto poder contar con cartografía de la resolución espacial adecuada y al trabajar a escalas geográficas pequeñas (como la 1: 1,000,000 aquí empleada), se pierde y generaliza la gran complejidad de agrupaciones vegetales presentes en una intrincada fisiografía.

Todo lo anterior ocasiona que tipos de vegetación con distribuciones muy fragmentadas de manera natural o por el efecto de la topografía debido a la presencia de abruptos gradientes altitudinales, como el bosque mesófilo de montaña, se vean representados muy imperfectamente en la cartografía, particularmente cuando “parches” relativamente aislados de cierto tipo de vegetación están inmersos en una matriz más continua y extensa de otro tipo de vegetación o cuando éstos parches son demasiado pequeños como para figurar en la cartografía a escalas pequeñas. Como aquí se utilizó la escala 1: 1,000,000, el área mínima cartografiable es de 1 km² (CONABIO, 2008). Sin embargo, actualmente no existe una cartografía nacional en México de tipos de vegetación potencial a una escala más fina para enmendar esta limitante.

Un factor adicional de discrepancia es que, para los diferentes autores antes señalados, la orquideoflora mexicana difieren en número absolutos a la que es analizada en el presente trabajo. El número de taxa específicos de orquídeas presentes en México van desde 1,085 (Villaseñor, 2010), hasta 1,254 (Hágsater *et al.*, 2015), comparados con las 1,266 especies del presente trabajo, aunque el trabajo más actualizado menciona que hay 1,213 spp. (Villaseñor, 2016a).

Como ocurre con las ecorregiones, en algunos de los tipos de vegetación con mayor superficie de México (matorral xerófilo y pastizal) se presentaron los más bajos valores de diversidad de especies (Figuras 10 y 14). No obstante, también las agrupaciones vegetales con la menor superficie, fueron los menos diversos (otros tipos de vegetación y vegetación hidrófila). En cualquier caso, estas agrupaciones vegetales comparten en gran medida, espacialmente la misma distribución de las ecorregiones menos diversas, especialmente al norte del país, aunque con algunas excepciones importantes. La más notable de ellas es la vegetación hidrófila, particularmente concentrada en la vertiente del Golfo de México y que es parte de una ecorregión de relativamente alta diversidad de orquídeas (*i.e.*, Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México). Esto indica que la riqueza de especies, aún dentro de las ecorregiones con alta riqueza, se distribuye de un modo heterogéneo y, por consiguiente, hace falta analizar estos patrones a niveles más finos o locales.

Endemismo en las ecorregiones

En relación con el endemismo en las ecorregiones, es evidente que tanto el endemismo no ponderado como el CWE presentan grandes similitudes, ya que en ambos casos los valores más altos se presentan en el sur del país (Figura 11 y 13), donde cuatro ecorregiones albergan el 80% de las especies endémicas aquí analizadas; sin embargo, es necesario realizar una aclaración relevante. La ecorregión con el más alto valor de endemismo no ponderado (Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas) y en menor medida la Planicie costera y lomeríos húmedos del Golfo de México, presentaron la misma situación que cuando se evaluó su diversidad de especies: varias especies más comunes de Centro- y Suramérica, tienen su límite de distribución más septentrional en alguna de estas dos ecorregiones, por lo que en el sentido estricto no representan elementos endémicos. No obstante, como el objetivo era conocer los patrones de distribución de las orquídeas presentes en México y no la totalidad del rango de distribución de las especies presentes en él, no se decidió realizar algún ajuste a los datos, aunque es importante no pasar por alto esta situación. Algunas especies en esta esta circunstancia son *Dichaea tuerckheimii* Schltr., *Eriopsis rutidobulbon* Hook., *Phragmipedium exstaminodium* Castaño, Hágsater & E. Aguirre, *Lepanthes matudana* Salazar & Soto Arenas, *Lepanthes minima* Salazar & Soto Arenas, *Lepanthes oreocharis* Schltr., *Lepanthes tecpanica* Luer & Béhar, *Lepanthes williamsii* Salazar & Soto Arenas, *Lycaste skinneri* (Bateman ex Lindl.) Lindl. o *Rhynchostele uroskinneri* (Lindl.) Soto Arenas & Salazar.

Acotado lo anterior, la Sierra Madre del Sur nuevamente sobresale por la singularidad de sus especies de orquídeas (Figura 11 y 13), aunque no especialmente al nivel de género, ya que aparentemente sólo el género *Amoana* resultó ser endémico; esto se debe a que se desconoce la distribución natural de *Amoana latipetala* Leopardi & Hágsater, una de las dos especies del género, aunque se le atribuye a Guerrero o Oaxaca (Leopardi *et al.*, 2012). Aun así, varios autores la señalan a esta región como un centro de endemismo para las orquídeas mexicanas (Soto-Arenas, 1996; Soto-Arenas y Salazar, 2004; Hágsater *et al.*, 2015) y para otras familias botánicas como Agavaceae (García-Mendoza, 2004a), Asteraceae (Villaseñor *et al.*, 2004) o Fabaceae (Sousa *et al.*, 2004), incluso Rzedowski

(1991b) hace mención de la importancia de su elemento endémico para toda la flora mexicana en general.

Para la familia Orchidaceae esto sugiere que, en la Sierra Madre del Sur, se han dado más radiaciones a nivel de especie en ciertos linajes de orquídeas que, en otras ecorregiones del país. Además, dada la prácticamente ausencia de géneros endémicos, la Sierra Madre del Sur no ha actuado como refugio (*i.e.*, áreas climáticamente estables a lo largo del tiempo) de algún linaje frente a cambios climáticos pasados, aunque probablemente a nivel de especie es probable que sí, debido a la distribución disyunta de varias especies, por ejemplo, algunos *Lepanthes*. Esta hipótesis puede ser apoyada por el alto número de especies presentes en ella y debido a que la historia geológica de esta región, >1,000 millones de años (Centeno-García, 2004), es una de la más complejas y activas del país (Ferrusquía-Villafranca, 1993), lo cual indica que ha estado sujeta a un continuo dinamismo climático y fisiográfico. Adicionalmente, como Linder *et al.* (2005) mencionan para las orquídeas de Suráfrica, las áreas con un alto endemismo pueden ser respuesta a dos condiciones: estabilidad climática por largos periodos de tiempo y a que son áreas ecológicamente muy distintas a las que existen alrededor y por tanto actúan como “islas ecológicas”. Dado que la primera condición no parece cumplirse, la idea de la isla ecológica parece viable si se considera que la Sierra Madre del Sur contrasta al estar rodeada por ecorregiones de baja altitud y con ambientes tropicales con una marca estacionalidad de la precipitación, sin mencionar el efecto de la altitud.

El endemismo de la ecorregión Planicie costera y lomeríos húmedos de Golfo de México, a pesar de estar en una situación similar al de la Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas, destaca por ser la única en poseer un género exclusivo: *Mexipedium*. Éste es un género monotípico compuesto por *M. xerophyticum* (Soto Arenas, Salazar & Hágsater) V.A. Albert & M.W. Chase, una de las orquídeas más raras e interesantes del mundo, de la cual sólo se conoce de una población compuesta únicamente por siete individuos (Soto-Arenas y Solano, 2007; Pérez-García, 2010). Su importancia radica en que, desde su descubrimiento, ha modificado las ideas que se tenían sobre las relaciones filogenéticas y biogeográficas de la subfamilia Cyrtipedioideae, además de confirmar algunas otras

hipótesis sobre el origen de la flora tropical mexicana (Soto-Arenas *et al.*, 1990; Albert y Chase, 1992; Albert, 1994; Cox *et al.*, 1997; Salazar y Hágsater, 1997; Soto-Arenas y Salazar, 2004; Soto-Arenas y Solano, 2007; Hágsater *et al.*, 2015).

Mexipedium es considerado un género paleoendémico, el único representante actual de un clado basal (*i.e.*, temporalmente surgió antes que otros linajes de su grupo) con respecto a otros cyripedioides del trópico americano (Salazar y Hágsater, 1997) y es, con mucha probabilidad, un relicto de la antigua flora boreotropical que data del Mioceno (Albert, 1994; Wendt, 1989; Soto-Arenas y Salazar, 2004). A diferencia de la Sierra Madre del Sur, el origen de parte del elemento endémico de la Planicie costera y lomeríos húmedos de Golfo de México muestra evidencia de que la región ha funcionado como refugio entre periodos glaciares e interglaciares. La naturaleza aparentemente relictual de *M. xerophyticum* sugiere que se trata de un taxón que se encuentra cerca del final de un proceso de extinción natural, el cual puede ser abruptamente acelerado por la influencia humana (Salazar y Hágsater, 1997).

Una ecorregión que sobresale por su relativamente alto valor de endemismo, de acuerdo con el cálculo del CWE, es California mediterránea (Figura 11). Y lo es aún más si es considerado el bajo valor de diversidad de orquídeas (únicamente tres especies). Un par de situaciones pueden explicar esta situación: por un lado, dos de las tres especies presentes en esta unidad también están presentes sólo en una ecorregión contigua, es decir están presentes en muy pocas ecorregiones de México; sin embargo, no se trata de especies endémicas en un sentido estricto ya que también se encuentran en gran parte del occidente de Estados Unidos e incluso el suroeste de Canadá (Luer, 1975).

Por otro lado, el aún inconcluso trabajo exploratorio de la flora de gran parte de toda la península de Baja California y, en general, del norte de México, lo cual puede extender aún más las áreas de distribución de estas especies más comunes en Estados Unidos. Esta falta de conocimiento se da a pesar de ya contar con publicaciones sobre la flora de algunas regiones del norte del país (Wiggins, 1980; León-de la Luz, 1995, 1999; Spellenberg, 1996) y del gran esfuerzo, más recientemente, de proyectos estadounidenses por actualizarla (Thorne *et al.*, 2010; <http://bajaflora.org>). Una región de particular riqueza de especies y con

condiciones ambientales propicias para varias especies de orquídeas del sur del estado de California en Estados Unidos, pero de la cual se desconoce adecuadamente su flora (lo cual incluye a las orquídeas), es la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California (Soto-Arenas, 1988). Si se considera que el estado de California tiene poco más de una treintena de especies (Coleman, 1995) y que la Sierra de San Pedro Mártir y las serranías de menor elevación un poco más al norte de ésta, son parte de la misma provincia florística (Thorne *et al.*, 2010), es de esperar que a medida que se tenga un mejor conocimiento de la esta ecorregión, se extienda las áreas de distribución de varias de las orquídeas hasta ahora sólo conocidas del lado estadounidense y/o de especies conocidas en áreas un poco más al sur o al este de la península de Baja California.

El endemismo en las ecorregiones de ambientes áridos y semiáridos es casi inexistente con sólo dos especies [*Govenia elliptica* S. Watson y *Hexalectris spicata* (Walter) Barnhart]. Esta situación revela que, para las orquídeas presentes en México, estos ambientes son marginales en la distribución de las especies, ya que, a pesar de su extensa superficie en el país y de su gran antigüedad geológica, evidenciado por el alto porcentaje de géneros y especies endémicas de su flora en general (43 y $\pm 60\%$, respectivamente; Rzedowski, 1978; Rzedowski, 1991b), no cuentan con una orquideoflora propia o exclusiva. Esta característica se ve reforzada debido a que, por un lado, la validez taxonómica de *Govenia elliptica* no ha quedado del todo bien asentada (Correll, 1947; Dressler, 1965; Soto-Arenas *et al.*, 2007) y, por el otro, *Hexalectris spicata* es común en el sur de Estados Unidos, desde Arizona hasta Florida y al norte hasta Virginia (Luer, 1975).

Endemismo en los tipos de vegetación

La distribución del endemismo de las orquídeas dentro de los tipos de vegetación en México reveló una polarización aún más acentuada (Figura 11). El bosque mesófilo de montaña destacó por el alto número de especies que están restringidas a él, como ya lo ha señalado Villaseñor (2010); sin embargo, hay marcadas diferencias entre los números aquí encontrados con los de este autor. Villaseñor (2010) señala que 583 especies (46% de la orquideoflora mexicana, cuando se considera el número actual de especies) son endémicas al bosque mesófilo de montaña (bosque húmedo de montaña, de acuerdo a su definición),

mientras que los resultados obtenidos aquí, revelan que sólo 82 orquídeas (6.5%) son exclusivas de este tipo de vegetación, 191 especies (15%) si se considera las presentes en dos tipos de vegetación, donde uno de ellos es el bosque mesófilo de montaña. Este gran contraste en el endemismo se debe muy probablemente a las mismas razones arriba expuestas cuando se evaluó la diversidad de especies.

Llama la atención que la familia Orchidaceae rompe con el patrón encontrado por Villaseñor (2010), respecto al número de especies endémicas por tipo de vegetación para la flora de México. Él encontró que el bosque de *Pinus-Quercus* (aquí agrupado dentro del bosque mixto de pino y encino) es la agrupación vegetal que, porcentualmente, tiene la mayor cantidad de endémicos en el país, en tanto la de menor es el bosque tropical perennifolio (selva perennifolia para este trabajo); el bosque mesófilo de montaña también es señalado con bajo porcentaje de endemismos. No obstante, para las orquídeas el bosque mixto de pino y encino ocupó el tercer lugar, sólo debajo de la selva perennifolia y del bosque mesófilo de montaña (Figura 14). Además de lo señalado por Villaseñor (2010), existe una situación similar a los porcentajes de endemismo a nivel específico, para la flora de México, calculados por Rzedowski (1991a), donde, igualmente el bosque tropical perennifolio, tiene el más bajo nivel de endemismo.

Es interesante comprobar que el endemismo de las orquídeas en México tiene mayor asociación con factores históricos que con factores ecológicos, ya que el número de especies endémicas es mayor dentro de las ecorregiones (330 spp.), que en los tipos de vegetación (250 spp). Lo anterior significa que el endemismo depende más de la historia fisiográfica de un área determinada, que de una restricción a un tipo de vegetación en particular. De hecho, Huerta *et al.* (en preparación) encontraron que un importante contingente de especies endémicas al bosque mesófilo de montaña, son endémicas a escalas geográficas mayores, debido a que únicamente se distribuyen en el bosque mesófilo de montaña de ciertas regiones del país y no a lo largo de todo el rango de distribución de este tipo de vegetación. Esto apoya la hipótesis de que cada bosque mesófilo de montaña del país tiene una historia biogeográfica propia, vinculada más estrechamente con la región donde se localiza, que con el tipo de vegetación *per se*. Sin

embargo, aún falta trabajar en análisis filogenéticos, de fechamiento de los tiempos de divergencia de los clados y biogeografía general de las orquídeas mexicanas para someter a prueba esta hipótesis.

También es factible que las actuales selvas perennifolias representen relictos (del mismo modo que el bosque mesófilo de montaña) de lo que en otros tiempos geológicos fueron conjuntos de vegetación más extensos y continuos que en la actualidad; por ejemplo, durante el máximo termal del Eoceno (Soto-Arenas y Salazar, 2004), pero que se redujeron y fragmentaron paulatinamente, a partir del enfriamiento global del Oligoceno y del mismo modo, las áreas de distribución de muchas de las especies ahora identificadas como endémicas. Esta hipótesis es sugerida por Luna *et al.* (1999a) para los bosques mesófilos de montaña en particular, aunque sin mencionar ventanas de tiempo específicas. Wendt (1989) lo hace para las selvas perennifolias del sur de Veracruz, mientras que Soto-Arenas y Salazar (2004) encuentran evidencia filogenética que apoya esta hipótesis, particularmente para las orquídeas del estado de Oaxaca.

Recambio de especies

El recambio de especies entre ecorregiones aporta evidencia de que ellas constituyen unidades naturales, con una historia biogeográfica propia, aunque no del todo aislada de las demás. En general, la orquideoflora de cada ecorregión es particular, pues entre ellas se presentan valores de similitud relativamente bajos (Tabla 2). No obstante, el Sistema Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur presentaron altos valores de similitud.

Esta asociación entre ambas unidades también ha sido evidenciada con otros grupos taxonómicos. Por ejemplo, en la regionalización de Rzedowski (1978) la delimitación general de ambas ecorregiones conforma una única provincia florística denominada Serranías Meridionales. Villaseñor (2004) al estudiar la similitud genérica de la flora de diferentes regiones del país, encontró una asociación alta entre ambas, así como Liebherr (1994), al observar los patrones de distribución de una familia de escarabajos o bien, Contreras-Medina *et al.* (2007) al analizar la flora de gimnospermas (*i.e.*, plantas sin flor) de México. Incluso, en la flora del bosque mesófilo de montaña Luna *et al.* (1999a) encontraron

el agrupamiento de distintas áreas, tanto de una de como de otra ecorregión, en un sólo clado.

Resulta particularmente interesante que estas dos ecorregiones sean las más similares entre sí por su orquideoflora (Tabla 2 y Figura 15), si se considera la amplia diferencia de edades, ya que el origen del Sistema Neovolcánico Transversal se calcula hace aproximadamente 40 millones de años (Martínez-Reyes y Nieto, 1990) y la de la Sierra Madre del Sur >1,000 millones de años (Centeno-García, 2004), y la importante separación física que hay entre ambas en gran parte de su distribución (Figura 3). Sin embargo, bajo un escenario de clima cambiante de periodos glacial-interglacial puede, al menos en parte, explicar esta situación, tal como Wendt (1989) o Soto-Arenas y Salazar (2004) lo exponen, esto sin considerar aún las condiciones ambientales que imperan actualmente en ambas unidades.

El otro par adicional de ecorregiones que presentan una alta similitud (>50%), son la Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas frente a la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México (Tabla 2 y Figura 15). La razón de ello, al menos en parte, parece responder a la contigüidad entre ambas unidades, más que a que compartan ambientes similares, caso contrario a la existente entre las anteriores unidades. De hecho, Villaseñor (2004) y Contreras-Medina *et al.* (2007) encontraron que la flora de la Planicie Costera y Lomeríos Húmedos del Golfo de México, está más asociada con la Península de Yucatán que a otras regiones; mientras Luna *et al.* (1999a) encontraron una relación estrecha entre la flora de dos bosques mesófilos tan distantes como es el caso de El Triunfo, Chiapas y Teocelo, Veracruz, sitios que corresponden a estas dos ecorregiones.

En los tipos de vegetación es interesante notar que, considerando a las orquídeas, la afinidad del bosque mesófilo de montaña es más estrecha con los bosques de coníferas y mixtos de pino y encino (Tabla 3 y Figura 16) que, con las selvas perennifolias o caducifolias, esto a pesar que distintos autores mencionan la gran afinidad tropical que tiene el elemento epífita del bosque mesófilo de montaña (Luna *et al.*, 1988; Rzedowski, 1996; Luna *et al.*, 1999b; Villaseñor, 2010; Gual-Díaz y González-Medrano, 2014). Sin embargo, Gual-Díaz y González-Medrano (2014), a partir de una revisión de la literatura existente,

hacen una compilación de los distintos ecotonos formados por el bosque mesófilo de montaña con otros tipos de vegetación y revelan la recurrente mezcla de elementos de este tipo de vegetación con otros, destacando la de pino-encino, *Pinus* y *Quercus*, mientras que en segundo término están las selvas caducifolias y perennifolias, lo cual es bastante consistente con los resultados obtenidos aquí.

Análisis de parsimonia de endemismos

La mayor parte del árbol se resolvió, salvo por la presencia de una única politomía, para las ecorregiones del norte de México + Canadá-Estados Unidos (clado E; Figura 17), probablemente debida a la escasez de especies para relacionar dichas áreas. Es de resaltar la posición de la ecorregión California Mediterránea (del mismo clado E), ya que en distintas regionalizaciones bióticas (ver Morrone, 1999) esta área no siempre se agrupa con las demás o suele hacerlo con las que le son inmediatamente contiguas. Un análisis que utilice criterios naturales para regionalizar lo que aquí se incluye como “Canadá-Estados Unidos” y que además cuente con inventarios no sesgados debidos al submuestreo, arrojará información de mejor calidad. Esto es importante ya que revelaría cómo es la asociación y el arreglo jerárquico de las ecorregiones mexicanas con aquellas pertenecientes a Estados Unidos, con el fin de someter a prueba nuevas hipótesis biogeográficas y, en algún momento, presentar una mejor propuesta de regionalización para las orquídeas en México y sus inmediaciones; además se debe recordar que las unidades geográficas empleadas en este trabajo, se ven truncadas por las fronteras político-administrativas.

Como puede suponerse, las ecorregiones del sureste del país presentaron una gran afinidad con Centroamérica (clado A; Figura 17 y 18). Sin embargo, es interesante ver que en el árbol de consenso estricto las regiones de este clado constituyen en su conjunto el área hermana de las otras ecorregiones montañosas mexicanas (clado B) y juntas aparecen en la parte más interna del árbol. Dado que no se logró contar con un listado actualizado de las orquídeas de los demás países centroamericanos (Guatemala, El Salvador y Honduras), no se obtuvo información más precisa sobre la afinidad regional de las áreas, particularmente de la ecorregión Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas con

Guatemala. La falta de información reciente de las orquídeas de Guatemala, imposibilitó incluirla en el análisis, lo que probablemente impidió obtener un subclado centroamericano no tan claramente “puro”. Ejemplos fehacientes de esta estrecha asociación entre ambas regiones puede apreciarse la distribución de los géneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Masdevallia*, *Lepanthes*, *Specklinia* o *Stelis* (Solano, 1993; Salazar y Soto-Arenas, 1996).

Además, otros trabajos con distintos taxa que analizan datos provenientes de esta región son los de Hernández-Baños *et al.* (1995), Liebherr (1994), Márquez y Morrone (2003) y Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009). En el primero de ellos, por un lado, se mostró la gran asociación entre las avifaunas del bosque mesófilo de montaña del sur de Centroamérica (Nicaragua, Costa Rica y Panamá) y, por el otro, la de las serranías de Chiapas con las guatemaltecas y hondureñas; lo interesante es que estos agrupamientos no resultaron cercanamente relacionados entre ellos ni con otras localidades del Golfo de México como Los Tuxtlas. En el presente trabajo, al igual que en otros (*e.g.*, Luna *et al.*, 2001; Soto-Arenas y Salazar, 2004; Pérez-García, 2008) la región de Los Tuxtlas, resultó estar estrechamente relacionada con el sureste de México (Figura 17 y 18). Es probable que la vagilidad de los organismos en cuestión puede hacer no tan certera la comparación con el caso de las orquídeas. No obstante, Liebherr (1994) y Márquez y Morrone (2003) dedujeron patrones similares con coleópteros (agrupamientos de las áreas de Chiapas hasta Nicaragua y de Costa Rica hasta Panamá), así como Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009) con reptiles; además no se debe de perder de vista que un límite más natural hacia el sur, de la flora presente en México, es la depresión de Nicaragua (*i.e.*, Megaméxico 2; Rzedowski, 1991b).

A pesar de lo anterior, las relaciones entre las ecorregiones incluidas en el clado A (Figura 17 y 18) son concordantes en gran medida con el agrupamiento de Morrone y Márquez (2001), debido a que en su trabajo con coleópteros se logra agrupar desde la región del Golfo de México hasta Centroamérica, junto con gran parte de la costa del Pacífico. Es de resaltar este trabajo porque esta afinidad es mantenida en dos análisis distintos (análisis de parsimonia de endemismos y análisis de trazos generalizados).

El clado B (Figura 17 y 18) fue uno de los dos agrupamientos que están completamente circunscritos a los límites territoriales de México. La importancia de esta región, para el entendimiento de los patrones biogeográficos de la orquideoflora de México, es fundamental. De hecho, se puede afirmar que es la región más importante para esta familia en el país, ya que en ella se encuentra la muestra más representativa de las orquídeas típicamente mexicanas. Además, hay que recordar que entre las ecorregiones que lo conforman, están incluidas algunas de las más diversas en especies de orquídeas, así como con el mayor número de elementos endémicos. En ellas se localiza el 75% (950) de las orquídeas y 43% (142) de las especies endémicas a una ecorregión.

Es interesante observar que el clado B (Figura 17 y 18) está completamente resuelto y conjuga una gran complejidad y diversidad de condiciones ambientales contrastantes (sin contar la geología ya antes mencionada). Si bien se conoce que los agrupamientos son resultado de la interacción indisoluble de factores históricos y ecológicos, particularmente se desconoce en qué medida el factor histórico ha influido en el patrón encontrado en este clado en particular, ya que prácticamente todas las ecorregiones que componen este clado, a excepción del Sistema Neovolcánico Transversal, estaban presentes en el momento en que se originó en el mundo la familia Orchidaceae (Lugo, 1990; Ferrusquía-Villafranca, 1993; Ramírez *et al.*, 2007; Guo *et al.*, 2012); además del hecho que la ecorregión más joven y la más antigua (Sistema Neovolcánico Transversal y Sierra Madre del Sur, respectivamente), aparecen como áreas hermanas en este trabajo (Figura 17 y 18).

Con los datos disponibles aquí es posible decir que, el aspecto histórico sólo ayuda a entender y explicar parcialmente el patrón encontrado, dada la variación en edad y origen de las ecorregiones, sin mencionan la propia complejidad interna de cada una. Algo rescatable al respecto, es que las orquídeas presentes en el clado B (Figura 17 y 18) incluyen a las especies más representativas de México, lo cual indica que éstas especieron *in situ* (o al menos muchas de ellas) y no han tenido la posibilidad de colonizar nuevas áreas. Las posibles razones de lo anterior es que, por un lado, las especies de esta región sean de reciente aparición y, por lo tanto, no ha transcurrido el tiempo suficiente como para dispersarse a nuevas ecorregiones. Esta posibilidad se vería reforzada por la posición

filogenética de los géneros o taxa superiores que incluyen a estas especies; de hecho, muchas de las subtribus de reciente aparición (Soto-Arenas y Salazar, 2004) están presentes en este clado (*e.g.*, Angraecinae, Cranichidinae, Laeliinae, Pleurothallidinae o Stanhopeinae; aunque el inicio de la diversificación de Laeliinae aparentemente ocurrió en México; Soto-Arenas y Salazar, 2004).

Por el otro lado, es factible que, con independencia de su antigüedad, muchas de las especies características del clado B (Figura 17 y 18), están restringidas a éste, por la presencia de barreras biogeográficas infranqueables en los límites de esta región. Aunque esta opción es viable, no hay que pasar por alto que hay cierta continuidad en los tipos de vegetación de estas ecorregiones, particularmente hacia el noroeste del país (*e.g.*, Sierra Madre Occidental).

Dicho lo anterior, el aspecto ecológico puede proporcionar algunas explicaciones ya que, como en el trabajo de Trejo-Torres y Ackerman (2001), las características ecológicas serían las más importantes para determinar las afinidades entre las áreas. Las ecorregiones del clado B (Figura 17 y 18) incluyen selvas caducifolias en las depresiones del Balsas, Chiapas y a lo largo de gran parte de la costa pacífica mexicana, bosques mesófilos de montaña en la Sierra Madre del Sur y el sur del Sistema Neovolcánico Transversal, además está presente la transición en la vertical de latifoliadas-coníferas, típico de todos los sistemas montañosos de México (Sistema Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Oriental, dentro del clado B). Esto indica que las agrupaciones vegetales explican mejor este agrupamiento, debido a que al no ser éstas, exclusivas de una sola ecorregión y compartirse entre unidades no necesariamente contiguas o cercanas (la única excepción son matorrales xerófilos exclusivos de las Depresiones Intermontanas, en este clado) y en conjunto con la idea de la reciente divergencia de varios taxa característicos, mencionados por Soto-Arenas y Salazar (2004), hacen posible esta asociación.

Para el clado C (Figura 17 y 18) resultó extraño que las ecorregiones de la península de Yucatán no quedaran asociadas entre ellas ni con Cuba y/o Florida. En el estudio de Trejo-Torres y Ackerman (2001) sobre las afinidades entre las orquideofloras del Caribe y las Antillas, la península de Yucatán y Florida quedaron como áreas hermanas, mientras Cuba

quedó más emparentada con la isla Española, Jamaica y Puerto Rico; un trabajo anterior de Rzedowski (1978) menciona que la península de Yucatán es la región de México con mayor afinidad florística con las Antillas. En tanto, Morrone *et al.* (1999) en un estudio hecho con plantas, aves e insectos (de modo conjunto y por separado), revelaron una estrecha asociación de las áreas que componen la totalidad de la península de Yucatán, resultados similares a los de Olgún-Monroy *et al.* (2013). La falta de integración de las ecorregiones de esta península probablemente se debió a la carencia de especies compartidas y exclusivas de la región del Caribe, ya que, de hecho, son compartidas seis especies, pero no de modo exclusivo o bien, un efecto debido al submuestreo de otras áreas de la región. Al menos en este trabajo la orquideoflora de regiones como las Antillas, Centroamérica, sur y sureste de México o la región del Caribe no guardan relaciones cercanas con la península de Yucatán, como previamente lo han mencionado Durán *et al.* (1998) con otros grupos biológicos y Trejo-Torres y Ackerman (2001) concretamente con orquídeas, a pesar que estos últimos supusieron que el incluir otras áreas continentales de México, ayudaría a resolver la relación de las orquídeas de la península con otras áreas.

El otro agrupamiento de ecorregiones que se restringen a los límites de México fue el clado D (Figura 17 y 18), el cual está dominado por la Sierra Madre Occidental. Su relativo aislamiento ecológico queda claro en su parte noroeste, norte y noreste, ya que básicamente ahí, el estrato de la vegetación pasa de ser arbóreo a herbáceo; esto al parecer puede explicar la cercana relación de las ecorregiones que lo conforman. Sin embargo, guarda conectividad con el Sistema Neovolcánico Transversal, aunque geológicamente ambas unidades, quedan bien diferenciadas (Lugo, 1990). Esto lleva a pensar que, por lo menos para este flanco de la región del clado D, el aspecto histórico juega un papel determinante en su extensión y delimitación.

A pesar de lo anterior, dentro del clado C (Figura 17 y 18), hay una marcada diferencia en los tipos de vegetación, por lo que la causa de la integración es algo distinta a la del clado B. Por un lado, en la Planicie costera, lomeríos y cañones del occidente y la Altiplanicie Mexicana se tienen principalmente selvas espinosas y selvas caducifolias; por el otro, en la Sierra Madre Occidental hay bosques de coníferas. La integración de estos tipos de

vegetación no se entendería sin la presencia de los distintos ecotonos que son formados junto con los bosques de encino en el piedemonte al oeste de la Sierra Madre Occidental. Además, hay que agregar la existencia de toda una serie casi paralela de valles y cañones que parten desde la costa del Pacífico y que se adentran muy profundamente (hasta cientos de kilómetros) en la sierra, lo cual probablemente ocasiona la mezcla e integración de las ecorregiones (Planicie costera, lomeríos y cañones del occidente y Sierra Madre Occidental).

La posición de la Sierra Madre Occidental en el clado C (Figura 17 y 18) no concuerda con lo reportado en otros trabajos, donde típicamente queda integrada con todas las serranías al occidente del Istmo de Tehuantepec (Rzedowski, 1978; Liebherr, 1994; Morrone y Márquez, 2001; Morrone y Márquez, 2003; Morrone, 2014), las cuales esencialmente están incluidas en el clado B (Figura 17 y 18). No es clara la razón de esto, aunque es de recalcar que en los anteriores trabajos nunca fue explícito el empleo de taxa de orquídeas. Un factor importante que también hay que considerar y que indudablemente pudo afectar los resultados, es que, a diferencia de todas las otras serranías de México, particularmente para el caso de esta familia, la Sierra Madre Occidental sufre de un serio sesgo de falta de colectas (Figura 8). Esta sierra enfrenta un evidente submuestreo a lo largo de sus 1,400 km de longitud, particularmente en su parte norte; sólo ciertas áreas muy particulares de ésta han sido colectadas de mejor manera, pero aún lejos de ser razonablemente bien muestreadas.

Relación ambiente-riqueza y ambiente-endemismo

Ambiente-riqueza

Existen áreas muy particulares de México que exhiben una riqueza de especies ampliamente superiores e inferiores a los valores estimados (Figura 19). En el caso de la riqueza de especies, se observa que, en números absolutos, la mayor parte del país presenta una diversidad de orquídeas que corresponde a las estimaciones del modelo aquí empleado (71.5% de las celdas en que se dividió el territorio). No obstante, existen áreas

que por sus condiciones ambientales debieran presentar una mayor diversidad de orquídeas y otras que poseen una diversidad menor a la estimada (12.6 y 15.9% de las celdas, respectivamente).

Si bien es cierto que existe cierta correspondencia entre los sitios más exhaustivamente explorados y colectados con celdas que presentan una mayor diversidad de especies que la esperada (*e.g.*, Sierra del Tuito en Jalisco, alrededores de Morelia en Michoacán, Xalapa y Los Tuxtlas en Veracruz, Los Altos y selva Lacandona en Chiapas), esto no necesariamente es así para el caso contrario (celdas con menor diversidad que la esperada en sitios poco explorados y colectados). Un claro ejemplo de lo anterior lo representa la celda situada al centro-norte del estado de Oaxaca, área que básicamente corresponde a la Sierra Juárez (Figura 19).

Resulta insólito que la Sierra Juárez, que ha sido colectada sistemáticamente desde hace más de siglo y medio por reconocidos botánicos (Galeotti, Pringle, Conzatti, Hinton, Pollard, Greenwood, etc.) y donde además se han llevado a cabo varios estudios florísticos, algunos de los cuales se ocupan exclusivamente de las orquídeas (Ortiz, 1970; Saynes, 1989; Pérez, 1999; Juárez y Velasco, 2003; Figueroa y Guzmán, 2005; Martínez, 2005; Torres-Colín *et al.*, 2009), sea un área donde su orquideoflora no esté completamente inventariada, hecho que es confirmado por recientes estudios muy localizados en la zona (Solano, com. pers.). Además, no se debe perder de vista que en esta región se localiza gran parte del mayor parche de bosque mesófilo de montaña del país, el tipo de vegetación más diverso en orquídeas y que por su propia naturaleza (particularmente su abrupta topografía) dificulta muestrearlo adecuadamente, sin mencionar que, en esta área las colectas están estrechamente relacionadas con el trazo de única carretera importante de la celda en cuestión. Es de esperarse que, en sitios aún no adecuadamente explorados dentro de esta área, sean descubiertas novedades taxonómicas, no solamente para la familia Orchidaceae, ya que además es un área todavía bien conservada según la cartografía de INEGI (2013b).

En un contexto muy similar al anterior se encuentra el estado de Morelos y el noroccidente del estado de Chiapas (que incluye parte del suroriente de Veracruz y sur de Tabasco;

Figura 19). Nuevamente para ambas áreas se confrontan dos situaciones: por un lado, en las dos áreas se cuenta con estudios particulares sobre sus orquideofloras (Cowan, 1983; Cabrera, 2000; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Beutelspacher, 2013; Moreno y Beutelspacher, 2014; Miceli *et al.*, 2014; Noguera-Savelli y Cetzal-Ix, 2014) y, por el otro, en ambos están presentes fragmentos muy reducidos de bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, en estas áreas, las coberturas vegetales naturales se encuentran seriamente degradadas o destruidas, lo que en consecuencia limitará conocer la totalidad de su diversidad de orquídeas en el futuro.

Aunque los números absolutos, representados en el mapa de la Figura 19, brindan información valiosa, los valores porcentuales de las especies observadas con respecto a las esperadas, suponen aspectos más intrigantes. Es a partir de estos valores, que se observan más claramente los vacíos de conocimiento sobre la distribución de las especies de orquídeas a lo largo del país.

Si se descartan las celdas con valores porcentuales negativos que se localizan en los márgenes del territorio (cuyos valores se ven afectados debido a que parte de la superficie de la celda incluye cuerpos de agua; Figura 19), se aprecia que, particularmente la Sierra Madre Occidental, pero también otras serranías como la de San Pedro Mártir o la Sierra Madre Oriental, presentan una diversidad de especies submuestreada (en muchos casos cercanas y otras muy superiores al 100%). Lo anterior indica que, estas áreas deben tener una diversidad real del doble de especies y en algunos casos casi del cuádruple de lo conocido actualmente. De hecho, el valor porcentual más alto de submuestreo de especies corresponde a la sierra de San Pedro Mártir, área donde Soto-Arenas (1988) menciona que hay condiciones ambientales propicias para la presencia de varias especies de orquídeas, pero que lamentablemente dicha área no ha sido inventariada adecuadamente, situación que no cambiado desde hace casi 30 años.

La presencia de una alta riqueza específica de orquídeas en una celda determinada está relacionada, principalmente, con la predominancia de las siguientes condiciones ambientales (Tabla 4): un amplio rango de pendiente (PEN_{RAN}), una gran amplitud en la temperatura diurna ($BIO2_{RAN}$) y una oscilación de la temperatura constante, tanto a lo largo

del día como del año (isotermalidad, $BIO3_{MAX}$). Las restantes variables ambientales reflejan, esencialmente, algún aspecto de la temperatura (Tabla 4), por lo tanto, se puede afirmar que las variables relacionadas con la precipitación y la evapotranspiración juegan un papel secundario para explicar la riqueza de especies. La única variable referente a la precipitación fue “precipitación mínima del mes más seco” ($BIO14_{MIN}$), que tiene sentido para muchas especies de orquídeas: a mayor precipitación mínima del mes más seco, mayor será la riqueza de especies. Esto es congruente con la necesidad del recurso agua para la subsistencia, en la época seca del año, de un grupo de plantas con poca afinidad hacia ambientes desérticos (no ignorando el estrés hídrico al que comúnmente están sometidas las orquídeas de hábito epífita, aún en ambientes de alta precipitación).

Lo anterior difiere con López-Mata *et al.* (2011) quienes encontraron que la riqueza de especies en los bosques mesófilos de montaña es explicada por cinco variables ambientales (dos referentes a la precipitación, una a la evapotranspiración, una a la topografía y otra edáfica); de ellas la más importante fue el “rango de precipitación pluvial en los meses húmedos del año”, la cual explicó 21% de la variación de la riqueza de especies. Esto también contrasta con la única variable de precipitación presente en el mejor modelo obtenido aquí y que explica de manera exclusiva el sólo el 3% de la misma variación de la riqueza de especies (Tabla 4).

En el trabajo de Francis y Currie (2003), sobre la relación de la riqueza de especies y de familias de angiospermas a nivel mundial con variables ambientales, encontraron que en una regresión bivariada la precipitación es una variable que sólo causa “ruido” en los análisis, pero la evapotranspiración y la temperatura media anual son muy útiles. De mismo modo, Currie y Paquin (1987) descubrieron una preeminencia de la variable evapotranspiración sobre otras variables climáticas y topográficas para explicar la riqueza de especies de árboles en Norteamérica (Canadá y Estados Unidos). A una escala más fina, González-Espinosa *et al.* (2004) hallaron una fuerte relación de la evapotranspiración, para explicar la variación en la diversidad de especies de árboles en Chiapas; aquí los mejores predictores de la diversidad de árboles fueron la evapotranspiración total anual, la

estacionalidad de la evapotranspiración durante los meses secos del año y la fertilidad-calidad de los suelos.

López-Mata *et al.* (2011) también destacan el papel que juega el relieve (altitud) para explicar la riqueza de especies. Para el presente trabajo, el relieve fue la variable más importante en explicar la riqueza de especies (Tabla 4), aunque no de la misma forma que los anteriores. Además, los resultados obtenidos aquí, están en concordancia con otros autores que han demostrado la relación e importancia de las variables topográficas, tanto a nivel local como regional, en explicar la variación espacial de la riqueza de especies (Nichols *et al.*, 1998; Rahbek y Graves, 2001; Ruggiero y Kitzberger, 2004). No obstante, la topografía no siempre ha resultado ser de los principales factores ambientales en explicar la riqueza, según un meta-análisis de Hawkins *et al.* (2003), ya que para distintos grupos de plantas (y muchos otros grupos analizados), la precipitación parece serlo. De hecho, algunos autores recalcan que el factor más importante para explicar las variaciones espaciales de la riqueza de especies es la condición climática actual, por encima de los factores históricos pasados (Currie y Paquin, 1987; Kreft y Jetz, 2007).

Es claro que no existe una concordancia total entre trabajos, pero se debe hacer notar que una gran diferencia metodológica de los anteriores (y de otros trabajos citados más abajo), es que aquí se trabajó exclusivamente con una familia de plantas, mientras en los otros hay toda una mezcla de taxa con historias evolutivas y ecológicas distintas, sin mencionar la clara discrepancia entre las escalas geográficas empleadas. No obstante, la información generada aporta nuevo conocimiento en cuanto a los factores ambientales causales de la distribución de la riqueza de especies en México, hipótesis que evidentemente debe ser sometida a prueba bajo nuevas aproximaciones y que, de hecho, en campo puede ser evaluada, al dirigir nuevas exploraciones botánicas a las áreas que ocupan las celdas con el más alto submuestreo en la riqueza de especies.

Ambiente-endemismo

Referente a los resultados obtenidos aquí sobre la predicción del endemismo medido a través del CWE, es evidente la gran correspondencia entre áreas con altos valores de CWE

con las de alta riqueza de especies (Figura 19 y 20). Además, es también obvia la similitud de las variables ambientales que explican el CWE y la riqueza de especies, ya que nueve de ellas son compartidas y las tres más importantes son las mismas, aunque en un orden ligeramente distinto. Esto lleva a pensar que, en cierto modo el endemismo, al menos evaluado de esta forma, está correlacionado con la riqueza de especies. Es importante mencionar que esta forma de abordar el endemismo en este análisis no fue establecida *a priori*, debido a que el endemismo no ponderado de la malla de celdas, no presentó una distribución normal, por lo que no fue apto para ser utilizado en el análisis estadístico.

En este trabajo, la única variable topográfica (PEN_{RAN}) fue la segunda en importancia para explicar los valores de CWE (Tabla 5). Esto es acorde con lo encontrado por Panitsa *et al.* (2010), Kallimanis *et al.* (2011), Cañadas *et al.* (2014), Kougioumoutzis y Tiniakou (2015), donde todos ellos a partir de análisis de regresión, encontraron que la topografía es de las mejores variables (o la mejor), que explican los altos valores de endemismo de la flora en las islas griegas del Mar Egeo. Estos autores concluyen que la topografía y en concreto los valores de altitud, es un modo válido de subrogar, dentro de los análisis estadísticos, la complejidad ambiental de las islas y que, es esta complejidad de ambientes, la que dirige más activamente los altos valores de endemismos de sus áreas de estudio; además mencionan que la máxima precipitación en la temporada seca del año y la precipitación media anual fueron también, variables importantes en sus análisis.

Es claro que los últimos cuatro trabajos no son del todo comparables con el contexto presente en México, debido principalmente a la eminente insularidad de todas las áreas anteriores (archipiélago del Mar Egeo); sin embargo, ellos también encontraron que la cercanía de una isla a otras considerablemente más grandes o al continente, no era un factor que afectara en gran medida los valores de endemismo y que sólo parcialmente lo hacía el tamaño de las mismas (a mayor superficie, mayor valor de endemismo, pero al mismo tiempo existe mayor complejidad ambiental dentro de la isla).

A pesar de los buenos resultados obtenidos aquí para predecir de la riqueza de especies y del valor de CWE, no se puede negar que existen otros factores que intervienen activamente en la distribución de la riqueza y el endemismo de las orquídeas en México

[dado que hay una parte no explicada (residuales) por los mejores modelos calculados] y que entre ellos muy probablemente tenemos las tasas y eventos de especiación, extinción y dispersión de las especies a lo largo del tiempo, eventos históricos como los cambios climáticos o eventos geológicos en el territorio, la propia tolerancia fisiológica de las especies para resistir a distintos ambientes, competencia, etc. (Francis y Currie, 2003). Si bien la cuestión histórica no parece tener mucha influencia para explicar las variaciones espaciales de la riqueza de especies (Currie y Paquin, 1987; Kreft y Jetz, 2007), no se puede desechar de las hipótesis biogeográficas, a pesar de la dificultad de emplearla como variable en análisis estadísticos particulares como todos los anteriores.

CONCLUSIONES

- El esfuerzo de colecta de la orquideoflora de México presenta sesgos. Si bien es conocida la poca preferencia de las especies de esta familia por las zonas áridas del norte del país, también en el norte hay áreas con condiciones no excesivamente secas y propicias para el desarrollo de orquídeas como la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California y la Sierra Madre Occidental. Particularmente para esta última, una vía de comunicación que la atraviesa y que no ha sido utilizada para coleccionar orquídeas es la ruta del tren Los Mochis, Sinaloa-Chihuahua, Chihuahua. Dicho lo anterior, se deben dirigir estudios florísticos en zonas aún no exploradas.
- Los análisis sobre la estimación de la riqueza de orquídeas en México indican que aún hay especies por descubrir en el país (≥ 288 spp.). A pesar de que la intensidad de colecta ha disminuido notablemente en las últimas décadas, no han dejado de descubrirse nuevas especies. Lo cual entre otras causas se debe a que: el esfuerzo de colecta actual, es dirigido hacia áreas no inventariadas o poco conocidas, se están coleccionando principalmente las orquídeas “interesantes” (por sus características morfológicas o por lo que se conoce de su área de distribución natural), el trabajo de curación del material herborizado es cada vez más especializado.
- Las serranías del sur de México son las más diversas en especies y en elementos endémicos de orquídeas; la que alcanza valores más altos en estos parámetros es la Sierra Madre del Sur, seguida por la Sierra Madre Centroamericana y Altos de Chiapas. Por su parte, el bosque mesófilo de montaña es el tipo de vegetación más importante para la orquideoflora mexicana, seguido por el bosque mixto de pino y encino. Además, la mayor diversidad de especies y los mayores valores de endemismo están en los distintos tipos de bosques que en las selvas.
- Existe un alto recambio de especies entre las distintas unidades utilizadas. Las orquideofloras presentes en los diferentes tipos de vegetación y ecorregiones de México son muy particulares. Lo que indica que las ecorregiones funcionan bien como unidades

de estudio, ya que delimitan unidades naturales con una historia particular (áreas de endemismo).

- En el análisis PEA sólo dos grupos de áreas (clados B y D) están constituidos por ecorregiones que se restringen a los límites territoriales de México; las especies presentes en ellos representan al contingente de orquídeas típicamente mexicanas. Ambos agrupamientos de ecorregiones pueden considerarse como centros de endemismo para esta familia en el país. Varios de los agrupamientos de ecorregiones encontrados aquí (o con pocas modificaciones en su caso), son soportados por otros estudios y con otros taxa salvo las ecorregiones de la península de Yucatán.
- En general, las zonas mejor colectadas del país presentan un superávit en la diversidad de especies y endemismos. Sin embargo, hay otras regiones cuya orquideoflora aparentemente está bien conocida, pero potencialmente aún se está lejos de conocer la totalidad de sus especies.
- De modo general, la diversidad y endemismo de orquídeas en el norte del país no es superior o inferior al esperado, salvo para la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California y gran parte de la Sierra Madre Occidental. En tanto, los mayores contrastes de diversidad y endemismo conocido *vs* el esperado, se concentran las serranías de la mitad sur de México
- La pendiente, isothermalidad y oscilación promedio de la temperatura diurna son las variables más importantes para explicar la variación en la diversidad de especies y el endemismo de las orquídeas del país.
- La nueva información generada aquí puede y debe ser considerada en la planeación de las distintas actividades encaminadas a la conservación de esta diversa familia de plantas, ya que las áreas con la mayor diversidad táxica y de endemismo, resultaron ser las áreas del país donde el esfuerzo de conservación ha sido el más bajo (esfuerzo medido por medio de la cantidad y la superficie de Áreas Naturales Protegidas en dichas áreas). Esto además es importante debido a que poco más del 14% de las orquídeas de México, se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo a la legislación mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010), sin mencionar los efectos negativos de la extracción selectiva de ejemplares para el comercio ilegal de especies o el cambio de uso de suelo que afecta los ambientes naturales de distribución de las especies.

REFERENCIAS

- Adams, B.R., MacLeish, I. y Pearce, N.R. (1995). *Native Orchids of Belize*. Rotterdam: A.A. Balkema Publishers.
- Aguilera, M. y Silva, J. (1997). Especies y biodiversidad. *Interciencia*, 22(6), 299-306.
- Albert, V.A. (1994). Cladistics relationships of the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae) from congruent morphological and molecular data. *Lindleyana*, 9(2), 115–132.
- Albert, V.A. y Chase, M.W. (1992). *Mexipedium*: a new genus of slipper orchid (Cypripedioideae: Orchidaceae). *Lindleyana*, 7(3), 172-176.
- Anderson, S. (1994). Area and endemism. *Quarterly Review of Biology*, 69(4), 451-471.
- Angulo, D.F., Ruiz-Sánchez, E. y Sosa, V. (2012). Niche conservatism in the Mesoamerican seasonal tropical dry forest orchid *Barkeria* (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, 26(4), 991–1010.
- Arditti, J. (1992). *Fundamentals of Orchid Biology*. New York: John Wiley & Sons.
- Austin, M. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200(1), 1-19.
- Balam-Narváez, R. y Cetzal-Ix, W. (2012). Una revisión del complejo *Lophiaris cavendishiana* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Caldasia*, 34(1), 87–107.
- Balam-Narváez, R., Carnevali, G., Cetzal-Ix, W. y Duno, R. (2011). *Lophiaris tapiae*, a new species of the *Lophiaris oerstedii* complex (Orchidaceae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta botánica mexicana*, 97, 17-29.
- Balam-Narváez, R., Cetzal-Ix, W. y Carnevali, G. (2009). A new species of *Lophiaris* Raf. (Orchidaceae) from the Pacific Coastal of Mexico. *Lankesteriana*, 9(3), 521-525.
- Beale, C.M., Lennon, J.J., Yearsley, J.M., Brewer, M.J. y Elston, D.A. (2010). Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, 13(2), 246–264.
- Bertolini, V. y Damon, A. (2014). Quelato de hierro y agua de coco en la germinación in vitro de *Rossioglossum grande* (Orchidaceae). *Acta Agronómica*. 63 (3): 229-237.
- Beutelspacher, C. (2013). *Guía de orquídeas de Chiapas*. México: Asociación Mexicana de Orquideología.
- BFG. (2015). Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1085-1113.
- Blackburn, T. y Gaston, K. (2002). Macroecology is distinct from biogeography. *Nature*, 418(6899), 723-723.
- Bogarín, D. (2012). A new *Telipogon* from Mexico close to *Telipogon standleyi* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Lankesteriana*, 12(2): 115—119.
- Bogarín, D., Serracín, Z., Samüdiü, Z., Rincón, R. y Pupulin, F. (2014). An updated checklist of the Orchidaceae of Panama. *Lankesteriana*, 14(3), 135-364.
- Brazeiro, A. (2004): Biodiversidad: mitos, valores y riesgos. Disponible en: www.centroadleriano.org/wp-content/uploads/2016/04/5SimposioBiodiversidad.pdf. Fecha de acceso: 22 de marzo de 2017.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*. Estados Unidos: Sinauer Associates.
- Brown, P.M. (2003). *The Wild Orchids of North America, North of Mexico*. Gainesville: University Press of Florida.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Nueva York: Springer.
- Cabrera, T. (2000). *Las orquídeas (Familia Orchidaceae) de la región de Coapilla-Ocotepec, Chiapas*. Tesis de Licenciatura. México. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana.
- Cameron, K. (2003). Vanilloideae, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rasmussen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. III. Oxford: Oxford University Press.
- Cañadas, E.M., Fenu, G., Peñas, J., Lorite, J., Mattana, E. y Bacchetta, G. (2014). Hotspots within hotspots: Endemic plant richness, environmental drivers, and implications for conservation. *Biological Conservation*, 170, 282-291.
- Castañeda-Zárate, M., Viccon-Esquivel, J., Ramos-Castro, S.E. y Solano, R. (2012). Registros nuevos de Orchidaceae para Veracruz, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(1), 281-284.

- CCA. (1997). *Regiones Ecológicas de América del Norte, hacia una perspectiva común*. Canadá: Comisión para la Cooperación Ambiental.
- Cetzal-Ix, W. y Camevali, G. (2010). A revision of *Cohniella* Pfitzer (Orchidaceae) in Mexico. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137(2-3), 180-213
- Challenger, A. y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En: Sarukán, J. (coord.). *Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. Vol. I (87-108). México: Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad.
- Chase, M.W. (2005). Classification of Orchidaceae in the age of DNA data. *Curtis's Botanical Magazine*, 22(1), 2-7.
- Chase, M.W. y Cribb, P. (2005). Epidendroideae, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. IV. Oxford: Oxford University Press.
- Chase, M.W., Cameron, K.M., Freudenstein, J.V., Pridgeon, A.M., Salazar, G.A., van den Berg, C. y Schuiteman, A. (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(2), 151–174.
- Chatterjee, S. y Hadi, A.S. (2012). *Regression analysis by example*. (5° ed.). Nueva York: John Wiley and Sons.
- Christenhusz, M. y Byng, J. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201–217.
- Coleman R.A. (1995). *The wild orchids of California*. Ithaca: Cornell University Press.
- Colwell, R. (2009). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 7.5. Estados Unidos: University of Connecticut.
- CONABIO. (2004). *Regiones Terrestres Prioritarias*. Escala 1:1,000,000. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONABIO. (2008). *Georreferenciación de localidades de Colecciones Biológicas. Manual de procedimientos*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Contreras-Medina, R., Luna, I. y Morrone, J. (2007). Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(3), 405-417.
- Correll, D.S. (1947). Some revisions of American orchids. IV Revision of the Genus *Govenia*. *Lloydia*, 10, 218-228.
- Cowan, C.P. (1983). *Listados florísticos de México I. Flora de Tabasco*. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cox, A.V., Pridgeon, A.M., Albert, V.A. y Chase, M.W. (1997). Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 208(3), 197-223.
- Cribb, P. (1999a). Cypripedioideae, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. I. Oxford: Oxford University Press.
- Cribb, P. (1999b). Morphology. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. I. Oxford: Oxford University Press.
- Cribb, P. (2001). Orchidoideae, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. II. Oxford: Oxford University Press.
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. y Monro, A. (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography*, 28(2), 183-198
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J.L., López-Mata, L. y Ortiz, E. (2013). Distribución espacial de la riqueza de especies vasculares en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(4), 1189-1199.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M.A., Venegas-Barrera, C.S., Manjarrez, J. y Martínez-Meyer, E. (2014). An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34(7), 2427–2437.
- Currie, D.J. y Paquin, V. (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329(6137), 326-327.
- Dixon, K., Pate, J. y Kuo, J. (1990). The Western Australian subterranean orchids, *Rhizanthella gardneri* Rogers. En: Arditti, J. (ed.). *Orchid biology: reviews and perspectives*. Vol. V. (37-62). Oregon: Timber Press.
- Dodson, C.H. y Escobar, R. (1993). *Orquídeas Nativas del Ecuador*. Medellín: Colina.

- Dressler, R. (1965). Notes on the genus *Govenia* in Mexico (Orchidaceae). *Brittonia*, 17(3), 266-277.
- Dressler, R. (1981). *The orchids natural history and classification*. Cambridge: Harvard University Press.
- Dressler, R. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dressler, R. (2003). Orquídeas. En: Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. y Zamora, N. (eds.). *Manual de Plantas de Costa Rica, Monocotiledoneas (Orchidaceae-Zingiberaceae)*, Vol. III (1-595). Estados Unidos: Missouri Botanical Garden Press.
- Dressler, R. y Dodson, C.H. (1960). Classification and Phylogeny in the Orchidaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 47(1), 25-68.
- Durán, R., Trejo-Torres, J. e Ibarra-Manríquez, G. (1998). Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. *Harvard Papers in Botany*, 3(2), 263-314.
- Endara, L., Williams, N.H. y León-Yáñez, S. (2009). Patrones de endemismo de las orquídeas endémicas ecuatorianas: perspectivas y prioridades para la conservación. En: Pridgeon, A.M. y Suárez, J.P. (eds.). *Proceedings of the Second Scientific Andean Orchid Conference* (63-70). Loja: Universidad Técnica Particular de Loja.
- Espejo-Sema, A. (2012). El endemismo en las Liliopsida mexicanas. *Acta botánica mexicana*, 100, 195-257.
- Espejo-Sema, A., García-Cruz, J., López-Ferrari, A.R., Jiménez-Machorro, R. y Sánchez, L. (2002). Orquídeas de Morelos. *Orquídea*, 16, 1-332.
- Espinosa, D. y Llorente, J. (1993). *Fundamentos de biogeografía filogenéticas México*: Facultad de Ciencias, UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Espinosa, D. y Ocegueda, S. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Sarukán, J. (coord.). *Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. Vol. I (33-65). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Espinosa, D., Aguilar, C. y Escalante, T. (2001). Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. En: Llorente, J. y Morrone, J. (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones* (31-37). México: Las Prensas de Ciencias, UNAM.
- Espinosa, D., Morrone, J., Llorente, J. y Flores-Villela, O. (2002). *Análisis de patrones en biogeografía histórica*. México: Las prensas de ciencias, UNAM.
- ESRI. (2015). *ArcGIS 10.3*. Redlands, California: Environmental Scientific Research Institute.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783-791.
- Ferresquía-Villafranca, I. (1993). Geology of Mexico: a synopsis. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R.A., Lot, A. y Fa, J.E. (comps.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (3-107). México: Instituto de Biología-UNAM.
- Figueroa, S. y Guzmán, F.Y. (2005). *Listado Florístico en el Municipio Capulalpam de Méndez, Distrito de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. Tesis licenciatura. México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Flores-Palacios, A. y Valencia-Díaz, S. (2007). Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136 (3), 372-387.
- Flores-Villela, O. y Martínez-Salazar, E.A. (2009). Explicación histórica del origen de la herpetofauna de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80(3), 817-833.
- Font, Q. (1982). *Diccionario de botánica*. Barcelona: Labor.
- Francis, A.P. y Currie, D.J. (2003). A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161(4), 523-536.
- Galán, C.O., González, M.R.V. y Pantoja, A.R. (2011). Desarrollo de un SIG para el análisis de patrones espaciales de incendios en viviendas. *Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica*, 11, 1-18.
- García-Cruz, J. y Sosa, V. (2006). A new species of *Govenia* (Orchidaceae) from Chiapas, Mexico. *Brittonia*, 58(3), 259-263.
- García-Cruz, J. y Sosa, V. (1998). *Flora de Veracruz. Orchidaceae I. Clave de Subfamilias y Tribus*. Fasc. 106. Xalapa: Instituto de Ecología A.C.

- García-González, A., Riverón-Giró, F.B., Solano, R., Aguilar-Romero, O. y Martínez-Ovando, E. (2015). Nuevas localidades y formas florales del endemismo mexicano *Stelis zootrophionoides* (Orchidaceae) y evaluación de su riesgo de extinción. *Botanical Sciences*, 93(4), 865-875.
- García-Mendoza, A.J. (2004a). Agaváceas. En: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca* (159-169). México: Instituto de Biología-UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund.
- García-Mendoza, A.J. (2004b). Integración del conocimiento florístico del Estado. En: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca* (305-325). México: Instituto de Biología-UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund.
- Gaston, K. y Spicer, I. (2004). *Biodiversity: an introduction*. Reino Unido: Blackwell
- Giam, X., Bradshaw, C.J., Tan, H.T. y Sodhi, N.S. (2010). Future habitat loss and the conservation of plant biodiversity. *Biological Conservation*, 143(7), 1594-1602.
- González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J.M., Ramírez-Marcial, N., Huston, M.A. y Golicher, D. (2004). Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography*, 27(6), 741-756.
- González-Tamayo, R. y Cuevas-Figueroa, X.M. (2006). Apuntes para el estudio de las habenerias mexicanas con flores blancas (Orchidaceae). *Ibugana*, 12(2), 3-44.
- González-Tamayo, R. y Hernández-Hernández, L. (2010). *Las orquídeas del occidente de México*. Guadalajara: Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología del Estado de Jalisco.
- Gray, J. (2000). The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1), 23-49.
- Gual-Díaz, M. y González-Medrano, F. (2014). Los bosques mesófilos de montaña en México. En: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. (comp.). *Bosques Mesófilos de Montaña de México. Diversidad, ecología y manejo* (27-68). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Guo, Y., Luo, Y., Liu, Z., y Wang, X. (2012). Evolution and biogeography of the slipper orchids: Eocene vicariance of the conduplicate genera in the Old and New World tropics. *PLoS one*, 7(6), e38788.
- Hágsater, E., Salazar, G.A. y Soto-Arenas, M.A. (1998). *Diversidad y conservación de orquídeas de la región de Chimalapa, Oaxaca, México*. México. Instituto Chinoín A.C. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. G024.
- Hágsater, E., Salazar, G.A., Solano, R. y Huerta, H. (2016, septiembre). *Estado del conocimiento de la diversidad de orquídeas de México*. Ponencia presentada en el XX Congreso Mexicano de Botánica. Ciudad de México, México.
- Hágsater, E., Soto-Arenas, M.A., Salazar, G.A., Jiménez-Machorro, R., López-Rosas, M. y Dressler, R. (2015). *Las orquídeas de México*. México: Instituto Chinoín.
- Halbinger, F. y Soto-Arenas, M.A. (1997). Laelias of Mexico. *Orquídea*, 15, 1-160
- Halfpiter, G. (1994). ¿Qué es la biodiversidad?. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 62: 5-14.
- Halfpiter, G. y Moreno, C. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halfpiter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (eds.). *El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. España: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Entomológica Aragonesa, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Halfpiter, G., Llorente, J. y Morrone, J. (2008). La perspectiva biogeográfica histórica. En: Sarukán, J. (coord.). *Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. Vol. I. (67-86). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Hawkins, B.A., Field, R., Comell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. y Turner, J.R. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105-3117.
- Hernández-Apolinar, M. (1992). *Dinámica poblacional de Laelia speciosa (HBK) Schltr. (Orchidaceae)*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hooper, D., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A., Vandermeer, J. y Wardle, D. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.

- Hortal, J. y Lobo, J.M. (2002). Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología*, 16, 405-432.
- Huerta, H. (2014). *Evaluación del efecto del cambio de uso del suelo en la distribución de las especies mexicanas de Laelia (Orchidaceae)*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Huerta, H. (2016, junio). *Las orquídeas del bosque de niebla de México*. Ponencia presentada en el simposio: El bosque de niebla y sus orquídeas. Conservación y sustentabilidad, Huatusco, Veracruz, México.
- Humboldt, A. (1805). *Ensayo sobre la geografía de las plantas*. (Reedición 1997). México: Fondo de Cultura Económica.
- Hunt, D.R. (1998). Commelinaceae de México. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R.A., Lot, A. y Fa, J.E. (comps.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (409-425). México: Instituto de Biología-UNAM.
- INEGI, CONABIO e INE. (2008). *Ecorregiones Terrestres de México*. Escala 1:1,000,000. México: Instituto Nacional de Geografía y Estadística, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto Nacional de Ecología.
- INEGI. (2001). *Conjunto de datos vectoriales Fisiográficos*. Continuo Nacional. Escala 1:1,000,000. Serie I. Sistema topofomas. México: Instituto Nacional de Geografía y Estadística.
- INEGI. (2003). *Carta de Vegetación Primaria*. Escala 1:1,000,000. México: Instituto Nacional de Geografía y Estadística.
- INEGI. (2013a). *Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0)*. México: Instituto Nacional de Geografía y Estadística.
- INEGI. (2013b). *Carta de uso de suelos y vegetación*. Serie V. Escala 1:250,000. México: Instituto Nacional de Geografía y Estadística.
- Jiménez-Machorro, R. (2008). *Una revisión del género Oncidium Sw. (Orchidaceae) en México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jiménez-Machorro, R., Sánchez, L. y García-Cruz, J. (1998). *Flora del bajo y de regiones adyacentes. Orchidaceae*. Fasc. 67. Xalapa: Instituto de Ecología A.C.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151-161.
- Jørgensen, P.M., Ulloa-Ulloa, C., León, B., León-Yáñez, S., Beck, S.G., Nee, M., Zarucchi, J.L., Celis, M., Bernal, R. y Gradstein, R. (2011). Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. En: Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M. y Tiess, H. (eds.). *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes: an assessment of the status of scientific knowledge* (192-203). São José dos Campos y Paris: Inter-American Institute for Global Change Research y Scientific Committee on Problems of the Environment.
- Juárez, G. y Velasco, K. (2003). *Contribución al Conocimiento de la Flora Vasculare del Bosque Mesófilo de Santa Catarina Ixtepeji, Ixtlán, Oaxaca*. Memoria de residencia profesional. Oaxaca. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca.
- Juárez-Jaimes, V., Villaseñor, J.L. y Alvarado-Cárdenas, L.O. (2007). La familia Apocynaceae *Sensu lato* en México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2), 459-482.
- Kallimanis, A.S., Panitsa, M., Bergmeier, E. y Dimopoulos, P. (2011). Examining the relationship between total species richness and single island palaeo- and neo-endemics. *Acta oecologica*, 37(2), 65-70.
- Kattan, G.H., Franco, P., Rojas, V. y Morales, G. (2004). Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1829-1839.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C., Moreno, E., Munguía, M., Navarro-Sigüenza, A., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, T. y Rodríguez, P. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En: Sarukán, J. (coord.). *Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. Vol. I (323-364). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Kougioumoutzis, K. y Tiniakou, A. (2015). Ecological factors driving plant species diversity in the South Aegean Volcanic Arc and other central Aegean islands. *Plant Ecology & Diversity*, 8(2), 173-186.
- Kreft, H. y Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14), 5925-5930.

- La Llave, P. y Lexarza, J. (1825). *Novorum vegetabilium descriptiones*. Fasc. 2. *Orchidianum opusculum*. México.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology*, 74(6), 1659-1673.
- León-de la Luz, J.L., Coria, R. y Cansino, J. (1995). *Listados Florísticos de México XI. Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, Baja California Sur*. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- León-de la Luz, J.L., Pérez-Navarro, J.J. Domínguez, M. y Domínguez, R. (1999). *Listados Florísticos de México XVIII. Flora de la Región del Cabo de Baja California Sur, México*. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Leopardi, C., Carnevali, G. y Romero-González, G. (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from Mexico. *Phytotaxa*, 65(1), 23–35.
- Leopardi, C., Carnevali, G. y Romero-González, G. (2016). *Encyclia inopinata* (Orchidaceae, Laeliinae) a new species from Mexico. *PhytoKeys*, 58, 87-95.
- Liebherr, J.K. (1994). Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist*, 126, 841-860.
- Linder, H.P. (2001). Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography*, 28(2), 169-182.
- Lira, R., Villaseñor, J.L. y Ortiz, E. (2002). A proposal for the conservation of the family Cucurbitaceae in Mexico. *Biodiversity y Conservation*, 11(10), 1699-1720.
- Lobo, J.M. y Martín-Piera, F. (2002). Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16, 158-173.
- López-Mata, L., Villaseñor, J.L., Cruz-Cárdenas, G., Ortiz, E. y Ortiz-Solorio, C. (2011). Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences*, 90(1), 27–36.
- Luer, C.A. (1972). *The native orchids of Florida*. Nueva York: New York Botanical Garden.
- Luer, C.A. (1975). *The native orchids of the United States and Canada, excluding Florida*. Nueva York: New York Botanical Garden.
- Lugo, J. (1990). El relieve de la República Mexicana. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 9(1), 82.
- Luna, I. y Magallón S. (2010). Phylogenetic composition of angiosperm diversity in the cloud forests of Mexico. *Biotropica*, 42(4), 444-454.
- Luna, I., Alcántara-Ayala, O., Espinosa, D. y Morrone, J. (1999a). Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26(6), 1299-1305.
- Luna, I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. (1988). Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48, 35-63.
- Luna, I., Morrone, J., Alcántara-Ayala, O. y Organista, D. (2001). Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution*, 228, 229-239.
- Luna, I., Velázquez- Montes, A y Velázquez, E. (1999b). México. En: Kappelle, M. y Brown, A. (eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico* (183-229). Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Mace, G., Masundire, H. y Baillie, J. (2005). Biodiversity. En: Hassan, R., Scholes, R. y Ash, N. (eds.). *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*. Vol. I (77-122). Washington: Island Press.
- Márquez, J. y Morrone, J. (2003). Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta zoológica mexicana*, 90, 15-25.
- Martínez, V.M. (2005). *Catálogo de las Orquídeas del Bosque Nublado de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. Memoria de residencia profesional. Oaxaca. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca.
- Martínez-Ferri, A. (2010). *Patrones de distribución y áreas prioritarias para la conservación de las orquídeas en riesgo de Oaxaca*. Tesis de Maestría. México. Instituto Politécnico Nacional.
- Martínez-Reyes, J.M. y Nieto, Á.F. (1990). Efectos geológicos de la tectónica reciente en la parte central de México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 9(1), 33-50.
- Mas, J.F., Velázquez, A. y Couturier, S. (2009). La evaluación de los cambios de cobertura/uso del suelo en la República Mexicana. *Investigación ambiental*, 1(1), 23-39.

- McVaugh, R. (1985). Orchidaceae. En: Anderson, W. (ed.). *Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*. Vol. 16. Estados Unidos: The University of Michigan Press.
- Miceli, C., Borraz-Jonapá, F., Córdoba-Cubillo, M.A., Gutiérrez-Artavia, H. (2014). *Orquídeas de la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México*. Chiapas: Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Morales-Linares, J., Toledo-Aceves, T., Flores-Palacios, A., Krömer, T. y García-Franco, J.G. (2015). Registros nuevos de Orchidaceae para el estado de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(4), 1083-1088.
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. España: M&T-Manuales y Tesis SEA.
- Moreno, I. y Beutelspacher, C. (2014). Orquídeas del Área Natural Protegida Estatal Laguna Bélgica, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México. *Lacandonia*, 8(2), 47-70.
- Morrone, J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3), 438-441.
- Morrone, J. (2004). *Homología Biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología*. Vol. 37. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. (2014a). Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography*, 41(5), 842–854.
- Morrone, J. (2014b). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.
- Morrone, J. y Crisci, J. (1995). Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 26, 373–401.
- Morrone, J. y Marquez, J. (2001). Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of biogeography*, 28(5), 635-650.
- Morrone, J., Organista, D., Zúñiga, C. y Bousquets, J. (1999). Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist*, 44(4), 507-514.
- Mújica, E. y González, E. (2015). A new checklist of orchid species from Cuba. *Lankesteriana*, 15(3), 219-269.
- Murguía, M. y Rojas, F. (2001). Biogeografía cuantitativa. En: Llorente, J. y Morrone, J. (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones* (39-47). Las Prensas de Ciencias, UNAM: México
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Da Fonseca, G. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Neyra, L. y Durand, L. (1998). Biodiversidad. En: CONABIO. *La diversidad biológica de México: Estudio de País 1998* (61-102). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Nichols, W.F., Killingbeck, K.T. y August, P.V. (1998). The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity II. A landscape perspective. *Conservation Biology*, 12(2), 371-379.
- Noguera-Savelli, E. y Cetzal-Ix, W. (2014). Revisión e integración del conocimiento de las Orchidaceae de Tabasco, México. *Botanical Sciences*, 92(4), 519–540.
- Olgún-Monroy, H., Gutiérrez-Blando, C., Ríos-Muñoz, C., León-Paniagua, L. y Navarro-Sigüenza, A.G. (2013). Regionalización biogeográfica de la mastofauna de los bosques tropicales perennifolios de Mesoamérica. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 937-969.
- ONU. (1992). *Convenio sobre Diversidad Biológica*. Río de Janeiro: Organización de la Naciones Unidas.
- Ortiz, D. (1970). *Contribución al Conocimiento de la Flora de la Sierra de Juárez, Oaxaca*. Tesis de licenciatura. México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Panitsa, M., Trigas, P., Iatrou, G. y Sfenthourakis, S. (2010). Factors affecting plant species richness and endemism on land-bridge islands—An example from the East Aegean archipelago. *Acta Oecologica*, 36(4), 431-437.
- Pérez, P.G. (1999). *Diversidad de Orquídeas en los bosques pertenecientes a la UZACHI, Sierra Juárez, Oaxaca*. Memoria de residencia profesional. Oaxaca. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca.
- Pérez-García, E.A. (2008). *Análisis ecológico-biogeográfico de la diferenciación florística en un paisaje complejo del Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. Tesis de Doctorado. México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pérez-García, E.A. (2010). El redescubrimiento de *Mexipedium xerophyticum* (Soto Arenas, Salazar & Hágsater) V.A. Albert & M.W. Chase. *Lankesteriana*, 9(3), 557-563.

- Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales, V.H., Watson, J.E., Van Der Wal, J., Fuller, R.A., Pressey, R.L. y Possingham, H.P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change*, 2(6), 448-452.
- Pridgeon, A. (1992). *The illustrated encyclopedia of orchids*. Portland: Timber Press Inc.
- Pupulin, F. (2002). Catálogo revisado y anotado de las Orchidaceae de Costa Rica. *Lankesteriana*, 4, 1-88.
- R Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Viena, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.R-project.org/>. Fecha de acceso: 30 enero de 2016.
- Rahbek, C. y Graves, G.R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8), 4534-4539.
- Ramamoorthy, T.P. y Elliott, M. (1998). Lamiaceae de México: diversidad, distribución, endemismo y evolución. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R.A., Lot, A. y Fa, J.E. (comps.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (501-526). México: Instituto de Biología-UNAM.
- Ramirez, S., Gravendeel, B., Singer, R., Marshall, C. y Pierce, N. (2007) Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, 448(7157), 1042-1045.
- Rasmussen, F. (1999). The development of orchid classification. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M.W. y Rasmussen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. I. Oxford: Oxford University Press.
- Ribera, I. y Melic, A. (1996). Introducción a la metodología y la sistemática cladista. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 15, 27-45.
- Rodríguez, F.D., Pompa-García, M., Hernández-Díaz, C. y Juárez-Reyes, A. (2010). Patrón de distribución espacial de la pérdida, degradación y recuperación vegetal en Durango, México. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 14(1), 53-65.
- Romero, G. (1996). The Orchid Family (Orchidaceae). En Hágsater, E. y Dumont, V. (eds.). *IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Orchids – status survey and conservation action plan*. Cambridge: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.
- Rosen, B. y Smith, A. (1988). Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: Audley-Charles, M. y Hallam, A. (eds.). *Gondwana and Tethys*. Geological Society Special Publication No. 37. Oxford: Oxford University Press.
- Ruggiero, A. (2003). Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. En: Llorente y Morrone, J. (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (81-94). México: Las prensas de Ciencias, UNAM.
- Ruggiero, A. y Kitzberger, T. (2004). Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, 27(4), 401-417.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México: Limusa.
- Rzedowski, J. (1991a). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta botánica mexicana*, 14, 3-21.
- Rzedowski, J. (1991b). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta botánica mexicana*, 15, 47-64.
- Rzedowski, J. (1992). Vegetación Potencial. *Atlas Nacional de México*. Vol. II, IV.8.2. Escala 1: 4,000,000. México: Instituto de Geografía-UNAM.
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35, 25-44.
- Salazar, G.A. (1996). Conservation threats. En: Hágsater, E. y Dumont, V. (eds.). *IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Orchids – status survey and conservation action plan* (6-10). Cambridge: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza
- Salazar, G.A. (1999). Novelties in Mexican Orchidaceae, mainly from the Uxpanapa-Chimalapas region, Veracruz and Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 70, 1–12.
- Salazar, G.A. (2009). Orquídeas. En: Lot, A. y Cano-Santanana, Z. (eds.). *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel* (153-169). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Salazar, G.A. y Solano, R. (2007). A new species of *Stelis* (Orchidaceae, Pleurothallidinae) from Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2), 253-256.

- Salazar, G.A. y Soto-Arenas, M.A. (1996). El género *Lepanthes* Sw. en México. *Orquídea* 14, 1–231.
- Salazar, G.A., Chávez-Rendón, C., Jiménez-Machorro, R. y Ávila, A.D. (2011). A new species of *Galeoglossum* (Orchidaceae, Cranichidinae) from Oaxaca, Mexico. *Systematic Botany*, 36(2), 261-267.
- Sayers, B. y du Plooy, H. (2003). Additions to the orchid flora of Belize, Central America. *Lankesteriana*, 8, 1-3.
- Saynes, A. (1989). *Contribución al Conocimiento Florístico y Fitogeográfico de la Vertiente Sur de la Sierra de San Felipe, Distrito Centro, Oaxaca*. Tesis de licenciatura. México. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Schemmelleh-Engel, K., Moosbrugger, H. y Müller, H. (2003). Evaluating the fit of structural equation models: Tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *Methods of psychological research online*, 8(2), 23-74.
- SEMARNAT. (2006). *Atlas geográfico del medio ambiente y recursos naturales*. México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- SEMARNAT. (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental -Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio -Lista de especies en riesgo*. México: Diario Oficial de la Federación.
- Soberón, J. y Llorente, J. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7, 480–488.
- Solano, R. (1993). El género *Stelis* Sw. (Orchidaceae: Pleurothallidinae) en México. *Orquídea*, 13, 1–112.
- Solano, R. (2009). Dos especies nuevas de Pleurothallidinae (Orchidaceae) de México. *Lankesteriana*, 9(3), 447–454.
- Solano, R. (2011). Three new species of *Stelis* (Orchidaceae) from Mexico. *Brittonia*, 63(3), 325-333.
- Solano, R. (2014). Three new species of *Stelis* (Orchidaceae; Pleurothallidinae) from Mexico. *Phytotaxa*, 158(3), 255-264.
- Solano, R. (2015). A taxonomic synopsis of the Mexican species of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) including a new species. *Phytotaxa*, 218(1), 39-60.
- Solano, R. y Martínez-Ovando, E. (2011). *Phragmipedium warscewiczii*, a new record for the Mexican orchid flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(1), 69-75.
- Solano, R., Alonso-Hernández, N., Rosado-Ferrer, K., Aguilar-Hernández, M. y García, R. (2008). Diversidad, distribución y estrategias para la conservación de las Pleurothallidinae (Orchidaceae) en Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 82, 41-52.
- Solano, R., Bello, R. y Vásquez-Martínez, A. (2007). Listado de las orquídeas de la región de Juquila, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 5(2), 5-15.
- Solano, R., Jiménez-Machorro, R. y Damon, A. (2011). Two new records and one rediscovery for Orchidaceae of Mexico. *Acta Botánica Mexicana*, 96, 59-72.
- Solbrig, O. (1991). *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. Massachusetts: International Union of Biological Sciences.
- Sosa, V. (1994). *Bletia greenwoodiana* (Orchidaceae), a new species from Durango, Mexico. *Brittonia*, 46(3), 208-210.
- Sosa, V. y Platas, T. (1998). Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 12(2), 451-455.
- Soto-Arenas, M. A. (1988). Listado actualizado de las orquídeas de México. *Orquídea*, 11, 233-277.
- Soto-Arenas, M.A. (1996). Mexico. En: Hágsater, E. y Dumont, V. (eds.). *IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Orchids – status survey and conservation action plan* (53-58). Cambridge: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.
- Soto-Arenas, M.A. (2001). *Diversidad de orquídeas en la región El Momón-Margaritas-Montebello, Chiapas, México*. Instituto Chinoín A.C. México. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. R225.
- Soto-Arenas, M.A. Solano, R. (2007). Ficha técnica de *Mexipedium xerophyticum*. En: Soto-Arenas, M.A. (compilador). *Información actualizada sobre las especies de orquídeas del PROY-NOM-059-ECOL-2000*. Instituto Chinoín A.C., Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W029. México. D.F.

- Soto-Arenas, M.A. y Dressler, R. (2009). A revision of the Mexican and Central American species of *Vanilla Plumier* ex Miller with a characterization of their ITS region of the nuclear ribosomal DNA. *Lankesteriana*, 9(3), 285-354.
- Soto-Arenas, M.A. y Salazar, G.A. (2004). Orquídeas. En: García-Mendoza, A., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca* (271-295). México: Instituto de Biología-UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund.
- Soto-Arenas, M.A., Hágsater, E., Jiménez-Machorro, R. y Solano, R. (2007a). *Orquídeas de México*. Instituto Chinoín A.C. y Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional. México. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. P107.
- Soto-Arenas, M.A., Salazar, G.A. y Hágsater, E. (1990). *Phragmipedium xerophyticum*, una nueva especie del sur de México. *Orquídea*, 12(1), 1-10.
- Soto-Arenas, M.A., Solano, R. y Hágsater, E. (2007b). Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana*, 7, 114–121.
- Sousa, S., Medina-Lemos, M.R., Andrade, G. y Rico-Arce, L. (2004). Leguminosas. En: García-Mendoza, A., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca* (249-269). México: Instituto de Biología-UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund.
- Spellenberg, R., Corral-Díaz, R. y Lebgue, T. (1996). *Listados florísticos de México XII. A specimen-based, annotated checklist of the vascular plants of Parque Nacional "Cascada de Basaseachi" and adjacent areas, Chihuahua*. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system), version 10.
- Steinmann, V.W. (2002). Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. *Acta Botánica Mexicana*, 61, 61-93.
- Swofford, D. (2002). *Paup*4.0b: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Massachusetts: Sinauer.
- Thorne, R.F., Moran, R.V. y Minnich, R.A. (2010). Vascular plants of the high Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico: an annotated checklist. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 28(1), 1-50.
- Torres-Colín, R., Lorence, D.H., Ramírez, M.P. y Villa, R.E. (2009). XXV. Flora de la Sierra de Juárez, Oaxaca: Distrito de Ixtlán y áreas adyacentes (Sierra Norte Oaxaca). *Listados Florísticos de México*. México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trejo-Torres, J.C. y Ackerman, J.D. (2001). Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28(6), 775-794.
- Turner, B.L. y Nesom, G.L. (1998). Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae de México. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R.A., Lot, A. y Fa, J.E. (comps.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (545-561). México: Instituto de Biología-UNAM.
- Underwood, A., (1986). What is a community. En: Raup, D., y Jablonski, D. (eds.). *Patterns and Processes in the History of Life*. (351-367). Berlin: Springer.
- van den Berghe, E.P. y de van den Berghe, I.G. (2008). Las orquídeas de Nicaragua, una guía de campo. Disponible en: http://www.caftadrenvironment.org/spanish/outreach/publications/37_cafta_Orquideas_final.pdf. Fecha de acceso: 30 enero de 2016.
- Vargas, J. (1992). Un ensayo entomo a la Biogeografía. En: Vargas, J., Real, R. y Antúnez, A. (eds.). *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Vol. II (7-20). Madrid: Asociación Herpetológica Española.
- Velázquez, G.L., Gómez, R.S. y Pérez-Farrera, M.A. (2007). Primer registro de *Phloeophila* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) para la flora de México. *Acta Botánica Mexicana*, 78, 77-83.
- Velázquez-Montes, A., Mas, J.F., Díaz-Gallegos, J.R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P.C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., Ezcurra, E. y Palacio, J.L. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, 62, 21-37.
- Villaseñor, J.L. (2003). Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia*, 28(3), 160–167.
- Villaseñor, J.L. (2004). Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, 75, 105-135.

- Villaseñor, J.L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villaseñor, J.L. (2016a). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87 (3), 559–902
- Villaseñor, J.L. (2016b, junio). *Riqueza florística del bosque de niebla*. Ponencia presentada en el simposio: El bosque de niebla y sus orquídeas. Conservación y sustentabilidad, Huatusco, Veracruz, México.
- Villaseñor, J.L. y Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 134-142.
- Villaseñor, J.L., Ortiz, E., y Juárez, V. (2004). Asteráceas. En: García-Mendoza, A., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca (177-192)*. México: Instituto de Biología-UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund.
- Waldman, M. y Shevah, Y. (2000). Biological diversity: An overview. *Water, air and soil pollution*, 123, 299-310.
- Wendt, T. (1989). Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca: Evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *Anales del Instituto de Biología*, 58, 29-54.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*. 30, 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. y Field, R. (2001). Scale and species richness: Toward a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiggins, I. (1980). *Flora of Baja California*. Stanford: Stanford University Press.
- Williams, L. (1951). The Orchidaceae of Mexico. *Ceiba*, 2 (partes 1-4).
- Wilson, E. y Peter, F. (eds.). (1988). *Biodiversity*. Washington, D.C.: National Academy Press.
- Wood, J. (1999a). Apostasioideae, *Neuwiedia*, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. 1. Oxford: Oxford University Press.
- Wood, J. (1999b). Apostasioideae, *Apostasia*, Distribution. En: Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M. y Rassmusen, F. (eds.). *Genera Orchidacearum*. Vol. 1. Oxford: Oxford University Press.
- Zunino, M. y Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. México: Fondo de Cultura Económica.