



**Universidad Autónoma de Querétaro**  
**Facultad de Ciencias Naturales**  
**Maestría en Ciencias Biológicas**

Caracterización del nicho ecológico y distribución potencial de musgos epífitos endémicos de México en el Bosque Mesófilo de Montaña

**Tesis**

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de

**Maestro en Ciencias Biológicas**

Presenta

**Pablo Esteban Guerrero Martínez**

Dirigida por

**Patricia Herrera Paniagua**

Co-Director:

**Enrique Ortiz Bermúdez**

Querétaro, Querétaro a octubre de 2023



Dirección General de Bibliotecas y Servicios Digitales  
de Información



Caracterización del nicho ecológico y distribución  
potencial de musgos epífitos endémicos de México en  
el Bosque Mesófilo de Montaña

**por**

Pablo Esteban Guerrero Martínez

se distribuye bajo una [Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0  
Internacional](#).

**Clave RI:** CNMAC-309363



Universidad Autónoma de Querétaro  
Facultad de Ciencias Naturales  
Maestría en Ciencias Biológicas

Caracterización del nicho ecológico y distribución potencial de musgos epífitos endémicos de México en el Bosque Mesófilo de Montaña

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de  
Maestro en Ciencias Biológicas

Presenta

Pablo Esteban Guerrero Martínez

Dirigida por

Patricia Herrera Paniagua

Co-Dirigido por

Enrique Ortiz Bermúdez

Dra. Patricia Herrera Paniagua  
Presidente

M. en C. Enrique Ortiz Bermúdez  
Secretario

Dr. Luis Hernández Sandoval  
Vocal

Claudio Delgadillo Moya  
Vocal

Mónica Elisa Queijeiro Bolaños  
Vocal

Centro Universitario, Querétaro, Qro.  
Fecha de aprobación por el Consejo Universitario (octubre 2023)  
México

## Dedicatoria

*Por, para Tristán  
sus nos palabras y sus  
risas sorpresas.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Autónoma de Querétaro por el espacio y oportunidades para mi formación académica. Al CONACYT por mi beca de maestría que me dio la oportunidad de realizar este posgrado.

A la Dra. Patricia Herrera Paniagua por recibirme y darme la oportunidad de ser su estudiante y soportar todas mis dudas, preguntas y olvidos. Por animarme y apoyarme a lo largo de estos dos años y siempre estar dispuesta a escucharme.

Al M. en C. Enrique Ortiz Bermúdez por todo el apoyo y guía en la realización de este trabajo. Por compartirme de toda su experiencia y paciencia a pesar de mi nulo conocimiento sobre el modelado de nicho.

Al Dr. Luis Hernández por el apoyo mostrado desde el inicio de este proyecto y aportes a este a lo largo de la maestría

Al Dr. Claudio Delgadillo Moya por el recibimiento en la colección de briofitas del Herbario Nacional y por los comentarios y recomendaciones que ayudaron a este trabajo.

A la Dra. Mónica Queijeiro Bolaños por sus comentarios en este trabajo y por su apoyo como coordinadora de la maestría.

Al laboratorio de botánica y al herbario UAQ por el espacio y hacerme sentirme bienvenido.

A Yess por su ayuda en la figura 1, a Gala por el hospedaje en mi estancia en Ciudad de México.

A mis amigos Liz, Rox, Adri, Jaqui, Brandon, Jesús, Jorge, Cris, Luis, Vero por su calidez.

A mi familia quienes sin sus sacrificios y amor no habría podido comenzar este trabajo.

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	ii
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
I INTRODUCCIÓN.....	1
II ANTECEDENTES.....	2
2.1.1 Bosque Mesófilo de Montaña (BMM).....	2
2.1.2 El BMM en México.....	3
2.2 Briofitas: endemismo y epifitismo.....	3
2.3 Briofitas en el Bosque Mesófilo de Montaña de México.....	5
2.4 Modelación de nicho con Briofitas.....	6
III HIPÓTESIS.....	8
IV OBJETIVOS.....	9
V MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
5.1 Selección de especies.....	10
5.2 Selección de variables.....	11
5.3 Modelado de distribución potencial.....	13
5.4 Análisis Kappa.....	15
VI RESULTADOS.....	16
6.1 Especies.....	16
5.2. Variables.....	18
5.3 Modelos de distribución potencial.....	20
5.2.1 <i>Cyclodictyon richardsii</i> .....	24
5.2.2 <i>Entodon abbreviatus</i> .....	25
5.2.3 <i>Holomitrium xolocotzianum</i> .....	26
5.2.4 <i>Neckera angustifolia</i> .....	27
5.2.5 <i>Pylaisiadelpha duellii</i> .....	28
5.2.6 <i>Pylaisiadelpha sharpii</i> .....	29

5.2.7 <i>Streptocalypta santosii</i> .....	30
VII DISCUSIÓN.....	31
6.1 Especies seleccionadas.....	31
6.2 Confiabilidad de los modelos .....	32
6.3 Modelos .....	32
6.4 Variables importantes .....	34
6.5 Correspondencia de los modelos y el Bosque húmedo de montaña (BHM) .	39
VIII CONCLUSIÓN.....	40
IX BIBLIOGRAFÍA.....	42

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Lista de variables usadas. En negritas las variables seleccionadas para modelar.....	12
Cuadro 2. Especies epífitas, endémicas de México y sus registros en el BMM. ...	16
Cuadro 3. Porcentaje de contribución de las variables. En negritas valores porcentajes con un valor mayor de 5%.....	19
Cuadro 4. Resultados de análisis Kappa. ....	20
Cuadro 5. Configuración de los modelos. * Registros finales tras aplicar SpThin. MTP: Minimum Training Presence. MTSPS: Maximum Training Sensitivity Plus Specificity.....	21

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Modelo BAM adaptado de Soberón <i>et al.</i> (2017) B: Biótico, A: Abiótico, M: Movilidad, NR: Nicho Realizado, NF: Nicho Fundamental .....	3
Figura 2. Frecuencia (%) y frecuencia absoluta de los musgos epífitos endémicos en los forófitos reportados. Frecuencia absoluta marcada en cada forófito. ....	17
Figura 3. Mapa de distribución potencial de <i>Cyclodictyon richardsii</i> . ....	24
Figura 4. Mapa de distribución potencial de <i>Entodon abbreviatus</i> . ....	25
Figura 5. Mapa de distribución potencial de <i>Holomitrium xolocotzianum</i> . ....	26
Figura 6. Mapa de distribución potencial de <i>Neckera angustifolia</i> . ....	27
Figura 7. Mapa de distribución potencial de <i>Pylaisiadelphina duellii</i> . ....	28
Figura 8. Mapa de distribución potencial de <i>Pylaisiadelphina sharpii</i> . ....	29
Figura 9. Mapa de distribución potencial de <i>Streptocalypta santosii</i> . ....	30

## RESUMEN

Bryophyta o musgos es uno de los grupos de plantas más diversos, con una distribución cosmopolita y presentes en diferentes ecosistemas, especialmente en aquellos con alta humedad como el Bosque Mesófilo de Montaña (BMM). Sin embargo, aún falta por conocer sobre la ecología, diversidad y distribución de los musgos epífitos y endémicos y su relación con el BMM en México. Esto es prioritario porque son plantas vulnerables al cambio climático y a otras alteraciones inducidas, por lo que son susceptibles a desaparecer por su distribución limitada. En nuestro país el BMM destaca por ser uno de los tipos de vegetación con menor extensión y por su alta concentración de diversidad en plantas y animales por unidad de área. Las presiones antropogénicas y el cambio climático han llevado a que los BMM hayan disminuido en más de la mitad de su extensión original y consecuentemente en su diversidad. El objetivo de este estudio es el caracterizar el nicho ecológico de los musgos epífitos endémicos de México y su modelo de distribución potencial. Se creó una base de datos con los registros de diez especies identificadas como características del BMM y se analizaron 27 variables asociadas a su distribución geográfica; para caracterizar su nicho ecológico en MaxEnt se generaron los modelos de nicho ecológico. Se midió la concordancia entre los modelos de distribución potencial y la extensión del BMM mediante un análisis Kappa. Se obtuvieron siete modelos de distribución potencial cuya distribución refleja la presencia de los musgos epífitos endémicos principalmente en porciones de la Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico y Sierra Madre del Sur. Diez de las variables, principalmente las asociadas a la vegetación y temperatura, resultaron significativas para los modelos. El análisis Kappa encontró baja concordancia entre los siete modelos y la extensión del BMM en México. Se concluye que no existe una relación entre la distribución del BMM y los modelos de nicho ecológico de los musgos epífitos. Es probable que la conectividad de la vegetación y la calidad del dosel preserven condiciones microclimáticas específicas, lo que determina la presencia de las especies epífitas y no un tipo de vegetación específica.

Palabras Clave: MaxEnt, Bosque Húmedo de Montaña, Modelado de Nicho Ecológico, Vegetación, Análisis Kappa.

## ABSTRACT

The Bryophyta or mosses is one of the most diverse plant groups with a cosmopolitan distribution and presence in different ecosystems, prevailing in those with high humidity like the Cloud forest (*Bosque Mesófilo de Montaña*: BMM in Spanish). However, there is still gaps in the knowledge of epiphytic and endemic mosses and their ecology, diversity and relationship with the BMM. This is of importance given their susceptibility to climate change and susceptible human disturbance and may disappear given their limited distribution. In our country the BMM stands out for being the vegetation type with less extension in the country and for the high concentration of diversity of plants and animals by unit of area. The anthropological pressures and climate change have led to diminish their original extension by more than half and consequently to a loss of their diversity. The objective of this study it is to characterize the ecological niche of endemic epiphyte mosses of Mexico and model their potential distribution. A database with the records of 10 species identified as characteristic of the BMM was created, and 27 variables associated with their distribution were analyzed in order to characterize their ecological niche in MaxEnt and to generate ecological niche models. Their concordance between the potential distribution models and the extension of the BMM was measured with a Kappa analysis. Seven models of potential distribution were obtained which reflect the presence of the endemic epiphyte mosses primarily from the Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur and Volcanic Belt. Ten of the variables, principally those associated to vegetation and temperature, came out as significative The Kappa analysis found a low concordance between the seven models and the extension of the BMM in Mexico. Thus, it is concluded that there is no relationship between the distribution of the BMM and the ecological niche models of the epiphytic mosses. It is probably the connectivity of the vegetation and the quality of the canopy which preserves specific microclimatic conditions, that determines the presences of the epiphytic species and not the vegetation type.

Keywords: Max Ent, Humid Mountain Forest, Ecological Niche Modelling, Vegetation, Kappa Analysis.

## I INTRODUCCIÓN

El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) es un tipo de vegetación de México caracterizado por su distribución fragmentada, en relieves accidentados y pendientes de montañas con ángulos muy pronunciados. Se encuentran entre los 450 – 2700 m s.n.m., donde la humedad está presente a lo largo del año en forma de lluvias, nubes y neblina (Villaseñor 2010; Gual-Díaz y González-Medrano 2014).

El BMM está presente en 1% del territorio nacional; a pesar de su poca extensión es el tipo de vegetación con mayor diversidad por metro cuadrado (Villaseñor 2010; Gual-Díaz y González-Medrano 2014). No obstante, factores como el cambio de uso de suelo (CONABIO 2010; Sánchez-Ramos y Dirzo 2014) y el cambio climático (Ponce-Reyes *et al.* 2012; Rojas-Soto *et al.* 2012), han reducido la extensión original del BMM a solo un 0.4% (CONABIO 2010; Gual-Díaz y González-Medrano 2014). Por consiguiente, han disminuido la diversidad y los servicios ecosistémicos que ofrece el BMM (Ponce-Reyes *et al.* 2012; Gual-Díaz y Rendón-Correa 2014).

Las Bryophyta (*sensu stricto*) o musgos son plantas de tamaño pequeño que van de los milímetros a los centímetros (20-30 cm), solo algunas formas colgantes superan el metro (Glime 2017a). Generalmente viven en conjuntos que pueden crecer en diferentes microhábitats como suelos, rocas, troncos y como epífitas (Delgadillo-Moya 2014), además de encontrarse en todos los continentes y en los diferentes lugares donde una planta pueda fotosintetizar (Glime 2017a).

Los musgos epífitos son una gran parte de la diversidad del BMM (Herrera-Paniagua *et al.* 2017), aunque se sabe que esta diversidad puede estar afectada por diversas características del bosque, como el estado de conservación de la vegetación (primaria o secundaria), grado de fragmentación, conectividad, y dosel (abierto o cerrado) (Cardós *et al.* 2016, Herrera-Paniagua 2017, Wierzcholska *et al.* 2020). También los factores abióticos, como temperatura y precipitación, pueden influir en la distribución y abundancia de los musgos epífitos (Číhal *et al.* 2017, Wierzcholska

*et al.* 2020). A nivel mundial se considera a todas las epífitas del BMM como las plantas más vulnerables ante el cambio climático (Foster 2001).

Un modelo de distribución de especies relaciona las observaciones realizadas en campo con variables ambientales (Guisan y Zimmermann 2000). En tiempos recientes se ha hecho uso del modelaje de distribución potencial con el objetivo de encontrar posibles nuevas áreas de distribución de especies, modelar a futuro la distribución de una especie, identificar qué factores abióticos (ej. temperatura y precipitación) influyen en la distribución de especies y evaluar el posible impacto del cambio climático sobre estas (Vásquez-Morales *et al.* 2014, Macedo-Santana *et al.* 2021, Redonda-Martínez *et al.* 2021). También es una herramienta que se ha visto útil para temas de manejo y conservación de especies (Guisan *et al.* 2013); por ejemplo, en la decisión del manejo de especies invasivas (Soberón *et al.* 2001), identificación de hábitats críticos necesarios para la permanencia de una especie (Heinrichs *et al.* 2010) y en el establecimiento de áreas protegidas (Kremen *et al.*, 2008).

Cuando se habla de nicho generalmente se piensa en la definición de Hutchinson (1957), que es aquel hipervolumen n-dimensional donde se encuentran las condiciones bióticas y abióticas en la que una especie puede desarrollarse y subsistir y mantenerse en poblaciones viables, el cual es único para cada especie (Colwell y Rangel 2009). Por otro lado, la dualidad de Hutchinson (1957) es un concepto que ayuda a entender la relación del nicho con las especies y el espacio geográfico que habitan. Esta explica que una especie ocupa dos espacios a la vez, uno geográfico y otro ecológico. El geográfico, es el espacio físico donde se ha registrado una especie, representado en coordenadas geográficas (latitud y longitud) que viene acompañada de otras variables de tipo abióticas y bióticas (e.g. temperatura, precipitación o interacciones ecológicas como mutualismo o depredación). El espacio ecológico es multidimensional y contiene todas las variables ambientales sobre las que podría desarrollarse una especie. Entonces existe una relación donde por cada punto en el espacio geográfico existe uno en el

ecológico; a su vez esta relación se mantiene del espacio ecológico al geográfico, con la notoriedad de que pueden existir dos o más puntos geográficos con las mismas variables ambientales o similares (Colwell y Rangel 2009; Soberón *et al.* 2017).

Se distinguen dos tipos de nicho, el efectivo y el fundamental; el primero es aquel en que la distribución está limitada por la interacción con otras especies y la movilidad de la misma especie, es decir, donde esta ha sido registrada; el tipo fundamental es aquel en que la especie podría distribuirse si no es limitada por interacciones bióticas y por su movilidad (Araújo y Guisan 2006; Mota-Vargas *et al.* 2019). Otra forma de explicar esta interacción es mediante el diagrama BAM de Soberón y Peterson (2005), donde B son los factores bióticos, A los abióticos y M las zonas de dispersión accesibles desde un punto de origen. Bajo este esquema, la intersección de estos tres factores define el nicho efectivo o realizado (NR) y A corresponde al nicho fundamental (NF) (figura 1).

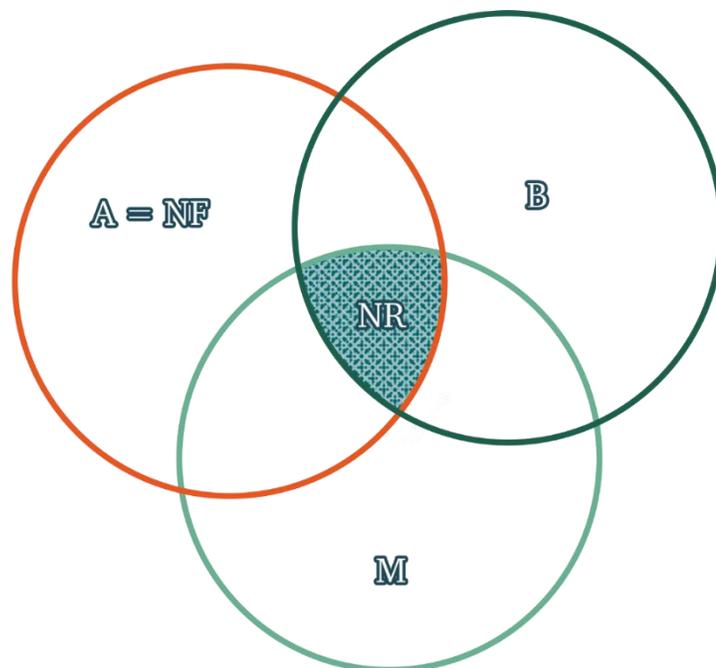


Figura 1. Modelo BAM adaptado de Soberón *et al.* (2017) B: Biótico, A: Abiótico, M: Movilidad, NR: Nicho Realizado, NF: Nicho Fundamental.

La modelación de nicho ecológico y la de áreas de distribución parecen conceptos sinónimos y el percibirlos como tales puede generar confusión al momento de interpretar resultados de trabajos, por lo que es necesario hacer su distinción. Un modelado de nicho ecológico es aquel que usa los datos colectados en el espacio geográfico para hacer el modelo propiamente dicho en el espacio ecológico (Mota-Vargas *et al.* 2019). En cambio, un modelo de distribución de especies es la proyección del modelo de nicho al espacio geográfico, lo cual puede ser utilizado para encontrar lo que podría llamarse un *área potencial* (Soberón *et al.* 2017) o modelo de distribución potencial.

Un ejemplo de la aplicación de los modelos de nicho ecológico y la caracterización del nicho en musgos está en el trabajo de Fialová *et al.* (2023), que además de modelar la distribución de musgos epífitos de la familia *Orthotrichaceae* en Asia, identificaron los factores ambientales que influyen en su distribución; de los dos grupos de musgos encontrados, unos son más afines a climas más fríos y secos y los otros en regiones más húmedas y templadas-subtropicales. Otro trabajo es el de Čihal *et al.* (2017), quienes también modelaron musgos epífitos raros para Asia Central e hicieron uso de MaxEnt para modelar su posible distribución, identificando el Porcentaje de Cobertura de Árboles y Temperatura Mínima en el Mes más Frío como las variables más importantes. Aunque las briofitas como grupo se consideren cosmopolitas, existen varias familias y especies para las que aún no conocemos sus patrones de distribución, por lo que estudios de distribución potencial ayudan a abordar el déficit Wallaceano, el cual es el desconocimiento de la distribución geográfica de las especies a diferentes escalas (Whittaker *et al.* 2005; Bini *et al.* 2006)

## II ANTECEDENTES

### 2.1.1 Bosque Mesófilo de Montaña (BMM)

El BMM fue el nombre que Miranda (1947) utilizó para describir una comunidad en la cuenca del Río Balsas, siendo este el primer registro del nombre en México, nombre que luego fue retomado por Rzedowski (1978) para describir comunidades semejantes a lo largo del país. Otros nombres utilizados para designar estas comunidades en México son: bosque caducifolio, bosque neotropical húmedo de montaña, bosque tropical húmedo de montaña, cloud forest (bosque de niebla, bosque de neblina, bosque nublado) evergreen montane rain forest, tropical montane cloud forest, y tropical montane rain forest, entre otros nombres recopilados por Villaseñor (2010). También existen otras denominaciones usadas en el extranjero como: mossy forest, elfin forest, nuboselva, bosque montano nebuloso, selva de neblina y bosque nuboso (Hamilton *et al.* 1995).

De los nombres que se le ha dado al BMM el que más ha prevalecido internacionalmente ha sido el de cloud forest y sus traducciones, o el nombre más completo de tropical montane cloud forest que Grubb (1977) definió como bosques afectados por la frecuencia y/o persistencia de nubes a nivel de suelo; sin embargo, es problemático cuantificar la inmersión de nubes sin observaciones a largo plazo (Mulligan 2010). Por esta razón, se ha propuesto el uso en México de un nombre que mejor refleje las características de este bosque; en este caso, el de Bosque Tropical Húmedo de Montaña o Bosque Húmedo de Montaña (BHM), debido a la presencia de este más allá del trópico. Además, se considera a esta segunda denominación como un bioma en una clasificación más amplia definida por la fisionomía de las plantas dominantes, junto con la temperatura, precipitación y estacionalidad. En el caso del BHM, se engloba al BMM y a otros tipos de vegetación similares (Gurevitch *et al.* 2002; Villaseñor 2010; Cruz-Cárdenas *et al.* 2012). Sin embargo, el uso de BMM en México aún persiste (Guerrero-Hernández *et al.* 2019; Hernández-Álvarez *et al.* 2019; Sánchez-Flores *et al.* 2020; Vargas-Rueda *et al.* 2021). No es propósito de esta tesis ahondar en las similitudes o diferencias de las

denominaciones de este bosque y en este trabajo se usará el nombre de Bosque Mesófilo de Montaña (BMM).

A pesar de que la presencia de nubes y neblinas sea un rasgo característico del BMM, este es un tipo de vegetación muy diverso y heterogéneo, difiriendo en factores como la altitud, su distancia a la costa y altura del dosel, entre otros (Scatena *et al.* 2010). Stadtmüller (1987, en Hamilton *et al.* 1995) reconoce que este bosque puede clasificarse en dos tipos, aquellos con una alta precipitación anual y persistente, contra aquellos más secos con una temporada de lluvias más estacional y donde la inmersión de las nubes al bosque puede presentar un componente principal de la humedad. Otra característica importante es su alta riqueza y densidad de epífitas vasculares y plantas no vasculares beneficiadas por la constante entrada de humedad, razón por lo que también se les han denominado *bosques musgosos* (Hietz 2010).

### **2.1.2 El BMM en México**

Entre los estudios que se han hecho sobre el BMM en México, están los de cartografía y regionalización como el de INEGI (2021), que en su capa de usos de suelos y vegetación le nombra bosque de niebla o de montaña. La regionalización de CONABIO (2010) reconoce 13 subregiones para el BMM para evaluar el estado de conservación particular en diferentes localidades. También se ha buscado elaborar un mapa de distribución potencial del BMM mediante MaxEnt (Cruz-Cárdenas *et al.* 2012), además de trabajos como el de Luna-Vega *et al.* (1999) o Ruiz-Jiménez *et al.* (2012) que buscan encontrar las relaciones florísticas entre las diferentes localidades de BMM.

### **2.2 Briofitas: endemismo y epifitismo**

El endemismo describe el área de distribución particular de un taxón restringido por factores históricos y ecológicos (Morrone 2008). A nivel general, las áreas y porcentajes de endemismo de las briofitas son diferentes a las de las plantas vasculares como las angiospermas. Por ejemplo, Stevenson *et al.* (2012)

encontraron que el suroeste de Australia, que es un *hotspot* reconocido por su diversidad de angiospermas, no resaltó por su riqueza o endemismo en briofitas. También se ha visto que los centros de diversidad de briofitas no lo son para otros taxones (Stevenson *et al.* 2012; Patiño y Vanderpoorten 2018), como sucede en la costa oeste de Norte América, área reconocida por su endemismo en briofitas, pero no para las angiospermas u otros grupos biológicos (Carter *et al.* 2016). Patiño y Vanderpoorten (2018) encuentran que, en regiones de alto endemismo, como es el archipiélago de Hawái, el porcentaje de endemismo de musgos y hepáticas no es equiparable al de plantas vasculares, que es substancialmente menor al de angiospermas y helechos del archipiélago. El bajo endemismo de los musgos puede explicarse por sus bajos niveles de diversificación y a su alta capacidad de dispersión, que contribuye a que tengan una amplia distribución resultando en la pérdida de su endemismo, como se ha visto en México (Patiño y Vanderpoorten 2018; Delgadillo-Moya *et al.* 2019).

En México se registran 77 especies endémicas de musgos (Delgadillo-Moya *et al.* 2019). Este número de endemismo se considera bajo comparado con otros países del Neotrópico con una menor extensión territorial como Ecuador y Bolivia, con 159 y 359 especies endémicas respectivamente, por lo que estos países se consideran centros de endemismos para musgos a diferencia de México (Delgadillo 1994). A pesar de contar con regiones de un alto endemismo, como el Eje Neovolcánico (Delgadillo-Moya *et al.* 2003), el porcentaje nacional de endemismo ha disminuido, pasando de un 11% en 1994 a 7.7% en 2019, debido a la publicación de nuevas revisiones taxonómicas (Delgadillo-Moya *et al.* 2019) y al hecho de que algunas de estas especies han sido registradas en países vecinos como Guatemala (Delgadillo 1994).

En una definición amplia, se le conoce como epífita a cualquier organismo que crece sobre una planta sin ser parasítico; aunque usualmente este adjetivo se usa para hablar de plantas vasculares, esta misma definición puede usarse para plantas no vasculares (briofitas) y otros organismos como los líquenes (Eskov y Kolomeitseva

2022). De las diversas formas en que se ha intentado clasificar a las epífitas, ya sea por su relación con el forófito, forma de crecimiento, humedad y luz (Zotz 2016), es la primera de éstas la más común. Así se reconocen briofitas epífitas obligatorias y facultativas, siendo las primeras aquellas que crecen usualmente en la corteza y rara vez en otro sustrato, mientras que las facultativas aquellas que crecen en más de un tipo de sustrato (Smith 1982).

En los microhábitats que puede ocupar una epífita en un árbol, los microclimas con diversas condiciones (como luz, humedad y temperatura) determinan la distribución de los taxones que establecen gradientes verticales, de la copa del dosel a la base del tronco, u horizontales, del exterior de la copa al interior (Holz y Gradstein 2005; Sonnleitner *et al.* 2009; Mota de Oliveira y ter Steege 2015). Igualmente se ha registrado que el forófito también puede influir en la composición de la comunidad de especies (Sonnleitner *et al.* 2009; Király y Ódor 2010; Patiño y González-Mancebo 2011). La cobertura, riqueza, diversidad y composición de la epífitas se ve afectada también por la integridad misma del bosque, el tamaño del fragmento, el aislamiento del fragmento respecto a otros fragmentos y la matriz que le rodea (Pereira-Alvarenga y Cavalcanti-Pôrto 2007; Cardós *et al.* 2016; Richards 2020). De la misma manera, se ha visto que la diversidad y abundancia de epífitas no vasculares están relacionadas con la capacidad de interceptación y almacenamiento de lluvia a nivel global y por consecuencia del clima (Porada *et al.* 2018).

### **2.3 Briofitas en el Bosque Mesófilo de Montaña de México**

Los trabajos más recientes sobre los musgos en el BMM de México tienen un enfoque florístico (Herrera-Paniagua y Martínez, 2014; Hernández-Rodríguez y Aguirre, 2020), ecológico (Herrera-Paniagua *et al.* 2017) y biogeográfico (Delgadillo-Moya *et al.* 2017; Mejía-Lara *et al.* 2019). El listado más actual sobre briofitas en BMM es del estado de Veracruz, en donde reportan 323 especies de musgos y 432 especies para el BMM y el Bosque Húmedo de Montaña, que incluyen cuatro y nueve especies endémicas respectivamente, señalando su gran diversidad, pues representan del 33% al 44% de la diversidad nacional (Delgadillo-Moya *et al.* 2017).

Sin embargo, aún falta conocer más sobre la diversidad de musgos y su relación con el BMM.

Dentro de estudios enfocados a musgos epífitos en México está el listado preliminar de Thornburgh y Sharp (1975). En cuanto a trabajos en hábitats equivalentes al BMM está el trabajo de Juárez (1983), que registra 49 especies epífitas en un Bosque caducifolio y el de Hernández-Rodríguez y Aguirre (2020), quienes registraron 48 especies epífitas obligadas y 32 terrestres y epífitas (facultativas). Finalmente está el trabajo de Herrera-Paniagua *et al.* (2017), quienes reportan un inventario de 98 especies de musgos epífitos que incluyen 32 obligatorios y 61 facultativos, además de tres endémicos para bosques húmedos de montaña, analizando además su rareza y la relación de estas con el dosel.

Los musgos endémicos en el BMM de México han sido tratados como parte del análisis florístico hecho para estos bosques, como los trabajos de Delgadillo-Moya (1979) y de Herrera-Paniagua *et al.* (2017). Para el país, el endemismo de los musgos fue abordado por Delgadillo-Moya *et al.* (2019), quienes además de actualizar el listado de especies endémicas para México, identificaron las zonas y provincias con un mayor índice de endemismo, como la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Golfo de México y el Eje Volcánico; regiones donde se ha registrado la presencia del BMM.

#### **2.4 Modelación de nicho con Briofitas**

La modelación de nicho ecológico ha sido usada en musgos con diferentes motivos, como el de modelar la posible distribución de una especie invasora (Mateo *et al.* 2015; Skowronek *et al.* 2017), para predecir el impacto del cambio climático en la distribución de especies (Zanatta 2018; Wierzcholska *et al.* 2020) o para modelar la distribución de especies raras (Číhal *et al.* 2017; Cerrejón *et al.* 2022). En México, el único trabajo sobre modelaje en briofitas es el de Delgadillo *et al.* (2012), quienes trabajaron con el género saxícola *Grimmia*, encontrando un área de distribución mayor a la ya conocida para este taxon. Además, se reportó a la península de Baja

California como un posible centro de diversidad del género; se resalta al Eje Volcánico por su número de registros y se reportan las variables de Temperatura Media del Trimestre más Húmedo, Temperatura Media Anual y Temperatura Media del Trimestre más Cálido como las más frecuentes en la creación de los modelos.

En la Sierra Madre Oriental se han identificado que existen tres especies de musgos epífitos y endémicos de México que crecen en el BMM, *Neckera angustifolia* Müll. Hal., *Pylaisiadelpha sharpii* H.A. Crum, y *Cyclodictyon richardsii* F.D. Bowers & Magill (Herrera-Paniagua y Martínez 2014; Herrera-Paniagua *et al.* 2017), por lo que ante el cambio de uso de suelo que padecen estos bosques y con las ventajas que ofrecen las técnicas de modelación, se considera una oportunidad el caracterizar el nicho ecológico y distribución potencial de estos taxa. Así mismo, se podrían conocer sus requerimientos ecológicos, si son especies vulnerables e indicadoras de los posibles cambios ambientales que padecen el BMM, y su posible asociación a estos.

### **III HIPÓTESIS**

La distribución de los musgos epífitos endémicos de México está relacionada con los parámetros ambientales asociados a la precipitación y humedad y con la extensión del BMM en el país.

## **IV OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Caracterizar el nicho ecológico de algunas especies de musgos epífitos endémicos de México presentes en el BMM, y crear su modelo de distribución potencial.

### **OBJETIVO(S) ESPECÍFICO(S)**

- i) Identificar si los musgos estudiados son epífitos característicos del BMM de México.
- ii) Identificar las variables ambientales asociadas al nicho ecológico de los musgos seleccionados.
- iii) Conocer si existe una relación entre la extensión del BMM y la distribución de los musgos seleccionados.
- iv) Generar modelos de distribución potencial para los musgos seleccionados.

## V MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Selección de especies

La selección de especies de musgos endémicos de México, epífitos y característicos del BMM, inició a partir del listado de musgos endémicos de México de Delgadillo-Moya *et al.* (2019), el cual se complementó revisando registros de especies en la colección en línea de CNABH (Consortium of North American Bryophyte Herbaria, <https://bryophyteportal.org/portal/>) y Tropicos (<https://www.tropicos.org/home>). Para el criterio de epífitas se consideraron tanto obligatorias como facultativas, consultando su microhábitat en la literatura (Thornburgh y Sharp 1975; Delgadillo 1979; Juárez 1983; Buck 1998; Sharp *et al.* 1994; Ireland y Buck 2009; Herrera-Paniagua *et al.* 2017; Hernández-Rodríguez y Aguirre 2020); además del CNABH, en estas mismas fuentes se consultaron datos sobre su distribución, en el BMM o algún tipo de vegetación similar.

Con el listado anterior y después de seleccionar aquellas especies que fueron endémicas, epífitas y con registros en el BMM, se consultaron bases de datos en línea, como la Colección de Briofitas del Herbario Nacional de México (MEXU, <https://www.ibdata.abaco3.org/web/>), el CNABH y la GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/>), así como material bibliográfico y ejemplares de herbario de MEXU y del herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro (QMEX). Con estos registros se elaboró una base de datos priorizando los datos de coordenadas de colecta, el tipo de vegetación, si se encontró como epífito y la identidad del forófito si estaba disponible. Posteriormente, las coordenadas de los registros se superpusieron sobre una capa del Bosque Húmedo de Montaña (BHM) de Cruz-Cárdenas *et al.* (2012), editada con un buffer de 5 km para incluir al BMM y a los tipos de vegetación similares; aquellas especies que tuvieran un 50% o más de sus registros dentro de esta capa, se les clasificó como especies características del BMM.

A la base de datos se le hizo una constante revisión para asegurar que esta no tuviera errores de omisión, tipográfico, contexto, redundancia, convencionalidad, uniformidad y congruencia (Castillo *et al.* 2014), además de georreferenciar aquellos registros sin coordenadas geográficas.

## **5.2 Selección de variables**

Para los modelos de distribución potencial se usaron las variables climáticas (e.g. de temperatura y de precipitación Bio01-Bio19) y el Modelo Digital de Elevación de WorldClim 2 (Fick y Hijmans 2017); del modelo de elevación se usaron dos capas derivadas de este: Orientación de la Ladera en Grados y Pendiente de la Ladera también en Grados. Se consideraron también otras variables como Evotranspiración Anual Real (López-Mata *et al.* 2012), Porcentaje de Días con Nubes (Wilson y Jetz 2016), Cobertura de Árboles (Hansen *et al.* 2013), Altura del Dosel (Potapov *et al.* 2021) y Días de Niebla (CONAGUA 2022), dando un total de 27 variables, 22 de tipo climáticas, tres topográficas y dos relevantes a la vegetación arbórea (Cuadro 1).

Cuadro 1. Lista de variables usadas. En negritas las variables seleccionadas para modelar.

<b>Abreviación</b>	<b>Nombre</b>
<b>Bio01</b>	Temperatura Media Anual
Bio02	Media del Rango Diurno. Media Mensual (temp máx – temp mín)
<b>Bio03</b>	Isotermalidad (Bio2/Bio7)(*100)
<b>Bio04</b>	Estacionalidad de la Temperatura (Desviación estándar *100)
Bio05	Temperatura Máxima del Mes Más Cálido
Bio06	Temperatura Mínima del Mes Más Frío
<b>Bio07</b>	Rango de Temperatura Anual (Bio5-Bio6)
<b>Bio08</b>	Temperatura Media del Trimestre Más Húmedo
<b>Bio09</b>	Temperatura Media del Trimestre Más Seco
<b>Bio10</b>	Temperatura Media del Trimestre Más Cálido
Bio11	Temperatura Media del Trimestre Más Frío
<b>Bio12</b>	Precipitación Anual
Bio13	Precipitación del Mes Más Húmedo
Bio14	Precipitación del Mes Más Seco
<b>Bio15</b>	Estacionalidad de la Precipitación (Coeficiente de Variación)
<b>Bio16</b>	Precipitación del Trimestre Más Húmedo
<b>Bio17</b>	Precipitación del Trimestre Más Seco
<b>Bio18</b>	Precipitación del Trimestre Más Cálido
<b>Bio19</b>	Precipitación del Trimestre Más Frío
<b>Dem</b>	Modelo Digital de Elevación de México
<b>aspect</b>	Orientación de la Ladera en Grados
<b>slope</b>	Pendiente de la Ladera
<b>evaannual</b>	Evotranspiración Real Anual
<b>Cloud_Cover</b>	Porcentaje de Días con Nubes
<b>Tree_Cover</b>	Porcentaje de Cobertura de Árboles
<b>Canopy_Height</b>	Altura del Dosel
<b>Dias_Niebla</b>	Días de Niebla (1981-2010)

Se hizo una selección de variables a fin de representar los factores abióticos y bióticos del modelo de nicho ecológico, considerando aquellas que reflejen su ambiente y procesos fisiológicos (Simões *et al.* 2020). Primero se aplicó una prueba de normalidad Shapiro-Wilk a los registros (observaciones) de las especies. En seguida, se realizaron correlaciones de Pearson o Spearman (según los datos tuvieran distribución normal o no) entre las distintas variables, con el fin de seleccionar las que fueran adecuadas para cada modelo y poder descartar las variables redundantes. Se excluyeron a aquellas variables con un valor de correlación mayor a 0.85 siguiendo el criterio de Syfert *et al.* (2013); por ello, de las 27 variables iniciales, después de descartar aquellas con un valor de correlación alto, quedaron 21 variables, las cuales se usaron en los modelos realizados: 16 climáticas, tres orográficas y dos relacionadas a la vegetación (Cuadro 1).

### **5.3 Modelado de distribución potencial**

Se corrieron 25 modelos de distribución iniciales para cada especie usando el paquete Wallace (Kass *et al.* 2018) para R (R Core Team, 2022). Se usó la capa de provincias biogeográficas de CONABIO (2001) para seleccionar el área de calibración (M del diagrama BAM, Soberón y Peterson, 2005), adaptándose al caso de cada especie y seleccionando las provincias donde hubiera registros de ella. De los registros georreferenciados, se les aplicó un filtrado espacial a aquellas especies con más de diez registros utilizando el paquete de R spThin, con el fin de evitar un sesgo de muestreo y consecuentemente uno ambiental (Aiello-Lammens *et al.* 2015) con una separación de 5 km; se usó la configuración estándar de muestrear 10,000 puntos al azar del área de calibración seleccionada (*background*) las cuales funcionan como datos de ausencias. En la partición espacial de los datos, se usó una partición no espacial de Jackknife ( $k=n$ ) para aquellas especies con registros menores a 30 especies y una partición espacial de Bloque ( $k=4$ ) para aquellas con más de 30 registros.

Dentro del paquete Wallace se usó el método de Máxima entropía, Maxent (Phillips *et al.* 2006), el cual se ha visto efectivo para casos de especies con pocos registros

(Hernández *et al.* 2006). Para esto se utilizó una combinación de diferentes *feature class* y un multiplicador de regularización (Morales *et al.* 2017), los *feature class* usados para estas combinaciones fueron: Linear, Linear Quadratic, Hinge, Linear Quadratic Hinge y Linear Quadratic Hinge Product, con un rango del multiplicador de la regularización de uno a cinco en incrementos de uno. Generando 25 posibles combinaciones de *feature class* y multiplicador de regularización por especie, es decir 25 modelos de distribución por especie.

De los primeros modelos elaborados en el programa Wallace se seleccionó la combinación de *feature class* y multiplicador de regularización con el menor valor de Delta Akaike, que en casos donde el tamaño de los datos es pequeño ha demostrado mejor desempeño que otros métodos de evaluación del modelo (Warren y Seifert 2011). Después de evaluar y seleccionar la combinación óptima, se corrieron nuevos modelos en el software Maxent (Phillips *et al.* 2006); una vez más se usaron las provincias biogeográficas de CONABIO (2001) como hipótesis de M. Se usaron los mismos registros a los que se les aplicó un filtrado espacial en los primeros modelos, además que para las especies con más de diez registros se usó el 75% de su registro para entrenar el modelo y el 25% para evaluarlo. Nuevamente se usaron 10,000 puntos al azar de *background*, el formato de salida del modelo fue *cloglog* (Phillips *et al.* 2017); además del modelo de distribución, también se obtuvieron curvas de respuesta y el análisis de Jackknife para identificar el porcentaje de contribución de las variables en la creación de los modelos.

El desempeño de los modelos se evaluó a través del área bajo la curva ROC, AUC por sus siglas en inglés (Fielding y Bell, 1997). También se obtuvieron valores de Training omission rate, Test omission rate y Cloglog threshold para diferentes umbrales; de estos valores se seleccionó aquel umbral con la mejor combinación de valores bajos. Una vez seleccionado el umbral (Cloglog threshold), en QGIS se transformó el modelo de continuo a binario, convirtiendo el valor de aquellas celdas con un porcentaje de predicción menor al de valor del umbral a un valor de cero y

aquellas con un porcentaje de predicción igual o superior o al del umbral a un valor de uno, es decir, ausencia y presencia (modelo binario).

#### **5.4 Análisis Kappa**

Para cada especie, la capa de BHM de Cruz-Cárdenas *et al.* (2012) fue cortada con el área de calibración (M) respectiva. Con esto se obtuvo la capa del modelo binario de la especie cortada a su M y la capa del BHM cortada a la M del modelo, teniendo ambas la misma extensión, resolución y categorías de valores de sus píxeles. Todo ello con la finalidad de evaluar la concordancia entre estas dos capas usando un análisis Kappa, que representa la proporción de acuerdos observados más allá de lo esperado por azar con respecto al máximo acuerdo posible por encima de lo esperado por azar (Abraira 2001). Lo anterior con la finalidad de comparar la similitud entre los modelos de distribución de los musgos epífitos endémicos y la distribución del BHM. El análisis Kappa se realizó en QGIS versión 3.22 (QGIS 2021) usando el complemento Semi-Automatic Classification Plugin (Congedo 2021); los resultados de este análisis se evaluaron de acuerdo con la clasificación cualitativa de Landis y Koch (1977).

## VI RESULTADOS

### 6.1 Especies

Como resultado de la revisión bibliográfica y la consulta de las bases de datos digitales y ejemplares de herbario, se identificaron diez especies de musgos epífitos endémicos de México y característicos del BMM (Cuadro 2): *Cyclodictyon richardsii* F.D. Bowers & Magill, *Entodon abbreviatus* (Schimp.) A. Jaeger, *Holomitrium xolocotzianum* H.A. Crum, *Lepidopilum filiferum* Besch., *Lepidopilum nitidum* Besch., *Neckera angustifolia* Müll. Hal., *Neckera pachycarpa* Schimp. ex Besch., *Pylaisiadelpha duellii* H.A. Crum, *Pylaisiadelpha sharpii* H.A. Crum y *Streptocalypta santosii* (E.B. Bartram) R.H. Zander.

Cuadro 2. Especies epífitas, endémicas de México y sus registros en el BMM.

<b>Especies</b>	<b>Registros totales</b>	<b>Registros depurados</b>	<b>Registros dentro de capa del BMM</b>
<i>Cyclodictyon richardsii</i>	36	4	25%
<i>Entodon abbreviatus</i>	465	49	53.19%
<i>Lepidopilum filiferum</i>	10	1	100%
<i>Lepidopilum nitidum</i>	14	2	50%
<i>Holomitrium xolocotzianum</i>	33	4	75%
<i>Neckera angustifolia</i>	46	12	58.33%
<i>Neckera pachycarpa</i>	9	1	0%
<i>Pylaisiadelpha duellii</i>	11	5	80%
<i>Pylaisiadelphia sharpii</i>	14	6	50%
<i>Streptocalypta santosii</i>	26	5	40%

De estas especies se obtuvo un total de 664 registros iniciales, los cuales fueron depurados a 94 registros únicos y con descripciones de localidades entendibles

para georreferenciarlas, evitando que no estuvieran en la misma localidad a pesar de ser un diferente colector. *E. abbreviatus* fue la especie con más registros (49), y las únicas especies que no contaron con los registros suficientes para modelarlas fueron *L. filiferum* (1), *L. nitidum* (2) y *N. pachycarpa* (1). En cuanto a especies características del BMM, solo *C. richardsii*, *N. pachycarpa* y *S. santosii* tuvieron registros dentro del buffer de 5 km puesto a la capa de BHM de Cruz-Cárdenas *et al.* (2012). De las diez especies de musgos epífitos endémicos iniciales (Cuadro 2) solo siete contaban con el número de registros mínimo (cuatro) para hacer los modelos predictivos de distribución (Cuadro 2).

Para conocer la relación hospedero-musgo epífito endémico, a diferencia de los análisis de modelaje, se consideraron los registros que, aunque tuvieran la misma localidad hayan tenido un número de colecta distinto. Por ello, para este análisis, inicialmente se consideraron 133 registros de los cuales solo 83 tenían datos sobre el microhábitat. De esos 83 registros, 59 se reportan como epífitas, y de estos solo de 45 se conoce la identidad del forófito. Destaca *Quercus* por ser el hospedero más frecuente entre las briofitas epífitas endémicas, seguido de *Abies* y otros árboles, pero en menor frecuencia (Figura 2).

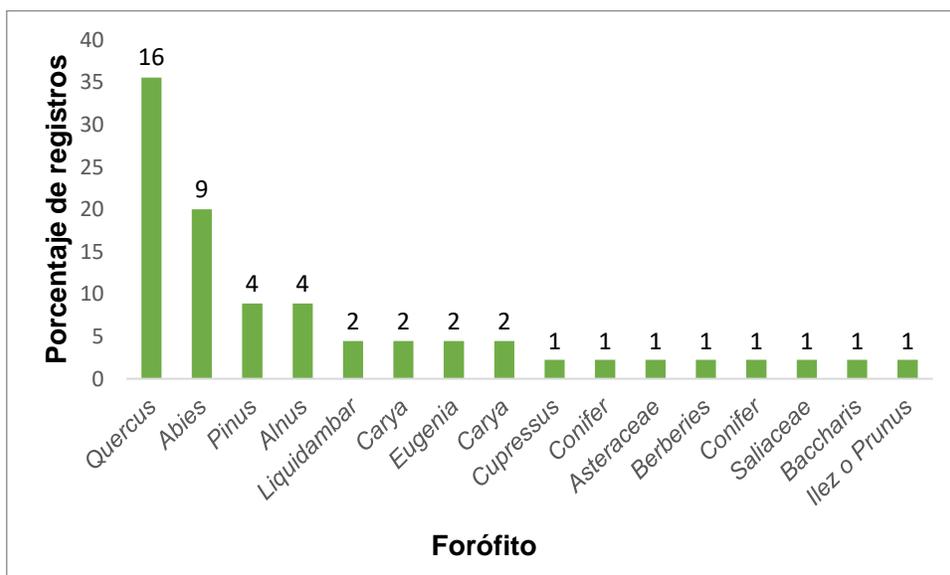


Figura 2. Frecuencia (%) y frecuencia absoluta de los musgos epífitos endémicos en los forófitos reportados.

## 6.2. Variables

De la caracterización del nicho ecológico de las especies se identificó que, de las 21 variables usadas, solo diez aportaron un valor mayor del 5% en la generación de los modelos de distribución de los musgos epífitos endémicos: siete climáticas, una orográfica y dos de vegetación (Cuadro 3).

De estas variables, la Altura del Dosel (Canopy Height) y el Porcentaje de Cobertura de Árboles (Tree Cover) fueron las más frecuentes, estando presentes en tres diferentes modelos cada una. Le siguen Temperatura Media del Trimestre Más Seco (Bio 09), Evotranspiración Real Anual (evaannual), Porcentaje de Días con Nubes (Cloud Cover) e Isotermalidad (Bio 03), en dos modelos cada una. Finalmente, solo cuatro variables más aportaron un porcentaje significativamente bajo a la generación de los modelos: Temperatura Media del Trimestre más Cálido (Bio 10), Temperatura Media Anual (Bio 01), Estacionalidad de la Temperatura (Bio 04) y Orientación de la Ladera en Grados (aspecto).

En cuanto a los resultados de los análisis Kappa, los modelos tuvieron valores en un rango de 0.05 – 0.36, por lo que siguiendo la clasificación de Landis y Koch (1977), la concordancia entre la distribución del BHM y los modelos de distribución de los musgos epífitos endémicos es principalmente baja (Cuadro 4)

Cuadro 3. Porcentaje de contribución de las variables. En negritas valores porcentajes con un valor mayor de 5%

Especies	Canopy Height	Tree Cover	Bio09	Eva annual	Cloud Cover	Bio03	Bio10	Bio01	Bio04	Aspect
<i>Cyclodictyon richardsii</i>		<b>99.6</b>								
<i>Entodon abbreviatus</i>	<b>5.3</b>	<b>13.6</b>	<b>42.2</b>	0.5	<b>11.2</b>	<b>18.4</b>				
<i>Holomitrium xolocotzianum</i>				<b>65.4</b>					<b>34.6</b>	
<i>Neckera angustifolia</i>	<b>11.2</b>		<b>77.3</b>		2					<b>9.5</b>
<i>Pylaisiadelpha duellii</i>		<b>13.8</b>				<b>10.6</b>	<b>75.6</b>			
<i>Pylaisiadelpha sharpii</i>	<b>100</b>									
<i>Streptocalypta santosii</i>				<b>36.9</b>	<b>27.3</b>			<b>35.7</b>		

Cuadro 4. Resultados de análisis Kappa.

Especies	Análisis Kappa		Superficie Modelo (km <sup>2</sup> )	Superficie BHM (Cruz-Cárdenas <i>et al.</i> 2012) (km <sup>2</sup> )	Superficie Compartida (km <sup>2</sup> )
	Valor	Concordancia			
<i>C. richardsii</i>	0.362	Moderada	82,651.595	135,872.362	40,148.205
<i>E. abbreviatus</i>	0.3147	Moderada	83,672.149	135,872.362	58,358.501
<i>H. xolocotzianum</i>	0.0792	Insignificante	33,374.332	135,872.362	20,648.122
<i>N. angustifolia</i>	0.2789	Moderada	17,146.552	135,872.362	13,766.091
<i>P. duellii</i>	0.0814	Insignificante	6,817.402	135,872.362	6,355.739
<i>P. sharpii</i>	0.2157	Moderada	74,554.088	135,872.362	52,472.99
<i>S. santosii</i>	0.0555	Insignificante	15,945.641	135,872.362	9,267.586

### 6.3 Modelos de distribución potencial

Una vez removidas las especies que no pudieron modelarse, se hizo el modelo para cada una de las siete especies epífitas endémicas seleccionadas. La configuración final de los modelos obtenida con Wallace, el número de registros usados tras el filtrado espacial, el área de calibración (M), *feature* y el multiplicador de regularización usado, el umbral aplicado y el valor de AUC, se detallan en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Configuración de los modelos. \* Registros finales tras aplicar SpThin. MTP: Minimum Training Presence. MTSPS: Maximum Training Sensitivity Plus Specificity.

<b>Especies</b>	<b>Número de registros</b>	<b>Área de Calibración (M)</b>	<b>Feature y regularización multiplier</b>	<b>Umbral aplicado - AUC</b>
<i>Cyclodictyon richardsii</i>	4	Golfo de México, Sierra Madre Oriental	Linear 2	MTP 0.808
<i>Entodon abbreviatus</i>	36*	Altiplano Sur (Zacatecano - Potosino), Costa del Pacífico, Depresión del Balsas, Eje Volcánico, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Soconusco	Linear 1	MTSPS 0.966
<i>Holomitrium xolocotzianum</i>	4	Costa del Pacífico, Los Altos de Chiapas, Sierra Madre del Sur	Linear Quadratic Hinge 3	MTP 0.911
<i>Neckera angustifolia</i>	11*	Golfo de México, Sierra Madre Oriental	Linear Quadratic 2	MTSPS 0.917
<i>Pylaisiadelpha duellii</i>	5	Altiplano Sur (Zacatecano - Potosino), Eje Volcánico, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental	Linear Quadratic Hinge Product 2	MTP 0.987
<i>Pylaisiadelpha sharpii</i>	6	Depresión del Balsas, Eje Volcánico, Golfo de México, Sierra Madre Oriental	Hinge 4	MTSPS 0.771
<i>Streptocalypta santosii</i>	5	Eje Volcánico, Oaxaca, Sierra Madre Oriental	Linear 2	MTP 0.959

Los mapas de los modelos resultantes de los musgos epífitos endémicos (figura 3-9) muestran cierta correlación entre los modelos y la capa del BHM (Cruz-Cárdenas *et al.* 2012). Además del Oriente y Golfo de México, los modelos también reflejan asociación al centro y sur del país. En los modelos se observa que las provincias biogeográficas más frecuentes en los modelos fueron la Sierra Madre Oriental, el Eje Volcánico y el Golfo de México estando presentes en seis, cuatro y tres, modelos respectivamente.

El análisis del área bajo la curva (AUC) está en un rango de 0.7 - 0.98 y de acuerdo con el criterio de Li *et al.* (2017), quienes califican como un mejor desempeño aquellos modelos con un valor cercano a 1.00, se identificaron que todos los modelos tuvieron buen desempeño (Cuadro 5).

El modelo de *C. richardsii* (figura 3) muestra distribución sobre la Sierra Madre Oriental y el Golfo de México apuntando a distribuciones potenciales más al norte de la SMO, al igual que marca zonas más al sur en el Golfo de México y las Sierras de Chiapas.

El modelo de *E. abbreviatus* (figura 4) además de apuntar zonas donde ha sido colectado, concentradas principalmente en el Eje Volcánico, indica posibles zonas de distribución en la Sierra Madre del Sur y Costa del Pacífico, especialmente sobre el BHM en el estado de Guerrero y Oaxaca. También señala zonas en el norte de la Sierra Madre Oriental y Occidental, más allá de donde ha sido colectado.

El modelo de *H. xolocotzianum* (figura 5) presenta un área de distribución concentrada principalmente en la Sierra Madre del Sur en Oaxaca, además de algunas localidades aisladas de menor extensión en la Costa del Pacífico, y localidades donde esta ha sido colectada como en el estado de Guerrero y en Los Altos de Chiapas.

El modelo de la figura 6 refleja en su mayoría los registros donde *N. angustifolia* ha sido colectada sobre la Sierra Madre Oriental, además de señalar localidades más al norte de su registro más norteño como posible área de distribución.

El modelo de *P. duellii* (figura 7) señala principalmente regiones en el Eje Volcánico, lugar en donde ha sido más colectada, además de localidades en la Sierra Madre del Sur, cercanas a una colecta de Oaxaca, así como un área en la parte más norte de la Sierra Madre Oriental.

Este modelo de la figura 8 señala una distribución a lo largo del Eje Volcánico, la Sierra Madre Oriental y Golfo de México. Señala posibles nuevas zonas de extensión como el norte de la Sierra Madre Oriental y el occidente del Eje Volcánico, además de zonas cercanas a sus registros como en Chiapas

El modelo de *S. santosii* (figura 9) muestra una distribución restringida a la Sierra Madre Oriental, señalando dos regiones sobre esta, una en el norte, entre el sur de Tamaulipas a Querétaro y una segunda en el sur, ocupando una parte de Veracruz y extendiéndose hasta Oaxaca.

### 6.3.1 *Cyclodictyon richardsii*

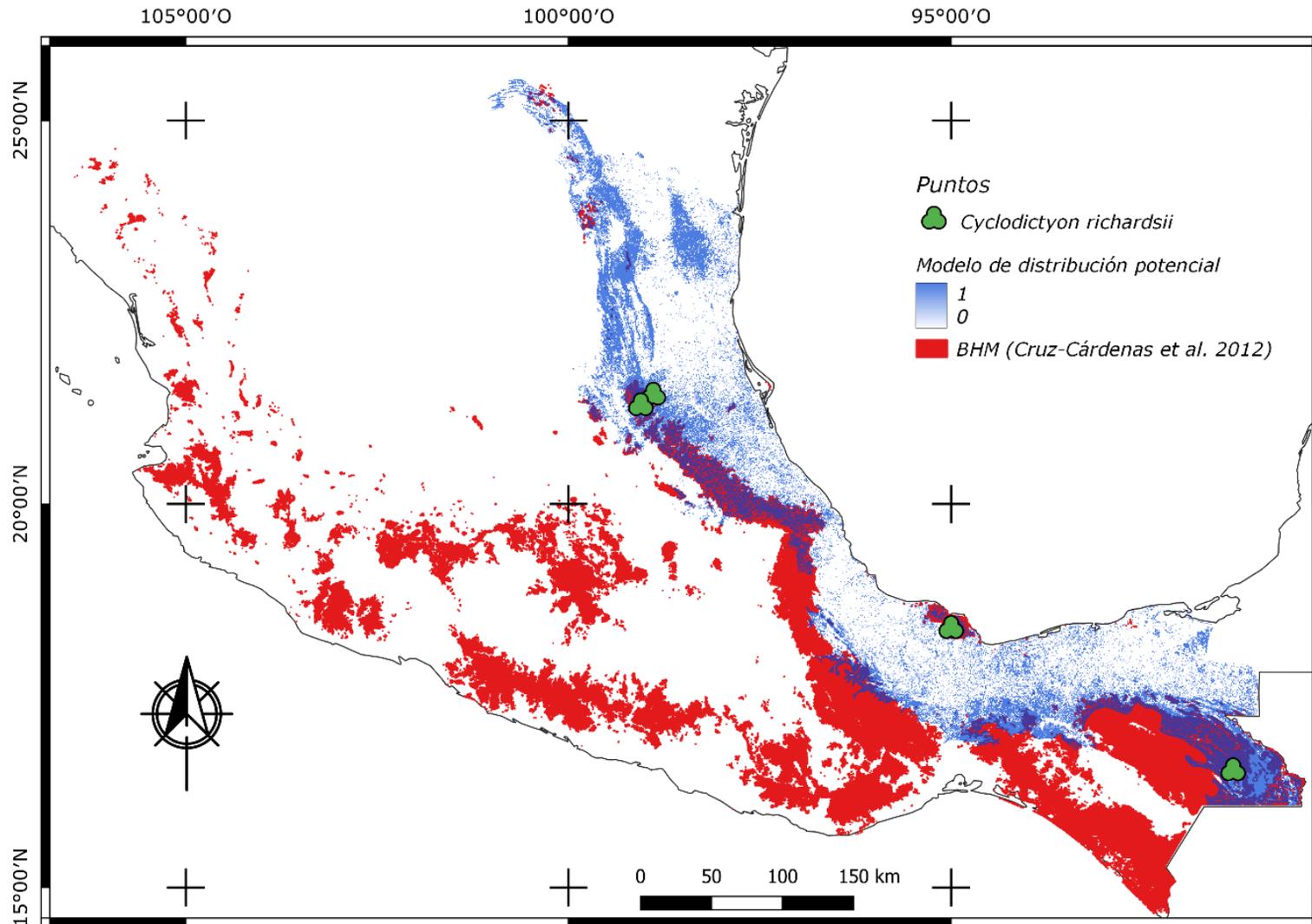


Figura 3. Mapa de distribución potencial de *Cyclodictyon richardsii*.

### 6.3.2 *Entodon abbreviatus*

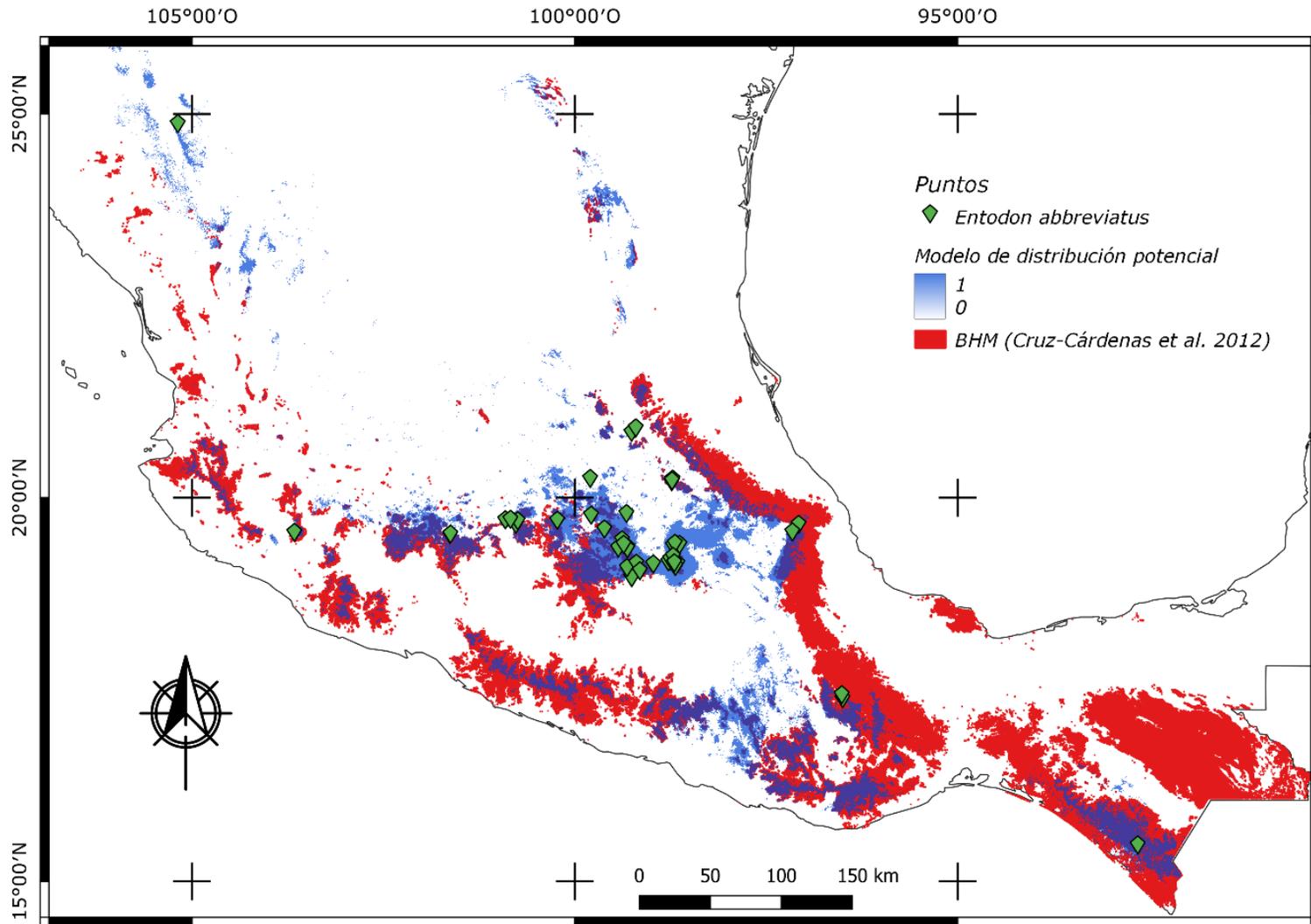


Figura 4. Mapa de distribución potencial de *Entodon abbreviatus*.

### 6.3.3 *Holomitrium xolocotzianum*

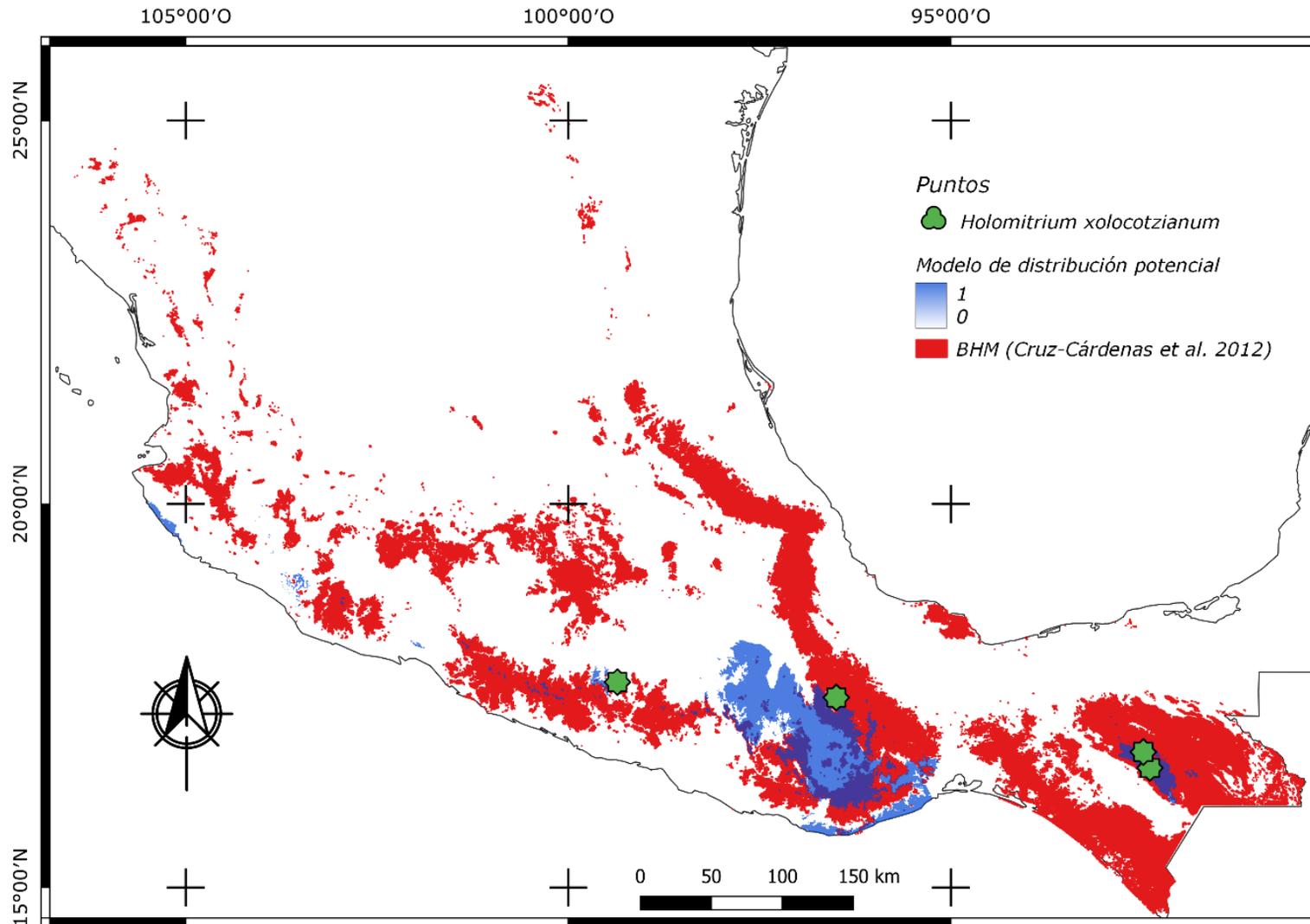


Figura 5. Mapa de distribución potencial de *Holomitrium xolocotzianum*.

### 6.3.4 *Neckera angustifolia*

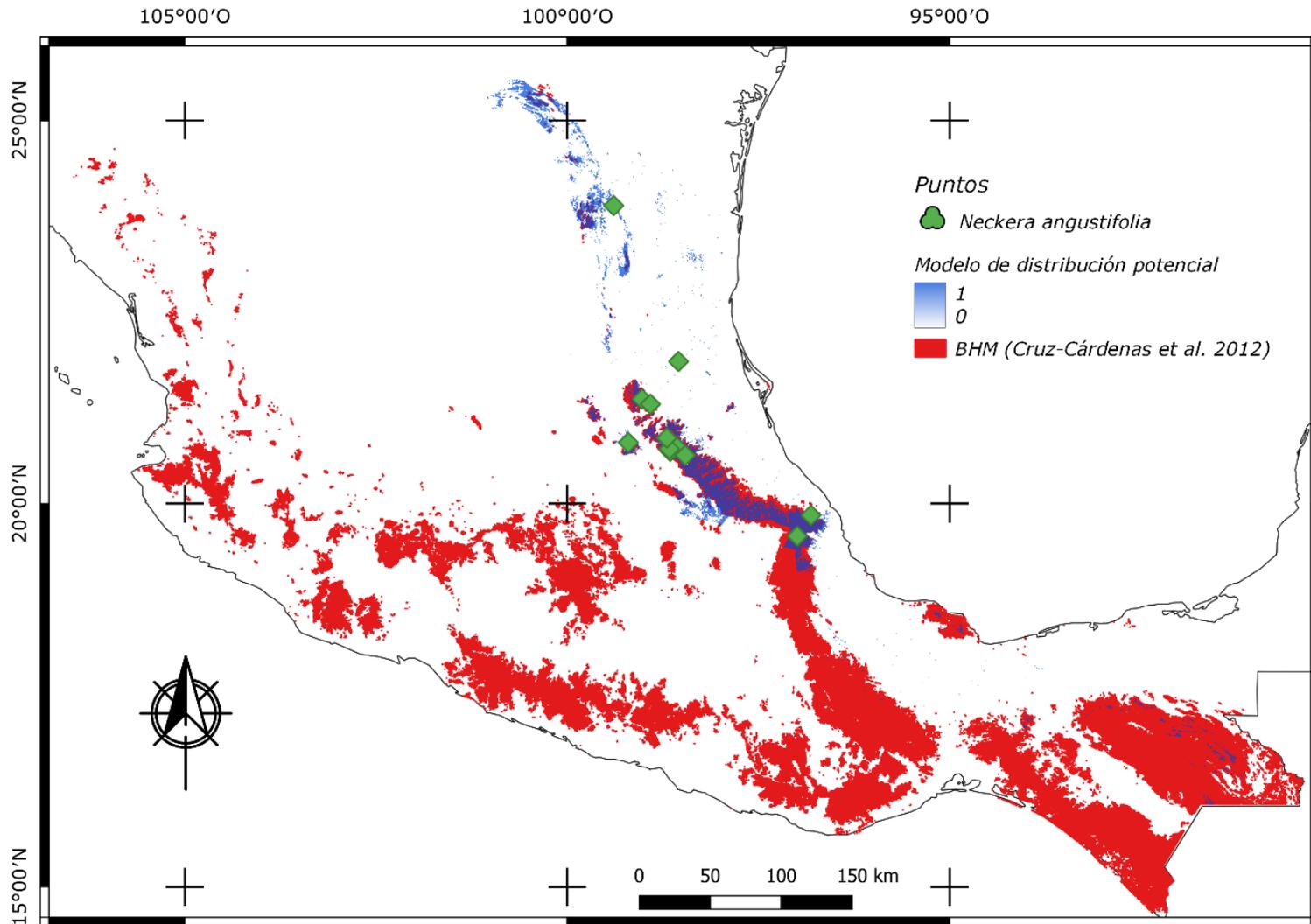


Figura 6. Mapa de distribución potencial de *Neckera angustifolia*.

### 6.3.5 *Pylaisiadelpha duellii*

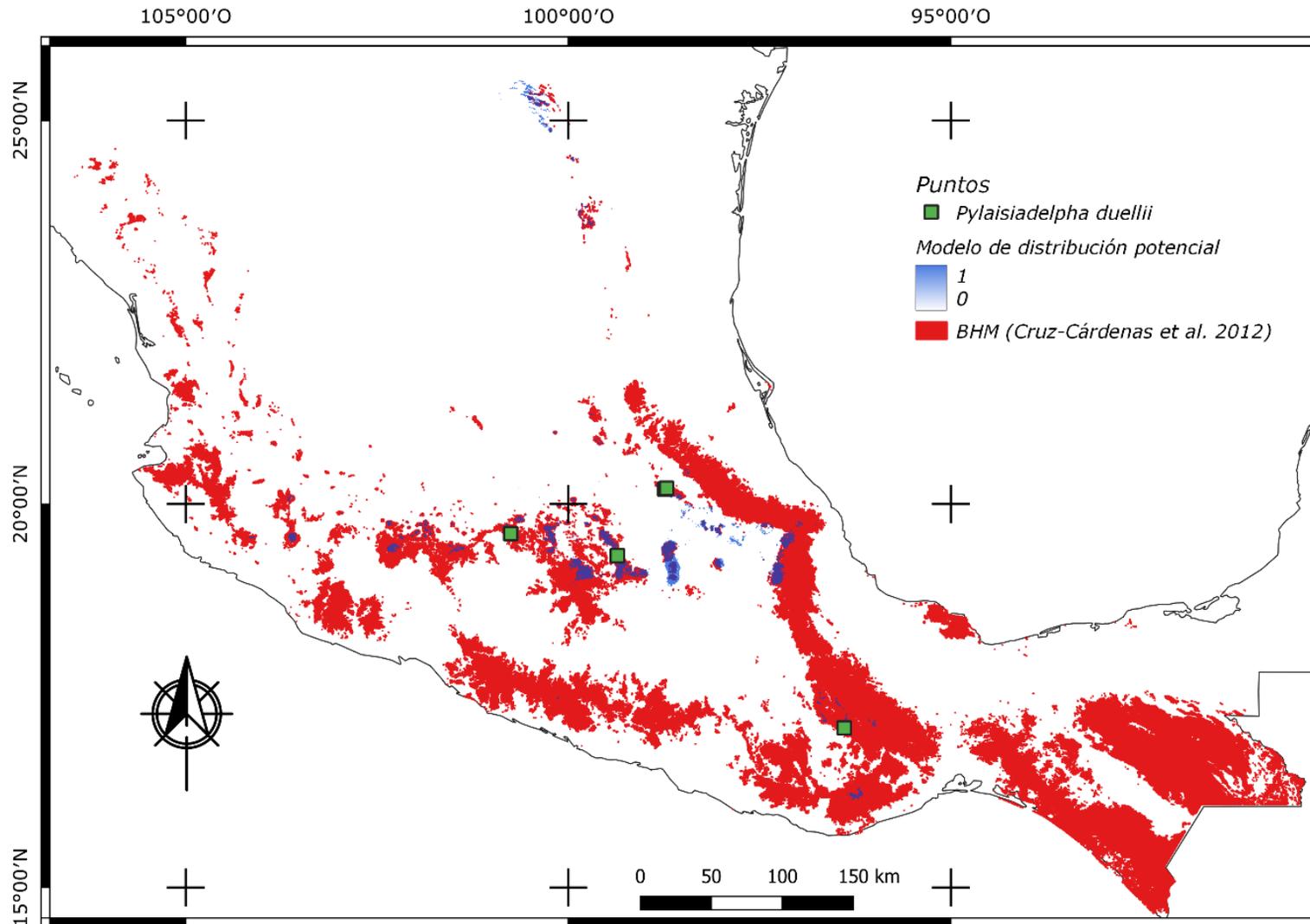


Figura 7. Mapa de distribución potencial de *Pylaisiadelpha duellii*.

### 6.3.6 *Pylaisiadelpha sharpii*

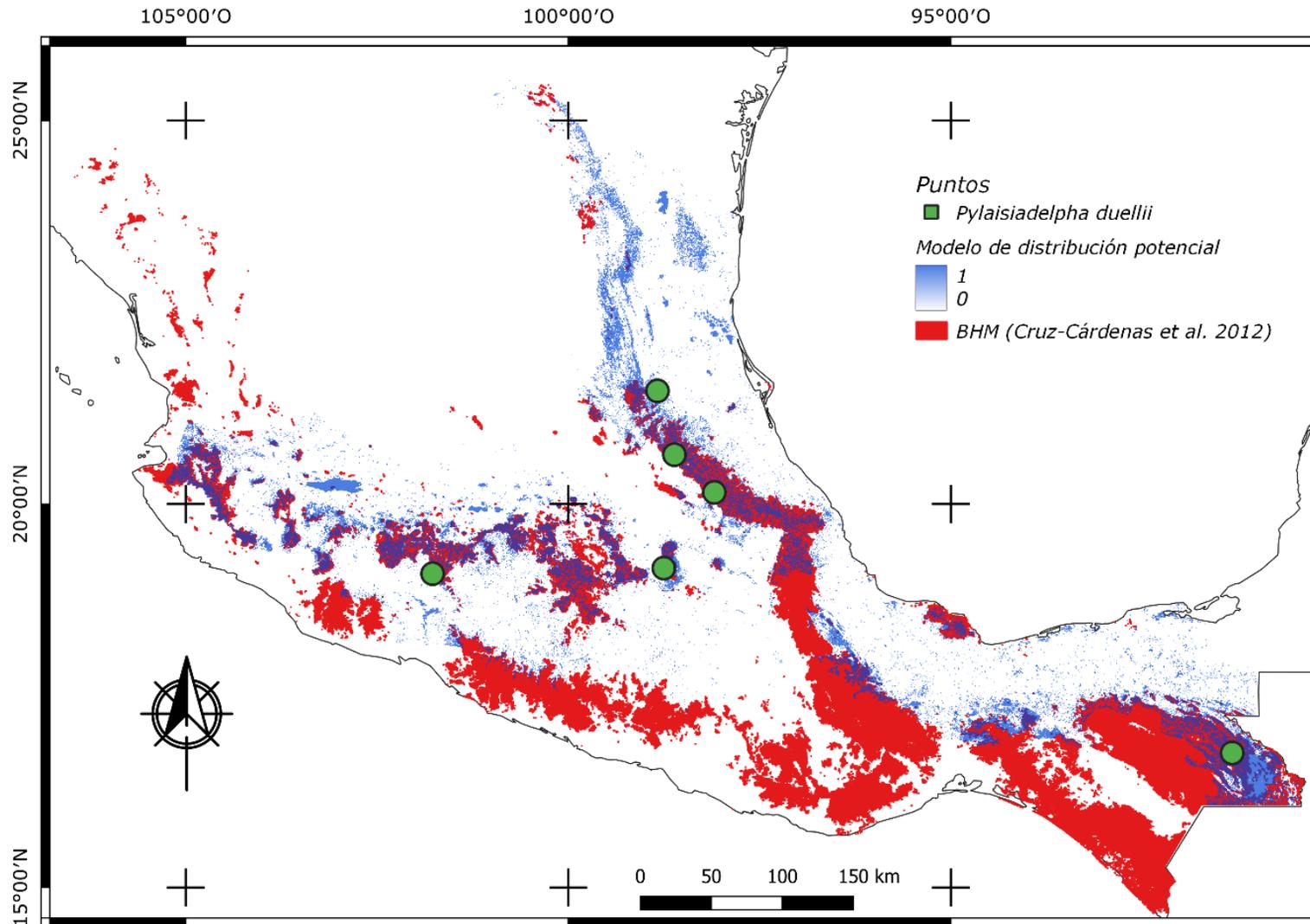


Figura 8. Mapa de distribución potencial de *Pylaisiadelpha sharpii*.

### 6.3.7 *Streptocalypta santosii*

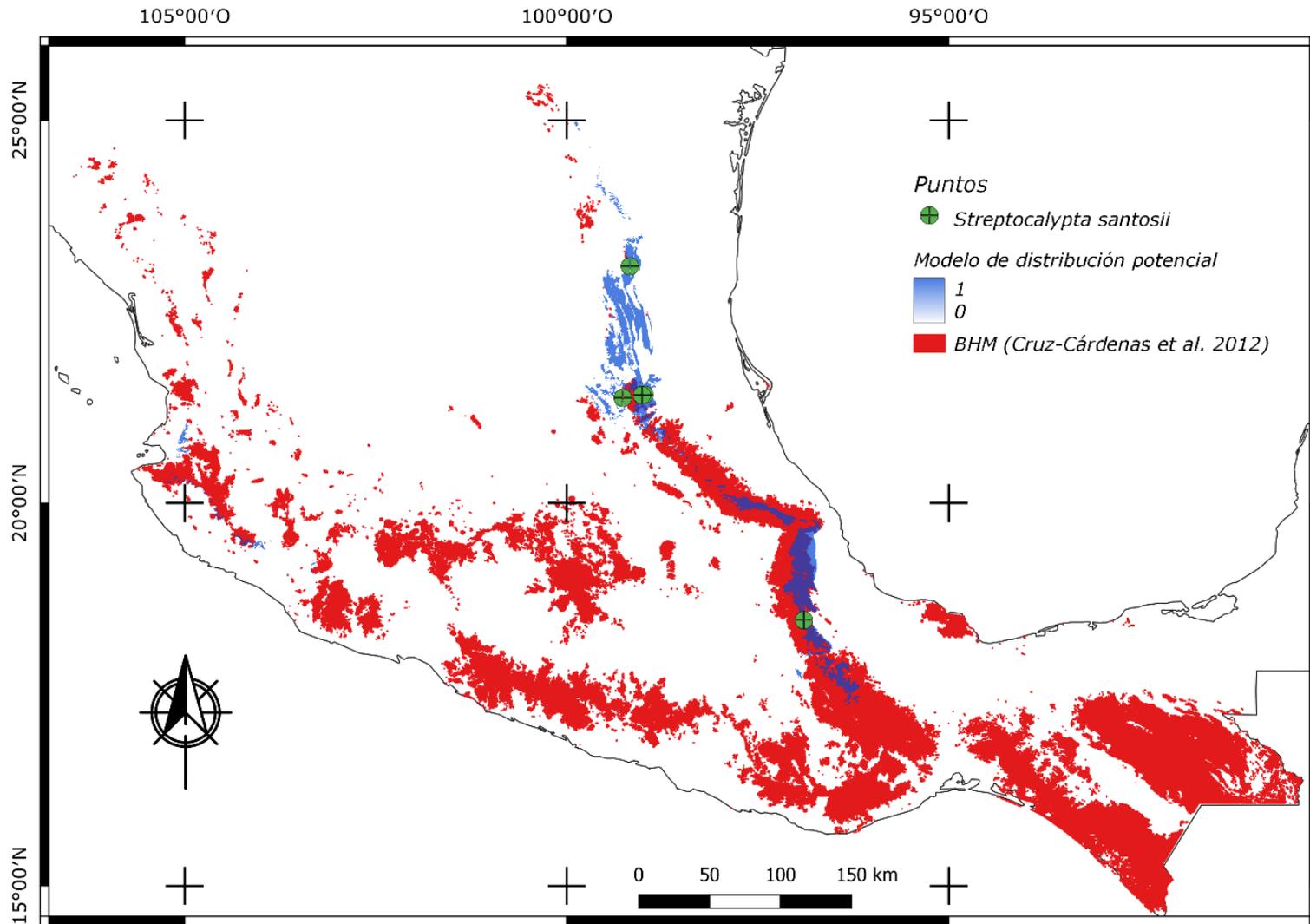


Figura 9. Mapa de distribución potencial de *Streptocalypta santosii*.

## VII DISCUSIÓN

### 7.1 Especies seleccionadas

Las briofitas en general se consideran de amplia distribución y en comparación con las plantas vasculares no sobresalen por su endemismo, existiendo pocas áreas e incluso taxa endémicos (Tan y Pócs 2000). Por ejemplo, en nuestro país algunas especies de briofitas que en su momento fueron registradas como endémicas, posteriormente fueron colectas en países vecinos (Delgadillo 1994).

Por lo tanto, en este estudio fueron pocas las especies que cumplieron el requisito de ser endémicas de México y epífitas en BMM. En atención a los datos de Delgadillo-Moya *et al.* (2019), las diez especies seleccionadas inicialmente representan el 13% de las especies endémicas existentes en México y el 9% si solo consideramos las siete especies modeladas. Además del bajo número de especies, los pocos registros encontrados por taxa son reflejo de los filtros usados para la selección de las especies endémicas, epífitas y características del BMM. Aunque pudieran ser raras, el bajo número de ejemplares disponibles puede deberse a problemas de identidad taxonómica, como el caso de *Lepidopilum filiferum*, quien Allen (2010) lo considera sinónimo de *L. scabrisetum* (Schwägr.) Steere, lo cual hace necesario revisar el complejo del género. También existe cierto sesgo de muestreo a nivel nacional que ha favorecido unas regiones del país sobre otras, como el centro y sur de México (Delgadillo 2014), representadas por las provincias de la Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico y Golfo de México.

Bajo los criterios de rareza de Rabinowitz *et al.* (1986) se puede decir que las especies estudiadas, son geográficamente raras, pero su presencia potencial en varias provincias biogeográficas de México amplía la extensión de su distribución. Sin embargo, aún se observa una especificidad al hábitat debido a su asociación a factores abióticos y bióticos. Por ejemplo, como se discute más adelante, aunque el análisis Kappa no muestre una relación entre la distribución de los musgos epífitos

endémicos analizados con el BMM, sí se demuestra la importancia de variables asociadas a la vegetación como la afinidad a bosques continuos.

## **7.2 Confiabilidad de los modelos**

Usando el criterio de Li *et al.* (2017) para evaluar la confiabilidad de los modelos, en su mayoría los valores de AUC muestran que estos fueron excelentes, pues ellos calificaron como valores excelentes aquellos entre los valores de 0.9-1.0 (Cuadro 5). Por ello, la predicción de los modelos es confiable, además de presentar valores similares o en ocasiones superiores a los de otros trabajos de modelado con musgos (Číhal *et al.* 2017; Skowronek *et al.* 2017; Wierzcholska *et al.* 2020; Cerrejón *et al.* 2022). Estos resultados pueden usarse para planear futuros trabajos de campo.

## **7.3 Modelos**

De acuerdo con los modelos de distribución potencial tres provincias biogeográficas fueron constantes: 1) el norte de la Sierra Madre Oriental, especialmente sobre los estados de Nuevo León y Tamaulipas: 2) el Eje Volcánico, en el centro del país y 3) la Sierra Madre del Sur, sobre todo en los estados de Oaxaca y Guerrero. La constancia de estas zonas en los diferentes modelos puede explicarse a las cualidades orográficas y climáticas de estas regiones, que favorecen la diversidad de ecosistemas forestales y condiciones climáticas (e.g. temperaturas templadas) que resultaron significativas en este estudio de musgos epífitos endémicos de México.

Para la Sierra Madre Oriental se sabe que ciertas condiciones climáticas en esta serranía, favorecen una humedad constante aún en la temporada seca (noviembre-abril). Su ubicación por arriba y por debajo del Trópico de Cáncer la hace susceptible a efectos climáticos de ambas latitudes, como en el verano, cuando los vientos alisios apoyados por vientos del este traen humedad del Atlántico y Golfo a la sierra. Los ciclones, en especial en los meses de octubre y septiembre, son la principal entrada de humedad junto con otros fenómenos ocasionales como la Zona Intertropical de Convergencia, además de los monzones ocasionados por la baja

presión del Altiplano. En la temporada de secas los Nortes, aires polares que llegan hasta al país, liberan precipitación, junto con los *Jet Stream*, que son corrientes de aire cálido provenientes del Pacífico sur que, al combinarse con masas de aire frío pueden provocar nevadas o lluvias (Hernández-Cerda y Carrasco-Anaya, 2004).

Para la Sierra Madre Oriental, Suárez-Mota *et al.* (2017) registraron una relación entre la diversidad de climas y la biodiversidad, destacando que las localidades de mayor diversidad climática a su vez son zonas de mayor endemismo y riqueza florística. Se encontraron dos regiones de alta diversidad climática y florística: la primera, el norte de la Sierra Madre Oriental, entre los estados de Tamaulipas y Nuevo León; y la segunda, la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda y sus regiones aledañas. La primera zona coincide con la región observada en los modelos de distribución potencial.

La relación entre regiones de diversidad climática y biodiversidad se ha identificado para reconocer posibles zonas de alta biodiversidad (Mackey *et al.* 2008; Londoño-Murcia *et al.* 2010). La Sierra Madre del Sur, en especial Oaxaca, es otra región donde se ha observado una alta diversidad de climas y biodiversidad (Trejo 2004; Londoño-Murcia *et al.* 2010). Esta Sierra se ve afectada por los mismos eventos meteorológicos provenientes de ambas latitudes como los huracanes. Sin embargo, la Zona Intertropical de Convergencia tiene una mayor presencia en esta provincia, contribuyendo con precipitaciones durante la temporada húmeda, a diferencia de otras provincias como la Sierra Madre Oriental (Rzedowski 1978; Trejo 2004.).

Igualmente se ha visto que la sección más oriental de la Sierra Madre del Sur, que incluye a Guerrero y a Oaxaca, es la de mayor riqueza taxonómica de plantas vasculares endémicas en comparación con las secciones más occidentales (Aragón-Parada *et al.* 2021). En las modelaciones de Londoño-Murcia *et al.* (2010) se encontró una alta riqueza taxonómica para la Sierra Madre del Sur. Las áreas destacadas en ambos estudios coinciden con las regiones observadas en nuestros modelos, las secciones más orientales de esta Sierra.

El Eje Volcánico también es otra región de alta biodiversidad y diversidad de climas. Delgadillo *et al.* (2003) y Suárez-Mota *et al.* (2014) señalan que en las regiones más al oriente del Eje hay una mayor humedad por los vientos alisios y vientos del este que llegan desde el Golfo cargados de humedad. Además, en la parte oriental del Eje existen las zonas de mayor altitud que propician también temperaturas más bajas. Esta región oriental del Eje Volcánico abarca los estados de Puebla, Tlaxcala, Hidalgo, México y Ciudad de México, donde se encuentran varios registros de musgos y las zonas constantemente reconocidas en los modelos generados de los musgos epífitos endémicos.

Finalmente, se resaltan regiones en algunos de los modelos de distribución potencial generados que podrían ser *outliers*; es decir, puntos alejados de la norma o de la población, como es el caso de la provincia de la Sierra Madre Occidental, presente solo en el modelo de *E. abbreviatus*, debido a un único registro en esta región. Otras regiones son el occidente de México en el modelo de *S. santosii* o el de *H. xolocotzianum* en la costa de Jalisco, las cuales son regiones muy alejadas de los registros de la especie o del resto de zonas proyectadas. Estos casos nos sugieren que es necesario corroborar la identificación taxonómica de los *outliers* pero también nos pueden hablar de zonas que necesitan exploración briológica en nuestro país.

#### **7.4 Variables importantes**

De las variables con una aportación significativa en la creación de los modelos, las relaciones con las características de la vegetación (Altura del Dosel y Cobertura Vegetal) fueron las más frecuentes entre los modelos. En diferentes estudios se ha mostrado que propiedades y dinámicas asociadas a la vegetación como su estructura, edad, fragmentación del bosque, y cobertura del dosel, influyen en la abundancia y diversidad de epífitas no vasculares (Chen *et al.* 2010; Lai *et al.* 2021). Por ejemplo, una relación positiva entre tamaño del árbol y abundancia de epífitas, así como el que un dosel alto y complejo (caracterizado por árboles de diferentes alturas) propicia una variación en la radiación solar que entra al bosque y crea

diferentes microclimas que influyen en la diversidad de epífitas (Acebey *et al.* 2003; Lai *et al.* 2021).

Así mismo, Lai *et al.* (2021) resaltan la importancia de los árboles viejos en las comunidades de briofitas epífitas. Patiño *et al.* (2018) señalan que los árboles mayores a 80 años tenían una mayor diversidad de epífitas, incluyendo especies endémicas, a diferencia de los árboles más jóvenes con una menor riqueza y sin la presencia de estas especies endémicas. Por su parte, Fazan *et al.* (2022) señalan que la edad de árboles es importante para mantener la diversidad de briofitas y líquenes. Los árboles viejos tienen una mayor cantidad de fisuras en la corteza que incrementa la diversidad de microhábitats y por lo tanto favorece a los musgos epífitos. Además, las especies de briofitas epífitas han tenido más tiempo para establecerse en estos árboles, llegando a ser igual de viejas que el forófito, diferenciándose así de las especies que podemos encontrar en árboles más jóvenes (Patiño *et al.* 2018; Fojcik y Chmura 2020).

Los microhábitats y microclimas presentes en el dosel son ocupados por especies de briofitas con diferentes formas de vida. León-Vargas *et al.* (2006) describen que formas de vida especializadas como la *pendiente* (forma de vida epífita donde los tallos principales cuelgan de ramas (Mägdefrau 1982), suelen encontrarse en la parte baja del dosel, mientras que especies más generalistas con los tallos más pegados al substrato, como *trama* (tallos principales y secundarios que están entrelazados entre sí; Mägdefrau 1982), suelen encontrarse desde el tronco hasta el dosel bajo y son comunes en áreas más iluminadas y abiertas del bosque. Por otro lado, Holz *et al.* (2002) encontraron que formas de vida como la *trama* y *césped* (tallos erectos, cortos y agregados; Mägdefrau 1982) son más generalistas y adaptadas a condiciones de sequedad en el dosel (ramas y troncos) en especial en la trama, en contraste con formas de vida como la *pendiente* y *cola* (un tallo primario pegado al substrato con el secundario ascendente; Mägdefrau 1982).

Aunque se necesita hacer un análisis detallado de la forma de vida de las especies de musgos epífitos modeladas en este trabajo, de acuerdo con la literatura (Sharp *et al.* 1994) podemos inferir que algunas tienen una forma de vida en *trama* (*C. richardsii*, *P. duellii*, y *P. sharpii*) y otras en *cola* (*N. angustifolia*). Las *tramas* comúnmente se encuentran en varias partes del forófito y posiblemente asociadas a bosques más abiertos, mientras que las *colas*, se considera que están relacionadas a condiciones de mayor humedad y sombra, aunque la forma de vida puede cambiar en una misma especie (León-Vargas *et al.* 2006; de Suza *et al.* 2021). En este estudio estas especies estuvieron asociadas a las variables Altura del Dosel y Cobertura Vegetal, indicando su posible asociación a bosques más cerrados que abiertos.

Las características de los forófitos, como el tipo de corteza, pH y retención de humedad, son factores asociados a la riqueza (número de especies) y composición de briofitas epífitas (Király y Ódor, 2010; de Sousa *et al.* 2021). En este estudio se encontró que los encinos fueron los hospederos más frecuentes de los musgos epífitos endémicos, lo cual concuerda con estudios que han indicado que estos árboles son ricos en especies de briofitas (Király y Ódor, 2010; Herrera-Paniagua *et al.* 2017). Se conoce que la corteza de los encinos tiene cualidades que favorecen la presencia de los musgos epífitos como sus fracturas, que permiten la acumulación de humus y retención de humedad, además de ser una corteza durable y menos ácida a comparación de otros árboles como pinos (Fojcik y Chmura, 2020). Por lo que para tener un mejor conocimiento sobre la ecología de las briofitas epífitas se recomienda no omitir la identidad del hospedero.

Considerando que el BMM en México tiene una distribución fragmentada y una deforestación continua (Ponce-Reyes *et al.* 2012; Rosete-Vergés *et al.* 2014), es de esperarse que su biodiversidad esté amenazada. La fragmentación es otro factor que puede alterar las condiciones del BMM e influir en la composición de las especies epífitas, puesto que se pueden perder taxones adaptados a condiciones de sombra y alta disponibilidad de agua cuando los fragmentos son pequeños y sin

área núcleo (Cardós *et al.* 2016). Así mismo, la fragmentación lleva al incremento de las especies generalistas, con nichos más grandes, y adaptadas a condiciones de mayor radiación solar y menos humedad, cambiando la diversidad de la comunidad (Pereira-Alvarenga y Cavalcanti-Pôrto 2007; Cardós *et al.* 2016).

Por lo anterior, se entiende que variables relacionadas a la vegetación, en especial la de Cobertura Vegetal, esté representando la conectividad de los bosques, mientras que la variable de Altura del Dosel puede reflejar la presencia de árboles viejos y la edad del bosque. Ambas variables pueden favorecer la dispersión de los musgos epífitos entre los árboles y bosques, puesto que la estructura del dosel junto con el viento, son factores que permiten a los propágulos, yemas o esporas dispersarse (Zanatta 2018; Escolástico-Ortiz y Delgadillo-Moya 2023).

Con menor frecuencia, en los modelos generados de los musgos epífitos endémicos se presentaron las variables relacionadas con la temperatura: Bio01 (Temperatura Media Anual), Bio03 (Isotermalidad), Bio04 (Estacionalidad de la Temperatura), Bio09 (Temperatura Media del Trimestre Más Seco) y Bio10 (Temperatura Media del Trimestre Más Cálido). Otras variables importantes para los modelos se relacionan con la humedad ambiental (Evaanual, Evotranspiración Real Anual y Cloud Cover, Porcentaje de Días con Nubes). La temperatura puede tener un efecto adverso sobre las briofitas epífilas (epífitas creciendo sobre hojas), en donde se ha encontrado que las fluctuaciones diarias en la humedad atmosférica, ocasionadas por alteraciones en el dosel, tienen un impacto negativo en la distribución y composición de sus comunidades (Sonnleitner *et al.* 2009). Por otro lado, Richards (2020) predice que climas más cálidos y soleados reducirían la cobertura de briofitas epífitas, un efecto que podría acelerarse por la fragmentación.

Al igual que con las plantas vasculares, se ha visto que en las briofitas la temperatura también puede afectar la eficiencia de diferentes procesos fisiológicos, como la tasa fotosintética, la tasa respiratoria y reproducción, entre otros (Glime 2017b). También sus ciclos de vida se pueden ver afectados, puesto que la

temperatura ideal para la germinación de las esporas y la temperatura óptima para el crecimiento del protonema pueden ser diferentes, de 30°C para el primer caso y de 25°C para lo segundo (Dietert 1980). En general, las briofitas presentan una respuesta óptima a procesos fisiológicos en temperaturas entre los 10-25°C, este hecho también aplica a especies de distribución tropical (Vanderpoorten y Goffinet 2009; Glime 2017b).

Así, la relación que tienen las briofitas con la temperatura explica la significancia de las variables encontradas, en especial en los modelos de *E. abbreviatus*, *H. xolocotzianum*, *N. angustifolia*, *P. duellii* y *S. santosii*. Por ejemplo, las curvas de respuestas a las variables Bio09 y Bio10 mostraron porcentajes significativos de contribución en la creación de los modelos, y estas se vuelven negativas alrededor de los 27°C, concordando con el rango de temperatura ideal para desarrollo de las briofitas (Vanderpoorten y Goffinet 2009). Igualmente, la importancia de variables relacionadas a la temperatura en trabajos de modelado se ha visto en Delgadillo *et al.* (2012), quienes trabajaron con *Grimmia*, un género saxícola o el de Číhal *et al.* (2017) con musgos epífitos raros de Asia central.

Por su naturaleza poiquilohídrica, las briofitas dependen de la humedad ambiental para su ciclo de vida y sus procesos fisiológicos (Patiño y Vanderpoorten 2018). León-Vargas *et al.* (2006) resaltan cómo la precipitación horizontal (nubes y neblina) es vital para ciertas briofitas epífitas con formas de vida específicas, como pendientes y difusas, en especial en esas temporadas de baja precipitación. Considerando que su morfología les permite capturar hasta un 80% de agua atmosférica, además, como señalan Porada *et al.* (2018), los cambios en la biomasa de epífitas vasculares (como la transformación de bosques viejos a secundarios) podrían alterar los patrones de precipitación y consecuentemente el clima. Lo anterior explicaría la significancia de las variables Evotranspiración Real Anual y Porcentaje de Días con Nubes relacionadas en los modelos. Por ejemplo, para las proyecciones de *E. abbreviatus*, *H. xolocotzianum* y *S. santosii* las curvas de respuesta responden positivamente a un mayor Porcentaje de Días con Nubes y

negativamente cuando hay una mayor tasa de evotranspiración; es decir, los modelos se favorecen en las condiciones donde la humedad se mantiene en el ambiente.

Aunque dentro del BMM se presente poca variación en precipitación a lo largo del año (Jarvis y Mulligan 2011), en ciertos bosques existe una temporada de secas Stadtmüller (1987, en Hamilton *et al.* 1995), por lo que en estos casos la humedad atmosférica toma más relevancia. Finalmente, la Orientación de la Ladera, como variable significativa, pueda explicar que el BMM es beneficiado por una exposición de la ladera que permita la inmersión de mayor precipitación horizontal (Jarvis y Mulligan 2011).

### **7.5 Correspondencia de los modelos y el Bosque húmedo de montaña (BHM)**

Para analizar qué tanta correspondencia había entre los modelos y la capa del BHM (Cruz-Cárdenas *et al.* 2012), se hizo un análisis Kappa y conforme a la clasificación de Landis y Koch (1977) los resultados (Cuadro 5) obtenidos se encuentran entre insignificantes (0.00-0.20) y moderados (0.20 – 0.40), lejos de un resultado sustancial (0.60- 0.80), indicando una pobre relación entre los modelos y el modelo del BHM. Por tanto, no se puede decir que las especies modeladas sean características del BMM, lo cual refuta la hipótesis planteada. La distribución de los musgos epífitos endémicos no está determinada por un tipo de vegetación, pero sí a que haya una continuidad de la vegetación y estado del dosel, así como algunas variables relacionadas con el clima como la temperatura y no con la precipitación como se planteó inicialmente.

## VIII CONCLUSIÓN

De acuerdo con su porcentaje de distribución (>50% de los registros presentes en el BMM), se identificaron diez especies de musgos epífitos endémicos presentes en el BMM. Sin embargo, el análisis Kappa no mostró una concordancia entre los modelos de distribución potencial de los musgos epífitos endémicos y la capa de extensión del BHM, por lo que de acuerdo con las proyecciones estas especies no están asociadas a los BMM.

Se identificó la falta de información sobre los hospederos en los ejemplares de los musgos epífitos registrados en las bases de datos y colecciones. Con la información disponible, en este estudio se encontró a *Quercus* como el forófito más frecuente en los registros.

De las variables usadas para la creación de los modelos se observó que aquellas con una mayor frecuencia y aportación, fueron las variables de Altura del Dosel y Porcentaje de Cobertura de Árboles, seguido de variables asociadas a la temperatura y Humedad presente en el ambiente (Bio01, Bio03, Bio04, Bio09, Bio10, Cloud Cover, EvaAnual).

Las variables relacionadas con la vegetación resaltan la importancia de la conservación de los bosques que mantienen las condiciones climáticas y de microhábitats, esto a su vez permite la prevalencia de los musgos epífitos endémicos. Además de resaltar la importancia de usar variables relacionadas con la ecología del taxa que puedan explicar su ciclo de vida.

En los modelos se destaca la constancia de tres regiones potenciales de distribución para los musgos epífitos endémicos: el norte de la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur (en especial en los estados de Oaxaca y Guerrero) y finalmente el Eje Volcánico.

El uso del modelado de nicho ecológico en este trabajo resalta la utilidad de estos para conocer la posible distribución de los musgos en México y su uso potencial

para planear trabajo de campo al mostrar que hay regiones por explorar en el país, incluso aquellas que ya han sido colectadas extensamente como el Eje Volcánico. El trabajo de campo es necesario para comprobar también la veracidad de estas posibles distribuciones.

Los modelos de nicho ecológico junto con los modelos de distribución potencial, proporcionan un acercamiento a la ecología de los musgos epífitos y contribuyen a conocer mejor las distribuciones geográficas de las briofitas y sus interacciones con el ambiente y qué variables podrían considerarse en un futuro para generar estrategias de conservación.

## IX BIBLIOGRAFÍA

- Abraira V. 2001. El índice kappa. *SEMERGEN - Medicina de Familia* 27: 247–249.  
DOI: [https://doi.org/10.1016/s1138-3593\(01\)73955-x](https://doi.org/10.1016/s1138-3593(01)73955-x)
- Acebey A, Gradstein R, Krömer T. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 9-18. DOI: <https://doi.org/10.1017/s026646740300302x>
- Aiello-Lammens ME, Boria RA, Radosavljevic A, Vilela B, Anderson RP. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38: 541-545. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Allen BH, Pursell RA, Ireland RR. 2010. *Moss Flora of Central America: 'Anomodontaceae'-'Symphyodontaceae'*. EE.UU. Missouri Botanical Garden. 732 pp. ISBN: 9781930723955
- Araújo MB, Guisan A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- Aragón-Parada J, Rodríguez A, Munguía-Lino G, De-Nova JA, Salinas-Rodríguez MM, Carrillo-Reyes P. 2021. Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Botanical Sciences* 99: 643-660. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2682>
- Bini LM, Diniz-Filho JAF, Rangel TFLVB, Bastos RP, Pinto MP. 2006. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions* 12: 475-482. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00286.x>
- Buck WR. 1998. Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 82: 1-400.
- Cardós JLH, Martínez I, Calvo V, Aragón G. 2016. Epiphyte communities in Mediterranean fragmented forests: importance of the fragment size and the

- surrounding matrix. *Landscape Ecology* 31: 1975-1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-016-0375-9>
- Carter BE, Shaw B, Shaw AJ. 2016. Endemism in the moss flora of North America. *American Journal of Botany* 103: 769-779. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1500484>
- Castillo M, Michán L, Martínez AL. 2014. La biocuración en biodiversidad: proceso, aciertos, errores, soluciones y perspectivas. *Acta Botánica Mexicana* 108: 81-103. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm108.2014.199>
- Cerrejón C, Valeria O, Muñoz J, Fenton NJ. 2022. Small but visible: Predicting rare bryophyte distribution and richness patterns using remote sensing-based ensembles of small models. *PLoS ONE* 17: e0260543. DOI: <https://doi.org/10.1371/>
- Chen L, Liu W, Wang G. 2010. Estimation of epiphytic biomass and nutrient pools in the subtropical montane cloud forest in the Ailao Mountains, southwestern China. *Ecological Research* 25: 315–325 DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0659-5>
- Colwell RK, Rangel TF. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *PNAS* 2009: 19651-19658. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Congedo L. 2021. Semi-Automatic Classification Plugin: A Python tool for the download and processing of remote sensing images in QGIS. *Journal of Open Source Software* 6: 3172. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.03172>
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional. 2022. Mapas de climatología 1980–2010. <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/mapas-de-climatologia-1981-2010> (Consultada el 22 de abril de 2022).
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (2001). '*Provincias biogeográficas de México*'. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México,

- D. F. <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/rbiog4mgw.html>  
(Consultada el 22 de agosto de 2022).
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).  
2010. *El bosque mesófilo de montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*. D.F., México.  
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp 199.  
ISBN: 978-607-7607-35-9
- Cruz-Cárdenas G, Villaseñor JL, López-Mata L, Ortiz E. 2012. Potential distribution of humid mountain forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90: 331-340. DOI: <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.394>
- Číhal L, Kaláb O, Plášek V. 2017. Modeling the distribution of rare and interesting moss species of the family Orthotrichaceae (Bryophyta) in Tajikistan and Kyrgyzstan. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 86: 1-15. DOI: <https://doi.org/10.5586/asbp.3543>
- de Sousa ERF, Silva JB, de Faria SL. 2021. Soil texture and functional traits of trees structure communities of epiphytic mosses in a tropical dry forest. *Flora* 283: 151924. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151924>
- Delgadillo C. 1994. Endemism in the neotropical moss flora. *Biotropica* 26: 12-16.  
DOI: <https://doi.org/10.2307/2389105>
- Delgadillo C, Villaseñor JL, Ortiz E. 2012. The potential distribution of *Grimmia* (Grimmiaceae) in Mexico. *The American Bryological and Lichenological Society, Inc.* 115: 12-22. DOI: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-115.1.12>
- Delgadillo-Moya C. 1979. Mosses and phytogeography of the *Liquidambar* Forest of Mexico. *The Bryologist* 82: 432-449. DOI: <https://doi.org/10.2307/3242218>
- Delgadillo-Moya C. 2014. Biodiversidad de Bryophyta (musgos) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S100-S105. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.30953>
- Delgadillo-Moya C, Peña-Retes AP, Villaseñor JL, Ortiz E. 2019. Moss endemism in the Mexican flora. *Systematics and Biodiversity* 17: 458-466. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2019.1620895>

- Delgadillo-Moya C, Villaseñor JL, Dávila AP. 2003. Endemism in the Mexican flora a comparative study in three plant groups. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 25-34. DOI: <https://doi.org/10.2307/3298523>
- Delgadillo-Moya C, Villaseñor JL, Ortiz E, Campos-Villanueva Á. 2017. Floristic richness of the cloud forest moss flora of Veracruz, Mexico. *Nova Hedwigia* 105: 43-63. DOI: [https://doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2017/0399](https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0399)
- Dietert MF. 1980. The Effect of Temperature and Photoperiod on the Development of Geographically Isolated Populations of *Funaria hygrometrica* and *Weissia controversa*. *American Journal of Botany* 67: 369–380. DOI: <https://doi.org/10.2307/2442347>
- Escolástico-Ortiz DA, Delgadillo-Moya C. 2023. Rainfall and gemmiferous shoots influence asexual reproduction in two tropical mosses. *Botanical Sciences* 101: 713-724. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.3252>
- Eskov AK, Kolomeitseva GL. 2022. Vascular Epiphytes: Plants That Have Broken Ties with the Ground. *Zhurnal Obshchei Biologii* 82: 337-367. DOI: <https://doi.org/10.1134/S2079086422030033>
- Fazan L, Gwiazdowicz DJ, Fragnière Y, Fałtynowicz W, Ghosn D, Remoundou I, Rusińska A, Urbański P, Pasta S, Garfi G, y Kozłowski G. 2022. Factors influencing the diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on the relict tree *Zelkova abelicea* (Lam.) Boiss. (*Ulmaceae*). *The Lichenologist* 54: 195–212. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0024282922000159>
- Fialová L, Plášek V, Klichowska E, Guo S, Nobis M. 2023. Temperature and Precipitation More Than Tree Cover Affect the Distribution Patterns of Epiphytic Mosses within the Orthotrichaceae Family in China and Adjacent Areas. *Plants* 12: 222. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12010222>
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302-4315. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

- Fielding AH, Bel, JF. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental conservation* 24: 38-49. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Fojcik B, Chmura D. 2020. Vertical distribution of epiphytic bryophytes depends on phorophyte type; a case study from windthrows in Kampinoski National Park (Central Poland). *Folia Cryptogamica Estonica* 57: 59-71. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.08>
- Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73-106. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(01\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00056-3)
- GBIF.org (29 June 2022) GBIF Occurrence Download DOI:  
<https://doi.org/10.15468/dl.gerp6k> <https://doi.org/10.15468/dl.53nqwt>  
<https://doi.org/10.15468/dl.uf86kd> <https://doi.org/10.15468/dl.2bcxms>  
<https://doi.org/10.15468/dl.wcrymc> <https://doi.org/10.15468/dl.23an2s>  
<https://doi.org/10.15468/dl.zhev4k> <https://doi.org/10.15468/dl.wrnbaq>  
<https://doi.org/10.15468/dl.wetws9> <https://doi.org/10.15468/dl.vtw38e>
- Glime JM. 2017a. Meet the Bryophytes. Chapt. 2-1. En: Glime JM, ed. *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook 2-1-1* sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Última Actualización 22 Agosto 2020 URL: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Glime JM. 2017b. Temperature: Effects. Chapt. 10-1. En: Glime JM, ed. *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook 2-1-1* sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Última Actualización 11 Enero 2023 URL: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Grubb PJ. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 83-107.

- Gual-Díaz M, González-Medrano F. 2014. Los Bosques Mesófilos de Montaña en México. En: Gual-Díaz M y Rendón-Correa R, eds. *Bosques mesófilos de México: diversidad, ecología y manejo*. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp 27-68. ISBN: 978-607-8328-07-9
- Gual-Díaz M, Rendón-Correa R. 2014. *Bosques mesófilos de México: diversidad, ecología y manejo*. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-8328-07-9.
- Guerrero-Hernández R, Muñiz-Castro MÁ, Vázquez-García JA, Ruiz-Corral JA. 2019. Estructura del bosque mesófilo de montaña y su reemplazo por bosque de *Abies* en dos gradientes altitudinales del occidente de México. *Botanical Sciences* 97: 301-322. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2206>
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, ..., Buckley YM. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16: 1424-1435. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Guisan A., Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* 135: 147-186. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA. 2002. *The ecology of plants*. EE.UU. Sinauer Associates, Inc. ISBN: 978-0-87893-294-8.
- Hamilton LS, Juvik JO, Scatena FN. 1995. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. En: Hamilton LS, Juvik JO, Scatena FN, eds. *Tropical montane cloud forests*. New York, EE.UU. Springer. pp 1-18. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2500-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2500-3_1)
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, ..., Townshend J. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1244693>

- Heinrichs JA, Bender DJ, Gummer DL, Schumaker NH. 2010. Effects of landscape and patch-level attributes on regional population persistence. *Journal for Nature Conservation* 26: 56-64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.05.002>
- Hernández PA, Graham CH, Master LL, Albert DL. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Hernández-Álvarez AG, Sánchez-González A, Tejero-Díez JD. 2019. Licofitas y helechos del bosque mesófilo de montaña del estado de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 97: 236-249. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2093>
- Hernández-Cerda ME, Carrasco-Anaya G. 2004. Climatología. En: Luna I, Morrone JJ, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. México. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. pp 63-108. ISBN: 970-35-1526-2.
- Hernández-Rodríguez E, Aguirre HV. 2020. Diversidad de musgos del bosque nublado de la Sierra Juárez, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana* 127: e1616. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1616>
- Herrera-Paniagua P, Martínez M. 2014. Musgos de bosques húmedos de montaña en la Sierra Madre Oriental: nuevos registros regionales. *Botanical Sciences* 92: 81-88. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.155>
- Herrera-Paniagua P, Martínez M, Hernández-Sandoval L, García-Franco J. 2017. Epiphytic Mosses in the Humid Mountain Forests of the Sierra Madre Oriental, Mexico — Species Richness, Rarity and Composition. *Cryptogamie, Bryologie* 38: 171-190. DOI: <https://doi.org/10.7872/cryb/v38.iss2.2017.171>
- Hietz P. 2010. Ecology and ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forests. En: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Reino Unido. University Press, Cambridge pp 67-76.

- Holz I, Gradstein SR, Heinrichs J, Kappelle M. 2002. Bryophyte Diversity, Microhabitat Differentiation, and Distribution of Life Forms in Costa Rican Upper Montane Quercus Forest. *The Bryologist* 105:334-348. DOI: [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2002\)105\[0334:bdmdad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0334:bdmdad]2.0.co;2)
- Holz I, Gradstein SR. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89-109. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-2496-5>
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. population studies: animal ecology and demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantative Biology* 22: 415-427.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2021. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación. Escala 1:250 000. Serie VII. Conjunto Nacional. <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463842781>
- Ireland RR, Buck WR. 2009. Some Latin American genera of Hypnaceae (Musci). *Smithsonian Contributions to Botany* 93: 1-97.
- Jarvis A, Mulligan M. 2011. The climate of cloud forests En: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Reino Unido. University Press, Cambridge pp 39-56. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.005>
- Juárez GG. 1983. Los musgos de Coatepec, Veracruz, México. *Biotica* 8: 49-58.
- Kass JM, Vilela B, Aiello-Lammens ME, Muscarella R, Merow C, Anderson RP. 2018. Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1151–1156. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>
- Király I, Ódor P. 2010. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143: 2063-2069. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.014>

- Kremen C, Cameron A, Moilanen A, Phillips SJ, Thomas CD, Beentje H, ..., Zjhra ML. 2008. Aligning Conservation Priorities Across Taxa in Madagascar with High-Resolution Planning Tools. *Science* 320: 222-226. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1155193>
- Kuusinen M. 1996. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *Lichenologist* 28: 443-463. DOI: <https://doi.org/10.1006/lich.1996.0043>
- Lai G., Liu H, Chung C, Wang C y Huang C. 2021. Lidar-derived environmental drivers of epiphytic bryophyte biomass in tropical montane cloud forests. *Remote sensing of environment* 253: 112166. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112166>
- Landis JR, Koch GG. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33: 159-74
- León-Vargas Y, Engwald S, Proctor MCF. 2006. Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *Journal of Biogeography* 33: 901–913. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01468.x>
- Li Q, Ren H, Zheng L, Cao W, Zhang A, Zhuang D, ..., Jiang H. 2017. Ecological niche modeling identifies fine-scale areas at high risk of dengue fever in the Pearl River Delta, China. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 14: 619. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijerph14060619>
- Londoño-Murcia MC, Tellez-Valdés O, Sánchez-Cordero V. 2010. Environmental heterogeneity of World Wildlife Fund for Nature ecoregions and implications for conservation in Neotropical biodiversity hotspots. *Environmental Conservation* 37: 116–127. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0376892910000391>
- López-Mata L, Villaseñor JL, Cruz-Cárdenas G, Ortiz E, Ortiz-Solorio C. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* 90: 27-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.383>

- Luna-Vega I, Alcantara-Ayala O, Espinosa-Organista D, Morrone JJ. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00361.x>
- Macedo-Santana F, Flores-Tolentino M, Hernández-Guzmán R. 2021. Diversity patterns of palms in Mexico using species distribution models. *Écoscience* 28: 137-147. DOI: <https://doi.org/10.1080/11956860.2021.1888522>
- Mackey BG, Berry SL, Brown T. 2008. Reconciling Approaches to Biogeographical Regionalization: A Systematic and Generic Framework Examined with a Case Study of the Australian Continent. *Journal of Biogeography* 35: 213-229. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01822.x>
- Mägdefrau K. 1982. Life-forms of Bryophytes. En: Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*. EE.UU. Chapman and Hall pp 45-58 DOI: [https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_2)
- Mateo RG, Broennimann O, Petitpierre B, Muñoz J, van Rooy J, Laenen B, Guisan A, Vanderpoorten A. 2015. What is the potential of spread in invasive bryophytes? *Ecography* 38: 480-487. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.01014>
- Mejía-Lara C, Sánchez-González A, Delgadillo-Moya C. 2019. Patterns on geographical distribution and taxonomic similarity of mosses in the beech forests of Mexico. *Nova Hedwigia* 109: 303-320. DOI: [https://doi.org/10.1127/nova\\_hedwigia/2019/0554](https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0554)
- Miranda F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México –V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 95-113.
- Morales NS, Fernández IC, Baca-González V. 2017. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ* 5: 1-16 [e3093]. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>

- Morrone JJ. 2008. Endemism. En: Fath B, ed. *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, pp 81-86.
- Mota de Oliveira S, ter Steege H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology* 103: 441-450. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12359>
- Mota-Vargas C, Encarnación-Luévano A, Ortega-Andrade HM, Prieto-Torres DA, Peña-Peniche A, Rojas-Soto OR. 2019. Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno CE, ed. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp 39-63.
- Mulligan M. 2010. Modeling the tropics-wide extent and distribution of cloud forest and cloud forest loss, with implications for conservation priority. En: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. United Kingdom at the University Press, Cambridge pp 16-38. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.004>
- Patiño J, Gómez-Rodríguez C, Pupo-Correia A, Sequeira M y Vanderpoorten A. 2018. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. *Journal of Biogeography* 45:1-12. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13359>
- Patiño J, González-Mancebo JM. 2011. Exploring the effect of host tree identity on epiphyte bryophyte communities in different Canarian subtropical cloud forests. *Plant Ecology* 212: 433-449. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9835-5>
- Patiño J, Vanderpoorten A. 2018. Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37: 175-209. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>
- Pereira-Alvarenga LD, Cavalcanti-Pôrto K. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic

- Forest. *Biological Conservation* 134: 415-427. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.031>
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, y Blair ME. 2017. Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography* 40: 887-893. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Ponce-Reyes R, Reynoso-Rosales VH, Watson JEM, Van Der Wal J, Fuller RA, Pressey RL, Possingham HP. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change* 2: 448–452. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1453>
- Porada P, Van Stan II JT, Kleiton A. 2018. Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception. *Nature Geoscience* 11: 563-567. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0176-7>
- Potapov P, Li X, Hernandez-Serna A, Tyukavina A, Hansen MC, Kommareddy A, ..., Hofton M. 2021. Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data. *Remote Sensing of Environment* 253: 112165. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112165>
- QGIS.org Development Team. 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé ME, ed. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. EE.UU. The Regents of the University of Michigan. pp 182-204. ISBN: 0-87893-794-3.

- Richards JH. 2020. Assessing the strength of climate and land-use influences on montane epiphyte communities. *Conservation Biology* 35: 1496-1506. DOI: <https://doi.org/10.1111/cobi.13679>
- Redonda-Martínez R, Pliscoff P, Moreira-Muñoz A, Martínez SEM, Samain M-S. 2021. Towards Conservation of the Remarkably High Number of Daisy Trees (Asteraceae) in Mexico. *Plants* 10: 534. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10030534>
- Rojas-Soto OR, Sosa V, Ornelas JF. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* 21: 2671–2690. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0327-x>
- Rosete-Vergés F, Pérez-Damián JL, Villalobos-Delgado M, Navarro-Salas EN, Salinas-Chávez E, Remond-Noa R. 2014. El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y Bosques* 20: 21–35. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2014.201173>
- Ruiz-Jiménez CA, Téllez-Valdés O, Luna-Vega I. 2012. Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1110-1144. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.29383>
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. D. F., México. Limusa. México pp. 432.
- Sánchez-Flores M, Valenzuela R, Hernández-Muñoz, MA, García Jiménez J, Martínez-Pineda M, Raymundo T. 2020. Ascomicetos del bosque mesófilo de montaña de Honey, Puebla de los Ángeles, México. *Acta Botánica Mexicana* 127: e1719. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1719>
- Sánchez-Ramos G, Dirzo R. 2014. El bosque mesófilo de montaña: Un ecosistema prioritario amenazado. En: Gual-Díaz M, Rendón-Correa R, eds. *Bosques mesófilos de México: diversidad, ecología y manejo*. México. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp 109-139. ISBN: 978-607-8328-07-9

- Scatena FN, Bruijnzeel LA, Bubb P, Das S. 2010. Setting the stage. En: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Reino Unido. University Press, Cambridge pp 3-13. ISBN: 978-0-521-76035-5
- Sharp AJ, Crum H, Eckel PM. 1994. The Moss Flora of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 69: 1-113.
- Simões M, Romero-Alvarez D, Nuñez-Penichet C, Jiménez L, Cobos ME. 2020. General theory and good practices in ecological niche modeling: a basic guide. *Biodiversity Informatics* 15: 67-68.
- Skowronek S, Ewald M, Isermann M, Van De Kerchove R, Lenoir J, Aerts R, ..., Feilhauer H. 2017. Mapping an invasive bryophyte species using hyperspectral remote sensing data. *Biological Invasions* 19: 239-254. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1276-1>
- Smith AJE. 1982. Epiphytes and Epiliths. En: Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*. EE.UU. Chapman and Hall pp 191-228. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_7)
- Soberón J, Golubov J, Sarukhán J. 2001. The Importance of *Opuntia* in Mexico and Routes of Invasion and Impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *The Florida Entomologist* 84: 486-492. DOI: <https://doi.org/10.2307/3496376>
- Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 437-441. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10. DOI: <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Sonnleitner M, Dullinger S, Wanek W, Zechmeister H. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland

- rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 25: 321-330. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467409006002>
- Stevenson LA, González-Orozco CE, Knerr N, Cargill DC, Miller JT. 2012. Species richness and endemism of Australian bryophytes. *Journal of Bryology* 34: 101-107. DOI: <https://doi.org/10.1179/1743282012Y.0000000004>
- Suárez-Mota ME, Téllez-Valdés O, Martínez-Meyer E. 2014. Dominios climáticos de las áreas naturales protegidas del eje volcánico transversal de México. *GeoFocus* 14:120-143.
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL, López-Mota L. 2017. Dominios climáticos de la Sierra Madre Oriental y su relación con la diversidad florística. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 224-233. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.020>
- Syfert MM, Smith MJ, Coomes DA. 2013. The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLoS ONE* 8: e55158. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055158>
- Tan BC, Pócs T. 2000. Bryogeography and conservation of bryophytes. En: Shaw AJ, Goffinet B, eds. *Bryophyte biology*. Reino Unido, Cambridge University Press pp 403-476. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807.013>
- Thornburgh KR, Sharp AJ. 1975. A preliminary list of mosses collected on tree branches in Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 35: 51-58.
- Trejo I. 2004. Clima. En: Garcia-Mendoza AJ, Ordóñez M de J, Briones-Salas M, eds. *Biodiversidad de Oaxaca*. México Instituto de Biología. pp 67-85.
- Vanderpoorten A, Goffinet B. 2009. *Introduction to bryophytes*. Nueva York, EE.UU. Cambridge University Press. pp 303. ISBN: 978-0-511-54013-4
- Vargas-Rueda AF, Rivera-Hernández JE, Álvarez-Aquino C, Salas-Morales SH, Alcántara-Salinas G, Pérez-Sato JA. 2021. Composición florística del bosque mesófilo de montaña perturbado y sus ecotonos en el Parque Nacional Cañón del Río Blanco, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 128: e1715. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1715>

- Vásquez-Morales SG, Téllez-Valdés O, Pineda-López MR, Sánchez-Velásquez LR, Flores-Estevez N, Viveros-Viveros H. 2014. Effect of climate change on the distribution of *Magnolia schiedeana*: a threatened species. *Botanical Sciences* 92: 575-585. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.116>
- Villaseñor JL. 2010. *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. D.F., México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 978-607-02-1557-5.
- Whittaker RJ, Araújo MB, Jepson P, Ladle RJ, Watson JEM, Willis KJ. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11: 3–23. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x>
- Warren DL, Seifert SN. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335-342. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>
- Wierzcholska S, Dyderskib MK, Jagodziński AM. 2020. Potential distribution of an epiphytic bryophyte depends on climate and forest continuity. *Global and Planetary Change* 193: 103270. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103270>
- Wilson AM, Jetz W. 2016. Remotely sensed high-resolution global cloud dynamics for predicting ecosystem and biodiversity distributions. *PLoS biology* 14: e1002415. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002415>
- Zanatta F. 2018. *Combining ecological niche models and dispersal simulations to predict bryophytes dynamic response to climate changes*. DSc Thesis, Université de Liège.
- Zotz G. 2016. Introduction. En: Zotz G, ed. *Plants on Plants The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer Cham. Suiza. pp 1-12 DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0_1)