View metadata, citation and similar papers at core.ac.uk
brought to you by CORE
provided by Elsevier - Publisher Connector

Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 215-224, 2013
DOI: 10.7550/rmb.32119

Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados

Biogeography of the Mexican Transition Zone based on a reconciled trees analysis

Alejandra Miguez-Gutiérrez, Jesús Castillo, Juan Márquez e Irene Goyenechea✉

Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.
✉ *ireneg28@gmail.com*

Resumen. Se analizaron las interrelaciones de las áreas de endemismo de la Zona de Transición Mexicana a partir de 3 propuestas de regionalización. Se llevó a cabo un análisis biogeográfico cladístico utilizando el método de árboles reconciliados basado en las filogenias de 10 géneros de coleópteros, gimnospermas, serpientes y lagartijas. Derivados del análisis con los supuestos 0 y 1 y los consensos de Nelson y de mayoría, se obtuvieron 7 cladogramas generales de áreas. Éstos mostraron 2 grupos de áreas, 1 de afinidad neártica y otro de afinidad neotropical. La sierra Madre del Sur resultó ser el área hermana de la Faja Volcánica Transmexicana. Otra relación encontrada fue el área que comprende Tamaulipas y Texas como hermana de los desiertos de Chihuahua y Sonora y la sierra Madre Occidental; por último, el área que incluye las tierras altas de Chiapas y Guatemala resultó ser hermana de la cordillera de Talamanca. Los resultados sugieren que los eventos vicariantes más importantes en la Zona de Transición Mexicana son la Faja Volcánica Transmexicana, la cual separa la mayoría de las áreas de endemismo de afinidad neártica (hacia el norte de ésta) de las de afinidad neotropical y el istmo de Tehuantepec; que junto con la depresión de Nicaragua aíslan el núcleo de Centroamérica. Otros patrones observados en alguna de las propuestas de regionalización, pero no en las 3, requieren atención en futuras investigaciones para buscar explicaciones que cuenten con algún sustento, las cuales por el momento sólo son parciales o no existen. Si bien los resultados obtenidos no son del todo novedosos, lo que los hace relevantes es el uso de la información filogenética de un número importante de taxones diferentes, el empleo del método de árboles reconciliados que ha sido poco aplicado y la búsqueda de congruencia de los resultados usando 3 propuestas de regionalización.

Palabras clave: análisis biogeográfico cladístico, serpientes, lagartijas, escarabajos, gimnospermas, EUA, México, Centroamérica.

Abstract. We analyzed the relationships of the areas of endemism of the Mexican Transition Zone through 3 hypotheses of regionalization. We used a reconciled trees method based on the phylogenies of 10 genera of beetles, gymnosperms, lizards and snakes. Seven general area cladograms were generated using assumptions 0 and 1 and the Nelson and majority consensus. They showed 2 groups of areas, 1 with Neotropical affinities and the other with Nearctic affinities. The Sierra Madre del Sur resulted as the sister area of the Trans-Mexican Volcanic Belt. Other constant patterns were the area that involves Tamaulipas and Texas as sister area of the Chihuahuan and Sonoran deserts, and the highlands of Chiapas and Guatemala were always recovered as the sister area of the Talamanca ridge. Our results suggest that the most important vicariant events within the Mexican Transition Zone are the Trans-Mexican Volcanic Belt, which divides the majority of the endemism areas with Neartic affinities (north to this) from those endemism areas of Neotropical affinities (south to this) and the Tehuantepec Isthmus; which together with the Nicaraguan depression isolates Nuclear Central America. Other patterns appear in either regionalization proposal, but not within the 3, and require future studies in order to find well supported explanations. Even though our results have appeared in previous hypotheses, there are worth due to the fact that we include phylogenetic information of different taxa, we employed reconciled trees, an insufficiently used method, and we searched for congruence between results using 3 regionalization proposals.

Key words: cladistic biogeographic analysis, snakes, lizards, beetles, gymnosperms, USA, Mexico, Central America.

Recibido: 13 junio 2012; aceptado: 19 septiembre 2012

Introducción

La Zona de Transición Mexicana (ZTM) es un área que comprende el sur de los Estados Unidos de América, México y América Central (Halffter, 2003; Escalante et al., 2005; Morrone, 2005; Contreras-Medina, 2006; Corona et al., 2006; Morrone y Márquez, 2008). Halffter (1976) definió esta zona como una área variada y compleja donde se superponen biotas neárticas y neotropicales. También se la ha definido como una zona híbrida (Marshall y Liebherr, 2000; Contreras-Medina et al., 2007). Sus elevaciones actuales son el resultado de intensa actividad volcánica durante el Mioceno y Pleistoceno (Halffter et al., 2008). Esta área geográfica es motivo de un gran número de investigaciones que comprenden tanto hipótesis de regionalización como estudios llevados a cabo a partir de diferentes enfoques de la biogeografía (Corona et al., 2006). Diversos factores como su orografía, condiciones climáticas, amplia heterogeneidad y la combinación de taxones neárticos y neotropicales, hacen de la Zona de Transición Mexicana un área de gran importancia biogeográfica y biológica.

La ZTM ha sido estudiada bajo diferentes enfoques, como el panbiogeográfico (Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001; Morrone y Márquez, 2001; Álvarez y Morrone, 2004; Escalante et al., 2005; Morrone y Gutiérrez, 2005). De manera general, en estos trabajos se han definido 2 trazos generalizados (1 neotropical y otro neártico, o septentrional y meridional, según Morrone y Márquez, 2001) o 3 trazos generalizados (1 neotropical y 2 neárticos) y se reconocieron 5 posibles componentes bióticos principales para México (Morrone, 2004). Entre las investigaciones realizadas con el método de análisis de parsimonia de endemismos (PAE) se encuentran las de Morrone et al. (1999), Espinosa et al. (2000), Luna-Vega et al. (2001), Dávila-Aranda et al. (2002), Morrone y Escalante (2002) y Huidobro et al. (2006), que utilizaron plantas, insectos, aves, mamíferos terrestres y organismos de agua dulce para intentar explicar las relaciones biogeográficas de México y sus provincias contiguas. En relación con los estudios realizados desde la perspectiva de la biogeografía cladística para México, destacan los de Liebherr (1994), Marshall y Liebherr (2000), Flores-Villela y Goyenechea (2001), Espinosa et al. (2006), Contreras-Medina et al. (2007), Escalante et al. (2007) y Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009). En ellos se relaciona a la Faja Volcánica Transmexicana con la sierra Madre del Sur y se infiere la presencia de 2 componentes principales en la ZTM (neártico y neotropical) ubicados al norte y sur de la Faja Volcánica Transmexicana.

Dentro de la biogeografía cladística se utilizan varios métodos para tratar de resolver las interrelaciones de las áreas de endemismo. Uno de éstos es el método de árboles reconciliados (AR), propuesto por Page (1994), que tiene como finalidad describir las asociaciones históricas entre las áreas y los organismos. Este método permite resolver las incongruencias entre cladogramas taxonómicos y cladogramas de áreas (áreas faltantes, amplias distribuciones y distribuciones redundantes), a partir de los datos de los eventos de especiación independientes a la vicarianza (duplicaciones) y los datos de las extinciones (pérdidas), ya que el cladograma que requiere el menor número de estos datos es el que representa la solución más parsimoniosa (Warren y Crother, 2001). En este estudio se utilizó el método de árboles reconciliados con 3 propuestas de regionalización biogeográfica y las filogenias de diferentes tipos de organismos para obtener una hipótesis más robusta sobre las interrelaciones de las áreas de endemismo de la ZTM con respecto a las hipótesis que se tienen hasta el momento derivadas de investigaciones previas.

Materiales y métodos

Áreas de endemismo. Con la finalidad de obtener una hipótesis más robusta sobre las interrelaciones de las áreas de endemismo de la ZTM, se utilizaron 3 propuestas de regionalización: la de Marshall y Liebherr (2000; Fig. 1), la de Flores-Villela y Goyenechea (2001; Fig. 2) y la de Morrone (2004, 2006; Fig. 3). Marshall y Liebherr (2000) regionalizaron la ZTM en 9 áreas de endemismo (Fig. 1) con base en la distribución de insectos de la familia Carabidae de regiones montañosas. Flores-Villela y Goyenechea (2001) utilizaron 13 áreas de endemismo (Fig. 2), basadas en las propuestas biogeográficas de Morafka (1977) y Savage (1982). Esta hipótesis de regionalización integra a las áreas de endemismo, la escala de tiempo relativo en la que se dieron los eventos geológicos y/o ecológicos que provocaron vicarianza o dispersión, además de las principales zonas geológicas en las que supuestamente sucedieron estos eventos y las unidades geográficas históricas**.** Morrone (2004, 2006) propuso una regionalización basada en la síntesis de análisis previos, donde reconoció 70 provincias biogeográficas para América Latina y el Caribe. Debido a que este estudio se enfoca en la ZTM, sólo se usaron para el análisis las 16 provincias de esta propuesta que comprenden la zona de estudio (Fig. 3). A las propuestas de regionalización de Marshall y Liebherr (2000) y Morrone (2004, 2006) se le agregaron 2 áreas (América del Norte y América del Sur), con la finalidad de que las 3 hipótesis de regionalización comprendieran las mismas áreas.

Taxones. Se usaron las filogenias de 10 géneros (87 especies); 3 de coleópteros: *Ateuchus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae; Kolhmann y Halffter, 1978), *Hologymnetis* (Scarabaeidae: Cetoniinae; Ratcliffe y Deloya, 1992) y *Misantlius* (Sta-

Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 215-224, 2013
DOI: 10.7550/rmb.32119

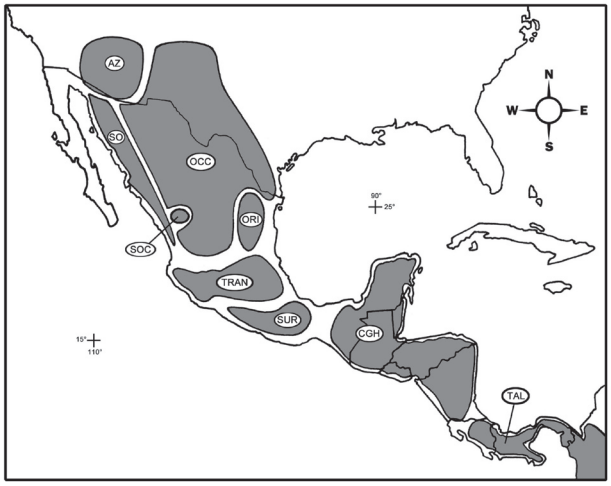

Figura 1. Áreas de endemismo de Marshall y Liebherr (2000): AZ, sureste de Arizona; SD, desierto de Sonora; OCC, sierra Madre Occidental y meseta Central; SOC, sur de la sierra Madre Occidental; ORI, sierra Madre Oriental; TRAN, sierra Transvolcánica; SUR, sierra Madre del Sur; CGH, tierras altas de Chiapas y Guatemala; TAL, cordillera de Talamanca.

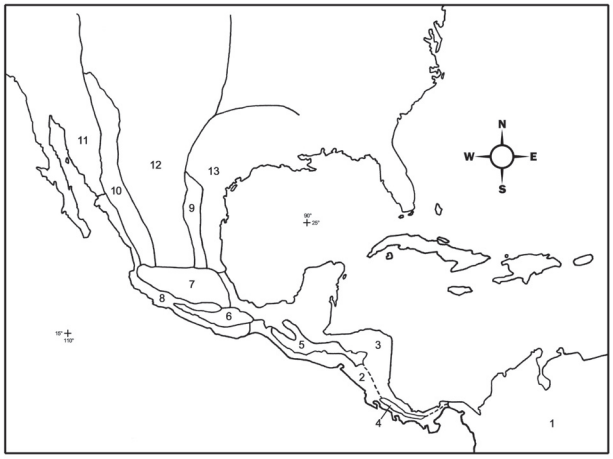

Figura 3. Provincias biogeográficas de Morrone (2004): 1, California (CAL); 2, Baja California (BC); 3, Sonora (SON); 4, altiplano Mexicano (AM); 5, Tamaulipas (TAM); 6, sierra Madre Occidental (SMO); 7, sierra Madre Oriental (SOR); 8, Eje Volcánico Transmexicano (EVT); 9, cuenca del Balsas (CDB); 10, sierra Madre del Sur (SMS); 11, costa Pacífica Mexicana (CPM); 12, golfo de México (GM); 13, península de Yucatán (PY); 14, Chiapas (CHI); 15, este de América Central (EAC); 16, oeste del istmo de Panamá (OIP).

phylinidae: Staphylininae; Asiain y Márquez, 2003); 2 de lagartijas: *Phrynosoma* (Sauria: Phrynosomatidae; Leaché y McGuire, 2006) y *Mesaspis* (Sauria: Anguidae; Good, 1988); 3 de serpientes: *Crotalus* (Serpentes: Viperidae; Castoe y Parkinson, 2006), *Porthidium* (Serpentes: Viperidae; Bryson

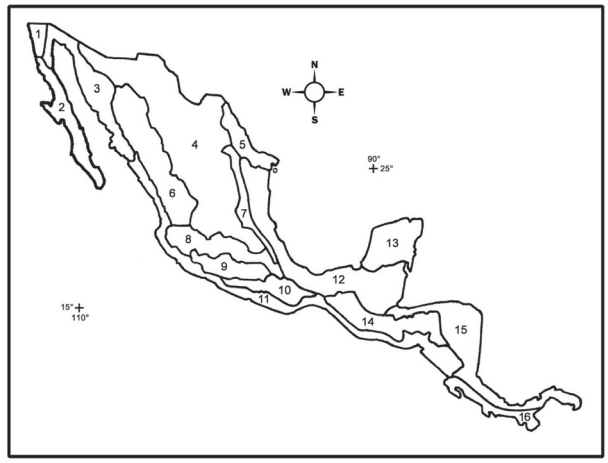

Figura 2. Áreas de endemismo de Flores-Villela y Goyenechea (2001): 1, norte de Sudamérica (SA); 2, tierras bajas del este de Centroamérica (TBA); 3, tierras bajas del oeste (TBP); 4, cordillera de Talamanca (CDT); 5, tierras altas de Chiapas, México y Guatemala (TCG); 6, sierra Madre del Sur (SMS); 7, Faja Volcánica Transmexicana (FVT); 8, tierras bajas del Pacífico del centro de México y la cuenca del Balsas (TCM); 9, sierra Madre Oriental (SMO); 10, sierra Madre Occidental (SOC); 11, desierto de Sonora (DSO); 12, desierto de Chihuahua (DCH); 13, tierras semiáridas de Tamaulipas y el sur de Texas (TTX).

et al., 2008) y *Atropoides* (Serpentes: Viperidae; Jadin et al., 2010) y 2 de plantas: *Dioon* (Cycadales, Zamiaceae; Moretti et al., 1993) y *Viguiera* (Compositae, Heliantheae; Panero y Schilling, 1988). Estos géneros se eligieron debido a que están bien representados en la ZTM, presentan diferente capacidad de vagilidad y cuentan con sus filogenias resueltas. El uso de filogenias resueltas es indispensable para este tipo de investigación, ya que a partir de esta información se obtienen cladogramas que reflejan las relaciones históricas entre las áreas de estudio (Contreras-Medina, 2006); es decir, se utiliza información filogenética de especies con historias de vida y relaciones filogenéticas independientes que generen procesos biogeográficos comunes (Gámez et al., 2012). Se realizó una búsqueda exhaustiva de registros de las especies de cada género en diferentes bases de datos y en la literatura; con esta información se ubicó a cada especie en las áreas de endemismo de acuerdo con las 3 hipótesis de regionalización.

Método biogeográfico. Se construyeron los cladogramas particulares de áreas (CPA) para cada uno de los 10 géneros estudiados y cada una de las 3 hipótesis de regionalización, sustituyendo el nombre de cada taxón por el del área en la que habitan. Para obtener los cladogramas generales de áreas (CGA), los CPA se analizaron con los supuestos 0 y 1 mediante 1 000 réplicas al azar para cada supuesto, con el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1994; Warren y

Crother, 2001). Debido a que se obtuvo un gran número de CGA, se calcularon los consensos de Nelson y de mayoría para ambos supuestos y por cada hipótesis de áreas de endemismo. Se utilizó el consenso de Nelson porque, a diferencia del consenso estricto, no sólo recupera las agrupaciones que se presentan en todos los árboles, sino que analiza los cladogramas por medio del clique más largo y que se replica más frecuentemente. Si se obtiene más de un clique, entonces el cladograma resultante se obtiene a partir de las agrupaciones comunes en los cliques (Page, 1989, 1994). Este consenso es recomendado por Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009) para las investigaciones biogeográficas. Además, se utilizó un consenso de 50% de mayoría que recupera las relaciones que se encontraron en el 50% +1 de los CGA (Page, 1994). Cada CGA se mapeó con la opción "map tree" del COMPONENT 2.0 (Page, 1994; Warren y Crother, 2001) con cada una de las 3 hipótesis de regionalización para obtener los árboles reconciliados, de los cuales se obtuvieron los datos de duplicaciones y pérdidas para comparar entre las hipótesis de regionalización.

En el cuadro 1 se muestra la información de las duplicaciones y las pérdidas para seleccionar los CGA con mayor codivergencia; es decir, los que mejor reflejan las interrelaciones entre las áreas de endemismo con respecto a los eventos vicariantes. Las duplicaciones corresponden a eventos que no son vicariantes y equivalen a eventos independientes de especiación (Page, 1994), por lo que a menor número de duplicaciones, mayor número de eventos de vicarianza. Las pérdidas, que equivalen a eventos de extinción (Page, 1994), se utilizaron sólo cuando los CGA tenían el mismo número de duplicaciones, como criterio de desempate. En este cuadro, las letras SD (sin datos) corresponden a datos faltantes porque el programa COMPONENT 2.0 no fue capaz de analizar los datos con la propuesta de regionalización de Morrone (2004, 2006), debido a la gran cantidad de áreas de endemismo de esta hipótesis y al gran número de algunos taxones. Cada CGA seleccionado se sobrepuso en el mapa correspondiente con su propuesta de regionalización para ilustrar las hipótesis biogeográficas (Figs. 5-7). Finalmente, se corroboraron los resultados que se lograron con las investigaciones previamente realizadas bajo el enfoque de la biogeografía cladista en la Zona de Transición Mexicana, para apoyar o no las hipótesis existentes.

Resultados

Se obtuvo un total de 30 CPA, 10 por cada hipótesis de regionalización (no se incluyen los cladogramas). El análisis de estos 30 CPA con los supuestos 0 y 1, y 1 000 réplicas por supuesto, resultó en 18 000 CGA (6 000 por cada hipótesis de regionalización; no se incluyen los cladogramas). Con los consensos de Nelson y de 50% de mayoría para cada supuesto y para cada hipótesis de regionalización, se consiguieron 12 CGA (3 hipótesis de regionalización, por 2 supuestos, por 2 consensos). De estos 12 CGA, sólo se usaron 7 (Fig. 4), debido a que los CGA de los 2 consensos de la hipótesis de regionalización de Marshall y Liebherr (2000) con los 2 supuestos fueron iguales. La misma situación se alcanzó con la regionalización de Flores-Villela y Goyenechea (2001), por lo que en lugar de 4 CGA (2 supuestos por 2 consensos), se obtuvieron 2 diferentes en cada una de esas 2 hipótesis de regionalización. Con respecto a la propuesta de regionalización de Morrone (2004, 2006), los consensos del CGA del supuesto 0 resultaron diferentes, pero los consensos del supuesto 1 resultaron iguales, por lo que se lograron 3 CGA (2 del supuesto 0 y 1 del supuesto 1). Todos los CGA obtenidos con el supuesto 0 resultaron diferentes a los obtenidos con el supuesto 1 para las 3 hipótesis (Fig. 4).

A partir de los 7 CGA se obtuvieron 70 árboles reconciliados de las 3 hipótesis de regionalización: 20 árboles (10 por cada supuesto) corresponden a la hipótesis de Marshall y Liebherr (2000); 20 (10 por cada supuesto) a la hipótesis de Flores-Villela y Goyenechea (2001), y los 30 restantes (20 del supuesto 0 y 10 del supuesto 1) a la hipótesis de Morrone (2004, 2006).

Los datos de las duplicaciones y pérdidas obtenidas a partir de los árboles reconciliados (Cuadro 1) indican que los CGA que reflejan mejor las relaciones de las áreas de endemismo (por tener menor número de duplicaciones) de las 3 propuestas de regionalización fueron los generados con el supuesto 0; para la hipótesis de áreas de endemismo de Marshall y Liebherr (2000) se obtuvo una duplicación menos en el género *Phrynosoma* bajo el supuesto 0 con relación al supuesto 1; para la de Flores-Villela y Goyenechea (2001) se logró una duplicación menos en los géneros *Ateuchus* y *Phrynosoma*; mientras que para las áreas de endemismo de Morrone (2004, 2006) se presentó una duplicación menos en el género *Ateuchus*. Debido a que los CGA de los consensos de Nelson y mayoría resultaron distintos bajo el supuesto 0 en la propuesta de regionalización de Morrone (2004, 2006), se utilizaron las pérdidas para elegir entre ellos, donde los géneros *Crotalus*, *Hologymnetis* y *Viguiera* del consenso de 50% de mayoría son los que tienen menor número de éstas con relación al valor de pérdidas obtenidas con el consenso de Nelson.

Los 3 CGA resultantes del supuesto 0 recuperan las principales relaciones encontradas en esta investigación (los nodos que se muestran en las figuras 5, 6 y 7 no están de manera consecutiva en las imágenes, sino que están en relación con los patrones resultantes), que son: *1)* la división entre la región neártica, ubicada al norte de la Faja Volcánica Transmexicana, y la región neotropical, ubicada al sur de ésta (Figs. 5, 6); *2)* la Faja Volcánica Transmexi-

Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 215-224, 2013
DOI: 10.7550/rmb.32119

Cuadro 1. Datos obtenidos de los árboles reconciliados que se utilizaron para elegir el cladograma general de áreas de cada una de las 3 hipótesis de regionalización (un CGA de Marshall y Liebherr, 2000; un CGA de Flores-Villela y Goyenechea, 2001; un CGA de Morrone, 2004, 2006) que refleja mejor las relaciones entre las áreas de endemismo. En color negro se señalan los que se obtuvieron con el menor número de duplicaciones y en color gris las pérdidas

	Marshall y Liebherr (2000)				*Flores-Villela y Goyenechea (2001)*				*Morrone (2004, 2006)*					
	NM	*NM*			*NM*	*NM*			*Ne*		*Ma*		*NM*	
	S0	*PE*	*S1*	*PE*	*S0*	*PE*	*S1*	*PE*	*S0*	*PE*	*S0*	*PE*	*S1*	*PE*
Atropoides	4	6	4	6	5	14	5	16	4	15	4	15	4	13
Ateuchus	7	15	7	15	5	13	6	16	6	23	6	23	7	22
Crotalus	10	33	10	33	9	28	9	30	7	31	7	30	SD	SD
Dioon	6	24	6	24	7	26	7	26	7	58	7	58	7	49
Hologymnetis	5	21	5	21	5	28	5	29	5	41	5	38	5	39
Mesaspis	2	4	2	4	3	6	3	6	4	18	4	18	4	19
Misantlius	5	8	5	8	6	26	6	30	5	28	5	28	5	26
Porthidium	8	17	8	17	8	20	8	20	7	22	7	22	7	23
Phrynosoma	8	23	9	22	8	19	9	22	SD	SD	SD	SD	9	30
Viguiera	8	11	8	11	8	17	8	16	8	23	8	22	8	22

S0= supuesto 0; S1= supuesto 1; PE= pérdidas; NM= datos donde ambos consensos fueron iguales; Ne= consenso de Nelson; Ma= consenso de mayoría.

cana relacionada con la sierra Madre del Sur (Fig. 5) o un grupo no resuelto formado por la Faja Volcánica Transmexicana, la cuenca del Balsas y la sierra Madre del Sur (Fig. 7) o la sierra Madre del Sur como grupo hermano del clado que forman las áreas de las tierras altas de Chiapas, México y Guatemala y la Faja Volcánica Transmexicana (Fig. 6); *3)* la cordillera de Talamanca relacionada con las tierras altas de Chiapas y Guatemala (Figs. 5, 6); *4)* Baja California como área hermana de California (Fig. 7) y *5)* la relación de las tierras semiáridas de Tamaulipas y el sur de Texas con los desiertos de Sonora y Chihuahua junto con la sierra Madre Occidental (Fig. 6).

Discusión

La historia compleja de la ZTM hace que la interpretación entre las relaciones de las áreas que la conforman sea una tarea complicada (Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Halas et al., 2005; Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009; Morrone, 2010). A pesar de esto, en el presente análisis se encontraron ciertos patrones. Los CGA que se obtuvieron con las hipótesis de regionalización de Marshall y Liebherr (2000) y Flores-Villela y Goyenechea (2001) muestran la división de las áreas de endemismo en 2 grupos, el primero conformado por las áreas ubicadas al norte de la Faja Volcánica Transmexicana (región neártica) y el segundo comprende las áreas localizadas al sur de la Faja Volcánica Transmexicana (región neotropical). Esta división está posiblemente relacionada con los tiempos geológicos de formación de la ZTM, alrededor del Pleistoceno y el Plioceno, respectivamente (Marshall y Liebherr, 2000).

La Faja Volcánica Transmexicana se ha propuesto como el límite entre las regiones neártica y neotropical (Devitt, 2006; Contreras-Medina et al., 2007; Halffter et al., 2008). Esta área empezó su formación durante el terciario temprano y se considera como el sistema montañoso más joven del país (Graham, 1993; Gesundheit y Macías, 2005), el cual actúa como un centro de diversificación y formación de un gran número de especies endémicas para múltiples grupos de organismos (Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Gesundheit y Macías, 2005; Contreras-Medina et al., 2007; Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009; Morrone, 2010; Gámez et al., 2012). A pesar de que todas las áreas de endemismo obtenidas en los diferentes trabajos publicados muestran afinidades

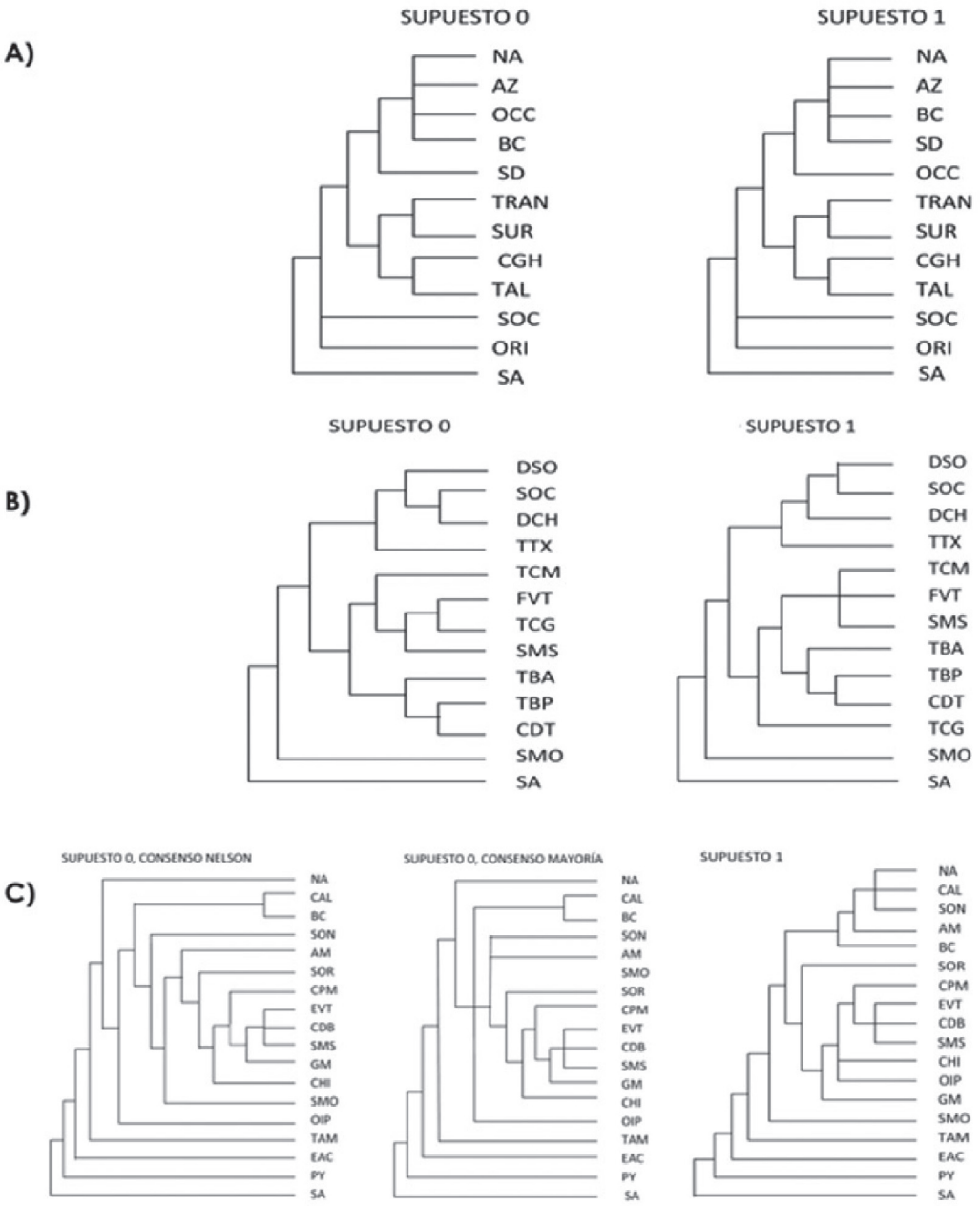

Figura 4. Cladogramas generales de áreas a partir de las 3 hipótesis de regionalización: *a)* Marshall y Liebherr (2000), *b)* Flores-Villela y Goyenechea (2001) y *c)* Morrone (2004, 2006). Las abreviaturas corresponden a los nombres de las áreas de endemismo que se mencionan en las figuras 1 a 3.

con alguna de las regiones (neártica y neotropical), Contreras-Medina et al. (2007) proponen que estas áreas no se deben situar en ninguna de las 2 regiones, porque contienen elementos de ambas. Sin embargo, en este trabajo la Faja Volcánica Transmexicana resultó relacionada con las provincias que tradicionalmente forman parte de la región neotropical (Figs. 5-7), lo que corrobora los resultados de Morrone (2001) y Aguilar-Aguilar et al. (2005), que relacionan a la Faja Volcánica Transmexicana de alguna forma con la sierra Madre del Sur (Figs. 5-7), lo cual ya había sido reconocido en las investigaciones de Marshall y Liebherr (2000), Flores-Villela y Goyenechea (2001), Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009) y Corona et al. (2007).

Revista Mexicana de Biodiversidad 84: 215-224, 2013
DOI: 10.7550/rmb.32119

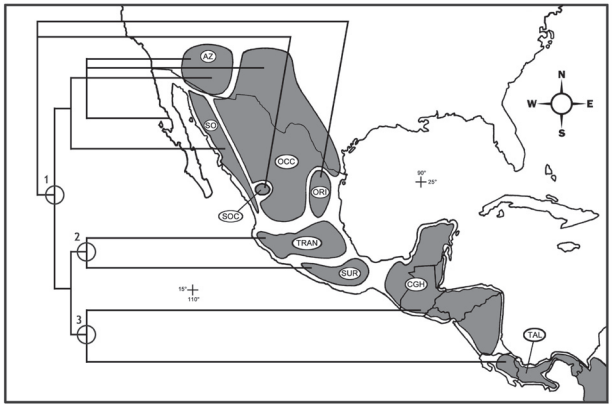

Figura 5. Mapa de la ZTM utilizando la hipótesis de regionalización de Marshall y Liebherr (2000), donde se muestran las relaciones entre las áreas de endemismo que se obtuvieron en el CGA del supuesto 0, que con base en el análisis de los datos de los árboles reconciliados es el que mejor refleja las relaciones entre estas áreas de endemismo. Se observan en el nodo 1, la división entre las áreas de la porción norte (neárticas) y la porción sur (neotropicales) de la ZTM; en el nodo 2, la relación de la Faja Volcánica Transmexicana con la sierra Madre Sur; y en el nodo 3, las tierras altas de Chiapas y Guatemala con la sierra de Talamanca.

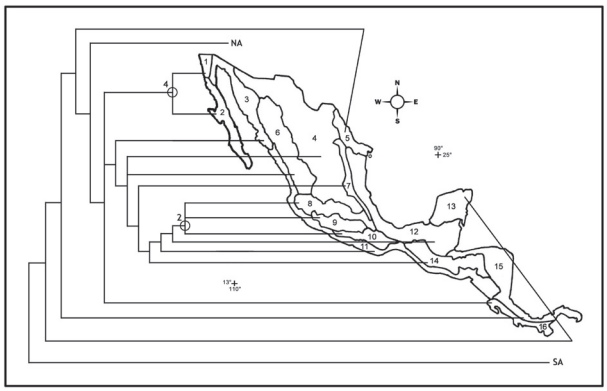

Figura 7. Mapa de la ZTM utilizando la hipótesis de regionalización de Morrone (2004, 2006), donde se muestran las relaciones entre las áreas de endemismo que se obtuvieron en el CGA del supuesto 0 del consenso de mayoría, que con base en el análisis de los datos de los árboles reconciliados es el que mejor refleja las relaciones entre estas áreas de endemismo. Se observan en el nodo 1, la división entre las áreas de la porción norte (neárticas) y la porción sur (neotropicales) de la ZTM; en el nodo 2, la relación de la Faja Volcánica Transmexicana con la sierra Madre Sur y con la cuenca del Balsas, y en el nodo 4, la relación de Baja California con California.

Al norte de la Faja Volcánica Transmexicana se encontraron 2 patrones principales. Uno de ellos agrupa el

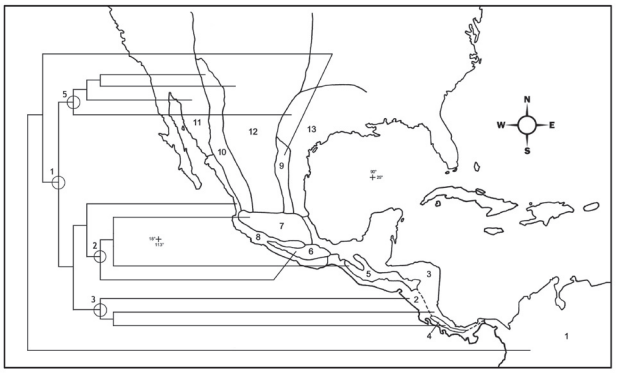

Figura 6. Mapa de la ZTM utilizando la hipótesis de regionalización de Flores-Villela y Goyenechea (2001), donde se muestran las relaciones entre las áreas de endemismo que se obtuvieron en el CGA del supuesto 0, que con base en el análisis de los datos de los árboles reconciliados es el que mejor refleja las relaciones entre estas áreas de endemismo. Se observan en el nodo 1, la división entre las áreas de la porción norte (neárticas) y la porción sur (neotropicales) de la ZTM; en el nodo 2, la relación de la Faja Volcánica Transmexicana con la sierra Madre Sur y con las tierras altas de Chiapas, México y Guatemala; en el nodo 3, las tierras bajas del este de América Central, las tierras bajas del oeste y la cordillera de Talamanca; y en el nodo 5, la relación de la sierra Madre Occidental con el desierto de Chihuahua, el desierto de Sonora y las tierras semiáridas de Tamaulipas y el sur de Texas.

desierto de Chihuahua y la sierra Madre Occidental con el desierto de Sonora y las tierras semiáridas de Tamaulipas y el sur de Texas (Fig. 6). Este patrón es diferente al encontrado en las investigaciones de Morrone et al. (1999) y Riddle y Honeycutt (2006), quienes sugirieron que los desiertos de Chihuahua y Sonora son áreas hermanas. El segundo patrón muestra a Baja California y California como áreas hermanas (Fig. 7), lo que coincide con las investigaciones de Morrone et al. (1999), Espinosa et al. (2000) y Contreras-Medina et al. (2007), quienes las consideran como una sola área natural. A pesar de estos patrones, autores como Flores-Villela y Martínez-Salazar (2009), quienes recuperan relaciones más claras en su trabajo, mencionan que esta zona representa un problema complejo.

En cuanto al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, se puede considerar que el evento vicariante más importante es el surgimiento del istmo de Tehuantepec, región geológicamente muy compleja (Ferrusquía-Villafranca, 1993), que parece haber actuado como barrera en diferentes tiempos del Cenozoico (Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009) y que se ha propuesto como un área donde suceden grandes cambios en los patrones de distribución de muchos grupos (Croizat, 1976). En este estudio, el istmo

de Tehuantepec parece haber causado la división entre las áreas de endemismo que se agrupan en el nodo 2 respecto a las que se ubican en el nodo 3 (Figs. 5, 6). Adicionalmente, la diversificación de Centroamérica también está influenciada por otros eventos vicariantes, como la depresión de Nicaragua que aísla las tierras altas de Chiapas y Guatemala (Marshall y Liebherr, 2000), relación que se observa en el nodo 3 (Fig. 5) y la sierra de Talamanca que surge en el Oligoceno y separa las zonas costeras este y oeste de la porción central de Centroamérica (Kohlmann y Halffter, 1988; nodo 3, Fig. 7). Estos mismos eventos vicariantes han sido reconocidos también mediante un análisis panbiogeográfico de algunas especies de coleópteros (Márquez y Morrone, 2003).

La historia de la ZTM es el reflejo tanto de eventos de vicarianza, eventos de dispersión (Savage, 1982; Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Brooks, 2005; Halas et al., 2005; Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009) y cambios climáticos (Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2009). Derivado de los resultados de 2 de las 3 hipótesis de áreas de endemismo (Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001), se considera que los eventos vicariantes más influyentes en la distribución actual de los organismos de la ZTM son la formación del istmo de Tehuantepec y de la Faja Volcánica Transmexicana los que actúan sobre los patrones de distribución de este a oeste y de norte a sur, respectivamente. Otros posibles eventos vicariantes al sur de la ZTM menos frecuentes fueron la depresión de Nicaragua y la sierra de Talamanca. Respecto a las relaciones detectadas entre las áreas de endemismo ubicadas al norte de la Faja Volcánica Transmexicana, no existe evidencia que permita proponer los posibles eventos vicariantes que dieron lugar a dichas relaciones.

El uso de 3 hipótesis de áreas de endemismo permitió detectar algunas relaciones entre áreas que se consideran relevantes, porque aparecen aun cuando la delimitación de dichas áreas se basó, ya sea en un grupo particular de coleópteros de montaña (familia Carabidae, Marshall y Liebherr, 2000), en la herpetofauna (Flores-Villela y Goyenechea, 2001) o en un conjunto de taxones más amplio derivado del análisis de los trabajos más relevantes sobre el tema (Morrone, 2004, 2006). Se tienen 3 alternativas de áreas de endemismo que además varían en el número y extensión territorial que cada hipótesis incluye, donde aquella con el menor número de áreas permite obtener una mejor resolución de los resultados, ya que no se presenta el problema que aparece cuando se incrementa el número de áreas, que es la ausencia de resultados debido al colapso del programa computacional usado. Sin analizar la calidad de las propuestas de áreas de endemismo, parece que la propuesta de Flores-Villela y Goyenechea (2001) es una buena alternativa porque posee un número intermedio de áreas de endemismo en relación con las otras 2. Por otro lado, considerando que la propuesta de Morrone (2004, 2006) cuenta con un mayor sustento porque cada área posee varias especies endémicas de distintos grupos biológicos, lo que se sugiere es utilizar conjuntos de provincias biogeográficas que estén agrupadas por su probable homología biogeográfica primaria (*sensu* Morrone, 2001), con lo que se reducirá el número de áreas de endemismo a analizar y se aumentará la posibilidad de obtener relaciones más resueltas entre ellas. En este sentido se puede utilizar la propuesta de Morrone y Márquez sobre los componentes bióticos principales de la ZTM (Morrone y Márquez, 2003).

El valor de los resultados de este trabajo radica en la congruencia de patrones detectados a partir de un análisis biogeográfico cladístico poco utilizado, el empleo de 3 propuestas de áreas de endemismo un tanto diferentes (ya que se basan en criterios distintos) y la ventaja de utilizar información filogenética de grupos biológicamente diferentes.

Agradecimientos

A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, donde se llevó a cabo esta investigación. Este trabajo forma parte de la tesis de maestría de la primera autora, quien agradece la beca de posgrado 225994 de CONACYT. A Óscar Flores-Villela, Juan J. Morrone e Isolda Luna-Vega (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México) por la revisión crítica del manuscrito.

Literatura citada

Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina, A. Martínez-Aquino, G. Salgado-Maldonado y A. González-Zamora. 2005. Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED), J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 227-239.

Álvarez, E. y J. J. Morrone. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. Interciencia 29:112-120.

Asiain, J. y J. Márquez. 2003. Revisión sistemática y análisis filogenético del género *Misantlius* Sharp, 1885 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini). Folia Entomológica Mexicana 42:37-64.

Brooks, D. 2005. Historical biogeography in the age of complexity: expansion and integration. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:79-94.

Bryson, R., A. Nieto-Montes de Oca y J. Reyes-Velasco. 2008. Phylogenetic position of *Porthidium hespere* (Viperidae: Crotalinae) and phylogeography of arid-adapted hognosed pitvipers based on mitochondrial DNA. Copeia 1:172-178.

Castoe, T. y C. Parkinson. 2006. Bayesian mixed models and the phylogeny of pit vipers (Viperidae: Serpentes). Molecular Phylogenetics and Evolution 39:91-110.

Contreras-Medina, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográficos y su aplicación a la distribución de gimnospermas en México. Interciencia 31:176-182.

Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega y J. J. Morrone. 2007. Gymnosperms and cladistc biogeography of the Mexican Transition Zone. Cladistic Biogeography 56:905-915.

Contreras-Medina, R. y H. Eliosa-León. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. *In* Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F. p. 197-211.

Corona, A., R. Acosta y J. J. Morrone. 2006. Estudios biogeográficos en insectos de la Zona de Transición Mexicana. *In* Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 71-87.

Corona, A., V. Toledo y J. J. Morrone. 2007. Does the Transmexican Volcanic Belt represent a natural biogeographic unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. Journal of Biogeography 34:1008-1015.

Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética (panbiogeografía) de las Américas, Vol. I-II. Biblioteca Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Caracas, Vol. 16. 454 p.

Dávila-Aranda, P., S. Arias-Montes, R. Lira-Saade, J. Villaseñor y A. Valiente-Banuet. 2002. Phytogeography of the columnar cacti (tribe Pachycereeae) in Mexico: a cladistic approach. *In* Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation, T. Fleming y A. Valiente-Banuet (eds.). University of Arizona Press, Tucson. p. 25-41.

Devitt, T. 2006. Phylogeography of the western lyre snake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. Molecular Ecology 15:4387-4407.

Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del componente mexicano de montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:199-205.

Espinosa, D., J. Llorente y J. J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. Journal of Biogeography 33:1945-1958.

Espinosa, D., J. J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Uso y Estudio de la Biodiversidad, México. D. F. p. 61-94.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. *In* Biological diversity of Mexico: origins and distribution, T. P. Ramamourthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press, New York. p. 3-107.

Flores-Villela, O. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. *In* Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation, J. Johnson, R. Webb y O. Flores-Villela (eds.). University of Texas, El Paso. p. 171-181.

Flores-Villela, O. y E. Martínez-Salazar. 2009. Origin of the herpetofauna of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:817-833.

Gámez, N., T. Escalante, G. Rodríguez, M. Linaje y J. J. Morrone. 2012. Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. Revista Mexicana de Biodiversidad 83:258-272.

Gesundheit, P. y C. Macías. 2005. Biogeografía cladística de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes). *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F. p. 319-338.

Good, D. 1988. Phylogenetic relationships among gerrhonotine lizards: an analysis of external morphology. University of California. Publications in Zoology 121:1-139.

Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. *In* Biological diversity of Mexico: origins and distribution, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press, New York. p. 109-127.

Halas, D., D. Zamparo y D. Brooks. 2005. A protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. Journal of Biogeography 32:249-260.

Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. Folia Entomológica Mexicana 35:1-64.

Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. *In* Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 87-97.

Halffter, G., J. Llorente y J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. *In* Capital natural de México:

conocimiento actual de la biodiversidad, Vol. 1. Comisión Nacional para el Uso y Estudio de la Biodiversidad, México. D. F. p. 67-86.

Huidobro, L., J. J. Morrone, J. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. Journal of Biogeography 33:731-741.

Jadin, R., R. Gutberlet y E. Smith. 2010. Phylogeny, evolutionary morphology, and hemipenis descriptions of the Middle American jumping pitvipers (Serpentes: Crotalinae: *Atropoides*). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 48:360-365.

Kohlmann, B. y G. Halffter. 1988. Cladistic and biogeographical analysis of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae) of Mexico and the United States. Folia Entomológica Mexicana 74:109-130.

Leaché, A. y J. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: evidence for a misleading mitochondrial gene tree. Molecular Phylogenetics and Evolution 39:628-644.

Liebherr, J. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). Canadian Entomologist 126:841-860.

Luna-Vega, I., J. J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. Plant Systematics and Evolution 228:229-239.

Márquez, J. y J. J. Morrone. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 90:15-25.

Marshall, C. y J. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. Journal of Biogeography 27:203-216.

Morafka, D. 1977. A biogeographic analysis of the Chihuahuan desert through its herpetofauna. Dr. W. Junk B. V. Publishers, La Haya. 313 p.

Moretti, A., P. Caputo, S. Cozzolino, P. de Luca, L. Gaudio, G. Siniscalco y D. Stevenson. 1993. A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). American Journal of Botany 80:204-214.

Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. Diversity and Distributions 7:297-300.

Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. Revista Brasileira de Entomologia 48:149-162.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207-252.

Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. Annual Review of Entomology 51:467-494.

Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. Ecography 33:355-361.

Morrone, J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. Journal of Biogeography 29:1095-1104.

Morrone, J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. Southwestern Naturalist 44:507-14.

Morrone, J. J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? Journal of Biogeography 32:1315-1325.

Morrone, J. J. y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. Journal of Biogeography 28:635-650.

Morrone, J. J. y J. Márquez. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. *In* Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 217-220.

Morrone, J. J. y J. Márquez. 2008. Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 24:15-41.

Page, R. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. Systematic Biology 43:58-77.

Panero, J. y E. Schilling. 1988. Revision of *Viguiera* section *Maculatae* (Asteraceae: Heliantheae). Systematic Botany 13:371-406.

Ratcliffe, B. y A. Deloya. 1992. The biogeography and phylogeny of *Hologymnetis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) with a revision of the genus. Coleopterists Bulletin 46:161-202.

Riddle, B. y R. Honeycutt. 2006. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. Journal of Arid Environments 66:435-461.

Savage, J. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? Annals of the Missouri Botanical Garden 69:464-547.

Warren, B. y B. Crother. 2001. Métodos en biogeografía cladística: el ejemplo del Caribe. *In* Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 233-243.