



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA EVOLUTIVA

**EFFECTOS DEL PLEISTOCENO EN LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA
BIOTA DE LAS TIERRAS BAJAS DE MESOAMÉRICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CÉSAR ANTONIO RÍOS MUÑOZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. JESÚS ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS SOLÍS
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA EVOLUTIVA

**EFFECTOS DEL PLEISTOCENO EN LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA
BIOTA DE LAS TIERRAS BAJAS DE MESOAMÉRICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CÉSAR ANTONIO RÍOS MUÑOZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. JESÚS ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS SOLÍS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/328/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **19 de mayo de 2014**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **RÍOS MUÑOZ CÉSAR ANTONIO** con número de cuenta **94192869** con la tesis titulada: **"EFECTOS DEL PLEISTOCENO EN LOS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LA BIOTA DE LAS TIERRAS BAJAS DE MESOAMÉRICA"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**:

Presidente:	DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Vocal:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Secretario:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente:	DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO
Suplente	DR. JESÚS ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS SOLÍS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 10 de junio de 2014.


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

A los proyectos e instituciones que brindaron apoyo económico para el desarrollo de este trabajo:

- Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de estudios de posgrado (número de becario 164736).
- Proyecto de investigación CONACyT 152060.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF), por el apoyo otorgado a través del Young Researcher Award 2011.

A los miembros de mi comité tutor:

- Dr. Enrique Martínez Meyer
- Dr. Jesús Alejandro Espinosa de los Monteros Solís
- Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Dedico este trabajo a mi madre, Eliuth T. Muñoz Rivera y a mis abuelos Luciano y Margarita, por todas sus enseñanzas a lo largo de mi vida y por el ejemplo que me han dado todos estos años. Gracias a mi familia por su apoyo incondicional.

A Adolfo por sus consejos, su amistad y sobre todo por formarme profesionalmente.

A Deborah por su cariño y paciencia, ¡gracias por estar ahí!

A mis latas favoritas Claudia, Daniela y Tania que junto con Deborah nos hemos reído y chismeado de tantas cosas.

A todos los que me han aguantado durante este tiempo, en especial a mis profesores, amigos y compañeros del Museo de Zoología, Oscar, Livia, Gordillo, Fanny, Luis, Erick, Enrique, Gala, Héctor, Anahí, Susette, Marco, Chuy, Polo, Aura, Marisol, Arturo, Cayetano porque de todos he aprendido algo.

A mis amigos y maestros Octavio y Enrique por sus por alentarme en todo momento.

A quienes me ayudaron, ofrecieron información e hicieron revisiones críticas a partes de este trabajo: Tania, Deborah, Claudia, Daniela, Luis, Juan José, Nandadevi, Flor y Ángela.

A los miembros de mi jurado que amablemente aceptaron e hicieron valiosos comentarios a este trabajo, Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Octavio R. Rojas Soto y Dr. J. Alejandro Espinosa de los Monteros Solís.

A todas aquellas personas que por descuido olvidé mencionar y todos los que han colaborado directa o indirectamente en este proyecto.

¡Gracias!

Alea iacta est

Gaius Iulius Cæsar

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
PRESENTACIÓN.....	5
INTRODUCCIÓN. ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre Norte y Sudamérica?.....	8
CAPÍTULO 1. Evidencias biológicas de las glaciaciones pleistocénicas en México y Centroamérica....	18
CAPÍTULO 2. Evaluación de las diferencias temporales en el nicho ecológico de los mamíferos de Norteamérica entre el último máximo glacial y el presente	54
CAPÍTULO 3. Comparative faunistic phylogeography in Middle American lowlands: is it possible to reconstruct the biogeographic patterns?.....	78
CONCLUSIONES GENERALES.....	127

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Introducción

Figura 1. Delimitación geográfica de Mesoamérica propuesta por Kirchhoff (1943).....	10
Figura 2. Zona de transición propuesta por Vivó (1943), entre las zonas Neártica y Neotropical, con base en su flora.....	11
Figura 3. Zona de Transición Mexicana propuesta por Halffter (1987) con base en la entomofauna y sus sistemas orográficos.....	12
Figura 4. Zona de transición propuesta por Ortega y Arita (1998), con base en la distribución de murciélagos.....	12
Figura 5. Extracto de la región Neotropical propuesta por Wallace (1876).....	13
Figura 6. Provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2001, 2006).....	14

Capítulo 1

Tabla 1. Número de taxones y registros por Clase correspondiente a los taxones extintos en Mesoamérica.....	47
Tabla 2. Número de taxones y registros por Clase correspondiente a los taxones actuales en Mesoamérica.....	47
Tabla 3. Localidades por periodo o edad geológica de acuerdo con su fuente.....	48
Figura 1. Divisiones temporales del Pleistoceno de acuerdo con diferentes fuentes.....	50
Figura 2. Localidades de registro paleoclimatológico en el norte de México durante para Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano para el norte de México.....	51
Figura 3. Localidades de registro paleoclimatológico en el centro de México durante para Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano.....	51
Figura 4. Localidades de registro paleoclimatológico en Centroamérica y sureste de México para el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano.....	52
Figura 5. Localidades fosilíferas con registros pleistocénicos en Mesoamérica, se resaltan en negro las localidades que presentan registros de mamíferos.....	52
Figura 6. Número de taxones y registros por Clase registrados en Mesoamérica.....	53
Figura 7. Refugios pleistocénicos propuestos en Mesoamérica.....	53

Capítulo 2

Cuadro 1. Lista de especies utilizadas en el capítulo 2.....	66
--	----

Cuadro 2. Valores de proporción de varianza y varianza acumulativa de las 19 variables bioclimáticas combinadas de acuerdo con Bentlage et al. (2013).....	67
Cuadro 3. Eigenvalores de los tres primeros componentes principales para las 19 variables bioclimáticas de los conjuntos de coberturas combinadas (CCSM-Presente y MIROC 2.3-Presente) de acuerdo con los métodos de Bentlage et al. (2013).....	68
Cuadro 4. Valores de VEM, proporciones de volumen traslapado y distancias entre centroides para las 22 especies de mamíferos analizadas a partir de datos presentes y fósiles con la combinación de coberturas Presente-CCSM.....	69
Cuadro 5. Valores de VEM, proporciones de volumen traslapado y distancias entre centroides para las 22 especies de mamíferos analizadas a partir de datos presentes y fósiles con la combinación de coberturas Presente-MIROC 2.3.....	70
Figura 1. Screeplots de los componentes principales de las 19 variables combinadas presente-pasado.....	71
Figura 2. Ejemplo de la evaluación de los modelos de nicho para datos fósiles de <i>Antilocapra americana</i>	72

Capítulo 3

Table 1. Mesoamerican lowland species used in the comparative phylogeographic analysis.....	102
Table 2. Comparative chart of the geologic periods and estimations of divergence time intervals and dated nodes per species in Mesoamerican lowlands calculated using mtDNA genes.....	103
Figure 1. Map of Mesoamerica depicting the main geographic features and countries mentioned in the text.....	105
Figure 2. Landscape genetics maps of the species studied in Mesoamerican lowlands.....	106
Figure 3. Maximum values of genetic divergence between pairs of monophyletic groups located in Mesoamerica according to the temporal framework.....	107
Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands.....	108-112
Table S1. List of samples per species used in the analyses.....	113-126

RESUMEN

El entendimiento biogeográfico en México y Centroamérica ha llevado al planteamiento de diferentes hipótesis para explicar la distribución de su biota. Particularmente, se ha centrado en la identificación e interpretación de los patrones formados por las especies que habitan en las montañas, minimizando aquellos distribuidos en las tierras bajas, asociadas principalmente a los bosques tropicales. Además, distintas explicaciones sugieren un efecto directo de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno en los patrones de distribución actual. Por esta razón, el objetivo de esta tesis es evaluar si los patrones biogeográficos que se encuentran en la zona Mesoamericana se encuentran asociados a los eventos climatológicos ocurridos durante el Pleistoceno.

Para poder desarrollar esta tesis fue necesario definir la región de estudio e identificarla a través del reconocimiento de patrones biogeográficos y zonas de transición. De esta manera, se reconoció la parte tropical de México hasta el Istmo de Panamá como una zona biogeográficamente distinguible, ésta no posee límites rígidos sino que se van difuminando con las zonas circundantes: la región Neártica (al norte), con el dominio Antillano (al este) y con el dominio Noroeste de América del Sur (al sur). Esta región, debido al gran parecido que existe con la "Mesoamérica antropológica", se ha denominado "Mesoamérica biótica" dado que no existe un consenso en la forma de nombrarla.

Se hizo también una recopilación biológica de la información sobre las glaciaciones ocurridas durante el Pleistoceno en México y Centroamérica. Esto llevó a compilar una base de datos con 5755 registros correspondientes a 1439 taxones de los cuales 1029 pudieron ser identificados hasta la categoría de especie. De todos estos datos, 232 taxones (183 especies) corresponden a especies actualmente extintas o extirpadas de Mesoamérica y 1207 taxones (846 especies) pertenecen a taxones que existen actualmente. Sin embargo, sólo pudieron identificarse 223 localidades encontrándose la mayor parte (82%) en México. El mejor registro paleontológico pleistocénico fue para los mamíferos, seguido por bivalvos y gasterópodos, aunque estos últimos muy restringidos geográficamente a unas pocas localidades. Por otro lado, la revisión de la literatura mostró que son pocos los taxones que han intentado probar el efecto de las glaciaciones pleistocénicas, la mayor parte de ellos asociados a zonas montañosas y sólo unos cuantos para las tierras bajas.

Debido a que la mejor representación del registro fósil es para los mamíferos, de ellos se decidió identificar las especies que presentaran distribución temporal tanto en el último máximo glacial como en el presente. La evaluación de las diferencias temporales en las condiciones ambientales de los registros de una misma especie, se realizó como una aproximación a la

identificación temporal de su nicho ecológico. Para poder contar con una mejor representación del nicho ecológico de las especies se decidió incluir los datos para toda Norteamérica. Se obtuvieron resultados para 22 especies en los que se analizaron los nichos ecológicos de las especies en un espacio tridimensional a partir del volumen de elipsoide mínimo (VEM) para dos escenarios en el último máximo glacial (CCSM y MIROC 2.3) y el presente. A partir de los datos fósiles y presentes se compararon el tamaño en el volumen de los nichos en los que se midió el traslape existente entre ellos y sus centroides para evaluar cambios existentes. El sobrelape de los VEM creados con datos fósiles y presentes mostraron similitud aunque la distribución de los datos puntuales originales es totalmente diferente; sin embargo, los datos provenientes de los centroides al ser evaluados con datos aleatorios sólo siete especies mostraron diferencias por encima de lo esperado al azar y el resto (15 especies) tuvieron diferencias conforme lo esperado al azar. Estos resultados muestran que es necesario considerar cuidadosamente el conservadurismo de nicho ya que ha sido considerada como hipótesis *a priori* en los trabajos hechos al pleistoceno dada la falta de registro fósil.

Finalmente, a partir de una recopilación de trabajos de filogeografía intraespecífica referidos a taxones de tierras bajas de Mesoamérica se realizó un análisis de filogeografía comparada en la que se evaluaron nueve taxones de animales, incluyendo insectos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Para este análisis se realizaron estimaciones de los tiempos de divergencia entre linajes de cada especie para ser identificados geográficamente mediante la interpolación de datos genéticos. De esta manera, fue posible identificar geográficamente donde han ocurrido los eventos de divergencia y que estimación temporal presentan. Los resultados obtenidos muestran que los eventos de divergencia que han modelado la historia biogeográfica de Mesoamérica datan desde el Mioceno hasta el Holoceno, y aunque muchos de los eventos se identificaron para el Pleistoceno, los intervalos temporales no permiten tener la certeza de que hayan sido causados por el último máximo glacial.

ABSTRACT

The biogeographic understanding of Mexico and Central America has taken different hypotheses to explain the distribution of the biota. Particularly, it has been focused on the identification and interpretation of the patterns of mountain species, leaving aside those distributed in the lowlands, mainly associated with tropical forests. In addition, other explanations suggest a direct effect of Pleistocene climatic oscillations in the current distribution patterns. Therefore, the aim of this thesis is to assess whether the biogeographic patterns found in the Mesoamerican region are associated to climatic events during the Pleistocene.

To develop this thesis, it was necessary to define and to identify the study area through the recognition of biogeographic patterns and transition zones. Thus, the tropical part of Mexico to the Isthmus of Panama is recognized as a distinct biogeographic region. This region does not have clear boundaries but they blur with the surrounding areas: the Nearctic region (north), with the Antillean domain (east) and the Northwest of South America domain (south). Due to the great similarity that exists with the "anthropological Mesoamerica", it has been called "biotic Mesoamerica" given that there is no consensus to name it.

Also, it was made a review of biological information about the glaciations occurred during the Pleistocene in Mexico and Central America. A database was compiled with 5755 records from 1439 taxa, and only 1029 could be identified to the species level. From all these data, 232 taxa (183 species) correspond to currently extinct or extirpated species from Mesoamerica and 1207 taxa (846 species) belong to extant taxa. However, only 223 localities could be identified, most of them (82%) in Mexico. The best Pleistocene fossil record was for mammals, followed by bivalves and gastropods, although the latter ones are geographically restricted to a few locations. Furthermore, the literature reviewed showed that only in a few taxa there has been attempt to test the effect of Pleistocene glaciations, most of them associated with mountainous areas and only a few to the lowlands.

Because the fossil record for mammals presents the best geographic and taxonomically representation, it was decided to consider the species with temporal distribution in the last glacial maximum and the present. The evaluation of temporal changes in environmental conditions of a given species was used as an approach to the temporal ecological niche. To have a better representation of the ecological niche of the species it was decided to include the data found for North America. There were obtained results for 22 species which were analyzed in three-dimensional space through their ecological niches. The analysis considered the minimum volume ellipsoid (MVE) for two scenarios in the last glacial maximum (CCSM and MIROC 2.3). Fossil and

present data were compared on their niches volume sizes, and the overlap between them and the distance between their centroids to evaluate existing changes. The overlap of VEM created with fossil and present data showed similarity, although the distribution of the original data points is totally different. However; the evaluation of centroids *versus* random data showed that in seven species the differences are higher than expected by chance, and the others (15 species) the differences are as expected at random. These results illustrate the need to carefully consider the niche conservatism hypothesis, due to it has been considered the *a priori* hypothesis on the studies done where there is absence of Pleistocene fossil record.

Finally, from a review of intraspecific phylogeography studies referred to lowland Mesoamerican taxa, it was performed an analysis of comparative phylogeography of nine animal taxa, including insects, amphibians, reptiles, birds and mammals. For this analysis estimates of divergence times among lineages for each species were identified, and geographical interpolation of genetic data were performed. In this way, it was possible to identify geographically where events have occurred and divergence time estimation was presented. The results show that divergence events in the biogeographic history of Mesoamerica dates from the Miocene to Holocene, and although many of the events were identified for the Pleistocene, the time intervals cannot be attributable to the last glacial maximum.

PRESENTACIÓN

La historia biogeográfica de México y Centroamérica ha llamado la atención de muchos investigadores, quienes han desarrollado hipótesis sobre su biota. En este sentido, el conocimiento biogeográfico ha dejado de ser meramente descriptivo y ha pasado a ser analítico, por lo que nuevos enfoques y métodos han surgido con el paso del tiempo y el planteamiento de nuevas ideas. En muchos de estos trabajos existe un sesgo a analizar taxones con distribuciones en tierras altas, ya que debido a su restricción geográfica, presentan áreas de distribución fáciles de delimitar. En contraste, los taxones de tierras bajas usualmente presentan distribuciones mucho más extensas, en donde la continuidad ambiental de los bosques tropicales caducifolios y perennifolios, que dominan estas extensiones, son difíciles de evaluar. Además, los factores históricos sin duda han jugado un papel importante en la conformación biótica, en general, por lo que su evaluación de manera explícita es interesante.

El presente trabajo pretende diferentes aspectos de la historia biogeográfica de México y Centroamérica, sobre todo aquellos asociados con los eventos ocurridos en la historia geológica reciente. Estos diferentes aspectos se detallan en una introducción y tres capítulos donde se definen conceptos, intenta resolver el problema desde diferentes perspectivas. Finalmente, se ofrecen conclusiones generales de los resultados obtenidos en conjunto y de los elementos que son relevantes en el entendimiento biogeográfico de la región.

Es necesario señalar que existen límites naturales asociados a las regiones tropicales debido a factores bióticos identificables. La definición geográfica del área de estudio de esta “Mesoamérica biótica” a partir de diferentes estudios biogeográficos y la identificación de patrones de distribución, que conforman áreas de endemismo, se aborda en la introducción. Existe controversia sobre los límites geográficos que deben ser considerados y los elementos bióticos que los conforman, estos límites en realidad son identificados como gradientes de intercambio con zonas aledañas como las Antillas y Sudamérica proponiendo el reconocimiento de una unidad biótica diagnosticable a partir

del consenso de la información biológica disponible. El reconocimiento de Mesoamérica abordado desde el punto de vista biótico, y no antropológico, finalmente permite denotar un área rica y representar una historia biológica completa.

A pesar de lo fragmentado de la información, es posible conocer parte de los efectos producidos por los cambios climáticos del Pleistoceno debido a su cercanía temporal con el tiempo presente. El conocer el estado de la biodiversidad a través del registro paleontológico, las reconstrucciones paleoambientales por medio de palinología, registro de diatomeas, o incluso a partir de las inferencias indirectas como los planteamientos de refugios pleistocénicos determinados por patrones de distribución de las especies, o por estudios filogeográficos, es abordado en el primer capítulo.

La perspectiva histórica del conocimiento biológico permite también identificar modificaciones a niveles ecológicos durante la historia de las especies. Dado que el registro fósil más completo que se tiene de los vertebrados terrestres es para los mamíferos, y varias de las especies se han identificado como las mismas en el Pleistoceno y el presente, se hace un análisis en el segundo capítulo, en el que se determinan las condiciones ambientales asociadas a registros del último máximo glacial y el presente. El uso de los métodos multivariados, utilizando los datos en su manera más simple, se encuentra que las características ambientales no son las mismas en ambos tiempos y por lo tanto la transferencia que se hace cuando se realizan modelos de nicho ecológico no debe ser considerada de manera directa.

Uno de los aspectos clave en el estudio biogeográfico es el factor temporal, el cual está implícito en los diferentes análisis biogeográficos, aunque en pocas ocasiones se hace su inclusión de manera explícita. Una forma de incluirlo es utilizando la información filogeográfica disponible, a través del cálculo de tiempos de divergencia, si bien este último ha sufrido diferentes críticas, es una aproximación que permite tener un marco de referencia temporal. Al analizar y comparar la divergencia genética por medio de sistemas de información geográfica y asociarlo a los tiempos en los que ocurrieron, permite conocer a mejor detalle los aspectos biogeográficos ocurridos con los

diferentes taxones de las tierras bajas mesoamericanas utilizados en el análisis. En este sentido, la identificación de historias que datan desde el Mioceno permite reconocer que las inferencias hechas a partir de los efectos de las glaciaciones no necesariamente son la causa de la conformación biogeográfica actual, lo cual es detallado y abordado en el tercer capítulo.

Indudablemente aún quedan muchas cosas por hacer y diferentes formas de seguir abordando el problema. Sin embargo, se espera que estas contribuciones sean parte del entendimiento de la región Mesoamericana, y que a su vez sirvan de base para que sigan generándose preguntas sobre la distribución de la biota que en ella se distribuye.

INTRODUCCIÓN

**¿ES POSIBLE RECONOCER UNA UNIDAD BIÓTICA
ENTRE NORTE Y SUDAMÉRICA?**

Revista Mexicana de Biodiversidad 84 (3): 1022-1030.



¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur?

Is it possible to recognize a biotic unit between North and South America?

César A. Ríos-Muñoz[✉]

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ rmuñoz98@ciencias.unam.mx

Resumen. Existen discrepancias al delimitar y reconocer bióticamente la parte central del continente americano, principalmente el área comprendida entre el sur de México y el norte de América del Sur. La delimitación de esta zona se ve dificultada al observar características propias, producto de los patrones de distribución de las especies y en establecer criterios en los que se base su reconocimiento. Este trabajo presenta diferentes argumentos sobre la existencia de esa región por medio de su conocimiento biogeográfico, con el fin de proponer una "Mesoamérica biótica" que pueda ser reconocida y diferenciada de las zonas adyacentes por gradientes bióticos. Se plantean criterios que deben ser considerados y los problemas que se presentan en el entendimiento de la región.

Palabras clave: biogeografía, delimitación, Neotrópico, patrones biogeográficos, México, Centroamérica.

Abstract. There are differences in the biotic delimitation and recognition of the central part of the Americas, specifically from southern Mexico to northern South America. The delimitation of this area has been difficult when typical characteristics, product of patterns of distribution of the species, and diagnostic criteria are considered in its identification. This study present different arguments about the existence of a "biotic Mesoamerica" trough the biogeographical knowledge, which can help in its recognition and its differences from neighboring areas by biotic gradients. Some criteria have been considered and the problems present in the understanding of the region have been discussed.

Key words: biogeography, delimitation, Neotropics, biogeographic patterns, Mexico, Central America.

Introducción

En 1943, Paul Kirchhoff acuñó el término Mesoamérica para referirse a un conjunto de pueblos precolombinos que presentaban caracteres culturales en común; incluso los delimitó geográficamente, al norte coincidiendo con los límites tropicales en México y al sur hasta el occidente de Costa Rica (Kirchhoff, 1943, Fig. 1). Resulta interesante observar que estos límites coinciden de manera aproximada con los límites geográficos de la distribución de muchas especies de plantas y animales (Vivó, 1943), por lo que podemos encontrar, al igual que con las culturas prehispánicas, elementos característicos, compartidos o ausentes en esta región. La similitud entre rasgos culturales y bióticos también se ha discutido en regiones geográficas más amplias como Latinoamérica y el Neotrópico; donde, a pesar de la congruencia geográfica entre ambos, es posible asociar cada concepto con características culturales y

bióticas respectivamente, estableciendo definiciones para propósitos diferentes (Simpson, 1964). Aunque resulta complicado admitir que exista una unidad biótica que se encuentre limitada por aspectos culturales, es claro que al igual que con las culturas, existen elementos biológicos que difieren de forma significativa de las zonas adyacentes en las que se ubican (Wallace, 1876). Indudablemente existe un factor común a esta congruencia, ya que tanto los límites de las especies como los de las culturas se han visto influenciados por factores ambientales (de Mendizábal, 1946; Simpson, 1964).

Recientemente, Winker (2011) opinó sobre el término biogeográfico adecuado para definir la región que se encuentra entre América del Norte y del Sur, haciendo referencia a que el término América Media o América Central (Middle America), que incluye desde el sur de los Estados Unidos hasta el istmo del Darién, Panamá, incluyendo las Antillas, con excepción de Trinidad y Tobago (Baird, 1864-1872: 1) "tiene una mayor exactitud geográfica y biogeográfica en su definición" (Winker 2011: 5). Además, propuso que el término debe ser

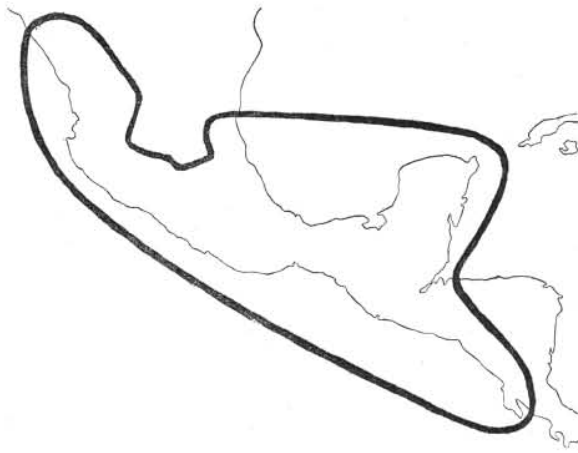


Figura 1. Delimitación geográfica de Mesoamérica propuesta por Kirchhoff (1943).

oficialmente reconocido, ya que se utilizó por primera vez en la literatura científica en 1864 (Baird, 1864-1872: 1). Sin embargo, esta afirmación carece de un contexto histórico y un conocimiento biogeográfico completo de la región que permita discernir si es adecuada o no, pues el término *América Media* también se ha utilizado en un contexto geopolítico más que biológico (Lasserre, 1976). En la literatura biológica no existe consenso sobre la definición biótica de Mesoamérica, pues para algunos autores incluye todo México y Centroamérica (Flores y Gerez, 1994; Arroyo-Cabrales et al., 2007), para otros del sureste de México hasta Panamá (Navarro et al., 2001; Ford, 2005) o desde la península de Yucatán hasta Panamá (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo [Ccad], 2002; Cavers et al., 2003), lo que provoca un concepto vago y sin el rigor necesario para poder establecer una unidad reconocible. Además, los conceptos bióticos de Mesoamérica y América Media no deben ser considerados como sinónimos, pues se refieren a áreas con diferente extensión geográfica, dado que en todas las definiciones anteriores Mesoamérica se encuentra dentro de América Media excluyendo el sur de los Estados Unidos y las Antillas (Winker, 2011; Baird 1864-1872).

Por estos motivos, el presente trabajo pretende dar a conocer una visión general del panorama biogeográfico de la parte central del continente americano, de manera tal que pueda contarse con la información necesaria para establecer los límites, conocer los factores que han jugado un papel en la historia biótica de la región y sobre todo, que sea posible reconocer la existencia biótica de Mesoamérica, si fuera el caso, aun sin Mesoamérica, parafraseando el trabajo de Wilkerson (2000).

Elementos bióticos y sus afinidades en la región

Varios trabajos biogeográficos se han centrado en la explicación del origen de la biota en México y Centroamérica. Los trabajos de Savage (1966, 1982) con herpetofauna; Halffter (1961, 1964a, 1976, 1978) con insectos y Delgadillo (1979, 1986) con musgos, presentan elementos en común, lo que demuestra historias biogeográficas compartidas caracterizadas por distintas afinidades. Si bien estas propuestas están basadas en la dispersión para explicar el origen de la biota, es interesante notar que los 3 autores sugieren la existencia de un elemento mesoamericano, de un origen relativamente reciente, que hace evidente la identificación de una parte de la biota restringida a esta zona. Además, coinciden también en la presencia de un elemento sudamericano que hace innegable la dispersión de elementos del sur hacia el norte. Un elemento destacado es el componente proveniente del norte (norteño antiguo [Savage, 1966; 1982] o paleoamericano/Neártico [Halffter, 1964b, 1976]) con mayores afinidades neárticas y que para algunos autores está dado por patrones de dispersión norte-sur (Savage, 1966, 1982), aunque hay quienes sugieren que se trata de un elemento autóctono del norte de México (Flores, 1991; Rzedowski, 1991a). Los elementos antes mencionados fueron sintetizados por Savage (1966, 1982) como explicación biogeográfica para la herpetofauna del sureste de México y Centroamérica, reconociendo 4 patrones que constituyen la herpetofauna mesoamericana: 1) mesoamericano, básicamente compuesto por géneros endémicos de México y Centroamérica; 2) septentrional antiguo, con géneros extratropicales de Europa y América del Norte; 3) sudamericano, géneros sudamericanos llegados recientemente a Mesoamérica; y 4) septentrional reciente, géneros extratropicales de la zona árida de México y América del Norte. A partir de éstos, los procesos que explican la historia biogeográfica están basados en eventos de dispersión seguidos por vicarianza: dispersión de América del Sur en el Cretácico tardío seguida de aislamiento antes de la formación del istmo de Panamá, dispersión norteamericana antes del Eoceno seguida por la fragmentación de las biotas en Norte y Centroamérica en el Oligoceno, y dispersión reciente desde América del Sur con el cierre del istmo de Panamá en el Plioceno (Savage, 1982). Esta explicación ha tenido influencia en las interpretaciones biogeográficas para la diversificación de la herpetofauna mexicana (Flores, 1991) y algunos elementos han sido considerados como parte importante en el reconocimiento de los patrones biogeográficos actuales con mamíferos (Webb, 2006; Ceballos et al., 2010; Ferrusquia-Villafranca et al., 2010).

El resultado de la mezcla de los elementos bióticos mencionados, aunado a factores geológicos y ambientales,

ha producido una elevada riqueza de especies y una alta tasa de diferenciación *in situ*, dando como resultado una cantidad importante de endemismos (Rzedowski, 1991a; Flores-Villela y Navarro, 1993; Flores y Gerez, 1994; Peterson y Navarro, 2000) que forman parte del elemento que es característico entre América del Norte y del Sur. Se estima que en la región comprendida por México y Centroamérica existen unas 2 500 especies de vertebrados endémicos (Flores y Gerez, 1994), aproximadamente el 64% de las especies de fanerógamas para México y norte de Centroamérica (Rzedowski, 1991b), y grupos como copépodos presentan hasta un 41% de especies endémicas tan solo en la península de Yucatán (Suárez-Morales y Reid, 2003).

Estas altas concentraciones de especies endémicas se encuentran asociadas principalmente con zonas montañosas (Gutiérrez, 2009), dominadas por bosques densos con valores altos de humedad (Watson y Peterson, 1999), representadas por bosques de encinos, coníferas, mesófilos (Rzedowski, 1978) y matorrales subalpinos (Gutiérrez, 2009), y en las tierras bajas las áreas dominadas por bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (Rzedowski, 1978; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012). En estos últimos, es posible encontrar que hasta el 60% de las plantas que componen este tipo de vegetación tienen una distribución restringida sólo a México (Lott y Atkinson, 2010), y en el caso de los vertebrados terrestres, más del 50% de las aves de la zona tropical de México y Centroamérica (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012) y una tercera parte de la mastofauna y herpetofauna de México (García, 2006).

Identificación de la región como zona de transición

Aunque pudiera establecerse el límite latitudinal de los trópicos como la delimitación entre las regiones Neártica y Neotropical en el centro de México, es difícil trazar una única línea, ya que depende de los grupos taxonómicos

que se utilicen como forma de evaluación (Escalante et al., 1998). Por esta razón, varios autores han reconocido la existencia de una zona de transición más que un límite, donde es posible encontrar una mezcla de elementos bióticos que pueden pertenecer a ambas regiones (Townsend, 1895; Vivó, 1943; Halffter, 1964a, b, 1976, 1978, 1987; Ortega y Arita, 1998; Morrone, 2004a).

Las zonas de transición se localizan en los límites de las regiones biogeográficas y representan una mezcla de elementos bióticos que es promovida por cambios históricos y ecológicos (Morrone, 2004a). De manera general, se pueden encontrar varias propuestas que cubren los aspectos generales en la descripción de una zona de transición; entre ellas se encuentran las de Vivó (1943), basadas en la distribución de la flora y posteriormente contrastadas con la fauna que presenta la Zona de Transición Mexicana-Centroamericana, que tiene una extensión geográfica coincidente con la Mesoamérica de Kirchhoff (1943) y otra zona de contacto antillana que incluye parte de las Antillas Mayores y el sur de la Florida (Fig. 2). Otra propuesta, la más conocida y difundida, fue realizada por Halffter (1964a, b, 1976, 1978, 1987) llamada Zona de Transición Mexicana (ZTM), que está descrita a partir de la entomofauna, principalmente la asociada a zonas montañosas y se extiende desde el suroeste de Estados Unidos hasta Nicaragua, aunque nunca muestra un mapa para apreciar la delimitación completa (Fig. 3). Una tercera, ha sido establecida por Ortega y Arita (1998), quienes con base en la distribución de los murciélagos han establecido que existe una zona transicional que comprende zonas montañosas y bajas, extendiéndose desde Sonora y Tamaulipas (en los extremos este y oeste), abarcando la Faja Volcánica Transmexicana (en el centro) hasta las tierras altas de Oaxaca y Chiapas (Fig. 4). La evidencia de que la región comprendida entre América del Norte y del Sur es una zona de transición que ha sido



Figura 2. Zona de transición propuesta por Vivó (1943), entre las zonas Neártica y Neotropical, con base en su flora.

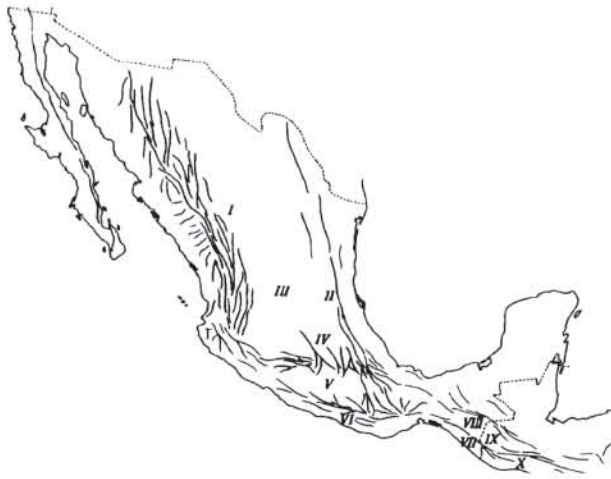


Figura 3. Zona de Transición Mexicana propuesta por Halffter (1987), con base en la entomofauna y sus sistemas orográficos: I, Sierra Madre Occidental; II, Sierra Madre Oriental; III, Altiplano Mexicano; IV, Eje Volcánico Transmexicano; V, Cuenca del Balsas; VI, Sierra Madre del Sur; VII, Sierra Madre de Chiapas; VIII, Macizo Central de Chiapas; IX y X, Núcleo Centroamericano.

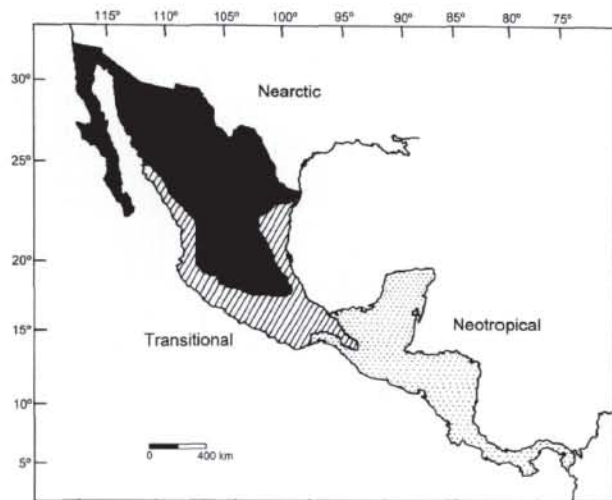


Figura 4. Zona de transición propuesta por Ortega y Ariza (1998), con base en la distribución de murciélagos.

reconocida también a través de taxones acuáticos como copépodos (Suárez-Morales, 2003; Suárez-Morales et al., 2004a) y peces (Miller, 1966), aunque no establecen una delimitación geográfica. Todas las propuestas coinciden en que se trata de una zona compleja, donde existe una diversidad alta, que es más bien una característica inusual que la identifica (Morrone, 2004a) y geográficamente

todas incluyen parte de las zonas tropicales de México y Centroamérica.

Reconocimiento del área como unidad biogeográfica. Se han reconocido las diferencias bióticas entre las regiones Neártica y Neotropical y se ha establecido su límite en el centro de México, sur de Florida y las Antillas (Morrone, 2001; Morrone y Escalante, 2009). Algunos autores han identificado el norte del Neotrópico como un área reconocible y la han propuesto como una o varias zonas biogeográficas. Por ejemplo, Wallace (1876) reconoció la región Tropical Norteamericana o región Mexicana (que incluye las vertientes oriental y occidental de México hasta el Darién, Panamá) y una región Antillana (restringida a las Antillas con excepción de Trinidad y Tobago, Fig. 5). Por otro lado, Morrone (2001, 2006) reconoce estos elementos en una subregión Caribeña en la que se encuentran los dominios Mesoamericano, Antillano y del noroeste de América del Sur (Fig. 6), algo muy similar a lo propuesto recientemente por Holt et al. (2013).

Es importante señalar que hay quienes piensan que las Antillas no deben ser consideradas del todo como una mezcla de las biotas de América del Norte y del Sur, pues los taxones que ahí habitan han derivado completamente de América del Sur (Savage, 1974) o como zona de transición, no posee las mismas proporciones que se presentan en la parte continental (Vivó, 1943). Sin embargo, existen modelos biogeográficos en donde se ha considerado la composición biótica de las Antillas estrechamente relacionada con la biota centroamericana (Rosen, 1975), e incluso con el norte de América del Sur (Croizat, 1976). Esto puede ser relacionado directamente con los procesos geológicos de la formación de las Antillas y Centroamérica, los que sugieren un origen Pacífico de la placa Caribe (Pindell et al., 2006).

Hasta el momento ningún trabajo ha establecido las relaciones entre los elementos que se encuentran al norte del Neotrópico. Sin embargo, es posible identificar patrones diferenciales entre los dominios (*sensu* Morrone, 2006) de acuerdo con su composición biótica, definiéndolos como elementos independientes estrechamente relacionados (Morrone, 2001).

Debido a que las explicaciones biogeográficas han sido adecuadas únicamente a ciertos grupos taxonómicos, al igual que la descripción de provincias biogeográficas; p. ej. plantas (Rzedowski, 1978), peces (Miller, 1966), herpetofauna (Smith, 1940, 1949), mamíferos (Goldman y Moore, 1945; Ryan 1953), no ha sido posible obtener un patrón general aplicable a la biota de la región. Por lo tanto, el desarrollo de modelos de consenso para el establecimiento de provincias biogeográficas (Stuart, 1964; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001, 2002, 2006) y el desarrollo de métodos que identifiquen la homología



Figura 5. Extracto de la región Neotropical propuesta por Wallace (1876), en las que se numeran las subregiones 2, Brasileña; 3, Mexicana y 4, Antillana.

biogeográfica (Morrone, 2004b), han creado un mejor entendimiento del área intentando establecer sus límites en los que varios trabajos han destacado la complejidad biogeográfica de la zona.

Homología y entendimiento de las relaciones biogeográficas

Establecer jerárquicamente las relaciones entre las áreas de endemismo es parte del reconocimiento de patrones de homología biogeográfica primaria (Morrone, 2004b). De esta forma se han reconocido 5 provincias en la Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), 5 provincias para el dominio Mesoamericano (Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Chiapas, este de Centroamérica, Oeste del Istmo de Panamá) y la Península de Yucatán, como la única área continental agrupada dentro del dominio Antillano (Morrone, 2001, 2002; Fig. 6). Sin embargo, el reconocimiento de las relaciones entre las áreas está dado por homología secundaria (Morrone, 2004b), la cual se establece a partir de patrones dados por vicarianza, lo que permite reconocer no sólo los componentes bióticos, sino contar con métodos que permitan la reconstrucción de las relaciones entre las áreas de endemismo con base en las filogenias de los taxones que las habitan (Humphries y Parenti, 1999).

Los trabajos con base en este fundamento tuvieron

especial interés en la parte norte del Neotrópico (Rosen, 1978; Liebherr, 1991, 1994; Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001), ya que incluso el primer ejemplo del establecimiento de procesos vicariantes y métodos en biogeografía cladística se realizó en esta zona (Rosen, 1978; Platnick, 1981). Además, se reconocieron los patrones mesoamericanos y se describieron las relaciones entre las áreas de distribución. Sin embargo, no existe un consenso entre las relaciones que guardan las diferentes áreas (Morrone, 2001), por lo que se considera que sigue en una etapa descriptiva.

Uno de los problemas han sido las relaciones biogeográficas de la península de Yucatán, la cual se ha relacionado directamente con las Antillas (Morrone, 2001; Suárez-Morales y Reid, 2003) o con la parte continental (Morrone et al., 1999; Marshall y Liebherr, 2000; Ramírez-Barahona et al., 2009), aunque no se ha considerado si esta aparente incongruencia es producto de que se estén analizando 2 historias biogeográficas producidas por una diferencia temporal, una asociándola con las Antillas (Suárez-Morales y Reid, 2003) por su relación geológica desde el Paleoceno y una más reciente que se estableció a partir del cierre del istmo Centroamericano a finales del Plioceno.

Otro problema que se presenta es la definición de la región hacia su límite sur. Aunque se ha propuesto que hay una continuidad biogeográfica hasta la región del istmo



Figura 6. Provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2001, 2006) en la región Caribe. Zona de Transición Mexicana: 1, Sierra Madre Occidental; 2, Sierra Madre Oriental; 3, Eje Volcánico Transmexicano; 4, Cuenca del Balsas; 5, Sierra Madre del Sur. Dominio Mesoamericano: 6, Costa Pacífica Mexicana; 7, Golfo de México; 8, Chiapas; 9, Este de Centroamérica; 10, Oeste del Istmo de Panamá. Dominio Antillano: 11, Península de Yucatán; 12, Bahamas; 13, Cuba; 14, Islas Caimán; 15, Jamaica; 16, Española; 17, Puerto Rico; 18, Antillas Menores. Dominio Noroeste de América del Sur: 19, Chocó; 20, Maracaibo; 21, Costa de Venezuela; 22, Trinidad y Tobago; 23, Magdalena; 24, Llanos venezolanos; 25, Cauca; 26, Islas Galápagos; 27, Occidente de Ecuador; 28, Ecuador árido; 29, Tumbes-Piura (Modificada de Morrone, 2001).

de Panamá (Morrone, 2001) y no sólo hasta los límites de las zonas de transición propuestas (Vivó, 1943; Halffter, 1987; Ortega y Arita, 1998), no existe un consenso que permita definir un límite como sucede en la parte norte, el cual lo marca la zona tropical (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halffter, 1987; Morrone, 2006).

Hacia el reconocimiento biótico entre México y Centroamérica

La identificación de los patrones biogeográficos y ecológicos podría ser, sin duda, uno de los criterios para la delimitación geográfica de la región, ya que pueden presentarse límites marcados por gradientes ecológicos que podrían llevar a un reconocimiento biogeográfico incluyente con respecto a la historia y la ecología, debido a que se ha demostrado que no son excluyentes (Kreft y Jetz, 2010). El nombre “Mesoamérica” por sí solo puede resultar carente de contexto biológico. Sin embargo, el definir un concepto a nivel biótico sería útil para denotar una región rica y de una historia biológica compleja,

incluso llegando a ser propuesta como una zona importante para la protección de la biodiversidad a nivel mundial (Myers et al., 2000). Por esta razón, es necesario definir una “Mesoamérica biótica” que pueda ser diferenciable de la “Mesoamérica antropológica” y de los distintos criterios utilizados para definirla y delimitarla (Kirchhoff, 1943; Romero-Contreras y Ávila-Ramos, 1999).

Sin duda, para poder llegar a una definición biótica es necesario considerar los aspectos discutidos previamente. Considerar las relaciones bióticas no es tarea sencilla, la alta tasa de dispersión es un proceso innegable dentro de la configuración biótica del área, el cual modificó considerablemente la estructura biótica desde el cierre del istmo Centroamericano (Stehli y Webb, 1985; Webb, 2006) y ha producido diferencias entre la historia geológica y los patrones generales de distribución de la biota actual (Coates y Obando, 1996; Coates, 1997; Morrone, 2001). Además, existen factores temporales que no han sido incluidos en las propuestas biogeográficas que complican el establecimiento de límites biogeográficos, debido a que pueden modificarse con el tiempo (Zunino y Zullini, 2003). También la presencia de especies con áreas de distribución restringida propias de la región (Williams et al., 2010) demuestra procesos de especiación *in situ* producidos por vicarianza que podrían ser considerados como recientes (Navarro et al., 2001) y que deben ser incluidos.

Considerando todos estos elementos podría reconocerse una “Mesoamérica biótica” en la que no existen límites fijos, sino gradientes de intercambio con zonas aledañas; al norte, en la división Neártico - Neotrópico a nivel continental (Wallace, 1876; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001), al este, la península de Yucatán donde sin duda existe una mezcla de elementos tanto continentales como antillanos (Suárez-Morales y Reid, 2003; Morrone, 2001; Vázquez-Miranda et al., 2007; Ramírez-Barahona et al., 2009) y al sur, desde la depresión de Nicaragua hasta el noroeste de América del Sur (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halffter, 1987; Morrone, 2001, 2006; Holt et al., 2013) que incluye las propuestas que han sido planteadas y que podrían ser integradas e interpretadas como consenso de la información biótica que ahí se encuentra. A través del reconocimiento de la región es posible uniformizar criterios y poder concentrar esfuerzos en continuar con el conocimiento en esta importante y amenazada región (Myers et al., 2000), la cual es sin duda, una de las regiones más polémicas y aún poco conocidas del mundo.

Agradecimientos

A J. J. Morrone, D. V. Espinosa-Martínez y a 2 revisores anónimos por sus importantes comentarios en versiones previas del manuscrito. A O. Flores-Villela, D.

V. Espinosa-Martínez y N. Cortés-Rodríguez por su ayuda para localizar parte de la bibliografía utilizada en el presente trabajo. Al Conacyt y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la beca de estudios de posgrado.

Literatura citada

- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, C. Laurito, E. Johnson, M. T. Alberdi y A. L. Valerio-Zamora. 2007. The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169-170:17-23.
- Baird, S. F. 1864-1872. Review of American birds in the museum of the Smithsonian Institution. Part I. North and Middle America. Smithsonian Institution, Washington, D. C. 478 p.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D. C. 122 p.
- Cavers, S., C. Navarro y A. J. Lowe. 2003. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 12:1451-1460.
- Coad (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo). 2002. El corredor biológico mesoamericano: una plataforma para el desarrollo sostenible regional. CBM-CCAD, Serie Técnica 01, Managua. 24 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73:464-473.
- Coates, A. G. 1997. The forging of Central America. In *Central America. A natural and cultural history*, A. G. Coates (ed.), Yale University Press, New Haven, Connecticut. p. 1-37.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In *Evolution and environment of Tropical America*, J. B. C. Jackson, A. Budd y A. G. Coates (eds.), University of Chicago Press, Chicago, Illinois. p. 21-56.
- Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. Tomo II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales 16:456-890.
- de Mendizábal, M. O. 1946. Influencia de la sal en la distribución geográfica de los grupos indígenas de México. In *Obras completas*, M. O. de Mendizábal (ed.), Carmen H. Vda. de Mendizábal, México, D. F. 224 p.
- Delgadillo, C. 1979. Mosses and phytogeography of the *Liquidambar* forest of Mexico. *The Bryologist* 82:432-449.
- Delgadillo, C. 1986. The Meso-American element in the moss flora of Mexico. *Lindbergia* 12:121-124.
- Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. In *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 279-303.
- Ferrusquia-Villafranca, I., J. Arroyo-Cabrales, E. Martínez-Hernández, J. Gama-Castro, J. Ruiz-González, O. J. Polaco y E. Johnson. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217:23-104.
- Flores, O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 269 p.
- Flores, O. A. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Universidad Nacional Autónoma de México, Conabio, México, D. F. 439 p.
- Flores-Villela, O. y A. G. Navarro. 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial* 44:387-395.
- Flores-Villela, O. A. 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. D. Johnson y R. G. Webb (eds.), Centennial Museum Special Publication No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso, Texas. p. 171-181.
- Ford, S. M. 2005. The biogeographic history of Mesoamerican primates. In *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation*, A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Luecke (eds.), Springer, New York. p. 81-114.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25-46.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26:347-360.
- Gutiérrez, C. 2009. Patrones biogeográficos de la mastofauna de las zonas montañas de Mesoamérica. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 78 p.
- Halffter, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5:1-17.
- Halffter, G. 1964a. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais do II Congresso Latino-Americano de Zoologia, São Paulo* 1:51-61.
- Halffter, G. 1964b. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6:1-107.
- 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. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40:219-222.

- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32:95-114.
- Holt, B. G., J. P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså y C. Rahbek. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339:74-78.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions*, second edition. Oxford University Press, New York. p. 187.
- Kirchhoff, P. 1943. Mesoamérica. *Acta Americana* 1:92-107.
- Kreft, H. y W. Jetz. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37:2029-2053.
- Lasserre, G. 1976. *América Media*. Editorial Ariel, Barcelona, España. 430 p.
- Liebherr, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93:390-406.
- Liebherr, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 126:841-860.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2010. Diversidad florística. *In* *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica-Conabio, México, D. F. p. 63-76.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Miller, R. R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 4:773-802.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Maunuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza, España. 148 p.
- Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. *PRIBES*: p. 267-275.
- Morrone, J. J. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162.
- Morrone, J. J. 2004b. Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos 37. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 199 p.
- 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. y T. Escalante. 2009. *Diccionario de biogeografía*. Las Prensas de Ciencias. México, D. F. 230 p.
- Morrone, J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Lorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44:507-514.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano y H. Benítez. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bulletin* 113:363-372.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-781.
- Peterson, A. T. y A. G. Navarro. 2000. Western Mexico: a significant centre of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* 14:42-46.
- Pindell, J., L. Kennan, K. P. Stanek, M. V. Maresch y G. Draper. 2006. Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved. *Geologica Acta* 4:303-341.
- Platnick, N. I. 1981. Widespread taxa and biogeographic congruence. *In* *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, V. A. Funk y D. R. Brooks (eds.). Willi Hennig Society, New York. p. 223-227.
- Ramírez-Barahona, S., A. Torres-Miranda, M. Palacios-Ríos e I. Luna-Vega. 2009. Historical biogeography of the Yucatan Peninsula, Mexico: a perspective from ferns (Monilophyta) and lycopods (Lycophyta). *Biological Journal of the Linnean Society* 98:775-786.
- Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47:171-182.
- Romero-Contreras, T. y L. Ávila-Ramos. 1999. Mesoamérica: Historia y reconsideración del concepto. *Ciencia ergo sum* 6:233-242.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24:431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27:159-188.
- Ryan, R. M. 1953. The biotic provinces of Central America as included by mammalian distribution. *Acta Zoológica Mexicana* 6:1-55.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991a. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* 15:47-64.
- Rzedowski, J. 1991b. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Smith, H. M. 1940. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2:103-110.

- Smith, H. M. 1949. Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Annals of the Association of American Geographers* 39:219-238.
- Stehli, F. G. y S. D. Webb. 1985. A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersals, and sea level changes. *In* The great American biotic interchange, F. G. Stehli y D. Webb (eds.). Plenum Press, New York. p. 3-16.
- Stuart, L. C. 1964. Fauna of Middle America. *In* Handbook of Middle American Indians. Vol. 1, R. C. West (ed.). University of Texas Press, Austin, Texas. p. 316-363.
- Suárez-Morales, E. y J. W. Reid. 2003. An updated checklist of the continental copepod fauna of the Yucatan Peninsula, Mexico, with notes on its regional associations. *Crustaceana* 76:977-991.
- Suárez-Morales, E., J. W. Reid, F. Fiers y T. M. Iliffe. 2004. Historical biogeography and distribution of the freshwater cyclopine copepods (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopinae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography* 31:1051-1063.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 4:719-766.
- Savage, J. M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science*, Los Angeles County Natural History Museum 260:1-51.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central America Herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:464-547.
- Simpson, G. G. 1964. *Evolución y geografía: historia de la fauna de América Latina*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires. 86 p.
- Townsend, C. H. T. 1895. On the bio-geography of Mexico, Texas, New Mexico, and Arizona with special reference to the limits of the life areas, and a provisional synopsis of the bio-geographic divisions of America. *Transactions of the Texas Academy of Science* 1:71-96.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro y J. J. Morrone. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean basin islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 22:1-21.
- Vivó, J. A. 1943. Los límites biogeográficos en América y la zona cultural mesoamericana. *Revista Geográfica* 3:109-131.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Vol. 2. Harper & Brothers Publishers, New York. 607 p.
- Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22:582-589.
- Webb, S. D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:245-257.
- Wilkerson, S. J. 2000. Mesoamérica aun sin Mesoamérica. *Dimensión Antropológica* 19:153-166.
- Williams, J. N., J. H. Viers y M. W. Schwartz. 2010. Tropical dry forest trees and the relationship between local abundance and geographic range. *Journal of Biogeography* 37:951-959.
- Winker, K. 2011. Middle America, not Mesoamerica, is the accurate term for biogeography. *The Condor* 113:5-6.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México D. F. 359 p.

CAPÍTULO 1

EVIDENCIAS BIOLÓGICAS DE LAS GLACIACIONES PLEISTOCÉNICAS EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

Evidencias biológicas de las glaciaciones pleistocénicas en México y Centroamérica

¹ César A. Ríos-Muñoz

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

¹ Autor correspondiente: cesar.rios@unam.mx

INTRODUCCIÓN

El Pleistoceno es la época geológica anterior a la cual nos encontramos (Holoceno) y está caracterizada por una alternancia climática en periodos glaciales e interglaciares. A últimas fechas existe discusión en cuanto al intervalo en el que debe ser definido, ya que antiguamente era considerado desde 1.6 millones de años (Ma) hasta los 0.01 Ma. Sin embargo, existe la propuesta de que el intervalo vaya desde los 2.0 M. a. para incluir todas las oscilaciones climáticas que lo caracterizan (Mauz 1998, Clague 2005).

Lyell (1839) definió el Pleistoceno y le dio el nombre con base en la comparación del porcentaje de especies fósiles de bivalvos que todavía se encuentran en el presente y el Plioceno (Lyell 1833). De manera general, se establece que el registro fósil pleistocénico cuenta con al menos el 90% de las especies que se encuentran actualmente, a diferencia de los periodos previos como el Plioceno (que cuenta al menos con el 50%), o el Mioceno (con al menos el 20%, Nilsson 1983). Además, fue caracterizado por las fuertes oscilaciones climáticas ocurridas durante esta época (Nilsson 1983, Anderson *et al.* 2007).

Tradicionalmente, y de manera general, se han reconocido cuatro eventos glaciales y tres interglaciales en el hemisferio norte (Nilsson 1983, Anderson *et al.* 2007). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que han existido entre 17 y 30 oscilaciones climáticas basándose en los análisis de núcleos de sedimentos marinos (Fig. 1, Anderson *et al.* 2007), por lo que existe polémica en cuanto al número cambios climáticos ocurridos, los cuales dependen de los sitios geográficos y los métodos de reconstrucción paleoclimática utilizados. Por ejemplo, se ha estimado que durante el último máximo glacial (aproximadamente hace 20,000 años) la temperatura media anual a nivel global decayó 5° C y en los ambientes tropicales disminuyó entre 1 – 2° C (Cronin 1999), mientras que la temperatura superficial del mar a nivel de los trópicos mostró una disminución de 5 – 6° C (Mix *et al.* 1999).

En general, se ha propuesto que las oscilaciones climáticas ocurridas en los últimos 500,000 años fueron causadas por los ciclos de Milankovitch (Hays *et al.* 1976), que involucran modificaciones en la forma (excentricidad), desplazamiento de la órbita (presesión) e inclinación del eje (oblicuidad) de la Tierra (Cronin 1999). Estas modificaciones cíclicas provocaron cambios en la distribución geográfica y estacional de la radiación solar que llega al planeta (insolación), teniendo un efecto directo en la acumulación o derretimiento de las masas de hielo, y que produjeron cambios mayores en ecosistemas terrestres y marinos (Cronin 1999, Dynesius & Jansson 2000). Otro factor que está relacionado con los ciclos glaciares es la disminución de la concentración de CO₂ en la atmósfera por actividad fotosintética de diatomeas, sobre todo en el Antártico (Cronin 1999).

Existe mucha información detallada de los cambios geográficos ocurridos en gran parte del mundo durante las oscilaciones climáticas pleistocénicas, por ejemplo, se calcula una disminución de 100 – 125 m en el nivel del mar debido a la formación de los glaciares (Cronin 1999). Sin embargo, poco se ha escrito de este tipo de modificaciones a nivel de los trópicos (Nilsson 1983) y aunque se han propuesto hipótesis que involucran el conocimiento geográfico y geológico de la región por medio de evidencias directas (p. ej. Heine 1973, Szabo *et al.* 1978, Vázquez-Selem & Heine 2004, Hastenrath 2009) mucha de la evidencia de lo ocurrido durante el pasado proviene de información biológica (p. ej. Bonaccorso *et al.* 2006, Piperno *et al.* 2007, Haffer 2008, Hodell *et al.* 2008, Rull 2008, Andrade-Servín & Israde-Alcantara 2009, Jakob *et al.* 2009, Arroyo-Cabrales *et al.* 2010, Ferrusquia-Villafranca *et al.* 2010, Oláh-Hemmings *et al.* 2010).

Debido a la evidencia biológica de lo ocurrido durante el Pleistoceno en las zonas tropicales de América, algunos autores se han dado a la tarea de explicar los efectos de las glaciaciones directamente sobre la biota (Haffer 1969, 2008), promoviendo ideas biogeográficas que explican la gran diversidad de especies. Estas explicaciones están basadas en la existencia de zonas climáticamente estables (a causa de precipitación constante) a lo largo de los ciclos glaciares, durante el Pleistoceno, las cuales sirvieron como centros de diversificación que dieron origen a la

diversidad biológica y a la historia biogeográfica de las zonas tropicales y subtropicales (Haffer 1969, Hubbard 1973). Estos sitios llamados “refugios” han sido severamente criticados (Connor 1986, Amorim 1991, Schneider *et al.* 1999, Smith *et al.* 2001, Knapp & Mallet 2003), ya que probar dicha teoría ha sido extremadamente difícil y en la mayor parte de los casos no corresponden al escenario biogeográfico planteado en la actualidad (Amorim 1991). Por esta razón se han sugerido hipótesis alternativas (Bonaccorso *et al.* 2006, Rull 2009), algunas basadas en información genética y dataciones de reloj molecular que corroboran el efecto ocurrido durante el Pleistoceno (Avice & Walker 1998, Klicka & Zink 1999, Milá *et al.* 2007) y otras que revelan historias completamente diferentes a lo que se había planteado originalmente (Hasbún *et al.* 2005, Zarza *et al.* 2008).

En el caso de México y Centroamérica no existe un recuento de lo ocurrido durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, la información es fragmentada y es difícil complementar los escenarios debido a la desigualdad de los datos que existen (geográficos y biológicos). Generalmente se hacen extrapolaciones de lo ocurrido en Estados Unidos, y de esta forma se intentan explicar los patrones o los posibles efectos ocurridos. Este trabajo pretende dar una visión general de lo ocurrido durante el Pleistoceno en México y Centroamérica y servir como una síntesis de los distintos puntos de vista que han sido planteados.

EL CLIMA DURANTE EL PLEISTOCENO EN MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

El conocimiento paleoclimático en México y Centroamérica es escaso, y originalmente estuvo relacionado con el establecimiento de los centros poblacionales, sobre todo en México (Deevey 1944, Sears & Clisby 1955). Debido al interés en el desarrollo de la agricultura y la relación directa con el ser humano, el análisis detallado de la mayor parte de los estudios paleoclimatológicos se han centrado en los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno (Richerson *et al.* 2001, Piperno *et al.* 2007).

A últimas fechas, el número de trabajos que han documentado los efectos naturales producidos por los cambios climáticos se ha incrementado (Metcalf *et al.* 2000), siendo la interpretación del impacto de la actividad volcánica un factor importante, sobre todo en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT, Heine 1973, 1988, Vázquez-Selem & Heine 2004, Hastenrath 2009). La mayor parte de los registros de paleoclima en la región se encuentran en México, sobre todo en la parte norte, centro y la Península de Yucatán (Metcalf *et al.* 2000). Para la parte de Centroamérica existe información aislada de algunas zonas particulares basadas principalmente en registros palinológicos y fluctuaciones en los niveles de lagos (Markgraf 1993). Dichas zonas incluyen el lago Petén Itzá (Hillesheim *et al.* 2005, Anselmetti *et al.* 2006), los Cuchumatanes (Hastenrath 2009) y la costa Pacífica de Guatemala (Neff *et al.* 2006), además del parque Vicente Lachner en Costa Rica, y la zona del canal de Panamá (Markgraf 1993).

Existen trabajos de revisión de los registros paleoclimáticos significativos del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano que incluyen México y Centroamérica (Markgraf 1993, Bradbury 1999, Metcalf *et al.* 2000), por lo que se tiene un panorama general de lo ocurrido en esta zona. Debido a que las reconstrucciones paleoclimáticas han sido realizadas utilizando distintas fuentes y métodos (análisis de núcleos, registro palinológico, evidencia geológica, registro de diatomeas, registros de isótopos estables, análisis de madrigueras de *Neotoma* spp.), además de que no se trata de estudios sistemáticos, es difícil un reconocimiento claro de las condiciones ambientales para la región (Fig. 2).

Las reconstrucciones paleoambientales para el norte de México sugieren que el clima durante el último máximo glacial (UMG) fue frío y húmedo, sujeto a un régimen de lluvias dominante en invierno (Bradbury 1999, Metcalf *et al.* 2000), por lo que existieron extensas regiones cubiertas por vegetación templada (*Pinus* spp. y *Juniperus* spp.) durante el UMG que ahora están dominadas por matorral desértico (Van Devender & Burgess 1985, Ray & Adams 2001). Algo importante que se ha documentado es la existencia de ensambles de vegetación que sugieren combinaciones climáticas que no existen en la actualidad (Bradbury 1999, Metcalf *et al.*

2000), así como la presencia de cuerpos de agua en lo que ahora corresponde al desierto Chihuahuense (Thompson *et al.* 1993).

A pesar de que la parte central de México es la región con un mayor número de sitios de registro paleoclimatológico (Fig. 3), es difícil hacer una reconstrucción clara (Markgraf 1993, Metcalfe *et al.* 2000). Se ha sugerido que durante el UMG las condiciones climáticas eran frías y secas (Sears & Clisby 1955), aunque trabajos recientes y mejor datados (Caballero-Miranda 1997, Andrade-Servín & Israde-Alcantara 2009) indican gran variabilidad y consideran que, en realidad, las condiciones pudieron haber sido frías y húmedas (Bradbury 1999), atribuyendo estas condiciones al decremento de la evaporación y no al aumento de la precipitación (Metcalfe *et al.* 2000). De acuerdo con estudios geomorfológicos, la precipitación era insuficiente para promover la formación de glaciares al este de la FVT y la formación de estos en los valles hace 30,000 – 35,000 años y nuevamente alrededor de los 10,000 años, fue cuando las condiciones de precipitación se volvieron a ver favorecidas (Bradbury 1999).

Durante el UMG el área emergida de la Península de Yucatán era mucho mayor a la que se presenta en la actualidad debido a la reducción en el nivel del mar (Szabo *et al.* 1978, Ionita *et al.* 2009). Las condiciones climáticas dominantes durante esta época fueron secas, modificándose en el Holoceno cuando existieron alternancias de sequía-humedad más marcadas (Bradbury 1999, Metcalfe *et al.* 2000). Existe evidencia de que durante el dominio de las condiciones de sequía la vegetación predominante fue de tipo estacional, aunque la propuesta de que se trataba de una sabana (Markgraf 1993) ha sido modificada por la del bosque tropical caducifolio (Pennington *et al.* 2000). La parte que está dominada ahora por los bosques tropicales centroamericanos debió haberse reducido en toda la parte norte de Centroamérica y sureste de México restringiéndolos al sur (Markgraf 1993, Ray & Adams 2001). Las evaluaciones a gran escala sugieren que las condiciones paleoambientales eran más frías que en la actualidad, aunque existe discrepancia en cuanto a las condiciones de humedad (Markgraf 1993).

La información disponible para Centroamérica es muy escasa (Fig. 4), ya que de los sitios en tierras bajas tropicales, ninguno presenta información anterior a 13,000 años (Markgraf 1993), y los pocos registros palinológicos sugieren condiciones de sequía aproximadamente hace 11,000 años (Bradbury 1999). En las zonas montañas centroamericanas sólo existe un sitio que presenta información completa para el UMG (Parque Vicente Lachner, Costa Rica, Markgraf 1993, Bradbury 1999). La poca información que se tiene recabada para Centroamérica sugiere que, durante la última parte del Pleistoceno, los páramos dominaron las zonas montañas (Bradbury 1999) haciendo descender el límite de la línea de árboles hasta los 1,600 – 1,800 msnm y con una temperatura cuatro grados menor a la actual (Markgraf 1993). Los registros terrestres para Centroamérica presentan evidencia de climas áridos durante el UMG. Sin embargo, únicamente los registros basados en geoquímica marina en la cuenca de Panamá han podido dar cuenta de la reducción en la precipitación durante el verano (Bradbury 1999). Los datos que existen para Centroamérica coinciden con la información disponible para las Antillas, que tuvieron condiciones de sequía más marcada que en la actualidad (Pregill & Olson 1981).

A partir de las inferencias paleoclimatológicas, se han realizado modelos para obtener patrones de circulación atmosférica durante ciertos periodos del Pleistoceno a nivel global (Shin *et al.* 2003, Otto-Bliesner *et al.* 2006) o regional (Markgraf 1993), estos permiten hacer reconstrucciones completas de las condiciones climáticas. Para la región de México y Centroamérica, puede decirse que durante el UMG se encontró dominada en su parte occidental (Centro y Occidente de México) por masas de aire cálido-húmedo que provocaron patrones de precipitación en invierno, mientras que en la parte este (este de México y Centroamérica) se presentaban condiciones de sequía producidas por corrientes de viento anticiclónicas que redujeron la precipitación durante el verano (Bradbury 1999, Metcalfe *et al.* 2000).

EL REGISTRO FÓSIL PLEISTOCÉNICO EN MESOAMÉRICA

Una evidencia tangible de lo ocurrido durante el Pleistoceno es proporcionada por el registro fósil, pues existen trabajos para algunos grupos taxónomicos de manera aislada (p. ej. para mamíferos, Arroyo-Cabrales *et al.* 2010; Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2010; y aves, Corona 2002). Sin embargo, la mayor parte de la información paleontológica que se tiene forma parte del conocimiento de algunas localidades aisladas que proporcionan información fragmentada (p. ej. Horn *et al.* 2003, Mead *et al.* 2007, Tovar *et al.* 2007).

Para tener un panorama general del registro fósil en Mesoamérica se hizo una recopilación de fuentes bibliográficas (Barrios-Rivera 1985, Corona 2002) y de bases de datos en línea de The Paleobiology Database (<http://www.paleobd.org>). Los registros de mamíferos fueron complementados con la base de datos de la mastofauna del Cuaternario tardío en México (CONABIO G-012 Arroyo-Cabrales 1999, Arroyo-Cabrales *et al.* 2002). La mayor parte de los registros fueron georreferenciados con una precisión de 0.01° a partir de gaceteros en línea (<http://www.fallingrain.com>) o por medio de la utilización de cartas topográficas (INEGI 1982).

La base de datos fue depurada y revisada para evitar duplicación de la información, sobre todo por redundancia en la información taxonómica (sinonimias), por lo que la mayor parte de las especies fueron revisadas para asegurar de que se trata de nombres válidos por medio del Integrated Taxonomic Information System (<http://www.itis.gov>) y del Catalog of Life a través de Species 2000 (<http://www.sp2000.org>). Además, para algunos grupos se utilizaron autoridades taxonómicas reconocidas (p. ej. Aves, AOU 1998; mamíferos, Wilson & Reeder 2005), o publicaciones especializadas (en general para moluscos del Golfo de California, Tellez-Duarte 1988; Scaphopoda, Steiner & Kabat 2004).

Se obtuvieron 5755 registros correspondientes a 1439 taxones de los cuales 1029 pudieron ser identificados hasta la categoría de especie. Debido a la naturaleza del registro fósil pleistocénico es necesario aclarar que 232 taxones (183 especies) corresponden a especies extintas o extirpadas de México y Centroamérica. Los registros obtenidos están divididos en 25 clases que corresponden a

algas, protozoos y animales (Tablas 1 y 2, Fig. 5. La lista completa de las especies se presenta en el Anexo 1).

Estos registros se encontraron representados en un total de 223 localidades únicas ubicadas en siete de los ocho países (Fig. 5), encontrándose el 82 % de las localidades en México. Aunque la mayor parte de los registros fueron identificados como “Pleistoceno” en sus fuentes originales, sólo 210 localidades tuvieron alguna referencia a su temporalidad (Tabla 3), el resto de las localidades no tuvieron una referencia explícita.

Como es posible observar en los resultados obtenidos, el mejor registro paleontológico pleistocénico está representado por los mamíferos (Fig. 6), incluso con este registro ha sido posible identificar patrones de distribución (Arroyo-Cabrales *et al.* 2010, Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2010), y aunque los bivalvos y gasterópodos corresponden a los siguientes grupos con mejor representación taxonómica, se encuentran restringidos a algunas localidades en las costas del noroeste de México y de Centroamérica, además de que no existe información detallada sobre estos grupos.

La gran cantidad de material que no ha sido identificado por falta de especialistas y la información que queda como “literatura gris” siguen siendo problemas en el conocimiento paleontológico en general (Reynoso 2005), un ejemplo de esto es que la mejor recopilación del registro de vertebrados para México se trata de una tesis de licenciatura no publicada (Barrios-Rivera 1985). Además, muchas de las localidades donde se han tenido registros son por azar o por que han sido excavaciones antropológicas (Corona 2002), por lo que no se tiene un conocimiento sistemático de los patrones de distribución de los taxones durante el Pleistoceno.

LAS HIPÓTESIS DE REFUGIOS PLEISTOCÉNICOS EN MESOAMÉRICA

Debido al gran número de especies que se encuentran en los trópicos, se han propuesto varias teorías (islas, ríos y refugios) para explicar los procesos biogeográficos que han producido los patrones de distribución presentes en la actualidad (Haffer 1982). Para poder explicar los procesos

ocurridos durante el Cuaternario, de manera específica para los ocurridos durante las glaciaciones pleistocénicas, varios autores se han basado en la propuesta de refugios hecha por Haffer (1969) que realizó para explicar la gran diversidad de aves en Sudamérica.

Varios trabajos han sugerido la existencia de esos refugios pleistocénicos en varias zonas tropicales del mundo (África, Nichol 1999; Australia, Schneider & Moritz 1999; América, Haffer 1969, Brown *et al.* 1974; Toledo 1982) enfatizando los procesos mediante los cuales ha funcionado el mecanismo, que consisten en ciclos de contracciones y expansiones de los tipos de vegetación producidas directamente por los climas dominantes durante las épocas glaciales e interglaciales (Haffer 2008). Estos ciclos produjeron que las especies se diversificaran por medio de procesos alopátricos, y posteriormente volvieran a entrar en contacto con las zonas aledañas al regresar las condiciones ambientales originales, en ese momento podían reconocerse las especies en las que no había ocurrido diferenciación, en las que había sido completa o las zonas de hibridación (Haffer 1969).

Algunos trabajos apoyan la existencia de los refugios pleistocénicos en las zonas tropicales, como la Amazonía, utilizando diferentes grupos taxonómicos (p. ej. aves, Haffer 1969; mariposas, Brown *et al.* 1974; y plantas, Prance 1982). Dado que la identificación de los refugios complementa la información climática con los patrones de distribución de las especies (Haffer 1969, Hubbard 1973), la propuesta de los refugios pleistocénicos también se ha desarrollado para algunas regiones de México y Centroamérica utilizando los mismos principios (Hubbard 1973, Brown *et al.* 1974, Toledo 1976, 1982, Wendt 1987). La mayor parte de los trabajos realizados que han identificado refugios en Mesoamérica (Ríos-Muñoz 2013) se han concentrado en los bosques tropicales perennifolios (Brown *et al.* 1974, Toledo 1976, 1982, Brown 1982, Wendt 1987). Algunos trabajos reconocieron la existencia de refugios primarios, como aquellos donde no existieron modificaciones en los regímenes de precipitación y temperatura ni en los periodos glaciales ni en los interglaciales, y refugios secundarios que eran aquellas zonas en las que solo se hubieran mantenido las condiciones durante un único ciclo glacial/interglacial (Toledo 1976, 1982).

En Mesoamérica se ha propuesto la existencia de varios refugios (Fig. 7) para las zonas de vegetación tropical húmeda, Toledo (1976) propone la existencia de cinco y posteriormente ocho refugios (Toledo 1982). Sin embargo, Wendt (1987) propone que la zona de El Arco (sureste de Veracruz, sur de Tabasco y occidente de Chiapas) ha constituido un refugio desde el Mioceno, coincidiendo parcialmente con la propuesta de Brown *et al.* (1974) y Brown (1982) quienes sugieren la existencia de un refugio selvático guatemalteco desde el norte de Oaxaca, la zona del arco y occidente de la Selva Lacandona, Chiapas hasta el Norte de Honduras.

La mayor parte de los estudios palinológicos detallados para las zonas tropicales están hechos para Sudamérica (Bush & Colinvaux 1988, Hooghiemstra & Hammen 1998), mientras que el conocimiento en los trópicos mesoamericanos es sumamente escaso. La poca información disponible sugiere modificaciones en la composición de los tipos de vegetación, en el norte de Guatemala se sugiere que la zona del Petén no pudo haber sido un refugio (Leyden 1984) dado que la composición florística palinológica para el UMG no se encuentran en la actualidad (Colinvaux 1997), por lo que se propone que existieron desplazamientos altitudinales de tierras altas en tierras bajas de Centroamérica.

La información referente a refugios templados en México y Centroamérica es prácticamente inexistente, ya que el registro palinológico sugiere que elementos templados se combinaron en tierras bajas durante los periodos glaciales (Colinvaux 1997), tal como fuera probado para la parte tropical en Sudamérica (Hammen 1974). Los únicos registros que se tienen provienen de zonas ubicadas al norte de México en el Bolsón de Mapimí entre Durango y Coahuila (Van Devender & Burgess 1985), donde la evidencia proveniente de madrigueras de *Neotoma* spp., indica la presencia de vegetación templada que, aunque no constituyeron un refugio, perduraron a pesar del cambio en las condiciones climáticas.

En el caso de las zonas áridas existe la propuesta de Hubbard (1973) quien sugiere la existencia de varios refugios en México (Californiano, Sonorense, Chihuahuense, del Golfo, del Balsas, de Tehuantepec y de Yucatán; Fig. 7). Dicha propuesta se basa en las distribuciones de aves

asociadas con tierras áridas, y con base en la alternancia climática propone las distribuciones de las especies ancestrales que dieron origen a las que se tienen en el presente, evidenciando los procesos vicariantes ocurridos por los cambios climáticos. No existe información palinológica que respalde la existencia de estos refugios, aunque algunos de estos coinciden con lo que se ha considerado como áreas de endemismo (Ríos-Muñoz & Navarro-Sigüenza 2012), y que se ha visto coincide también en las zonas de vegetación húmedas (Olguín-Monroy *et al.* 2013). Este respaldo de los refugios pleistocénicos con el reconocimiento de áreas de endemismo, está dado por la distribución de los taxones que ahí habitan o han habitado sugiriendo un sobrelapamiento de taxones endémicos y no dados por el azar (Wendt 1987, Morrone 1994).

Propuestas alternativas sugieren que en realidad los refugios pleistocénicos en Mesoamérica se encontraban en las zonas de bosques riparios, donde las especies tropicales podían permanecer durante los periodos climáticos desfavorables y a partir de estos, establecer los tipos de vegetación tropicales una vez que existieran las condiciones propicias (Meave *et al.* 1991, Meave & Kellman 1994). Esta idea coincide con la hipótesis de la existencia de los microrrefugios, que fue planteada en zonas de vegetación templada, al no coincidir los tiempos de colonización de algunas especies vegetales, con el avance que hubieran tenido desde sus sitios de refugios en Norteamérica (Rull 2009).

Existen varias críticas a las hipótesis de refugios pleistocénicos, tal como han sido planteadas, entre las que destacan la falta de congruencia de métodos encontrando diferentes refugios en la misma zona (Toledo 1982, Wendt 1987). Además, la teoría está basada en supuestos que no necesariamente se cumplen, como el cálculo del número total de especies basándose en el número total de ciclos climáticos ocurridos durante el pleistoceno (Amorim 1991), o por la evidencia molecular que señala patrones de diversificación previos al pleistoceno (Klicka & Zink 1997, Knapp & Mallet 2003) o nueva evidencia paleoecológica (Bush & Oliveira 2006).

EVIDENCIAS DE PROCESOS DE DIVERSIFICACIÓN DURANTE EL PLEISTOCENO EN MESOAMÉRICA

Existen varios trabajos que han intentado probar el efecto de las glaciaciones pleistocénicas como promotores de la especiación o la diversificación de algunos grupos taxonómicos (p. ej. Klicka & Zink 1997, 1999). Sin embargo, la cantidad de taxones considerados con distribución en Mesoamérica ha sido bastante limitada ya que la gran mayoría se refiere a las zonas templadas de Norteamérica (p. ej. David *et al.* 2003) y Europa (p. ej. Hewitt 2004).

A pesar de la poca cantidad de información disponible es posible reconocer trabajos que señalan el intervalo del Pleistoceno como promotor de procesos de diversificación. Varios trabajos, realizados para zonas montañas, reconocen la importancia del Pleistoceno temprano y tardío asumiendo diferenciación a ambos lados del Istmo de Tehuantepec por posibles eventos vicariantes, como ha sido sugerido para *Peromyscus aztecus* (Sullivan *et al.* 1997) y algunas de las especies del género *Habromys* (León-Paniagua *et al.* 2007). Algunos otros autores reconocen la existencia de refugios o áreas de distribución de poblaciones ancestrales por medio de métodos de coalescencia, identificando rutas de expansión (*Pinus leiophylla*, Rodríguez-Banderas *et al.* 2009) que permiten explicar su distribución actual. Sin embargo, otros más, aunque reconocen la existencia de los refugios no lograron ubicarlos geográficamente (*Sitta pygmaea*, Spellman & Klicka 2006). En el caso de tierras bajas, también se han reconocido y ubicado refugios como el caso *Pteronotus davyi* (Guevara-Chumacero *et al.* 2010) para la cual se sugiere la existencia de dos refugios (Arco y Soconusco) durante el Pleistoceno y que fueron seguidos por expansiones en ambas costas y en el sureste de México reconociendo dos linajes de la especie.

Otro grupo de trabajos señalan que han sido varios los procesos que han afectado la región mesoamericana y que lo que observamos en la actualidad fue causado por procesos de diversificación y colonización ocurridos antes y durante el Pleistoceno (*Physalaemus pustulosus*, Weigt *et al.* 2005), aunque no todos tienen el cálculo de un reloj molecular mencionan la posible colonización repetida de Sudamérica hacia Mesoamérica (*Cedrela odorata*, Cavers *et al.* 2003).

Incluso algunos mencionan el papel de las oscilaciones climáticas y el papel de las barreras geográficas en la colonización de sitios más norteños, como el caso de *Bufo marinus* (Mulcahy *et al.* 2006), *Stator limbatus* (Morse & Farrell 2005) al diferenciarse las poblaciones del extremo noreste de México del resto durante la primera glaciación pleistocénica, y *Trimorphodon biscutatus* (Devitt 2006) en la que aunque las principales divisiones entre los grupos que conforman a la especie son previos a los cambios climáticos, la separación entre las poblaciones de Chihuahua y Sonora parecen ser resultado de las oscilaciones climáticas pleistocénicas. Para el caso de *Ctenosaura pectinata* (Zarza *et al.* 2008) se ha reconocido la importancia de los cambios climáticos favoreciendo los procesos de diversificación temprana dentro del grupo.

A pesar de que varios trabajos señalan la dificultad de la calibración del reloj molecular, estos han logrado obtener estimaciones de los tiempos de divergencia de sus grupos. En algunos casos, a pesar de que el intervalo de error puede ser muy grande, ésta ha podido datarse con los eventos ambientales (*Pristimantis ridens*, Wang *et al.* 2008). En otros casos se han sugerido explicaciones alternativas a las oscilaciones climáticas como la fragmentación del hábitat (*Ctenosaura quinquecarinata*, Hasbún *et al.* 2005), o simplemente mostrando sólo las estimaciones que coinciden con el intervalo pleistocénico sin profundizar más al respecto (*Atta cephalotes*, Solomon *et al.* 2008; *Campylorhynchus rufinucha*, Barker 2007, Vázquez-Miranda *et al.* 2009; y *C. brunneicapillus*, Barker 2007).

Es claro el papel de Centroamérica en el intercambio biótico ocurrido después del cierre del Istmo de Panamá ocurrido a finales del Plioceno (Webb 1991) por este motivo también existen trabajos que indican la dispersión de grupos del norte hacia Centroamérica y Sudamérica (*Crotalus durissus*, Wüster *et al.* 2005), donde la adaptación a ambientes más tropicales hace que los procesos de diversificación sean difíciles de observar. Por otro lado, la mayor parte de los taxones neotropicales que presentan distribución hasta Centroamérica sugieren una diferenciación de la región Mesoamérica – Sudamérica, diferenciando sus poblaciones que se encuentran al oeste de los Andes (abejas Euglossini, Dick *et al.* 2004, *Mionectes oleagineus*, Miller *et al.* 2008), o la

diferenciación de la región sur de Centroamérica del resto ocurrida a principios del Pleistoceno (*Caiman crocodilus*, Venegas-Anaya *et al.* 2008).

La historia biogeográfica de Mesoamérica es compleja y sobre todo su interpretación en el contexto plesitocénico. Trabajos con peces distribuidos en México y Centroamérica han reconocido afinidades biogeográficas del sur de Centroamérica con Chiapas-Nicaragua producidas por las inundaciones marinas durante los eventos interglaciales (Smith & Bermingham 2005). Además, patrones de filogeografía comparada sugieren tres eventos que han afectado la diversificación de los taxones en Mesoamérica causados principalmente durante el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno temprano y medio (Castoe *et al.* 2009). Sin embargo, a pesar de que varios trabajos han demostrado que los patrones de diversificación en México y Centroamérica son pre-pleistocénicos (Zamudio & Greene 1997), cabe la posibilidad de que los procesos iniciaran en el Plioceno y terminaran durante el Pleistoceno, tal como sucede con especies de aves en Norteamérica (Avice & Walker 1998).

CONCLUSIÓN

Es indudable la variación climática ocurrida durante el Pleistoceno y su influencia sobre la biota. Las interpretaciones de estos factores, si bien han sido desde diferentes puntos de vista, a últimas fechas parecen tener un sustento metodológico robusto por medio de la utilización de métodos filogeográficos. La existencia de refugios pleistocénicos funcionó como una buena aproximación a la interpretación del impacto causado por las oscilaciones climáticas, aunque es necesario considerar aspectos (p. ej. información genética) que no pudieron ser considerados, dadas las limitaciones de los marcadores utilizados (isoenzimas), durante las décadas de los 70s y 80s cuando fueron propuestos. La reconstrucción de los procesos que han llevado a la diversificación e historia biogeográfica en Mesoamérica hacen necesario un replanteamiento de las hipótesis que se han manejado hasta el momento, por lo que la utilización de reconstrucciones seguramente logrará revelar que no existe una historia única, sino una gama de amplia de mecanismos y procesos que han dominado la región. Es difícil conocer la historia de México y Centroamérica, en particular la

referida a un intervalo tan específico como el Pleistoceno. Sin embargo, es posible visualizar los procesos biológicos que han llevado a la diversificación, particularmente en Mesoamérica, que es considerada una de las más amenazadas del planeta.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por la revisión y los comentarios a este manuscrito, así como a mi tutor Dr. Adolfo Navarro Sigüenza y mi comité tutorial Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Alejandro Espinosa de los Monteros. También quisiera agradecer a Daniela Gutiérrez Arellano; Claudia Gutiérrez Arellano y Deborah V. Espinosa Martínez por sus comentarios, apoyo y ayuda con la recopilación de información y georreferenciación de la base de datos de registros pleistocénicos y parte de la literatura consultada. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo de la beca de doctorado y al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS CITADAS

- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (AOU) 1998. Check-list of North American Birds, Washington, EUA.
- AMORIM, D. A. 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 803-812.
- ANDERSON, D. E., A. S. GOUDIE, & A. G. PARKER. 2007. Global environments through the Quaternary. Exploring environmental change. Oxford University Press, Oxford, UK.
- ANDRADE-SERVÍN, A. G., & I. ISRADE ALCANTARA. 2009. Variaciones del Pleistoceno en la fase lacustre de la localidad de San Bartolo Lanzados (Atacomulco, México), evaluadas mediante estratigrafía de diatomeas. *Ciencia Ergo Sum* 16: 273-277.
- ANSELMETTI, F. S., D. ARIZTEGUI, D. A. HODELL, M. B. HILLESHEIM, M. BRENNER, A. GILLI, J. A. MCKENZIE, & A. D. MUELLER. 2006. Late Quaternary climate-induced lake

- level variations in Lake Petén Itzá, Guatemala, inferred from seismic stratigraphic analysis. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 230: 52-69.
- ARROYO-CABRALES, J. 1999. Informe final del Proyecto G-012. La mastofauna del cuaternario tardío de México. CONABIO, México, D. F.
- ARROYO-CABRALES, J., O. J. POLACO, & E. JOHNSON. 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México. In M. Montellano-Ballesteros & J. Arroyo-Cabrales (eds.). *Avances en los estudios paleomastozoológicos*, pp. 103-123. INAH, México, D.F.
- ARROYO-CABRALES, J., O. J. POLACO, E. JOHNSON, & I. FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA. 2010. A perspective on mammal biodiversity & zoogeography in the Late Pleistocene of México. *Quaternary International* 212: 187-197.
- AVISE, J. C., & D. WALKER. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations & speciation process. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 457-463.
- BARKER, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 687-702.
- BARRIOS-RIVERA, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- BONACCORSO, E., I. KOCH, & A. T. PETERSON. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and Distributions* 12: 157-164.
- BRADBURY, J. P. 1999. Sources of glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* 43/44: 97-110.
- BROWN, K. S. 1982. Paleoecological and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. In G. T. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics*, pp. 255-308. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- BROWN, K. S., P. M. SHEPPARD, & J. R. G. TURNER. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 187: 369-378.

- BUSH, M. B., & P. A. COLINVAUX. 1988. A 7000-year pollen record from the Amazon lowlands, Ecuador. *Vegetatio* 76: 141-154.
- BUSH, M. B., & P. E. OLIVEIRA. 2006. The rise& fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6: bn00106012006.
- CABALLERO-MIRANDA, M. 1997. The last glacial maximum in the basin of Mexico: the diatom record between 34,000& 15,000 years BP from lake Chalco. *Quaternary International* 43/44: 125-136.
- CASTOE, T. A., J. M. DAZA, E. N. SMITH, M. M. SASA, U. KUCH, J. A. CAMPBELL, P. T. CHIPPINDALE, & C. L. PARKINSON. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36: 88-103.
- CAVERS, S., C. NAVARRO, & A. J. LOWE. 2003. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 12: 1451-1460.
- CLAGUE, J. 2005. Status of the Quaternary. *Quaternary Science Review* 24: 2424-2425.
- COLINVAUX, P. A. 1997. The history of forests on the Isthmus from the Ice Age to the Present. In A. G. Coates (Ed.). *Central America: a natural and cultural history*. Yale University Press, New Haven, EUA.
- CONNOR, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution& biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 165-168.
- CORONA, E. 2002. The Pleistocene bird record of México. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45: 293-306.
- CRONIN, T. M. 1999. *Principles of paleoclimatology*. Columbia University Press, New York, EUA.
- DAVID, E. S., H. B. SHAFFER, L. B. RUSSELL, R. J. F. MICHAEL, B. I. JOHN, J. J. FREDRIC, G. J. R. ANDERS, & R. U. GORDON. 2003. Molecular systematics, phylogeography, and the

- effects of Pleistocene glaciation in the painted turtle (*Chrysemys picta*) complex. *Evolution* 57: 119-128.
- DEEVEY, E. S., JR. 1944. Pollen Analysis and Mexican Archaeology: An Attempt to Apply the Method. *American Antiquity* 10: 135-149.
- DEVITT, T. J. 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Neartic - Neotropical transition. *Molecular Ecology* 15: 4387-4407.
- DICK, C. W., D. W. ROUBIK, K. F. GRUBER, & E. BERMINGHAM. 2004. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. *Molecular Ecology* 13: 3775-3785.
- DYNESIUS, M., & R. JANSSON. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 9115-9120.
- FERRUSQUIA-VILAFRANCA, I., J. ARROYO-CABRALES, E. MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, J. GAMA-CASTRO, J. RUIZ-GONZÁLEZ, O. J. POLACO, & E. JOHNSON. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response & biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217: 23-104.
- GUEVARA-CHUMACERO, L. M., R. LÓPEZ-WILCHIS, F. F. PEDROCHE, J. JUSTE, C. IBÁÑEZ, & I. D. L. A. BARRIGA-SOSA. 2010. Molecular phylogeography of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) in México. *Journal of Mammalogy* 91: 220-232.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- HAFFER, J. 1982. General aspects of the refuge theory. In G. T. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics*, pp. 6-24. Columbia University Press, New York, EUA.
- HAFFER, J. 2008. Hypothesis to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68: 917-947.

- HAMMEN, T. V. D. 1974. The Pleistocene changes of vegetation & climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- HASBÚN, C. R., A. GÓMEZ, G. KÖHLER, & D. L. HUNT. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status & conservation. *Molecular Ecology* 14: 3095-3107.
- HASTENRATH, S. 2009. Past glaciation in the tropics. *Quaternary Science Review* 28: 790-798.
- HAYS, J. D., J. IMBRIE, & N. J. SHACKLETON. 1976. Variations in Earth's orbit: Pacemaker of the Ice Ages. *Science* 194: 1121-1132.
- HEINE, K. 1973. Variaciones más importantes del clima durante los últimos 40.000 años en México. *Proyecto Puebla-Tlaxcala: comunicaciones* 7: 51-58.
- HEINE, K. 1988. Late Quaternary glacial chronology of the Mexican volcanoes. *Geowissenschaften* 6: 197-205.
- HEWITT, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 183-195.
- HILLESHEIM, M. B., D. A. HODELL, B. W. LEYDEN, M. BRENNER, J. H. CURTIS, F. S. ANSELMETTI, D. ARIZTEGUI, D. G. BUCK, T. P. GUILDERSON, M. F. ROSENMEIER, & D. W. SCHNURRENBERGER. 2005. Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. *Journal of Quaternary Science* 20: 363-376.
- HODELL, D. A., F. S. ANSELMETTI, D. ARIZTEGUI, M. BRENNER, J. H. CURTIS, A. GILLI, D. A. GRZESIK, T. J. GUILDERSON, A. D. MÜLLER, M. B. BUSH, A. CORREA-METRIO, J. ESCOBAR, & S. KUTTEROLF. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America. *Quaternary Science Review* 27: 1152-1165.
- HOOGHMISTRA, H., & T. V. D. HAMMEN. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44: 147-183.

- HORN, S. P., R. L. SANFORD JR, D. DILCHER, T. A. LOTI, P. R. RENNE, M. C. WIEMANN, D. COZADD, & O. VARGAS. 2003. Pleistocene plant fossils in and near La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica* 35: 434-441.
- HUBBARD, J. P. 1973. Avian evolution in the aridlands of North America. *Living Bird* 12: 155-196.
- INSTITUTO DE ESTADÍSTICA GEOGRAFÍA E INFORMATICA (INEGI). 1982. Carta topográfica de México 1: 250 000. Instituto de Estadística Geografía e Informática, México D. F.
- IONITA, D. A., E. DI LORENZO, & J. LYNCH-STIEGLITZ. 2009. The effect of lower sea level on geostrophic transport through the Florida straits during the last glacial maximum. *Paleoceanography* 24: PA4210.
- JAKOB, S. S., E. MARTÍNEZ-MEYER, & F. R. BLATTNER. 2009. Phylogeographic analyses& paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in Southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology& Evolution* 26: 907-923.
- KLICKA, J., & R. M. ZINK. 1997. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science* 277: 1666-1669.
- KLICKA, J., & R. M. ZINK. 1999. Pleistocene effects on North American songbird evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 695-700.
- KNAPP, S., & J. MALLET. 2003. Refuting refugia? *Science* 300: 71-72.
- LEÓN-PANIAGUA, L., A. G. NAVARRO S, B. E. HERNÁNDEZ-BAÑOS, & J. C. MORALES. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 653-664.
- LEYDEN, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81: 4856-4859.

- LYELL, C. 1833. Principles of geology. Volume III. John Murray. London.
- LYELL, C. 1839. *Éléments de géologie*. Pitois-Levrault, Paris.
- MARKGRAF, V. 1993. Climatic history of Central& South America since 18,000 yr B. P.: Comparison of pollen records& model simulations. In H. E. Wright, J. E. Kutzbach, T. I. Webb, W. F. Ruddiman, F. A. Street-Perrot & P. J. Bartlein (Eds.). *Global climates since the last glacial maximum*, pp. 357-385. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- MAUZ, B. 1998. The onset of the quaternary: a review of new findings in the Pliocene-Pleistocene Chronostratigraphy *Quaternary Science Review* 17: 357-364.
- MEAD, J. I., S. L. SWIFT, R. S. WHITE, H. G. MCDONALD, & A. BAEZ. 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) Glyptodont & Pampathere (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24: 439-449.
- MEAVE, J., & M. KELLMAN. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: Implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography* 21: 121-135.
- MEAVE, J., M. KELLMAN, A. MACDOUGALL, & J. ROSALES. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1: 69-76.
- METCALFE, S. E., S. L. O'HARA, M. CABALLERO, & S. J. DAVIES. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico - a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699-721.
- MILÁ, B., J. E. MCCORMACK, G. CASTAÑEDA, R. K. WAYNE, & T. B. SMITH. 2007. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 2653-2660.
- MILLER, M. J., E. BERMINGHAM, J. KLICKA, P. ESCALANTE, F. S. RAPOSO DO AMARAL, J. T. WEIR, & K. WINKER. 2008. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275: 1133-1142.

- MIX, A. C., A. E. MOREY, N. G. PISIAS, & S. W. HOSTETLER. 1999. Foraminiferal fauna estimates of paleotemperature: circumventing the no-analog problem yields cool ice age tropics. *Paleoceanography* 14: 350-359.
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- MORSE, G. E., & B. D. FARRELL. 2005. Interspecific phylogeography of the *Stator limbatus* species complex: The geographic context of speciation and specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 201-213.
- MULCAHY, D. G., B. H. MORRILL, & J. R. MENDELSON, III. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography* 33: 1889-1904.
- NEFF, H., D. M. PEARSALL, J. G. JONES, B. ARROYO DE PIETERS, & D. E. FREIDEL. 2006. Climate change and population history in the Pacific lowlands of Southern Mesoamerica. *Quaternary Research* 65: 390-400.
- NICHOL, J. E. 1999. Geomorphological Evidence& Pleistocene Refugia in Africa. *The Geographical Journal* 165: 79-89.
- NILSSON, T. 1983. The Pleistocene. Geology and life in the Quaternary Ice Age. Reidel Publishing Co. Arlöv, Sweden.
- OLÁH-HEMMINGS, V., J. R. JAEGER, M. J. SREDL, M. A. SCHLAEPFER, R. D. JENNINGS, C. A. DROST, D. F. BRADFORD, & B. R. RIDDLE. 2010. Phylogeography of declining relict and lowland leopard frogs in the desert Southwest of North America. *Journal of Zoology* 280: 343-354.
- OLGUÍN-MONROY, H. C., C. GUTIÉRREZ-BLANDO, C. A. RÍOS-MUÑOZ, L. LEÓN-PANIAGUA & A. G. NAVARRO-SIGUENZA. 2013. Regionalización biogeográfica de la mastofauna de los bosques tropicales perennifolios de Mesoamérica. *Revista de Biología Tropical* 61: 937-969.

- OTTO-BLIESNER, B. L., S. J. MARSHALL, J. T. OVERPECK, G. H. MILLER, A. HU, & C. L. I. P. MEMBERS. 2006. Simulating Arctic Climate Warmth& Icefield Retreat in the Last Interglaciation. *Science* 311: 1751-1753.
- PENNINGTON, R. T., D. E. PRADO, & C. A. PENDRY. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- PIPERNO, D. R., J. E. MORENO, J. IRIARTE, I. HOLST, M. LACHNIET, J. G. JONES, A. J. RANERE, & R. CASTANZO. 2007. Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, Central Balsas Watershed of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 11874-11881.
- PRANCE, G. T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for pleistocene climatic changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594-624.
- PREGILL, G. K., & S. L. OLSON. 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to pleistocene climatic cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 75-98.
- RAY, N., & J. M. ADAMS. 2001. A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* 11: http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html.
- REYNOSO, V. H. 2005. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds). In F. J. Vega, T. G. Nyborg, M. d. C. Perilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. S. Cevallos-Ferriz & S. A. Quiroz-Barroso (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- RICHERSON, P. J., R. BOYD, & R. L. BETTINGER. 2001. Was agricultural impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? A climate change hipotesis. *American Antiquity* 66: 387-411.
- RÍOS-MUÑOZ, C. A. 2006. 2013. ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre américa del norte y del sur? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1022-1030.

- RÍOS-MUÑOZ, C. A. & A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47: 171-182.
- RODRÍGUEZ-BANDERAS, A., C. F. VARGAS-MENDOZA, A. BUONAMICI, & G. G. VENDRAMIN. 2009. Genetic diversity and phylogeographic analysis of *Pinus leiophylla*: a post-glacial range expansion. *Journal of Biogeography* 36: 1807-1820.
- RULL, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17: 2722-2729.
- RULL, V. 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36: 481-484.
- SCHNEIDER, C., & C. MORITZ. 1999. Rainforest refugia and evolution in Australia's wet tropics. *Proceedings: Biological Sciences* 266: 191-196.
- SCHNEIDER, C. J., T. B. SMITH, B. LARISON, & C. MORITZ. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforest: Ecological gradients vs. rainforest refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96: 13869-13873.
- SEARS, P. B., & K. H. CLISBY. 1955. Palynology in southern North America. Part IV: Pleistocene climate in Mexico. *Bulletin of the Geological Society of America* 66: 521-530.
- SHIN, S. I., Z. LUI, B. OTTO-BLIESNER, E. C. BRADY, J. E. KUTZBACH, & S. P. HARRISON. 2003. A Simulation of the Last Glacial Maximum climate using the NCAR-CCSM. *Climate Dynamics* 20: 127-151.
- SMITH, S. A., & E. BERMINGHAM. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 32: 1835-1854.
- SMITH, T. B., C. J. SCHNEIDER, & K. HOLDER. 2001. Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica* 112-113: 383-398.
- SOLOMON, S. E., M. BACCI, JR., J. MARTINS, JR., G. G. A. VINHA, & U. G. MUELLER. 2008. Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. *Plos ONE* 3: e2738.

- SPELLMAN, G. M., & J. KLICKA. 2006. Testing hypotheses of Pleistocene population history using coalescent simulations: phylogeography of the pygmy nuthatch (*Sitta pygmaea*). Proceedings of the Royal Society of London B 273: 3057-3063.
- STEINER, G., & A. R. KABAT. 2004. Catalog of species-group names of Recent & fossil Scaphopoda (Mollusca). *Zoosystema* 26: 549-726.
- SULLIVAN, J., J. A. MARKERT, & C. W. KILPATRICK. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46: 426-440.
- SZABO, B. J., W. C. WARD, A. E. WEIDIE, & M. J. BRADY. 1978. Age and magnitude of the late Pleistocene sea-level rise on the eastern Yucatan Peninsula. *Geology* 6: 713-715.
- TELLEZ-DUARTE, M. A. 1988. Paleoeología comparativa de moluscos del Pleistoceno en localidades continentales e insulares de Baja California, México. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y Superior de Ensenada, Ensenada, B. C.
- THOMPSON, R. S., C. WHITLOCK, P. J. BARTLEIN, S. P. HARRISON, & W. G. SPAULDING. 1993. Climatic changes in the Western United States since 18,000 yr B. P. In H. E. Wright, J. E. Kutzbach, T. I. Webb, W. F. Ruddiman, F. A. Street-Perrot & P. J. Bartlein (Eds.). *Global climates since the last glacial maximum*, pp. 468-513. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- TOLEDO, V. M. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In G. T. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics*, pp. 93-111. Columbia University Press, New York, EUA.
- TOVAR, R. E., M. MONTELLANO-BALLESTEROS, & E. CORONA. 2007. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México. In E. Díaz-Martínez & I. Rabano (Eds.). *4th European*

- Meeting on the Palaeontology & Stratigraphy of Latin America, pp. 393-397. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, España.
- VAN DEVENDER, T. R., & T. L. BURGESS. 1985. Late Pleistocene woodlands in the Bolson de Mapimi: a refugium for the Chihuahuan desert biota. *Quaternary Research* 24: 346-353.
- VÁZQUEZ-MIRANDA, H., A. G. NAVARRO-SIGÜENZA, & K. E. OMLAND. 2009. Phylogeography of the rufous-naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation & hybridization in Mesoamerica. *Auk* 126: 765-778.
- VÁZQUEZ-SELEM, L., & K. HEINE. 2004. Late Quaternary Glaciation of Mexico. In J. r. Ehlers & P. L. Gibbard (Eds.). *Quaternary glaciations: extent and chronology, Pt. 3: South America, Asia, Africa, Australasia, Antarctica*, pp. 233-242. Elsevier, Amsterdam.
- VENEGAS-ANAYA, M., A. J. CRAWFORD, A. H. ESCOBEDO GALVÁN, O. I. SANJUR, L. D. DENSMORE, & E. BERMINGHAM. 2008. Mitochondrial DNA phylogeography of *Caiman crocodilus* in Mesoamerica and South America. *Journal of Experimental Zoology* 309A: 1-14.
- WANG, I. J., A. J. CRAWFORD, & E. BERMINGHAM. 2008. Phylogeography of the pygmy rain frog (*Pristimantis ridens*) across the lowland wet forests of isthmian Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 992-1004.
- WEBB, S. D. 1991. Ecography and the Great American Biotic Interchange. *Paleobiology* 17: 266-280.
- WEIGT, L. A., A. J. CRAWFORD, A. S. RAND, & M. J. RYAN. 2005. Biogeography of the túngara frog, *Physalaemus pustulosus*: a molecular perspective. *Molecular Ecology* 14: 3857-3876.
- WENDT, T. 1987. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: Evidencia de refugios florísticos Cenozoicos. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 58: 29-54.
- WILSON, D. E., & D. M. REEDER. 2005. *Mammal species of the World*. Johns Hopkins University Press, EUA.

- WÜSTER, W., J. E. FERGUSON, J. A. QUIJADA-MASCAREÑAS, P. CATHARINE E, M. D. G. SALOMAO, & R. S. THORPE. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia,& the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14: 1095-1108.
- ZAMUDIO, K. R., & H. W. GREENE. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 421-442.
- ZARZA, E., V. H. REYNOSO, & B. C. EMERSON. 2008. Diversification in the northern neotropics: mitochondrial& nuclear DNA phylogeography of the iguana *Ctenosaura pectinata* and related species. *Molecular Ecology* 17: 3259-3275.

Tabla 1. Número de taxones y registros por Clase correspondiente a los taxones extintos en Mesoamérica

Clase	Registros	Taxones
Granuloreticulosea	2	2
Anthozoa	1	1
Ostracoda	1	1
Bivalvia	12	12
Scaphopoda	2	2
Osteichthyes	7	2
Reptilia	9	9
Aves	42	25
Mammalia	2452	117

Tabla 2. Número de taxones y registros por Clase correspondiente a los taxones actuales en Mesoamérica

Clase	Registros	Taxones
Bryopsidophyceae	7	1
Charophyceae	1	1
Granuloreticulosea	7	5
Hydrozoa	1	1
Anthozoa	87	36
Polychaeta	2	2
Ostracoda	7	15
Maxillopoda	16	6
Insecta	1	1
Polyplocophora	6	5
Gastropoda	586	431
Bivalvia	358	259
Scaphopoda	10	5
Polychaeta	2	2
Gymnolaemata	1	1
Echinoidea	12	7
Chondrichthyes	2	2
Osteichthyes	67	32
Amphibia	22	14
Reptilia	62	47
Aves	251	116
Mammalia	1663	264

Tabla 3. Localidades por periodo o edad geológica de acuerdo a su fuente

Edad/Periodo	Localidades
Wisconsiniano/Holoceno	1
Wisconsiniano tardío	1
Wisconsiniano temprano	2
Wisconsiniano	5
Sangamoniano/Wisconsiniano	2
Sangamoniano	4
Pleistoceno tardío	100
Rancholabreano	5
Irvingtonian	5
Pleistoceno Medio o Tardío	1
Illinoiano	6
Kansano	2
Pleistoceno temprano/medio	2
Pleistoceno temprano	6
Pleistoceno	71
Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano (Blancan)	5
Plioceno o Pleistoceno	3
Pleistoceno?	5
Blancano	2

Figura 1. Divisiones temporales del Pleistoceno de acuerdo con diferentes fuentes de información. Se muestran los periodos glaciales e interglaciales en regiones geográficas del hemisferio norte y las edades geológicas que se han propuesto.

Figura 2. Localidades de registro paleoclimatológico en el norte de México durante para Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano para el norte de México.

Figura 3. Localidades de registro paleoclimatológico en el centro de México durante para Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano.

Figura 4. Localidades de registro paleoclimatológico en Centroamérica y sureste de México para el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano.

Figura 5. Localidades fosilíferas con registros pleistocénicos en Mesoamérica, se resaltan en negro las localidades que presentan registros de mamíferos.

Figura 6. Número de taxones y registros por Clase registrados en Mesoamérica. El número superior (columna gris) corresponde al número de taxones y el número inferior (columna negra) al número de registros.

Figura 7. Refugios pleistocénicos propuestos en Mesoamérica. Hubbard (1973): 1. Californiano, 2. Sonorense, 3. Chihuahuense, 4. del Golfo, 5. del Balsas, 6. de Tehuantepec, 7. de Yucatán. Toledo (1982): 8. Cordoba, 9. Los Tuxtlas, 10. Sierra de Juárez, 11. Soconusco, 12. Lacandona, 13. Petén, 14. Montañas Mayas, 15. Izabal. Wendt (1987): 16. El Arco. Brown (1982): 17. Guatemala (desde Oaxaca hasta Honduras), 18. Pacífico (desde el Soconusco hasta El Salvador), 19. Chiriqui-Azuero, 20. Tacarcuna/Nechí.

Figura 1

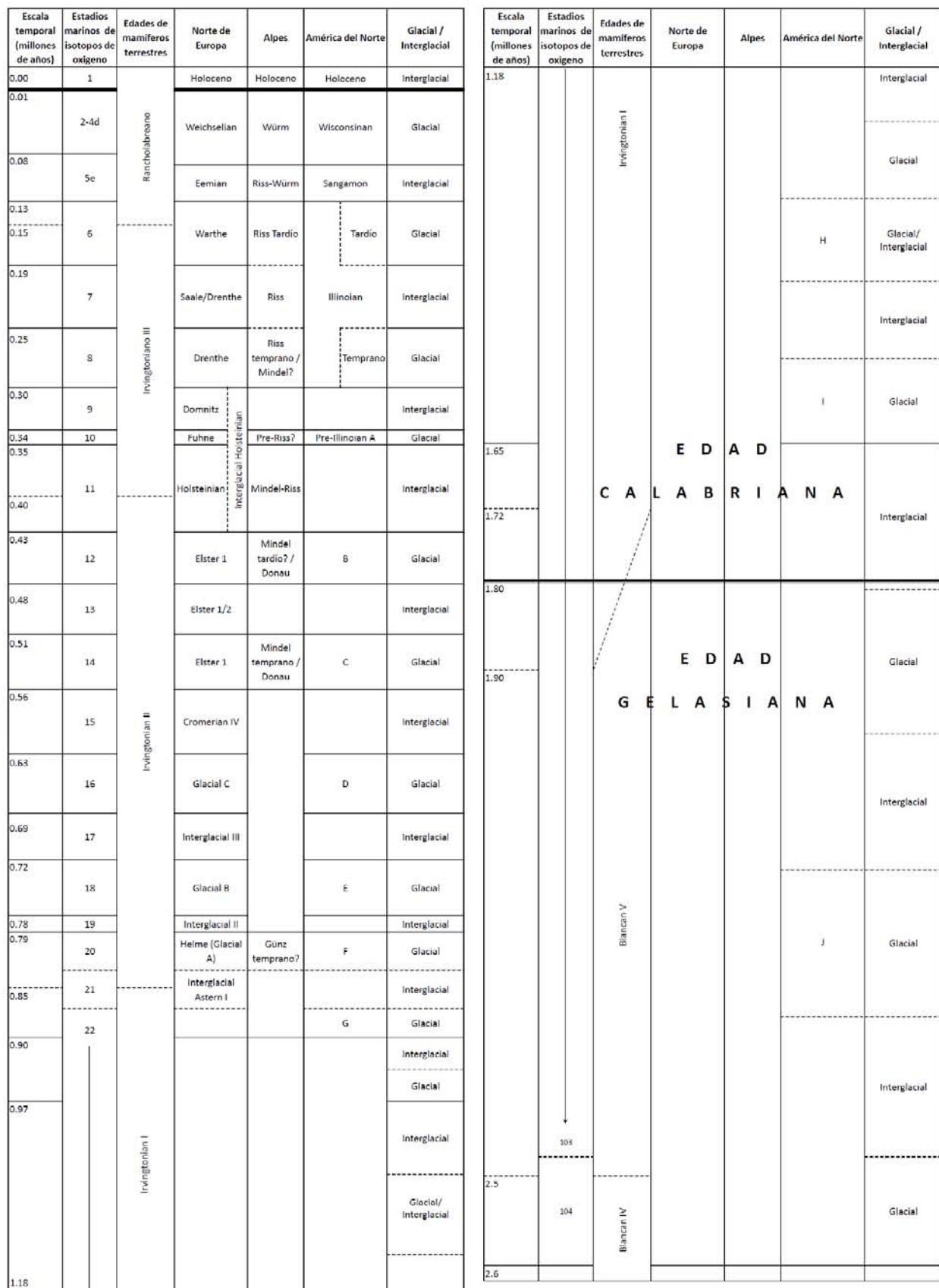


Figura 2

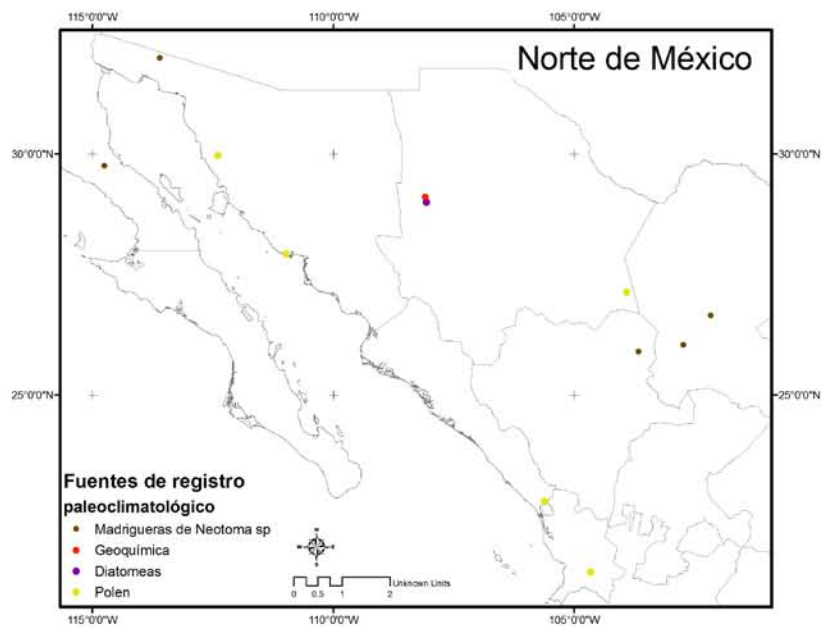


Figura 3

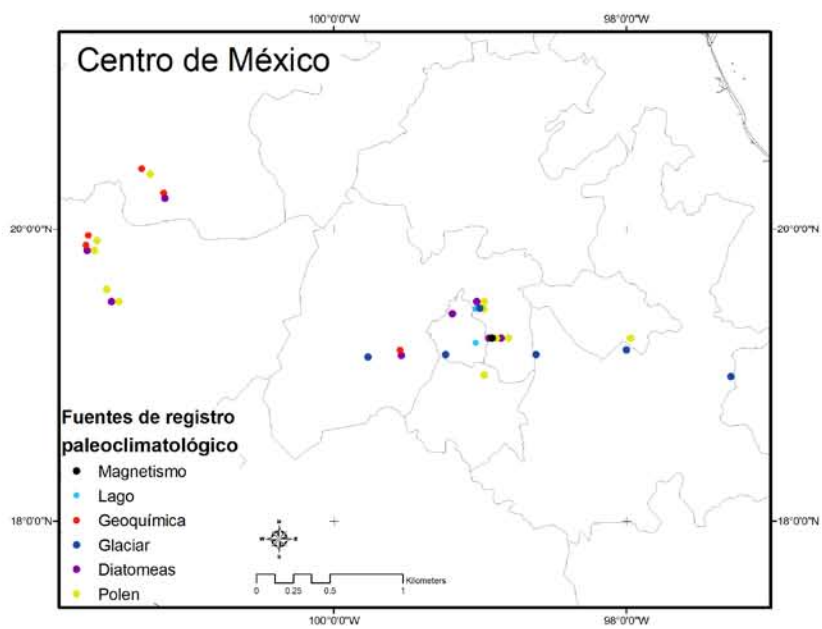


Figura 4

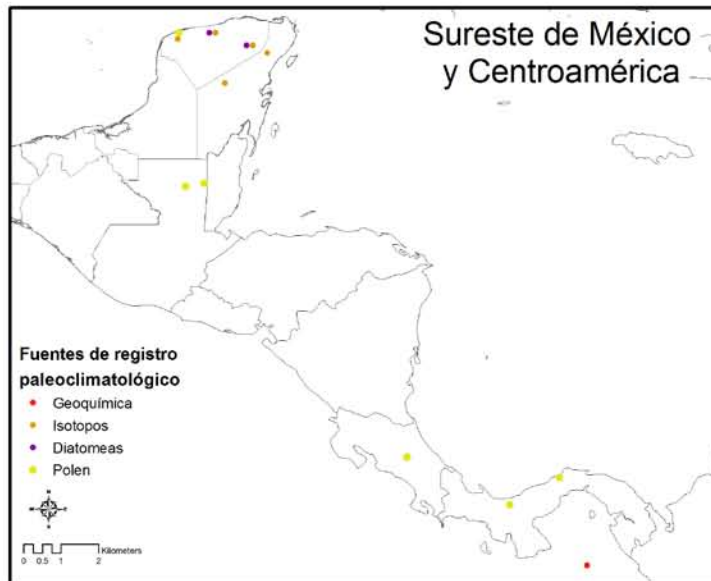


Figura 5

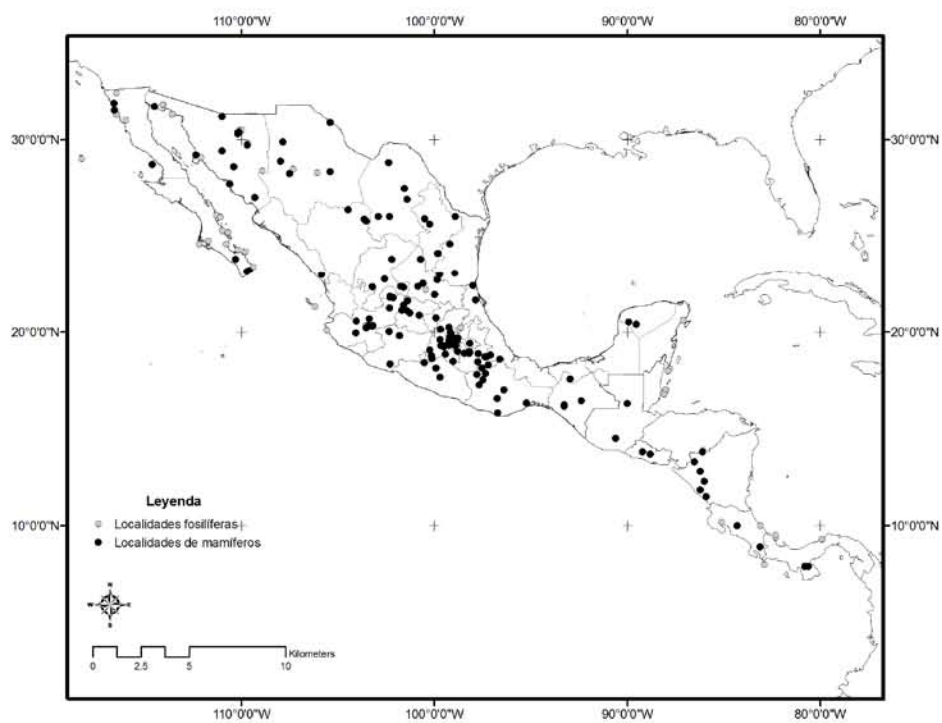


Figura 6

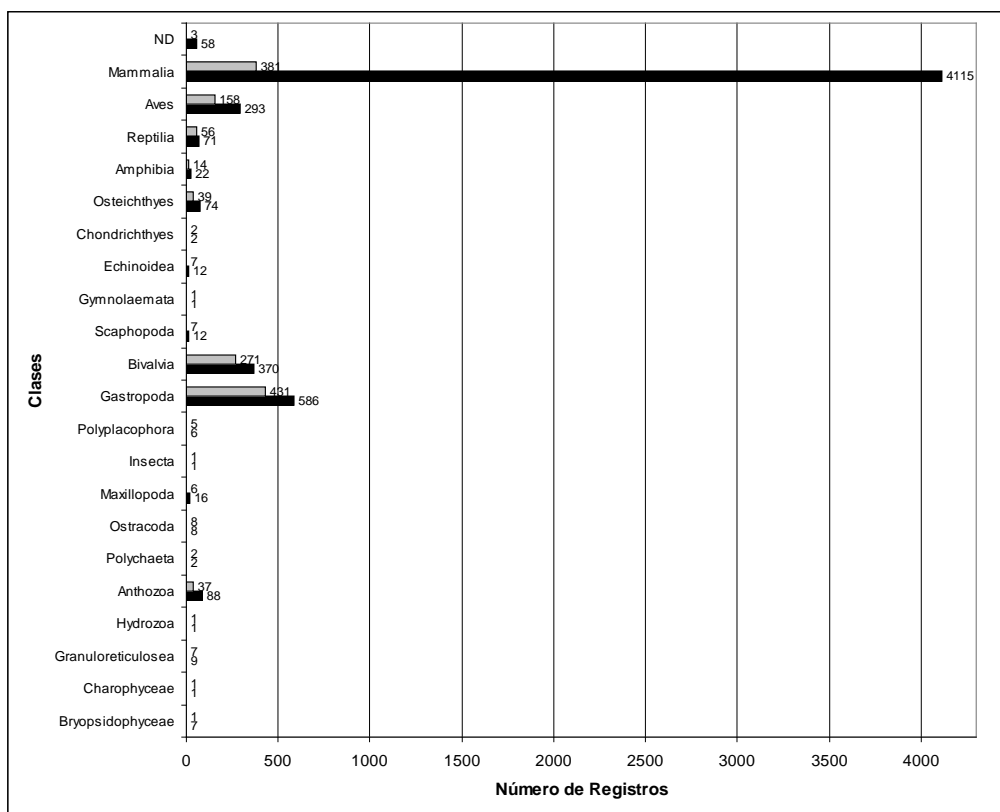
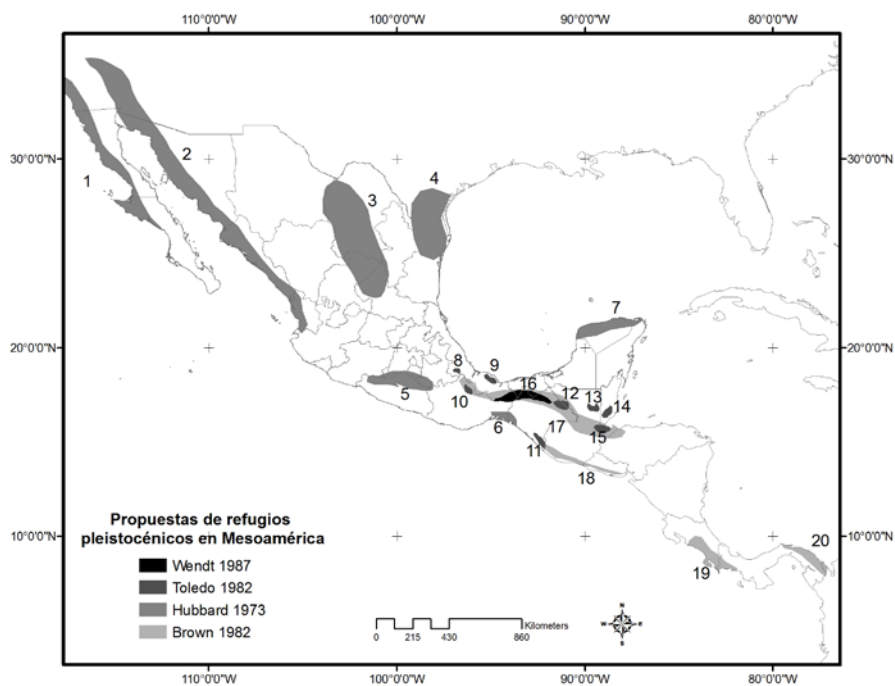


Figura 7



CAPÍTULO 2

**EVALUACIÓN DE LAS DIFERENCIAS EN EL NICHOS
ECOLÓGICO DE LOS MAMÍFEROS DE
NORTEAMÉRICA ENTRE EL ÚLTIMO MÁXIMO
GLACIAL Y EL PRESENTE**

Evaluación de las diferencias en el nicho ecológico de los mamíferos de Norteamérica entre el último máximo glacial y el presente

Evaluation of temporal niche differences in North American mammals between the Last Glacial Maximum and the present time

César A. Ríos-Muñoz

Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-399, CP 04510, Distrito Federal, México.

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, CP. 04510, Distrito Federal, México.

INTRODUCCIÓN

El factor histórico en las características ecológicas de las especies es una de las cosas más complicadas de evaluar debido a la falta de información con la que se cuenta a niveles que van más allá de los tiempos recientes (Ferrusquía-Villafranca et al., 2010). Una forma de hacerlo es por medio de la representación de los nichos ecológicos basados en condiciones escenopoéticas o Grinellianas (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011), los cuales permiten reconocer características a macroescala que influyen directamente en las especies (Peterson, 2011) y que podrían fungir como una fuente indirecta de conocimiento biológico. Generalmente, este tipo de trabajos se centran en la evaluación de especies en las condiciones actuales, incluso relacionando especies filogenéticamente emparentadas para evaluar aspectos evolutivos en sus nichos ecológicos (Peterson et al., 1999), o simplemente identificando si los parecidos ecológicos permiten identificar similitudes entre los nichos ecológicos de las especies (Warren et al., 2008).

Existen varios aspectos involucrados en el factor temporal que deben considerarse, como las diferentes reconstrucciones climáticas hacia el pasado, la cantidad y calidad de datos disponibles (Faunmap Working Group, 1994; Arroyo-Cabral, 1999), la capacidad de los modelos de nicho para poder transferir las condiciones ambientales en diferentes ambientes (Saupe et al., 2012; Owens et al., 2013), y la forma de evaluación entre las condiciones pasadas y presentes (Martínez-Meyer et al., 2004). Hasta el momento sólo unos cuantos trabajos han hecho comparaciones a nivel temporal analizando las mismas especies (Martínez-Meyer et al., 2004; Banks et al., 2008), aunque no consideran todos los puntos señalados anteriormente.

Actualmente existen varias fuentes de información geográfica que permiten la comparación entre distintos modelos generales de circulación como escenarios alternativos de la representación climática en el pasado, esto permite tener diferentes hipótesis climáticas aunque sin poder elegir, ya que se realizan a partir de diferentes fuentes (Hasumi & Emori, 2004; Collins et al., 2006). De igual manera, contar con información biológica a nivel paleontológico implica diferentes supuestos como la identificación y la datación (FWG, 1994). Hasta el momento la comparación de nichos

ecológicos en temporalidades diferentes, aunque se trate de una misma especie, se ha basado en proyectar información del presente al pasado y viceversa (Martínez-Meyer et al., 2004; Banks et al., 2008), por lo que se han preocupado por evaluar estas transferencias con métodos para identificar si el conjunto de condiciones ambientales en un tiempo tiene cabida en otro y evitar hacer interpretaciones en zonas donde esas condiciones no son homólogas (Elith et al., 2010; Owens et al., 2013; Saupe et al., 2012). Sin embargo, la interpretación final, basada usualmente por matrices de interpredictibilidad (Peterson, 2003), no permite establecer si existe significancia estadística entre las diferencias o similitudes, ya que únicamente evalúan proporciones de puntos predichos. Por esta razón se han desarrollado nuevas maneras de evaluación basadas en las características ecológicas de las especies a través de un modelo nulo si las similitudes/diferencias de los nichos están dadas por el azar o no (Warren et al., 2008; 2010).

Varios trabajos señalan la existencia de la conservación o conservadurismo del nicho ecológico en un tiempo que puede llegar hasta los miles de años (Peterson, 2011), aunque existe la posibilidad de que las especies puedan tener la capacidad de adaptarse a los cambios climáticos (Jezkova et al., 2011). Hasta ahora, ningún trabajo se ha dado a la tarea de evaluar si existen diferencias o similitudes en una misma especie en distintos tiempos de su historia. Por esta razón, el objetivo del trabajo es evaluar los nichos ecológicos de 22 especies de mamíferos norteamericanos que tienen registros confiables en el presente y en el último máximo glacial (UMG), con el fin de identificar si es posible hablar de conservación, diferenciación o si en realidad los nichos ecológicos se ha modificado por los cambios en las condiciones ambientales que han afectado al planeta.

MÉTODOS

Se compiló una base de datos para 22 especies de mamíferos con registros en dos horizontes temporales, UMG en el Pleistoceno tardío y en el presente, a partir de bases de datos biológicas en línea a través de GBIF (<http://www.gbif.org>), información publicada (FWG, 1994), y el proyecto de “La mastofauna del Cuaternario tardío en México” (Arroyo-Cabrales, 1999). Los registros fueron

depurados eliminando aquellos cuya información fuera incompleta o carecieran de datación (en el caso de los registros fósiles).

Con respecto a las coberturas geográficas utilizadas en la evaluación ecológica se consideraron condiciones presentes (Hijmans et al., 2005), y dos modelos generales de circulación (CCSM y MIROC 2.3) con reconstrucciones de las condiciones ambientales durante el UMG. Las coberturas utilizadas para cada escenario, presente y pasados, incluyen 19 variables derivadas de temperatura y precipitación del proyecto Worldclim 1.4 (<http://www.worldclim.org>). Todas las coberturas tuvieron una resolución de $0.04^{\circ} \times 0.04^{\circ}$ cubriendo América del Norte, desde Alaska y norte de Canadá hasta el Istmo de Panamá en el presente, y del límite estimado de los glaciares durante el UMG, a partir de reconstrucciones de los tipos de vegetación (Adams & Faure, 1997; Ray & Adams, 2001), hasta la unión entre Centroamérica y Sudamérica.

Debido a que tanto los escenarios pasados y presente difieren en su configuración geográfica y temporal, no es posible compararlos directamente a pesar de su capacidad de transferencia. Por esta razón se decidió juntar cada variable bioclimática, incluyendo presente y pasado, como una sola capa de información. Para esto se utilizó la metodología propuesta por Bentlage et al. (2013) que consiste incluir una tercera dimensión, como la profundidad, concatenando una misma variable con datos obtenidos en diferentes batimetrías (esta es la tercera dimensión). La aplicación de este método permite generar una cobertura continua de una misma variable generando series en dos dimensiones. Esta transformación es posible ya que los modelos de nicho ecológico se basan en el análisis de los datos de presencia con los valores de los píxeles en los que se encuentran, sin considerar los efectos topológicos entre los píxeles, en este caso, la tercera dimensión corresponde al factor temporal. A partir de estas nuevas capas generadas se redujo la multidimensionalidad de las variables, para poder visualizar el nicho en tres dimensiones ortogonales, aplicando un análisis de componentes principales realizado en Niche Analyst 1.2 beta (Quiao et al., 2012).

Debido a que el arreglo espacial de los píxeles en las coberturas no tiene un efecto en la generación de los modelos de nicho ecológico, ya que funcionan relacionando la ocurrencia de las especies únicamente con los valores de los píxeles sin considerar su topología (Bentlage et al., 2013), se realizaron modelos de nicho ecológico para los datos presentes y fósiles con un algoritmo de máxima entropía, Maxent 3.3.3k (Phillips et al., 2004; 2006). Para realizar dichos modelos se tomaron como coberturas los tres primeros componentes derivados del análisis de componentes principales de las variables, que explican la mayor parte de la varianza en las coberturas bioclimáticas originales.

Dado que para la mayor parte de las especies se contaba con más de 20 registros los datos biológicos fueron divididos en datos de entrenamiento (70%) y validación (30%), sólo en el caso de especies y tiempos en donde fueran menos de 20 registros no se utilizaron datos de validación. Se realizaron diez réplicas para cada especie con la finalidad de obtener diferentes modelos que mostraran la variabilidad que podrían presentar los datos (Contreras-Medina et al., 2010).

Se utilizaron los modelos producto de la mediana de los diez modelos individuales dado que reflejan mejor la tendencia de los modelos (Fowler, 1996). Cada uno de estos modelos fue evaluado por un análisis de ROC parcial con una omisión máxima de 10% de los registros. Este análisis a diferencia del análisis de ROC que usualmente se utilizan en la evaluación de los modelos de nicho ecológico (Lobo et al., 2008), es capaz de hacer una evaluación del comportamiento de los modelos mucho más acertada al eliminar aquellas probabilidades que no son informativas en el modelo, además de generar un intervalo de confianza con respecto a un conjunto de réplicas generadas de manera aleatoria para definir si los modelos evaluados son mejores que lo esperado al azar (Peterson et al., 2008; Peterson, 2012). Para esta prueba se utilizó el software partial ROC (disponible en <http://hdl.handle.net/1808/10059>) (Barve, 2008) con 100 réplicas para la evaluación de cada modelo.

A pesar de que la base de datos se depuró para contar con registros confiables, es posible que existan errores que no se identificaron porque se encuentran dentro de lo que ha sido reportado

para la literatura y que sean producidos por la anisotropía del área de distribución (Sánchez-González, 2013), por esta razón se decidió considerar un intervalo de error máximo de los modelos de un 10% que permitiría tener modelos de nicho y VEM mucho más restringidos eliminando posibles datos extremos.

A partir de los modelos de nicho se obtuvieron los datos ecológicos de cada especie, asumiendo un error máximo del 10% que concordara con la evaluación hecha con las ROC parciales, y fueron manejados en Niche Analyst 1.2 (Quiao et al., 2012). Se graficaron los datos ecológicos en tres dimensiones donde cada dimensión representa los tres primeros componentes principales, a partir de estos datos ecológicos se creó el volumen de elipsoide mínimo (VEM) (Van Aelst & Rousseeuw, 2009). Además de los datos del tamaño del VEM, se obtuvieron los datos de posición de los centroides para cada especie en cada horizonte temporal, de esta manera es posible hacer una cuantificación del parecido entre los tamaños de los VEM y la distancia que existe entre los centroides, esta última medida calculada a partir de la localización cartesiana de las coordenadas del centroide a partir de la siguiente fórmula: $d = \sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2 + (z_2 - z_1)^2}$.

Para poder establecer la significancia de esos valores se realizaron 10 réplicas con conjuntos de 100 puntos generados al azar en el presente y en el pasado con ambos modelos generales de circulación. Esta evaluación a partir de un modelo nulo representa una forma de evaluar si el parecido o diferencia de las especies está relacionado directamente con los cambios ambientales sufridos en Norteamérica. La evaluación de los valores observados y esperados se realizaron con base en la propuesta de Warren et al. (2008), identificando si los valores observados coinciden con los del modelo nulo o se encuentran por encima o por debajo. La diferencia entre el modelo de Warren et al. (2008) y el de Quiao et al. (2012) es que en el último el cálculo del traslape entre VEM está realizada directamente en espacio ecológico a partir de la generación de cuboides y no en su representación geográfica como funciona ENMTools.

RESULTADOS

Se obtuvieron datos corroborados y revisados para las 22 especies de mamíferos en Norteamérica (Cuadro 1). Entre éstas se incluyen especies con diferente vagilidad, tamaño de distribución, requerimientos ecológicos y afinidad biogeográfica, aunque la mayor parte está asociada al Neártico.

Con base en los dos juegos de 19 coberturas, formados a partir los datos presentes y para el UMG (Presente-CCSM y Presente-MIROC 2.3), se realizaron los análisis de componentes principales en los que los tres primeros componentes son capaces de explicar más del 80% de la variación en ambos conjuntos de coberturas (Fig. 1, Cuadros 2 y 3). A partir de ellos, se generaron los modelos con los datos presentes y fósiles en cada conjunto de coberturas (Presente-CCSM y Presente-MIROC 2.3), obteniendo 44 modelos por especie por conjunto de coberturas. Para poder evaluar los modelos de nicho se utilizó la proporción del área bajo la curva (AUC) evaluada por la ROC parcial, que mostró que los datos aleatorios a un nivel de $AUC=0.5$ se encuentran muy por debajo de los valores a un $AUC=0.9$ (Fig. 2). Por lo tanto asumimos que los modelos generados son confiables.

A partir del cálculo de los VEM se obtuvo también la similitud de nicho a nivel ecológico. Dado que el VEM fue calculado a partir de los datos representados por los primeros tres componentes principales carece de unidades, y representan únicamente un valor que permite identificar el tamaño de las condiciones ecológicas de cada especie, lo que permite conocer el parecido desde el espacio ecológico entre datos de la misma especie en los diferentes tiempos de comparación. Se obtuvieron los valores de VEM para cada especie a partir de los datos presentes y fósiles en los dos conjuntos de coberturas y la similitud de nicho (traslape), obteniendo de esta manera la proporción del VEM que se encuentra compartido entre presente y el UMG (Cuadros 4 y 5). Es posible observar que a pesar de la disimilitud de los registros puntuales utilizados en la elaboración de los modelos de nicho, los tamaños de VEM no dependen de estos, ya que en varias de las especies los datos fósiles tuvieron VEM mayores que los datos presentes (Cuadros 4 y 5).

Además, las proporciones en la similitud de nicho varían dependiendo del escenario, en el CCSM los VEM a partir de datos presentes tuvieron mayor proporción que los datos fósiles, mientras en Presente-MIROC 2.3 no se observó esta tendencia.

Por otro lado, la distancia de los centroides se evaluó al compararse con los valores obtenidos de los datos aleatorios que sirvieron como modelo nulo. Es posible observar que en caso Presente-CCSM la mayor parte de las especies presentan valores que coinciden con el intervalo de los valores generados al azar, siendo sólo siete especies las que tienen valores por encima de dicho intervalo (Cuadro 4). En la segunda comparación, para el caso del Presente-MIROC 2.3 el resultado mostro que la mitad de las especies coincidieron con el intervalo de los datos generados al azar y la otra mitad se encuentra por encima de estos (Cuadro 5). Vale la pena señalar que la posición de los centroides, en ninguna especie y en ninguno de los dos juegos de coberturas, fue menor de lo esperada al azar.

DISCUSIÓN

El registro fósil para los mamíferos del Pleistoceno en Norteamérica es uno de los más completos (FWG, 1994; Arroyo-Cabrales, 1999) e incluso ha sido utilizado para identificar patrones de distribución en el pasado (Arroyo-Cabrales et al., 2010; Ferrusquía-Villafranca et al., 2010). Sin embargo, la información se reduce cuando se considera a detalle la identificación taxonómica, los métodos de datación y la georreferenciación de localidades, razones por las cuales solamente se contó con muy pocos registros para los análisis realizados.

Las reconstrucciones paleoambientales también representan un problema, principalmente porque la información disponible es muy limitada o se encuentra restringida a ciertos hábitats (Graham, 1999; Lozano-García et al., 2005). Sin embargo, las reconstrucciones bioclimáticas, que existen y se encuentran disponibles, ofrecen la posibilidad de explorar condiciones climáticas durante el Pleistoceno asociadas con las especies de esa época (Nogués-Bravo et al., 2008) o con especies actuales para identificar zonas de estabilidad climática en el tiempo (Waltari et al., 2007).

La comparación de los nichos ecológicos a partir de la comparación de registros fósiles y presentes se ha hecho a partir de la transferencia de modelos del presente al UMG y viceversa (Martínez-Meyer et al., 2004). Sin embargo, esto representa un inconveniente ya que las condiciones ecológicas pueden presentarse fuera del intervalo en el cual se calibró el modelo y generar información irreal sobre el comportamiento de los nichos ecológicos en el área de de calibración y transferencia (Saupe et al., 2012; Owens et al., 2013). Por esta razón, el análisis realizado al considerar la tercera dimensión como el factor temporal evita la transferencia de modelos reduciendo la fuente de error y permite identificar las asociaciones entre los datos puntuales de las especies con las coberturas utilizadas independientemente de su posición geográfica (Bentlage et al., 2013).

La unión de escenarios mediante la concatenación de variables, presente y del UMG, sobre una misma cobertura permite tener toda la variabilidad ecológica de cada variable bioclimática ocurrida en los dos tiempos de interés, por lo que es factible pensar que existe mayor oportunidad de que haya una alta correlación entre las 19 variables bioclimáticas. Debido a que la autocorrelación de variables puede causar la sobreparametrización en la generación de modelos (Peterson et al., 2011), es preferible generar modelos de nicho a partir de variables ortogonales, aunque esto no asegura que las especies no definan sus nichos a partir de combinaciones de variables a lo largo de su área de distribución geográfica y temporal (Dormann et al., 2012).

Debido a que la comparación y evaluación de espacios ecológicos producidos a partir de los modelos de nicho ecológico es muy compleja (Warren et al., 2008), y la determinación de nichos ecológicos no es fácil de evaluar y representar en espacio ecológico (Hirzel et al., 2002), es necesario contar con pruebas que no se basen en espacio geográfico para validar las comparaciones entre los nichos (Quiao et al., 2012). Por esta razón, la determinación del traslape entre los nichos ecológicos resulta útil al haber sido generadas a partir de las variables utilizadas en la generación de los modelos. De esta manera, la comparación de nichos no depende de dos escenarios temporales independientes ni su visualización está limitada a un número diferente de variables, sino que se

circunscriben a un solo conjunto de coberturas que resumen gran parte la variabilidad que se puede tener desde diferentes perspectivas y que finalmente fueron las que utilizaron para obtener el VEM.

A pesar de que se ha mencionado que el conservadurismo de nicho es posible en tiempos geológicos recientes (Peterson, 2011), nuestros resultados difieren por completo de esta idea. El hecho que se trate de dos escenarios geográficos y temporales diferentes hace necesaria la evaluación del factor aleatorio que permita conocer si el comportamiento de los nichos ecológicos de las especies responde al azar o no (Warren et al., 2008), pero a diferencia de los métodos propuestos, que lo cuantifican a partir de un contexto geográfico (Warren et al., 2008; 2010; McCormack et al., 2010) que puede provocar sesgos al ser definida el área geográfica *a priori* (Owens et al., 2013), se prefirió en el espacio ecológico considerando las variables ambientales que se utilizaron en la generación de los modelos.

De acuerdo con Warren et al. (2008; 2010) y McCormack et al. (2010) la similitud de nichos ecológicos no solo representa modificaciones de la extensión del espacio ecológico que puedan presentar las especies, sino que es necesario considerar la posición de los centroides, sobre todo porque son capaces de coincidir con las condiciones óptimas que se han relacionado directamente con la abundancia de las especies (Martínez-Meyer et al., 2013). Estas comparaciones con los mamíferos analizados muestran que existe un factor aleatorio intrínseco en el comportamiento de los nichos ecológicos y de que existe más una tendencia a la diferenciación que al conservadurismo (Cuadro 4).

Esta tendencia a que las especies no muestren una restricción a las condiciones ambientales en el tiempo ha sido demostrada a nivel filogeográfico en roedores como *Dipodomys microps* (Jezkova et al., 2011). Además, existe evidencia de que especies que han sido consideradas como la misma en el UMG y en el presente muestren diferencias morfológicas significativas, como en el caso de *Criptotis mayensis* y *Panthera onca* (Kurtén & Anderson, 1980; Woodman, 1995), lo que puede ser identificado en las variables ambientales de especies con amplia distribución al modificar la posición de sus centroides aunque los VEM sean muy parecidos (p. ej. *Antilocapra americana*)

(Walker, 2000) y con distribuciones restringidas y especies con tasas reproductivas altas que podría promover la adaptación (p. ej. *Cratogeomys castanops*; Ceballos & Oliva, 2005).

A pesar de que la identificación de las diferencias entre los nichos ecológicos en el presente y pasado muestran resultados muy diferentes a las ideas de conservadurismo de nicho (Peterson, 2011), es necesario señalar que existen sesgos que no pueden ser evaluados de manera directa. Por ejemplo, el que los nichos en el pasado muestren VEM mayores que en el presente con una menor cantidad de datos podría tratarse de un complejo de especies con morfología similar o idéntica que representara características ambientales heterogéneas, lo que concuerda con lo encontrado para *Neotoma mexicana* en donde su identificación a nivel específico depende de genes mitocondriales y no de caracteres morfológicos (Edwards & Bradley, 2002).

Los resultados de este trabajo muestran la necesidad de considerar cuidadosamente la hipótesis del conservadurismo de nicho. Desafortunadamente la identificación en comportamiento de los nichos ecológicos de una misma especie en el tiempo sería mejor contando con datos fósiles más confiables. Sin embargo, esta es una limitación que no puede mejorarse dadas las limitaciones que presenta el registro fósil.

AGRADECIMIENTOS

A J. Arroyo-Cabrales por facilitar información de la base de datos de la Mastofauna del Cuaternario Tardío en México. A E. Martinez-Meyer, A. Navarro-Sigüenza y A. Espinosa de los Monteros por sus comentarios para la elaboración del manuscrito. A D. Gutierrez Arellano por su ayuda en la compilación de la base de datos de los registros fósiles.

Orden	Familia	Especie
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i> (5, 190)
Lagomorpha	Leporidae	<i>Lepus californicus</i> (36, 394) <i>Sylvilagus audubonii</i> (24, 452) <i>S. floridanus</i> (35, 692)
Chiroptera	Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i> (5, 195)
Carnivora	Felidae	<i>Lynx rufus</i> (69, 336) <i>Panthera onca</i> (21, 63) <i>Puma concolor</i> (26, 198)
	Canidae	<i>Canis latrans</i> (89, 588) <i>C. lupus</i> (46, 625) <i>Urocyon cinereoargenteus</i> (47, 540)
	Ursidae	<i>Ursus americanus</i> (57, 392)
	Mustelidae	<i>Mustela frenata</i> (55, 304) <i>Taxidea taxus</i> (55, 168)
	Procyonidae	<i>Procyon lotor</i> (65, 577)
Artiodactyla	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i> (87, 466)
	Antilocapridae	<i>Antilocapra americana</i> (58, 67)
Rodentia	Geomyidae	<i>Cratogeomys castanops</i> (17, 48)
	Cricetidae	<i>Neotoma albigula</i> (16, 423) <i>N. mexicana</i> (13, 608) <i>N. micropus</i> (10, 238)
	Erethizontidae	<i>Erethizon dorsata</i> (63, 120)

Cuadro 1. Lista de especies utilizadas en el presente trabajo. Los números entre paréntesis representan la cantidad de registros fósiles y presentes que fueron utilizados.

CP	Presente-CCSM		Presente MIROC 2.3	
	Proporción de varianza	Varianza acumulativa	Proporción de varianza	Varianza acumulativa
1	0.512902305	0.512902305	0.517131405	0.517131405
2	0.205136515	0.718038819	0.216637544	0.733768949
3*	0.094819043	0.812857862	0.089147705	0.822916654
4	0.08438067	0.897238533	0.074540705	0.897457359
5	0.045960811	0.943199344	0.044971537	0.942428896
6	0.027475477	0.970674821	0.028152348	0.970581245
7	0.00994826	0.980623082	0.009260176	0.979841421
8	0.008699814	0.989322895	0.008993743	0.988835164
9	0.004197706	0.993520601	0.004265093	0.993100257
10	0.003329088	0.99684969	0.003033155	0.996133413
11	0.001699443	0.998549133	0.002245074	0.998378486
12	4.53E-04	0.999001763	5.83E-04	0.998961132
13	3.24E-04	0.999325568	3.84E-04	0.999345092
14	2.43E-04	0.99956814	2.28E-04	0.999573014
15	2.28E-04	0.999796392	2.19E-04	0.999792471
16	1.74E-04	0.999970797	1.80E-04	0.999972769
17	2.25E-05	0.999993257	2.17E-05	0.999994423
18	6.74E-06	1	5.58E-06	1
19	1.12E-14	1	2.20E-14	1

Cuadro 2. Valores de proporción de varianza y varianza acumulativa de las 19 variables

bioclimáticas combinadas de acuerdo con Bentlage et al. (2013). CP: Componente principal. El asterisco representa el punto de inflexión en las screeplot (Fig. 1).

Variables	CCSM - Presente			MIROC 2.3 - Presente		
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3
BIO1	3.20E-10	0.1363347	-0.62420626	5.63E-10	-0.0957543	-0.6369107
BIO2	-1.50E-09	-0.4527593	0.41726453	9.55E-10	0.42052142	0.44388335
BIO3	2.15E-09	0.73529781	0.52275462	-3.77E-09	-0.7663689	0.47707432
BIO4	7.56E-11	0.02225626	-0.01453035	-9.54E-11	-0.0234554	-0.0046683
BIO5	-8.56E-12	-0.0079324	-0.01199422	-1.60E-11	0.00262254	-0.0074629
BIO6	1.80E-11	0.00210882	-0.00532808	-1.56E-11	-0.0011828	-0.0029324
BIO7	1.21E-11	-0.0023772	-0.00900822	9.41E-12	0.00332669	-0.0087675
BIO8	-6.35E-11	-0.0061668	0.0196334	9.29E-11	0.01047592	0.01096273
BIO9	-1.40E-11	-0.0079671	-0.00139218	6.00E-11	0.00922087	-0.0057953
BIO10	6.70E-12	-0.0011056	0.00691203	-1.33E-11	-8.05E-05	0.00444212
BIO11	-1.29E-12	-0.0020776	0.00714081	-2.12E-11	0.00169398	0.00614796
BIO12	-1.39E-10	-0.0090628	-0.07744069	1.44E-10	8.81E-05	-0.0401118
BIO13	-3.38E-11	-0.0124185	-0.00442447	6.07E-11	0.00958929	-0.0026174
BIO14	1.29E-09	0.48289249	-0.251259	-1.12E-09	-0.4728055	-0.2778482
BIO15	0.37949234	0.00108276	-0.13812014	-0.3811484	0.00930173	-0.1425465
BIO16	-0.7625806	-0.0225534	-0.1970955	0.76613613	0.0291213	-0.1932662
BIO17	-0.5238858	0.03361362	0.18684545	0.51745663	-0.0362649	0.18114925
BIO18	1.19E-11	-0.0025011	-0.00462431	1.03E-11	0.00184427	-0.0031040
BIO19	-8.59E-12	-0.0040088	0.0054431	-5.08E-12	0.00377309	0.00516314

Cuadro 3. Eigenvalores de los tres primeros componentes principales (CP) para las 19 variables bioclimáticas (BIO) de los conjuntos de coberturas combinadas (CCSM-Presente y MIROC 2.3-Presente) de acuerdo con los métodos de Benthage et al. (2013).

Especie	Tamaño de VEM			Proporción traslapada (%)		Distancia entre centroides
	Presente 90%	CCSM 90%	Traslape	Presente	CCSM	
<i>Didelphis marsupialis</i>	1434.49	2617.18	1342.36	93.57	51.29	4.53
<i>Lepus californicus</i>	169.25	359.04	99.39	58.72	27.68	3.99
<i>Sylvilagus audubonii</i>	84.77	358.37	81.57	96.23	22.76	2.01
<i>S. floridanus</i>	1620.38	3014.35	1115.00	68.81	36.98	5.42*
<i>Mormoops megalophylla</i>	1530.83	2986.59	1397.90	91.31	46.80	5.43*
<i>Lynx rufus</i>	2027.10	2911.03	1600.90	78.97	54.99	4.01
<i>Panthera onca</i>	1255.76	1506.22	682.11	54.31	45.28	8.17*
<i>Puma concolor</i>	2138.69	681.09	437.97	20.47	64.30	10.12*
<i>Canis latrans</i>	575.79	1364.92	423.39	73.53	31.01	3.34
<i>C. lupus</i>	2032.81	3362.21	1800.45	88.56	53.54	4.53
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	652.27	2845.22	557.64	85.49	19.59	4.85
<i>Ursus americanus</i>	1786.50	1336.74	649.11	36.33	48.55	7.69*
<i>Mustela frenata</i>	2130.77	2720.05	1586.49	74.45	58.32	3.17
<i>Taxidea taxus</i>	236.24	1011.08	232.75	98.52	23.01	3.30
<i>Procyon lotor</i>	2203.03	1732.95	1065.79	48.37	61.50	5.07
<i>Odocoileus virginianus</i>	524.88	1226.36	302.07	57.55	24.63	4.40
<i>Antilocapra americana</i>	139.03	608.58	133.70	96.16	21.96	2.44
<i>Cratogeomys castanops</i>	94.22	414.71	94.18	99.95	22.71	1.66
<i>Neotoma albigula</i>	87.75	240.14	32.29	36.80	13.44	4.31
<i>N. mexicana</i>	878.81	530.91	217.58	24.75	40.98	8.38*
<i>N. micropus</i>	682.01	876.82	181.38	26.59	20.68	8.18*
<i>Erethizon dorsata</i>	2247.71	2698.35	1869.47	83.17	69.28	1.84

Cuadro 4. Valores de VEM, proporciones de volumen traslapado y distancias entre centroides para las 22 especies de mamíferos analizadas a partir de datos presentes y fósiles con la combinación de coberturas Presente-CCSM. Los valores de distancia entre centroides señalados (*) corresponden a valores por encima de lo obtenido a partir de datos aleatorios.

Especie	Tamaño de VEM			Proporción traslapada (%)		Distancia entre centroides
	Presente 90%	MIROC 90%	Traslape	Presente	MIROC	
<i>Didelphis marsupialis</i>	1474.78	1240.96	712.75	48.32	57.43	6.08*
<i>Lepus californicus</i>	192.36	557.67	142.02	73.83	25.46	3.80
<i>Sylvilagus audubonii</i>	115.36	420.02	107.80	93.44	25.66	2.41
<i>S. floridanus</i>	1751.62	1201.09	720.01	41.10	59.94	4.37*
<i>Mormoops megalophylla</i>	1176.33	2059.95	1119.28	95.15	54.33	2.41
<i>Lynx rufus</i>	2054.23	1180.29	854.74	41.60	72.41	4.49*
<i>Panthera onca</i>	796.75	577.72	141.34	17.73	24.46	6.72*
<i>Puma concolor</i>	1778.65	788.38	616.50	34.66	78.19	6.38*
<i>Canis latrans</i>	2004.06	1344.39	1065.62	53.17	79.26	2.85
<i>C. lupus</i>	1610.55	1227.82	1022.69	63.49	83.29	3.97
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	1519.54	1085.30	720.79	47.43	66.41	3.70
<i>Ursus americanus</i>	1939.76	742.75	727.24	37.49	97.91	3.57
<i>Mustela frenata</i>	1992.80	1637.21	1066.65	53.52	65.15	4.41*
<i>Taxidea taxus</i>	323.090	1478.64	248.90	77.03	16.83	4.76*
<i>Procyon lotor</i>	1601.85	962.51	688.84	43.00	71.56	3.41
<i>Odocoileus virginianus</i>	1618.18	821.31	609.55	37.66	74.21	3.56
<i>Antilocapra americana</i>	139.74	1591.50	122.64	87.76	7.70	6.59*
<i>Cratogeomys castanops</i>	109.90	345.75	55.76	50.73	16.12	4.36*
<i>Neotoma albigula</i>	122.06	217.86	59.65	48.87	27.38	3.27
<i>N. mexicana</i>	860.41	292.44	245.69	28.55	84.01	5.64*
<i>N. micropus</i>	80.70	3133.04	79.99	99.11	2.55	7.27*
<i>Erethizon dorsata</i>	2122.24	1130.53	926.33	43.64	81.93	3.93

Cuadro 5. Valores de VEM, proporciones de volumen traslapado y distancias entre centroides para las 22 especies de mamíferos analizadas a partir de datos presentes y fósiles con la combinación de coberturas Presente-MIROC 2.3. Los valores de distancia entre centroides señalados (*) corresponden a valores por encima de lo obtenido a partir de datos aleatorios.

Figura 1. Screeplots de los componentes principales de las 19 variables combinadas presente-pasado. Es posible observar que en ambas gráficas a) Presente-CCSM y b) Presente MIROC 2.3 el punto de inflexión se encuentra en el componente 3.

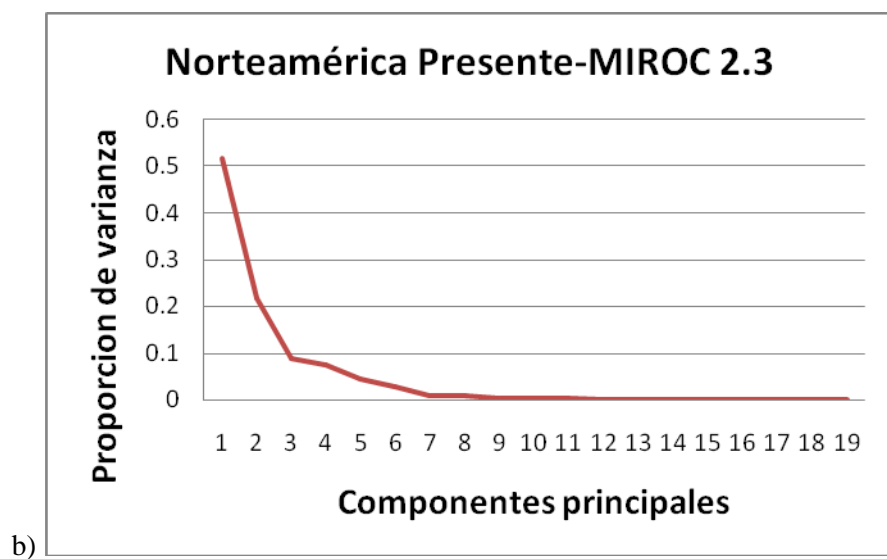
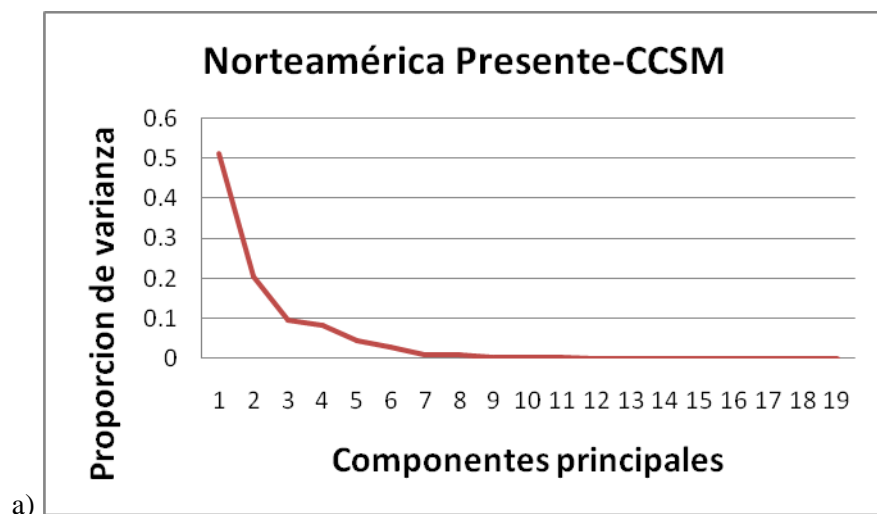
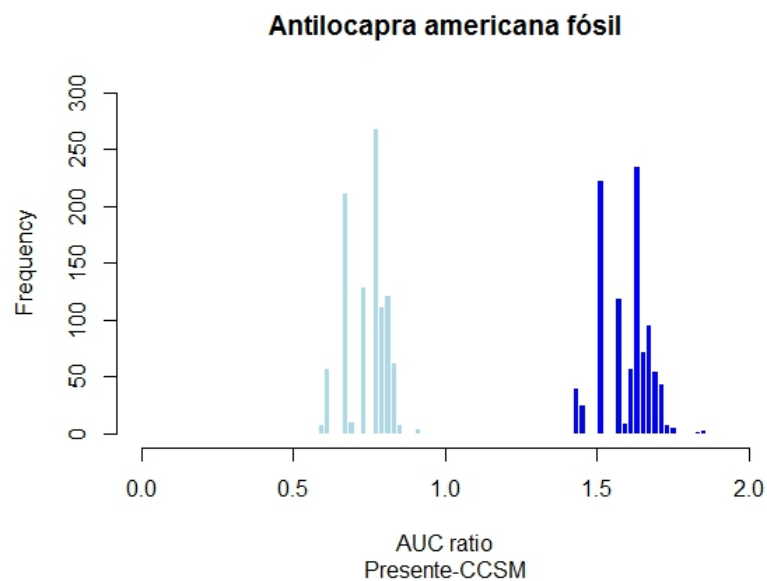


Figura 2. Ejemplo de la evaluación de los modelos de nicho para datos fósiles de *Antilocapra americana*. Los datos provenientes del modelo generado por la mediana están representados en azul oscuro mientras que los valores generados al azar aparecen en azul claro.



LITERATURA CITADA

- Adams, J. M. & H. Faure. 1997. Preliminary vegetation maps of the World since the Last Glacial Maximum: an aid to archaeological understanding. *Journal of Archaeological Science* 24: 623-647.
- Arroyo-Cabrales, J. 1999. Informe final del proyecto G012. La mastofauna del Cuaternario tardío de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 30 pp.
- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, E. Johnson & I. Ferrusquía-Villafranca. 2010. A perspective on mammal biodiversity and zoogeography in the Late Pleistocene of Mexico. *Quaternary International* 212: 187-197.
- Banks, W. E., F. d'Errico, A. T. Peterson, M. Kageyama & G. Colombeau. 2008. Reconstructing ecological niches and geographic distributions of caribou (*Rangifer tarandus*) and red deer (*Cervus elaphus*) during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews* 27: 2568-2575.
- Barve, N. 2008. Tool for partial-ROC. Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS.
- Bentlage, B., A. T. Peterson, N. Barve & P. Cartwright. 2013. Plumbing the depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. *Global Ecology and Biogeography* 22: 952-961.
- Ceballos, G. & G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Collins, W. D., C. M. Bitz, M. L. Blackmon, G. B. Bonan, C. S. Bretherton, J. A. Carton, P. Chang, S. C. Doney, J. J. Hack, T. B. Henderson, J. T. Kiehl, W. G. Large, D. S. McKenna, B. D. Santer & R. D. Smith. 2006. The Community Climate System Model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate* 19: 2122-2143.

- Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega & C. A. Ríos-Muñoz. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 421-433.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell & S. Lautenbach. 2012. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*: 36, 27-46.
- Edwards, C. W. & R. D. Bradley. 2002. Molecular systematics and historical phylogeography of the *Neotoma mexicana* species group. *Journal of Mammalogy* 83: 20-30.
- Elith, J., M. Kearney & S. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 330-342.
- Ferrusquía-Villafranca, I., J. Arroyo-Cabrales, E. Martínez-Hernández, J. Gama-Castro, J. Ruiz-González, O. J. Polaco & E. Johnson. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217: 23-104.
- Fowler, J. C. L. 1996. *Statistics for ornithologists*. British Trust for Ornithology, London, UK.
- FWG (Faunmap Working Group). 1994. *Faunmap*. A database documenting late Quaternary distributions of mammal species in the United States. Illinois State Museum, Scientific Papers 25: 1-287.
- Graham, A. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation*. Oxford University Press, New York, NY.
- Hasumi, H. & S. Emori. 2004. K-1 coupled GCM (MIROC) description. Center for Climate System Research, University of Tokyo, Tokyo, Japan. 34 pp.

- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hirzel, A., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.
- Jezkova, T., V. Olah-Hemmings & B. R. Riddle. 2011. Niche shifting in response to warming climate after the last glacial maximum: Inference from genetic data and niche assessments in the chisel-toothed kangaroo rat (*Dipodomys microps*). *Global Change Biology* 17: 3486-3502.
- Kurtén, B. & E. Anderson. 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Lobo, J. A., A. Jiménez-Valverde & R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.
- Lozano-García, S., S. Sosa-Nájera, Y. Sugiura & M. Caballero. 2005. 23,000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. *Quaternary Research* 64: 70-82.
- Martínez-Meyer, E., D. Díaz-Porras, A. T. Peterson & C. Yáñez-Arenas. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters* 9: 20120637
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson & W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.
- McCormack, J. E., A. J. Zellmer & L. L. Knowles. 2010. Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation?: Insights from tests with niche models. *Evolution* 64: 1231-1244.

- Nogués-Bravo, D., J. Rodríguez, J. Hortal, P. Batra & M. B. Araújo. 2008. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth. *PLoS Biology* 6: e79.
- Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberón, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, C. E. Myers & A. T. Peterson. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263: 10-18.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817-827.
- Peterson, A. T. 2012. Niche modeling - model evaluation. *Biodiversity Informatics* 8: 41.
- Peterson, A. T., M. Papes & J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63-72.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M. B. Araujo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Peterson, A. T., J. Soberón & V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips, S. J., M. Dudík & R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. ACM Press, New York, NY. Pp. 655-662.
- Quiao, H., J. Soberón, L. Campbell & A. T. Peterson. 2012. *Niche Analyst user guide*. Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS.

- Ray, N. & J. M. Adams. 2001. A GIS-based vegetation map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 bp). *Internet Archaeology* 11. <http://dx.doi.org/10.11141/ia.11.2>
- Sánchez-González, L. A. 2013. Cuando un “nuevo registro” es realmente un nuevo registro: consideraciones para su publicación. *Huitzil* 14: 17-21.
- Saupe, E. E., V. Barve, C. E. Myers, J. Soberón, N. Barve, C. M. Hensz, A. T. Peterson, H. L. Owens & A. Lira-Noriega. 2012. Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling* 237–238: 11-22.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- Van Aelst, S. & P. Rousseeuw. 2009. Minimum volume ellipsoid. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 1: 71-82.
- Walker, D. N. 2000. Pleistocene and Holocene records of *Antilocapra americana*: a review of the Faunmap data. In: Pronghorn past and present: archaeology, ethnography, and biology. Pastor, J. V. & P. M. Lubinskis (eds.). *Plains Anthropologist*, Plains Anthropological Society, Lincoln, NE. Pp. 13-28.
- Waltari, E., R. J. Hijmans, A. T. Peterson, Á. S. Nyári, S. L. Perkins & R. P. Guralnick. 2007. Locating pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* 2: e563.
- Warren, D. L., R. E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus niche conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.
- Warren, D. L., R. E. Glor & M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-611.
- Woodman, N. 1995. Morphological variation between Pleistocene and present samples of *Cryptotis* (Insectivora: Soricidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy* 76: 223-231.

CAPÍTULO 3

**COMPARATIVE FAUNISTIC PHYLOGEOGRAPHY IN
MIDDLE AMERICAN LOWLANDS: IS IT POSSIBLE TO
RECONSTRUCT BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS?**

Running title: Comparative phylogeography in Mesoamerican lowlands

*Corresponding author. E-mail: rmunoz98@ciencias.unam.mx

**Comparative phylogeography in Mesoamerican lowlands: is it possible to reconstruct
biogeographical patterns?**

César A. Ríos-Muñoz^{1,2*} and Adolfo G. Navarro-Sigüenza¹

¹Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, DF 04510, México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Universidad 3000, México, DF 04510, México.

Due to the multiple events of dispersal and vicariance occurred in Mesoamerica, the identification of common biogeographic patterns in lowlands has been difficult. Usually, a single taxon approach has been used to identify these events. The aim of this study is to recognize biogeographic patterns, based on the identification of genetic divergence zones using a multi-taxon approach, establishing a explicit temporal framework in the biogeographic reconstruction. We compared the geographic and temporal genetic divergence of nine lowland animal species using a geographic information system and coalescence analyses for dating those patterns. We identified two main areas divided by the Nicaragua Depression since the Miocene. In both areas, the divergence times extend to the Pleistocene-Holocene boundary, but only in the northern area it was possible to identify common divergence patterns. The southern area, however, is apparently dominated by unique histories. Most of the genetic structure found are coincident with biogeographic breaks previously proposed based on single taxon approaches, and even those apparently unique histories found in the southern area could be explained by geographic and geological features. We conclude that using a multi-taxon approach it was possible to reconstruct the biogeographical history, also considering that different events have shaped the configuration of the Mesoamerican lowland fauna which have been not deeply investigated.

ADDITIONAL KEYWORDS: Biogeography – comparative analyses – genetic divergence – genetic structure – GIS – molecular clock – mtDNA genes – multi-taxon approach.

INTRODUCTION

The recognition of common biogeographical patterns in the Mesoamerican biota has been difficult due to the geographic modifications, product of geological processes, shaping the distribution of organisms (Ríos-Muñoz, 2013). Although dispersal has been widely used as an explanation of current distributional patterns, the biogeographic history in the region has also been shaped by a set of vicariant events through time (Savage, 1982). The first evidence of dispersal leading to biotic interchange has been dated to the late Cretaceous period (Estes & Baéz, 1985) before the closure of the Isthmus of Panama. Moreover, a set of different events have modified the biotic composition in the area, such as the Great American Biotic Interchange that occurred at the end of the Pliocene period (Smith & Klicka, 2010; Stehli & Webb, 1985), and the climatic oscillations in the Pleistocene period (Brown, 1982; Toledo, 1982; Wendt, 1987). Also, vicariant events have been identified when analyzing areas of endemism in Mesoamerica. For example, the presence of two biotic components defined north and south the Mexican Transvolcanic Belt have been identified; a northern one characterized by recent isolation, probably in the Pleistocene, and a southern one that diverged in the Pliocene (Marshall & Liebherr, 2000).

Therefore, the Mesoamerican biota has differentiated, giving rise to the high levels of endemism found here in the present (Flores-Villela & Navarro S., 1993; Flores V. & Gerez, 1994), and it is considered primarily a mixture of Nearctic and Neotropical taxa, which evolved separately and came into contact even before the complete closure of the Isthmus of Panama (Cody et al., 2010; Estes & Baéz, 1985; Weir, Bermingham & Schluter, 2009). The biotic composition also includes elements that have evolved *in situ* that are mainly concentrated in the highlands (Bonaccorso et al., 2008; Ornelas et al., 2013) and the lowland tropical deciduous forests (Arbeláez-Cortés, Milá & Navarro-Sigüenza, 2014; Becerra, 2005; Ríos-Muñoz & Navarro-Sigüenza, 2012).

Moreover, the geological history of the area between North and South America is complex, and is plagued of different, and sometimes, contradictory points of view. However, it is possible to know that in northern Mesoamerica occurs the subduction of the Cocos plate beneath the Caribbean

plate, and the Motagua-Polochic fault system and the Maya block (the area comprised from the Isthmus of Tehuantepec to the Motagua-Polochic fault) represent the boundary between North America and Central America (Almendra & Rogers, 2012).

Around the Cretaceous-Tertiary boundary, a subduction zone between North and South America produced a volcanic arc that latter formed Central America (Coates, 1997; Coates & Obando, 1996; Kennan & Pindell, 2009; Pindell & Kennan, 2001); and since the Late Oligocene – Early Miocene, the more relevant geologic features in Mexico and Central America have occurred (Campbell, 1999; Coates, 1997; Coates & Obando, 1996; Mann, 2007; Morán-Zenteno, 1994). These include the isolation of the lowlands of Northwestern Mexico due to the formation of the Mexican Transvolcanic Belt at the Miocene period (Morán-Zenteno, 1994); the reduction of elevation of the Isthmus of Tehuantepec that occurred in the late Miocene-early Pliocene periods (Barrier et al., 1998); the displacement and uplift of the mountains around the Motagua-Polochic fault (the Motagua Valley) that occurred since early Eocene period, a process that is still active (Brueckner et al., 2009); the apparition of the Central Depression of Chiapas, produced by the rise in volcanic activity (during the last 3 my), and continued along Central America (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013); and the formation of the Nicaragua Depression, which probably began to subside in the late Miocene, that in the early Pleistocene was flooded (Almendra & Rogers, 2012; Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013) (Figure 1).

For the understanding of the biogeographic history of the biota of the region, it is important to consider the temporal framework given by geological data, and compare with calculated dates based on the evolutionary differentiation of taxa using gene sequences, what is usually done through a single-taxon approach (Barber & Klicka, 2010; Castoe et al., 2009; Mulcahy, Morrill & Mendelson, 2006). This approach is based on the identification of genetic structures in one taxon by applying phylogeographical methods to characters derived from the mitochondrial and nuclear DNA sequences that is the base of the study of genetic divergences (Barrera-Guzmán et al., 2012; Bryson, García-Vázquez & Riddle, 2011; González-Porter et al., 2011). However, the use of the

single-taxon approach has been focused on the estimation of genealogical relationships rather than on the analyses of the biogeographic perspective.

For recovering the biogeographic history of biotas, the use of sets of different species is desirable (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013). A multi-taxon approach represents a better option in the search for common biogeographic patterns based on a temporal framework, especially considering that the distribution of multiple species in a region reflects at least partially shared geographic history (Arbeláez-Cortés et al., 2014; Croizat, 1962; Heads, 2009; Heads, 2012; Morrone, 2009; Zink, Blackwell-Rago & Ronquist, 2000). In this study, we conducted a comparative phylogeographic analysis identifying genetic divergence associated with coalescent analyses of a wide taxonomic set of nine Mesoamerican lowland animal species (one insect, three amphibians, one lizard, two birds, and two mammals) in order to reconstruct the biogeographic history of Mesoamerican lowlands.

METHODS

SPECIES SELECTION AND DIVERGENCE TIME ESTIMATIONS

Species were selected from searching the published literature, representing a set of taxa of diverse evolutionary origins occurring in Mesoamerican lowlands. Our selection was based in ample distribution along Mesoamerica (Ríos-Muñoz, 2013), availability of genetic data, and characteristic of lowland habitats, and includes a seed beetle (Coleoptera), *Stator limbatus* (Morse & Farrell, 2005); three amphibians (Anura), *Physalaemus pustulosus* (Weigt et al., 2005), *Pristimantis ridens* (Wang, Crawford & Bermingham, 2008), and *Rhinella marina* (Mulcahy et al., 2006); a lizard (Squamata), *Ctenosaura quinquecarinata* (Hasbún et al., 2005); two birds (Passeriformes), *Campylorhynchus rufinucha* (Vázquez-Miranda, Navarro-Sigüenza & Omland, 2009) and *Mionectes oleagineus* (Miller et al., 2008); and two mammals (Rodentia), *Sigmodon hirsutus* and *S. toltecus* (Bradley, Henson & Durish, 2008).

We compiled a mitochondrial DNA (mtDNA) sequence dataset that included one of the following genes: COI, Cyt b, ND2, or ND4, gathered for each taxon from the published phylogeographical studies (Table 1). Sequences of all species were directly obtained from GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>). We reanalyzed each dataset in order to standardize the phylogeographic reconstruction methods and homogenized the information for each species, in order to allow comparisons between species. The standardization included the assembly, edition, and the realignment of sequences for each species separately using Clustal X ver. 2 (Larkin et al., 2007; Thompson et al., 1997). The selection of the best models of sequence evolution was performed under the corrected Akaike information criterion (AICc) using jModeltest (Posada, 2008), and the estimation of divergence times between mtDNA lineages was based on a Bayesian coalescent analysis through the uncorrelated lognormal relaxed clock method (Drummond et al., 2006) as implemented in BEAST 1.6.2 using the default parameters (Drummond & Rambaut, 2007). The use of fossil data, often a better estimate of minimum divergence times (Oaks, 2011), was impossible in our study due to the paucity or total absence of fossil records, therefore we only used a fixed mutation rate reported specifically for genes and the taxa in each case (Table 1). To assess calibration uncertainty, a normal distribution was used which has proven to be the most appropriate when using external biogeographic events related divergence rates (Ho & Phillips, 2009). We conducted the analyses for a maximum of 50×10^6 generations sampling every 10000 generations. The convergence of the estimated parameters ($ESS > 200$) was evaluated using Tracer 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). The first 10% of the generations obtained was discarded and the remaining ones were compiled in a tree with the divergence times and their 95% confidence intervals. We considered a molecular clock estimation based on each taxon divergence pattern, which has been considered useful in biogeographical reconstructions (Daza, Castoe & Parkinson, 2010).

In spite of the drawbacks about the use of single mtDNA genes (the identification of only matrilineal lineages, different evolutionary rates depending of the taxa, and generalized rules in the

molecular clock application) and its accuracy in the calculations of divergence times (Nabholz, Glemin & Galtier, 2009), our calculations of divergence times are based on specific mutation rates for each mtDNA gene in each taxon, avoiding completely generalized rules (Lovette, 2004). The use of only one source of molecular markers can be considered biased in the identification of evolutionary histories. However, mtDNA genes are congruent in the estimations of divergence in a biogeographical context (Arbeláez-Cortés et al., 2014; Fleischer, McIntosh & Tarr, 1998).

GEOGRAPHIC IDENTIFICATION OF DIVERGENCE AND COMPARATIVE ANALYSIS

Geographic genetic landscapes were built based on genetic and geographic distance using the function Single divergence tool in the Genetic landscapes GIS Toolbox (Perry et al., 2010) in ArcGIS10 (ESRI, 2010). The method is based on the construction of a network with non-overlapping edges joining all the geographic points to the nearest neighbor. The edge midpoints correspond to the localities containing genetic distance information; these create the genetic surface map using the inverse distance weighted interpolation (IDW) (Vandergast et al., 2011). For this reason, all localities were geo-referenced using the information provided in each individual source (Table 1). The process was made using electronic gazetteers (e.g., <http://www.geonames.org>) or analog maps in order to identify the precise localities with an error of 0.01°. A distance matrix based on pair-wise nucleotide differences (molecular distance) was generated in Arlequin 3.11 (Excoffier, Laval & Schneider, 2005).

Each locality was treated as a population for the visualization of genetic divergence. We avoided bias by not creating groups, allowing us to identify divergence regions even in small geographic areas. The map of every species was portrayed in a 0.01° x 0.01° grid cell size, and the pixel values were recalculated by the program between 0 and 1, based on the original raw values, to compare different groups (Vandergast et al., 2011).

For the establishment of the spacious-temporal patterns, it was necessary to map the divergence values at a geographic level, and to assign the divergence times previously calculated.

Those estimations were drawn from pairs of monophyletic groups, which also were located on the individual maps and had correspondence with the localities. We identified the pixels with the highest values of divergence located between the distribution areas of the two monophyletic groups. Subsequently, we converted the pixels into areas or lines using the contour lines tool in the geographic information system, and the areas or lines were assigned with the temporal ranges calculated in the divergence time estimations. According to each pair of monophyletic groups and their temporal divergence estimations, the geographical coincidences were grouped, facilitating the assessment of the geographical divergence patterns of the region.

RESULTS

ESTABLISHMENT OF THE TEMPORAL FRAMEWORK

Molecular data yielded enough information to construct fully resolved genealogies for all taxa (Supporting Information, Figure S1). It was possible to observe that all species have in average more than one individual sequenced per locality (Table 1). The dated divergences used correspond to geographically detectable nodes in each taxon, at least in broad temporal ranges. The dated divergences were important to contextualize the biogeographic history in the region. Instead of giving a specific date we report the entire minimum and maximum temporal estimations to identify the time interval when the divergence has appeared. We found that the complete set extends from the Miocene to the Pleistocene-Holocene boundary, although most of the divergences within all species coincide between the Pliocene-Pleistocene and the Pleistocene (Table 2). Only two species of frogs have divergences deeper in time, to the Miocene, while three species (two frogs and a rodent), have divergences that are very recent, located in the Pleistocene-Holocene boundary (Table 2).

In spite of the overall co-distribution of taxa analyzed, the number of dated divergence events in the temporal slices was not homogenous in the different species. Some topologies

presented dated nodes since the Miocene, as is the case of *Physalaemus pustulosus*, while others as *Mionectes oleagineus* showed all their divergence restricted to the Pleistocene (Table 2, Figure S1).

GEOGRAPHICAL DIVERGENCES AND THE MULTI-TAXON APPROACH

Once the temporal framework was established, the geographical divergence breaks were located through the region from each species' divergence maps (Figure 2). These maps show the entire divergence calculated without considering the temporal framework previously calculated for each species (Figure S1), for this reason to mark the temporal thresholds we considered the coincidence of the geographic position in the genetic breaks with the topology found in the phylogenetic structure (Figure S1).

Analyzing both the genetic divergence maps of each species together with the respective temporal framework, the first common break among two or more species, which is also the most ancient, was found in western Panama; however, in this case the two species involved (the frogs *Pristimantis ridens* and *Physalaemus pustulosus*) presented very different geographic divergences in the Miocene (Figure 3a). Since the Miocene-Pliocene, species divergences divide northern and southern groups separated by the Nicaragua Depression. Within the northern group, divergence areas overlap in the Eastern Nuclear Central America (the Guatemala highlands) during the same period (Figure 3b).

In the Pliocene-Pleistocene, divergences associated to the presence of major geographic features, such as the Mexican Transvolcanic Belt (Figure 3c), and again the Guatemala highlands, can be found (southern Guatemala, Figure 3d). The most recent divergences (Pleistocene-Holocene boundary) do not show any common geographical pattern because of the low number of events that the species analyzed presented during this period (Figure 3e). Finally, the structure and congruence among the divergence events of the different species is better appreciated in the northern area, ranging from Mexico to Nicaragua, while in the southern area of Central America the lack of shared geographical patterns suggests an array of unique evolutionary differentiation histories.

DISCUSSION

The species selected showed that it is possible to identify some of the common biogeographic breaks that have shaped the distribution of organisms in the Mesoamerican lowlands through the establishment of temporal and geographical frameworks. All taxa in the analysis are resident lowland species with diverse, but in general low, vagility rates and are highly restricted by habitat preferences (Cameron & Spencer, 1981; Fitzpatrick, 2004; García-R et al., 2012; Hasbún et al., 2005; Kroodsma & Brewer, 2005; Morse & Farrell, 2005; Rand, 1983; Zug & Zug, 1979). Even the genera of birds and rodents *Campylorhynchus* and *Sigmodon* respectively, which are thought to have dispersed from North America southwards, have experienced ample diversification once in the Mesoamerican lowlands (Barker, 2007; Cameron & Spencer, 1981), a process which has produced the species presently distributed there.

By the establishment of a temporal framework, it is possible to infer congruence among the different species (Bermingham & Moritz, 1998). For this reason, the mtDNA genes resulted informative allowing us to consider divergence estimation rates to detect the temporal congruence among the species in the same way it has been proposed in other comparative phylogeographic studies (Barber & Klicka, 2010; Daza et al., 2010). The temporal range identified for divergence estimations in the species coincides also with the development of relevant geologic features in the region (Campbell, 1999; Coates, 1997; Coates & Obando, 1996; Mann, 2007; Morán-Zenteno, 1994), even if the temporal ranges obtained should be interpreted as minimum divergence estimations (Hedges, 2009).

It is interesting to observe that in the Pliocene-Pleistocene and Pleistocene periods the diversification events are common and numerous in almost all species. This fact corresponds chronologically to the two pulses of diversification described for some highland taxa attributed to climatic cycles (Barber & Klicka, 2010; Ornelas et al., 2013). Although it is usually possible to detect different periods of diversification in a species, the geographic location of divergence is also

very important given that younger divergence events can obliterate the older ones (Zink, Klicka & Barber, 2004). However, the detection of multiple divergence events in one taxon that occurred along the same barrier in different periods of time is difficult, due to the position of the divergence area detected reflects only the most recent event of genetic differentiation. The identification of the geographic congruence must be associated with the temporal one to construct the biogeographic hypotheses (Daza et al., 2010). Some areas where the divergence occurs (phylogeographic breaks) have been also detected as regional biogeographic limits (Almendra & Rogers, 2012; Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013; Morrone, 2005). This fact reflects that species respond to the same geographic and ecological events that have modeled the actual configuration of their genetic structure and geographic distributions (Avise, 2000; Heads, 2012).

The most ancient phylogeographic breaks were associated to the Miocene period, and correspond to areas in southern Central America which includes the Nicaraguan Depression and Central Panama. The complex role of southern Central America in the diversification of biotas dates since its origin in the middle Miocene period, when there was only a volcanic arc between North and South America (Coates & Obando, 1996; Kennan & Pindell, 2009; Pindell & Kennan, 2001). Later, when sea levels changed, lowlands were exposed (Halfpeter, 1987), although the existence of marine sea ways during the Pliocene has been documented (Coates & Obando, 1996; Iturralde-Vinent, 2006).

Although we only found recent evidence of divergence in the Pleistocene-Holocene period in *Rhinella marina* associated to the presence of the Nicaragua Depression, it is likely a product of a different process caused by the Pleistocene climatic oscillations that produced changes in the sea level, which have been suggested as the cause of recent diversification of biotas at the beginning of the Pleistocene (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013) in some lowland groups of plants and animals (Poelchau & Hamrick, 2013; Pringle et al., 2012). The area north of the Nicaragua Depression shows also some congruence in the identification of divergence patterns since the

Miocene-Pliocene to the Pleistocene, and the temporal and geographic coincidence is identifiable in the present biogeographic regionalization schemes (Morrone, 2001; Ryan, 1953).

The patterns in the northern area included those associated to the Mexican Transvolcanic Belt which has been identified as a biogeographic break for different lowland species in eastern (Espinosa-Pérez & Huidobro-Campos, 2005; Mulcahy & Mendelson, 2000; Mulcahy et al., 2006) and western (García-Trejo & Navarro-S, 2004; Zarza, Reynoso & Emerson, 2008) lowland adjacent areas. Both breaks have been attributed to the Pleistocene climatic oscillations leading to isolation in once continuous lowlands (Mulcahy et al., 2006). In different groups of taxa, such as birds, there are pairs of sister species in a north-south comparison that recognize a biogeographical break in the western and eastern extremes of the Mexican Transvolcanic Belt, for example, *Ortalis wagleri* and *O. poliocephala* in the west (Howell & Webb, 1995) and *Momotus coeruliceps* and *M. lessonii* in the east (Navarro-Sigüenza & Peterson, 2004). The same process could be responsible to the divergence found in northeastern Mexico, although it is possible that the identification of this area only reflects a poorly survey as suggested in the case of studies performed with *Sigmodon hirsutus* - *S. toltecus* (Bradley et al., 2008).

The eastern and western sections of Nuclear Central America comprise the Chortis block highlands, and are associated to the Motagua-Polochic fault which has represented a major biogeographic break both for lowland and highland species (Daza et al., 2010). The Motagua-Polochic fault has been proposed as a barrier from 3-8 Ma, and has being used as a calibration point for dating phylogeographical studies instead of using estimated evolutionary rates or the fossil record, data that are scarce in the area (Daza et al., 2010). However, we were able to identify that in the area of south-central Guatemala, which belongs to the Guatemala highlands, two divergence temporalities have been identified (in the Miocene-Pliocene and in the Pleistocene periods). For this reason the inclusion of the temporal framework allow us to discriminate the possible pseudocongruence (Donoghue & Moore, 2003). This problem is also solved in the central Honduras-eastern El Salvador, which is partially coincident with the northern limit of the

divergence zone already found in Miocene period for *Physalaemus pustulosus*, especially in northern Honduras in the Pliocene-Pleistocene period for *Rhinella marina*. This last area, together with the central Chiapas region (part of the Central Depression of Chiapas and the Eastern Nuclear Central America), have been mentioned as a filter to continuous distribution of lowland tropical rain forest (Monroe, 1968). However, at least for more recent events, the glaciations that occurred throughout the Pleistocene period could explain the pattern given that the Guatemala highlands supported mountain glaciers (Lachniet & Roy, 2011; Mark et al., 2005; Roy & Lachniet, 2010), that acted as a barrier to the lowland biota.

The Chiapas coast is the last phylogeographical break identified in the northern area. This region has been considered as a secondary hybrid zone in the *Campylorhynchus* wrens and represents a limit in genetic lineages found in mtDNA in spite of the presence of contact areas (Vázquez-Miranda et al., 2009), that apparently diversified in the Pleistocene (Barker, 2007). In this area, there are not current evident geographic features that could be considered as barriers, and the continuous lowlands are dominated by tropical dry forests (Rzedowski, 1978). Nevertheless, it has been suggested that the existence of a seaway in the Isthmus of Tehuantepec in the late Pliocene could have promoted diversification, and probably affected the adjacent Chiapas coast (Barber & Klicka, 2010).

Our analysis did not identify the Isthmus of Tehuantepec as a genetic break, although this area has been considered as an important biogeographic limit for highland taxa (Barber & Klicka, 2010; Daza et al., 2010), although not necessarily represent a genetic break for the lowland taxa distributed east and west of it (Cortés-Rodríguez et al., 2008). The lack of genetic differentiation in this area in lowland taxa, is possibly due to the altitude in the Isthmus of Tehuantepec (244 m) what makes unlikely that sea level changes had totally interrupted the continuous distribution of the taxa associated to tropical forests in the region.

In the southern area the identification of congruences was not possible, although some of the phylogeographic breaks are coincident with those found in other taxa, and also corresponding

with some geographical/geological features (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013). Three of the phylogeographic breaks have been reported for other species that were not analyzed here: the Bocas break, located between the Panama/Costa Rica border (Crawford, Bermingham & Polanía S, 2007; Wang et al., 2008), the Panama Channel area (Bermingham & Martin, 1998), and the Darien strait (Eizirik et al., 2001) in central and eastern Panama respectively. The Bocas break, is located only in the Caribbean coast and it has been suggested as a filter that produced divergence for three frogs of the genus *Craugastor* (Crawford et al., 2007). Given that there are not conspicuous geographic barriers, and the habitat apparently represents a continuum, it is considered either a cryptic barrier or an historical barrier now absent (Wang et al., 2008). However, the divergences reported have been considered older than the one we found in the Pliocene-Pleistocene for the frog *Prystimantis*. This fact suggest that de differentiation mechanisms might be associated to dispersal capacities and ecological requirements of the amphibians analyzed (Crawford et al., 2007), or climatic oscillations and changes in the sea level, due the proximity of the mountains to the coast (Wang et al., 2008).

The Panama Channel area is coincident with a geological fault, the Panama Channel zone fault, and is the narrowest continental land region in Central America (Harmon, 2005). That this lowland area was flooded even after the closure of the Isthmus of Panama, remains as the main explanation for the genetic divergence of taxa in the area (Bermingham & Martin, 1998; Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013). The geographic characteristics and changes in the sea level (Markgraf, 1993), could explain the divergences we found associated to the Pleistocene, although this area has been submerged various times in previous geologic periods (Almendra & Rogers, 2012).

The Darien strait emerged before the Miocene as a part of South America (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013), therefore its role as a barrier that produced the genetic divergence we found is not temporally congruent with our results, because we found that the divergence was produced during the Miocene-Pliocene for the frog *Physalaemus pustulosus*, and in the Pliocene-

Pleistocene for the rodent *Sigmodon hirsutus*. Furthermore, for other lowland taxon (the jaguar *Panthera onca*) the Darien strait represents a recent geographical barrier, given that the origin of all extant jaguar lineages was estimated only around 137 000 years ago (Eizirik et al., 2001). The high geographic pseudo-congruence of barriers observed among several species between South and Central America reflects the existence of different processes, probably related to allocronic colonizations from South America as it has been proposed (Eizirik et al., 2001; Wang et al., 2008).

For the rest of the divergence breaks in southern Central America, most dated in the Pleistocene, the modifications produced by climatic oscillations, have also created changes at the geographical level and in the distribution of vegetation types along the area (Bush et al., 1992; Lachniet & Seltzer, 2002). In some cases, the Cordilleras of Guanacaste and Talamanca, Costa Rica, drove the isolation of taxa on the east and west slopes, probably by the presence of mountain glaciers (Bush et al., 1992; Hastenrath, 2009). The isolation produced by the glaciers could have driven a process of dynamic vicariance (Morrone, 2009) given that the Cordillera has emerged since the Miocene-Pliocene (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013). Moreover, the isolation and divergence of *Physalaemus pustulosus* in Isla del Rey, Panama, could be explained by allopatry produced by changes in the sea level (Markgraf, 1993), rather than by dispersal.

In almost all the areas described above, the explanation for divergence events includes multiple trans-isthmian exchanges that occurred in southern Central America (Woodburne, 2010) and *in situ* diversification (Almendra & Rogers, 2012). The evidence of multiple dispersal events and posterior diversification in the region have also been documented for other taxonomic groups as insects (McCafferty, 1998), fish (Bermingham & Martin, 1998), herps (Estes & Baéz, 1985), mammals (Estes & Baéz, 1985; Gingerich, 1985; Woodburne, 2010), and birds (Weir et al., 2009). Some of those findings were summarized by Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez (2013).

The fact that we detected differences between northern and southern Mesoamerica, in the identification of shared patterns versus single phylogeographic divergences, can be attributed to the marine invasion present in southern Nicaragua from the Pliocene (Almendra & Rogers, 2012) to the

beginning of the Pleistocene (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013). If the Nicaragua Depression served as a barrier in the distribution of the species that dispersed from the south, it is possible that the apparent single histories of differentiation which dominate the southern area are a result of several dispersal events, while the northern part remained isolated from such dispersal events, therefore evolving independently. More analyses involving other taxa are need to test the generality of this fact.

The use a multi-taxon approach has been proved particularly useful in the understanding of Mesoamerica's biogeography. Although the identification of patterns and apparent single histories in our area of study is somewhat consistent with previous single-taxon studies, the integration of explicit temporality and mtDNA information presented herein, based on the same dating methods, offers an improvement in the identification of historical biogeographic patterns. More information at species level and additional gene sampling, would further improve the biogeographic reconstruction by explaining multiple/common histories in a region.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to A. Espinosa de los Monteros, E. Martínez-Meyer, N. Cortés, F. Rodríguez, and three anonymous reviewers for their important comments on previous versions on the manuscript. We obtained funding trough different stages of the project from CONABIO (CE-015), CONACYT (152060), and DGAPA-UNAM. CARM recognizes the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) and the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for the graduate studies scholarship; the Academic Writing and Oral Presentations Course held at UNAM-Canadá, Ottawa, Canada; and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) for the support given by the Young Researchers Award 2011. This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of México (UNAM).

REFERENCES

- Almendra AL, Rogers DS. 2012.** Biogeography of Central American mammals. Patterns and processes. In: Patterson BD and Costa LP, eds. *Bones, clones, and biomes: The history and geography of recent neotropical mammals*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. 203-229.
- Arbeláez-Cortés E, Milá B, Navarro-Sigüenza AG. 2014.** Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern Neotropical dry forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **70**: 362-377.
- Avice JC. 2000.** *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press: Cambridge, MA.
- Barber BR, Klicka J. 2010.** Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 2675-2681.
- Barker FK. 2007.** Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 687-702.
- Barrera-Guzmán AO, Milá B, Sánchez-González LA, Navarro-Sigüenza AG. 2012.** Speciation in an avian complex endemic to the mountains of Middle America (*Ergaticus*, Aves: Parulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **62**: 907-920.
- Barrier E, Velasquillo L, Chavez M, Gaulon R. 1998.** Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics* **287**: 77-96.
- Becerra JX. 2005.** Timing the origin and expansion of the Mexican dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 10919-10923.
- Bermingham E, Martin AP. 1998.** Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology* **7**: 499-517.
- Bermingham E, Moritz C. 1998.** Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* **7**: 367-369.
- Bonaccorso E, Navarro S AG, Sánchez-González LA, Peterson AT, García-Moreno J. 2008.** Genetic differentiation of the *Chlorospingus ophthalmicus* complex in Mexico and Central America. *Journal of Avian Biology* **39**: 311-321.
- Bradley RD, Henson DD, Durish ND. 2008.** Re-evaluation of the geographic distribution and phylogeography of the *Sigmodon hispidus* complex based on mitochondrial DNA sequences. *The Southwestern Naturalist* **53**: 301-310.
- Brown KS. 1982.** Paleoecological and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York, NY: Columbia University Press. 255-308.
- Brueckner HK, Avé Lallemant HG, Sisson VB, Harlow GE, Hemming SR, Martens U, Tsujimori T, Sorensen SS. 2009.** Metamorphic reworking of a high pressure–low temperature mélange along the Motagua fault, Guatemala: A record of Neocomian and Maastrichtian transpressional tectonics. *Earth and Planetary Science Letters* **284**: 228-235.
- Bryson RW, García-Vázquez UO, Riddle BR. 2011.** Phylogeography of Middle American gophersnakes: mixed responses to biogeographical barriers across the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* **38**: 1570-1584.
- Bush MB, Piperno DR, Colinvaux PA, De Oliveira PE, Krissek LA, Miller MC, Rowe WE. 1992.** A 14 300-yr paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecological Monographs* **62**: 251-275.
- Cameron GN, Spencer SR. 1981.** *Sigmodon hispidus*. *Mammalian Species* **158**: 1-9.
- Campbell JA. 1999.** Distribution patterns of Amphibians in Middle America. In: Duellman WE, ed. *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. Baltimore, Maryland, EUA: Johns Hopkins University Press. 111-210.

- Castoe TA, Daza JM, Smith EN, Sasa MM, Kuch U, Campbell JA, Chippindale PT, Parkinson CL. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* **36**: 88-103.
- Coates AG. 1997. The forging of Central America. In: Coates AG, ed. *Central America. A natural and cultural history*. New Haven, Connecticut, USA: Yale University Press. 1-37.
- Coates AG, Obando JA. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In: Jackson JBC, Budd A and Coates AG, eds. *Evolution and environment of Tropical America*. Chicago, Illinois, USA: University of Chicago Press. 21-56.
- Cody S, Richardson JE, Rull V, Ellis C, Pennington RT. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* **33**: 326-332.
- Cortés-Rodríguez N, Hernández-Baños BE, Navarro-Sigüenza AG, Omland KE. 2008. Geographic variation and genetic structure in the Streak-backed oriole: low mitochondrial DNA differentiation reveals recent divergence. *Condor* **110**: 729-739.
- Crawford AJ, Bermingham E, Polanía S C. 2007. The role of tropical dry forest as a long-term barrier to dispersal: a comparative phylogeographical analysis of dry forest tolerant and intolerant frogs. *Molecular Ecology* **16**: 4789-4807.
- Croizat L. 1962. *Space, time, form: The biological synthesis*. Published by the author: Caracas, Venezuela.
- Daza JM, Castoe TA, Parkinson CL. 2010. Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography* **33**: 343-354.
- Donoghue MJ, Moore BR. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* **43**: 261-270.
- Drummond A, Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* **7**: 214.
- Eizirik E, Kim J-H, Menotti-Raymond M, Crawshaw Jr PG, O'Brien SJ, Johnson WE. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* **10**: 65-79.
- Espinosa-Pérez H, Huidobro-Campos L. 2005. Ictiogeografía de los peces dulceacuícolas de la vertiente del Golfo de México. In: Llorente-Bousquets J and Morrone JJ, eds. *Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED)*. México, DF: Las Prensas de Ciencias. 295-318.
- ESRI. 2010. ArcGIS 10. Environmental Systems Research Institute: Redlands, CA. [Computer software].
- Estes R, Baéz A. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In: Stehli FG and Webb SD, eds. *The Great American Biotic Interchange*. New York, NY: Plenum Press. 139-197.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* **1**: 47-50.
- Fitzpatrick JW. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers). In: del Hoyo J, Elliot A and Sargatal J, eds. *Handbook of the birds of the World. Vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Barcelona: Lynx Edicions. 170-463.
- Fleischer RC, McIntosh CE, Tarr CL. 1998. Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar-based ages of the Hawaiian Islands to estimate molecular evolutionary rates. *Molecular Ecology* **7**: 533-545.
- Flores-Villela O, Navarro S. AG. 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural Volumen Especial* **44**: 387-395.
- Flores V. OA, Gerez P. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. UNAM-CONABIO: México, D. F.

- García-R JC, Crawford AJ, Mendoza ÁM, Ospina O, Cardenas H, Castro F. 2012.** Comparative phylogeography of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) in the Southern Andes of Colombia. *PLoS ONE* **7**: e46077.
- García-Trejo EA, Navarro-S AG. 2004.** Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el Oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* **20**: 167-185.
- Gingerich PD. 1985.** South American mammals in the Paleocene of North America. In: Stehli FG and Webb SD, eds. *The Great American Biotic Interchange*. New York, NY: Plenum Press. 123-137.
- González-Porter GP, Hailer F, Flores-Villela O, García-Anleu R, Maldonado JE. 2011.** Patterns of genetic diversity in the critically endangered Central American river turtle: human influence since the Mayan age? *Conservation Genetics* **12**: 1229-1242.
- Gutiérrez-García TA, Vázquez-Domínguez E. 2013.** Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research* **79**: 311-324.
- Halfpeter G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* **32**: 95-114.
- Harmon RS. 2005.** Geological development of Panama. In: Harmon RS, ed. *The Río Chagres, Panama. A multidisciplinary profile of a tropical watershed*: Water Science and Technology Library.
- Hasbún CR, Gómez A, Köhler G, Hunt DL. 2005.** Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology* **14**: 3095-3107.
- Hastenrath S. 2009.** Past glaciation in the tropics. *Quaternary Science Reviews* **28**: 790-798.
- Heads M. 2009.** Inferring biogeographic history from molecular phylogenies. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**: 757-774.
- Heads M. 2012.** *Molecular panbiogeography of the tropics*. University of California Press: Berkeley, CA.
- Ho SYW, Phillips MJ. 2009.** Accounting for Calibration Uncertainty in Phylogenetic Estimation of Evolutionary Divergence Times. *Systematic Biology* **58**: 367-380.
- Howell SNG, Webb S. 1995.** *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press: New York, NY.
- Iturralde-Vinent MA. 2006.** Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: Implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review* **48**: 791-827.
- Kennan L, Pindell JL. 2009.** Dextral shear, terrane accretion and basin formation in the Northern Andes: best explained by interaction with a Pacific-derived Caribbean Plate? *Geological Society, London, Special Publications* **328**: 487-531.
- Kroodsma DE, Brewer D. 2005.** Family Troglodytidae. In: del Hoyo J, Elliot A and Sargatal J, eds. *Handbook of the birds of the World. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes*. Barcelona: Lynx Editions. 356-447.
- Lachniet M, Seltzer GO. 2002.** Late Quaternary glaciation of Costa Rica. *Geological Society of America Bulletin* **114**: 547-558.
- Lachniet MS, Roy AJ. 2011.** Costa Rica and Guatemala. In: Jürgen Ehlers PLG and Philip DH, eds. *Developments in Quaternary Sciences*: Elsevier. 843-848.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG. 2007.** Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* **23**: 2947-2948.
- Lovette IJ. 2004.** Mitochondrial dating and mixed support for the "2% rule" in birds. *The Auk* **121**: 1-6.

- Mann P. 2007.** Overview of the tectonic history of northern Central America. In: Mann P, ed. *Geologic and tectonic development of the Caribbean plate boundary in northern Central America*. Boulder, Colorado, USA: Geological Society of America. 1-19.
- Mark BG, Harrison SP, Spessa A, New M, Evans DJA, Helmens KF. 2005.** Tropical snowline changes at the last glacial maximum: A global assessment. *Quaternary International* **138–139**: 168-201.
- Markgraf V. 1993.** Climatic history of Central and South America since 18,000 yr B. P.: Comparison of pollen records and model simulations. In: Wright HE, Kutzbach JE, Webb TI, Ruddiman WF, Street-Perrot FA and Bartlein PJ, eds. *Global climates since the last glacial maximum*. Minneapolis, MN: University of Minnesota Press. 357-385.
- Marshall CJ, Liebherr JK. 2000.** Cladistic biogeography of Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* **27**: 203-216.
- McCafferty WP. 1998.** Ephemeroptera and the great American interchange. *Journal of the North America Benthological Society* **17**: 1-20.
- Miller MJ, Bermingham E, Klicka J, Escalante P, Raposo do Amaral FS, Weir JT, Winker K. 2008.** Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* **275**: 1133-1142.
- Monroe BLJ. 1968.** A distributional survey of the birds of Honduras. *Ornithological Monographs* **7**: 1-458.
- Morán-Zenteno DJ. 1994.** *The geology of the Mexican Republic*. American Association of Petroleum Geologists: Tulsa, OK, EUA.
- Morrone JJ. 2001.** *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Maunuales & Tesis SEA. CYTED, ORCYT-UNESCO & SEA: Zaragoza, España.
- Morrone JJ. 2005.** Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.
- Morrone JJ. 2009.** *Evolutionary biogeography*. Columbia University Press: New York, NY.
- Morse GE, Farrell BD. 2005.** Interspecific phylogeography of the *Stator limbatus* species complex: The geographic context of speciation and specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **36**: 201-213.
- Mulcahy DG, Mendelson JRI. 2000.** Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**: 173-189.
- Mulcahy DG, Morrill BH, Mendelson JR, III. 2006.** Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography* **33**: 1889-1904.
- Nabholz B, Glemin S, Galtier N. 2009.** The erratic mitochondrial clock: variations of mutation rate, not population size, affect mtDNA diversity across birds and mammals. *BMC Evolutionary Biology* **9**: 54.
- Navarro-Sigüenza AG, Peterson AT. 2004.** An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* **4**: 1-33.
- Oaks JR. 2011.** A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution* **65**: 3285-3297.
- Ornelas JF, Sosa V, Soltis DE, Daza JM, González C, Soltis PS, Gutiérrez-Rodríguez C, Espinosa de los Monteros A, Castoe TA, Bell C, Ruiz-Sanchez E. 2013.** Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. *PLoS ONE* **8**: e56283.
- Perry W, Lugo R, Hathaway SA, Vandergast AG. 2010.** Genetic Landscapes GIS Toolbox: Tools to create genetic divergence and diversity landscapes in ArcGIS. V. 1.U.S. Geological Survey Western Ecological Research Center: Sacramento, CA. [Computer Software].

- Pindell J, Kennan L. 2001.** Kinematic evolution of the Gulf of Mexico and Caribbean. *GCSSEPM Foundation 21st Annual Research Conference Transactions, Petroleum Systems of Deep-Water Basins*: 193-220.
- Poelchau MF, Hamrick JL. 2013.** Comparative phylogeography of three common Neotropical tree species. *Journal of Biogeography* **40**: 618-631.
- Posada D. 2008.** jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* **25**: 1253-1256.
- Pringle EG, Ramírez SR, Bonebrake TC, Gordon DM, Dirzo R. 2012.** Diversification and phylogeographic structure in widespread Azteca plant-ants from the northern Neotropics. *Molecular Ecology* **21**: 3576-3592.
- Rambaut A, Drummond AJ. 2007.** Tracer. v1.5. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> [Computer Software].
- Rand AS. 1983.** *Physalaemus pustulosus*. In: Janzen DH, ed. *Costa Rican natural history*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. 412-415.
- Ríos-Muñoz CA. 2013.** ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur? *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**: 1022-1030.
- Ríos-Muñoz CA, Navarro-Sigüenza AG. 2012.** Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **47**: 171-182.
- Roy AJ, Lachniet MS. 2010.** Late Quaternary glaciation and equilibrium-line altitudes of the Mayan Ice Cap, Guatemala, Central America. *Quaternary Research* **74**: 1-7.
- Ryan RM. 1953.** The biotic provinces of Central America as included by mammalian distribution. *Acta Zoológica Mexicana* **6**: 1-55.
- Rzedowski J. 1978.** *Vegetación de México*. Limusa: México, D. F.
- Savage JM. 1982.** The enigma of the Central America Herpetofauna: Dispersals or Vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 464-547.
- Smith BT, Klicka J. 2010.** The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography* **33**: 333-342.
- Stehli FG, Webb SD. 1985.** *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press: New York, NY.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG. 1997.** The CLUSTAL_X Windows Interface: Flexible Strategies for Multiple Sequence Alignment Aided by Quality Analysis Tools. *Nucleic Acids Research* **25**: 4876-4882.
- Toledo VM. 1982.** Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York, NY: Columbia University Press. 93-111.
- Vandergast AG, Perry WM, Lugo RV, Hathaway SA. 2011.** Genetic landscapes GIS Toolbox: tools to map patterns of genetic divergence and diversity. *Molecular Ecology Resources* **11**: 158-161.
- Vázquez-Miranda H, Navarro-Sigüenza AG, Omland KE. 2009.** Phylogeography of the rufous-naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *Auk* **126**: 765-778.
- Wang IJ, Crawford AJ, Bermingham E. 2008.** Phylogeography of the pygmy rain frog (*Pristimantis ridens*) across the lowland wet forests of isthmian Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**: 992-1004.
- Weigt LA, Crawford AJ, Rand AS, Ryan MJ. 2005.** Biogeography of the túngara frog, *Physalaemus pustulosus*: a molecular perspective. *Molecular Ecology* **14**: 3857-3876.
- Weir JT, Bermingham E, Schluter D. 2009.** The Great American Biotic Interchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 21737-21742.

- Wendt T. 1987.** Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: Evidencia de refugios florísticos Cenozoicos. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **58**: 29-54.
- Woodburne MO. 2010.** The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* **17**: 245-264.
- Zarza E, Reynoso VH, Emerson BC. 2008.** Diversification in the northern neotropics: mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of the iguana *Ctenosaura pectinata* and related species. *Molecular Ecology* **17**: 3259-3275.
- Zink RM, Blackwell-Rago C, Ronquist F. 2000.** The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 497-503.
- Zink RM, Klicka J, Barber BR. 2004.** The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **359**: 215-220.
- Zug GR, Zug PB. 1979.** The marine toad, *Bufo marinus*. A natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contributions in Zoology* **284**: 1-58.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Map of Mesoamerica depicting the main geographic features and countries mentioned in the text. Gray areas represent highlands: MTB) Mexican Transvolcanic Belt, ENCA) Eastern Nuclear Central America, WNCA) Western Nuclear Central America. Diagonal gray lines represent important lowland areas identified as genetic breaks: IT) Isthmus of Tehuantepec, ND) Nicaragua Depression. Black lines represent genetic breaks, and black dashed line depicts a geological fault.

Figure 2. Landscape genetics maps of the nine animal species studied in Mesoamerican lowlands. Black dots correspond to the sampling localities and the graduated color indicates the interpolated genetic divergence found in mtDNA genes analyzed for each species using the Genetic landscapes GIS Toolbox (Perry et al., 2010; Vandergast et al., 2011). Red indicates low values while blue refers to high genetic divergence, yellow appears as intermediate. The average individual sequences and the genes analyzed per species are shown in Table 1.

Figure 3. Maximum values of genetic divergence between pairs of monophyletic groups located in Mesoamerica according to the temporal framework. Lines and areas were found based on the calculation of genetic divergences for mtDNA genes for each species calculated based on landscape genetic maps (Figure 2, Table 1). Each species is represented by the same pattern or color in all different time periods. The values of genetic divergence were associated to the temporal framework obtained from a time divergence estimation (Supporting Information, Figure S1 and Table S1) for: a) Miocene, b) Miocene-Pliocene, c) Pliocene-Pleistocene, d) Pleistocene, and e) Pleistocene-Holocene boundary. Range numbers indicate the temporal ranges calculated in million years ago based on divergence time estimation of mtDNA genes for each species. Main geographic features are shown in Figure 1.

Table 1. Mesoamerican lowland species used to elaborate the comparative phylogeographic analysis. Mutation rate is presented as percentage of change/lineage/my. Evolutionary models presented were those used in the estimation times.

Species	Genes	Base pairs	Mutation rate	Sequence evolution model	Average of individuals per locality sampled	References
<i>Stator limbatus</i>	COI	700	1.15%	HYK+I+G	5.32	(Morse & Farrell, 2005)
<i>Physalaemus pustulosus</i>	COI	564	0.46%	GTR+I+G	14	(Weigt et al., 2005)
<i>Pristimantis ridens</i>	ND2	1140	0.95%	GTR+I+G	1.37	(Wang et al., 2008)
<i>Rhinella marina</i>	Cyt <i>b</i>	420	0.33%	HYK+G	2.09	(Mulcahy et al., 2006)
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	ND4	451	0.43%	GTR+G	3.38	(Hasbún et al., 2005)
<i>Campylorhynchus rufinuca</i>	ND2	547	1.35%	GTR+I+G	4.50	(Vázquez-Miranda et al., 2009)
<i>Mionectes oleagineus</i>	Cyt <i>b</i>	1041	1%	GTR+I	4.45	(Miller et al., 2008)
<i>Sigmodon hirsutus</i>	Cyt <i>b</i>	1143	1.5%	HYK+I+G	1.3	(Bradley et al., 2008)
<i>S. toltecus</i>	Cyt <i>b</i>	1143	1.5%	HYK+I+G	1.15	(Bradley et al., 2008)

Table 2. Comparative chart of the geologic periods and estimations of divergence time intervals and dated nodes per species in Mesoamerican lowlands calculated using mtDNA genes.

Period	Species								
	<i>Stator limbatus</i>	<i>Physalaemus pustulosus</i>	<i>Pristimantis ridens</i>	<i>Rhinella marina</i>	<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	<i>Mionectes oleagineus</i>	<i>Sigmodon hirsutus</i>	<i>Sigmodon toltecus</i>
Miocene		16.04-5.88 (2)	16.93-8.34 (2)						
Miocene- Pliocene	8.98-3.21 (1)	8.69-2.93 (3)		7.8-2.8 (1)	7.07-2.47 (1)				
Pliocene- Pleistocene	3.91-1.70 (1)	3.43-0.09 (2)	3.93-1.46 (2)	4.7-0.7 (2)	3.88-1.08 (1)	3.66-1.30 (1)		3.72-1.75 (1)	3.54-1.14 (1)
Pleistocene		2.36-0.41 (1)	1.82-0.37 (3)	2.6-0.6 (1)	2.59-0.44 (2)	2.18-0.14 (4)	1.90-0.09 (5)	2.27-0.38 (3)	0.91-0.19 (1)
Pleistocene- Holocene		0.97-0.03 (1)		1.4-0.08 (1)				0.39-0.03 (1)	
Complete divergence time intervals (estimated in million years) showing minimum-maximum ages based on a 95% confidence interval									
Numbers in parenthesis indicates the number of dated nodes per species in each temporal slice.									

SUPPORTING INFORMATION

Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands. Further information about the abbreviations are included in Table S1.

Table S1. List of samples per species used in the analyses. Abbreviations, localities, latitude, longitude and GenBank accession numbers are provided.

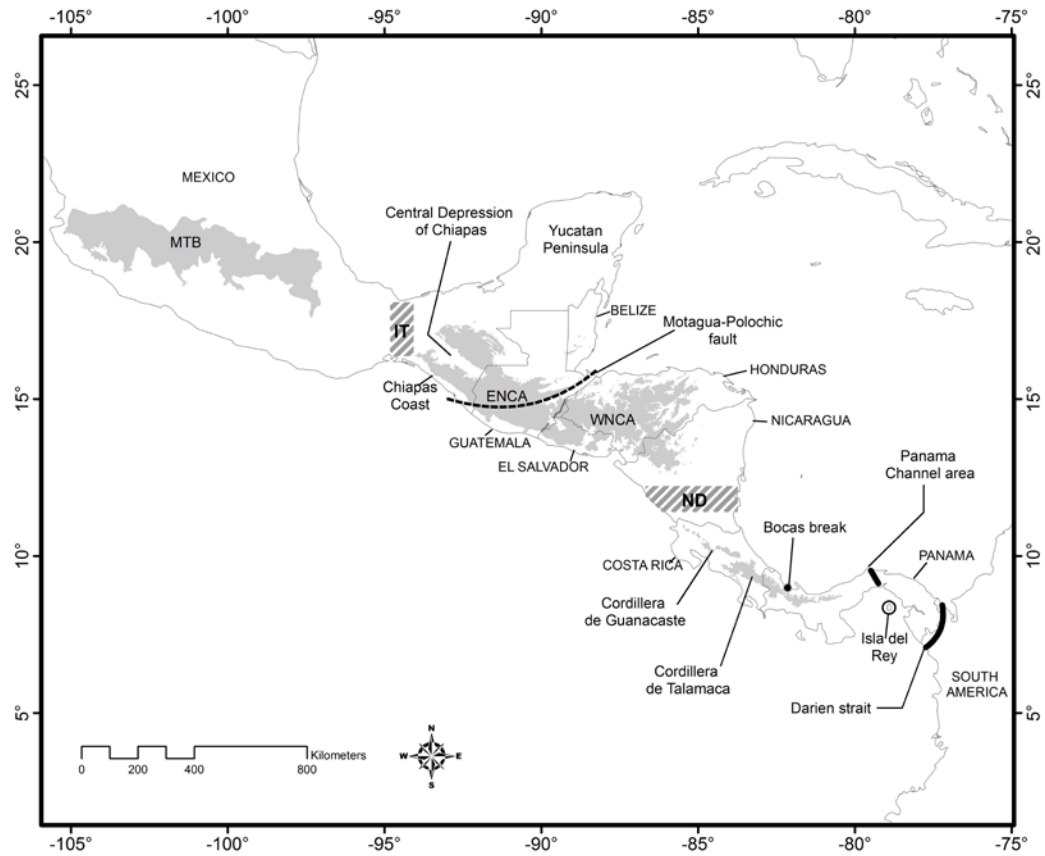


Figure 1

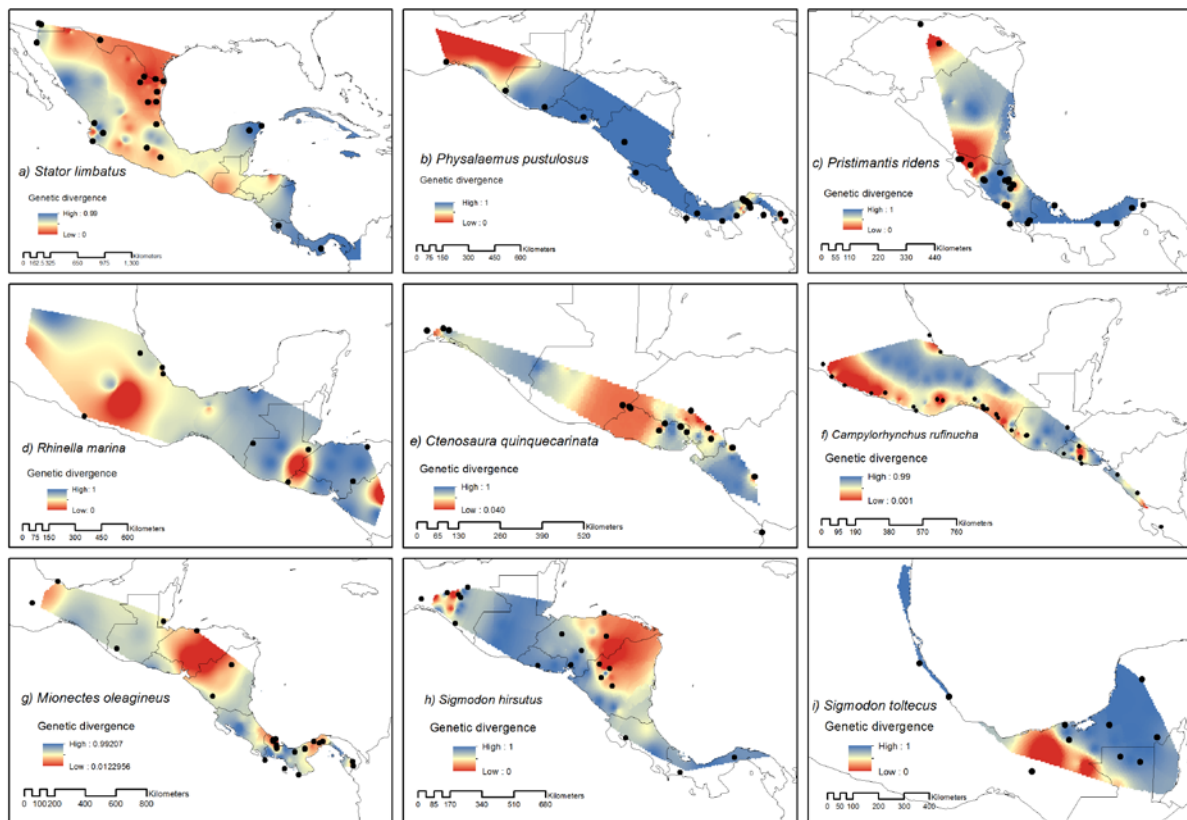


Figure 2

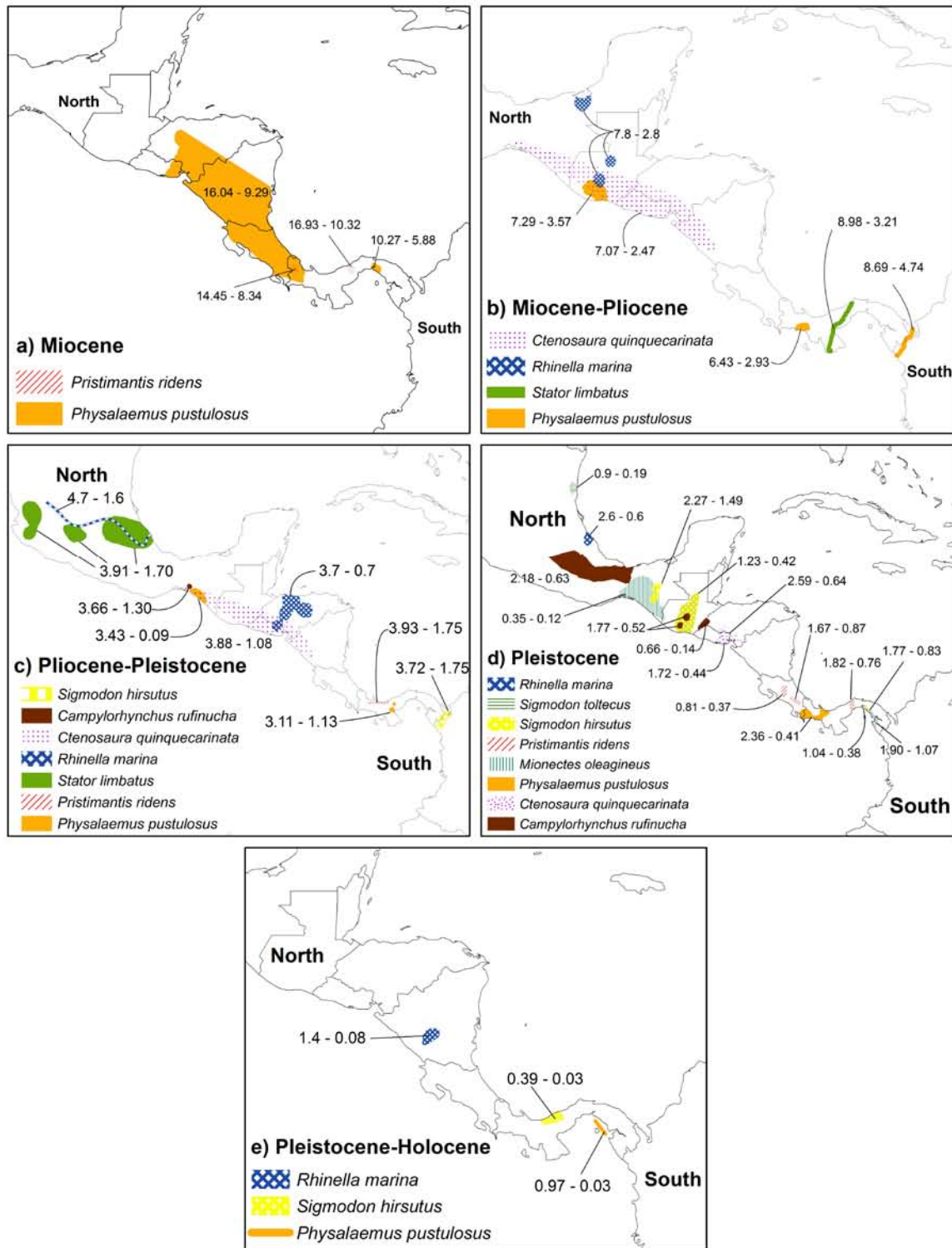
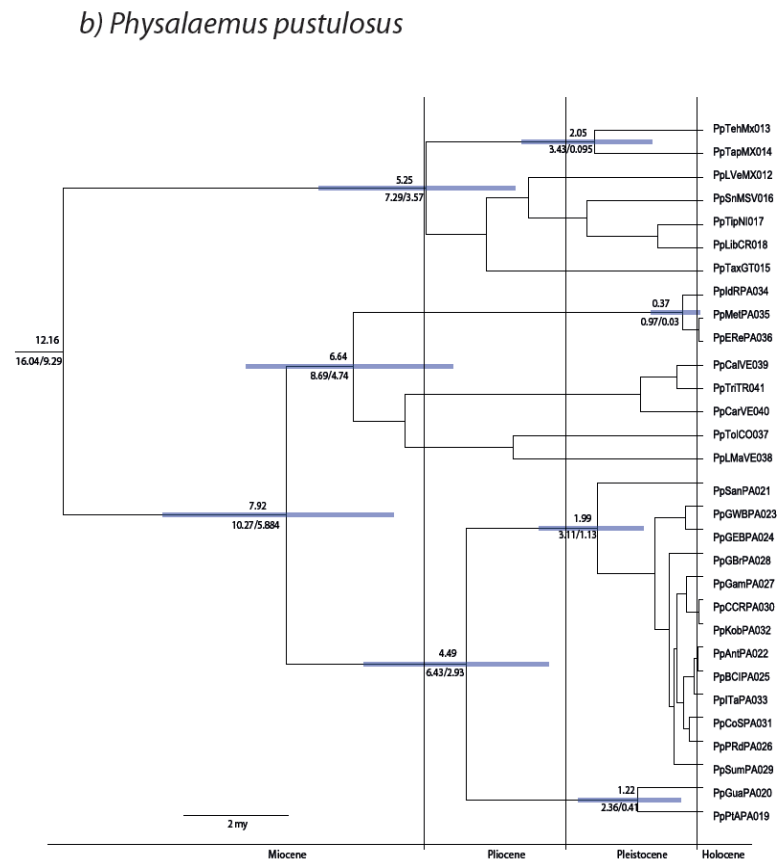
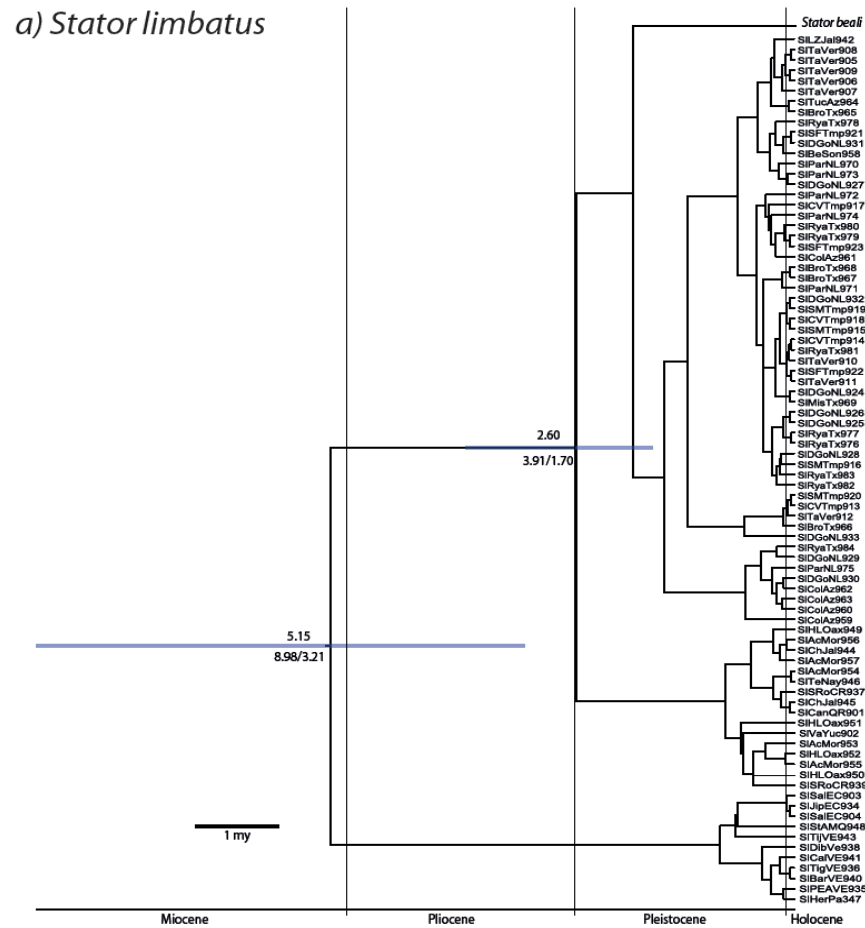


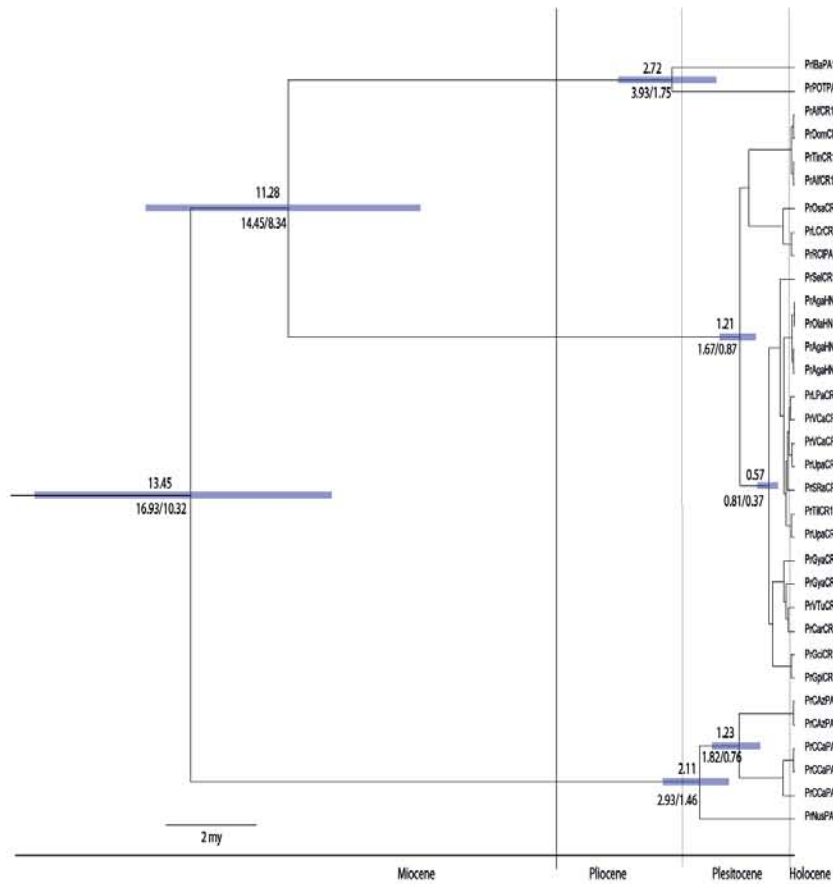
Figure 3

Supporting Information. Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands.

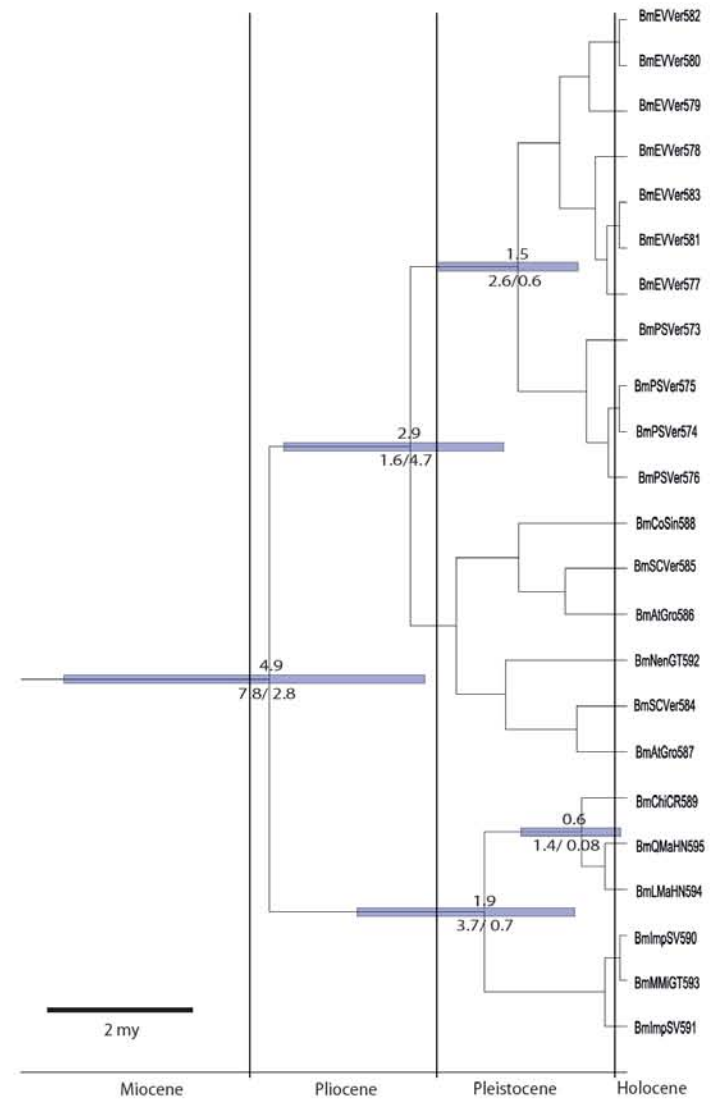


Supporting Information. Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands (continuation).

c) *Pristimantis ridens*

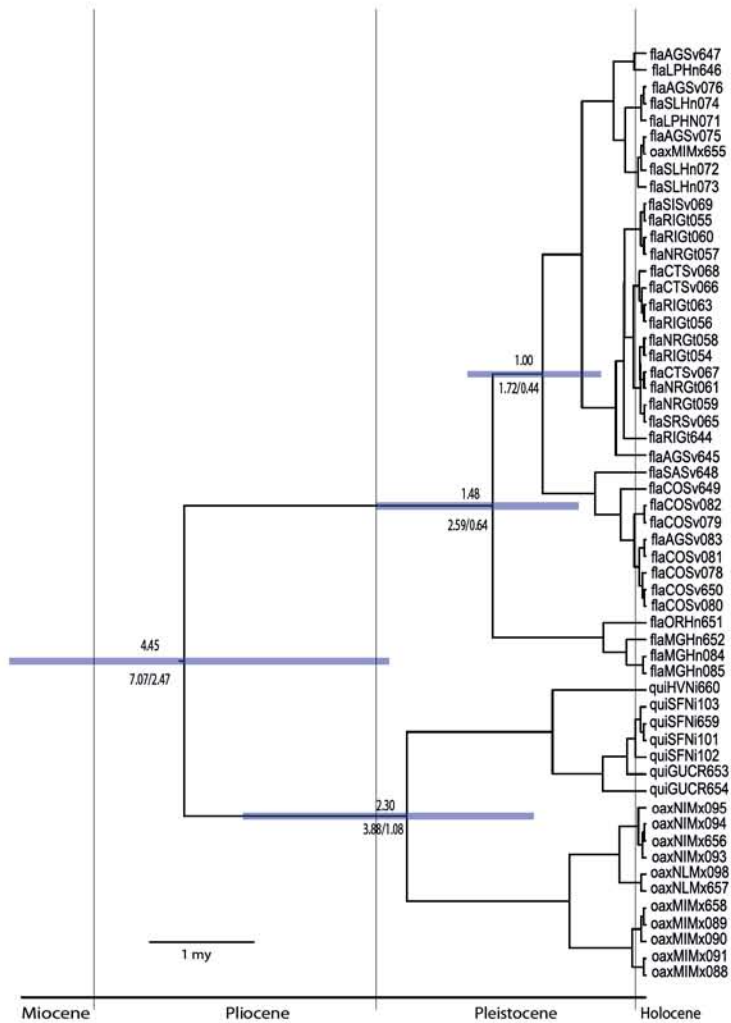


d) *Rhinella marina*

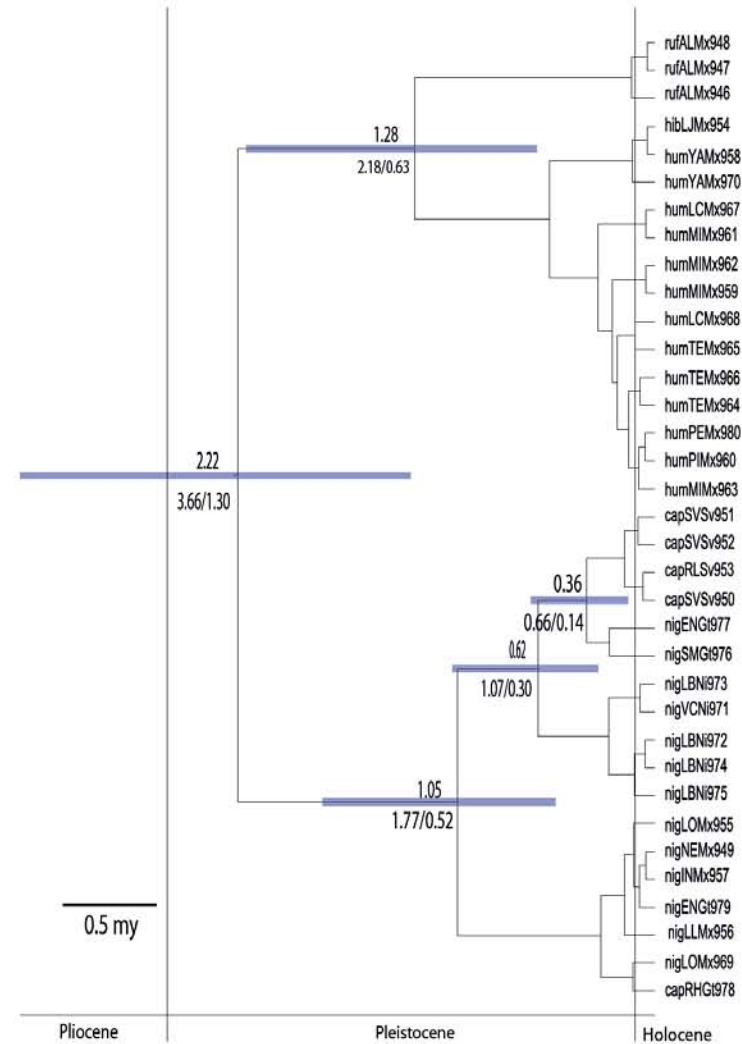


Supporting Information. Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands (continuation).

e) *Ctenosaura quinquecarinata*

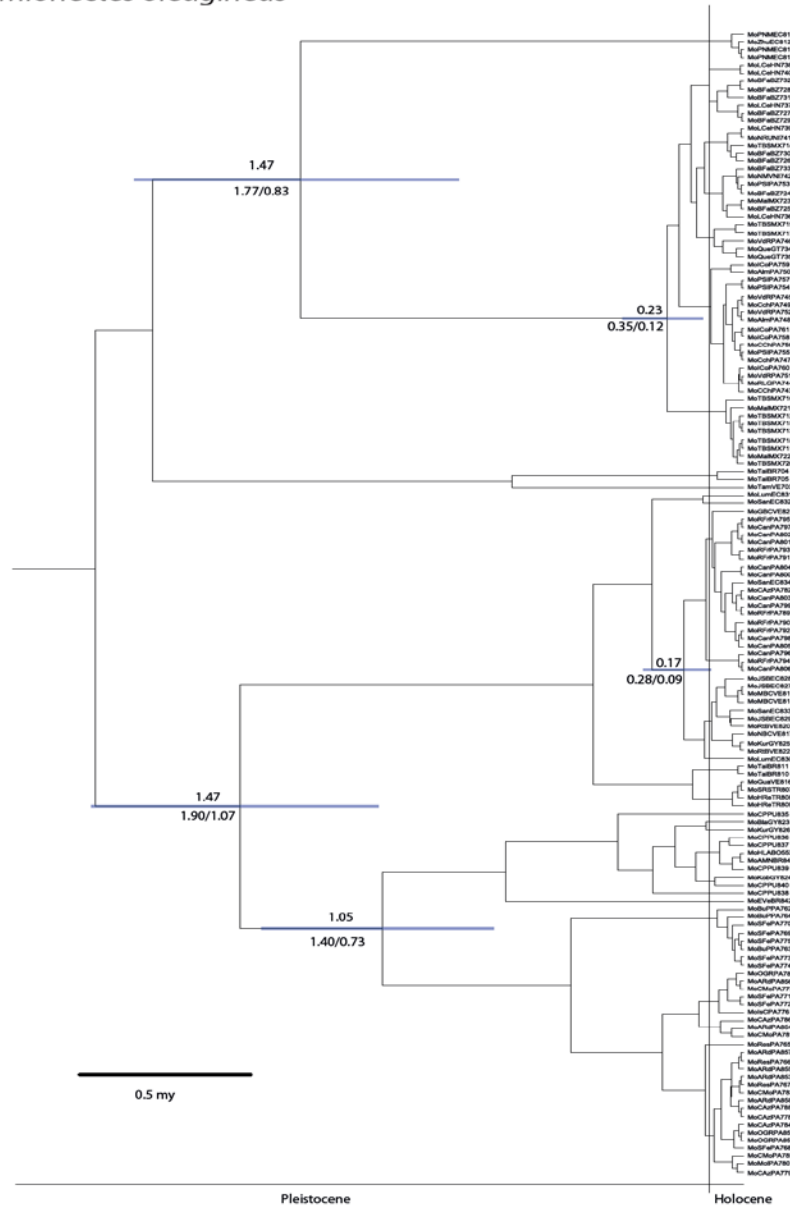


f) *Campylorhynchus rufinucha*

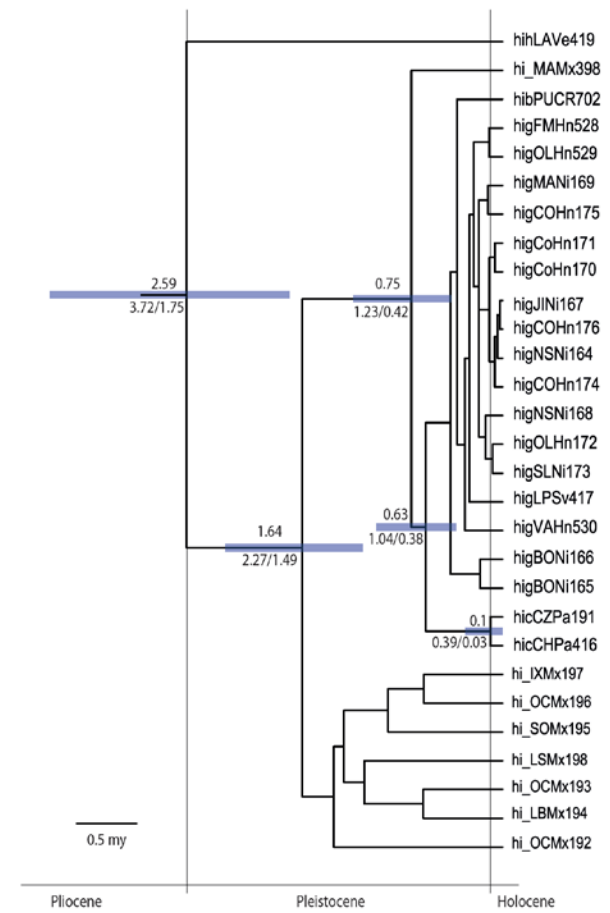


Supporting Information. Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands (continuation).

g) *Mionectes oleagineus*



h) *Sigmodon hirsutus*



Supporting Information. Figure S1. Bayesian reconstructions and molecular clock estimations for the nine animal species distributed in Mesoamerican lowlands (continuation).

i) Sigmodon toltecus

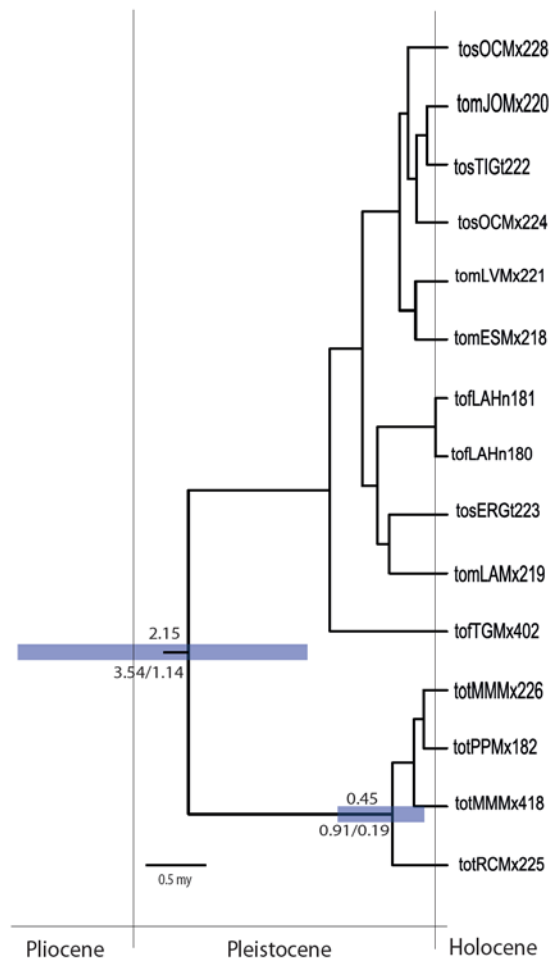


Table S1. List of samples per species used in the analyses

Species	Abbreviation	Country	Locality	Longitude	Latitude	GenBank
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLOMx955	Mexico	Chiapas, Pijijiapan, Rancho Lluvia de oro	-93.10500	15.74494	GQ241955
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLOMx969	Mexico	Chiapas, Pijijiapan, Rancho Lluvia de oro	-93.10500	15.74494	GQ241969
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigNEMx949	Mexico	Chiapas, Pijijiapan, Rancho Nueva Ensenada	-93.01686	15.56094	GQ241949
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	hibLJMx954	Mexico	Chiapas, Tonalá, 1.7 km E Rancho “El Vergel,” Laguna La Joya	-93.72381	15.99546	GQ241954
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigINMx957	Mexico	Chiapas, Tonalá, Rancho La Industria	-93.80667	16.15806	GQ241957
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLLMx956	Mexico	Chiapas, Tonalá, Tres Picos, Llano	-93.57111	15.99083	GQ241956
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	capSVSv952	El Salvador	El Salvador: San Vicente, Volcán San Vicente	-88.83811	13.59660	GQ241952
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	capSVSv951	El Salvador	El Salvador: San Vicente, Volcán San Vicente	-88.83811	13.59660	GQ241951
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	capSVSv950	El Salvador	El Salvador: San Vicente, Volcán San Vicente	-88.83811	13.59660	GQ241950
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	capRLSv953	El Salvador	El Salvador: Usulutlan, 2.6 km E Boca del Rio Lempa	-88.79094	13.24094	GQ241953
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigSMGt976	Guatemala	Guatemala: Quetzaltenango, Santa María de Jesús, 5 km SSW, Finca de Santa María	-91.54655	14.68773	GQ241976
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigENGt977	Guatemala	Guatemala: Retalhuleu, San Felipe Retalhuleu 5 km S, Finca El Niño	-91.59558	14.65827	GQ241977
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigENGt979	Guatemala	Guatemala: Retalhuleu, San Felipe Retalhuleu 5 km S, Finca El Niño	-91.59558	14.65827	GQ241979
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	capRHGt978	Guatemala	Guatemala: Zacapa, Motagua Valley, 10 km E Rio Hondo	-89.49597	15.07647	GQ241978
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humLCMx967	Mexico	Guerrero, Petatlán, Los Cirilos	-101.46611	17.64500	GQ241967
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humLCMx968	Mexico	Guerrero, Petatlán, Los Cirilos	-101.46611	17.64500	GQ241968
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humTEMx964	Mexico	Guerrero, San Marcos, Tecomate	-99.45528	16.80444	GQ241964
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humTEMx965	Mexico	Guerrero, San Marcos, Tecomate	-99.45528	16.80444	GQ241965
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humTEMx966	Mexico	Guerrero, San Marcos, Tecomate	-99.45528	16.80444	GQ241966
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humPIMx960	Mexico	Michoacán, Lázaro Cárdenas, Presa Infiernillo 1 km N Camp CFE	-101.89167	18.27167	GQ241960
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigVCNi971	Nicaragua	Nicaragua: Chinandega, Casita, Ladera del Volcán Casita	-86.96417	12.69333	GQ241971
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLBNi975	Nicaragua	Nicaragua: Granada, Las Plazulas, Laguna Blanca	-85.95785	11.76717	GQ241975
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLBNi974	Nicaragua	Nicaragua: Granada, Las Plazulas, Laguna Blanca	-85.95785	11.76717	GQ241974
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLBNi972	Nicaragua	Nicaragua: Granada, Las Plazulas, Laguna Blanca	-85.95785	11.76717	GQ241972
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	nigLBNi973	Nicaragua	Nicaragua: Granada, Las Plazulas, Laguna Blanca	-85.95785	11.76717	GQ241973
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humYAMx958	Mexico	Oaxaca, San Carlos Yautepec	-96.10000	16.50000	GQ241958
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humYAMx970	Mexico	Oaxaca, San Carlos Yautepec, Cerro Piedra Larga, Base	-96.10000	16.50000	GQ241970

<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humPEMx980	Mexico	Oaxaca, San Gabriel Mixtepec, 5 km N Puerto Escondido	-97.16722	15.92528	GQ241980
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humMIMx959	Mexico	Oaxaca, San Pedro Mixtepec, Manialtepec, Río	-97.29611	16.11472	GQ241959
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humMIMx961	Mexico	Oaxaca, San Pedro Mixtepec, Manialtepec, Río	-97.29611	16.11472	GQ241961
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humMIMx962	Mexico	Oaxaca, San Pedro Mixtepec, Manialtepec, Río	-97.29611	16.11472	GQ241962
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	humMIMx963	Mexico	Oaxaca, San Pedro Mixtepec, Manialtepec, Río	-97.29611	16.11472	GQ241963
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	rufALMx946	Mexico	Veracruz, Alvarado, km 23–25, 180 Highway Veracruz-Alvarado	-95.93333	18.88333	GQ241946
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	rufALMx947	Mexico	Veracruz, Alvarado, km 23–25, 180 Highway Veracruz-Alvarado	-95.93333	18.88333	GQ241947
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	rufALMx948	Mexico	Veracruz, Alvarado, km 23–25, 180 Highway Veracruz-Alvarado	-95.93333	18.88333	GQ241948
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv650	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AY730650
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv078	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AF417078
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv079	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AF417079
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv080	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AF417080
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv081	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AF417081
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv082	El Salvador	Aguacate, Morazán	-87.95250	13.82417	AF417082
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaAGSv083	El Salvador	Aguacate, Morazán	-87.95250	13.82417	AF417083
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSASv648	El Salvador	El Sauce, La Unión	-87.78583	13.66917	AY730648
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaAGSv075	El Salvador	Aguacate, Morazán	-87.95250	13.82417	AF417075
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaAGSv076	El Salvador	Aguacate, Morazán	-87.95250	13.82417	AF417076
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSRSv065	El Salvador	Santa Rita, Metapán	-89.36750	14.33833	AF417065
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCTSv066	El Salvador	Casa de Tejas, Metapán	-89.40133	14.38567	AF417066
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCTSv067	El Salvador	Casa de Tejas, Metapán	-89.40133	14.38567	AF417067
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCTSv068	El Salvador	Casa de Tejas, Metapán	-89.40133	14.38567	AF417068
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSISv069	El Salvador	San Idelfonso, San Vicente	-88.56850	13.70517	AF417069
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt644	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AY730644
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt054	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AF417054
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt055	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AF417055
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt056	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AF417056
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt063	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AF417063
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaRIGt060	Guatemala	SE El Rincón, Jutiapa	-89.58367	14.41850	AF417060
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaNRGt058	Guatemala	NW El Rincón, Jutiapa	-89.59200	14.42517	AF417058
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaNRGt057	Guatemala	NW El Rincón, Jutiapa	-89.59200	14.42517	AF417057

<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaNRGt059	Guatemala	NW El Rincón, Jutipa	-89.59200	14.42517	AF417059
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaNRGt061	Guatemala	NW El Rincón, Jutipa	-89.59200	14.42517	AF417061
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx655	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AY730655
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSLHn072	Honduras	Santa Lucia, Intibucá	-88.39050	13.91950	AF417072
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSLHn073	Honduras	Santa Lucia, Intibucá	-88.39050	13.91950	AF417073
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaSLHn074	Honduras	Santa Lucia, Intibucá	-88.39050	13.91950	AF417074
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaLPHN071	Honduras	La Paz, Honduras	-87.66700	14.27050	AF417071
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaAGSv647	El Salvador	Aguacate, Morazán	-87.95250	13.82417	AY730647
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaAGSv645	El Salvador	El Junco, Morazán	-87.96700	13.83117	AY730645
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaLPHn646	Honduras	La Paz, Honduras	-87.66700	14.27050	AY730646
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaCOSv649	El Salvador	Corinto, Morazán	-87.96000	13.82183	AY730649
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx658	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AY730658
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx088	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AF417088
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx089	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AF417089
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx090	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AF417090
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxMIMx091	Mexico	Mixtequilla, Oaxaca	-95.06700	16.50750	AF417091
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNIMx656	Mexico	Nisanda, Oaxaca	-94.45200	16.51750	AY730656
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNIMx093	Mexico	Nisanda, Oaxaca	-94.45200	16.51750	AF417093
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNIMx094	Mexico	Nisanda, Oaxaca	-94.45200	16.51750	AF417094
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNIMx095	Mexico	Nisanda, Oaxaca	-94.45200	16.51750	AF417095
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNLMx657	Mexico	Niltepec, Oaxaca	-94.60533	16.56900	AY730657
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	oaxNLMx098	Mexico	Niltepec, Oaxaca	-94.60533	16.56900	AF417098
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaMGHn084	Honduras	Monte grande, Fco. Morazán	-87.19972	13.77778	AF417084
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaMGHn085	Honduras	Monte grande, Fco. Morazán	-87.19972	13.77778	AF417085
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaORHn651	Honduras	Orocuina, Choloteca	-87.10500	13.48167	AY730651
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	flaMGHn652	Honduras	Monte grande, Fco. Morazán	-87.19972	13.77778	AY730652
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiSFNi659	Nicaragua	1 km, San Fco. Norte, Esteli	-86.50033	13.23717	AY730659
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiSFNi101	Nicaragua	6 km, San Fco. Norte, Esteli	-86.50933	13.23850	AF417101
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiSFNi102	Nicaragua	6 km, San Fco. Norte, Esteli	-86.50933	13.23850	AF417102
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiSFNi103	Nicaragua	6 km, San Fco. Norte, Esteli	-86.50933	13.23850	AF417103
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiGUCR653	Costa Rica	Guajiniquil	-85.67050	10.86700	AY730653
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiHVN660	Nicaragua	Haciento Viejo, Teustepe	-85.89167	12.42750	AY730660
<i>Ctenosaura quinquecarinata</i>	quiGUCR654	Costa Rica	Guajiniquil	-85.67050	10.86700	AY730654
<i>Mionectes macconnelli</i>	MoTamVE703	Venezuela	Amazonas, Tamaquari	-64.70000	1.21667	EF110703

<i>Mionectes macconnelli</i>	MoTaiBR705	Brazil	Pará, Tailândia	-48.95000	-2.95000	EF110705
<i>Mionectes macconnelli</i>	MoTaiBR704	Brazil	Pará, Tailândia	-48.95000	-2.95000	EF110704
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMBCVE818	Venezuela	Amazonas, Mavaca Base Camp	-65.11667	2.03333	EF110818
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMBCVE819	Venezuela	Amazonas, Mavaca Base Camp	-65.11667	2.03333	EF110819
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoEVeBR842	Brazil	Bahia, Porto Seguro, Estação Veracruz	-39.16667	-16.33333	EF110842
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoAlmPA748	Panama	Bocas del Toro, Almirante	-82.42028	9.30583	EF110748
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoAlmPA750	Panama	Bocas del Toro, Almirante	-82.42028	9.30583	EF110750
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoICoPA758	Panama	Bocas del Toro, Isla Colón	-82.25611	9.35194	EF110758
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoICoPA760	Panama	Bocas del Toro, Isla Colón	-82.25611	9.35194	EF110760
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoICoPA761	Panama	Bocas del Toro, Isla Colón	-82.25611	9.35194	EF110761
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoICoPA759	Panama	Bocas del Toro, Isla Colón	-82.25611	9.35194	EF110759
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoVdRPA745	Panama	Bocas del Toro, Valle de Risco	-82.41111	9.22222	EF110745
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoVdRPA751	Panama	Bocas del Toro, Valle de Risco	-82.41111	9.22222	EF110751
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoVdRPA752	Panama	Bocas del Toro, Valle de Risco	-82.41111	9.22222	EF110752
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoVdRPA746	Panama	Bocas del Toro, Valle de Risco	-82.41111	9.22222	EF110746
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMolPA780	Panama	Coclé, Molejón	-80.54111	8.78861	EF110780
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoOGRPA851	Panama	Colon, Old Gamboa Road	-79.68111	9.09611	EU433851
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoOGRPA852	Panama	Colon, Old Gamboa Road	-79.68111	9.09611	EU433852
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoOGRPA787	Panama	Colon, Old Gamboa Road	-79.68111	9.09611	EF110787
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoHReTR808	Trinidad and Tobago	Hollis Reservoir	-61.18861	10.69167	EF110808
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoHReTR809	Trinidad and Tobago	Hollis Reservoir	-61.18861	10.69167	EF110809
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoKobGY824	Guyana	Iwokrama Res., Essequibo R., Kabocalli Landing	-58.51667	4.28333	EF110824
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoKurGY825	Guyana	Iwokrama Reserve; 41 road km SW Kurupukari	-58.85000	4.33333	EF110825
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoKurGY826	Guyana	Iwokrama Reserve; 41 road km SW Kurupukari	-58.85000	4.33333	EF110826
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPNMEC813	Ecuador	Manabí, Parque Nacional Machililla	-80.66667	-1.58333	EF110813
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPNMEC814	Ecuador	Manabí, Parque Nacional Machililla	-80.66667	-1.58333	EF110814
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPNMEC815	Ecuador	Manabí, Parque Nacional Machililla	-80.66667	-1.58333	EF110815
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoJSBEC828	Ecuador	Napo, Jatun Sacha Biological Station	-77.65417	1.07583	EF110828
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoJSBEC827	Ecuador	Napo, Jatun Sacha Biological Station	-77.65417	1.07583	EF110827
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoJSBEC829	Ecuador	Napo, Jatun Sacha Biological Station	-77.65417	1.07583	EF110829
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA779	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110779
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA784	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110784
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA778	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110778

<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA788	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110788
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA782	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110782
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCAzPA786	Panama	Panamá, Cerro Azul	-79.49056	9.20000	EF110786
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoAMNBR841	Brazil	Rondonia, E. B. Antônio Mujica Nava	-64.93333	-9.40000	EF110841
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSRSTR807	Trinidad and Tobago	Simla Research Station	-61.35861	10.70361	EF110807
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLumEC830	Ecuador	Sucumbios, 20 km NE Lumbaqui	-77.25000	0.25000	EF110830
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLumEC831	Ecuador	Sucumbios, 20 km NE Lumbaqui	-77.25000	0.25000	EF110831
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU840	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110840
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU837	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110837
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU839	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110839
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU838	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110838
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU836	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110836
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCPPU835	Peru	Ucayali, Centro Pucani	-73.57722	-10.67306	EF110835
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoResPA766	Panama	Veraguas, Azuero Peninsula, Restingue	-80.90556	7.24167	EF110766
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoResPA767	Panama	Veraguas, Azuero Peninsula, Restingue	-80.90556	7.24167	EF110767
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoResPA765	Panama	Veraguas, Azuero Peninsula, Restingue	-80.90556	7.24167	EF110765
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoNBCVE817	Venezuela	Amazonas, Cerro La Neblina Base Camp	-66.16667	0.91667	EF110817
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoNRUNI741	Nicaragua	Atlántico Norte, Rio Uli	-84.85167	13.70167	EF110741
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLCeHN739	Honduras	Atlántida, La Ceiba	-86.90000	15.68917	EF110739
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLCeHN737	Honduras	Atlántida, La Ceiba	-86.90000	15.68917	EF110737
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLCeHN736	Honduras	Atlántida, La Ceiba	-86.90000	15.68917	EF110736
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLCeHN738	Honduras	Atlántida, La Ceiba	-86.90000	15.68917	EF110738
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoLCeHN740	Honduras	Atlántida, La Ceiba	-86.90000	15.68917	EF110740
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoHLABO553	Bolivia	Beni, Hacienda Los Angeles	-66.00000	-11.00000	DQ294553
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPSIPA753	Panama	Bocas del Toro, Bosque Prot. Palo Seco I	-82.18889	8.79333	EF110753
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPSIPA754	Panama	Bocas del Toro, Bosque Prot. Palo Seco I	-82.18889	8.79333	EF110754
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPSIPA757	Panama	Bocas del Toro, Bosque Prot. Palo Seco I	-82.18889	8.79333	EF110757
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoPSIPA755	Panama	Bocas del Toro, Bosque Prot. Palo Seco I	-82.18889	8.79333	EF110755
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCChPA749	Panama	Bocas del Toro, Cerro Chalite	-82.22722	8.85861	EF110749
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCChPA743	Panama	Bocas del Toro, Cerro Chalite	-82.22722	8.85861	EF110743
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCChPA747	Panama	Bocas del Toro, Cerro Chalite	-82.22722	8.85861	EF110747
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCChPA756	Panama	Bocas del Toro, Cerro Chalite	-82.22722	8.85861	EF110756
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRLGPA744	Panama	Bocas del Toro, Río La Gloria	-82.21667	8.98833	EF110744
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRtBVE822	Venezuela	Bolivar, 40 km E Tumarenc, road to Bochiche	-61.21667	7.38333	EF110822

<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRtBVE820	Venezuela	Bolivar, 40 km E Tumarencu, road to Bochiche	-61.21667	7.38333	EF110820
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoGBCVE821	Venezuela	Bolivar, Río Carapo, Guaiuinima Base Camp	-63.53333	5.81667	EF110821
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoZhuEC812	Ecuador	Cañar, Manta Real, Zhucay	-79.41667	-2.50000	EF110812
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBuPPA764	Panama	Chiriquí, Burica Peninsula	-82.88694	8.10611	EF110764
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBuPPA763	Panama	Chiriquí, Burica Peninsula	-82.88694	8.10611	EF110763
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBuPPA762	Panama	Chiriquí, Burica Peninsula	-82.88694	8.10611	EF110762
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCMoPA785	Panama	Coclé, Cerro Moreno	-80.53333	8.75000	EF110785
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCMoPA783	Panama	Coclé, Cerro Moreno	-80.53333	8.75000	EF110783
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCMoPA777	Panama	Coclé, Cerro Moreno	-80.53333	8.75000	EF110777
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCMoPA781	Panama	Coclé, Cerro Moreno	-80.53333	8.75000	EF110781
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA853	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433853
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA855	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433855
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA857	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433857
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA858	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433858
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA856	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433856
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoARdPA854	Panama	Colon, Achiote Road	-79.99267	9.20617	EU433854
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA798	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110798
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA799	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110799
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA803	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110803
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA805	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110805
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA797	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110797
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA801	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110801
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA802	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110802
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA804	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110804
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA800	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110800
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA796	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110796
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoCanPA806	Panama	Darien, Cana	-77.67556	7.75306	EF110806
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA789	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110789
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA790	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110790
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA792	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110792
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA793	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110793
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA795	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110795
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA794	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110794
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoRFRPA791	Panama	Darien, Rancho Frio	-77.73167	8.02000	EF110791

<i>Mionectes oleagineus</i>	MoNMVNI742	Nicaragua	Granada, N side Mambacho Volcano	-85.94483	11.84100	EF110742
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBlaGY823	Guyana	Iwokrama Res., Siparuni R., Blackwater Cr. Camp	-59.16667	5.20000	EF110823
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSanEC834	Ecuador	Morona-Santiago, Santiago	-78.05000	-3.05000	EF110834
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSanEC833	Ecuador	Morona-Santiago, Santiago	-78.05000	-3.05000	EF110833
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSanEC832	Ecuador	Morona-Santiago, Santiago	-78.05000	-3.05000	EF110832
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTaiBR810	Brazil	Pará, Tailândia	-48.95000	-2.95000	EF110810
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTaiBR811	Brazil	Pará, Tailândia	-48.95000	-2.95000	EF110811
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoQueGT735	Guatemala	Quetzaltenango, Xela 25 km SW	-91.61000	14.66333	EF110735
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoQueGT734	Guatemala	Quetzaltenango, Xela 25 km SW	-91.61000	14.66333	EF110734
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoGuaVE816	Venezuela	Sucre, Guaraunos	-63.12472	10.56333	EF110816
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMalMX721	Mexico	Tabasco, Huimanguillo, Malpasito	-96.60000	17.33333	EF110721
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMalMX722	Mexico	Tabasco, Huimanguillo, Malpasito	-96.60000	17.33333	EF110722
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoMalMX723	Mexico	Tabasco, Huimanguillo, Malpasito	-96.60000	17.33333	EF110723
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ732	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110732
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ728	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110728
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ724	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110724
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ733	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110733
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ725	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110725
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ730	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110730
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ727	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110727
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ729	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110729
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ726	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110726
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoBFaBZ731	Belize	Toledo, Big Falls	-88.86667	16.25000	EF110731
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX711	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110711
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX712	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110712
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX713	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110713
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX715	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110715
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX718	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110718
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX720	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110720
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX716	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110716
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX717	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110717
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX719	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110719
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoTBSMX714	Mexico	Veracruz, Los Tuxlas Biological Station	-95.08333	18.58333	EF110714
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoIsCPA776	Panama	Veraguas, Isla Coiba	-81.72333	7.60000	EF110776

<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA768	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110768
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA771	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110771
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA772	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110772
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA769	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110769
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA770	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110770
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA775	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110775
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA773	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110773
<i>Mionectes oleagineus</i>	MoSFePA774	Panama	Veraguas, Santa Fe	-81.11639	8.57722	EF110774
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTriTR041	Trinidad and Tobago	Trinidad	-61.28000	10.63000	DQ120041
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpCarVE040	Venezuela	Carúpano	-63.22000	10.64000	DQ120040
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpCalVE039	Venezuela	Calobozo	-67.35000	8.98000	DQ120039
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpLMAVE038	Venezuela	L. Maricaibo	-71.63000	8.56000	DQ120038
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTolCO037	CO	Mariquita, Tolima	-74.90000	5.18000	DQ120037
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpAntPA022	Panama	Anton	-80.24000	8.40000	DQ120022
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpBCIPA025	Panama	Barro Colorado Island	-79.85000	9.17000	DQ120025
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpCCRPA030	Panama	Chiva Chiva Road	-79.59000	9.02000	DQ120030
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpCoSPA031	Panama	Coco Solo	-79.59000	8.97000	DQ120031
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpERePA036	Panama	El Real	-77.73000	8.13000	DQ120036
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpKobPA032	Panama	Ft. Kobbe	-79.59000	8.90000	DQ120032
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpGamPA027	Panama	Gamboa	-79.70000	9.12000	DQ120027
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpGBrPA028	Panama	Gamboa Bridge, Colón, Panama	-79.69000	9.11000	DQ120028
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpGEBPA024	Panama	Gatun East Bank	-79.92000	9.28000	DQ120024
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpGWBPA023	Panama	Gatun West Bank	-79.95000	9.25000	DQ120023
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpGuaPA020	Panama	Gualaca	-82.29000	8.53000	DQ120020
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpIdRPA034	Panama	Isla del Rey	-78.85000	8.45000	DQ120034
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpITaPA033	Panama	Isla Taboga	-79.55000	8.80000	DQ120033
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpLVeMX012	Mexico	Laguna Verde	-96.43000	19.73000	DQ120012
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpLibCR018	Costa Rica	Liberia	-85.45000	10.61000	DQ120018
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpMetPA035	Panama	Metet'	-77.97000	8.50000	DQ120035
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpPRdPA026	Panama	Pipeline Road	-79.73000	9.16000	DQ120026
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpPtAPA019	Panama	Puerto Armuelles	-82.86000	8.27000	DQ120019
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpSnMSV016	El Salvador	San Miguel	-88.18000	13.49000	DQ120016
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpSanPA021	Panama	Santiago	-80.98000	8.13000	DQ120021
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpSumPA029	Panama	Summit Gardens	-79.65000	9.07000	DQ120029

<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTapMX014	Mexico	Tapachula	-92.22000	14.86000	DQ120014
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTaxGT015	Guatemala	Taxisco	-90.18000	14.03000	DQ120015
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTehMX013	Mexico	Tehuantepec	-95.28000	16.35000	DQ120013
<i>Physalaemus pustulosus</i>	PpTipNI017	Nicaragua	Tipitapa	-86.07000	12.20000	DQ120017
<i>Pristimantis ridens</i>	PrOsaCR174	Costa Rica	Peninsula Osa, Puntarenas	-83.66675	8.67180	EU443174
<i>Pristimantis ridens</i>	PrAlfCR157	Costa Rica	Alfombra, San José	-83.77203	9.31228	EU443157
<i>Pristimantis ridens</i>	PrAlfCR158	Costa Rica	Alfombra, San José, CR,	-83.77203	9.31228	EU443158
<i>Pristimantis ridens</i>	PrDomCR187	Costa Rica	Dominical, San José, CR,	-83.84980	9.31956	EU443187
<i>Pristimantis ridens</i>	PrTinCR179	Costa Rica	Tinamaste, San José, CR,	-83.76663	9.29505	EU443179
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCarCR161	Costa Rica	Turrialba, Cartago	-83.65000	9.89200	EU443161
<i>Pristimantis ridens</i>	PrLCrCR101	Costa Rica	Las Cruces, Puntarenas	-82.97500	8.78333	AY273101
<i>Pristimantis ridens</i>	PrGyaCR173	Costa Rica	Guayacan, Limón	-83.53555	10.00520	EU443173
<i>Pristimantis ridens</i>	PrGciCR166	Costa Rica	Guácimo, Limón	-83.71840	10.21400	EU443166
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCCaPA160	Panama	Cerro Campana, Panama	-79.92738	8.68564	EU443160
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCCaPA183	Panama	Cerro Campana, Panama	-79.92700	8.68500	EU443183
<i>Pristimantis ridens</i>	PrGyaCR167	Costa Rica	Guayacán, Limón	-83.54863	10.04330	EU443167
<i>Pristimantis ridens</i>	PrRCIPA189	Costa Rica	Río Claro, Puntarenas,	-83.04935	8.68658	EU443189
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCAzPA162	Panama	Cerro Azul, Panama	-79.40327	9.22175	EU443162
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCAzPA163	Panama	Cerro Azul, Panama	-79.40327	9.22175	EU443163
<i>Pristimantis ridens</i>	PrCCaPA159	Panama	Cerro Campana, Panama	-79.92738	8.68564	EU443159
<i>Pristimantis ridens</i>	PrGpiCR168	Costa Rica	Guápiles, Limón	-83.83000	10.18000	EU443168
<i>Pristimantis ridens</i>	PrSRaCR177	Costa Rica	San Ramón, Alajuela	-84.59690	10.21880	EU443177
<i>Pristimantis ridens</i>	PrVCaCR182	Costa Rica	Volcán Cacao, Alajuela	-85.46670	10.92250	EU443182
<i>Pristimantis ridens</i>	PrVTuCR180	Costa Rica	Volcán Turrialba, Limón	-83.71700	10.12500	EU443180
<i>Pristimantis ridens</i>	PrPOTPA165	Panama	PN Omar Torrijos H., Coclé	-80.59200	8.66700	EU443165
<i>Pristimantis ridens</i>	PrIBaPA169	Panama	I. Bastimentos, Bocas del Toro	-82.10310	9.30560	EU443169
<i>Pristimantis ridens</i>	PrNusPA164	Panama	Nusagandi, Panama	-78.98330	9.31670	EU443164
<i>Pristimantis ridens</i>	PrTilCR178	Costa Rica	North Tilarán, Alajuela	-85.37000	10.92000	EU443178
<i>Pristimantis ridens</i>	PrAgaHN153	Honduras	Agalta, Olancho	-86.14800	14.95900	EU443153
<i>Pristimantis ridens</i>	PrAgaHN154	Honduras	Agalta, Olancho	-86.14800	14.95900	EU443154
<i>Pristimantis ridens</i>	PrAgaHN155	Honduras	Agalta, Olancho	-86.13900	14.93300	EU443155
<i>Pristimantis ridens</i>	PrOlaHN175	Honduras	Atlantida, Olancho	-86.80000	15.63000	EU443175
<i>Pristimantis ridens</i>	PrSelCR170	Costa Rica	EB La Selva, Sarapiquí	-84.00700	10.43030	EU443170
<i>Pristimantis ridens</i>	PrUpaCR156	Costa Rica	Upala, Alajuela	-85.04077	10.71370	EU443156

<i>Pristimantis ridens</i>	PrVCaCR172	Costa Rica	Volcán Cacao, Alajuela	-85.47000	10.92250	EU443172
<i>Pristimantis ridens</i>	PrUpaCR181	Costa Rica	Upala, Alajuela	85.14215	10.81130	EU443181
<i>Pristimantis ridens</i>	PrLPaCR171	Costa Rica	MHN La Paz, Alajuela,	-84.55855	10.18220	EU443171
<i>Rhinella marina</i>	BmPSVer573	Mexico	Veracruz: north of Palma Sola	-97.55107	20.43960	DQ415573
<i>Rhinella marina</i>	BmPSVer574	Mexico	Veracruz: north of Palma Sola	-97.55107	20.43960	DQ415574
<i>Rhinella marina</i>	BmPSVer575	Mexico	Veracruz: north of Palma Sola	-97.55107	20.43960	DQ415575
<i>Rhinella marina</i>	BmPSVer576	Mexico	Veracruz: north of Palma Sola	-97.55107	20.43960	DQ415576
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer577	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415577
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer578	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415578
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer579	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415579
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer580	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415580
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer582	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415582
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer581	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415581
<i>Rhinella marina</i>	BmEVVer583	Mexico	Mexico: Veracruz: near El Viejón	-96.41252	19.69658	DQ415583
<i>Rhinella marina</i>	BmSCVer584	Mexico	Mexico: Veracruz: south of Cardel	-96.37774	19.36493	DQ415584
<i>Rhinella marina</i>	BmSCVer585	Mexico	Mexico: Veracruz: south of Cardel	-96.37774	19.36493	DQ415585
<i>Rhinella marina</i>	BmAtGro586	Mexico	Mexico: Guerrero: near Atoyac	-100.42930	17.20189	DQ415586
<i>Rhinella marina</i>	BmAtGro587	Mexico	Mexico: Guerrero: near Atoyac	-100.42930	17.20189	DQ415587
<i>Rhinella marina</i>	BmCosSin588	Mexico	Mexico: Sinaloa: near Cosala	-106.69083	24.41248	DQ415588
<i>Rhinella marina</i>	BmChiCR589	Costa Rica	Costa Rica: Heredia: at Chilamate	-84.09865	10.44964	DQ415589
<i>Rhinella marina</i>	BmImpSV590	El Salvador	El Salvador: Ahuachapan: El Imposible	-89.93840	13.83279	DQ415590
<i>Rhinella marina</i>	BmImpSV591	El Salvador	El Salvador: Ahuachapan: El Imposible	-89.93840	13.83279	DQ415591
<i>Rhinella marina</i>	BmNenGT592	Guatemala	Guatemala: Huehuetenango: near Nenton	-91.75523	15.80122	DQ415592
<i>Rhinella marina</i>	BmMMiGT593	Guatemala	Guatemala: Izabal: Montanas del Mico	-88.91667	15.50000	DQ415593
<i>Rhinella marina</i>	BmLMAHN594	Honduras	Honduras: El Paraiso: Las Manos	-86.63333	13.86667	DQ415594
<i>Rhinella marina</i>	BmQMAHN595	Honduras	Honduras: Colon: Quebrada Machin	-85.87758	15.64074	DQ415595
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_LSMx198	Mexico	2.1 km SW La Sombra	-92.47211	17.23397	AF425198
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higSLNi173	Honduras	3 km N, 12.5 km SW San Lorenzo	-87.54475	13.51417	EU073173
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higBONi165	Nicaragua	Boaco; El Paraiso	-85.56553	12.53166	EU073165
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higBONi166	Nicaragua	Boaco; El Paraiso	-85.56553	12.53166	EU073166
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hicCZPa191	Panama	Canal Zone; Gamboa	-79.7	9.11667	AF425191
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_OCMx193	Mexico	Chiapas; 14.4 km N Ocozocoautla	-93.45289	16.97244	AF425193
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_OCMx196	Mexico	Chiapas; 14.4 km N Ocozocoautla	-93.45289	16.97244	AF425196
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_OCMx192	Mexico	Chiapas; 14.4 km N Ocozocoautla	-93.45289	16.97244	AF425192

<i>Sigmodon hirsutus</i>	hicCHPa416	Panama	Chiriquí; Hotel La Siesta, by airport	-82.31667	8.40000	AF155416
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higCOHn175	Honduras	Colon; Trujillo, Parque Nacional Capiro y Calentura	-85.95066	16.01085	EU073175
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higCOHn174	Honduras	Colon; Trujillo, Parque Nacional Capiro y Calentura	-85.95066	16.01085	EU073174
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higCOHn176	Honduras	Colon; Trujillo, Parque Nacional Capiro y Calentura	-85.95066	16.01085	EU073176
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higCoHn170	Honduras	Cortez; La Guama	-87.96825	15.01391	EU073170
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higCoHn171	Honduras	Cortez; La Guama	-87.96825	15.01391	EU073171
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higFMHn528	Honduras	Francisco Morazan; El Picacho Zoological Parque	-87.02362	14.21702	AY517528
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_IXMx197	Mexico	Ixtapa, 12 km SE of Ixtapa	-92.80389	16.75456	AF425197
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higJINi167	Nicaragua	Jinotega; El Cua	-85.67335	13.36844	EU073167
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higLPSv417	El Salvador	La Pax; 4.8 km NW San Luis Talpa	-89.11694	13.49536	AF155417
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hihLAVe419	Venezuela	Lara; Finca Santa María Sarano	-69.63901	9.98186	AF155419
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_MAMx398	Mexico	Mapastepec, Tutuan, Rancho El Trebol	-93.07999	15.51291	EU078398
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higMANi169	Nicaragua	Matagalpa; El Tigre	-86.08411	12.92442	EU073169
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higNSNi164	Nicaragua	Nueva Segovia; El Balsamo	-86.17770	13.57428	EU073164
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higNSNi168	Nicaragua	Nueva Segovia; El Balsamo	-86.17770	13.57428	EU073168
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_LBMx194	Mexico	Oaxaca; 2 km S La Blanca	-94.70143	16.68444	AF425194
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higOLHn529	Honduras	Olancho; 4 km E Catacamas, Escuela de Sembrador	-85.84254	14.90768	AY517529
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higOLHn172	Honduras	Olancho; 4 km E Catacamas, Escuela de Sembrador	-85.84254	14.90768	EU073172
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hibPUCR702	Costa Rica	Puntarenas; Finca Mamos, Chomes, 60 m	-84.90808	10.04363	AF108702
<i>Sigmodon hirsutus</i>	hi_SOMx195	Mexico	Soyalo	-92.91670	16.90000	AF425195
<i>Sigmodon hirsutus</i>	higVAHn530	Honduras	Valle; 3 km N, 9 km SW San Lorenzo	-87.52713	13.53869	AY517530
<i>Sigmodon toltecus</i>	tosTIGt222	Guatemala	10 km N Tikal	-89.62302	17.30632	AF425222
<i>Sigmodon toltecus</i>	totMMMx226	Mexico	30 km N, 3 km E Cardel, Estación Biologica La Mancha	-96.37484	19.60079	AF425226
<i>Sigmodon toltecus</i>	tofLAHn180	Honduras	Atlantida; Jardin Botanico Lancetilla	-87.45740	15.84503	EU073180
<i>Sigmodon toltecus</i>	tofLAHn181	Honduras	Atlantida; Jardin Botanico Lancetilla	-87.45740	15.84503	EU073181
<i>Sigmodon toltecus</i>	tomESMx218	Mexico	Campeche; Escárcega	-90.71670	18.61670	AF425218
<i>Sigmodon toltecus</i>	tosOCMx224	Mexico	Chiapas; 14.4 km N Ocozacoautla	-93.45289	16.97244	AF425224
<i>Sigmodon toltecus</i>	tosOCMx228	Mexico	Chiapas; 14.4 km N Ocozacoautla	-93.45289	16.97244	AF425228
<i>Sigmodon toltecus</i>	tosERGt223	Guatemala	El Petén; El Remate	-90.31640	17.48890	AF425223
<i>Sigmodon toltecus</i>	tomLVMx221	Mexico	LaValeta	-92.28500	18.61600	AF425221
<i>Sigmodon toltecus</i>	totPPMx182	Mexico	Paso del Patel	-97.41185	20.76706	EU073182
<i>Sigmodon toltecus</i>	tofTGMx402	Mexico	Quintana Roo; 6 km S, 1.5 km W Tres Garantias	-89.02972	18.17857	AF293402
<i>Sigmodon toltecus</i>	tomJOMx220	Mexico	Tabasco; Jonuta	-92.13330	18.08330	AF425220
<i>Sigmodon toltecus</i>	totRCMx225	Mexico	Tamaulipas; 3.2 km W Calabazas, Rancho Calabazas	-99.01667	26.13333	AF425225

<i>Sigmodon toltecus</i>	totMMMx418	Mexico	Veracruz; Estación Biológica Morro de la Mancha	-96.38033	19.58994	AF155418
<i>Sigmodon toltecus</i>	tomLAMx219	Mexico	Yucatán; Labna	-89.56670	20.21670	AF425219
<i>Stator limbatus</i>	SIBarVE940	Venezuela	Barinas, Barinas	-70.20749	8.62261	AY963940
<i>Stator limbatus</i>	SICalVE941	Venezuela	Calabozo, Guárico	-67.42929	8.92416	AY963941
<i>Stator limbatus</i>	SIHerPa347	Panama	Chitré, Herrera	-80.43333	7.96667	AY963947
<i>Stator limbatus</i>	SIDibVe938	Venezuela	Dibajiero, Falcón	-69.83333	11.00000	AY963938
<i>Stator limbatus</i>	SITigVE936	Venezuela	El Tigre, Anzoátegui	-64.24544	8.88752	AY963936
<i>Stator limbatus</i>	SIJipEC934	Ecuador	Jipijapa, Manabí	-80.58333	-1.33333	AY963934
<i>Stator limbatus</i>	SITijVE943	Venezuela	Las Tijerías, Aragua	-67.16667	10.00000	AY963943
<i>Stator limbatus</i>	SIPEAVE935	Venezuela	Playa El Agua, Nueva Esparta	-64	11.00000	AY963935
<i>Stator limbatus</i>	SISalEC904	Ecuador	Salinas, Guayas	-80.96667	-2.21667	AY963904
<i>Stator limbatus</i>	SISalEC903	Ecuador	Salinas, Guayas	-80.96667	-2.21667	AY963903
<i>Stator limbatus</i>	SISAMQ948	MQ	St. Anne	-60.88115	14.43314	AY963948
<i>Stator limbatus</i>	SIACMor956	Mexico	Acatlipa, MOR	-99.23333	18.81667	AY963956
<i>Stator limbatus</i>	SIACMor957	Mexico	Acatlipa, MOR	-99.23333	18.81667	AY963957
<i>Stator limbatus</i>	SIACMor955	Mexico	Acatlipa, MOR	-99.23333	18.81667	AY963955
<i>Stator limbatus</i>	SIACMor953	Mexico	Acatlipa, MOR	-99.23333	18.81667	AY963953
<i>Stator limbatus</i>	SIACMor954	Mexico	Acatlipa, MOR	-99.23333	18.81667	AY963954
<i>Stator limbatus</i>	SIBeSon958	Mexico	Benjamin Hill, SON	-111.10000	30.16667	AY963958
<i>Stator limbatus</i>	SIBroTx965	United States	Brownsville, TX	-97.45664	25.99812	AY963965
<i>Stator limbatus</i>	SIBroTx967	United States	Brownsville, TX	-97.45664	25.99812	AY963967
<i>Stator limbatus</i>	SIBroTx968	United States	Brownsville, TX	-97.45664	25.99812	AY963968
<i>Stator limbatus</i>	SIBroTx966	United States	Brownsville, TX	-97.45664	25.99812	AY963966
<i>Stator limbatus</i>	SICanQR901	Mexico	Cancún, QR	-86.84656	21.17429	AY963901
<i>Stator limbatus</i>	SICVTmp917	Mexico	Ciudad Victoria, TMPS	-99.13333	23.73333	AY963917
<i>Stator limbatus</i>	SICVTmp918	Mexico	Ciudad Victoria, TMPS	-99.13333	23.73333	AY963918
<i>Stator limbatus</i>	SICVTmp914	Mexico	Ciudad Victoria, TMPS	-99.13333	23.73333	AY963914
<i>Stator limbatus</i>	SICVTmp913	Mexico	Ciudad Victoria, TMPS	-99.13333	23.73333	AY963913
<i>Stator limbatus</i>	SIColAz961	United States	Colossal Cave, AZ	-110.63091	32.06508	AY963961
<i>Stator limbatus</i>	SIColAz963	United States	Colossal Cave, AZ	-110.63091	32.06508	AY963963
<i>Stator limbatus</i>	SIColAz962	United States	Colossal Cave, AZ	-110.63091	32.06508	AY963962
<i>Stator limbatus</i>	SIColAz960	United States	Colossal Cave, AZ	-110.63091	32.06508	AY963960
<i>Stator limbatus</i>	SIColAz959	United States	Colossal Cave, AZ	-110.63091	32.06508	AY963959
<i>Stator limbatus</i>	SIHLOax950	Mexico	Huajuapán de León, OAX	-97.76667	17.80000	AY963950

<i>Stator limbatus</i>	SIHLOax951	Mexico	Huajuapán de León, OAX	-97.76667	17.80000	AY963951
<i>Stator limbatus</i>	SIHLOax949	Mexico	Huajuapán de León, OAX	-97.76667	17.80000	AY963949
<i>Stator limbatus</i>	SIHLOax952	Mexico	Huajuapán de León, OAX	-97.76667	17.80000	AY963952
<i>Stator limbatus</i>	SILZJal942	Mexico	Lázaro Cárdenas, JAL	-103.96667	20.43333	AY963942
<i>Stator limbatus</i>	SIMisTx969	United States	Mission, TX	-98.32330	26.20180	AY963969
<i>Stator limbatus</i>	SIChJal944	Mexico	N Chamela, JAL	-105.08333	19.53333	AY963944
<i>Stator limbatus</i>	SIChJal945	Mexico	N Chamela, JAL	-105.08333	19.53333	AY963945
<i>Stator limbatus</i>	SISMTmp919	Mexico	N Soto la Marina, TMPS	-98.21667	23.76667	AY963919
<i>Stator limbatus</i>	SISMTmp920	Mexico	N Soto la Marina, TMPS	-98.21667	23.76667	AY963920
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL931	Mexico	NE Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963931
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL933	Mexico	NE Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963933
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL932	Mexico	NE Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963932
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL930	Mexico	NE Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963930
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL974	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963974
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL972	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963972
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL973	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963973
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL970	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963970
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL971	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963971
<i>Stator limbatus</i>	SIParNL975	Mexico	Paras, NL	-99.51667	26.50000	AY963975
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx982	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963982
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx977	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963977
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx978	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963978
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx980	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963980
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx979	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963979
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx976	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963976
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx981	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963981
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx983	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963983
<i>Stator limbatus</i>	SIRyaTx984	United States	Ryan, TX	-104.29880	30.43015	AY963984
<i>Stator limbatus</i>	SISFTmp921	Mexico	S.F. de Presas, TMPS	-98.15000	24.85	AY963921
<i>Stator limbatus</i>	SISFTmp923	Mexico	S.F. de Presas, TMPS	-98.15000	24.85	AY963923
<i>Stator limbatus</i>	SISFTmp922	Mexico	S.F. de Presas, TMPS	-98.15000	24.85	AY963922
<i>Stator limbatus</i>	SISRoCR937	Costa Rica	Santa Rosa, Guanacaste	-85.01170	10.46298	AY963937
<i>Stator limbatus</i>	SISRoCR939	Costa Rica	Santa Rosa, Guanacaste	-85.01170	10.46298	AY963939
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL926	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963926

<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL925	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963925
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL928	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963928
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL924	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963925
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL927	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963927
<i>Stator limbatus</i>	SIDGoNL929	Mexico	SW Doctor González, NL	-99.95000	25.86667	AY963929
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer907	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963907
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer909	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963909
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer906	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963906
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer905	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963905
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer908	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963908
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer910	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963910
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer912	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963912
<i>Stator limbatus</i>	SITaVer911	Mexico	Tantoyuca, VER	-98.23333	21.35	AY963911
<i>Stator limbatus</i>	SITeNay946	Mexico	Tepic, NAY	-104.90000	21.50000	AY963946
<i>Stator limbatus</i>	SITucAz964	United States	Tucson, AZ	-110.92648	32.22174	AY963964
<i>Stator limbatus</i>	SIVaYuc902	Mexico	Valladolid, YUC	-88.19936	20.68812	AY963902

CONCLUSIONES GENERALES

La delimitación biogeográfica de Mesoamérica es un elemento indispensable en el reconocimiento de los patrones de distribución que se localizan en el norte del Neotrópico. Este reconocimiento histórico establece la necesidad de identificar los diferentes procesos que han ocurrido en la región y que han llevado a una configuración particular de su biota. En el caso de las zonas montañosas, estos elementos han sido discutidos y analizados a diferentes niveles (Castoe et al., 2009; Ornelas et al., 2013). Sin embargo, el comportamiento de taxones fuera de este tipo de zonas había permanecido sin ser analizado desde puntos de vista alternativos.

Actualmente, diversos estudios se han enfocado en analizar las tierras bajas para determinar los procesos que forman los patrones de distribución (Arbeláez-Cortés & Navarro-Sigüenza, 2013; Arbeláez-Cortés et al., 2014). Aunque es necesario señalar que lo fragmentado de la información del pasado ha llevado a que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno se señalen como las responsables de todos los procesos que han definido a las biotas actuales. Este señalamiento, al analizar y recuperar la información biológica existente para el Pleistoceno, refleja que se trata de un registro fragmentado, en donde la mayor parte de la información proviene del Último Máximo Glacial y que a pesar de la gran cantidad de información que pareciera existir, hay elementos como la datación y la identificación a nivel paleontológico que no son capaces de determinar con precisión los taxones y por lo tanto los diversos cambios ocurridos con las biotas pleistocénicas.

A pesar de esto, diferentes estudios se han concentrado en utilizar herramientas que sean capaces determinar reconstrucciones de distribuciones geográficas de taxones para el pasado. Aunque se tiene la limitante de la existencia de pocas coberturas disponibles los diferentes trabajos son capaces de establecer una relación directa entre el Pleistoceno y el tiempo presente (Martínez-Meyer et al., 2004; Bonaccorso et al., 2006; Banks et al., 2008). Estas suposiciones basadas en la conservación o conservadurismo de nicho (Peterson, 2011) representan hipótesis en las que se ha omitido el factor del cambio geográfico y ambiental como un mecanismo que debe ser evaluado. En

este trabajo esta evaluación mostró, mediante la elaboración de un modelo nulo, que el azar es un factor que podría haber producido cambios en las preferencias ecológicas de las especies al modificar sus preferencias de nichos ecológicos. Además, posiblemente por las limitaciones del registro fósil, la tendencia fue a la modificación del nicho ecológico. Hay que reconocer que esto no fue posible realizarse solo en Mesoamérica, pues la falta de datos fósiles llevó a una ampliación del área de estudio a toda Norteamérica con la finalidad de sortear los problemas.

Al abordar la perspectiva desde el punto de vista genético, la historia biogeográfica de la biota de tierras bajas mesoamericanas tiene diferentes factores temporales que han operado en sitios geográficos diferentes y que aún en la actualidad es posible reconocerse. Esto ha llevado a un reconocimiento de factores temporales que han operado sobre diferentes grupos, y aunque se han establecido relaciones entre procesos geológicos y genéticos (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013), es el resultado de diferencias históricas y evolutivas entre los linajes mesoamericanos.

Los resultados producidos en este trabajo muestran algunas de las diferentes perspectivas que existen para abordar el problema, ninguno de estos permite identificar a las oscilaciones climáticas del Pleistoceno como único factor en la configuración biótica actual, y aunque estas representan el cambio ambiental más drástico que ha afectado a especies que siguen existiendo en la actualidad, todo parece indicar que debemos buscar explicaciones que se extiendan a tiempos más lejanos o incluso que seamos capaces de considerar que las características ecológicas de las especies no son inmutables como se ha supuesto.

LITERATURA CITADA PARA LAS CONCLUSIONES GENERALES

- Arbeláez-Cortés, E., B. Milá & A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern neotropical dry forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 70, 362
- Arbeláez-Cortés, E. & A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western mexican populations of *phaethornis longirostris* (aves: Trochilidae). *Zootaxa*: 3716, 81
- Banks, W. E., F. d'Errico, A. T. Peterson, M. Kageyama & G. Colombeau. 2008. Reconstructing ecological niches and geographic distributions of caribou (*rangifer tarandus*) and red deer (*cervus elaphus*) during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews*: 27, 2568
- Bonaccorso, E., I. Koch & A. T. Peterson. 2006. Pleistocene fragmentation of amazon species' ranges. *Diversity and Distributions*: 12, 157
- Castoe, T. A., J. M. Daza, E. N. Smith, M. M. Sasa, U. Kuch, J. A. Campbell, P. T. Chippindale & C. L. Parkinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient middle american highland biogeography. *Journal of Biogeography*: 36, 88
- Gutiérrez-García, T. A. & E. Vázquez-Domínguez. 2013. Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of central america. *Quaternary Research*,
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson & W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*: 13, 305
- Ornelas, J. F., V. Sosa, D. E. Soltis, J. M. Daza, C. González, P. S. Soltis, C. Gutiérrez-Rodríguez, A. E. de los Monteros, T. A. Castoe, C. Bell & E. Ruiz-Sanchez. 2013. Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern mesoamerica. *PLoS ONE*: 8, e56283
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*: 38, 817.