

Afinidades biogeográficas del bosque seco neotropical con base en la distribución
de las especies de *Enckea* Kunth. (*Piperaceae*)

Estudiante

Fabián Gregorio Mejía Franco

Asesor

Mario Alberto Quijano Abril

Universidad de Antioquia

Faculta de Ciencias exactas y Naturales

Instituto de Biología

Medellín

2013

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	IV
RESUMEN.....	V
INTRODUCCIÓN	V
PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....	IX
Definición del objeto de investigación y formulación del problema	IX
Justificación del problema	X
OBJETIVOS	XII
Objetivo General	XII
Objetivos Específicos.....	XII
MATERIALES Y MÉTODOS.....	XIII
Área de estudio	XIII
Taxa	XIV
Análisis de trazos.....	XV
RESULTADOS.....	XVII
Trazos individuales	XIX
Trazos generalizados	XXI
DISCUSIÓN	XXXII
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	XXXVI
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	XXXVII

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1.....XIV

Figura 2.....XVI

Figura 3.....XVII

Figura 4.....XIX

Figura 5.....XX

Figura 6.....XXIII

Figura 7.....XXIII

Figura 8.....XXIV

Figura 9.....XXV

Figura 10.....XXVI

Figura 11.....XXVII

Figura 12.....XXVIII

Figura 13.....XXIX

Tabla 1.....XXI

RESUMEN

En el presente trabajo se realizó un análisis panbiogeográfico de la distribución de las especies del clado *Enckea* Kunth (Piperaceae) con el fin de contribuir al estudio de las relaciones biogeográficas de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos (BNES) de Centroamérica, las Antillas Y Suramérica. Para la obtención de los trazos se generó una base de datos y se mapearon las distribuciones de las especies en la región Neotropical usando como referencia el esquema de Provincias Biogeográficas para América Latina y el Caribe propuesto por Morrone en 2001. A partir de los 904 registros pertenecientes a 74 especies se generaron 50 trazos individuales, dando como resultado la obtención de 8 trazos generalizados y 4 nodos. Los trazos generalizados fueron representativos de las localidades de BNES en todo el Neotrópico, sin embargo, no fue posible integrar los distintos biomas de BNES bajo la hipótesis de un origen común. Por el contrario, los resultados son congruentes con una hipótesis que relaciona distintos eventos tectónicos y Paleoclimáticos en Centroamérica, las Antillas y Suramérica, los cuales pudieron influir de manera importante en la diversificación de las especies de *Enckea* en estos bosques.

Palabras clave: *Bosque Neotropical Estacionalmente Seco (BNES), clado Enckea, Panbiogeografía, Piper.*

INTRODUCCIÓN

La biogeografía puede ser definida de forma sencilla como el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos. Pero más allá de esta definición la disciplina plantea intereses tanto a nivel descriptivo como interpretativo, es así como el reconocimiento de patrones de distribución y la búsqueda de explicaciones causales para tales patrones aparecen como tópicos de desarrollo en el análisis de la diferenciación biológica, entendiéndose esta última como un proceso que se expresa a través del cambio de la forma en el espacio y tiempo (Crisp et al., 2001; Posadas et al., 2006; Grehan, 2011). El método de análisis panbiogeográfico fue originalmente propuesto por el botánico León Croizat en

1958 y desde entonces es reconocido que estos análisis enfatizan la dimensión espacial o geográfica de la diversidad, lo que la plantea como una perspectiva de gran utilidad, sobre todo si se asume que la comprensión de la dimensión espacial de los seres vivos a partir del análisis de sus distribuciones geográficas es un prerrequisito para los estudios evolutivos, ya que la geografía es el sustrato sobre el cual tiene lugar la historia de la vida (*Craw et al., 1999*). Este método, también conocido como análisis de trazos, delimita los patrones de distribución para múltiples especies basándose en tres elementos gráficos (*Craw et al., 1999; Echeverría & Miranda, 2011*). Estos elementos son: a) Trazos individuales: un trazo individual es la unidad básica de un estudio panbiogeográfico, constituyendo las coordenadas primarias del taxón en el espacio. Desde el punto de vista topológico es un árbol de tendido mínimo, que para “n” localidades contiene “n-1” conexiones; b) Trazos generalizados: también llamados trazos estándar, son el resultado de la superposición estadísticamente significativa de trazos individuales que conectan áreas de distribución y equivalen a componentes bióticos. Estos pueden ser ordenados jerárquicamente en un sistema de clasificación biogeográfica y más que ser interpretados en relación a procesos deben ser considerados enunciados de homología biogeográfica primaria; y c) Nodos: Son áreas complejas donde dos o más trazos generalizados se superponen (*Morrone, 2004, 2007*). Los Nodos suelen destacarse como uno de los aportes más importantes de la panbiogeografía y constituyen el punto de partida para especular sobre la existencia de áreas compuestas (*Morrone, 2001a*).

Los tipos de conexiones y el grado de afinidad entre formaciones vegetales que se encuentran en zonas secas han captado la atención de varios investigadores, llevándolos a plantear hipótesis sobre eventos históricos desde diversas perspectivas que intentan dar a conocer en alguna medida la historia de estas áreas (*Pennington et al., 2004; Padilla & Halffter, 2007; Sarikinem, 2012*). Los bosques secos son extensiones vegetales que debido a su margen de cobertura y grado de afinidad florística con otros biomas, han sido históricamente difíciles de clasificar, delimitar e incluso de conservar si son comparados con los bosques húmedos. Recientemente la importancia de estos bosques ha sido resaltada nuevamente y se han estado implementados algunos estudios relacionados con la evolución de las

áreas que ocupan y las especies allí habitan (Pennington et al. 2000, 2004, 2009; Padilla & Halffter, 2007; Caetano et al., 2008). La actual definición de Bosque Neotropical Estacionalmente Seco establece un estándar de condiciones que posibilita dirigir proyectos encaminados al estudio de este tipo de biomas, además uno de los aspectos relevantes de los BNES, así como de las especies que típicamente se encuentran en ellos, radica en el alto grado de afinidad y la estrecha relación que los caracteriza (Pennington et al., 2009). Este estudio se propuso con el fin de establecer hipótesis de afinidad biogeográfica entre los diferentes BNES, teniendo en cuenta que el clado *Enckea* es un grupo que hace parte de estos bosques y presenta una distribución que puede llegar a contribuir en el establecimiento de patrones generales inherentes a la biota de estas áreas.

El género *Piper* cuenta con cerca de 2000 especies y por esto se considera actualmente como uno de los más diversos de las angiospermas. Callejas (1986) realizó el primer análisis cladístico del género usando datos morfológicos y reconsideró los agrupamientos infragenéricos que habían sido planteados anteriormente por diversos autores. Recientemente ha sido posible corroborar la monofilia de algunos de estos grupos mediante estudios de filogenética molecular del género (Jaramillo & Manos, 2001; Jaramillo et al., 2008). Actualmente son reconocidos diez clados principales que hacen parte de la clasificación infragenérica del género *Piper*, los cuales se concentran a la vez en tres grandes grupos geográficamente diferenciables: Neotropical, Asiático tropical y Pacífico Sur (Jaramillo et al., 2008). Dentro del grupo neotropical se encuentra el clado *Enckea*, que se compone de alrededor de 80 especies de plantas herbáceas, arbustivas y lianescentes, caracterizadas por poseer venación palmada, brácteas florales conchaeiformes o espatuladas, flores sésiles o pediceladas y de 4 a 6 estambres (Quijano & Callejas, 2009 en rev). El clado *Enckea* tiene una amplia distribución en la región neotropical, siendo un elemento común en los BNES de Centroamérica, las Antillas, el norte y el sur de los Andes, con pequeños grupos de especies distribuidas en bosques húmedos de Centroamérica y el norte de Suramérica (Jaramillo et al., 2008; Quijano & Callejas, 2009 en rev). Un análisis de la distribución del clado *Enckea* podría ser útil para futuras referencias que pretendan examinar patrones de distribución coincidentes con los de otros grupos de organismos

presentes en los BNES, posibilitando así el desarrollo de trabajos más complejos afines a la temática aquí abordada y que resalten el valioso carácter histórico que poseen estos ecosistemas, ya que en la actualidad tan solo representan una pequeña fracción de su cobertura original con un pequeño grupo de ellos encontrados al interior de áreas protegidas (*Oatham & Boodram, 2006*).

PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

DEFINICIÓN DEL OBJETO DE INVESTIGACIÓN Y FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

Los BNES se encuentran distribuidos en áreas disjuntas a lo largo de la región Neotropical, en regiones libres de heladas donde la pluviosidad es inferior a 1600-1800 mm al año, con un período de al menos 5-6 meses donde se reciben menos de 100 mm de lluvias. Durante la estación seca más del 50% de la cobertura arbórea se puede perder y el grado de deshoje aumenta con la disminución de las lluvias. Estos bosques son esencialmente compuestos por árboles con un dosel continuo o casi continuo que se hace cada vez más fragmentado cuando las precipitaciones llegan a los 500 mm o menos. Así mismo es común encontrar en estas formaciones vegetales especies espinosas y suculentas en las formaciones más secas (Murphy & Lugo, 1986; Bullock et al., 1995; Pennington et al., 2000, 2010). Desde hace algunos años se ha reportado con base en diversos trabajos de ecología y conservación la disminución de los bosques secos de Centro y Sur América principalmente debido a intervenciones antrópicas con fines económicos (IAVH, 1998; Padilla & Halffter, 2007) evidenciando la necesidad de estudios sobre su ecología, conservación y evolución, basados en grupos estratégicos que puedan aportar información para llegar a entender que tipo de procesos han intervenido en la diferenciación de las especies y la transformación de los BNES (Pennington et al., 2004). El clado *Enckea* es un grupo compuesto por aproximadamente 80 especies, con una distribución geográfica que incluye Centroamérica, las Antillas y Suramérica, donde gran parte de las especies se distribuyen principalmente en los BNES (Jaramillo et al., 2008). En Centro y Suramérica estas especies se encuentran generalmente en áreas de BNES, con algunas especies distribuidas en bosques húmedos como los la amazonia y el choco biogeográfico entre otros (Quijano et al., 2006).

Este estudio propuso la realización de un análisis panbiogeográfico para plantear hipótesis de homología biogeográfica primaria a partir de los datos de distribución de las especies pertenecientes al clado *Enckea*. Con este fin se realizó un análisis de distribución con base las diferentes especies del clado integrándolas espacio-temporalmente dentro de un mismo componente biótico. Para ello se consideraron los eventos de tipo tectónico, geológico y geográfico que pudieron dar lugar la distribución actual de las especies del clado y se determinó qué posibles afinidades biogeográficas pueden ser establecidas entre las diferentes áreas de BNES que estas especies ocupan. El análisis se realizó de manera que la información sobre la ubicación geográfica de los taxa fue empleada como fuente de datos primaria, partiendo de la premisa de que éstos se puede asumir como fuente empírica de información sobre historias y procesos evolutivos (*Grehan et al., 2011; Morrone, 2004*).

JUSTIFICACIÓN DEL PROBLEMA

Los BNES son esencialmente dominados por árboles con un dosel continuo o casi continuo, y una capa de tierra en la que los pastos constituyen un elemento menor (*Bullock et al., 1995*). Debido a su ubicación estos bosques ocupan suelos muy favorables para la agricultura y en ciertas regiones del neotrópico se ha reportado la destrucción masiva de su vegetación nativa. Problema que aumenta gracias a la presencia de especies maderables de alto valor comercial, ya que estos se encuentran entre los bosques más utilizados y menos conservados del neotrópico, lo que contribuye a que se consideren uno de los ecosistemas tropicales más amenazados (*IAVH, 1998; Padilla & Halffter., 2007; Caetano et al., 2008*).

La implementación de un estudio panbiogeográfico con el objetivo de examinar la evolución común de las áreas y las biotas se puede considerar como una aproximación

relativamente sencilla, ya que no requiere de ninguna hipótesis de relación filogenética previa de los taxa y enfatiza la importancia de la distribución geográfica. Así mismo, son muy pocos los análisis biogeográficos que se han realizado para clados al interior del género *Piper*, donde se examinen las relaciones de estos clados con las áreas donde se distribuyen. Los estudios de este tipo son cada vez más necesarios, pues la conservación de la biodiversidad implica preguntas en una perspectiva biogeográfica, en la que la selección de las áreas más apropiadas para conservar involucra tener en cuenta donde viven las especies actualmente, han vivido en el pasado y podrán vivir en el futuro (*Posadas et al., 2006*).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Definir los patrones de distribución de las especies del clado *Enckea* Kunth y su correspondencia espacio-temporal con las diferentes áreas de Bosque Neotropical Estacionalmente Seco en los cuales estas especies se distribuyen.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Delimitar trazos individuales para cada una de las especies pertenecientes al clado *Enckea* mediante la construcción de árboles de tendido mínimo.

Evaluar la posible obtención de uno o más trazos generalizados a partir de los análisis de compatibilidad de trazos.

Establecer una hipótesis de afinidad biogeográfica entre las diferentes áreas de Bosque Neotropical Estacionalmente Seco con base en el análisis de trazos generalizados.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

A pesar de que existen múltiples esquemas de regionalización, éstos no logran abarcar de manera precisa la delimitación de los biomas de BNES, como en el caso de Suramérica donde los mapas actuales constituyen una representación poco precisa de las áreas características ocupadas por estos biomas. Dado que no es sencillo establecer un esquema compatible con otros propuestos a la fecha y ya que no se dispone de datos suficientes como para proponer uno nuevo, hemos decidido emplear el que mejor se ajustó a los datos de distribución de las especies de *Enckea*. Éste estudio se realizó empleando el esquema de clasificación biogeográfica de América Latina y el Caribe propuesto por Morrone (2001b). En el presente análisis encontramos que *Enckea* se distribuye principalmente en la región Neotropical, desde el norte de México hasta el centro de Argentina, incluyendo las Antillas, donde la representación del grupo comprende 3 de las cuatro subregiones planteadas; Caribeña, Amazónica, y Chaqueña. Además de tener una pequeña representación en la región Andina, que se extiende a lo largo de Venezuela, Colombia y Ecuador, a través del Desierto Costero y la Puna de Perú, Bolivia, norte de Chile y Argentina, hasta la Patagonia Argentino-Chilena, donde las especies se encuentran solamente en algunas áreas de la subregión Páramo Puneña.

TAXA

El análisis se basó en los datos de distribución de 74 especies pertenecientes al clado *Enckea*, obteniendo un total de 904 registros distribuidos en Suramérica, Centroamérica y las Antillas (figura 1). Como etapa inicial del análisis se construyó una base de datos a partir del material disponible empleado en la revisión taxonómica de las especies hecha por Quijano y Callejas (2009), quienes realizaron el análisis filogenético a partir de caracteres morfológicos para el clado, basándose en la consulta de literatura taxonómica correspondiente con el grupo, descripciones originales de géneros y especies, monografías, revisiones, trabajos florísticos para zonas específicas, especímenes tipo de cada una de los taxa y otros trabajos relacionados que contuvieran información acerca de la morfología y biología de los taxa (Quijano & Callejas, 2009 en rev). Posteriormente, para la creación de la base de datos que contiene la información necesaria para el análisis se dispuso de material proveniente de diversas fuentes, tales como: Colecciones originales albergadas en el Herbario Universidad de Antioquia (HUA), así como de colecciones en calidad de préstamo, colecciones de campo y bases de datos web especializadas: Herbario Nacional Colombiano (COL), Field Museum of Natural History (F-USA), Fairchild Tropical Botanical Garden (FTG-USA), Instituto Nacional de Biodiversidad (INB-Costa Rica), Museo Nacional de Costa Rica (CR), Royal Botanical Gardens (K-Inglaterra), Universidad Autónoma de México (MEXU), Missouri Botanical Garden (MO), Muséum National d'Histoire Naturelle (P-Francia), Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin (B-Alemania), New York Botanical Garden (NY-USA), Smithsonian Institution (US-USA), Genth University (GENT-Bélgica), Universidad del Valle (CUVC-Colombia), Universidad Nacional de Colombia (VALLE), Universidad Industrial de Santander (UIS-Colombia), Herbario Universidad Católica de Oriente (HUCO) y Universidad del Cauca (CAUP-Colombia). Finalmente, las especies representadas por uno o dos puntos cercanos, así como las delimitadas por trazos individuales aislados y aquellas que presentaron amplia distribución fueron excluidas del análisis.

ANÁLISIS DE TRAZOS

Una vez establecidas las especies que se emplearían en el análisis se construyó la base de datos de distribución para todos los taxa, ésta contiene información sobre: Nombre de la especie, latitud, longitud y localidad para cada registro. A partir de la misma se mapearon los puntos correspondientes a cada especie empleando el Programa Quantum GIS 1.8.0 (<http://qgis.osgeo.org>). Para la creación de los árboles de tendido mínimo correspondientes a cada taxón se utilizó el programa MartiTracks (Echeverria & Miranda, 2010), que emplea un parámetro de mínima distancia euclidiana que reduce la redundancia inicial del conjunto de datos de partida y facilita la construcción del trazo individual. Finalmente, con base en los trazos individuales obtenidos se delimitaron los trazos generalizados empleando el método manual, para ello se evaluó la congruencia espacial entre pares de trazos individuales dando como resultado las hipótesis de correspondencia espacio-temporal entre las diferentes áreas de BNES.

Figura 1. Mapa de distribución de las especies pertenecientes al clado *Enckea* empleadas en el presente análisis.



RESULTADOS

De las 75 especies empleadas para el análisis, 50 fueron informativas para delimitar trazos individuales. De los 50 trazos individuales obtenidos, 40 sustentaron trazos generalizados (tabla 1). Gran parte de los trazos generalizados corresponden a formaciones de bosque seco tropical, ubicadas en Centroamérica, las Antillas y los Valles interandinos. No obstante, se encontró un número reducido trazos que corresponden a zonas de bosque húmedo tropical.

Este análisis muestra que las especies pertenecientes al clado *Enckea* se distribuyen en un total de 34 provincias biogeográficas. En la distribución del clado la especie encontrada más al noroccidente fue *P. jaliscanum*, ubicada en la Sierra de Tarahumara en México (27.03923, -109.01038); mientras que la especie ubicada más al sur fue *P. orthostachyum* en el macizo Acahay en Paraguay (-25.93333, -57.43333) y la especie con distribución más al oriente de la Región Neotropical fue *P. villosulum* en la provincia de Buzio, en el estado de Río de Janeiro en Brazil (-14.33333, -39.38333). Las provincias biogeográficas del Golfo de México y Península de Yucatán fueron las que mostraron tener la mayor diversidad en representación del clado con un total de nueve especies. Mientras que la provincia de Bosque Atlántico Brasileño fue la de menor representatividad con solo la especie *P. villosulum* (figura 2).

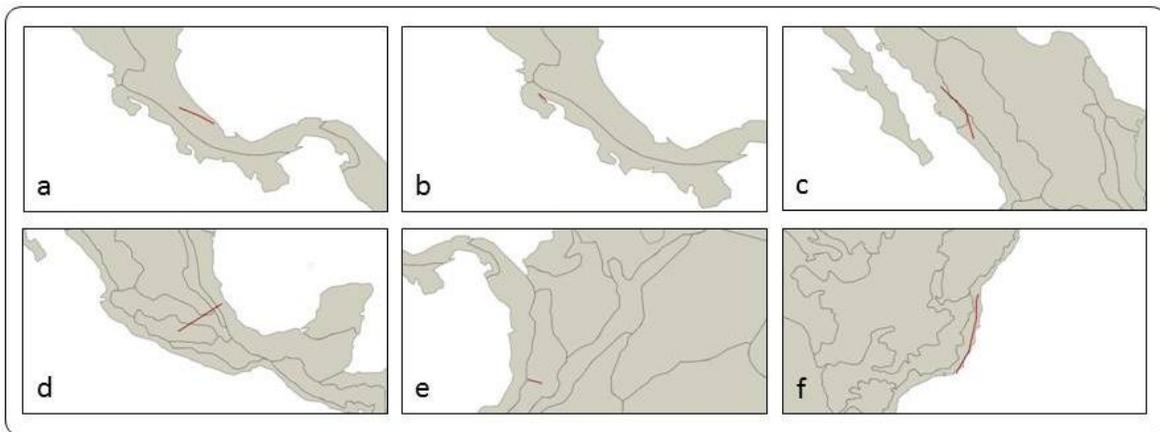
Figura 2. Distribución de las especies del clado *Enckea* Kunth sobre el esquema de provincia biogeográficas para América Latina y el Caribe (*Morrone, 2001b*).



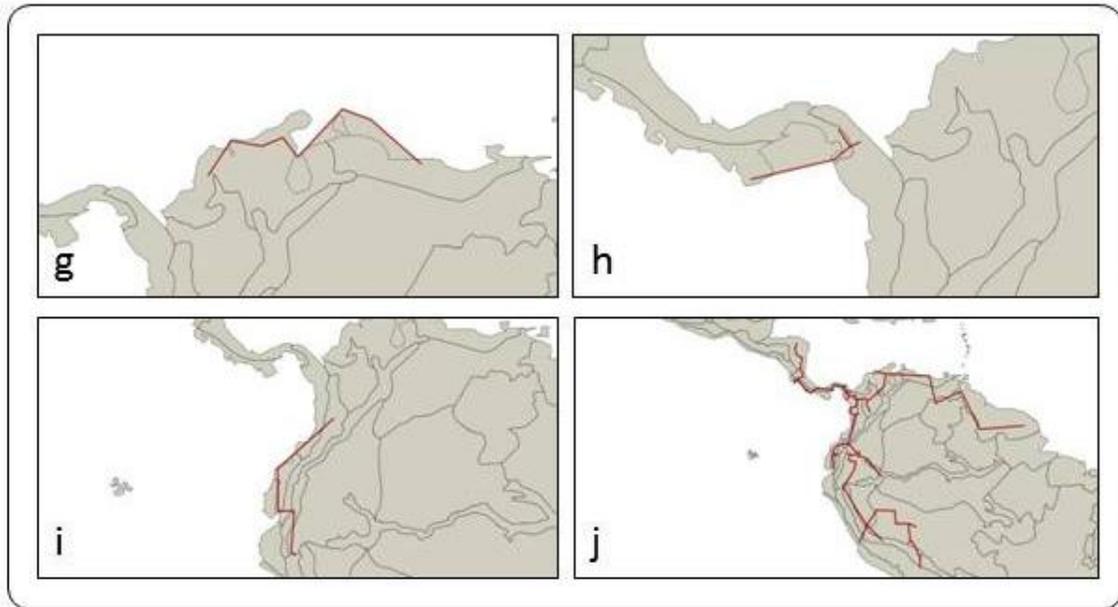
TRAZOS INDIVIDUALES

Los 50 trazos individuales correspondientes a cada una de las especies del clado *Enckea* se muestran en las figuras 3 - 12. Del total de especies evaluadas 10 representaron trazos aislados que no fueron incluidos en el análisis por no contribuir a la resolución de los trazos generalizados (figura 3), estos incluyen las especies: *P. villosulum*, *P. sp nov ecuador*, *P. temiscoense*, *P. sp nov Colombia*, *P. pinoganense*, *P. nicoyanum*, *P. medium*, *P. magnifolium*, *P. Jaliscanum*; la única especie excluida debido a su amplia distribución fue *P. reticulatum*.

Figura 3. Trazos individuales no incluidos en el análisis. a) *P. magnifolium*, b) *P. nicoyanum*, c) *P. jaliscanum*, d) *P. temiscoense*, e) *P. sp nov colombia*, f) *P. villosulum* g) *P. médium*, h) *P. pinoganense*, i) *P. sp nov ecuador* y j) *P. reticulatum*



Continuación Figura 3. Trazos individuales no incluidos en el análisis. a) *P. magnifolium*, b) *P. nicoyanum*, c) *P. jaliscanum*, d) *P. temiscoense*, e) *P. sp nov colombia*, f) *P. villosulum* g) *P. médium*, h) *P. pinoganense*, i) *P. sp nov ecuador* y j) *P. reticulatum*.



TRAZOS GENERALIZADOS

Basados en las distribuciones de las 40 especies restantes, ocho trazos generalizados fueron obtenidos (tabla 1), ilustrados en la figura 4.

Figura 4. Trazos generalizados obtenidos a partir de la distribución de especies del clado *Enckea*.



El trazo *T1* está sustentado por seis especies e incluye las provincias biogeográficas de Puerto Rico, Cuba, la Española, Jamaica y las Antillas Menores (figura 5). Se encuentra en el denominado Dominio Antillano (Morrone, 2006), y en su interior comprende una gran área donde es reconocida la presencia de bosques secos en distintas localidades de cada isla (Morrone, 2001b; Linares, 2009). Trazos similares relacionan estas provincias basados en datos de escarabajos, peces y vertebrados (Rauchenberger, 1988; Crother & Guyer, 1996). Algunas de las especies que componen este trazo, por ejemplo: *P. oviedo* y *P. samanense*, se caracterizan por crecer en bosques secos tropicales en alturas que no superan los 1000 m y pueden exhibir hábitos de crecimiento postrado lianescentes, además ambas especies

son endémicas de las Antillas. En este análisis no fue posible recuperar algunas de las relaciones propuestas previamente entre las Antillas y la península de Yucatán (Nichols, 1988), probablemente debido a la falta de muestreo especialmente en Cuba donde se conoce muy poco sobre la distribución de éstas especies, las cuales generalmente tienen una distribución restringida a formaciones con vegetación xerofítica, matorrales xeromorfos costeros y en formaciones erosionadas de carso, un tipo de áreas con topografía distintiva que son formadas por la disolución diferencial de la roca caliza, ubicadas en el extremo suroccidental de la península de Guanahacabibes.

Figura 5. Trazos individuales que componen el trazo T1. a) *P. amalago*, b) *P. discolor*, c) *P. guanahacabibense*, d) *P. lindenianum*, e) *P. oviedo* y f) *P. samanense*.

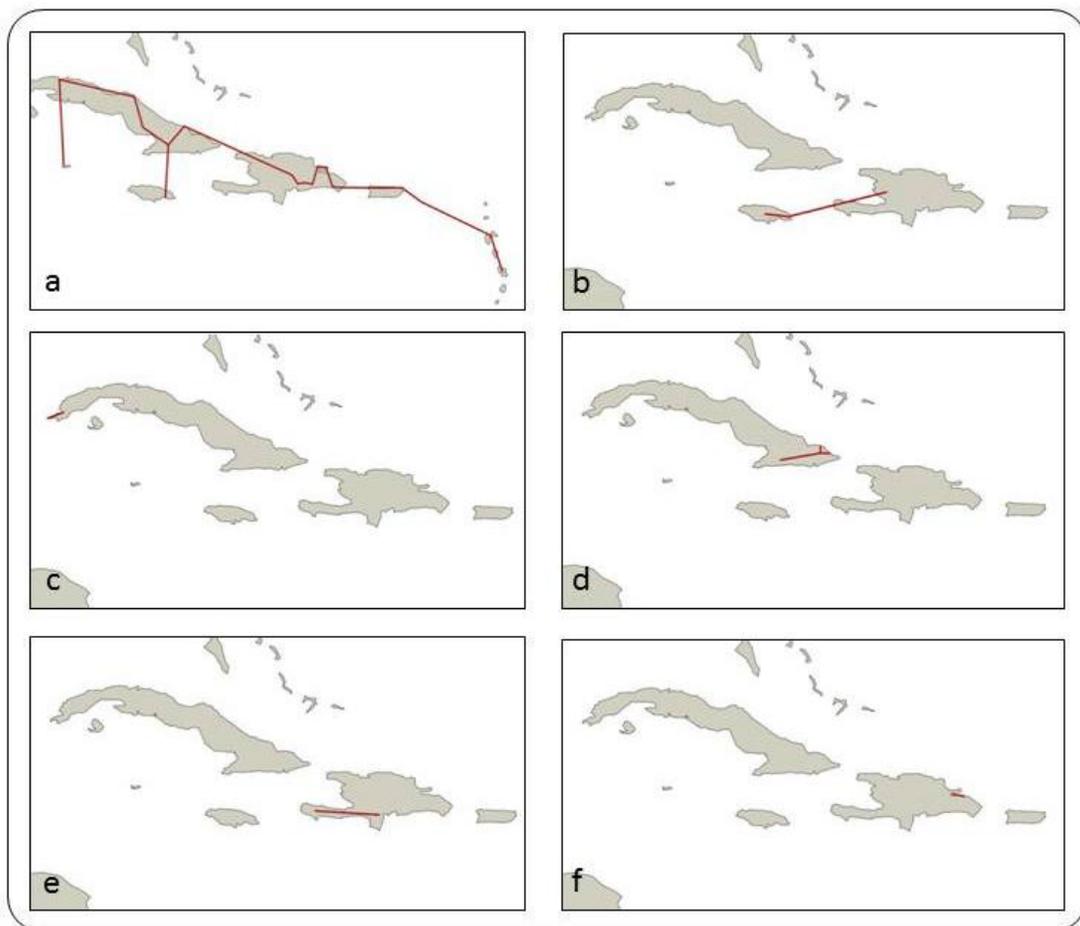


Tabla 1. Trazos generalizados obtenidos en el análisis de *Enckea*. Se muestran las especies que soportan cada trazo y las provincias que ocupan.

Trazos	Especies	Provincias Biogeográficas	Dominio	Subregión	Región/Zona de Transición
T1	<i>P. amalago</i> <i>P. discolor</i> <i>P. guanahacabibense</i> <i>P. lindenianum</i> <i>P. oviedoii</i> <i>P. samanense</i>	Antillas Menores, Cuba, Española, Jamaica, Puerto Rico	Antillano	Caribe	Neotropical
T2	<i>P. yucatanense</i> <i>P. neesianum</i> <i>P. wilsonii</i> <i>P. vaccinum</i>	Península de Yucatán, Golfo de México	Mesoamericano	Caribe	Neotropical
T3	<i>P. psilorhachis</i> <i>P. uhdei</i> <i>P. gracillium</i> <i>P. gaumeri</i>	Península de Yucatán, Golfo de México	Mesoamericano	Caribe	Neotropical
T4	<i>P. abalienatum</i> <i>P. brevipedicellatum</i> <i>P. diandrum</i> <i>P. diguetii</i> <i>P. guazacapanense</i> <i>P. martensianum</i> <i>P. melastomoides</i> <i>P. michelianum</i> <i>P. novogalicianum</i> <i>P. retalhueleuense</i> <i>P. stipulaceum</i> <i>P. vergelense</i>	Costa Pacífica Mexicana, Chiapas Golfo de México, Sierra Madre del Sur	Mesoamericano	Caribe	Neotropical, Zona de Transición Mexicana
T5	<i>P. dissimulans</i> <i>P. pertactatum</i> <i>P. tilaranum</i> <i>P. tenuipes</i> <i>P. pittieri</i> <i>P. compactum</i> <i>P. adenophlebium</i>	Este de América Central, Oeste del Istmo de Panamá	Mesoamericano	Caribe	Neotropical
T6	<i>P. ceanothifolium</i> <i>P. tenue</i>	Magdalena	Noroeste de Sur América	Caribe	Neotropical
T7	<i>P. enckea</i> <i>P. laevigatum</i> <i>P. nudilimum</i>	Pantanal, Yungas, Varzea, Napo, Cauca, Ecuador Árido	Noroeste de Sur América	Amazónica, Caribe	Neotropical
T8	<i>P. orthosthachyum</i> <i>P. tucumanum</i>	Yungas, Chaco	Noroeste de Sur América	Amazónica, Chaqueña	Neotropical

Los trazos *T2* y *T3* se encuentran en las provincias de Península de Yucatán y Golfo de México en la subregión Caribe (figuras 6 y 7). Estos trazos se componen de cuatro especies cada uno, distribuidas en México, Belice y Guatemala, presentes principalmente a lo largo de la Península de Yucatán cerca de la costa caribe Mexicana y al occidente de Belice. La provincia de Golfo de México se encuentra a lo largo de la costa del Golfo de México, en el este de México, Belice y el norte de Guatemala, esta provincia se relaciona estrechamente con la provincia de Chiapas y la provincia del Oriente de América Central (Müller, 1973). Por otra parte la provincia de la Península de Yucatán además de estar relacionada con la provincia de Chiapas, se relaciona con las provincias de Golfo de México, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Depresión del Balsas, Costa Pacífica Mexicana y Eje Volcánico Transmexicano (Morrone, 2001b). Dicha península en sí es considerada una provincia biológica distinta desde aspectos tanto geológicos y fisiográficos como de flora y fauna, físicamente es descrita como un área de bajo relieve y con ambientes más secos en el norte (Maya A. et al., 2011). Estos trazos son consistentes con los resultados discutidos a partir de lo encontrado por Maya (2011) para *Charaxinae*, quien atribuye parte de la distribución de este grupo de insectos a su relación con especies de plantas, tales como *Caesaria nitida*, *Piper yucatanense* y *Swartzia cubensi*, que sirven de fuente de alimento para estas especies durante su estadio larval.

Las especies que componen el trazo *T2* hacen parte del denominado clado *Arctottonia*, al interior de uno de los dos grupos principales que conforman el clado centroamericano en filogenia de *Enckea* (figura 8) (Quijano, & Calljas, 2009 en rev). Por otro lado las especies que componen el Trazo *T3* hacen parte hacen parte del clado *Pseudolindenii*, conformado por especies como *P. uhdei* y *P. gracillium*, las cuales se distribuyen en las provincias del Oriente de América Central y Occidente del Istmo de Panamá, generalmente en zonas de bosque húmedo con densa vegetación.

Figura 6. Trazos individuales que componen el trazo T2. a) *P. vaccinum*, b) *P. neesianum*, c) *P. wilsonii* y d) *P. yucatanense*.

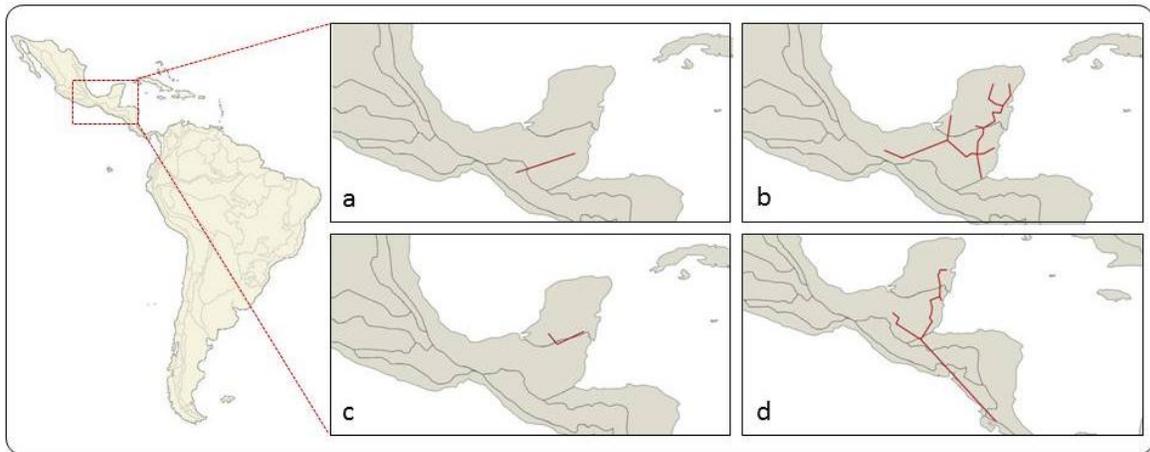


Figura 7. Trazos individuales que componen el trazo T3. a) *P. psilorhachis*, b) *P. gracillum*, c) *P. gaumeri* y d) *P. uhdei*.

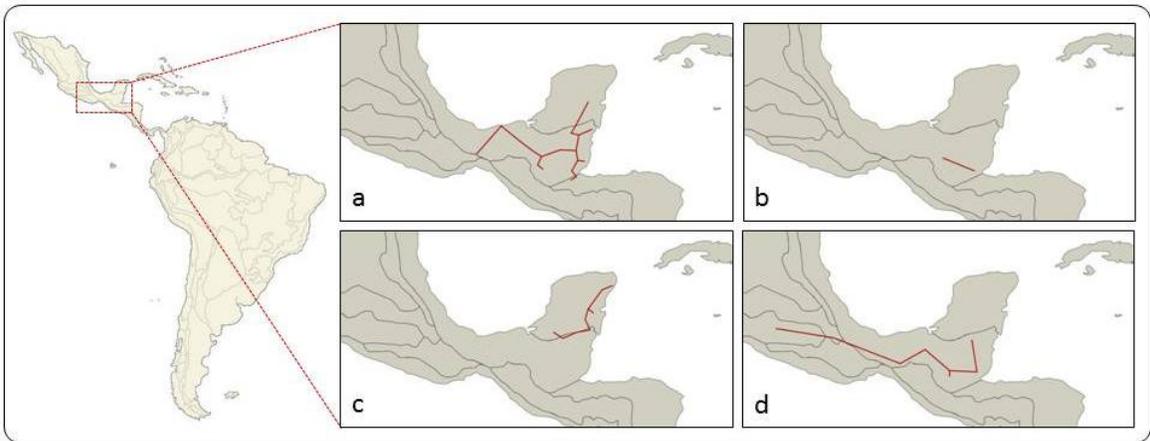
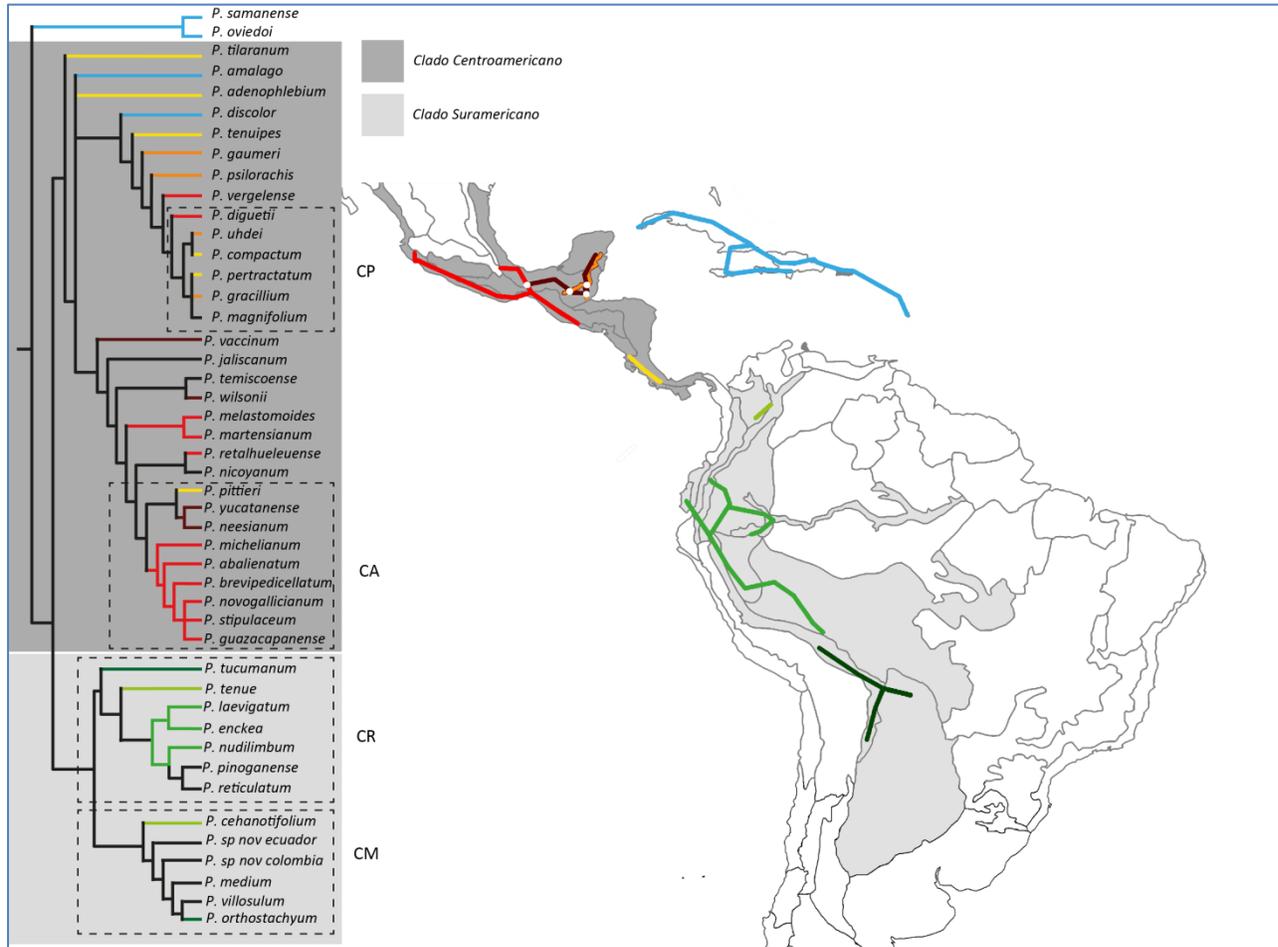
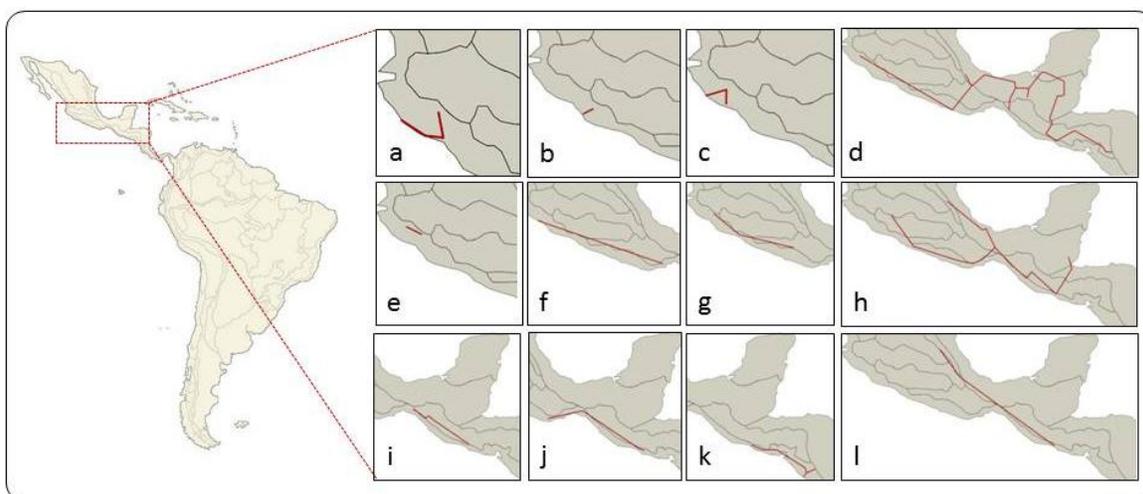


Figura 8. Relación entre la clasificación de las especies del clado *Enckea* y su distribución. CP: clado Pseudolindenii, CA: clado Arctottonia, CR: clado Reticulatum, CM: clado Medium.



El trazo *T4* lo soportan doce especies distribuidas desde México hasta Guatemala en las regiones cercanas a los límites con El Salvador (figura 9). Se encuentra en la Zona de Transición Mexicana y parte de la Región Neotropical en Centroamérica. Su extensión lo ubica en las provincias de Costa del Pacífico Mexicano, Sierra Madre del Sur, Golfo de México y Chiapas (Morrone, 2001b). Este trazo comprende cuatro de las cinco regiones que se emplearon para delimitar la Zona de transición Mexicana y a la vez coincide con el trazo septentrional hallado por Morrone & Marquez (2001), donde se propone un patrón paleoamericano para explicar el origen mixto de la biota Centroamericana, que incluye taxa que se diversificaron en el Plioceno y antes del cierre del istmo de Tehuantepec con preferencias por zonas desérticas, pastizales y selvas lluviosas.

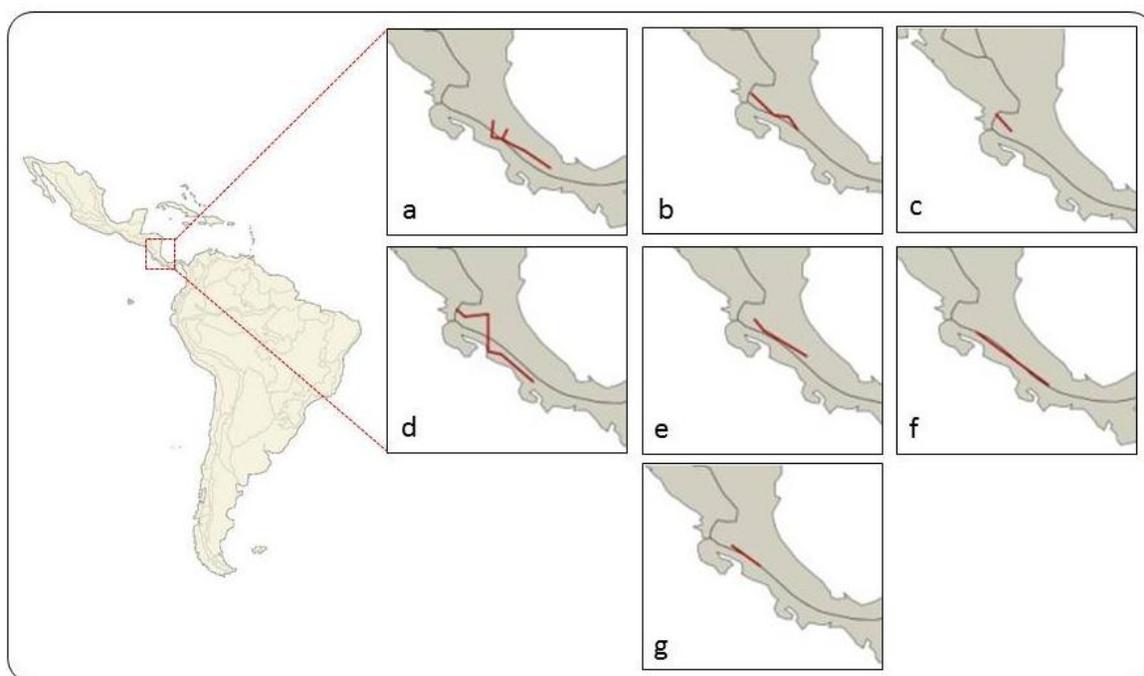
Figura 9. Trazos individuales que componen el trazo *T4*. a) *P. abalienatum*, b) *P. stipulaceum*, c) *P. brevipedicellatum*, d) *P. martensianum*, e) *P. novogalicianum*, f) *P. diguetii*, g) *P. michelianum*, h) *P. diandrum*, i) *P. vergelense*, j) *P. guazacapanense*, k) *P. retalhuelehuense* y l) *P. melastomoides*.



El trazo *T5* lo componen siete especies en su mayoría pertenecientes al clado centroamericano de *Enckea*. Estas se distribuyen principalmente en bosques húmedos al oeste de Costa Rica y se encuentran entre las provincias biogeográficas del Este de América Central y el Oeste del Istmo de Panamá, las cuales pertenecen a la subregión Caribeña (figura 10). La provincia del Este de América Central se ubica desde Guatemala hasta Panamá mientras que la provincia del Oeste del Istmo de Panamá está ubicada al Oeste de Centroamérica, desde Costa Rica hasta el Oeste de Panamá (Morrone, 2001b),

presentando una mezcla de bosques húmedos con pequeños enclaves de bosque seco. El análisis de Quijano et al. (2006) recupera un patrón de áreas de endemismo anidadas para estas 2 provincias y muestra las afinidades biogeográficas entre estas con el Chocó y el Darién. Además, este trazo coincide con lo encontrado por Castillo & Reyes (1984), y Morrone (2001b), quienes basados en los patrones de distribución de coleópteros, definen las afinidades biogeográficas de la provincia del Occidente del Istmo de Panamá con las provincias del Golfo de México y Chocó. Trabajos como el de Myers et al. (1999) incluyen estas áreas como puntos importantes para la conservación de especies.

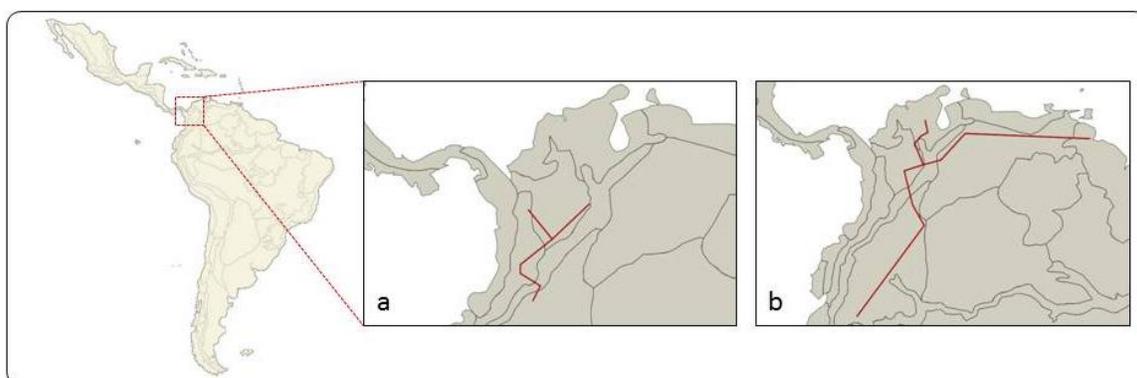
Figura 10. Trazos individuales que componen el trazo T5. a) *P. pittieri*, b) *P. tenuipes*, c) *P. tilaranum*, d) *P. compactum*, e) *P. dissimulans*, f) *P. pertractatum* y g) *P. adenophlebium*.



El trazo T6 fue el único trazo recuperado al norte de los Andes y se encuentra entre las vertientes oriental de la Cordillera Central y occidental de la Cordillera Oriental en Colombia (figura 11). Este trazo es congruente con las afinidades florísticas propuestas para las formaciones de bosque seco en los valles interandinos (Särkinen, 2012) y está sustentado por dos especies; La especie *P. tenue*, descrita inicialmente por Kunth para el

valle del río Magdalena, fue una de las primeras especies con distribución Suramericana en ser incluida en *Enckea*. *P. tenue* hace parte del clado *reticulatum*, el cual está compuesto por especies con distribución disyunta en los valles del norte de Suramérica y la Amazonía, zonas reconocidas previamente en otros trabajos como afines desde el punto de vista florístico (Armorim, 2001; Borstein, 1989; Cortés & Franco, 1997; Franco & Berg, 1997; Gentry, 1982).

Figura 11. Trazos individuales que componen el trazo T6. a) *P. tenue* y b) *P. ceanothifloium*.

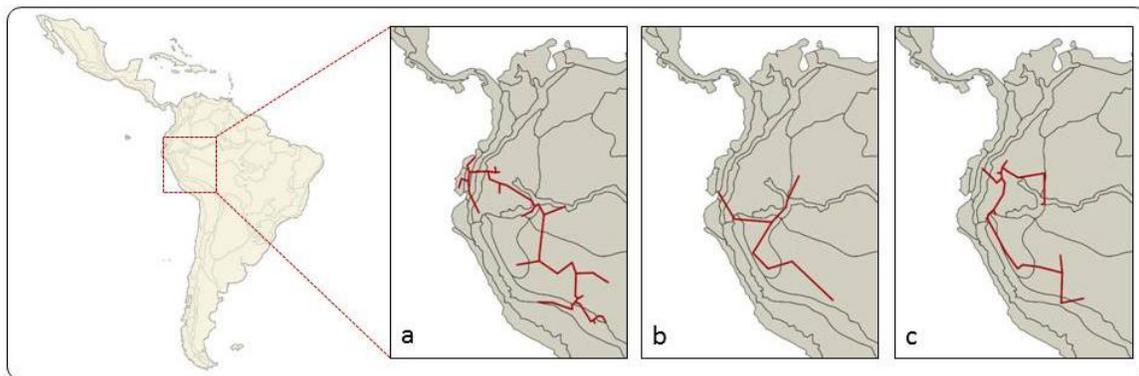


El trazo T7 lo sustentan tres especies ubicadas en el occidente de la subregión Amazónica, en las provincias de Pantanal, Ucayali, Yungas, Varzea y Napo (figura 12). La provincia de Pantanal está ubicada entre el sur y centro del Brasil, noroeste de Bolivia y norte de Paraguay; La provincia de Ucayali, al este de Perú, norte de Bolivia y oeste del Brasil; La Provincia de Yungas, en las laderas orientales de los Andes, entre los 300 y 3500 m de altitud, desde el norte de Perú hasta el noroeste de la Argentina; Mientras que la provincia de Varzea se encuentra al noroeste del Brasil y noreste de Perú; y la Provincia de Napo, al suroeste de Colombia y este de Ecuador (Morrone, 2001b).

Trabajos biogeográficos realizados para los géneros *Cecropia*, *Piper* y *Peperomia*, son congruentes al delimitar trazos generalizados que incluyen estas provincias, donde se muestra la relación de las biotas entre las provincias del noroccidente Amazónico y el piedemonte Andino (Franco & Berg, 1997; Cortes & Franco, 1997; Quijano et al., 2006). Las especies que sustentan el trazo corresponden al clado *reticulatum*, distribuidas en áreas

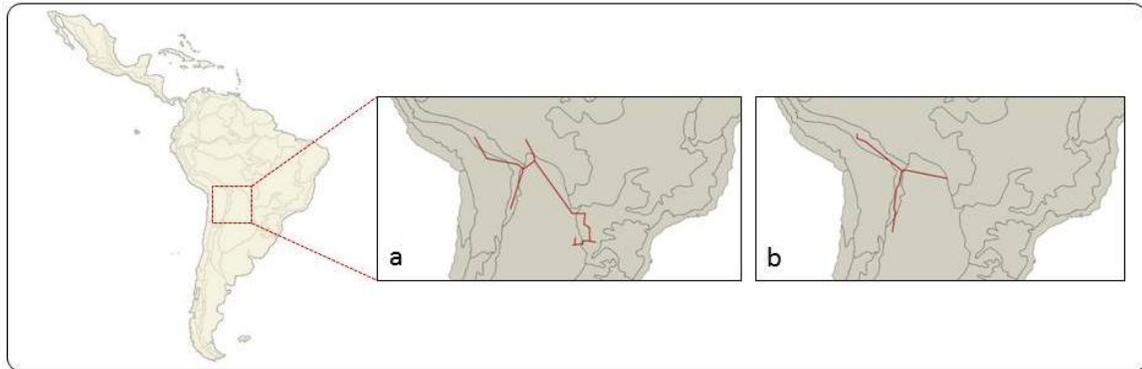
parcialmente inundadas y con amplias coberturas en los bosques húmedos tropicales de la Amazonia Occidental. *P. laevigatum*, *P. enckea* y *P. nudilimum*, exhiben adaptaciones anatómicas que les han permitido colonizar ambientes inundables. Caracteres anatómicos como la presencia de aerenquima a nivel de tallos y raíces han sido descritos en trabajos recientes (Quijano & Callejas, 2009 en rev).

Figura 12. Trazos individuales que componen el trazo T7. a) *P. laevigatum*, b) *P. enckea* y c) *P. nudilimum*.



El trazo T8 lo integran dos especies cuya distribución ha sido reportada principalmente al suroeste de Bolivia y el este de Paraguay. Su ámbito de distribución comprende el sur de la Provincia de Yungas y el norte de la Provincia de Chaco, ambas ubicadas al interior de la región Neotropical (figura 13). Estas provincias comprenden, en parte, formaciones descritas como valles pequeños y aislados a lo largo del sur y el este de las tierras bajas de los Andes, con zonas muy antiguas en la región del Chiquitano al este del estado de Santa Cruz Bolivia y cuyo un patrón de distribución es a menudo interpretado bajo hipótesis de eventos pleistocénicos, proponiendo un origen de estas áreas cuando tuvo lugar la colonización de los valles secos ubicados más al norte por parte de las especies de tierras bajas (Werneck, 2011). Está compuesto por especies pertenecientes al clado suramericano de *Enckea* y es congruente con uno de los trazos generalizados propuestos por Moriera et al. (2011) para las especies de *Passiflora* del este de los Andes en el sur de Suramérica.

Figura 13. Trazos individuales que componen el trazo T8. a) *P. orthostachyum* y b) *P. tucumanum*.



NODOS

Un total de cuatro nodos panbiogeográficos fueron identificados (figura 4). Tres de Ellos se componen de las intersecciones entre los trazos T2 y T3, y el cuarto de la intersección entre los trazo T3 y T4. Estos nodos son una prueba de la alta diversidad actual del grupo en el dominio mesoamericano, todos se localizaron al interior de la provincia de Golfo de México, en una región que puede ser considerada como de alta complejidad histórica por estar entre algunos límites biogeográficos propuestos con dataciones relativamente recientes en tiempo geológico (Daza et al., 2010). Los nodos son reconocidos como áreas compuestas y de un alto valor para la conservación ya que en ellos convergen múltiples especies (Craw et al. 1999; Morrone, 2001a).

DISCUSIÓN

Basados en los resultados del análisis de trazos generalizados y teniendo en cuenta la marcada disyunción observada a partir de los patrones de distribución de las especies de *Enckea*, no fue posible integrar los distintos biomas de BNES bajo la hipótesis de un origen común. Por el contrario los resultados son congruentes con distintos eventos tectónicos en Centroamérica, las Antillas y Suramérica, los cuales influyeron de manera importante en la diversificación de distintos grupos de plantas y animales.

Algunos estudios han planteado una alta diversidad y abundancia de las especies de Piper distribuidas en los bosques húmedos de zonas bajas (Gentry, 1982; Marquis, 2004; Jaramillo et al., 2008; Quijano et al., 2006). Marquis (2004) comparó la diversidad y abundancia del género Piper en 38 localidades correspondientes a diferentes zonas de vida del neotrópico (Bosques deciduos, semideciduos, mesofíticos, siempreverdes, montanos húmedos, galería, catinga, varcea y cerrado), encontrando que la mayor abundancia y diversidad en especies de Piper se encuentra efectivamente en bosques húmedos de zonas bajas en Centroamérica y el norte de Suramérica, lo cual fue confirmado por el análisis de Quijano et al. (2006). Asimismo Gentry & Emmons (1987), afirmaron que las altas tasas de abundancia y diversidad de Piper en estos bosques son debidos a un posible origen del género en este tipo de ambientes. No obstante, *Enckea* es un clado con una historia ligada a los bosques secos del neotrópico. El origen del género Piper se ha propuesto cercano a los 91Ma en el Cretácico superior, con largos períodos de estasis y una posterior radiación en el Eoceno (Smith et al., 2008), periodo donde el ajuste de las placas tectónicas a lo largo del pacífico causó la deformación del cratón amazónico y dio origen al proceso que posteriormente influiría en el levantamiento de los Andes (Hoorn et al., 2010). Asimismo patrones de diversificación reciente han sido descritos para géneros característicos de bosque seco en los valles interandinos, tales como: *Ruprechtia*, *robinoidlegumes*, *Chaetocalyx*, *Nissolia* y *Loxopterygium* (Pennigton et al., 2004), lo cual es acorde con la edad de diversificación propuesta para las especies de *Enckea* cercana a los 8.34 Ma (Smith et al. 2008).

Los trazos T6, T7 y T8 son congruentes con diversos esquemas planteados para los BNES de Suramérica, mostrando un actual patrón discontinuo de bosques secos, similar al propuesto por Prado (1993) en su hipótesis del arco pleistoceno, así como una conexión Amazónica-Andina. En Suramérica se han descrito diversos eventos que han moldeado el continente hasta su forma actual, tales como: La existencia de una Pan-Amazonía hace 20-30 Ma, el comienzo del levantamiento de los Andes hace 20 Ma, el levantamiento del norte de los Andes que dividió la Amazonía (propiciando posibles eventos de especiación alopátrica no inferiores a 10 Ma) y el período de cambio climático entre el Plioceno-Pleistoceno, donde el clima a lo largo del continente se tornó más seco y estacional. Además de los episodios de glaciaciones con cambios intermitentes entre períodos fríos y secos que se han propuestos como factores influyentes en la gran diversidad de la flora Suramericana.

La diversidad de plantas y animales en Suramérica se ha explicado como el resultado de una gran radiación durante épocas en las que las condiciones geofísicas permitieron ampliar el ámbito de distribución de las especies. Uno de los eventos más discutidos en la literatura, influyente en el intercambio de biota entre Centro y Suramérica fue el surgimiento del istmo de Panamá de 7-3.5 Ma en el Plioceno. Trabajos como el propuesto por Padilla (2006), sugieren a partir de la distribución de la tribu *Cantonini* dos eventos geológicos importantes para explicar esta conexión. El primero ocurrido en el Mioceno y el segundo cuando la unión entre centro y Suramérica se reestableció en el Plioceno. Asimismo el análisis panbiogeográfico de Maya et al. (2011) propone una colonización Pliocena para *Charaxinae* (*Lepidoptera: Nymphalidae*) en la península de Yucatán, basada en un trazo generalizado que conecta el norte de Suramérica con Centroamérica. Los trazos generalizados obtenidos para *Enckea* no muestran un patrón de conexión entre las especies de Centro y Suramérica, salvo por la especie *P. reticulatum* que sustenta un trazo individual desde Costa Rica hasta el norte de Suramérica.

Los trazos T2, T3, T4 y T5, son congruentes con las “barreras biogeográficas Mesoamericanas” propuestas por Daza et al. (2010), donde son reconocidos 5 eventos

geológicos principales que pudieron haber influido en la actual distribución de la biota. En el caso del trazo *T5* se observa que la distribución de las especies está restringida al piedemonte oriental de la cordillera de Talamaca, hacia la costa pacífica de Costa Rica y al sur del lago Nicaragua, en un área compuesta por formaciones del Neógeno y del Cuaternario con actividad geomorfológica datada desde el Mioceno. Los trazos *T2* y *T3* se encuentran al norte de la falla de Motagua-Polochic en la península de Yucatán, al oriente del istmo de Tehuantepec y al norte de la depresión de Nicaragua, donde se considera que ocurrieron múltiples corredores marinos durante el Plioceno separando el norte y sur del continente Americano. El trazo *T4* se distribuye principalmente al occidente del istmo de Tehuantepec sobre la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur, incluyendo el suroccidente del continente sobre una región que se considera redujo sus zonas altas durante el Mioceno Tardío y el Plioceno.

Las Antillas son un grupo de islas interesante desde el punto de vista histórico debido a su biodiversidad y endemismo, además en ellas se evidencia la ausencia de algunos grupos taxonómicos representativos del continente cercano (*Fontenla, 2006*). Análisis biogeográficos han planteado una conexión cercana entre las Antillas y la Península de Yucatán, estimadas entre el Plioceno y Holoceno, periodo inferior a los 3,7Ma (*Stefano et al. 2012*). A pesar de esto algunos análisis muestran que las afinidades florísticas de la península de Yucatán son mayores con respecto a los componentes continentales que a los Antillanos (*Lot & Atkinson, 2005*). El trazo *T1* obtenido en el presente análisis, muestra que existe una afinidad biogeográfica entre las especies antillanas, sin embargo, no se encontraron trazos generalizados que planteen una conexión entre esta biota y la centroamericana. Históricamente se han propuesto diferentes hipótesis que pretenden explicar el origen de la biota Antillana. No obstante este grupo de islas caribeñas posee una compleja historia que implica formaciones híbridas y la existencia conexiones que hoy ya no están, por ejemplo se considera una conexión entre Jamaica y Sur de la Española en el Eoceno-Oligoceno, así como una separación de Puerto Rico y La Española, seguida de la separación de ésta última del Oriente de Cuba en el Oligoceno Superior-Mioceno Medio (*Iturralde, 2006*). Otros análisis paleográficos proponen que durante la transición Eoceno-

Oligoceno también existieron territorios discontinuos emergidos entre Norteamérica, Mesoamérica (hasta los que hoy constituyen México, Yucatán, Honduras y Nicaragua) y las Antillas Mayores, como el elevado de Nicaragua y la Cresta de Caimán (Fontanela, 2006).

Sin embargo el origen híbrido planteado para la biota Antillana hace complejo explicar la ocupación actual de las especies de *Enckea* en áreas con diferentes orígenes, pero con condiciones ecológicas similares. Smith et al. (2008) proponen un origen para el clado *Enckea* relativamente reciente (8.23 ma) comparado con otros clados del género *Piper*, no obstante el registro fósil empleado por estos para realizar la calibración de su filogenia no pertenece al género *Piper*. Según los mismos autores la gran diversificación del género fue posterior a un prolongado lapso de tiempo (Cretácico Superior-Eoceno) en el cual no ocurrieron eventos importantes de cladogenesis. Esta hipótesis es congruente con una colonización reciente de *Enckea* en las Antillas, posterior al levantamiento de Panamá, en el periodo en el cual la Península de Yucatán estuvo conectada con las Antillas Mayores (Iturralde, 2006). No obstante esta propuesta se opone a la hipótesis de GAARlandia (Iturralde & MacPhee, 1999), donde se propone una conexión más antigua (33-35 Ma) entre el occidente de Suramérica y las Antillas, estimada entre el Eoceno-Oligoceno y la cual ha sido considerada por algunos autores como una posible explicación a la existencia de ciertos grupos en las Antillas (Fontanela, 2006). Dicha conexión fue conformada mediante la unión de la Cresta de Aves, el Nordeste de América del Sur y los actuales territorios de Puerto Rico, Islas Vírgenes, la Española (en parte) y Cuba Centro-Oriental.

El hecho de que las Antillas estén compuestas por islas de origen híbrido, es decir, conformadas por la fusión de diferentes bloques geológicos, dificulta el establecimiento de una hipótesis precisa sobre la ocupación y endemismo de las especies del clado. Asimismo, un origen reciente de *Enckea* implicaría una amplia expansión del ámbito de distribución ancestral seguida de una diversificación en un tiempo relativamente corto para poder explicar la ocupación que exhiben las especies del grupo, no obstante este tipo de explicaciones no son comúnmente propuestas para explicar la diversificación en grupos de angiospermas con distribución caribeña.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Basado en lo anterior, este análisis posibilita el planteamiento una hipótesis que implica la colonización de bosques secos desde zonas húmedas como la explicación más congruente con el patrón de distribución que presenta actualmente el clado *Enckea*. La gran riqueza del clado en Centroamérica, así como su distribución característica en Suramérica y las Antillas, plantea una posible hipótesis que podría explicar su actual distribución:

La colonización de las actuales zonas secas ocurrió durante procesos previos al Mioceno mientras el clima fue más fresco, seguida de una diversificación de las especies durante el Plioceno, en el lapso en el que ocurrieron múltiples cambios tanto a nivel tectónico como climático, tales como: el incremento de la actividad volcánica, el levantamiento del istmo de Panamá y la formación de zonas más áridas entre Centro y Suramérica. La distribución de las especies en Suramérica fue afectada por factores como la formación de la Panamazonía y el levantamiento del norte de los Andes, creando distribuciones disyuntas en algunas regiones de BNES que han permanecido estables hasta la época actual. Asimismo la ocupación de las Antillas pudo ocurrir de dos posibles formas; la primera, implica una colonización reciente a través de la Península de Yucatán, mientras que la segunda pudo ser debida a un proceso más antiguo durante la unión de la Cresta de Aves, el Nordeste de Suramérica y los actuales territorios de Puerto Rico, Islas Vírgenes, la Española y Cuba (GAARlandia).

La inclusión de nuevos registros fósiles que pertenezcan al género *Piper* y una nueva propuesta filogenética molecular, contribuirán a una estimación más precisa del origen del género así como de los clados que lo componen. De esta manera se podrán generar hipótesis más robustas con respecto a la ocupación de las especies de *Enckea* en las formaciones de BNES.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Amorim D. (2001). Dos Amazonias. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. *Universidad Nacional Autónoma de México*. México. 245-255.

Bornstein A.J. 1989. Taxonomic studies in the Piperaceae. The pedicellate pipers of Mexico and Central America (Pipersubg. *Arctottonia*). *Journal of the Arnold Arboretum*. 70: 1–55.

Bullock SH, Mooney HA, Medina E. 1995. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. [Internet]. ISBN 978-0-521-11284-0.

Caetano S, Prado D, Pennington RT, Beck S, Oliviera-Filho A, Spichiger R, Naciri Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Blackwell Publishing Ltd. Molecular Ecology*. [Internet]. 17: 3147–3159. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03817.x

Callejas R. 1986. Taxonomic revision of Piper subgenus *Ottonia* (Piperaceae). *Ph.D. dissertation, City University of New York, New York, USA*.

Cortés R., & Franco P. (1997). Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*. [Internet]. (3): 465–478.

Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999. *Panbiogeography Tracking the history of life*. Oxford (U.S.A.): *Oxford University Press*. [Internet]. 229.

Crisci JV, Katinas L, Posadas P. 2003. *Historical biogeography an introduction*. London. *Harvard University Press*. [Internet]. ISBN 0-674-01059-0.

Crisp MD, Trewick SA, Cook LG. 2001. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*. [Internet] 26(2): 66-72. doi:10.1016/j.tree.2010.11.005.

Crother B., Guyerc. 1996. Caribbean historical biogeography: Was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide?. *Herpetologica*. [Internet]. 52: 440-465.

Daza JM., Castoe TA., Parkinson CL. 2010. Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography*. [Internet]. 33: 343-354. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06281.x.

Echeverría S, Miranda DR. 2011. MartiTracks: a geometrical approach for identifying geographical patterns of distribution. *PloS one*. [Internet]. 6 (4). doi:10.1371/journal.pone.0018460.

Franco R, Berg C. 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): a panbiogeographic analysis. *Caldasia*. (2): 285–296.

Fontanela JL. 2006. Biogeografía histórica y las Antillas Mayores. Comentarios a un lustro del tercer milenio. *Cocuyo*. [Internet].

Gentry A. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. In: G.T. Prance (eds.), Biological diversification in the tropics. *Columbia University Press*. [Internet].

Gentry A., Emmons LH. 1987. Geographical variation in fertility, phenology and composition of the understory of Neotropical forest. *Yale University Press*. USA.

Grehan JR. 2011. Introduction to Panbiogeography : Method and Synthesis. En: Carvalho C, Almeida E. Biogeografia da América do Sul; padrões e processos. Brasil. *Roca* [Internet]. 65-98.

Hoorn C., Wesselingh F., Steege H., Bermudez M., Mora A, Sevink J., Sanmartín I., Sanchez A., Anderson C., Figueiredo J., Jaramillo C., Riff D, Negri F., Hooghiemstra H., Lundberg J., Stadler T., Särkinen T., Antonelli A. 2010. Amazonia through time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*. [Internet]. 330.

Instituto Alexandr Von Humboldt, 1998. El bosque seco Tropical (BS-T) en Colombia. [Internet].

Iturralde MA. 2006. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review*. [Internet]. 48: 791–827.

Iturralde MA., MacPhee R. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic Biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. [Internet]. (238).

Jaramillo MA, Callejas RM, Davidson C, Smith JF, Stevens AC, Tepe EJ. 2008. A phylogeny of the tropical genus *Piper* using ITS and the chloroplast intron psbJ-petA. *Systematic Botany*. [Internet]. 33(4): 647-660. doi:10.1600/036364408786500244.

Jaramillo MA, Manos PS. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany*. [Internet]. 88(4): 706-716.

- Linares J., Fandiño M. 2009. Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Revista Academia Colombiana de Ciencias*. [Internet]. 23: 6-15.
- Lott EJ., Atkinson TH. 2005. Mexican and Central American Seasonally Dry Tropical Forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a Focal Point for Comparison. [Internet]. 308-331.
- Marquis, RJ. (2004). The biogeography of Neotropical Piper. en: Piper: a model genus for studies of chemistry, ecology, and evolution. *Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands*. [Internet]. 326-380.
- Maya A., Schmitter JJ. Pozo C. 2011. Panbiogeography of the Yucatan Peninsula Based on Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Bio One*. [Internet]. 94(3):527-533. doi: 10.1653 / 024.094.0317.
- Morrone JJ. 2001a. Homology, biogeography and areas of endemism. *Blackwell Science Ltd. Diversity and Distributions*. [Internet]. 7(6): 297-300. doi: 10.1046/j.1366-9516.2001.00116.x.
- Morrone JJ. 2001b. Biogeografía de América Latina y el Caribe. *M & T – Manuales & Tesis SEA*. [Internet]. Zaragoza. 3: 148pp.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*. [Internet]. 48(2): 149-162.
- Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology*. [Internet]. 51:467-94. doi: 10.1146/ annurev.ento.50.071803.130447.
- Morrone JJ. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*. [Internet]. 80: 509-520. doi: 10.4067/S0716-078X2007000400011.
- Morrone JJ., Márquez J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*. 28: 635-650.
- Müller P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes. *Junk, La Haya*.
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. [Internet]. 17: 67-88.

Myers N., Mittermeier RA., Mittermeier CG., Fonseca GA., Kent J. 1999. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858. doi:10.1038/35002501.

Nichols SW. 1988. Kaleidoscopic biogeography of West Indian Scaritinae (Coleoptera: Carabidae). *Zoogeography of Caribbean insect*. Cornell University Press. Ithaca & Londres. 71-120.

Oatham M. y Boodram N. 2006. Gap analysis of neotropical dry forests in protected areas using geographical information systems and global datasets. *Tropical Ecology*. [Internet]. 47(2): 271-278

Padilla DN. 2006. Relaciones biogeográficas de cuatro áreas de bosque seco tropical (Colombia, Costa Rica y Mexico) utilizando como grupo indicador los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Tesis doctoral Universidad Autonoma de Mexico*.

Padilla DN., Halffter G. 2007. Biogeography of the areas and *Cantonini* (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forest in Mesoamerica and Colombia. [Internet]. *Acta zoológica Mexicana*. 23(1): 73-108.

Posadas P, Crisci JV, Katinas L. 2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*. [Internet]. 66: 389-403. doi:10.1016/j.jaridenv.2006.01.004.

Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* [Internet]. 27: 261-273.

Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK, Butterworth CA. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *The Royal society*. [Internet]. 359: 515-537. doi: 10.1098/rstb.2003.1435.

Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* [Internet]. 40(1): 437-457. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327

Pennington RT., Lavin M., Särkinen T., Lewis GP., Klitgaard BB., Hughes CE. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *PNAS*.

Prado DE., GIBBS PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80: 902-927.

Quijano MA., Callejas R. 2009. Análisis Filogenético basado en caracteres morfológicos para las especies del Subgenero *Enckea* Kunth (Piperaceae). *Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia*.

Quijano MA., Callejas RM., Miranda DR. 2006. Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical Piper species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*. [Internet]. 33(7): 1266-1278. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01501.x

Quantum GIS Development Team, 2012. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. [Internet]. <http://qgis.osgeo.org>

Rauchenberg M. 1988. Historical biogeography of Poeciliid fishes in the Caribbean. *Syst. Zool.* [Internet]. 37(4): 356-365.

Särkinen T. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*. [Internet]. 39: 884-900.

Stefano R., Can L., Rivera A., Calvo L. 2012. Regionalización y relaciones biogeográficas de la Península de Yucatán con base en los patrones de distribución de la familia Leguminosae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. [Internet]. 83: 1053-1072. DOI: 10.7550/rmb. 27824.

Smith JF., Stevens AC., Tepe EJ., Davidson C. 2008. Placing the origin of two species-rich genera in the late cretaceous with later species divergence in the tertiary: a phylogenetic, biogeographic and molecular dating analysis of Piper and Peperomia (Piperaceae). *Springer-Verlag*. [Internet]. doi: 10.1007/s00606-008-0056-5.

Werneck FP., Costa GC., Colli GR., Prado DE. Sites JW.2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*. [Internet]. 20: 272–288.