



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones biogeográficos de la herpetofauna mundial a
través de árboles generales de área por el método de
reconciliación.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

Luis Felipe Vázquez Vega



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Oscar Alberto Flores Villela**

México, D.F. Noviembre 2015



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.

Sinodales

1. Datos del alumno.
Vázquez
Vega
Luis Felipe
56655993
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
099349855
2. Datos del tutor.
Doctor
Oscar Alberto
Flores
Villela
3. Datos del sinodal 1.
Doctor
Juan José
Morrone
Lupi
4. Datos del sinodal 2.
Doctor
Irene
Goyenechea
Meyer-Goyenechea
5. Datos del sinodal.
Doctor
Hibraim Adán
Perez
Mendoza
6. Datos del sinodal.
M en C.
Israel
Solano
Zavaleta

ÍNDICE

Introducción	3
Objetivos	13
Métodos	
Elección y modificación de los cladogramas geológicos	16
Elección de las áreas de distribución o áreas de endemismo	17
Supuesto biogeográfico 0	20
Supuesto biogeográfico 1	21
Consensos	22
Reconciliación de árboles	23
Análisis de dispersión	24
Resultados	
Reconciliación de árboles	26
Discusión	
Primera hipótesis (Supuesto 0)	27
Segunda hipótesis (Supuesto 1)	28
Conclusiones	32
Literatura citada	33

INTRODUCCIÓN

El surgimiento de la biogeografía como una disciplina formal se dio durante el siglo XVIII, para el siglo XIX y la primera mitad del XX los avances teóricos y metodológicos fueron escasos. En el último tercio del siglo XX, se retomaron algunas controversias que condujeron a una revolución conceptual, y nuevos paradigmas dieron lugar a otras perspectivas (Espinoza et al., 2002). Este fenómeno de replanteamiento, puede obedecer a lo propuesto por Nelson (1985) que indica que la biogeografía vino a llenar el vacío existente entre la biología y la geología.

Según Golikov et al. (1990) la biogeografía es el estudio de patrones de distribución de los organismos; estos patrones pueden ser explicados por cuestiones históricas ligadas al desarrollo geológico de la tierra, las cuales son estudiadas por la biogeografía histórica (Salazar Vallejo, 2000). Dentro de ella existen tres enfoques para explicar la distribución de los seres vivos: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística (Contreras Medina et al. 2001).

La biogeografía dispersalista es el más antiguo de estos enfoques, se considera que se originó a partir de las ideas de Darwin y Wallace en la segunda mitad del siglo XIX (Crisci y Morrone, 1992). Este enfoque trabaja con taxones individuales, en el sentido de que son los organismos los que se dispersan sobre una geografía estable (Contreras Medina et al. 2001).

En segundo lugar, a mediados del siglo XX surgió la panbiogeografía, la cual fue propuesta originalmente por León Croizat (1958), donde hace énfasis en el análisis conjunto de diferentes taxones para buscar patrones comunes de distribución, evitando analizar un solo taxón como se hacía tradicionalmente. Esto se debe a que organismos con distintas capacidades de dispersión pueden compartir similitudes en sus distribuciones, ya que cualquier distribución en plantas de alguna u otra forma tiene su contraparte en los animales (Craw et al. 1999).

A partir de la combinación de la panbiogeografía con la sistemática filogenética de Willi Hennig (1968), surge la biogeografía cladística en la década de los setenta

(Espinosa y Llorente, 1993; Morrone et al. 1996); tuvo su origen entre algunos investigadores del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. Sus fundamentos se encuentran en la conjunción del método de la sistemática filogenética de Hennig (1968) con la panbiogeografía de Croizat (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Humphries y Parenti, 1986, 1999; Wiley y Lieberman, 2011). Al igual que la panbiogeografía, parte de la suposición general que la tierra y biota evolucionan juntas. Esto quiere decir que es posible inferir una homología biogeográfica debida a ancestría común, en la reconstrucción de la historia evolutiva de las áreas. Sin embargo, existen una serie de puntos de debate entre las escuelas de panbiogeografía y cladística (Goyenechea et al. 2001). Cabe hacer la aclaración que Croizat (1982) no aceptaba que él fuera uno de los precursores de esta escuela, al igual que otros de sus seguidores como Craw (1984).

Esta escuela, según Goyenechea et al. (2001), busca estudiar grupos cuya monofilia sea demostrable, de acuerdo con un análisis filogenético previo, a través de un cladograma taxonómico. Es importante mencionar que se deben estudiar varios grupos con diferente vagilidad, pues el análisis de un solo grupo es irrelevante, ya que se busca encontrar congruencia entre patrones diferentes. Después se estudian las áreas geográficas habitadas por los taxones de los grupos estudiados; luego se busca la congruencia entre la hipótesis filogenética de los grupos y las áreas geográficas que ocupan sus elementos, por medio de un cladograma general de áreas. El objetivo es encontrar la interrelación entre las áreas de endemismo habitadas por los taxones bajo estudio (Goyenechea et al., 2001).

Durante el periodo darwiniano-wallaceano, las explicaciones acerca de los patrones de distribución geográfica de los taxones estuvieron basadas en la dispersión, que representaba el argumento más razonable, si se considera que las limitantes del fijismo de los continentes dominaron la geología hasta 1960 (Espinosa et al. 2002).

Evidencia geológica.

En el año de 1912 se propone una nueva teoría llamada “la deriva continental” por un científico alemán llamado Alfred Wegener, en la que propone un único continente hipotético llamado Pangea (Figura 1), el cual se empezó a dividir hasta llegar a la forma como se conoce actualmente (Figura 4). Esta teoría al principio no tuvo gran aceptación, fue hasta después de la segunda guerra mundial cuando se hicieron estudios y exploraciones en el fondo marino, lo que permitió proponer la expansión del suelo marino, la cual, después de un tiempo (en los años 70) fue aceptada a nivel mundial y evolucionó a la teoría de la tectónica de placas (Uyeda, 1978); en la que se explican los rasgos tectónicos más notables del globo terráqueo, los cuales tienen implicaciones biogeográficas importantes: distribuciones disyuntas transatlánticas de taxones fósiles y taxones hermanos actuales (Espinosa et.al. 2002).

En el pasado, para poder entender los patrones biogeográficos que presentan las familias de reptiles actuales se habían restringido a una vista continental fija (Presh 1983). Sin embargo, es bien sabido que nuestro planeta ha estado en un cambio continuo, por lo que es necesario saber cómo llegaron a su posición actual las masas continentales.

Nuestro planeta desde hace más de 400 millones de años ha sufrido grandes cambios. Hace aproximadamente 290 millones de años, en el periodo Paleozoico, el supercontinente Pangea estaba rodeado por el mar Panthalasa (Figura 1). Para el final del Jurásico, aproximadamente 140 millones de años atrás, las placas tectónicas estuvieron en movimiento durante 60 millones de años. En este proceso de movimiento Pangea empezó a fragmentarse, dando origen al mar de Tethys, el cual dividió a los dos supercontinentes conocidos como Laurasia y Gondwana (Figura 2).

Para el término del periodo Cretácico, hace aproximadamente 65 millones de años, el Atlántico sur se expandió y fue entonces cuando se separó Madagascar de África, y el mar de Tethys se redujo formando el mar Mediterráneo. Después de 135

millones de años de movimiento la configuración actual de los continentes se podía discernir, y no fue hasta hace 65 millones de años cuando empezaron a establecerse como los conocemos actualmente (Press y Siever 2001) (Figura 3 y 4).

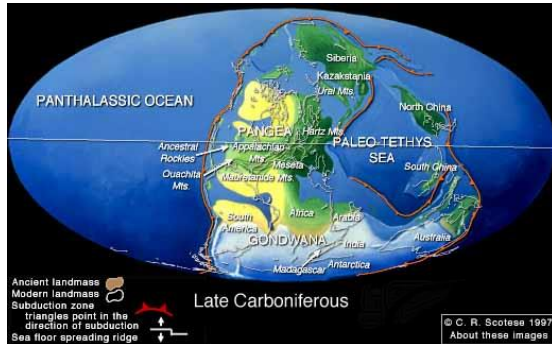


Figura 1. Pangea aproximadamente hace 290 ma.

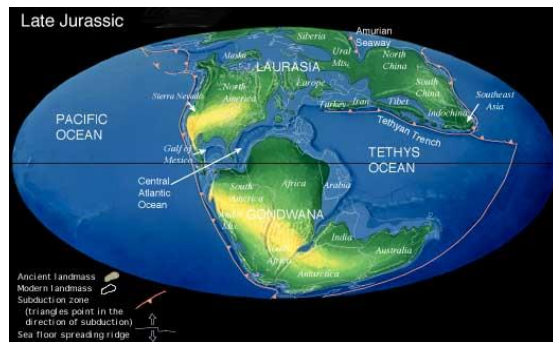


Figura 2. Mar de Tethis dividiendo Laurasia y Gondwana.

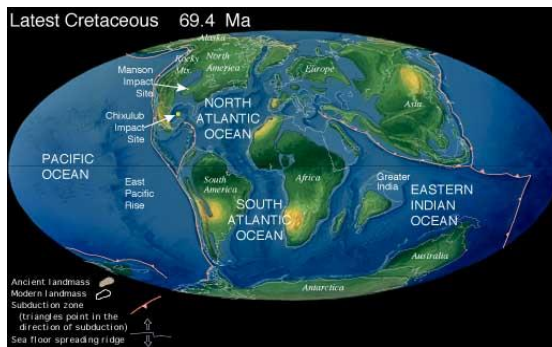


Figura 3. Comienzo de establecimiento actual.

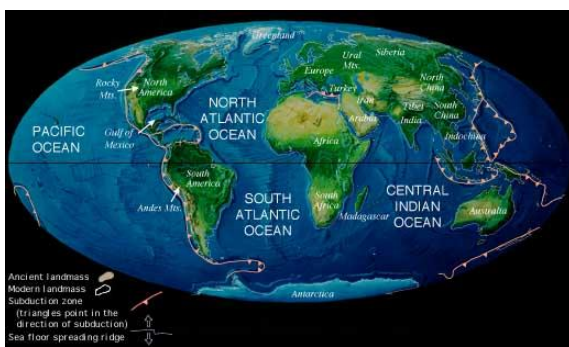


Figura 4. La tierra en establecimiento actual.

Propuestas geológicas.

Craw (1983) realizó un cladograma donde resume toda la información de los cambios antes mencionados (Figura 13B). Estos cambios sugieren modificaciones en las distribuciones de algunos taxones. Otros autores como Rosen (1978), Hallam (1981), Sanmartín y Ronquist (2004), también realizaron cladogramas resumiendo la información y evidencia geológica.

Rosen en 1978, hizo una representación cladística de la historia del rompimiento de Pangea, a la cual Hallam (1981) le hizo algunas modificaciones y Sanmartín y Ronquist (2004) presentan las relaciones que existen entre las masas de tierra del hemisferio sur, basándose en evidencias paleográficas.

Registro fósil

Esta evidencia es una de las herramientas para apoyar la teoría de la tectónica de placas, el cual, como ya se sabe es incompleto, así lo hicieron notar Estes (1983) y Presch (1983), quienes realizaron trabajos muy similares o complementarios, en los que con base al registro fósil analizaron las distribuciones de lagartijas actuales, con el fin de explicar las relaciones que tienen estos organismos con el movimiento continental, y proponer la temprana distribución de las lagartijas.

Un ejemplo de esto, es el descubrimiento de distribuciones disyuntas y transatlánticas de taxones fósiles, como es el caso de *Mesosaurus*, donde no se tenía claro si se dispersaron desde el centro de África a través de toda Asia, o de Europa, hacia América del Norte (Hallam 1972).

Patrones de distribución

Darlington (1957), en una revisión en los patrones de distribución en lagartijas, no tenía un gran entendimiento sobre las relaciones filogenéticas entre esos taxones, además de que mantenía una posición escéptica acerca del movimiento de los bloques continentales. Savage (1966, 1982) mostró evidencias acerca de la dispersión de elementos herpetológicos durante el Plioceno, en América del sur y la parte central de América del Norte. Pero tiempo después, Cracraft (1974) afirmó que un elemento necesario para el análisis de patrones biogeográficos es el entendimiento de las relaciones filogenéticas de los taxones.

Basado en esto, surgen dos herramientas de la biogeografía, la teoría de la vicarianza junto con la tectónica de placas, las cuales pretenden explicar que, con el movimiento de los continentes se formaron barreras de diferentes tipos, lo cual propició a que las poblaciones de diferentes grupos se aislen y formen subpoblaciones o poblaciones diferentes.

Supuestos biogeográficos

En el presente trabajo se realizó un análisis de componentes, el cual fue propuesto por Nelson y Plantick (1981) y tiene que ver con la forma en como se tratan los problemas derivados de las distribuciones redundantes, taxones ampliamente distribuidos y áreas faltantes. Estos problemas acarrear errores al predecir los patrones de interrelación de las áreas, los cuales se solucionan utilizando las suposiciones metodológicas 0 (Zandee y Ross, 1987), 1 y 2 (Nelson y Plantick, 1981) y al construir un cladograma general de áreas (Goyenechea et al., 2001).

La Suposición 0 (Figura 5) asume que los taxones que comparten el mismo estado de carácter (misma área) deben de ser monofiléticos, es decir, las áreas conflictivas se resuelven como si fueran grupos hermanos o sinapomorfias (Goyenechea et al., 2001).

De acuerdo con la Suposición 1 (Figura 5), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos o parafiléticos. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma, es verdadero para la otra parte del mismo. En el ejemplo, la relación entre 3 y 4 (que está resuelta) es la parte “verdadera” del cladograma, y por lo tanto esta no debe modificarse. La relación de 1 y 2 puede ser resuelta colocando alternativamente a ambas áreas como grupos hermanos del clado que forma 3 y 4 (grupos parafiléticos) o como grupos hermanos (grupo monofilético, equivalente a la suposición 0) (Goyenechea et al., 2001).

De acuerdo con la Suposición 2 (Figura 5), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos, y por lo tanto es la suposición más inclusiva. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma no necesariamente es verdadero para la otra parte del mismo cladograma. En el ejemplo (Figura 5), si 3 y 4 están más cercanamente relacionadas entre sí, esta relación no es necesariamente cierta, por lo que al resolverse la relación entre 1 y 2, la relación entre 3 y 4 no es necesariamente cierta. Al resolverse la relación de las áreas

conflictivas, cada una de éstas puede colocarse como grupo hermano del clado (grupos parafiléticos; suposición 1), como grupos hermanos entre sí (grupos monofiléticos; suposición 0) o formar el grupo hermano de cualquiera de las áreas 3 y 4 (grupos polifiléticos), con lo que se incrementa el número de lugares en el cladograma en el que se pueden colocar dichas áreas conflictivas (Goyenechea et al., 2001).

En este método, un componente equivale a cada internodo de cada uno de los cladogramas y se denota con un número (o cualquier otro código). Su ubicación representa una hipótesis de relación válida para todas las áreas por arriba de cada internodo (Goyenechea et al., 2001).

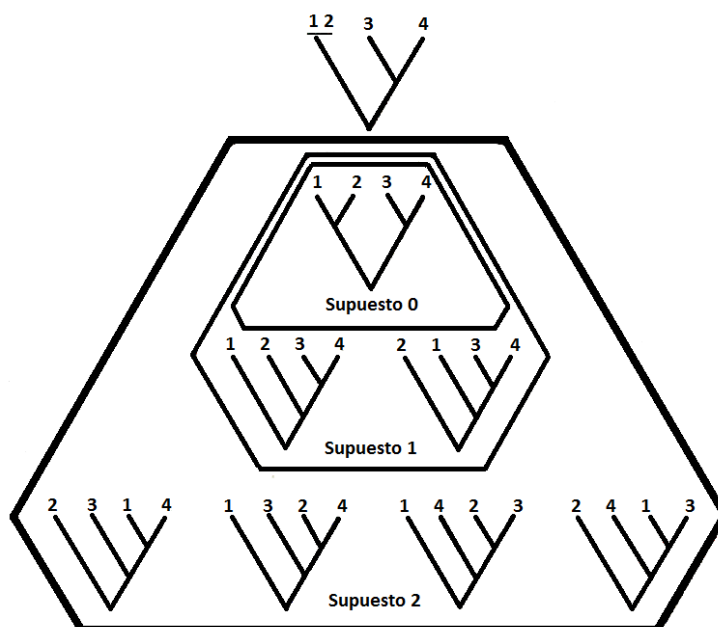


Figura 5. Suposiciones metodológicas en el análisis de componentes.

En general, el análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981; Nelson, 1984; Page, 1990) deriva conjuntos de cladogramas de áreas resueltas a partir de cladogramas taxonómicos de áreas bajo análisis, aplicando los supuestos 0, 1 Y 2, y después toma la intersección de estos conjuntos para obtener un cladograma general de áreas (Morrone y Carpenter, 1994). Su objetivo es determinar una clasificación de áreas aun cuando la información biogeográfica disponible incluya patrones conflictivos

y sin resolver (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Humphries et al., 1988).

Para ilustrar este método se muestra el ejemplo de la figura 6, donde se observa que, en la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes para los taxones analizados, se determina que el cladograma (A,(B,(C,(D,E)))) es el cladograma general de áreas, ya que es el único cladograma compartido en los 3 conjuntos. Si no es posible hallar este cladograma en común en todos los conjuntos, es posible encontrar uno compartido por al menos algunos de los mismos o construir un cladograma de consenso (Crisci et al. 1991; Morrone y Carpenter, 1994).

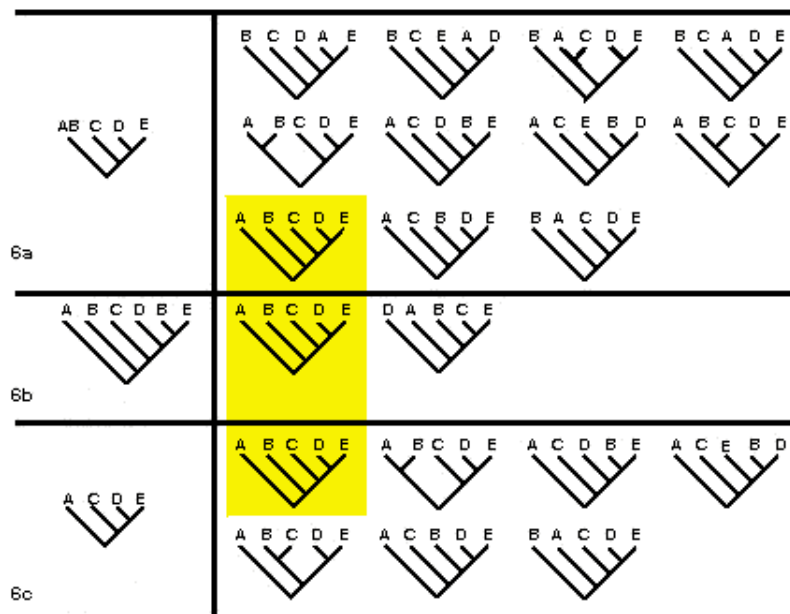


Figura 6. Método de análisis de componentes utilizando la Suposición 2.

Reconciliación de árboles

El concepto fue introducido por Goodman et al. (1979); Nelson y Platnick (1981) tuvieron ideas similares que se podrían aplicar a la biogeografía y fue Page quien formalizó el concepto en su trabajo de 1994.

La reconciliación de árboles se basa en cuatro tipos posibles de eventos: vicarianza (divergencia paralela entre las áreas y los organismos), duplicación (especiación independiente de la vicarianza de las áreas, por ejemplo en respuesta a

variaciones ecológicas locales), dispersión (ocupación de una área nueva atravesando una barrera ya existente) y extinción de los taxones (Page, 1994).

Permite construir cladogramas generales de área a partir de cladogramas de áreas de distintos taxones, maximizando los eventos de vicarianza (historia compartida entre los diferentes cladogramas de áreas); lo cual implica minimizar extinciones y /o duplicaciones (Morrone y Crisci, 1995). Para poder obtener un cladograma reconciliado, se necesita una correspondencia entre el cladograma de áreas y los taxones que las habitan (correspondencia entre las ramas terminales y los nodos internos de ambos cladogramas), en caso de que exista una incongruencia entre las topologías de los dos árboles que se desea reconciliar, se construye un cladograma que a través de duplicaciones de algunos nodos internos y pérdidas de ramas terminales, nos permiten reconciliar ambos cladogramas, asumiendo máxima codivergencia (Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2008).

COMPONENT 2.0

El programa COMPONENT es un software que permite comparar árboles (reconciliación de árboles), entre otras cosas. Mientras algunos sistemáticos se dan por bien servidos con una gran cantidad de programas muy sofisticados que sirven para la búsqueda de árboles óptimos y “mapear” caracteres en cladogramas (Farris, 1988; Felsenstein, 1989; Maddison y Maddison, 1992; Swofford, 1990), existen algunos programas diseñados para investigar y comparar árboles. COMPONENT 2.0 se diseñó para tratar esta necesidad proporcionando un rango de consenso de árboles, comparación y medidas al azar (Page 1993).

El programa COMPONENT 2.0 es una aplicación estándar de Microsoft® Windows™ (Figura 7), con varios menús, cajas de diálogo y contenido en línea para la ayuda. El programa tiene opciones de edición de texto, así se pueden crear archivos de entrada y corregir los errores interactivamente. Los árboles se

muestran gráficamente, y pueden ser podados, re-enraizados, editados, borrados y comparados (Page 1993).

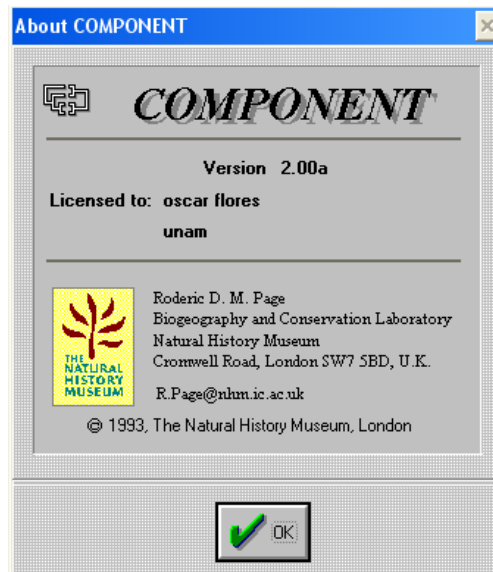


Figura 7. COMPONENT versión 2.0.

Los árboles pueden abrirse desde cualquier dispositivo de almacenamiento, en una variedad de formatos, o pueden generarse desde el programa (Figura 8). Se pueden extraer los árboles y almacenarlos o imprimirlos en una variedad de estilos.

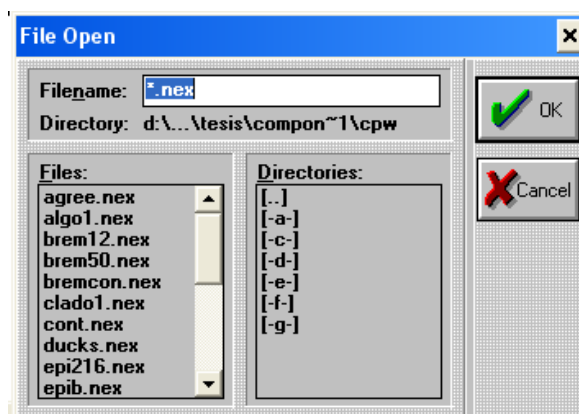


Figura 8. Ventana para seleccionar los archivos que se deseen abrir.

Los resultados de los análisis se pueden almacenar, imprimir o editar. Además COMPONENT 2.0 cuenta con WYSIWYG (What You See Is What You Get) en sus siglas en inglés o bien, en español, “lo que ves es lo que obtienes”, refiriéndose a las impresiones que se hagan de cualquier pantalla en la que se esté trabajando. También se puede copiar las imágenes de los árboles a otras aplicaciones de Windows (Page 1993).

OBJETIVOS

Encontrar el cladograma general de áreas que mejor se ajuste al modelo de separación de los continentes, con base en la distribución actual conocida de las diferentes familias de reptiles, a través del método de reconciliación de árboles mediante el programa COMPONENT 2.0.

- Comparar los cladogramas (geológicos) propuestos por Craw (1983) (Figura 12B), Hallam (1981) (Figura 13B) y Sanmartín y Ronquist (2004) (Figura 14B), con los cladogramas generales de área biológicos, y se discutirán y explicarán las diferencias y similitudes, proponiendo un cladograma óptimo para explicar la distribución temprana de los reptiles.
- Buscar la mejor explicación de los patrones observados haciendo un análisis de duplicaciones y pérdidas, utilizando COMPONENT 2.0
- Diferenciar los patrones de distribución basados en la dispersión, de los patrones basados en la vicarianza.

MATERIAL Y METODOS

Se realizó una búsqueda bibliográfica para encontrar las filogenias lo más resueltas posible de las familias de reptiles (cladogramas biológicos), para un mejor manejo del software COMPONENT 2.0. Los cladogramas taxonómicos utilizados son los siguientes:

1. Filogenia que muestra las relaciones existentes entre las familias de tortugas, basadas en caracteres morfológicos y moleculares [Shaffer et al., 1997, Gaffney y Meyland 1988. (En Pough et al, 2004)] (Figura 9).

2. Relaciones filogenéticas que existen entre las familias de serpientes. Está compuesta por diferentes fuentes (Cundall et al. (1993), Kluge (1991), Cadle (1988), Wallach y Günther (1998). Sinapormofias adicionales de Cundall e Irish (1989), Frazzetta (1999), Groombridge (1979a, b, c), Kochva (1978), McDowell (1987), Mosauer (1935), Rieppel (1979, 1988), Savitzky (1981), Undergood y Kochva (1993)). En Pough et al. (2004) (Figura 10).

3. Relaciones filogenéticas que existen entre las familias de cocodrilos basada en caracteres moleculares y morfológicos (Poe 1996. Sinapomorfias de Poe (1996), Norrel (1989), y Clark (1994) En Pough et al., 2004) (Figura 11).

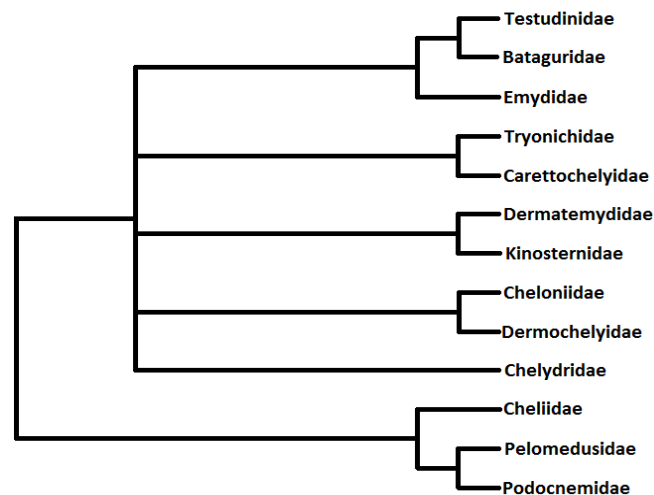


Figura 9. Relaciones filogenéticas entre las familias de tortugas, basadas en caracteres morfológicos y moleculares (Pough, 2004).

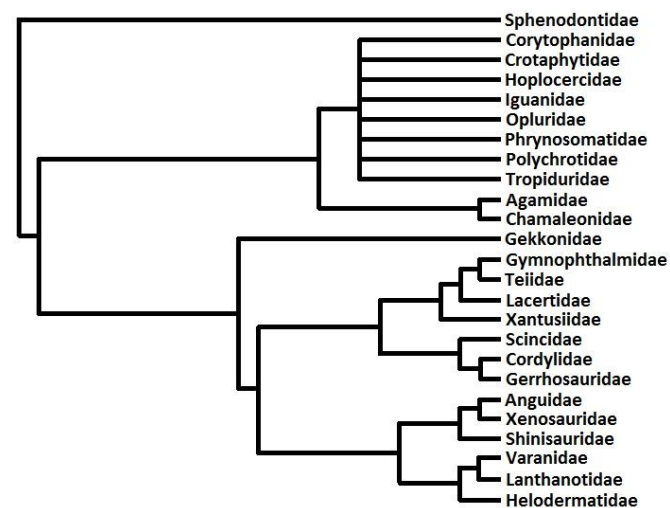


Fig 10. Relaciones filogenéticas entre las familias de lepidosaurios (Modificado de Pough et. al., 2004).

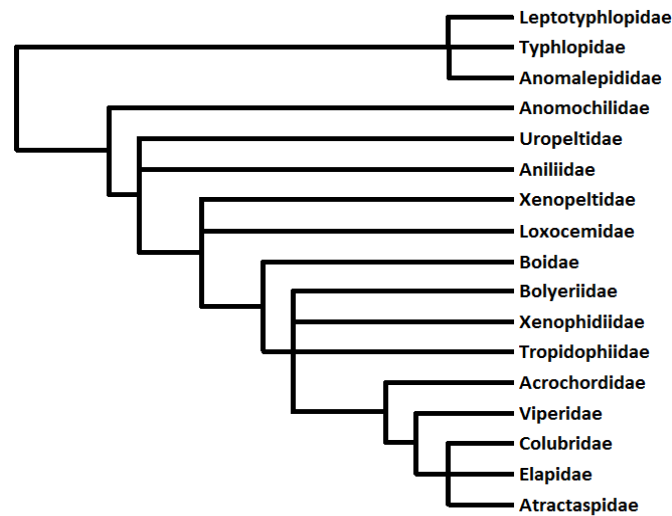


Figura 11. Relaciones filogenéticas entre las familias de serpientes (Pough et. al., 200

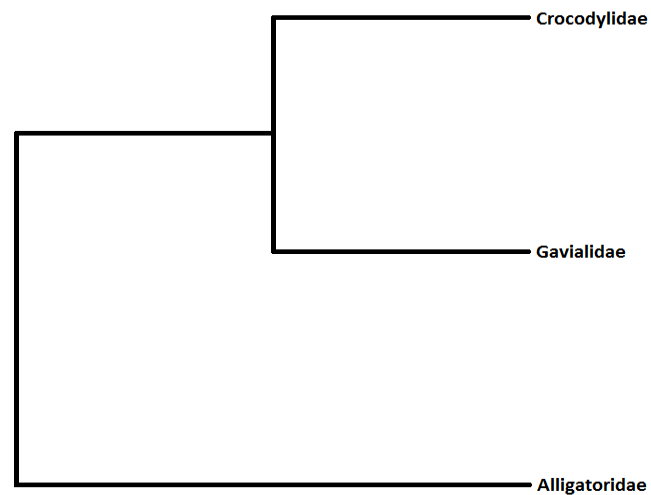


Figura 12. Relaciones filogenéticas entre las familias de cocodrilos basada en caracteres moleculares y morfológicos. (Pough et. al.,2004)

Elección y modificación de los cladogramas geológicos

Se realizó una búsqueda bibliográfica, para encontrar los cladogramas geológicos que muestren un resumen de los cambios tectónicos y movimientos continentales que han ocurrido en nuestro planeta, los cuales se modificaron de acuerdo con las restricciones de este estudio y las distribuciones de los taxones, por lo que a los cladogramas se les quitaron algunas masas continentales (Groenlandia, Antártida), se dividieron otras como Laurasia, tomando en cuenta los demás cladogramas y se agregó a Madagascar y Nueva Zelanda debido a sus endemismos (Pough et. al. 2004). Estas modificaciones

se mostrarán en la elección de las áreas de distribución. El cladograma geológico utilizado en este trabajo es el siguiente:

1. Cladograma propuesto por Craw (1983), mostrando su opinión acerca del rompimiento de Pangea (Figura 13).

- 1.1. Cladograma propuesto por Craw (1983), modificado para este estudio (Figura 13B).

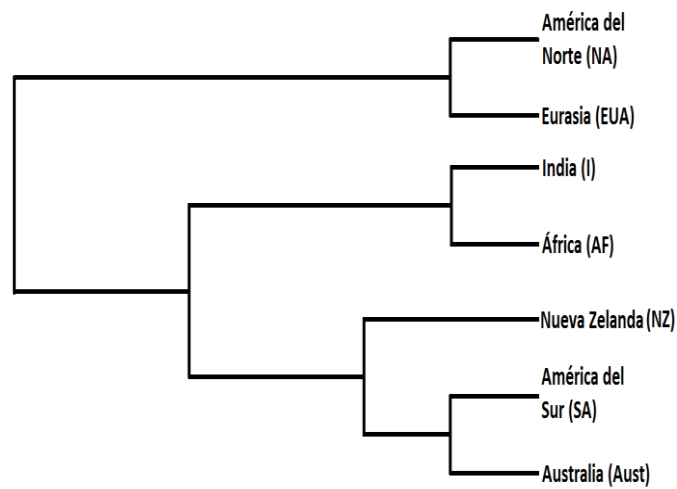


Figura 13. Cladograma original propuesto por Craw (1983).

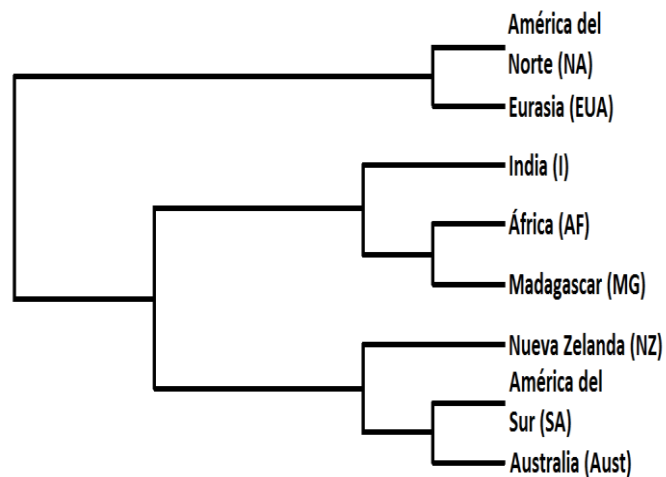


Figura 13B. Cladograma modificado de Craw (1983), agregando a Madagascar (MG).

Elección de las áreas de distribución o áreas de endemismo

Las áreas de distribución empleadas, y que fueron capturadas en el archivo Nexus para este trabajo, son las distribuciones por continente de cada familia de reptiles. Se seleccionaron 8 masas continentales:

1. NA (América del Norte), está integrada por los elementos continentales e insulares que en la actualidad conforman desde Canadá, hasta la frontera de Panamá con Colombia.
2. SA (América del Sur), integrada por los elementos continentales e insulares que actualmente conforman América del Sur, desde la frontera de Panamá con Colombia, hasta el extremo sur de Argentina.
3. EUA (Eurasia), está conformada por los elementos continentales e insulares que actualmente incluyen los continentes de Asia y Europa, desde la península ibérica hasta el extremo este de Rusia, China y Corea (incluyendo la región Malaya, Filipinas y Japón), con excepción de la región Índica.
4. AF (África), integrada por los elementos continentales e insulares que en la actualidad conforman África, desde la frontera egipcia con Israel, hasta el extremo sur del continente, con excepción de Madagascar y las islas Seychelles.
5. MG (Madagascar), integrada por la isla de Madagascar y las islas Seychelles.
6. I (India), integrada por los elementos continentales e insulares que en la actualidad conforman a la India.
7. Aust (Australia), integrada por los elementos insulares que en la actualidad conforman Australia, incluyendo las pequeñas islas adyacentes a la gran isla australiana, así como la región insular de Papua Nueva Guinea-Indonesia, excluyendo las islas de Nueva Zelanda.
8. NZ (Nueva Zelanda).

Las masas continentales mencionadas anteriormente están, basadas en la propuesta de Bossuyt et al. (2006), donde se establece que África, Madagascar, India (incluyendo Sri Lanka), Australia-Nueva Guinea, Eurasia, América del Norte y América del Sur son áreas que corresponden a masas terrestres históricamente consistentes.

Por otro lado, el área de Nueva Zelanda fue separada de Australia-Nueva Guinea, debido a la diferencia biótica presente entre estas dos regiones identificada por Craw (1988.).

Una vez elegidos los cladogramas biológicos a utilizar y las áreas de distribución de cada familia, se realizaron los análisis de componentes y reconciliación de árboles. Para esto, se capturaron los 4 cladogramas taxonómicos de las familias con sus respectivas áreas de distribución, y los cladogramas geológicos en el programa COMPONENT 2.0.

El formato que se debe seguir es el siguiente:

```
#nexus ----- Comando de inicio.

begin taxa;
  dimensions ntax=8; -----Número de áreas
  taxlabels
    NA EUA I AF MG NZ Aust SA; ----- Áreas
endblock;
begin distribution;
  title = 'Chelonia';
  ntax=12; ----- Número de taxones
  range
    testudinidae : NA SA AF EUA I,
    bataguridae : NA SA AF EUA I,
    pelomedusidae : AF MG,
    podocnemidae : SA MG
    ;
    tree tortugas=((pelomedusidae,cheliidae),
    (chelydridae,((cheloniidae,dermochelyidae),
    (((tryonichidae,carettochelyidae),
    (dermatemydidae,kinosternidae)),
    (emydidae,(bataguridae,testudinidae))))));
endblock; ----- Comando de término
```

} ----- Taxones y distribuciones

} ----- Árbol (filogenia)

El ejemplo anterior, con base en la filogenia de las tortugas, se repitió para las filogenias restantes (serpientes, lagartijas y cocodrilos). Una vez que se capturan las

cuatro filogenias en el programa, se guardaron con el formato correspondiente (*.NEX), para poder ejecutar el archivo y poder ver y utilizar las filogenias dibujadas, ya que de lo contrario, no se podrán correr los siguientes análisis.

SUPUESTOS BIOGEOGRAFICOS

Supuesto biogeográfico 0

En el menú del programa se encuentra una pestaña que dice “*TREES*”, la cual al ser seleccionada despliega una serie de opciones, de las cuales se tiene que elegir la que diga “*MAP TREES*” (Figura 14), aquí aparecen un submenú con diferentes opciones, de las cuales se seleccionó “*HEURISTIC SEARCH*”, y aparece otra ventana, en esta se encuentran 8 opciones de las cuales tienen que estar seleccionadas 3 (Figura 15), “*Nearest-neighbor interchange*”, “*Leaves added*” y “*All blocks*” para poder ejecutar y obtener el supuesto 0.

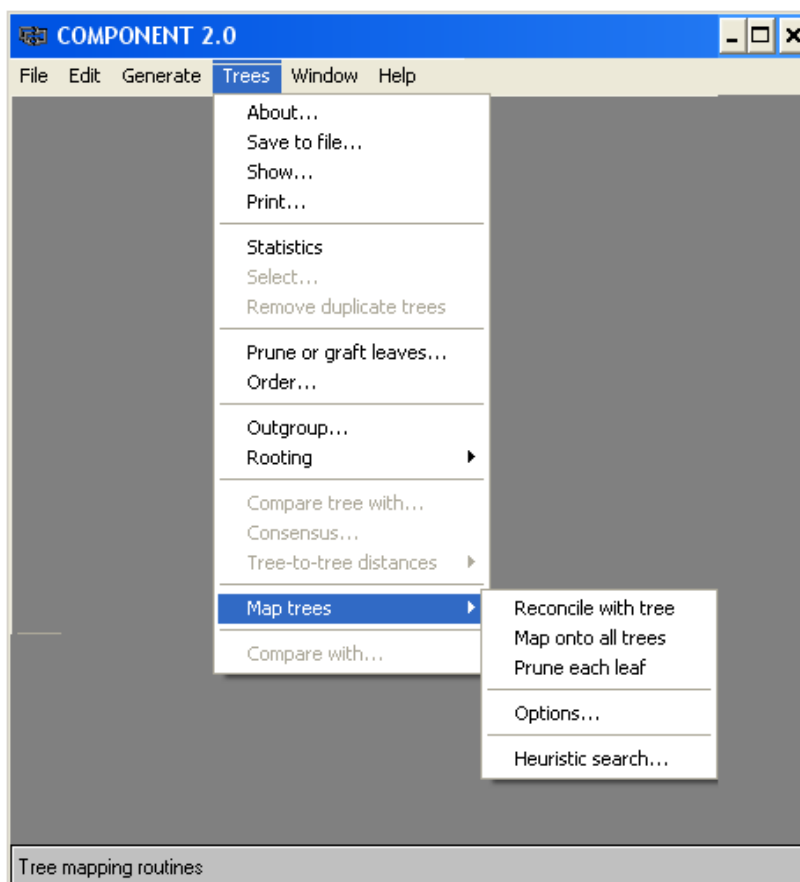


Figura 14. Ventana que muestra las pestañas para ejecutar las opciones de los supuestos 0 Y 1, del programa COMPONENT 2.0.

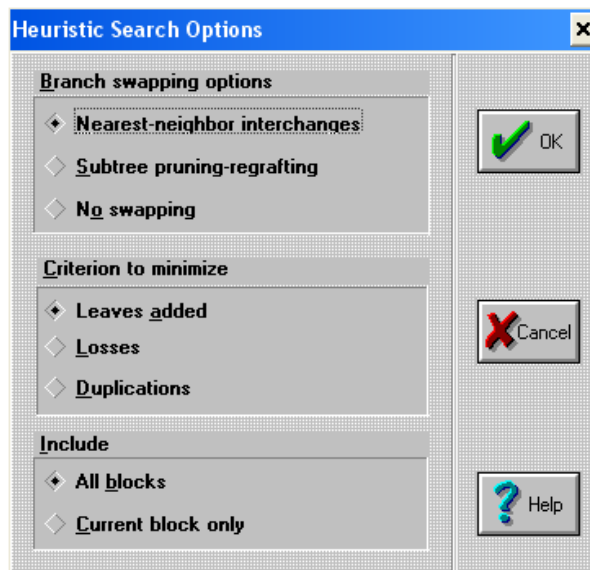


Figura 15. Ventana que muestra las opciones a seleccionar para ejecutar el supuesto 0", del programa COMPONENT 2.0.

Supuesto biogeográfico 1

Para implementar este supuesto, se deben repetir algunos pasos del supuesto 0. Se hace clic en "TREE", después en "MAP TREES", aquí es donde aparecen varias opciones, pero ahora se selecciona "OPTIONS", y aparece otra ventana con 3 opciones de las cuales tienen que estar seleccionadas 2 (Figura 16), "Missing information" y "Map widespread Associates", al ejecutar estos pasos, se obtiene el supuesto biogeográfico 1.

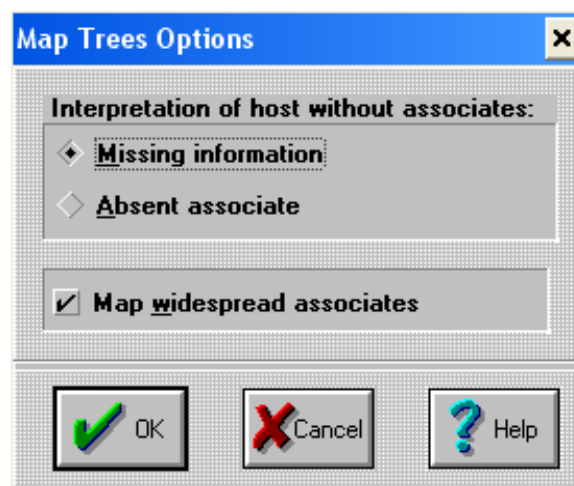


Figura 16. Ventana que muestra las opciones a seleccionar para ejecutar el supuesto 1, del programa COMPONENT 2.0.

Supuesto biogeográfico 2

Este supuesto no fue utilizado en este trabajo debido a que no puede implementarse directamente en el programa Component 2.0 (Page, 1993; Flores y Goyenechea, 2001.), por lo que Flores-Villela y Goyenechea (2001) no recomiendan la utilización de éste.

Consensos

Una vez obtenidos los supuestos biogeográficos 0 Y 1, si se decide realizar este consenso, se pueden tomar en cuenta los siguientes consensos: estricto, semiestricto y de Nelson para obtener un cladograma general de área para cada uno de ellos. Estos consensos se realizan para cada uno de los supuestos en el caso de que se obtenga más de un cladograma (Flores-Villela y Goyenechea, 2001).

Para poder obtener dichos consensos, se seleccionó la opción “consensus...” de la pestaña “trees”, y aparece una ventana en la cual se tienen que seleccionar los tipos de consensos a utilizar, en la misma ventana está la opción de guardar los árboles resultantes (Figura 17), los cuales se guardaron en un archivo de imagen para poder ser utilizados después.

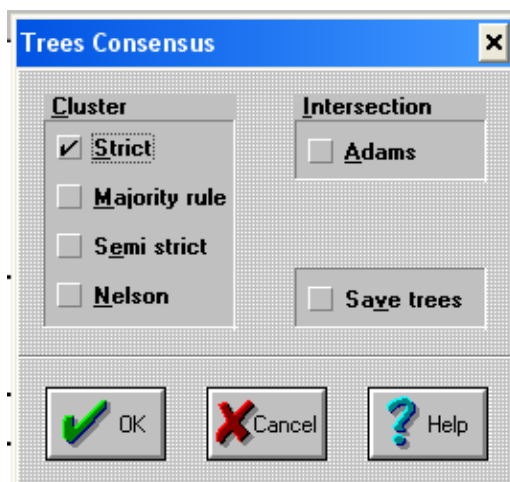


Figura 17. Ventana que muestra los tipos de consensos, del programa COMPONENT 2.0.

Después de obtener los consensos, se realizaron modificaciones a estos, cuando presentaron alguna politomía Posteriormente se seleccionó el más

parsimonioso, para poder acoplarlo con las teorías geológicas, y poder realizar una comparación menos subjetiva de los cladogramas (Biológico vs Geológico).

Al tener los cladogramas resultantes de los 3 consensos, se haría una comparación entre ellos para ver si existían diferencias; cuando no se encontraron diferencias, el cladograma resultante del consenso de Nelson se seleccionó como el mejor cladograma biológico (Nelson, 1979; Flores Villela y Goyenechea, 2001; Flores Villela y Martínez Salazar, 2009) y este se comparó con los cladogramas geológicos antes mencionados.

Cuando no fue posible realizar este análisis, los árboles resultantes de los supuestos biogeográficos, fueron analizados directamente con un análisis de reconciliación de árboles.

Reconciliación de árboles

Para poder correr este análisis, es necesario que los cladogramas estén completamente resueltos, porque el programa COMPONENT 2.0 no puede reconciliar cladogramas que no estén resueltos; por lo que se decidió no tomar en cuenta los consensos ya que presentaban una politomia muy grande, debido a esto los CGA resultantes de los supuestos biogeográficos fueron tomados como los CGA biológicos, tomando en cuenta esto, se realizó una reconciliación de árboles con todos los CGA resultantes de los supuestos biogeográficos contra los CGA geológicos. Para poder realizar esta reconciliación en el programa antes mencionado, se realizaron los siguientes pasos: seleccionar la opción "reconcile with tree" del submenú "map trees" del menú "trees" del programa COMPONENT 2.0, como se muestra en la figura 18, para todos los cladogramas geológicos contra los cladogramas biológicos. Con este análisis se logró obtener la cantidad de hojas duplicadas, adicionadas y pérdidas de todos los CGA biológicos vs geológicos, el cladograma que presentó una mayor parsimonia fue elegido como posible mejor hipótesis biogeográfica.

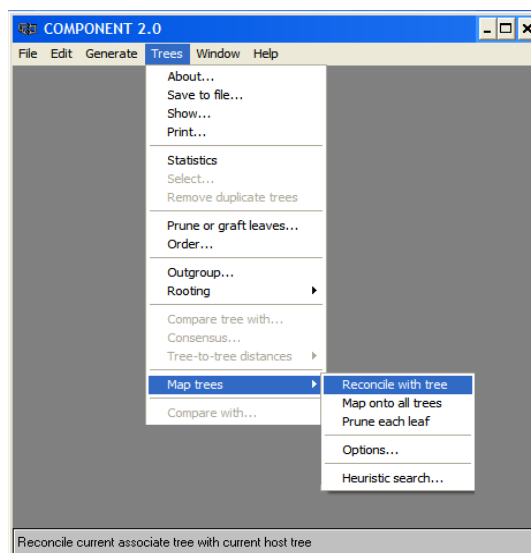


Figura 18. Se muestra la opción "Reconcile whith tree" del submenu "Map trees", del programa COMPONENT 2.0

Análisis de dispersión

Para poder comprobar si la distribución de algunos de los taxones se debe a eventos de dispersión, fue necesario hacer un análisis más. Dicho analisis consistió en un podado de hojas, el cual, se realizó sobre el archivo que se obtuvo de la reconciliación entre los cladogramas biológicos y el geológico (Craw, 1983); para poder realizar este análisis se selecciona la opción "*Prune each leaf*" del submenú "*Map trees*" del menú "*Trees*" del programa Component 2.0.

Una vez que se efectuó el análisis mencionado, se creó un archivo en donde se muestran las hojas duplicadas, adicionadas y pérdidas para los CGA, que deben presentar reducciones en comparación al archivo donde se muestran las mismas (duplicaciones, adiciones y pérdidas) en la reconciliación entre los cladogramas biológicos y geológicos (Hallam 1981). Estas al ser compradas, si se encuentran reducciones considerables, se toma como si fuera evento de dispersión, Page (1993), aclara que si la poda de un taxón en el análisis de reconciliación resulta en una reducción considerable en el número de duplicaciones, adiciones y pérdidas, significa que el taxón tiene la posibilidad de haber estado implicado en un evento de dispersión en algún momento de su historia evolutiva (Page, 1993; Flores y Goyenechea, 2001.).

RESULTADOS

Una vez realizados los supuesto biogeográficos 0 y 1, se obtuvieron 18 CGA (Figura 19) para el supuesto 0 y solo un CGA para el supuesto 1 (Figura 21); para el supuesto 0 se realizaron los consensos de Nelson, Estricto y Semiestricto, todos los consensos resultaron ser iguales. El cladograma resultante de los consensos arrojó una politomía en sus ramas centrales (Figura 20), debido a esto se decidió reconciliar uno a uno, los cladogramas biológicos del supuesto 0 (Figura 19) contra el CGA geológico propuesto por Craw (1983) (Figura 13B), con el objetivo de ver cual de los 18 CGA presentaba una mayor parsimonia, la cual se presentó en el CGA biológico #2 (Tabla 1).

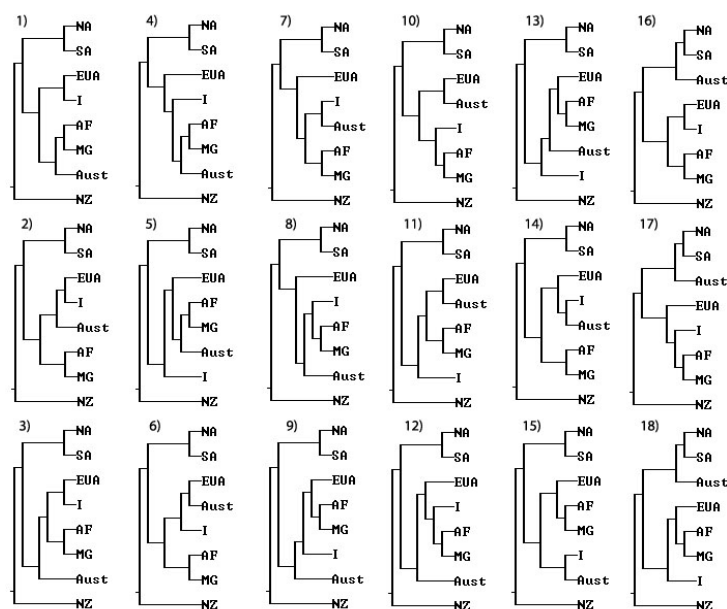


Figura 19. Árboles resultantes del supuesto 0

EL cladograma resultante del supuesto 1 al igual que los CGA biológicos del supuesto 0 fueron reconciliados con el CGA geológico propuesto por Craw (1983) (Figura 13B), del cual se muestran sus atributos en la tabla 2.

Cabe aclarar que se realizaron reconciliaciones con diferentes propuestas geológicas como por ejemplo la de Hallam (1981), y la de Sanmartín y Ronquist (2004), pero se eligió hacer las reconciliaciones con el cladograma geológico de Craw (1983) (Figura 13b) ya que es el que propone una secuencia de hechos de separación

de las placas tectónicas más cercana a lo que se registra en la paleogeografía más aceptada (Scotese, 2002).

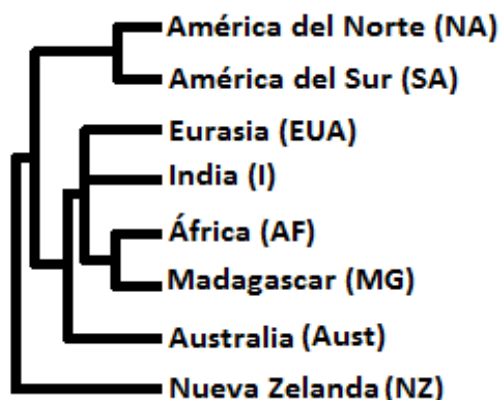


Figura 20. Consensos Estricto, Semiestricto y de Nelson

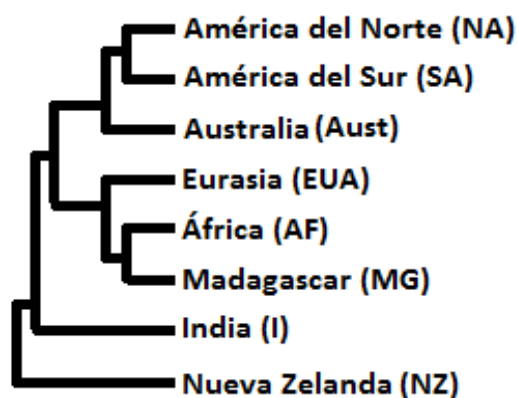


Figura 21. CGA resultante del supuesto 1

Reconciliación de árboles

Los CGA resultantes de los supuestos biogeográficos 0 y 1 al ser reconciliados con el CGA geológico propuestos por Craw (1983) (Figura 13b), arrojaron los siguientes resultados:

Tabla 1. Datos de la reconciliación con el cladograma geológico de Craw (1983), para el Supuesto 0, donde se observa que el CGA biológico #2 presenta los valores más bajos de reconciliación.

Craw (Sup 0)	Duplicaciones	Adiciones	Pérdidas	Total
Biológico 1	3	20	12	28
Biológico 2	2	14	10	22
Biológico 3	3	20	12	28
Biológico 4	4	26	15	34
Biológico 5	4	26	15	34
Biológico 6	3	20	13	28
Biológico 7	3	20	13	28
Biológico 8	4	26	15	34
Biológico 9	4	26	15	34
Biológico 10	3	20	13	28
Biológico 11	3	20	13	28
Biológico 12	4	26	15	34
Biológico 13	4	26	15	34
Biológico 14	3	20	13	28
Biológico 15	3	20	13	28
Biológico 16	3	22	13	30
Biológico 17	4	28	16	36
Biológico 18	4	28	16	36

Tabla 2. Datos de la reconciliación con el cladograma geológico de Crow (1983), para el Supuesto 1, donde se observan los valores resultantes del consenso.

Crow (Sup 1)	Duplicaciones	Adiciones	Pérdidas	Total
Biológico 1	4	30	17	38

Como se muestra en la tabla número 1, el número de hojas totales, hojas duplicadas, hojas adicionadas y hojas pérdidas, es menor para el CGA Biológico #2. Esto significa que este CGA es el que presenta mayor parsimonia, y por lo tanto es la mejor hipótesis biogeográfica resultante del supuesto 0

El consenso de los 18 CGA's biológicos resultantes del supuesto 0 arroja una politomía, la cual se resuelve arbitrariamente en este programa al ser reconciliada con el CGA geológico (Figura 13B), y arroja los mismos valores que el CGA biológico #2, por lo que se decidió utilizar este como el cladograma resuelto de los consensos.

DISCUSIÓN

El presente trabajo solo es una aproximación de los posibles eventos por los que pasaron los reptiles desde el rompimiento de Pangea; se encontraron 2 posibles hipótesis biogeográficas (Figura 21 y 22) para los 8 continentes y subcontinentes utilizados en este estudio, la primera con el supuesto 0 (Figura 21) y la segunda con el supuesto 1" (Figura 22). Para ambas suposiciones se encontraron varias incongruencias que se muestran en las figuras 20 y 21, cada una de estas hipótesis pueden explicar una parte del por qué la distribución actual de las familias existentes de reptiles.

Primera hipótesis (Supuesto 0)

Para el supuesto 0 las incongruencias encontradas muestran una hipótesis biogeográfica de las familias actuales de reptiles totalmente diferente a como se esperaría, ya que el rompimiento de Pangea y los movimientos continentales deberían llevar la pauta para el desplazamiento de la fauna que en ellas se encuentra, por lo

que se esperaría una mayor congruencia con respecto a la propuesta realizada por Craw (1983). Estas incongruencias se muestran en la figura 20, donde el cladograma A corresponde al CGA resultante del supuesto 0 y el cladograma B es la propuesta de Craw (1983):

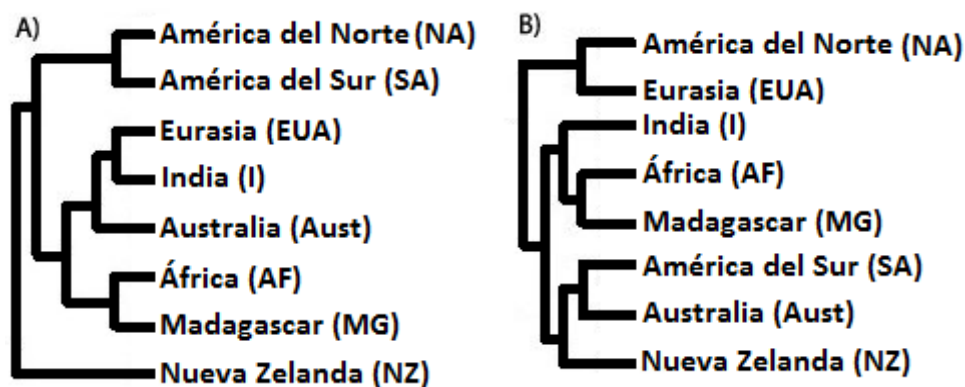


Figura 20. A) CGA #2 del supuesto 0 y B) Propuesta geológica de Craw (1983)

En la figura 20 se puede apreciar que hay tres incongruencias muy claras, América del Sur (SA) queda como grupo hermano de América del Norte (NA) y no de Australia (Aust); Eurasia (EUA) queda como grupo hermano de la India (I) y no de América del Norte (NA) y estas a su vez se relacionan con Australia (Aust); y por último Nueva Zelanda queda como el grupo más externo.

La primera incongruencia puede deberse a un evento de extinciones, en el cual la posición de Nueva Zelanda en el CGA (Fig. 20), posiblemente esté determinada por la distribución de las familias que ahí se encuentran, ya que sus distribuciones son cosmopolitas o endémicas como la familia Sphenodontidae (Briggs, 1987; Pough, et al. 2004; Goldberg et al. 2008; Vitt y Caldwell, 2014) que su distribución fue muy amplia pero se extinguió de las demás masas continentales (Hitchmough et. al. 2009; Jones et. al., 2009; Tennyson, 2010; Martinez et. al. 2013; Behrensmeyer y Turner, 2013), por lo que la distribución actual de esta familia y su posición en la base de los Lepidosauria, puede estar determinando la posición de esta rama (NZ), como la rama más basal.

La segunda incongruencia puede deberse a un evento de dispersión, donde posiblemente las distribuciones actuales de las familias de reptiles están determinando la relación entre América del Norte (NA) y América del Sur (SA), esta relación puede ser explicada por la cantidad de familias que comparten entre ellas (Pough, et al., 2004; Vitt y Caldwell, 2014) y el “Gran Intercambio Biótico Americano” que se presentó a través de puentes intercontinentales formados entre estas dos masas continentales (Savage, 1982; Estes y Baez, 1985; Vanzolini y Heyer, 1985; Cody, et al., 2010; Head et al., 2012).

La tercera incongruencia es la más compleja de las tres, ya que incluye tres masas continentales en una parte del cladograma que es totalmente diferente a la propuesta hecha por Crow (1983), la cual presenta una relación directa entre Eurasia (EUA) e India (I), y estas dos a su vez se relacionan con Australia (Aust). Esta incongruencia al igual que la mencionada anteriormente, puede estar relacionada con las distribuciones actuales (Pough, et al. 2004; Vitt y Caldwell, 2014) y el intercambio que puede presentarse entre estas dos masas continentales. Se han realizado estudios donde se establecen intercambio bióticos entre Eurasia (EUA) e India (I) (Karanth, 2006; Rust et. al., 2010; Schneider y Mastrandreas, 2011), además de una dispersión con origen en india (I) (Krauss y Mass, 1990; Boyer et al., 2010; Rana et al., 2013). Con respecto a Australia (Aust), también puede presentar una dispersión o un intercambio biótico entre esta masa continental y Eurasia (EUA) ya que no se aisló completamente de las Indias (Briggs, 1987) lo cual pudo permitir un intercambio biótico entre estas masas continentales a través de Islas o archipiélagos.

Segunda hipótesis (Supuesto 1)

Para el supuesto 1 las incongruencias resultantes muestran una hipótesis que tampoco concuerda completamente con la propuesta realizada por Crow (1983). Estas incongruencias se muestran en la figura 21, donde el cladograma A corresponde al CGA resultante del supuesto 1 y el cladograma B es la propuesta de Crow (1983):

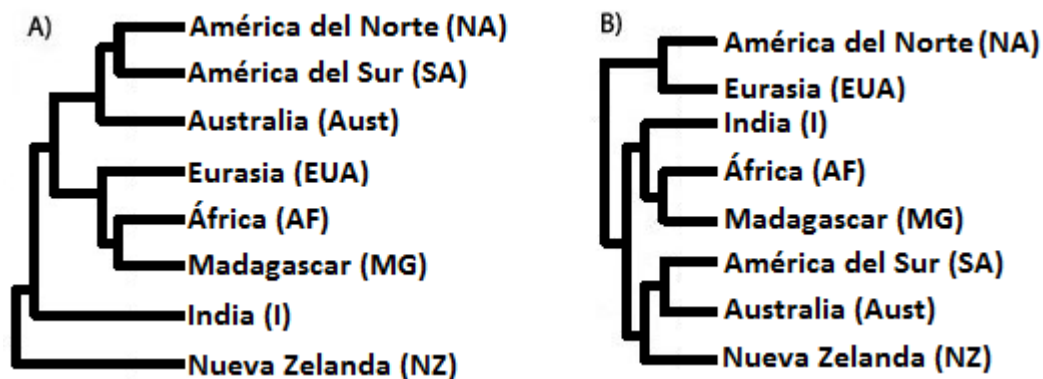


Figura 21. A) CGA #2 del supuesto 1 y B) Propuesta geológica de Craw (1983)

En la figura 21 A. Se puede apreciar que hay cuatro incongruencias muy claras, América del Sur (SA) queda como grupo hermano de América del Norte (NA) y no de Australia (Aust); Eurasia (EUA) queda como grupo hermano de África (AF) y Madagascar (MG); la India (I) queda como la segunda rama más externa después de Nueva Zelanda (NZ) la cual es la última incongruencia en esta hipótesis biogeográfica. B) Cladograma geológico propuesto por Craw en 1983.

La primera incongruencia al igual que en la primera hipótesis, muestra a Nueva Zelanda (NZ) como la rama más basal del cladograma, lo cual se puede explicar de la misma manera que en la primera hipótesis, donde las distribuciones de las familias presentes en esta masa continental determinan la posición de ésta en el cladograma de la figura 21, ya que presentan una distribución cosmopolita o son endémicas a esta masa continental (Briggs, 1987; Pough, et al., 2004; Trewick, 2008; Hitchmough et. al., 2009; Jones et. al., 2009; Tennyson, 2010; Martinez et. al., 2013; Goldberg et al., 2008 y Vitt y Caldwell, 2014).

En la segunda incongruencia India (I) queda como la segunda rama más basal, esto puede deberse a las distribuciones actuales de algunas familias que ahí se encuentran, ya que a pesar de que no estén tan ampliamente distribuidas como lo demostraría el CGA (Fig. 21 cladograma A), tiene relaciones directas con algunas masas continentales como por ejemplo, las familias Agamidae, Lacertidae, Varanidae, Uropeltidae y Achrocordidae, que se distribuyen en India, Eurasia y África (Pough, et

al. 2004; Vitt y Caldwell, 2014), lo cual puede ser la razón por lo que India (I) quede en la posición mostrada en la imagen 21.

La tercera incongruencia se observa en la relación que presenta Eurasia (EUA), donde se relaciona con África (AF) y Madagascar (MG) pero no con América del Norte (NA) como en el cladograma geológico (Craw, 1983). Esto puede deberse a la misma razón que se ha estado mencionando durante este trabajo, la cual es que las distribuciones actuales estén influyendo en los resultados de las reconciliaciones, ya que las familias Pelomedusidae, Agamidae, Chamaleonidae, Lacertidae, Gerrhosauridae, Anguidae, Varanidae, además de distribuirse en Eurasia, también se encuentran en África y/o Madagascar (Pough, et al., 2004; Vitt y Caldwell, 2014).

La última incongruencia al igual que en la primera hipótesis se presenta en la relación que presentan América del Norte (NA) y América del Sur (SA), la cual, al igual que la mayoría de las incongruencias que se presentaron, puede estar determinada por la distribución actual de las familias de reptiles (Pough, et al., 2004; Vitt y Caldwell, 2014), las cuales, como se mencionó en la primera hipótesis puede ser explicada por un "gran intercambio biótico americano" que se presentó a través de puentes intercontinentales formados entre estas dos masas continentales (Savage, 1982; Estes y Baez, 1985; Vanzolini y Heyer, 1985; Cody et. al., 2010; Head et. al., 2012).

Como se mostró anteriormente las distribuciones actuales de las familias de reptiles son las que están determinando los resultados de este trabajo, por lo que es difícil decidir cual de estas dos hipótesis biogeográficas es la que podría explicar mejor los patrones de distribución histórica de las familias de reptiles. Varios autores han tenido este mismo problema (Cracraft, 1988; Morrone y Carpenter, 1994; Flores-Villela y Goyenechea, 2001).

Morrone y Carpenter en su trabajo de 1994 compararon todas las implementaciones de análisis de componentes de las dos versiones de COMPONENT (1.5 Y 2.0) y se dieron cuenta de que ningún método era más eficiente que los demás,

por lo que en este caso no se puede afirmar si este método con este programa es el mejor.

Para poder obtener mejores resultados e hipótesis con mayor soporte, se deberían realizar estos análisis a una escala más fina, por ejemplo a nivel de género, ya que las distribuciones presentarían una mejor resolución y una mayor delimitación de áreas, que ayudarían a este tipo de estudio (Goyenechea et al. 2001).

Para poder apoyar las hipótesis realizadas es necesario agregar datos del registro fósil, ya que este podría ayudar a comprender mejor y a corroborar las hipótesis realizadas; también se deberían tomar en cuenta otras variables, como paleoclimas, registros botánicos o paleobotánicos para todas las regiones, por mencionar algunas, para aportar un mayor sustento.

Uno de los mayores problemas que se presentó durante la realización de este trabajo, fue la falta de información filogenética, ya que varias familias no tienen una filogenia resuelta y presentan varias politomías (Pough, et al. 2004; Vitt y Caldwell, 2014). Pero con ayuda de nuevas técnicas moleculares (Vidal y Hedges, 2005; Guillon et. al. 2012; Hedges, 2012; Wiens et al. 2012; Pyron et. al. 2013) y con mejores programas computacionales (Doyan et. al. 2011) estos problemas se están resolviendo.

Estas hipótesis resultaron de la reconciliación con la propuesta geológica realizada por Craw (1983) (Figura 13b); a pesar de que los trabajos de Hallam (1981) y Sanmartín y Ronquist (2004), también proponen secuencias similares, los resultados difirieron en la cantidad de hojas totales, adicionadas, duplicadas y perdidas, por lo que se optó trabajar con los resultados mas parsimoniosos, además de que la propuesta de Craw (1983) se asimila más a la paleografía mejor aceptada (Scotes, 2002) si se contara con una propuesta geológica mas detallada, posiblemente se podrían obtener mejores resultados a los obtenidos en este trabajo.

CONCLUSIONES

A pesar de que existan varias propuestas geológicas (Hallam, 1981; Craw, 1983; Sanmartín y Ronquist, 2004), en este trabajo se utilizó la de Craw (1983), ya que se acerca más a la geología conocida del movimiento de las placas tectónicas.

Con los datos obtenidos en este trabajo se encontraron 2 hipótesis de la relación de áreas, ambas difieren en la relación que se encuentran entre alguna de sus ramas, ya que en la primera hipótesis se forma un clado con Eurasia, India y Australia, mientras que en la segunda hipótesis estas masas continentales se anidan en diferentes partes del CGA.

Con estos resultados es difícil decidir que hipótesis es la que más se asemeja a algún esquema geológico reconocido, porque cada hipótesis presenta una parte que concuerda y otra parte que no concuerda con ellos.

Es necesario estudios más a fondo y con mayor detalle como se menciona en la discusión, y con la implementación de programas nuevos y filogenias más actualizadas.

Literatura Citada

- Behrensmeyer, A. K., and A. Turner. 2013. Taxonomic occurrences of Sphenodontidae recorded in the Paleobiology Database. Fossilworks. <http://fossilworks.org>.
- Bossuyt, F., R. M. Brown, D. M. Hillis, D. C. Cannantella, y M. C. Milinkovitch. 2006. Phylogeny and Biogeography of a Cosmopolitan Frog Radiation: Late Cretaceous Diversification Resulted in Continent-Scale Endemism in the Family Ranidae. *Systematic Biology* 55 (4): 579-594.
- Boyer, D. M., V. R. Prasad, D. W. Krause, M. Godinot, A. Goswami, O. Verma y J. J. Flynn. 2010. New postcrania of Deccanolestes from the Late Cretaceous of India and their bearing on the evolutionary and biogeographic history of euarchontan mammals. *Naturwissenschaften* 97 (4): 365–77.
- Briggs, J. C. 1987. Biogeography and plate tectonics. Elsevier, Amsterdam.
- Cody, S., J. E. Richardson, V. Rull, C. Ellis, y R. T. Pennington. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* 33: 326–332.
- Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega y J. J. Morrone. 2001. Conceptos biogeográficos. *Elementos* 41:33-37.
- Cracraft, J. 1974. Continental drift and vertebrate distribution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 215-260.
- Cracraft, J. 1988. Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology* 37:221-236.
- Craw, R. C. 1983. Panbiogeographic and vicariance cladistic: are they truly different? *Systematic Zoology* 32, 431-8.
- Craw, R. C. 1984. Biogeography and biogeographical principles. *New Zealand Entomologist* 8:49-52.
- Craw, R. C. 1988. Panbiogeography : method and synthesis in biogeography. 405-435. In: Myers, A. A. y Giller, P. S. (Eds). 1988. *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall. London. 405-435.
- Craw, R.C., J. R. Grehan, y M. J. Heads. 1999. *Panbioogeography: Tracking the history of life*. Oxford biogeography series 11, Oxford University Press, New York.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone, y S. Roig-Juñent. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40: 152-171.
- Crisci, J.V. y J. J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias (México) No. Especial, Ciencias* 6:87-97.

- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Vols 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1982. Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: a clarification. *Systematic Zoology* 31: 291-304.
- Darlington, P. J., Jr. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. John Wiley and Sons, New York.
- Doyan, J.-P., V. Ranwez, V. Daubin y V. Berry. 2011. Models, algorithms and programs for phylogeny reconciliation. *Brief Bioinform* 12(5):392-400.
- Estes, R. 1983. The fossil record and early distribution of lizards. In Rhodin, A. (ed). *Advances in herpetology and evolutionary biology*. Museum of Comparative Zoology. USA. 725 pp.
- Estes, R., y A. M. Baez. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange?; pp. 139–197 in F. G. Stheli and S. D. Webb (eds.), *The Great American Interchange*. Plenum Press. New York.
- Espinosa, D., J. J. Morrone, J. Llorente, y O. Flores-Villela. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Las prensas de ciencias, México.
- Farris, J. S. 1988. Hennig86. Computer program and documentation. Port Jefferson Station, New York.
- Felsenstein, J. 1989. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166.
- Flores-Villela, O. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. pp. 171-181. In. Johnson, J. D. Webb, R. G. y Flores-Villela, O. A. (eds.). *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. Centennial Museum. Special Publication. University of Texas, El Paso. U.S.A. (1):1-200.
- Flores-Villela, O. y E. A. Martínez Salazar. 2008. Práctica 72: Biogeografía Cladística XI: Árboles Reconciliados. Pp: 220-227. En A. Luis Martínez, A. N. Castañeda Sortibam, J. J. Morrone y J. Llorente Bousquets (Eds.). *Manual de prácticas de Biogeografía*, Facultad de Ciencias, UNAM, México: 244 pp.
- Flores-Villela, O. & Martínez-Salazar, E.A. (2009) Historical explanation of the origin of the herpetofauna of México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 817–833.
- Goldberg J., S.A. Trewick y A.M. Paterson. 2008. Evolution of New Zealand's terrestrial fauna: a review of molecular evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3319-3334.
- Golikov A. N., M. A. Dolgolenko, N. V. Maximovich y O. A. Scarlato. 1990. Theoretical approaches to marine biogeography. *Marine Ecology Progress. Series* 63:289-301.

- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera y G. Matsuda. 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage: A parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Systematic Zoology* 28: 132–168.
- Goyenechea I., O Flores-Villela y J. J. Morrone. 2001. Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística. En: Llorente B. J. y J. J. Morrone (eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F. pp. 225-243.
- Guillon J.-M., L. Guéry, V. Hulin y M. Girondot. 2012. A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contributions to Zoology* 81:147-158.
- Hallam, A. 1972. Continental drift and fossil record. *Scientific American* 227(5): 57-60.
- Hallam A. 1981 Relative importance of plate movements, eustasy, and climate in controlling major biogeographical changes since the early Mesozoic. In: Nelson, G, Rosen, D, E (Eds). *Vicariance biogeography. A critique*. Columbia University Press: New York. pp. 303-330.
- Head, J.J., A. Rincon, C. Suarez, C. Montes, y C. Jaramillo. 2012. Evidence for American interchange during the earliest Neogene: Boa from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32:1328-1334.
- Hedges S. B. 2012. Amniote phylogeny and the position of turtles. *BMC Biology* 10:64
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- Hitchmough, R. A., J. M. Hoare, H. Jamieson, D. Newman, M. D. Tocher, P. J. Anderson, M. Lettink y A. H. Whitaker (2010) Conservation status of New Zealand reptiles, 2009, *New Zealand Journal of Zoology* 37:3, 203-224
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press. Oxford.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distribution*. Oxford Biogeography series no. 12, Oxford University Press, Oxford.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee. 1988. Cladistic biogeography, pp. 371-404 en: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres y New York.
- Jones M. E., A. J. Tennyson, J. P. Worthy, S. E. Evans y T. H. Worthy. 2009. A sphenodontine (Rhynchocephalia) from the Mioceno of Nueva Zelanda and paleobiogeography of the tuatara (Sphenodon). *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 1385-1390
- Karanth, K.P. 2006. Out-of-India Gondwanan origin of some tropical Asian biota. *Current Science* 90:789-792.

- Krauss, D. W. y M. C. Maas. 1990. The biogeographic origins of Late Paleocene – Early Eocene mammals immigrants to the western Interior of North America. *Geological Society of America Special Papers* 243:71-106.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 1992. *MacClade: Interactive analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.0. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Martínez R. N., C. Apaldetti, C. E. Colombi, A. Praderio, E. Fernandez, P. S. Malnis, G. A. Correa, D. Abelin y O. Alcober. 2013 A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B*. 280: 20132057.
- Morrone, J. J. y J. M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10: 99-153.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996 *Manual de biogeografía histórica*. Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions with a historical note on Adanson's families des plantes (1763–1764). *Systematic Zoology* 28:1–21
- Nelson, G., 1984. Cladistics and biogeography. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. T. Duncan & T. F. Stuessy (eds). pp. 273-293. Columbia University Press. New York.
- Nelson, G. 1985. A decade of challenge the future of biogeography. *Earth Sciences History* 4, 187–196.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press.
- Page, R. D. M. 1990. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
- Page, R. D. M. 1993. *COMPONENT user's manual*. Release 2.0. The Natural History Museum, Londres.
- Page, R. D. M. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43, 58-77.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crumo, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 2004. *Herpetology*. Prentice Hall. New York.
- Presch, W. 1983. The family-subfamily taxon in lizards: Effects of plate tectonics on biogeographic patterns. In Platnick, N. I. and V. A. Funk (eds), *Advances in cladistics*. Vol. 2. Columbia University Press, New York.
- Press, F. y R. Siever. 2001, *Understanding Earth*, 3rd Edition, W.H. Freeman and Company, New York, 573 p.

- Pyron R. A., F. T. Burbrink y J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93.
- Rana, R. S., M. Augé, A. Folie, K. D. Rose, K. Kumar, L. Singh, A. Sahni y T. Smith. 2013. High diversity of acrodontan lizards in the Early Eocene Vastan Lignite Mine of India. *Geologica Belgica* 16 (4): 290–301.
- Rosen D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 159-188.
- Rust, J., et al. 2010. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the Early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 18360-18365.
- Salazar Vallejo, S. I. 2000. Biogeografía marina del gran caribe. *Interciencia* 25:7-12.
- Sanmartín, I. y Ronquist, F., 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53(2): 216-243.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966: 719-66.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance?. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69; 464-547
- Schneider, S. H. y M. D. Mastrandreas. 2011. *Encyclopedia of climate and weather*. Oxford University Press. New York.
- Scotese, C.R., 2002, <http://www.scotese.com>, (PALEOMAP website).
- Swofford, D. L. 1990. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.0. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Tennyson, A. H. D. 2010. The origin and history of New Zealand's terrestrial vertebrates. *New Zealand Journal of Ecology* 34, 6 – 27.
- Uyeda, S. 1978. *The new view of the earth*. W. H. Freeman and Company
- Vanzolini, P. E. y W. R. Heyer. 1985. The American herpetofauna and the interchange; pp. 475–488 in F. G. Stehli and S. D. Webb (eds.), *The Great American Interchange*. Plenum Press, New York.
- Vidal, N. y S. B. Hedges. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologie* 328, 1000–1008.
- Vitt, L.J. y J. Caldwell. 2014. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego. 757p.
- Wiens J. J., C. R. Hutter, D. G. Mulcahy, B. P. Noonan, T. M. Townsend, J. W. Sites y T. W. Reeder. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology Letters* 8:1043–1046.

- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetics systematics*. Wiley Interscience, New York.
- Wiley, E. O. y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetics systematics*. Second edition. Wiley-Blackwell, New Jersey. 432 p
- Zandee, M. y M. C. Roos. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.