

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS SISTEMÁTICA

Análisis biogeográfico de tres géneros de amplia distribución en México

(PAE dinámico: Pleistoceno, Holoceno medio y Actual)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

NIZA GÁMEZ TAMARIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Juan José Morrone Lupi Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns Instituto de Ecología, UNAM

> Dr. Enrique Martínez Meyer Instituto de Biología, UNAM

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

febrero, 2017



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 SISTEMÁTICA

Análisis biogeográfico de tres géneros de amplia distribución en México

(PAE dinámico: Pleistoceno, Holoceno medio y Actual)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

NIZA GÁMEZ TAMARIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Juan José Morrone Lupi Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns Instituto de Ecología, UNAM

> Dr. Enrique Martínez Meyer Instituto de Biología, UNAM

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

febrero, 2017

COORDINACIÓN



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

OFICIO FCIE/DEP/082/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de noviembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS del (la) alumno (a) GÁMEZ TAMARIZ NIZA con número de cuenta 97556941 con la tesis titulada. "Análisis biogeográfico de tres géneros de amplia distribución en México (PAE dinámico: Pleistoceno, Holoceno Medio y Actual)", realizada bajo la dirección del (la) DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI:

esidente	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
cal:	DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
cretario:	DR LUIS ENRIQUE EQUIARTE FRUNS
piente	DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
plente	DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER

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

A T E N T A M E N T E "POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU" Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 31 de enero de 2017

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/ipp

PV

Unidad de Posgrado - Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas Edificie D, Ler. Piso, Circuito de Posgrados Cd. Universitaria Delegación Coyoacán C.P. 04510 México, D.F. Tel. 5623 7002 http://pcbiol.posgrado.unam.mx

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme brindado la oportunidad de crecer. A la Facultad de Ciencias por ser un espacio que, pese a todo, permite y fomenta la crítica, la investigación y la docencia.

A Juan José Morrone, mi tutor principal, por haber tenido la enorme paciencia de discutir, compartir, enseñarme, acompañar y formar como incipiente investigadora y docente. Gracias por ser un excelente mentor.

A los miembros de mi comité tutoral, Dr. Luis Eguiarte Fruns y Dr. Enrique Martínez-Meyer, por las valiosas discusiones en los exámenes tutórales y las múltiples correcciones a la tesis y artículos.

A la Dra. Isolda Luna Vega, al Dr. Daniel Piñero Dalmau y al Dr. David Espinosa Organista, por sus valiosos comentarios al momento de revisar la tesis.

Al CONACyt, por el apoyo económico para realizar mi doctorado.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

ÍNDICE

	1
Resumen	
Abstract	4
Introducción	7
Capítulo I. Incorporando la dimensión temporal en la identificación de componentes bióticos: una aplicación con PAE	13
Capítulo II. Manejo de la dimensión temporal en un análisis de biogeografía cladista	34
Capítulo III Discusión general y conclusiones	49
Bibliografía	53
Material suplementario	56

RESUMEN

La presente tesis se desarrolló en el contexto de la biogeografía evolutiva, haciendo especial énfasis en la incorporación del tiempo en el análisis biogeográfico. Los dos capítulos que integran la tesis, brindan elementos teóricos y empíricos acerca de la relevancia de la dimensión temporal en la construcción de hipótesis evolutivas dentro de la biogeografía.

Dado que las especies están en continuo movimiento sobre el espacio geográfico, los limites definidos para un área de endemismo (AE), en un tiempo determinado, son como fotografías instantáneas en donde los límites del patrón de simpatría son difusos. De ahí la importancia de conocer la dinámica climática y geológica, para entender los cambios en los límites y la existencia misma de las AE. A pesar de la relevancia que esto pudiera tener para la biogeografía, se ha reunido muy poca evidencia empírica que nos permita abordar la dinámica de los patrones biogeográficos. En este sentido, el capítulo I de la tesis brinda elementos teóricos y evidencia empírica que permiten aproximarnos al dinamismo de las áreas de endemismo (AE) en el tiempo. En este capítulo, se analizó la dinámica temporal de las áreas de endemismo ante el cambio climático, poniendo a prueba la idea de que el endemismo es un patrón histórico dinámico en el tiempo. Para ello, se propuso una metodología que resuelve el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, por sus siglas en ingles) de tipo dinámico, controlando el intervalo de tiempo y analizando el dinamismo que pudieron haber sufrido las áreas de endemismo ante un evento histórico específico, el cambio climático registrado en México del Último Máximo Glaciar al presente. Como caso de estudio se trabajó con el género Bursera. Este género comprende cerca de 100 especies, 80 de ellas endémicas a México, distribuidas a todo lo largo de las selvas secas del Pacífico y

Golfo mexicano, en donde son elementos dominantes de la vegetación. Los resultados permitieron validar que el patrón de endemismo, no es producto directo de la dinámica ecológica actual, sino de un patrón histórico robusto a través del tiempo. Dada la naturaleza y patrón de distribución de las especies analizadas, podemos concluir que tanto las AEs identificadas como sus respectivos refugios, representan distintos componentes evolutivos de la biota de las selvas bajas de México. Por otro lado, se infirió que los cambios registrados en las AE pudieron haber ocurrido de forma heterogénea, encontrando sectores con mayor estabilidad en el patrón de simpatría (sectores núcleo). Dichos sectores pudieran ser resultado de la dinámica de poblaciones (i.e genética de poblaciones o filogeografía), comunidades, ensambles de especies o bien zonas de transición biogeográfica, todo ello inferido a partir de datos exclusivamente geográficos.

El proceso evolutivo consta de tres dimensiones, espacio, tiempo y forma. Hasta este punto de la tesis, espacio y tiempo fueron incorporados de manera directa en un análisis biogeográfico, quedando pendiente la forma. Esta dimensión, fue incorporada en el capítulo II en un análisis de biogeografía cladísta. Con ello, se logró la incorporación directa de las tres dimensiones (espacio, tiempo y forma) al análisis del proceso evolutivo. Lograr establecer conexión directa entre hipótesis filogenéticas datadas e hipótesis geológicas/paleoclimáticas para un periodo de tiempo geológico determinado, hace posible formular escenarios geobióticos plausibles y permite hacer inferencias robustas acerca de los procesos que han moldeado la evolución de las biotas. Este planteamiento, brinda una estructura metodológica robusta para ser tomada como base en los análisis biogeográficos. Dicho de otra forma, todo análisis biogeográfico debe buscar la identificación de patrones filogenéticos, espacial y temporalmente congruentes.

Una de las zonas mejor estudiadas a nivel mundial (i.e estudios filogenéticos, biogeográficos, paleoclimáticos y geológicos), es la región de los desiertos cálidos de Norte América, por lo cual representa un modelo excepcional para el estudio de procesos asociados a la diversificación de la biota. Los principales eventos geológicos y climáticos que han modelado la evolución de estas regiones ocurrieron durante los últimos 28 millones de años, siendo los más significativos, los registrados entre los 15 y 2 M.a A. P. En el capítulo II, analizamos de manera empírica el dinamismo de las relaciones entre las áreas de los desiertos cálidos de Norte América, durante los últimos 20 millones de años. Los resultados fueron contrastados con datos geológicos/paleoclimáticos temporalmente explícitos. El realizar el rebanado temporal de los datos y analizarlos de manera independiente nos permitió detectar la influencia de eventos geológicos y climáticos registrados en distintos tiempos (Mioceno medio-temprano, Mioceno tardío-Plioceno y Pleistoceno), sobre los patrones de diversificación de la biota de los desierto cálidos de Norte América. Los resultados muestran que las relaciones biogeográficas entre las áreas cambiaron en el tiempo y que dichos cambios son congruentes con los principales cambios geológicos registrados en la región, durante los últimos 20 millones de años. Se logró identificar 17 eventos geológicos que pudieron estar relacionados con eventos de diversificación biótica en la región, sobresaliendo diversos levantamientos ocurridos durante el Neogeno; incursiones marinas y apertura del Golfo de California, registrados durante la transición del Mioceno al Plioceno; y las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno.

ABSTRACT

This work was made in the evolutionary biogeography context, with special emphasis on the incorporation of a temporal dimension in biogeographical analyses. The two chapters provide theoretical and empirical elements of the temporal dimension, providing relevant elements in the construction of evolutionary hypothesis.

Species are in continuous motion over geographical space, therefore the boundaries of an endemism area (EA) in a specific time represent a snapshot with fuzzy limits of the pattern of simpatry. The study of climatic and geologic dynamics is important to understand the changes on limits and the permanence of EA. In spite of its relevance, little empirical evidence has been assembled to address these theoretical issues. Chapter I provides theoretical and empirical evidence that allows studying the dynamism of EA over time. In this chapter, we analyzed the temporal dynamic of EA in face of climate change, testing whether endemism is a dynamic historical pattern over time. In order to do so, we proposed a new method that solves the dynamic PAE, while. This method controls for time intervals and quantifies the changes that the areas of endemism could have undergone given a specific historical event: climate change over the Last Glacial Maximum to the present. We worked with the genus Bursera as a case study. This genus is composed by over 100 species, 80 of them are Mexican endemics distributed throughout the tropical dry forests of the Pacific and the Mexican Gulf, where they constitute dominant elements of the vegetation. Our results allowed validating that the observed patterns of endemism are a robust historical pattern over time, instead of the result of ongoing ecological dynamics. Therefore, the endemism areas identified and respective refugia represent evolutionary components of the Mexican tropical dry forest. On the other hand, we inferred that the changes recorded in the EA could have

occurred heterogeneously, finding sectors with greater stability in the sympatry pattern (core sectors). These sectors may allow the formulation of evolutionary hypotheses concerning the dynamics of populations (i.e. population genetics and phylogeographic studies), communities, species assemblages and biogeographical transition zones (i.e. areas with complex history), based exclusively on geographical data.

The evolutionary process has three dimensions, space, time and form. So far, we have incorporated space and time directly into biogeographical analyses, but the form is pending. In Chapter II we incorporated the temporal dimension in a cladistic biogeographic analysis, accomplishing the direct incorporation of the tree dimensions (space, time and form) to analyses of the evolutionary process. The formulation of geo-biotic scenarios and robust inferences about the processes that model the evolution of biotas is possible by connecting dated phylogenetic hypotheses and geological/paleoclimatical hypotheses for a given geological period. This framework, establishes a basic methodological structure to be considered for biogeographical analyses. In other words, any biogeographical analysis must identify phylogenetic patterns that are congruent in space and time.

North American warm desert region is one of the best-studied areas in the world (i.e phylogenetic, paleoclimatic, and geological studies). For this reason it represents an exceptional model to study the process of biota diversification. The principal geologic/climatic events associated to biotic evolution in this region occurred over the last 28 million years (M.y.B.P), being those that took place between 15 and 2 million years before the present the most significant. In chapter II we analyzed from an empirical perspective the dynamism of area relationships over the warn deserts of North America over the last 20 M.y. In addition, our results were contrasted to geological/paleoclimatic temporarily explicit data. The analysis

of separate time-slices allowed detecting the influence of geological and paleoclimatic events recorded at different times (Early-Mid Miocene, Late Miocene/Pliocene and Pleistocene), which may have affected the diversification of desert biota. The biogeographic relationships between areas changed over time and those changes coincide with the main geologic events registered for the region. We identified 17 geological events that could relate to several diversification events. The most important diversification events might have been driven by Neogene uplift, marine incursion and the opening of the California Gulf during the Miocene-Pliocene transition, whereas climatic fluctuations had the highest impact during the Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

Explicar por qué la biota de un sitio es distinta de la de otros sitios es parte de las interrogantes de la biología moderna. Por ejemplo, la distribución geográfica de los taxones fue evidencia clave en la formulación de la teoría evolutiva de Charles Darwin en 1859 (Knapp, 2005). De ahí la importancia de aproximarnos al proceso evolutivo desde el punto de vista geográfico.

La biogeografía, en su sentido más amplio, explica cómo y por qué los organismos se encuentran en determinado espacio. Dentro de ésta, la biogeografía ecológica analiza los patrones de distribución a nivel de población o de especie, a escala espacio/ temporal pequeña y las explicaciones giran en torno al papel de las interacciones bióticas/abióticas que ocurren en periodos cortos de tiempo. Por otra parte, la biogeografía histórica se ocupa de analizar los patrones de distribución de las especies y los taxones supraespecíficos, enfocándose en los procesos y mecanismos que operan en tiempos evolutivos (Morrone, 2009).

Independientemente de la escala espacio-temporal en la que se trabaje, los análisis biogeográficos abordan dos problemáticas: la reconstrucción de la historia de la vida en la Tierra y la reconstrucción de la historia de los taxones, ambos en un contexto geográfico (Hovenkamp, 1997). Cuando el objetivo es aproximarse a la historia de la Tierra, la biogeografía evolutiva se enfoca en dos aspectos: la dinámica geográfica de conjuntos de taxones co-distribuidos (especiación, dispersión y extinción) y el conocimiento histórico (geológico-climático) de la Tierra y trata de reconstruir el ensamble de las biotas a través del tiempo (Riddle *et al.*, 2008) partiendo de una concepción integral del espacio, del tiempo y de la forma. Esta concepción es atribuida a Léon Croizat.

En 1964, Croizat publicó su obra "*Espacio, Tiempo, Forma*", donde señala el papel primordial del espacio en los estudios evolutivos. Afirma que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo cual se expresa en las fórmulas: 'espacio + tiempo + forma = síntesis biológica' y 'Tierra y biota evolucionan juntas', catalogando como forma a todos aquellos caracteres directos e intrínsecos a las especies (i.e morfología, fisiología, genes, etc). Enfatizar la dimensión espacial de la biodiversidad permite una mejor comprensión de los patrones y procesos evolutivos (Craw et al., 1999). Para Croizat, la congruencia espacial entre taxonese margarita o una ballena, por sí sola la forma puede llevarnos a consideraciones diferentes, pero la diferenciación morfológica como proceso en espacio y tiempo puede ser similar para ambas (Morrone, 2001a).

De acuerdo con Craw (1989), la panbiogeografía cuenta con dos herramientas cuantitativas, el Análisis de Trazos (Croizat,1958) y el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) (Rosen, 1988). En ambos casos, lo que se busca es identificar patrones de simpatria entre múltiples taxones (congruencia geográfica), los cuales son interpretados como señales bióticas de procesos históricos comunes. En el caso del análisis de trazos panbiogegráficos, se trabaja con la información geográfica de los sitios de colecta y recolecta, mientras que en el caso del Análisis de Parsimonia de endemismos, se trabaja con las áreas de distribución. Un trazo generalizado fue interpretado por Croizat como un indicador de la preexistencia de una biota ancestral que se fragmentó por eventos tectónicos y/o climáticos (Craw, 1989); mientras que un área de endemismo es un indicador directo (hipotético) de eventos históricos comunes que afectaron a las especies que forman parte de dicha biota (Rosen y Smith, 1988). Trazos generalizados y áreas de endemismo representan conjuntos de taxones integrados en el espacio y en el tiempo, es decir, componentes bióticos (Morrone, 2009). Los

componentes bióticos son las entidades reales en la naturaleza (los interactores) y las áreas de endemismo o los trazos generalizados, los conceptos operacionales utilizados para la identificación de estos interactores (Gámez *et al.*, 2014). Tanto las áreas de endemismo como los trazos generalizados representan entidades bióticas de carácter histórico, es decir, involucran procesos y patrones, y no son meros artefactos derivados de la distribución individual de las especies (Nihei, 2008), por ello su definición e interpretación debe integrar la historia de la biota a lo largo del tiempo (Harold y Mooi, 1994).

El surgimiento y desarrollo de la sistemática filogénetica tuvo un profundo efecto en la teoría y práctica de la sistemática y más tarde en la biogeografía (Nelson y Platnick, 1988). En 1950 Willi Hennig, padre de la sistemática filogenética, propuso un método que permite identificar taxones monofiléticos a partir de sinapomorfías. Dicho de otra forma, la sistemática filogenética de Hennig puede ser definida como la búsqueda de sinapomorfías para probar la monofília de los taxones. En 1966, Lars Brundin publicó una monografía sobre dípteros, donde observó correspondencia entre la distribución geográfica y la historia filogenética de determinados grupos (Australia/ Nueva Zelanda y América del Sur). Dichas ideas fueron retomadas por Rosen (1978) y Nelson y Platnick (1981), marcando el surgimiento de la biogeografía cladísta. Para estos autores la congruencia entre el patrón filogenético y geográfico es informativa al momento de aproximarse al proceso evolutivo a nivel de biotas.

Comparar los cladogramas de áreas entre diferentes taxones codistribuidos permite dilucidar patrones biogeográficos generales producto de especiación alopátrida vicariante (Posadas *et al.*, 2006). En la búsqueda de patrones de congruencia entre datos filogéneticos y geográficos, los datos no congruentes o ambiguos son explicados por eventos de especiación simpátrida o de dispersión. Por lo anterior, se considera que la biogeografía

cladísta supone la posibilidad de dispersión, vicarianza y extinción (Posadas et al., 2006).

De acuerdo con Morrone (2001b), la biogeografía cladista trabaja con la homología biogeográfica secundaria, en donde los que se busca es la identificación de patrones de endemismo (simpatria), en donde la congruencia geográfica entre diversos grupos de taxones, es tomada como evidencia de eventos históricos en las biotas; mientras que la secundaria pretende la corroboración de dichos patrones integrando información filogenética (Rosen y Smith, 1988). Por lo anterior, la panbiogeografía y la biogeografía cladista pueden ser vistas como etapas complementarias de un análisis de biogeografía evolutiva (Morrone, 2009), en donde una vez que los componentes bióticos han sido identificados, estos deben ser puestos a prueba usando análisis de biogeografía cladista.

La congruencia entre las distribuciones y las filogenias, de preferencia entre taxones de linajes evolutivos independientes, es indicador de procesos históricos comunes para el conjunto de taxones que definen un área de endemismo. Comparados con los análisis de un único taxón, los análisis que incluyen clados multitaxones poseen un mayor poder predictivo acerca de los procesos evolutivos a nivel de biotas, ya que al analizar de manera simultánea la información filogenética de varios clados es posible la identificación de patrones generales de la historia de la biota (Brooks y McLennan, 2001; Folinsbee y Evans, 2012). Sin embargo, es importante remarcar que dichos patrones se encuentran anclados a la temporalidad de los linajes evolutivos utilizados en su delimitación, su historia y existencia poseen una escala de tiempo determinada y la reconstrucción de su dinámica debe integrar tanto la dimensión espacial, como la temporal.

La biogeografía histórica integra de manera explícita el espacio y la forma, dando mayor peso en el caso de la panbiogeografía a la dimensión del espacio geográfico; mientras que la biogeografía cladista da mayor relevancia a la dimensión de la forma, es decir a la hipótesis filogenética. Tanto la identificación de componentes bióticos -ya sea a partir de un análisis panbiogeográfio o de uno de parsimonia de endemismos- como la biogeografía cladista han sido criticados por la forma en la que abordan la dimensión temporal, ya que no analizan patrones de divergencia de linajes congruentes en el espacio y en el tiempo, lo cual impide hacer una conexión directa entre los patrones biogeográficos detectados y las causas subyacentes (*i.e.,* Sanmartín *et al.,* 2001; Donoghue y Moore, 2003; Nihei, 2008; Folinsbee y Evans, 2012; Bruyn *et al.,* 2013).

Por ejemplo, dentro de un intervalo específico de tiempo (Δ t1), un área determinada sufre el efecto de series de eventos bióticos/climáticos/geológicos, que al actuar de manera sincrónica sobre un conjunto específico de especies co-distribuidas (SpA), se puede llegar a producir un patrón biogeográfico general (X). Por otra parte, en otro intervalo de tiempo (Δ t2) la misma área puede ser afectada por otra serie de eventos bióticos/climáticos/geológicos, y nuevamente, estos eventos al actuar de manera sincrónica sobre un específico conjunto de especies codistribuidas (SpB) puede producir un nuevo patrón biogeográfico general (Y). Entre el conjunto taxones de SpA y SpB puede o no existir intersección de elementos y los patrones biogeográficos X y Y pueden ser similares. Sin embargo, dichos patrones no son temporalmente congruentes, ya que cada uno de estos es resultado de distintos eventos históricos bióticos/climáticos/geológicos. Este caso hipotético muestra como los patrones biogeográficos y las relaciones entre las áreas son dinámicos en el tiempo y como la dimensión temporal juega un papel de gran relevancia al momento de reconstruir la historia

biogeográfica de un sitio.

Por todo lo anterior, el objetivo de la presente tesis es poner a prueba dinamismo de los patrones biogeográficos, específicamente los patrones de endemismo, ante los procesos históricos. En este trabajo se aborda el posible impacto que pudo haber tenido el cambio climático del último periodo glaciar sobre los patrones de endemismo del Pacífico mexicano. Debido a que el dinamismo de las áreas de endemismo es una cuestión planteada en la literatura, mas no resuelta en la práctica, para el desarrollo de este capítulo se proporcionan diversos elementos teórico-prácticos que nos permitieron incorporar la dimensión temporal en el análisis de los patrones biogeográficos.

CAPITULO I. INCORPORANDO LA DIMENSIÓN TEMPORAL EN LA IDENTIFICACIÓN DE COMPONENTES BIÓTICOS: UNA APLICACIÓN CON **PAE**

Gámez, N. Escalante, T. Espinosa, D. Eguiarte, L.E. Morrone, J.J. 2014. Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography.* 41, 871–888.

Dentro de la biogeografía, las áreas de endemismo son elementos básicos de numerosos análisis. Muchos autores han aportado elementos teóricos y prácticos en torno al concepto de áreas de endemismo y todos coinciden en que pueden ser definidas por la congruencia geográfica entre las áreas de distribución de distintos taxones (Nihei, 2008). Sin embargo, al momento de plantear hipótesis históricas de los procesos biogeográficos que dieron forma a las áreas de endemismo, nos enfrentamos con cuatro problemas principales (Rosen y Smith, 1988):

1) En los patrones de distribución de la biota actual se mezcla la señal de eventos antiguos y recientes;

2) Cuanto más antiguo el evento, más débil es su señal en la biota actual;

3) La superposición de patrones de distintas temporalidades disminuye el contenido de información que podemos extraer de la distribución actual;

4) La tasa a la cual la información es removida de la distribución varía entre los taxones.

Tras un evento de vicarianza en la biota, el grado de simpatría entre las especies puede ir disminuyendo, ya que las historias de vida y las capacidades de dispersión difieren.

Con el objeto de resolver la problemática anterior, Rosen y Smith (1988) propusieron un análisis comparado de los patrones de distribución, a partir de los registros de presencia en localidades correspondientes a diferentes horizontes geológicos. De acuerdo con Rosen (1988), el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) permite identificar patrones jerárquicos de anidamiento en forma de cladogramas, a partir de presencias compartidas (endemismos) que son tratadas de manera análoga a las sinapomorfías en sistemática (Rosen y Smith, 1988). Dichos cladogramas son interpretados como indicadores (hipotéticosdirectos) de eventos históricos en común entre los taxones analizados (Rosen y Smith, 1988).

Una vez que el patrón de endemismo es detectado, se debe corroborar la congruencia en diversos taxones, ya que el reconocimiento de patrones congruentes en la distribución de muchos y diversos grupos biológicos indica que el patrón es resultado de los mismos eventos históricos en las biotas (Rosen y Smith, 1988). Al analizar la distribución de los taxones a lo largo de distintos planos estratigráficos, es posible identificar patrones de distribución, suponer que estos patrones son producto de los mismos eventos históricos y establecer una referencia temporal acerca del momento en el que ocurrieron. Mediante la identificación de patrones congruentes entre cladogramas de distintos previos a la ventana de tiempo que se analiza, así como establecer una relación entre la temporalidad del patrón y las posibles causas. Esto nos permite aproximarnos al dinamismo de dicho patrón en el tiempo. A pesar de que Rosen y Smith (1988) hacen un planteamiento teórico sólido del PAE aplicado a datos

provenientes de distintos planos estratigráficos, no se había formulado una metodología clara para resolverlo.

En el PAE dinámico (*sensu* Nihei, 2008), la interpretación histórica de eventos extrínsecos que afectaron de manera común la distribución de las biotas a lo largo de su historia, es validada por dos elementos: patrones de superposición geográfica congruentes entre muchos y diversos grupos de taxones (interpretados como un indicador de historia común) y el reconocimiento de esta congruencia en el tiempo, cuando menos durante el periodo de tiempo correspondiente a los horizontes geológicos analizados. Al mismo tiempo, el PAE dinámico brinda una abstracción idealizada de un proceso real y complejo, la historia biogeográfica de las biotas, por lo que cuanto más estático sea el modelo explicativo mayor será la exclusión de causas (contexto) que contribuyan en el establecimiento de los patrones observados.

Si bien la naturaleza idealizada y abstracta de los modelos nos permite el avance en el campo teórico, su potencial depende de su capacidad de integración y resolución de la realidad, por lo que se debe buscar la aplicación de modelos dinámicos que sean capaces de integrar perspectivas más realistas de los fenómenos y mayor número de componentes explicativos (Mitchell, 2002). Es por ello que si lo que se busca es identificar los patrones biogeográficos, cuantos más horizontes geológicos sean incluidos, más robusta y realista será la aproximación. Sin embargo, pese a que el planteamiento teórico del PAE dinámico de Rosen y Smith (1988) es robusto, su implementación metodológica es poco clara.

El presente capitulo busca poner a prueba la idea que el endemismo es un patrón histórico y dinámico en el tiempo (Nihei, 2008). Para ello se propone una metodología que resuelve el PAE dinámico, controlando el intervalo de tiempo y analizando el dinamismo que pudieron haber sufrido las áreas de endemismo ante un evento histórico específico, el cambio climático registrado en México desde el Último Máximo Glaciar hasta el presente.

La selección de este intervalo de tiempo de tiempo se basó en la evidencia que paleoclimática que da prueba de que la vegetación en México registró marcados cambios en términos de la estructura de sus comunidades así como de su posición geográfica (Ver Material suplementario).



Temporal dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae)

Niza Gámez¹, Tania Escalante¹, David Espinosa², Luis E. Eguiarte³ and Juan. J. Morrone^{1*}

¹Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, DF 04510, México, ²Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, DF 09230, México, ³Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, DF 04510, México

*Correspondence: Juan J. Morrone, Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70–399, 04510 Mexico, DF, Mexico. E-mail: juanmorrone2001@yahoo.com.mx

ABSTRACT

Aim Our aim was to analyse the temporal dynamics of areas of endemism of *Bursera* species (Burseraceae), a dominant element of the Mexican tropical dry forest, between the Last Glacial Maximum (LGM) and the present day. We aimed to identify stable core sectors that have held permanent populations of endemic species.

Location Mexican dry forest.

Methods We modelled the geographical distributions of 81 species of *Bursera* and identified their areas of endemism at the LGM and at present. For each area of endemism, changes in time, species composition and distribution were analysed, and a spatially explicit temporal hypothesis was formulated.

Results Three areas of endemism supported by geographically congruent elements were identified: the Central Mexican Pacific Coast, Western Balsas, and Eastern Balsas–Tehuacán/Cuicatlán–Tehuantepec. Within them we identified stable core sectors (refugia).

Main conclusions The areas of endemism identified represent distinct evolutionary biotic components of the Mexican dry forest. Their stable core sectors may facilitate phylogeographical predictions at the level of species or species assemblages. The framework adopted allows us to formulate spatially explicit temporal hypotheses about biotic processes, based exclusively on geographical data.

Keywords

Biotic components, *Bursera*, dry forest, evolutionary biogeography, historical biogeography, Mexico, palaeoreconstruction, Pleistocene, refugia.

INTRODUCTION

The geographical distribution of taxa provides key evidence of evolution (Darwin, 1859), hence the relevance of approaching evolutionary processes from a geographical point of view. Evolutionary biogeography provides hypotheses that account for the temporal dynamics of biodiversity (Cecca *et al.*, 2011). However, when we only use geographical information and ignore temporal information, any connection between biogeographical patterns and their underlying causes may be unclear (Donoghue & Moore, 2003). For this reason, it is necessary to analyse data from different geological time periods to provide a more complete understanding of temporal processes (Rosen & Smith, 1988),

© 2013 John Wiley & Sons Ltd

yet there are only a few biogeographical studies integrating geographical information from different geological periods (e.g. Rosen & Smith, 1988; Smith & Xu, 1988; Fortey & Cocks, 1992; Geraads, 1998; Upchurch & Hunn, 2002).

The biogeographical pattern known as endemism implies the existence of biotic components or sets of taxa integrated in space and time due to a common history; these may be represented graphically as areas of endemism (Morrone, 2009). Analyses of areas of endemism assume a correspondence between evolutionary history and spatial distribution (Nihei, 2008). As with any evolutionary entity, spatial boundaries of areas of endemism change over time. These boundaries represent fuzzy snapshots, and the dynamics of climatic and geomorphological processes are relevant for

http://wileyonlinelibrary.com/journal/jbi doi:10.1111/jbi.12249 understanding changes in their limits and existence (Crother & Murray, 2011). In spite of its relevance, little empirical evidence has been assembled to address these theoretical issues. Reconstructing temporal changes in areas of endemism involves formulating spatio-temporal hypotheses about biotic evolution. This could lead to predictions about genetic and diversity patterns at the level of species or species assemblages (Carnaval *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2011); however, there are no studies implementing this approach for analyses of large numbers of taxa.

Because of the fragmentary nature of the fossil record, distributional data for different geological horizons are nonexistent or incomplete in many cases (Rosen, 1988). One way to solve this problem is to use ecological niche models (ENMs) in conjunction with palaeoclimatic reconstructions (Waltari & Guralnick, 2009). Analysing changes in areas of endemism over time (historical patterns) using ENMs integrates evolutionary and ecological biogeography. Pleistocene climate fluctuations helped shape our present-day (c. 1950-2000) biodiversity, and this provides a general context for understanding current patterns of endemism (Carnaval et al., 2009). The climatic conditions recorded in the Last Glacial Maximum (LGM; c. 21-18 ka) are among the most extreme of the Quaternary (the last 2.5 Myr) (Ruddiman, 2001), so they may be invoked to explain recent dynamics in areas of endemism.

In Mexico, several studies have described biotic changes during the late Pleistocene (the last 120 kyr) as a result of climate change. Palaeoclimatic and biological evidence suggests that late Pleistocene plant communities from northern and eastern Mexico experienced cooler and wetter climates than today. Sites that are currently dominated by xeric scrub were once dominated by pine-oak forests (Van Devender, 1990; Metcalfe et al., 2000; Metcalfe, 2006; Holmgren et al., 2010). In central Mexico, cooler and drier conditions depressed the tree line by about 1000 m, which led to the dominance of pine forests (Caballero et al., 2010; Ortega et al., 2010). In the south-east, two different patterns have been detected. Cooler and drier conditions led to a reduction in the extent of deciduous and semi-evergreen seasonal forests in the Yucatán peninsula and Mexican Gulf region (Metcalfe et al., 2000). Cooler and moister conditions led to the dominance of cloud forest in the Central American lowlands (Hodell et al., 2008). Although there are no palaeoreconstructions of Mexican dry forests for this time, it is likely that they have also undergone significant changes in distribution and extent.

Mexican dry forests are representative of the extant rich and complex Neotropical diversity (Becerra, 2005; DeNova *et al.*, 2012) but the main evolutionary processes that have shaped their diversity patterns are unclear (DeNova *et al.*, 2012). Dry forests are among the most extensive types of vegetation in Mexico, and *Bursera* species (Burseraceae) are the dominant woody taxa. *Bursera* species reach their maximum diversity and abundance in Mexico, with about 84 species being present, 80 of which are endemic to the country (Becerra, 2005; Espinosa *et al.*, 2006). DeNova *et al.* (2012) detected a significant geographical structure in the genus, with sister species having a high likelihood of being confined to the same geographical region. Because of its high species richness, large number of endemics and good representation in collections, *Bursera* is an appropriate model group for evolutionary biogeographical analyses of Mexican tropical dry forests in the context of climate change.

Our objective was to formulate spatially explicit temporal hypotheses about the dynamism of areas of endemism in response to climate change. As a case study, we analysed the current patterns of endemism of Mexican *Bursera* species (Burseraceae) (i.e. at the present time; PT) and the patterns of *Bursera* species during the LGM. Based on the contrasting distributional patterns of these two geological times, we formulated a dynamic view of areas of endemism of *Bursera* and propose potential core sectors that have facilitated the permanence of *Bursera* populations during the last 21,000 years.

MATERIALS AND METHODS

Our analysis involved the following stages: (1) generating species distribution models from ENMs; (2) identifying patterns of endemism for the two geological time periods, PT and LGM; (3) quantifying and analysing the biotic and geographical changes for each area of endemism; and (4) formulating spatially explicit temporal hypotheses regarding the areas of endemism and their historically stable core sectors.

Species selection

The genus *Bursera* is distributed from south-western USA to Peru, and comprises about 100 species of trees and shrubs. The genus is most diverse and abundant in Mexico (Rzedowski *et al.*, 2005, 2007). The spatio-temporal distribution of species of *Bursera* is affected by ecological factors (Becerra, 2003), and involves the dynamic expansion and contraction of distributional ranges over the last million years (McVaugh & Rzedowski, 1965; Espinosa *et al.*, 2006). We used a database that contained 8713 unique records of 81 species of *Bursera* present in Mexico (80 endemic to Mexico and one extending southwards to the Central American lowlands) gathered from various biological collections. All data were verified geographically and taxonomically by David Espinosa, following Rzedowski *et al.* (2005, 2007).

Climatic variables

For PT ENMs, we selected variables from a set of 19 bioclimatic layers developed from the world-wide temperature and rainfall data within the WorldClim 1.4 dataset (Hijmans *et al.*, 2005). Bioclimatic layers represent climatic trends, extremes and seasonality. These may be more limiting for the distribution of organisms than raw temperature or rainfall data, and have been used successfully to model ecological niches (e.g. Waltari *et al.*, 2007; Carnaval & Moritz, 2008; Waltari & Guralnick, 2009). To avoid model overfitting, we selected a subset of these layers to develop the model. We calculated the Spearman correlation between the value of each environmental variable from the 8713 records, and when three variables were highly correlated (r > 0.85; Elith et al., 2006, 2010; Walker et al., 2009) we discarded the variable with the highest number of significant correlations with other layers. The final models were created using the following 13 bioclimatic layers: annual mean temperature, mean diurnal range, isothermality, temperature seasonality, annual temperature range, annual precipitation, precipitation of the wettest month, precipitation of the driest month, precipitation seasonality, precipitation of the wettest quarter, precipitation of the driest quarter, precipitation of the warmest quarter, and precipitation of the coldest quarter. Corresponding palaeoclimatic layers from the LGM were developed by R. Hijmans (University of California, Davis, CA). LGM climate data were based on the general circulation model (GSM) of the Community Climate System Model (Collins et al., 2006), which incorporates dynamics of atmospheric processes, including radiation, convection, condensation and evaporation. This GSM has already been used in the reconstruction of LGM distributional models in the region (ants, Solomon et al., 2008; birds, Peterson & Nyári, 2007; mammals, Waltari et al., 2007; Waltari & Guralnick, 2009; and plants, Martínez-Meyer & Peterson, 2006; Jakob et al., 2009).

The bioclimatic layers had a resolution of 30 arcsec and were cropped to span areas from 9° N to 44° N and -75° W to -125° W using the free software R (R Development Core Team, 2008). All ENMs and their projections onto past climate conditions were run using this geographical region, in order to encompass the range of environmental conditions to which they were exposed. This spatial coverage was deliberately designed to ensure that all training points used to generate the models under the current environment covered the full temporal range of these species for the time periods analysed (see DeNova *et al.*, 2012).

Modelling procedures

Maximum entropy modelling (MaxEnt) is a machine-learning technique that enables spatial modelling of presence-only data (Phillips *et al.*, 2006). Using species occurrence records and present and past environmental data, it generates ENMs that can be projected onto other climatic conditions, allowing an estimate of an area's past habitat suitability for a species. We chose MAXENT 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006) to reconstruct distributional ranges (PT and LGM) of species, because it has been shown to outperform other modelling approaches (Elith *et al.*, 2006, 2011; Phillips *et al.*, 2006; Phillips & Dudík, 2008). MAXENT was executed using the following settings: 20% random test, 20 replicates, replicate bootstrap type, 1000 maximum iterations, convergence threshold of 1.0×10^{-5} , 10 percentile training presence threshold rule, with extrapolation and clamping turned off.

For the purposes of this study, the distributional model of each species was derived from the average model. All the distributional models were evaluated using area under the receiver operating characteristic curve (AUC) scores, where values above 0.5 are better than random predictions and those above 0.8 are considered useful (Elith *et al.*, 2006).

In order to incorporate the temporal dimension of the geographical space available for species during the period being considered (LGM to PT), the distributional model of each species was cropped with the basin polygons associated with the presence records. This procedure delimits the topographic and drainage patterns for a time period and, according to Rzedowski (1994), these variables are strongly associated with the Mexican tropical dry forests. The geographical structure of *Bursera* suggests a limited dispersal among Mesoamerican seasonally dry tropical forests (DeNova *et al.*, 2012).

Areas of endemism

The study area was defined as a function of the sum of all models of distribution for both geological time periods. It was divided into grid cells of 1° latitude $\times 1^{\circ}$ longitude, which were the operational geographical units used throughout the analysis. For each time period, the final distributional models for each species were coded in each grid cell as '0' (absence) or '1' (presence) (Morrone & Escalante, 2002). We derived two matrices with 122 grid cells and 81 species: one for the LGM and one for the PT. For each matrix we included a hypothetical outgroup area with all grid cells coded as 0, to root the cladograms. Matrices were analysed with parsimony analysis of endemicity (PAE; Rosen & Smith, 1988; Morrone, 1994) using TNT 1.1. (Goloboff et al., 2008). The effect of homoplasy was explored by conducting different implied weight analyses (Goloboff, 1993), with constants of concavity (k) set to a different integer value from between 1 and 12, where 1 is weighted most severely against homoplastic characters. We chose results with k = 3 because they preserved the clades obtained with lowest values, which restricted homoplasy too severely, and maximized the number of synapomorphies. For each time period, patterns of sympatry were identified for those areas with at least two exclusive sympatric species (Nelson & Platnick, 1981; Platnick, 1991), which were represented operationally by clades with two or more synapomorphies. The cladograms of both time periods were then compared to detect clades that were constant between them; only clades that kept at least 50% of synapomorphies constant were compared further between the time periods.

Once the clades that were constant in both cladograms had been identified, we looked at the synapomorphic species that had no correspondence between the two time periods. In order to decide whether the species were informative, they were categorized into two types: those with stable geographical congruence (informative) and those with unstable geographical congruence (non-informative). The former species were identified as those that were synapomorphic for a particular clade in a particular time period and that had a broad geographical match within the clades for both time periods, with more than 60% of its distribution within the limits of the corresponding clade. Despite their geographical distributional shifts, they continued to show wide geographical congruence with the areas of endemism. As this geographical congruence in an area defines it as an area of endemism, these species were taken into account as informative items when the dynamics of areas of endemism were analysed. In turn, species with unstable geographical congruence were identified as synapomorphic for a particular clade in a particular time period and only had a marginal geographical distributional match to the clade in one or both time periods, with more than 50% of its distribution outside the limits of the corresponding clade. We considered geographically unstable species to have greater ambiguity as endemic elements, and their geographical dynamics may reflect either the dynamism of the areas of endemism or simply be a methodological artefact. For this reason, they were eliminated from the rest of the analysis.

A dynamic structure for each area of endemism at a specific time period (LGM and PT) was constructed, based on the sum of grid cells between times, the synapomorphic species common to both times and the informative elements. In order to quantify the biotic change between time periods, a McNemar test was performed for each area of endemism, using the significance level P < 0.05. This test is applied in the case of paired-sample testing of nominal scale data in a time series, before and after some event, in order to assess the significance of change (Zar, 1984). The McNemar test was carried out using the free software R (R Development Core Team, 2008).

Stable core sectors

In order to determine stable core sectors of areas of endemism, the models obtained for each species for each time period were merged into a map of the areas occupied during both periods. For each area of endemism and the species that integrated them, the maps were superimposed and historically stable core sectors were defined as those grid cells for which the presence of more than two species was inferred in both geological time periods. These sectors represented the portion of the area of endemism where the geographical dynamics of several endemic species were stable for the time period analysed. As all ENMs were generated at a resolution of 30 arcsec, the maps of these sectors were generated at this resolution.

RESULTS

For the LGM, six clades with at least two synapomorphies were identified. They were named as follows: LGM1, Baja California peninsula; LGM2, mainly in Nayarit state; LGM3, the coast of Jalisco, Colima and Guerrero states; LGM4, mainly in Michoacán state; LGM5, parts of Guerrero, Puebla

and Oaxaca states; and LGM6, the coast of Oaxaca and Chiapas states (for the biotic composition and geographical range of these clades, see Appendices S1 & S2 in Supporting Information). For PT, three clades with at least two synapomorphies were identified in the following regions: PT1, mainly Nayarit, Jalisco and Colima states; PT2, mainly in Michoacán state and part of Guerrero state; and PT3, Puebla, Oaxaca and part of Guerrero state (Appendices S1 & S2). We compared the cladograms between time periods as follows: LGM2 versus PT1; LGM3 versus PT1; LGM4 versus PT2; LGM5 versus PT3; and LGM6 versus PT3.

LGM2 versus PT1

All the synapomorphic species in LGM2 (four) were also identified as synapomorphies in PT1. PT1 was supported by sympatry between *Bursera acuminata*, *B. multijuga* and *B. roseana* and two geographically nested sympatry patterns (southern and northern). These three species did not correspond to any clade of the LGM; however, they showed wide sympatry over the northern portion during the LGM. The northern pattern PT1, formed by *B. attenuata*, *B. multifolia* and *B. subtrifoliata*, had complete correspondence with the equivalent LGM2 clade (Appendix S2). The southern pattern (see below) did not correspond to any element of LGM2. For these reasons, *B. acuminata*, *B. multijuga* and *B. roseana* were classified as informative (Table 1) and LGM2 was considered to be a nested pattern of the same area of endemism identified in PT1.

LGM3 versus PT1

Three species (*B. confusa*, *B. macvaughiana* and *B. sarcopoda*) of the five synapomorphic species of LGM3 were also identified as synapomorphies for PT1 (Appendix S2). The geographical distributions of *B. arborea* and *B. instabilis* were marginal for both clades (LGM3 and PT1) and were identified as synapomorphies only for LGM3 (Table 1), so they were classified as non-informative. The southern pattern of

Table 1 Inconsistent elements in the cladograms from the LastGlacial Maximum (LGM) to the present time (PT), andcorrespondence with the areas of endemism identified forMexican Bursera species.

Areas of endemism	Non-informative elements	Informative elements
Central Mexican Pacific Coast	B. arborea and B. instabilis	B. acuminata, B. multijuga, B. palaciosii, B. ribana and B. roseana
Western Balsas	_	_
Eastern Balsas– Tehuacán/Cuicatlán– Tehuantepec	B. longicuspis, B. ovalifolia, B. steyermarkii and B. tomentosa	B. bonetti and B. krusei

PT1 (mentioned above), composed of *B. confusa*, *B. mac-vaughiana*, *B. palaciosii* and *B. ribana*, had a broad correspondence with LGM3, so *B. palaciosii* and *B. ribana* were classified as informative for the LGM (Table 1) and LGM3 was considered as a nested pattern of PT1.

LGM4 versus PT2

All the synapomorphic species of LGM4 were also identified as synapomorphies for PT2 (Appendix S2). For this reason, we considered LGM4 to be a nested pattern of PT2.

LGM5 versus PT3

Almost all the synapomorphic species of LGM5, except *B. krusei*, were also identified as synapomorphies for PT3 (Appendix S2). *Bursera krusei* was broadly adjusted to PT3, and *B. bonetti* had a restricted distribution in LGM5 but occupied one grid cell exclusively; they were both classified as informative (Table 1). Accordingly, we considered LGM5 to be nested within PT3.

LGM6 versus PT3

Only four species (*B. heliae*, *B. isthmica*, *B. lancifolia* and *B. laurihuertae*) of the eight synapomorphic species of LGM6 were also identified as synapomorphies for PT3. From the LGM to PT, the remaining four species (*B. longicuspis*, *B. ovalifolia B. steyermarkii* and *B. tomentosa*) expanded their distributions to the south and become marginal elements for PT3 (Appendix S2). This occurred at the same time that the first four species expanded their distribution to the north. In turn, for the LGM *B. glabrifolia* (a synapomorphic element of PT3) was geographically marginal. *Bursera glabrifolia*, *B. longicuspis*, *B. ovalifolia*, *B. steyermarkii* and *B. tomentosa* were classified as non-informative (Table 1) and the northern part of LGM6 was considered to be a nested pattern of PT3.

Areas of endemism

Once the inconsistencies between times had been identified and resolved, we formulated a dynamic model of the areas of endemism for the period LGM to PT, which were renamed as Central Mexican Pacific Coast, Western Balsas and Eastern Balsas–Tehuacán/Cuicatlán–Tehuantepec.

The Central Mexican Pacific Coast area had 10 endemic species (Table 2, Fig. 1). This area was supported by a broad sympatry between *B. acuminata*, *B. multijuga* and *B. roseana*. It had two nested patterns: northern, supported by *B. attenuata* and *B. multifolia*; and southern, supported by *B. confusa*, *B. macvaughiana*, *B. palaciosii*, *B. palmeri* and *B. ribana*. There were significant changes in the distributions of endemic taxa over the period of time analysed (Table 3). Except for *B. roseana*, whose range contracted, the changes between the times were associated with an expansion in elevational gradient occupied; for instance the maximum elevation occupied by any of the species during the LGM was 2200 m, while for the PT it was 2500 m (Appendix S3).

The Western Balsas area was supported by 13 endemic species, and it showed the most robust and stable pattern of sympatry (Table 2, Appendix S3). The changes in distribution of the endemic taxa during the time period analysed were shown to be significant (Table 3), and the species underwent radial range expansion. The maximum elevation occupied by the species during the LGM was 800 m, whereas for the PT it was 1600 m (Appendix S3).

The Eastern Balsas-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec area had 23 endemic species and showed the most diverse and complex pattern of sympatry (Table 2, Fig. 1). This area was supported by the broad sympatry of B. aspleniifolia, B. glabrifolia, B. lancifolia, B. linanoe, B. mirandae and B. submoniliformis. There were three nested patterns: northwestern (the eastern portion of the Balsas basin), supported by B. bonetti, B. bolivarii, B. chemapodicta, B. longipes, B. rzedowski, B. suntui, B. vejar-vazquezii and B. xochipalensis; central, supported by B. altijuga, B. aptera, B. arida and B. biflora; and south-eastern, supported by B. heliae, B. isthmica and B. laurihuertae. This was the area of endemism with the largest number of instances of range expansion, and the changes in the distribution of the endemic taxa during the time period analysed were shown to be significant (Table 3). The maximum elevation occupied by the species at the LGM was 1600 m, whereas for the PT it was 2000 m (Appendix S3).

Table 2 Biotic configuration of the areas of endemism identified for Mexican *Bursera* species from the Last Glacial Maximum (LGM) to the present time (PT).

Area of endemism	Endemic species
Central Mexican Pacific Coast	B. attenuata, B. confusa, B. macvaughiana, B. multifolia, B. multijuga, B. palaciosii, B. palmeri, B. ribana and B. roseana
Western Balsas	B. crenata, B. coyucencis, B. denticulata, B. fragrantissima, B. hintoni, B. infernidialis, B. paradoxa, B. sarcopoda, B. sarukhanii, B. staphyleoïdes, B. trimera, B. trifoliolata and B. velutina
Eastern Balsas–Tehuacán/ Cuicatlán–Tehuantepec	B. aptera, B. aspleniifolia, B. arida, B. biflora, B. bolivarii, B. bonetti, B. chemapodicta, B. glabrifolia, B. heliae, B. isthmica, B. krusei, B. lancifolia, B. laurihuertae, B. linanoe, B. longipes, B. mirandae, B. morelensis, B. rzedowski, B. submoniliformis, B. suntui, B. tecomaca, B. vejar-vazquezii and B. xochipalensis



Figure 1 Geographical configuration of areas of endemism identified for Mexican *Bursera* species, from the Last Glacial Maximum (LGM) to the present time (PT). (a) Central Mexican Pacific Coast: dark blue, LGM; light blue, PT. (b) Western Balsas: red, LGM; pink, PT. (c) Eastern Balsas–Tehuacán/Cuicatlán–Tehuantepec: dark green, LGM; light green, PT.

Table 3 Changes in the areas of endemism identified for Mexican *Bursera*, based on the distribution of 45 endemic species identified here, from the Last Glacial Maximum (LGM) to the present time (PT). The occurrences of changes (events) in the distribution ranges were generalized to the grid cells. The McNemar test was used to quantify the significance of changes. *P < 0.05.

Area of endemism	Change in distribution range between time periods	Significance*
Central Mexican Pacific Coast	1 event of local extinction $(+ -)$ 16 events of range expansion $(- +)$ 57 events of stable distribution $(+ +)$	<i>P</i> = 0.0026
Western Balsas	31 events of stable distribution $(-+)$ 70 events of stable distribution $(++)$	P = 0.0001
Eastern Balsas– Tehuacán/ Cuicatlán– Tehuantepec	3 events of local extinction $(+ -)$ 69 events of range expansion $(- +)$ 51 events of stable distribution $(+ +)$	<i>P</i> = 0.0001

Stable core sectors

Within the Central Mexican Pacific Coast area we detected one core sector that was stable for three species, with extensive geographical coverage over the area and a maximum elevation of 2200 m. Nested within this sector, we found two sub-sectors (northern and southern), stable for four species, with restricted geographical coverage and a maximum elevation of 800 m (Fig. 2). For the Western Balsas area we detected two stable core sectors: the broadest sector occupied the entire central part of the area, and its maximum elevational range was 800 m and it was stable for six species; the other sector was more restricted geographically and was nested within the former; it had a maximum elevation of 600 m and was stable for seven/eight species. Finally, for the Balsas-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec Eastern area we detected three stable core sectors with a maximum elevational range of 1600 m (western, central-eastern and south-eastern central), stable for nine, six and five species, respectively, and covering small portions of the area. The western portion had a nested pattern stable for nine species, with a maximum elevational range of 1000 m (Fig. 2).

DISCUSSION

All the endemic species showed range expansions from the LGM to the PT, and were usually associated with changes in their elevational ranges. The changes seemed to be in response to climate warming or cooling in topographically



Figure 2 Geographical configuration of stable areas (refugia) for each area of endemism identified for Mexican *Bursera* species from the Last Glacial Maximum (LGM) to the present time (PT). (a) Central Mexican Pacific Coast; (b) Western Balsas; (c) Eastern Balsas–Tehuacán/Cuicatlán–Tehuantepec. The colour scale indicates the number of species that overlap.

heterogeneous areas (Guralnick et al., 2012). Apparently, species respond to climate change in this region by moving along the elevational gradient, rather than the latitudinal gradient. This response could be related to the marked phylogeographical structure of the species of Bursera, which suggests a limited dispersal between different communities of Mesoamerican tropical dry forests (DeNova et al., 2012). It also suggests that, within each area of endemism, the Mexican tropical dry forests were able to maintain some continuity during late Quaternary climate changes. Our results corroborate the prediction made by DeNova et al. (2012), who found a high number of sister species of Bursera in the same geographical region: two pairs in the Central Mexican Pacific Coast region, three pairs in the Western Balsas and six pairs in Eastern Balsas-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec area.

Our first objective was to formulate spatially explicit temporal hypotheses about the dynamism of the areas of endemism of *Bursera* species to account for the changes that occurred between the LGM and the PT. The three areas of endemism identified herein are consistent with previous biogeographical proposals for *Bursera* (see Espinosa *et al.*, 2006; for a cladistic biogeographical analysis) and other taxa (see below), and with phylogeographical information concerning

Journal of Biogeography **41**, 871–881 © 2013 John Wiley & Sons Ltd this genus (see DeNova *et al.*, 2012). All these analyses strengthen the areas of endemism proposed here as temporal hypotheses, and, given that *Bursera* species are dominant elements of Mexican dry forests, these areas could be considered as distinctive historical biotic components.

The Central Mexican Pacific Coast area coincides in part with the Mexican Pacific Coast biogeographical province (Morrone, 2005) and is an area rich in several taxa (reptiles, Flores-Villela, 1993; birds, Escalante-Pliego *et al.*, 1993; mammals, Escalante *et al.*, 2009; *Bursera*, DeNova *et al.*, 2012). According to the dynamic scenario reconstructed here, the area has two nested patterns, northern and southern. In the northern pattern the species show more stability in their areas of distribution than in the southern one. Both patterns coincide partially with the Tuito and Bolaños areas (Espinosa *et al.*, 2006).

The Western Balsas area, together with the Eastern Balsas– Tehuacán/Cuicatlán–Tehuantepec area, has been recognized as the Balsas Basin biogeographical province (Morrone, 2005). We detected a clearly differentiated pattern between both areas, as described previously by several authors (Smith, 1941; Escalante-Pliego *et al.*, 1993; Espinosa *et al.*, 2006), who did not dispute the integrity of the Balsas Basin as biogeographical unit. We have noted that the changes in range of endemic species of Western Balsas over the time periods analysed seem to involve the Pacific coast rather than the Eastern Balsas, so it is necessary to test the naturalness of the Balsas basin as a biogeographical province.

The combined Eastern Balsas-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec area has been described by Espinosa et al. (2006); these authors regarded the two subareas to be related and associated them with the Sierra Madre del Sur, Sierra de Taxco and Sierra Mixteca. The common endemism between these areas suggests an ancestral continuity in their biota (Rzedowski, 1994). Bursera chemapodicta-B. bolivarii and B. arida-(B. morelensis-B. suntui) characterized the eastern Balsas as a nested pattern within the area of endemism in question. This area has been identified previously based on reptiles (Smith, 1941; Flores-Villela, 1993) and birds (Escalante-Pliego et al., 1993). In turn, the B. submoniliformis-B. vejar-vazquezii pairing supports the Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec area, previously included within the Sierra Madre del Sur biogeographical province (Morrone, 2005); and B. bonetti- B. mirandae supports the Eastern Balsas-Tehuantepec, previously identified in reptiles (Smith, 1941). According to Rzedowski (1994), the latter area may be connected to an ancestral drainage between the Papaloapan and Balsas basins.

For the PT in the Baja California peninsula, we detected some partially overlapping sister species. This region has been identified previously as an area of endemism (Morrone, 2005, 2006), and is considered here as a potential area of endemism for *Bursera*.

Our results are partially concordant with those obtained by Espinosa *et al.* (2006) for the genus *Bursera* in a study using PAE and cladistic biogeography. These authors, however, only detected a nested endemism scheme when incorporating phylogenetic information within the analysis. In our analysis we recovered a smaller number of areas of endemism, more or less the same pattern of nested areas and a larger number of endemisms, based exclusively on geographical data. This might indicate that the dynamics of endemism as reconstructed here provides a reliable model of *Bursera* for the time period analysed.

Our second objective was to identify stable core sectors for the permanence of endemic species. We identified major stable sectors (refugia) for Bursera populations in the Central Mexican Pacific Coast, the central portion of the Western Balsas area and small portions of the Eastern Balsas-Tehuacán/Cuicatlán-Tehuantepec. These results can be extrapolated to the last 2.5 million years because the LGM represents the maximum temperature decrease for that time period. As dynamic entities, populations change their size and distribution over time, and this in turn has an impact on their genetic structure (Beebee & Rowe, 2008). The temporal demography of the species in these sectors has affected the spatial structure of the populations (Avise, 2000), and we expect a higher genetic diversity in stable sectors and evidence of population expansion events in unstable sectors (Carnaval & Moritz, 2008).

Although there are some theoretical references to the dynamism of areas of endemism in the literature (Rosen & Smith, 1988; Nihei, 2008; Morrone, 2009; Crother & Murray, 2011), we believe that this is the first study to analyse such dynamics empirically. Our results support the idea that areas of endemism are dynamic entities associated with geological, climatological and biological processes, and that their analysis should incorporate a temporal dimension. We should consider biogeographical patterns using hypotheses associated with a given time interval and not with general temporal hypotheses (Nihei, 2008).

We consider that the species endemic within dynamic areas of endemism (species synapomorphic at both time periods plus the informative elements) account for the biotic stability of areas of endemism over time. The non-informative elements may be reflecting other phenomena: the geographical dynamism of an area of endemism, the transition between two different biogeographical regions or a nonresponse to vicariance events. Thus non-informative elements have a higher degree of uncertainty but they may be especially relevant for cladistic biogeographical analyses, as they could help discern between alternative scenarios.

Changes affecting areas of endemism occur heterogeneously, with some geographical sectors showing greater stability over time (core sectors) and others showing less. The degree of overlap between species and the stability of populations in stable sectors may help identify areas where the signal of ancient (millions of years) and more recent biogeographical events is strong and conserved. This framework may allow the formulation of predictions concerning the dynamics of populations (i.e. population genetics and phylogeographical studies), communities, species assemblages and biogeographical transition zones (i.e. areas with complex history), based exclusively on geographical data.

Crother & Murray (2011) made an ontological argument for the naturalness of areas of endemism, concluding that they are real, naturally occurring entities. We prefer, however, to consider biotic components to be the real entities (interactors), while areas of endemism are conceptualized as operational concepts (Morrone, 2009). Biotic components evolve because of several contrasting processes (speciation, dispersal, vicariance, extinction, etc.), so that the boundaries of areas of endemism are fuzzy. Additionally, within areas of endemism changes may occur heterogeneously, so that they include geographical sectors that have greater stability over time (core sectors) and others that show less stability. Our contribution is intended to provide evidence of the complex nature of areas of endemism, to enable analysis of their fuzzy spatial and biotic boundaries in space and time, and to show how these patterns can allow the formulation of evolutionary hypotheses.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Malte Ebach, Michael Heads, Silvio Nihei and two anonymous referees for helpful comments on the manuscript. The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and CONACyT for economic support through a doctoral grant.

REFERENCES

- Avise, J.C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species.* Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Becerra, J.X. (2003) Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**, 300–309.
- Becerra, J.X. (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **102**, 10919–10023.
- Beebee, T.J.C. & Rowe, G. (2008) Microsatellite analysis of natterjack toad *Bufo calamita* Laurenti populations: consequences of dispersal from a Pleistocene refugium. *Biological Journal of the Linnean Society*, **69**, 367–381.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. & Ortega, B. (2010) Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62, 359–377.
- Carnaval, A., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, **323**, 785–789.
- Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187– 1201.
- Cecca, F., Morrone, J.J. & Ebach, M.C. (2011) Biogeographical convergence and time-slicing: concepts and methods in cladistic biogeography. *Palaeogeography and palaeobiogeography: biodiversity in space and time* (ed. by P. Upchurch, A. McGowan and C. Slater), pp. 1–12. Systematics Association Special Volume. Taylor & Francis, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Collins, W.D., Bitz, C.M., Blackmon, M.L., Bonan, G.B., Bretherton, C.S., Carton, J.A., Chang, P., Doney, S.C., Hack, J.J., Henderson, T.B., Kiehl, J.T., Large, W.G., McKenna, D.S., Santer, B.D. & Smith, R.D. (2006) The community climate system model version 3 (CCSM3). *Journal* of Climate, 19, 2122–2143.
- Crother, B.I. & Murray, C.M. (2011) Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography*, **38**, 1009–1015.
- Darwin, C. (1859) On the origin of species. John Murray, London.
- DeNova, J.A., Medina, R., Montero, J.C., Weeks, A., Rosell, J.A., Olson, M.E., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. (2012) Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, **193**, 276–287.

- Donoghue, M.J. & Moore, B.R. (2003) Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 261–270.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P. *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010) The art of modelling range shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 330–342.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**, 43–57.
- Escalante, T., Szumik, C. & Morrone, J.J. (2009) Areas of endemism of Mexican mammals: re-analysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**, 468–478.
- Escalante-Pliego, P., Navarro-Sigüenza, A.G. & Peterson, A.T. (1993) A geographic, historical, and ecological analysis of avian diversity in Mexico. *Biological diversity of Mexico: origins and distributions* (ed. by T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa), pp. 282–307. Oxford University Press, New York.
- Espinosa, D., Llorente, J. & Morrone, J.J. (2006) Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography*, **33**, 1945–1958.
- Flores-Villela, O. (1993) Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. *Biological diversity of Mexico: origins* and distributions (ed. by T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa), pp. 115–144. Oxford University Press, New York.
- Fortey, R.A. & Cocks, L.R.M. (1992) The Early Palaeozoic of the North Atlantic region as a test case for the use of fossils in continental reconstruction. *Tectonophysics*, 206, 147–158.
- Geraads, D. (1998) Biogeography of circum-Mediterranean Miocene–Pliocene rodents; a revision using factor analysis and parsimony analysis of endemicity. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, **137**, 273–288.
- Goloboff, P. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**, 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Guralnick, R., Erb, L. & Ray, C. (2012) Mammalian distributional responses to climate changes: A review and research prospectus. *Ecological consequences of climate change: mechanisms, conservation, and management* (ed. by E.A. Beever and J.L. Belant), pp. 85–107. CRC press, Boca Raton, FL.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hodell, D.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J.H., Gilli, A., Grzesik, D.A., Guilderson, T.J., Müller, A.D., Bush, M.B., Correa-Metrio, A., Escobar, J. & Kutterolf, S. (2008) An 85-ka record of climate change in

lowland Central America. *Quaternary Science Reviews*, 27, 1152–1165.

- Holmgren, C., Betancourt, J. & Rylander, K. (2010) A longterm vegetation history of the Mojave–Colorado Desert ecotone at Joshua Tree National Park. *Journal of Quaternary Science*, **25**, 222–236.
- Jakob, S.S., Martínez-Meyer, E. & Blattner, F.R. (2009) Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, **26**, 907–923.
- Martínez-Meyer, E. & Peterson, A.T. (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal* of *Biogeography*, **33**, 1779–1789.
- McVaugh, R. & Rzedowski, J. (1965) Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé et Mosiño. *Kew Bulletin*, **18**, 317–382.
- Metcalfe, S.E. (2006) Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**, 258– 273.
- Metcalfe, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M. & Davies, S.J. (2000) Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico a review. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 699–721.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438–441.
- Morrone, J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **76**, 207–252.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, **51**, 467–494.
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies.* Columbia University Press, New York.
- Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different areas units: when size matters. *Journal of Biogeography*, **29**, 1095–1104.
- Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance.* Columbia University Press, New York.
- Nihei, S.S. (2008) Dynamic endemism and 'general' biogeographic patterns. *Biogeografia*, **3**, 2–6.
- Ortega, B., Vazquez, G., Caballero, M., Israde, I., Lozano, S., Schaaf, P. & Torres, E. (2010) Late Pleistocene–Holocene record of environmental changes in Lake Zirahuen, central Mexico. *Journal of Paleolimnology*, **44**, 745–760.
- Peterson, A.T. & Nyári, A. (2007) Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* spp., in the Neotropics. *Evolution*, **62-I**, 173– 183.

- Phillips, S.J. & Dudík, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161–175.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Platnick, N.I. (1991) On areas of endemism. Australian Systematic Botany, 4, 1–11.
- R Development Core Team (2008) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman and Hall, London.
- Rosen, B.R. & Smith, A. B. (1988) Tectonics from fossils?
 Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tethys* (ed. by M. G. Audley-Charles and A. Hallam), pp. 275–306. Geological Society Special Publication No. 37. Oxford University Press, Oxford.
- Ruddiman, W.F. (2001) *Earth's climate: past and future.* W.H. Freeman & Sons, New York.
- Rzedowski, J. (1994) Vegetación de México. Limusa, México, DF.
- Rzedowski, J., Medina, R. & Calderón de Rzedowski, G. (2005) Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, **70**, 85–111.
- Rzedowski, J., Medina, R. & Calderón de Rzedowski, G. (2007) Segunda restauración de *Bursera ovalifolia* y nombre nuevo para otro componente del complejo de *B. simaruba* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, **81**, 45–70.
- Smith, A.B. & Xu, J. (1988) Palaeontology of the 1985 Tibet Geotraverse, Lhasa to Golmud. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series A, Mathematical and Physical Sciences*, **327**, 53–105.
- Smith, H.M. (1941) 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, B.T., Escalante, P., Hernández Baños, B.E., Navarro-Sigüenza, A.G., Rohwer, S. & Klicka, J. (2011) The role of historical and contemporary processes on phylogeographic structure and genetic diversity in the Northern Cardinal. *Cardinalis cardinalis. BMC Evolutionary Biology*, 11, 136.
- Solomon, S., Bacci, M., Martins, J., Vinha, G. & Mueller, U. (2008) Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. *PLoS ONE*, **3**, e2738.
- Upchurch, P. & Hunn, C.A. (2002) 'Time': the neglected dimension in cladistic biogeography? *Geobios*, **35**, 277–286.

- Van Devender, T.R. (1990) Late Quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change* (ed. by J.L. Betancourt, T.R. Van Devender and P.S. Martin), pp. 134–165. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Walker, S., Brower, A.L., Stephens, R.T.T. & Lee, W.G. (2009) Why bartering biodiversity fails. *Conservation Letters*, 2, 149–157.
- Waltari, E. & Guralnick, R. (2009) Ecological niche modelling of Great Basin montane mammals: examining past and present connectivity of species across basin and ranges. *Journal of Biogeography*, **36**, 148–161.
- Waltari, E., Hijmans, R.J., Peterson, A.T., Nyari, A.S., Perkins, S.L. & Guralnick, R.P. (2007) Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE*, 2, e563.
- Zar, J.H. (1984) *Biostatistical analysis*, 2nd edn. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1 Clades with at least two synapomorphies for Mexican *Bursera* species from the Last Glacial Maximum to the present time.

Appendix S2 Strict consensus cladograms resulting from parsimony analysis of endemicity for each time period.

Appendix S3 Geographical distribution of endemic species in each area of endemism identified for Mexican *Bursera* species from the Last Glacial Maximum to the present time.

BIOSKETCH

Niza Gámez is a biogeographer interested in understanding distributional patterns in an evolutionary context, especially the incorporation of a temporal dimension.

Author contributions: T.E., L.E.E., J.J.M. and N.G. developed the initial design of this research; N.G. debugged the database, conducted the analyses and wrote this paper with the assistance of the other authors; D.E. verified the records of *Bursera* species both geographically and taxonomically.

Editor: Malte Ebach

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix S1 Clades with at least two synapomorphies for Mexican Bursera species from the

|--|

Clade	Synapomorphies
LMG 1	B. cerasifolia, B. epinnata, and B. hindsiana.
LMG 2	B. attenuata, B. multifolia, B. palaciosii, B. palmeri and B. subtrifoliata.
LMG 3	B. arborea, B. confusa, B. instabilis, B. macvaughiana and B. Sarcopoda.
LMG 4	B. coyucencis, B. crenata, B. denticulada, B. fragrantissima,
	B. hintoni, B. infernidialis, B. paradoxa,
	B. sarukhanii, B. staphyleoïdes, B. trifoliolata,
	B. trimera and B. velutina.
LMG 5	B. altijuga, B. aptera, B. arida, B. aspleniifolia, B. biflora,
	B. bolivarii, B. chemapodicta, B. glabrifolia,
	B. krusei, B. linanoe, B. longipes, B. mirandae, B. morelensis,
	B. rzedowski, B. submoniliformis, B. suntui, B. Tecomaca,
	B. vejar-vazquezii and B. xochipalensis.
LMG 6	B. Iancifolia, B. laurihuertae, B. tomentosa, B. Heliae,
	B. isthmica, B. ovalifolia, B. steyemarkii, and B. longicuspis.
PT1	B. acuminata, B. attenuata, B. confusa, B. macvaughiana,
	B. multifolia, B. multijuga, B. palaciosii, B. palmeri,
	B. ribana, B. roseana and B. subtrifoliata.

PT2	B. crenata, B. coyucencis, B. denticulada, B. fragrantissima,
	B. hintoni, B. infernidialis, B. paradoxa, B. Sarukhanii,
	B. staphyleoïdes, B. trifoliolata, B. trimera and B. velutina.
PT3	B. altijuga, B. aptera, B. arida, B. aspleniifolia, B. Biflora,
	B. bolivarii, B. bonetti, B. Chemapodicta, B. glabrifolia,
	B. heliae, B. isthmica, B. lancifolia, B. linanoe, B. laurihuertae,
	B. longipes, B. mirandae, B. morelensis, B. rzedowski,
	B. submoniliformis, B. suntui, B. tecomaca,
	B. vejar-vazquezii and B. xochipalensis.
Appendix S2. Strict consensus cladograms resulting from parsimony analysis of endemicity for each time period, supported by two or more synapomorphies for the LMG time.



synapomorphies for the Present time; **b**) clades for LMG; **c**) geographical estructure of areas of endemism for Current time; **d**) geographical estructure of areas of endemism for LMG time. Colored cells correspond to the areas of endemism for each time.

Appendix S3. Geographical distribution of endemic species in each area of endemism identified for Mexican Bursera species, from the Last Glacial Maximum to the present time.







CAPITULO II. MANEJO DE LA DIMENSIÓN TEMPORAL EN UN ANÁLISIS DE BIOGEOGRAFÍA CLADISTA

Gámez, N., Scheinvar, E. & J. J. Morrone. 2016. A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. doi: 10.1111/jzs.12142

Los cambios geológicos y climáticos son factores de gran relevancia para el proceso evolutivo, ya que promueven eventos de fragmentación y diversificación entre las poblaciones (Croizat, 1958; Nelson y Rosen, 1980; Nelson y Platnick,1981; Avise, 2000; Brooks y McLennan, 2002). Dichos factores operan a gran escala (geográfica y temporal) y afectan de manera simultánea a conjuntos de taxones que ocupan un determinado espacio geográfico durante un mismo periodo de tiempo, produciendo patrones de diferenciación correlacionados, los cuales eventualmente pueden dar origen a eventos de especiación (Folinsbee y Evans, 2012).

Los patrones de diferenciación correlacionados son identificados por la biogeografía cladista, y para ello se requiere cladogramas taxonómicos de áreas (CTA) que, mediante la sustitución de los taxones por las áreas en las que se producen, son derivados de cladogramas taxonómicos (hipótesis filogenéticas). Los CTA representan la distribución de las áreas a través de un conjunto de taxones interrelacionados, sin embargo, por si solos no

representan un patrón de relaciones de área (Parenti y Ebach, 2009). La identificación de patrones únicamente es posible mediante el análisis comparado de distintos CTAs, a partir del enfoque de la biogeografía cladista.

Es ampliamente reconocido que, respecto con los taxones las habitan, las áreas muestran historias biogeográficas complejas y reticuladas (Hovenkamp, 1997; Lieberman, 2000; Upchurch *et al.*, 2002; Lieberman *et al.*, 2007; Upchurch, 2008). Ello en gran medida se debe a que muchos de los patrones no son temporalmente congruentes ya que involucran distintos grupos de taxones y áreas (Nihei, 2008) o bien a que ocurren procesos de contacto secundario entre biotas previamente aisladas (Upchurch y Hunn, 2002).

De ser cierto lo anterior, las relaciones entre áreas deben cambiar en el tiempo, así como los patrones y los taxones que las soportan (Nihei, 2008). Este planteamiento es puesto a prueba en el presente capítulo mediante la implementación de un análisis de biogeografía cladista temporalmente particionado. Para poder separar la señal perteneciente a patrones temporalmente no congruentes, es necesario contar con hipótesis temporalmente explicitas de las relaciones filogenéticas de los taxones e información acerca de su distribución geográfica, para después particionar temporalmente dicha información y analizarla en series de tiempo.

En la búsqueda de patrones de congruencia es común encontrar elementos no congruentes entre los cladogramas taxonómicos de áreas. La no congruencia es referida en la literatura en términos abstractos como elementos de error o cantidad de homoplasia (Sanmartín *et al.*, 2001). Sin embargo, ésta puede estar asociada a dos fenómenos distintos, congruencia/incongruencia y pseudocongruencia/ pseudoincongruencia; y solo la incorporación del tiempo permite distinguir entre éstas. La congruencia y la incongruencia se

refieren a clados que diversificaron de forma sincrónica y exhiben las mismas o diferentes relaciones de área taxón, respectivamente; y la pseudo-congruencia y la pseudo-incongruencia se refieren a clados que diversificaron en diferentes momentos, pero muestran la misma o diferentes relaciones de área taxón, respectivamente (Donoghue y Moore, 2003).

Existen muy pocos trabajos que, partiendo de información temporal, genética y geográfica congruente buscan reconstruir la historia biogeográfica de la Tierra (Upchurch y Hunn, 2002). Sin embargo, lo más común es que los datos temporales sean incorporados para estimar la temporalidad de los eventos de divergencia de linajes, contrastar dicha temporalidad con taxones codistribuidos y en algunos casos discutir sobre su posible relación con eventos históricos (e.g. Donoghue et al., 2001; Sanmartín et al., 2001, 2008; Baker et al., 2005; Ornelas *et al.*, 2013).

En el trabajo de Upchurch y Hunn (2002) se deriva la edad de los taxones a partir de fechas estratigráficas o bien eventos geológicos asociados al establecimiento de las barreras geográficas, muy similar al planteamiento de Heads (2014). En dicho trabajo los cladogramas taxonómicos de áreas son "podados", es decir son eliminados del clado todos aquellos taxones terminales pertenecientes a un estrato temporal distinto del de interés, ya sean más antiguos o más recientes. Esta propuesta presupone la causalidad entre los eventos de diferenciación filogenética y determinados eventos geológicos; agrega incertidumbre a la datación de los clados, incertidumbre relacionada con datos y métodos de fechamiento estratigráfico y no a las hipótesis filogenéticas mismas; limita la posibilidad de poner a prueba los resultados obtenidos con datos independientes, ya que los fechamientos de los estratos geológicos son incorporados de manera directa al analísis; al "podar" los clados, generan una topología parafilética a partir de una topología monofilética; y manejan las fechas

estratigráficas como estados de carácter intrínsecos a los taxones.

Emplear un único esquema (estático) para describir la dinámica de los patrones biogeográficos, resulta inadecuado al momento de reconstruir la historia biogeográfica la biota. Sobre todo si dicho esquema ha sido derivado de comparar topologías de cladogramas áreas posiblemente correspondientes a distintos tiempos, reflejando relaciones entre biotas temporalmente no congruentes. En este sentido, lo ideal es particionar la señal histórica, es decir particionar el conjunto de cladogramas de áreas de acuerdo con los tiempos de origen de los taxones; realizar análisis parciales de cada tiempo; y finalmente comparar éstos en secuencia cronológica con información climática, geográfica y temporalmente explicitas.

Lograr establecer conexión directa entre hipótesis filogenéticas datadas e hipótesis geológicas/paleoclimáticas para un periodo de tiempo geológico determinado, hace posible formular escenarios geo-bióticos plausibles y permite hacer inferencias robustas acerca de los procesos que han moldeado la evolución de las biotas (Morrone, 2009). Este planteamiento, brinda una estructura metodológica robusta para ser tomada como base en los análisis biogeográficos. Dicho de otra forma, todo análisis biogeográfico debe buscar la identificación de patrones filogenética, espacial y temporalmente congruentes.

Una de las zonas mejor estudiadas a nivel mundial (i.e trabajos filogenéticos, biogeográficos, paleoclimáticos y geológicos), es la región de los desiertos cálidos de Norte América, razón por la cual representa un excepcional modelo para el estudio de procesos asociados a la diversificación la biota. Los principales eventos geológicos y climáticos que han modelado la evolución de estas regiones áridas ocurrieron durante los últimos 28 millones de años (Riddle, 1995), siendo los más significativos, los registrados entre los 15 y los 2 M.a A. P. (Gradstein et al., 2004; Wilson y Pitts, 2010).

Con base en lo anterior, en el presente capítulo se llevó a cabo un análisis de biogeografía cladista con rebanado temporal. Para lo cual se partió de hipótesis temporalmente explícitas de las relaciones filogenéticas de diferentes taxones e información acerca de su distribución geográfica. Dicha información fue dividida y analizada con herramientas de la biogeografía cladista, de acuerdo a distintos segmentos del tiempo geológico. Como caso de estudio, nos enfocamos en analizar la biota asociada a los desiertos cálidos de Norte América.

¹Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico; ²Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Cidade Universitária, São Paulo, SP, Brazil; ³Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts

NIZA GÁMEZ¹, SILVIO S. NIHEI², ENRIQUE SCHEINVAR³ and JUAN J. MORRONE¹

Abstract

We implemented a temporally dynamic approach to the cladistic biogeographic analysis of 13 areas of North American deserts and several plant and animal taxa. We undertook a parsimony analysis of paralogy-free subtrees based on 43 phylogenetic hypotheses of arthropod, vertebrate and plant taxa, assigning their nodes to three different time slices based on their estimated minimum ages: Early-Mid-Miocene (23-7 Ma), Late Miocene/Pliocene (6.9-2.5 Ma) and Pleistocene (2.4-0.011 Ma). The analyses resulted in three general area cladograms, one for each time slice, showing different area relationships. They allowed us to detect influences of different geological and palaeoclimatological events of the Early-Mid-Miocene, Late Miocene/Pliocene and Pleistocene that might have affected the diversification of the desert biota. Several diversification events in the deserts of North America fluctuations had the highest impact during the Pleistocene.

Key words: Area relationships - deserts - evolutionary biogeography - general area cladograms - Mexico

Introduction

Evolutionary biogeography analyses the geographic dynamics of different taxa and reconstructs the assembly of biotas through time (Riddle et al. 2008). Large-scale geographic events affect taxa that share a common geographic range and coexist over the same time period, producing correlated diversification patterns (Folinsbee and Evans 2012). These diversification patterns can be identified using phylogenetic and geographic data to generate testable hypotheses (Morrone 2009). Within this evolutionary biogeographic framework, cladistic methods have proven to be effective to identify patterns of correlated diversification. The simultaneous analysis of different co-distributed taxa is a powerful approach that may reveal patterns that are not apparent from single-taxon analyses.

Biogeographic areas and the biotas they harbour have complex and reticulated histories. This could be due to geological and palaeoclimatological events that might provide ambiguous or even contradictory signal over time (Upchurch and Hunn 2002; Nihei 2008). In the absence of temporal information, any connection between biogeographic patterns and their underlying causes may be misleading (De Bruyn et al. 2013), particularly when there are inconsistencies between different time frames resulting in 'pseudo-congruence' or 'pseudo-incongruence' (Donoghue and Moore 2003). Pseudo-congruence occurs when the area cladograms of different taxa show the same area relationships, although the taxa diversified at different times, presumably under different underlying causes or repetitive causes acting at different times. Pseudo-incongruence occurs when different area cladograms show conflict but the age of the taxa indicates that they diversified in response to the same events. Distinct lineages and clades may have different temporal histories associated to different historical events, and the relative relevance of each of these events can be segregated only if we can estimate their time of origin and separate them according to time slices (Upchurch et al. 2002; Cecca et al. 2011). Temporal estimates of both geological events and divergence times are essential when hypothesizing on biogeographic patterns and their underlying processes.

Cladistic biogeographic hypotheses should be associated to a given time interval (temporally dynamic) and not represent atemporal general hypotheses (Nihei 2008). For example, the area cladograms of two taxa that originated and diversified during the Eocene and Miocene, respectively, should be analysed independently. By associating dated molecular phylogenetic trees and geological/palaeoclimatological data for a given time period, it might be possible to integrate a plausible geobiotic scenario and infer the processes that shaped biotic evolution (Morrone 2009). Spatially and temporally explicit hypotheses about biotic processes are based on the congruence between geographic and genetic patterns of independent lineages that emerged at the same time (Riddle et al. 2008). Temporal data are frequently used to estimate the minimum dates of divergence events, but they may be used also to contrast the dates of co-distributed taxa and to discuss their possible association with historical events (Donoghue et al. 2001; Sanmartín 2001; Sanmartín et al. 2008; Baker et al. 2005; Ornelas et al. 2013). For example, Folinsbee and Evans (2012) and Bagley and Johnson (2014) integrated explicitly temporal, genetic and geographically congruent information of different clades to reconstruct the biogeographic history of North and central American areas.

North American warm deserts represent an exceptional model for studying the historical assembly and diversification of a biota (Riddle and Hafner 2006; Hafner and Riddle 2011). The main geological and climatological events that drove the evolution of these arid regions occurred during the last 28 Myr (Riddle 1995), being the most significant those from the Neogene, specifically between ~15 and 2 Ma (Gradstein et al. 2004; Wilson and Pitts 2010a). Four main events have been hypothesized to impact the biotic history of North American deserts: (1) a large part of North America, including present desert areas, changed from subtropical forests to subhumid woodland savannas during the Late Eocene and Oligocene, 40–24 Ma (Axelrod 1950; Webb 1977); (2) present desert vegetation of the western United States

Corresponding author: Juan J. Morrone (juanmorrone2001@yahoo.com. mx)

Contributing author: Niza Gamez (nizagt@gmail.com), Silvio S. Nihei (silvionihei@gmail.com), Enrique Scheinvar (escheinvar@gmail.com)

(Great Basin, Mojave and Sonoran Deserts) developed in local dry sites during the Early Neogene drying trend, no older than Mid-Miocene (Axelrod 1948); (3) Late Neogene uplift was the main period influencing the formation of the deserts of North America (Wilson and Pitts 2010a), and there was a trend towards lowered yearly rainfall shifting seasonal distribution of rain and increased ranges and extremes of temperature during the Neogene (Axelrod 1948; Wilson and Pitts 2010a); and (4) there have been successive contractions/expansions of the distributional ranges of taxa caused by climate changes during the Pleistocene (Van Devender 1990; Metcalfe et al. 2000; Lindell et al. 2006; Metcalfe 2006; Holmgren et al. 2010).

Understanding the mechanisms underlying the assembly and evolution of North American warm deserts is a major challenge that requires interdisciplinary collaboration, especially focused on molecular phylogenies and fossil assemblages of species-rich but poorly sampled areas. The integration of molecular phylogenetic data into a cladistic biogeographic framework for different time slices may allow to analyse empirically the dynamic area relationships over time. Additionally, temporally explicit geological/palaeoclimatological data can be incorporated to formulate a plausible geobiotic scenario to explain the processes that shaped the biotic evolution of North American warm deserts during the last 20 Ma.

Our objective is to formulate spatially explicit temporal cladistic biogeographic hypotheses on the dynamism of area relationships among North American warm deserts, based on genetic divergence patterns among co-distributed lineages along three time slices (Early-Mid-Miocene, Late Miocene–Pliocene and Pleistocene), and to correlate them with geological/palaeoclimatological data.

Materials and Methods

We analysed 13 North American desert and xeric areas (Fig. 1, areas A-H, M-P), which were previously identified as biogeographic units (Morrone 2005; Riddle and Hafner 2006; Hafner and Riddle 2011; Wilson and Pitts 2010a). Additionally, we included five outgroup areas with taxa for which distribution is shared with the North American deserts: Western Transmexican Volcanic Belt, Eastern Transmexican Volcanic Belt, central Mexican Pacific Coast, South Mexican Pacific Coast and Sierra Madre del Sur (Fig. 1, areas I-L, Q). We analysed the geographic distribution and phylogenetic relationships of five lineages of arthropods, 24 lineages of vertebrates and 13 lineages of plants, which are mostly exclusive to desert or xeric habitats (Table S1). For these taxa, dated phylogenetic analyses are available in the literature and the distributional ranges of their species correspond to the areas analysed. From the phylogenies analysed, we constructed taxonarea cladograms replacing the terminal taxa by the area(s) inhabited by them. Nodes whose taxa were distributed into the study area were assigned to three different time slices based on their estimated minimum ages of divergence: Early-Mid-Miocene (23-7 Ma), Late Miocene/Pliocene (6.9-2.5 Ma) and Pleistocene (2.4-0.011 Ma). The date of the basal node of each cladogram was used to define the minimum age of each taxon. This age was treated as relative, as reference for allocation to specific time slices.

To obtain the general area cladograms, we undertook a parsimony analysis of paralogy-free subtrees (Morrone 2009, 2014). This method consists of three steps: (1) for each taxon-area cladogram, duplicated or redundant areas in the descendants of a node are eliminated with preference to the most recent, so that geographic paralogy is eliminated or reduced significantly, and data are associated only with informative nodes (paralogy-free subtrees); (2) a data matrix is compiled, scoring the presence of an informative node in an area with '1' and its absence with '0'; and (3) a parsimony analysis of the data matrix is undertaken to identify the general area cladogram.

According to the minimum age of each taxon, we constructed three data matrices (Data Matrices), each one corresponding to a different time slice, based on the 18 areas analysed and the 201 nodes derived from the paralogy-free subtrees. To obtain the general area cladograms, matrices were analysed using TNT V.1.1 (Goloboff et al. 2000). The effect of homoplasy was explored by conducting different implied weight analyses (Goloboff 1993), with constants of concavity (k) set to a different integer value from between 1 and 12, where 1 is weighted most severely against homoplastic characters. We chose results with k = 3, because they preserved the clades obtained with the lowest values, which restricted homoplasy too severely, and maximized the number of synapomorphies. Of the resultant general area cladogram obtained, we identified the clades supported by at least two synapomorphies.

An exhaustive bibliographic search was made to identify the main geological events associated with the time slices and the geographic areas analysed. It is important to note that these geological events are hypotheses, capable of being falsified given new data. As for any biogeographic/ evolutionary study, future geological discoveries and interpretations may change their meaning for the biotic results obtained herein.



Fig. 1. Areas analysed. A, Mojave desert; B, Baja California peninsula; C, Sonoran desert; D, Colorado Plateau; E, Chihuahuan desert; E', Madrean Archipelago; F, Tamaulipas Scrub; G, Central Mexican Plateau; H, Sierra Madre Oriental; I, Central Mexican Pacific Coast; J, Western Transmexican Volcanic Belt; K, Eastern Transmexican Volcanic Belt; L, Sierra Madre del Sur; M, California Coast; N, Great Basin; O, Great Plains; P, Gulf Coastal Plain (north); Q, Southern Mexican Pacific Coast.

Results

For each data matrix corresponding to a different time slice, a single most parsimonious general area cladogram was obtained. These general area cladograms show different area relationships (Fig. 2).

In the general area cladogram from the Early-Mid-Miocene time slice (T1), three main clades may be identified (Fig. 2a). One clade (purple) includes the Great Basin, Colorado Plateau, Great Plains, Madrean Archipelago and Chihuahuan Desert. The second clade (red) includes eastern and western Transmexican Volcanic Belt, central Mexican Plateau and Sierra Madre Oriental. A third clade (green) includes the central Mexican Pacific, California coast, Baja California peninsula, Mojave Desert and Sonoran Desert.

In the general area cladogram that corresponds to the Late Miocene/Pliocene time slice (T2), three main clades may be identified (Fig. 2b). One clade (purple) includes the Great Basin, Colorado Plateau and Great Plains. A second clade (red) includes the central Mexican Plateau and Sierra Madre Oriental. A third clade (green) includes California Coast, Baja California Peninsula, Sonoran Desert, Madrean Archipelago and Chihuahuan Desert.

In the general area cladogram that corresponds to the Pleistocene time slice (T3), three main clades may be identified



Fig. 2. General area cladograms and corresponding maps obtained for the different time slices. a, Early-Mid-Miocene (T1); b, Late Miocene/Pliocene (T2); c, Pleistocene (T3). Numbers correspond to the number of taxon-area cladograms supporting the nodes. Letters correspond to the areas analysed as in Figure 1. Colours denote the different clades.

(Fig. 2c). One clade (purple) includes the Great Basin, Colorado Plateau and Great Plains. The second (green) includes the Madrean Archipelago, Chihuahuan, Sonoran and Mojave Deserts. A third clade (yellow) includes California Coast and Baja California peninsula.

The identified geological events that might be correlated to the general area cladograms obtained for the different time slices (Fig. 3) are as follows:

Early-Mid-Miocene time slice (23-7 Ma; Fig. 3a)

Important geological events occurred over this period with consequences for the lowland biota of central Mexico: (1) Late uplift of the Sierra Madre Occidental at the west part of central Mexico ($\sim 22-20$ Ma) developing an extensive rain shadow and promoting the formation of thorn scrub lowlands. (2) Early magmatic episodes of the incipient Transmexican Volcanic Belt during Early to Mid-Miocene (19–8 Ma), beginning in the east and proceeding westward over the east part. (3) Propagation of the East Pacific rise into the continental margin, resulting in the break-up of Baja California (Guerrero terrene) from the North American plate.

In southern United States: (4) Major tectonic activity of the San Andreas Fault System was changing the topography of the California Coasts; the central portion over the Late Oligocene and Early Miocene (~28–20 Ma), and the northern and Los Angeles/Carrizo portion during all the Miocene (Griscom and Jachens 1989; Gray et al. 2014; Kendrick et al. 2015). (5) Formation of the Colorado River between the Great Basin and Colorado Plateau was at a medium stage, with drains over the south-east into the Madrean Archipielago (House et al. 2008; McDougall 2008). (6) Extension (Late Oligocene–Early Miocene) of the Rio Grande rift between the Colorado Plateau and Great Plains was at an early phase (Morgan and Golombek 1984).

Late Miocene/Pliocene time slice (6.9-2.5 Ma; Fig. 3b)

(7) During the Late Pliocene, the Transmexican Volcanic Belt underwent magmatic episodes at different points along the current eastern and western portions, continuing the formation of the mountain range (Ferrari et al. 2011). (8) The California Gulf opened (4–5 Ma), and the Baja California Peninsula was displaced to the north-west, being the Cabo region, the last part to separate from the continent (Carreño and Helenes 2002). (9) Events of marine incursions over the lowlands that now make up the California coast (McDougall 2008) and in the California Gulf, inundating parts of Arizona, Sonora and Sinaloa states; the line coast of these areas assumed its present configuration until 3 Ma (Carreño and Helenes 2002; McDougall 2008). (10)

Extensional tectonism of the Colorado Plateau (6-5 Ma) was an important factor in the excavation of the Grand Canyon and in the establishment of the present drainage pattern of the Colorado River to the California Gulf. The formation of the Colorado River (~10 Ma) was at its late stage, over which its riverbed suffered a major excavation and changed its orientation, draining into the California Gulf (Dorsey and Lazear 2013). There were relevant uplift events of the Great Basin (11), the Colorado Plateau (12) and the Sierra Nevada (13), between 7 and 3 Ma, generating an intense rain shadow that contributed to the aridification of the Mojave, Chihuahua and Sonoran Deserts (Huber 1981; Dumitru 1990; Pelletier and Cline 2007; Wilson and Pitts 2010a). (14) Finally, a major extension of the Rio Grande rift was responsible for the modern configuration of the Basin and Range of the Río Grande (Morgan and Golombek 1984).

Pleistocene time slice (2.4–0.011 Ma; Fig. 3c)

(15) Main magmatic episodes of the Transmexican Volcanic Belt were closing the mountain range over central Mexico (Ferrari el at. 2011). (16) Major tectonic activity of San Andreas Fault System in central/southern portions during the last 5 Ma was moving the terrains eastward more than 100 km (Griscom and Jachens 1989; Gray et al. 2014; Kendrick et al. 2015). (17) More than 11 glacial advances of the polar ice sheet affected and lowered the temperature in $5-6^{\circ}$ C throughout North America promoting latitudinal or altitudinal displacements in the distribution of the biota (Richmond and Fullerton 1986; Barendregt and Duk-Rodkin 2011).

Discussion

The combined use of geographic data, dated phylogenies and geological data allowed us to assess the processes underlying the biogeographic history of North American deserts. Temporal data are critical for understanding complex evolutionary patterns and are frequently incorporated into taxon phylogenies to estimate the age of speciation events (e.g. Donoghue et al. 2001; Sanmartín 2001; Sanmartín et al. 2008).

Based on the different general area cladograms corresponding to the three time slices analysed and the identified geological events, we were able to infer dynamic area relationships among North American deserts over time. In most cases, these relationships have been identified by previous analyses, indicating that past historical events could have shaped current distributional patterns, remaining nearly unchanged even after most recent events. Riddle and Hafner (2006), Hafner and Riddle (2011) analysed the biogeographic relations of several of the regional deserts analysed herein, using Brooks parsimony analysis (BPA).



Fig. 3. Geological events described on text. a, Early-Mid-Miocene time slice (T1); b, Late Miocene/Pliocene time slice (T2); c, Pleistocene time slice (T3). Numbers as described in the text.

The results obtained by us are not entirely consistent with those reported by them, probably due to methodological issues (e.g. time slicing) and taxon sampling. In our case, we included a larger data set of taxa, although these authors were stricter in selecting desert-adapted taxa.

Early-Mid-Miocene time slice

The relationship of the Madrean Archipielago and the Chihuahuan Desert with the Great Basin, Colorado Plateau and Great Plains is partially congruent with a cladistic biogeographic analysis (Escalante et al. 2007) that detected an east-west division of Mexico attributed to Miocene. Over this period, the main uplift events of the Rocky Mountains and the Colorado Plateau were not completed and the geological features of the Colorado River basin and the Río Grande rift were in formation, causing greater topographical and climatic affinity conditions in all this area (Morafka 1977), and explaining the ancestral distribution of the biota (Lamb et al. 1997; Smith and Farrell 2005; Haenel 2007). In addition, this integration could be related with global cooling shift, marked an abrupt and extreme shift from mesic to xeric in the northern terranes. Hafner and Riddle (2011) considered that this pattern occurred during the Early Oligocene; however, our results suggest that Mid-Oligocene was also relevant.

At this time, the Transmexican Volcanic Belt was under formation, and the currently recognized north-south axis that roughly divides Mexico was incipient. This explains the ancestral connection of the biotas of the central Mexican Plateau, the Sierra Madre Oriental, and eastern and western Transmexican Volcanic Belt. This same pattern has been reported using genetic data for plants (Sosa et al. 2009; Ornelas et al. 2010; Gándara and Sosa 2014; Ruiz Sánchez and Ornelas 2014), insects (Wilson and Pitts 2010a,b) and several taxa analysed together (Riddle and Hafner 2006).

At the Early-Mid-Miocene, the opening of the California Gulf had not taken place (Helenes and Carreño 1999) and the Baja California peninsula was joined to the central Mexican Pacific Coast, explaining the inclusion of this area into the clade of the Sonoran and Mojave Deserts. On the other hand, the Grand Canyon had not achieved its current excavation, the southern portion of the Colorado River drainage was incipient and run eastward, and portions of the states of Arizona, Sonora and Sinaloa were not under water, promoting an ancestral continuous distribution of the biota over the Mojave Desert, the Sonoran Desert and the Baja California Peninsula. This pattern has been also reported by Riddle et al. (2000a,b) and Devitt (2006).

Late Miocene/Pliocene time slice

In this time slice, the main uplift events of the Rocky Mountains and the Colorado Plateau, as well as the extension of the Great Basin were completed. Additionally, the altitudinal and climatic differentiation of the Chihuahuan Desert occurred (Morafka 1977). These geological changes increased the fragmentation of the biota between the cold and warm deserts and stopped the moisture from the easterlies, increasing the aridity in all the areas south of the United States. These events could have been promoted by the biotic integration of the Madrean Archipielago, the Chihuahuan Desert and the Sonoran Desert in an ancestral biota. Within this area, some authors have mentioned that the fragmentation of the Sonoran Desert from the Madrean Archipelago and Chihuahuan Desert related this with the late uplift of the Sierra Madre Occidental (Riddle and Hafner 2006; Hafner and Riddle 2011; Wilson and Pitts 2010a); however, the major geological events in the northern portion of this mountain range occurred

between 25 and 17 Ma (Ferrari et al. 2007; Murray et al. 2013), so the cause is still unclear. On the other hand, the non-integration of the Mojave Desert in this clade may be related to a marine incursion of the California Gulf (or freshwater lakes) inundating parts of Arizona, Sonora and Sinaloa; the tectonic activity of the San Andreas Fault System; the major excavation of the Grand Canyon; and the changes in the drainage pattern of the Colorado River, from east to west, isolating the area.

The California Coast and Baja California peninsula appear as sister areas of the group conformed by the Sonoran Desert, Madrean Archipielago and Chihuahuan Desert. This pattern is partially consistent with that reported by Hafner and Riddle (2011), for whom the biota of the Baja California Peninsula has an independent evolutionary history of these regional deserts. Over this period, the Colorado River changed its drainage pattern to the newly formed California Gulf, and important oceanic transgressions occurred in the states of Arizona, Sonora and Sinaloa. All this broke the ancestral relationship between the California Coast and Baja California peninsula with the Sonoran Desert observed over the Early-Mid-Miocene. These events are broadly consistent with those reported by several studies (Klicka and Zink 1997; Orange et al. 1999; Shaffer et al. 2004; Jaeger et al. 2005; Devitt 2006; Douglas et al. 2006; Moore and Jansen 2006; Riddle and Hafner 2006; Hafner and Riddle 2011; Wilson and Pitts 2010a,b).

The clade that includes the central Mexican Plateau and Sierra Madre Oriental, but not the eastern and western Transmexican Volcanic Belt, is temporally consistent with the magmatic episodes of the Transmexican Volcanic Belt. These results support the reports of several species for which the Transmexican Volcanic Belt acted as a vicariant barrier between the Chihuahuan Desert and the Tehuacán-Cuicatlán Valley.

Pleistocene time slice

The relationships of this period were marked by the repeated cycles of isolation and expansion promoted by several cold and warm pulses during the last 2.5 Ma. The Great Basin, Colorado Plateau and Great Plains constitute a well-supported group of the cold deserts to the north. The warm deserts show the conformation of two sister groups: Mojave and Sonoran deserts, as sister groups of the Madrean Archipielago and the Chihuahuan Desert. The independent pattern formed by the California Coast and Baja California peninsula from the warm deserts may be related to the activity of the San Andreas Fault System and the drainage of the Colorado Basin. Given the topography of the California Coast and Baja California peninsula and the potential barrier effect of the San Andreas Fault System and Colorado Basin, it is likely that the movements of the biota during this period of time were mostly latitudinal, promoting differentiation. The split between the California Coast and Baja California peninsula might be related with a seaway event ~1 Ma however, there is no evidence for continuous marine sediments across this region. Other authors postulate that this seaway was older (Dolby et al. 2015). This pattern has been the result of temporary range fragmentation, followed by secondary contact zones during glacial and interglacials periods (Lindell et al. 2006). This pattern was broadly detected with genetic data for plants (Garrick et al. 2009), crustaceans (Peterson et al. 2013), fish (Bernardi 2014) and molluscs (Fenberg et al. 2014). Similarly, this dynamics of expansion/contraction along the latitudinal gradient may explain the close relationship of the Mojave and Sonoran deserts in this time slice, suggesting a secondary contact of their biotas promoted by climatic changes. This pattern has been also detected with plants (Fehlberg and Ranker 2009), mammals (Jezkova

et al. 2009; Bell et al. 2010), amphibians (Oláh-Hemmings et al. 2010) and different taxa analysed together (Wood et al. 2013).

On the other hand, it is worth mentioning that when multiple calibration dates are used, a large range of variation in the date estimates of the nodes may be due to several problems, namely the input phylogenies, the assembly of these hypotheses, the methodological uncertainty of the dates of phylogenies or geological data or the assumptions of the molecular clocks. Thus, results from this kind of analysis should be taken cautiously. To reduce the degree of uncertainty by methodological artefacts, we would need to collect more data, the greater the number of taxa less uncertainty in the assumptions made. Furthermore, if data (phylogenies, range estimates and dates) are corroborated or consistent with causal mechanisms (geological or climatical events), this can support or refute causal biogeographic hypotheses of evolutionary divergence, or assist in the construction of novel biogeographic hypotheses (Folinsbee and Evans 2012).

The cladistic biogeographic analysis of separate time slices allowed us to detect different geological and palaeoclimatological events of the Early-Mid-Miocene, Late Miocene/Pliocene and Pleistocene that might have affected the diversification of the desert biota. Several diversification events in the deserts of North America might have been driven by the Neogene uplift events, namely marine incursion, the opening of the California Gulf and geological changes on the Colorado Basin during the Miocene-Pliocene; whereas climatic fluctuations had the highest impact during the Pleistocene. These results show empirically that temporal estimates of both geological events and divergence times of taxa can be integrated to formulate biogeographic hypothesis. In a biogeographic analysis where the timing of the taxa is not distinguished, the connection between the detected patterns and their underlying causes may be obscured (Donoghue and Moore 2003). For this reason, it is important that biogeographic analyses try to incorporate the temporal dimension, that is any biogeographic pattern should be seen as an explicit assumption in biotic, geographic and temporal sense.

Acknowledgements

NG thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Camilo and Luciana for motivation and happiness of life. SSN received financial support from FAPESP (proc. n. 2013/05131-6). We are grateful to Gabriela Castellanos-Morales, Malte C. Ebach, Luis E. Eguiarte, Alejandra Moreno-Letelier and two anonymous reviewers for valuable comments.

References

- Axelrod DI (1948) Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time. Evolution 2:127–144.
- Axelrod DI (1950) Evolution of desert vegetation in western North America. In: Axelrod DI (ed), Studies in Late Tertiary Paleobotany, Vol 590: Carnegie Institution of Washington Publication, Washington, D.C., Pp 215–323.
- Bagley JC, Johnson JB (2014) Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. Biol Rev Cambridge Philos Soc 89:767–790.
- Barendregt RW, Duk-Rodkin A (2011) Chronology and extent of Late Cenozoic ice sheets in North America: a magnetostratigraphical assessment. In: Ehlers J, Gibbard PL, Hughes PD (eds), Quaternary Glaciations-Extent and Chronology: A Closer Look. Elsevier, Oxford. Pp 419–426.
- Bell KC, Hafner DJ, Leitner P, Matocq MD (2010) Phylogeography of the ground squirrel subgenus *Xerospermophilus* and assembly of the Mojave Desert biota. J Biogeogr 37:363–378.
- Bernardi G (2014) Baja California disjunctions and phylogeographic patterns in sympatric California blennies. Frontiers Ecol Evol 2:1–9.

doi: 10.1111/jzs.12142

© 2016 Blackwell Verlag GmbH

- Brooks DR, Folinsbee KE (2005) Paleobiogeography: documenting the ebb and flow of evolutionary diversification. Paleontol Soc Pap 11:15– 43.
- Brooks DR, McLennan DA (2001) A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. J Biogeogr 28:757–767.
- Carreño AL, Helenes J (2002) Geology and ages of the islands. In: Case TJ, Cody ML, Ezcurra E (eds), A New Island Biogeography of the Sea of Cortes, Oxford Univ. Press, New York, Pp 14–40.
- Cecca F, Morrone JJ, Ebach MC (2011) Biogeographical convergence and time-slicing: concepts and methods in cladistic biogeography. In: Upchurch P, McGowan A, Slater C (eds), Palaeogeography and Palaeobiogeography: Biodiversity in Space and Time. Systematics Association Special Volume. Taylor and Francis, CRC Press, Boca Raton, FL, Pp 1–12.
- Crisp MD, Trewick SA, Cook LG (2011) Hypothesis testing in biogeography. Trends Ecol Evol 26:66–72.
- De Bruyn M, Stelbrink B, Page TJ, Phillips MJ, Lohman DJ, Albrecht C, Hall R, von Reintelen K, Ng P, Shih H, Carvalho GR, von Reintelen T (2013) Time and space in biogeography: response to Parenti and Ebach (2013). J Biogeogr **40**:2204–2206.
- Devitt TJ (2006) Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic-Neotropical transition. Mol Ecol **15**:4387–4407.
- Dolby GA, Bennett SEK, Lira-Noriega A, Wilder BT, Munguía-Vega A (2015) Assessing the geological and climatic forcing of biodiversity and evolution surrounding the Gulf of California. J Southwest 57:391–456.
- Donoghue MJ, Moore BR (2003) Toward an integrative historical biogeography. Integr Compar Biol 43:261–270.
- Donoghue MJ, Bell CD, Li J (2001) Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. Int J Plant Sci 162:S41–S52.
- Dorsey RJ, Lazear G (2013) A post-6 Ma sediment budget for the Colorado River. Geosphere **9**:781–791.
- Douglas ME, Douglas MR, Schuett GW, Porras LW (2006) Evolution of rattlesnakes (Viperidae; *Crotalus*) in the warm deserts of western North America shaped by Neogene vicariance and Quaternary climate change. Mol Ecol 15:3353–3374.
- Dumitru TA (1990) Subnormal Cenozoic geothermal gradients in the extinct Sierra Nevada magmatic arc: consequences of Laramide and Post-Laramide shallow-angle subduction. J Geophys Res Solid Earth 1978–2012:4925–4941.
- Escalante T, Rodríguez G, Cao N, Ebach MC, Morrone JJ (2007) Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. Naturwissenschaften 94:561–565.
- Fehlberg SD, Ranker TA (2009) Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular Deserts. Mol Phylog Evol 50:326–335.
- Fenberg PB, Posbic K, Hellberg ME (2014) Historical and recent processes shaping the geographic range of a rocky intertidal gastropod: phylogeography, ecology, and habitat availability. Ecol Evol 4:3244– 3255.
- Ferrari L, Valencia-Moreno M, Bryan S (2007) Magmatism and tectonics of the Sierra Madre Occidental and its relation with the evolution of the western margin of North America. Geol Soc Amer Spec Pap 422:1–39.
- Folinsbee KE, Evans DC (2012) A protocol for temporal calibration of general area cladograms. J Biogeogr 39:688–697.
- Gándara E, Sosa V (2014) Spatio-temporal evolution of *Leucophyllum pringlei* and allies (Scrophulariaceae): a group endemic to North American xeric regions. Mol Phylog Evol **76**:93–101.
- Garrick RC, Nason JD, Meadows CA, Dyer RJ (2009) Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. Mol Ecol 18:1916–1931.
- Goloboff PA (1993) Estimating character weights during tree search. Cladistics 9:83–91.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon K (2000) TNT tree analysis using new technology. Beta Test Version v. 0.1. Available at: http:// www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/.
- Gradstein F, Ogg JG, Smith AG, Bleeker W, Lourens LJ (2004) A new geological time scale, with special reference to Precambrian and Neogene. Episodes 27:83–99.

- Grande L (1985) The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. Paleobiology **11**:34–243.
- Gray HJ, Owen LA, Dietsch C, Beck RA, Caffee MA, Finkel RC, Mahan SA (2014) Quaternary landscape development, alluvial fan chronology and erosion of the Mecca Hills at the southern end of the San Andreas Fault zone. Quat Sci Rev 105:66–85.
- Griscom A, Jachens RC (1989) Tectonic history of the north portion of the San Andreas Fault System, California, inferred from gravity and magnetic anomalies. J Geophys Res 94:3089–3099.
- Haenel GJ (2007) Phylogeography of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*: responses of populations to past climate change. Mol Ecol **16**:4321–4334.
- Hafner DJ, Riddle BR (2011). Boundaries and barriers of North American warm deserts: an evolutionary perspective. In: Upchurch P, McGowan A, Slater C (eds), Palaeogeography and Palaeobiogeography: Biodiversity in Space and Time. The Systematics Association Special Volume Series, CRC Press, Boca Raton, Pp 75–113.
- Helenes J, Carreño A (1999) Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. J South Amer Earth Sci 12:589–605.
- Holmgren CA, Betancourt JL, Rylander KA (2010) A long-term vegetation history of the Mojave-Colorado desert ecotone at Joshua Tree National Park. J Quat Sci 25:222–236.
- House PK, Pearthree PA, Perkins ME (2008) Late Cenozoic drainage history of the southwestern great basin and lower Colorado river region: geologic and biotic perspectives. Geol Soc Amer Spec Pap 439:335–353.
- Huber NK (1981) Amount and timing of late Cenozoic uplift and tilt of the central Sierra Nevada, California; evidence from the upper San Joaquin River basin. United States Government Printing Office, Professional Paper 1197.
- Hunn CA, Upchurch P (2001) The importance of time/space in diagnosing the causality of phylogenetic events: towards a "chronobiogeographical" paradigm? Syst Biol **50**:391–407.
- Jaeger JR, Riddle BR, Bradford DF (2005) Cryptic Neogene vicariance and Quaternary dispersal of the red-spotted toad (*Bufo punctatus*): insights on the evolution of North American warm desert biotas. Mol Ecol 14:3033–3048.
- Jezkova T, Jaeger JR, Marshall ZL, Riddle BR (2009) Pleistocene impacts on the phylogeography of the desert pocket mouse (*Chaetodipus penicillatus*). J Mammal **90**:306–320.
- Kendrick KJ, Matti JC, Mahan SA (2015) Late Quaternary slip history of the Mill Creek strand of the San Andreas fault in San Gorgonio Pass, southern California: the role of a subsidiary left-lateral fault in strand switching. Geol Soc Amer Bull 127:825–849.
- Klicka J, Zink RM (1997) The importance of Recent Ice ages in speciation: a failed paradigm. Science 277:1666–1669.
- Lamb T, Jones TR, Wettstein PJ (1997) Evolutionary genetics and phylogeography of tassel-eared squirrels (*Sciurus aberti*). J Mammal 78:117–133.
- Lindell J, Ngo A, Murphy RW (2006) Deep genealogies and the midpeninsular seaway of Baja California. J Biogeogr 33:1327–1331.
- McDougall K (2008) Late Cenozoic drainage history of the southwestern Great Basin and Lower Colorado river region: geologic and biotic perspectives. Geol Soc of Amer Spec Pap 439:355–373.
- Metcalfe SE (2006) Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. Ann Missouri Bot Gard 93:258–273.
- Metcalfe SE, O'Hara SL, Caballero M, Davies SJ (2000) Records of late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – a review. Quat Sci Rev 19:699–721.
- Moore MJ, Jansen RK (2006) Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). Mol Phylog Evol **39**:668–687.
- Morafka D (1977) Is there a Chihuahuan Desert? Quantitative evaluation through a herpetofaunal perspective. In: Wauer RH, Ridskin DH (eds), Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region, United States and Mexico. National Park Service, Washington, D.C, Pp 437–454.
- Morgan P, Golombek MP (1984) Factors controlling the phases and styles of extension in the northern Rio Grande rift. In: Baldridge WS,

Dickerson PW, Riecker RE, Zidek J (eds), New Mexico Geological Society Guidebook 35, Albuquerque, Pp 13–19.

- Morrone JJ (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. Rev Mex Biodivers 76:207–252.
- Morrone JJ (2009) Evolutionary Biogeography: An Integrative Approach with Case Studies. Columbia University Press, New York 301 p.
- Morrone JJ (2014) Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. Cladistics **30**:202–214.
- Mulcahy DG, Mendelson JR (2000) Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. Mol Phylog Evol 17:173–189.
- Murray B, Busby CJ, Ferrari L, Solari LA (2013) Synvolcanic crustal extension during the mid-Cenozoic ignimbrite flare-up in the northern Sierra Madre Occidental, Mexico: evidence from the Guazapares Mining District region, western Chihuahua. Geosphere 9:1201–1235.
- Neiswenter S (2011) Phylogeography of three heteromyid taxa: insight on the evolution of a North American arid grassland rodent guild, PhD Thesis, University of Nevada, Las Vegas.
- Nihei SS (2008) Dynamic endemism and general biogeographic patterns. Biogeografía 3:2-6.
- Oláh-Hemmings V, Jaeger JR, Sredl MJ, Schlaepfer MA, Jennings RD, Drost CA, Bradford DF, Riddle BR (2010) Phylogeography of declining relict and lowland leopard frogs in the desert Southwest of North America. J Zool 280:343–354.
- Orange DI, Riddle BR, Nickle DC (1999) Phylogeography of a wideranging desert lizard, *Gambelia wislizenii* (Crotaphytidae). Copeia 2:267–273.
- Ornelas JF, Ruiz-Sánchez E, Sosa V (2010) Phylogeography of Podocarpus matudae (Podocarpaceae): pre-Quaternary relicts in northern Mesoamerican cloud forests. J Biogeogr 37:2384–2396.
- 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-Sánchez E (2013) Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. PLoS ONE 8:e56283.
- Parenti LR, Ebach MC (2009) Comparative Biogeography: Discovering and Classifying Biogeographical Patterns of a Dynamic EARTH. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA.
- Pelletier JD, Cline ML (2007) Nonlinear slope-dependent sediment transport in cinder cone evolution. Geology 35:1067–1070.
- Peterson DL, Kubow KB, Connolly MJ, Kaplan LR, Wetkowski MM, Leong W, Phillips B, Edmands S (2013) Reproductive and phylogenetic divergence of tidepool copepod populations across a narrow geographical boundary in Baja California. J Biogeogr 40:1664–1675.
- Richmond GM, Fullerton DS (1986) Summation of Quaternary glaciations in the United States of America. Quat Sci Rev 5:183–196.
- Riddle BR (1995) Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): the Late Cenozoic development of a North American aridlands rodent guild. J Mammal 76:283–301.
- Riddle BR, Hafner DJ (2006) A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. J Arid Environ 66:435–461.
- Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF (2000a) Comparative phylogeography of Baileys' pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) and the *Peromyscus eremicus* species group: historical vicariance of the Baja California Peninsular Desert. Mol Phylog Evol **17**:161–172.
- Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF (2000b) Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. Mol Phylog Evol 17:145–160.
- Riddle BR, Dawson MN, Hadly EA, Hafner DJ, Hickerson MJ, Mantooth SJ, Yoder AD (2008) The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. Progr Phys Geogr 32:173–202.
- Ruiz Sánchez E, Ornelas JF (2014) Phylogeography of *Liquidambar styraciflua* (Altingiaceae) in Mesoamerica. Ecol Evol 19:2–5.
- Sanmartín I (2001) Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. Biol J Linn Soc 73:345–390.

- Sanmartín I, van der Mark P, Ronquist F (2008) Inferring dispersal: a Bayesian approach to phylogeny-based island biogeography, with special reference to the Canary Islands. J Biogeogr 35:428–449.
- Shaffer HB, Pauly GB, Oliver JC, Trenham PC (2004) The molecular phylogenetics of endangerment: cryptic variation and historical phylogeography of the California tiger salamander, *Ambystoma californiense*. Mol Ecol 13:3033–3049.
- Smith CI, Farrell BD (2005) Phylogeography of the longhorn cactus beetle *Moneilema appressum* LeConte (Coleoptera: Cerambycidae): was the differentiation of the Madrean sky islands driven by Pleistocene climate changes? Mol Ecol 14:3049–3065.
- Sosa V, Ruiz-Sánchez E, Rodríguez-Gómez FC (2009) Hidden phylogeographic complexity in the Sierra Madre Oriental: the case of the Mexican tulip poppy *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). J Biogeogr 36:18–27.
- Tan AM, Wake DB (1995) MtDNA phylogeography of the California newt, *Taricha torosa* (Caudata, Salamandridae). Mol Phylog Evol 4:383–394.
- Upchurch P (2008) Gondwanan break-up: legacies of a lost world? Trends Ecol Evol 4:229–236.
- Upchurch P, Hunn CA (2002) "Time": the neglected dimension in cladistic biogeography? Geobios 35:277–286.
- Upchurch P, Hunn CA, Norman DB (2002) An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. Proc R Soc London B: Biol Sci 269:613–621.
- Van Devender TR (1990) Late quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. In: Betancourt JL, Van

Devender TR, Martin PS (eds), Packrat Middens: The Last 40,000 Years of Biotic Change. University of Arizona Press, Tuczon, AZ.

- Van Veller MGP, Brooks DR, Zandee M (2003) Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. J Biogeogr 30:319–329.
- Webb SD (1977) A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. Annu Rev Ecol Syst 8:355–380.
- Wilson JS, Pitts JP (2010a) Illuminating the lack of consensus among descriptions of earth history data in the North American deserts: a resource for biologists. Progr Phys Geogr 34:419–441.
- Wilson JS, Pitts JP (2010b) Phylogeographic analysis of the nocturnal velvet ant genus *Dilophotopsis* (Hymenoptera: Mutillidae) provides insights into diversification in the Nearctic deserts. Biol J Linn Soc 101:360–375.
- Wood DA, Vandergast AG, Barr KR, Inman RD, Esque TC, Nussear KE, Fishe RN (2013) Comparative phylogeography reveals deep lineages and regional evolutionary hotspots in the Mojave and Sonoran Deserts. Divers Distrib 19:722–737.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. Taxa analysed, with references and the nodes considered.

SUPPORTING INFORMATION

Appendix 1

Taxa analysed, references and the nodes considered.

Genera	References	Nodes
Acacia (Fabaceae)	Gómez-Acevedo <i>et al.</i> (2010)	14-15
Acaciella (Fabaceae)	Gómez-Acevedo et al. (2010)	16-17
Ammospermophilus (Sciuridae)	Mantooth <i>et al.</i> (2013)	124-130
Anaxyrus (Bufonidae)	Bryson <i>et al.</i> (2012c)	115-116
Aphelocoma (Corvidae)	McCormack <i>et al.</i> (2010)	117-123
Bursera (Burseraceae)	De Nova <i>et al.</i> (2012)	28-35
Callipepla (Odontophoridae)	Zink <i>et al.</i> (2000)	70-71
Chaetodipus (Heteromyidae)	Riddle (1995)	11-13
Chionactis (Colubridae)	Wood <i>et al.</i> (2013)	142-144
Compostoma (Cyprinidae)	Domínguez-Domínguez et al. (2011)	113-114
Coursetia (Fabaceae)	Pennington <i>et al.</i> (2009)	1-2
<i>Crotalus</i> (Crotalidae)	Bryson <i>et al.</i> (2011)	101-105
	Douglas <i>et al.</i> (2006)	187-192
	Castoe <i>et al.</i> (2007)	193-194
	Wüster <i>et al.</i> (2008)	195-196
	Reyez-Velasco <i>et al.</i> (2013)	97-99
Encelia (Asteraceae)	Fehlberg and Ranker (2009)	99-100
Ephedra (Ephedraceae)	Loera <i>et al.</i> (2012)	97-98
Juniperus (Cupressaceae)	Mao <i>et al.</i> (2010)	42-43
<i>Lichanura</i> (Boidae)	Wood <i>et al.</i> (2013)	145-147
Lithospermum (Boraginaceae)	Weigend <i>et al.</i> (2009)	137-141
<i>Myrmica</i> (Formicidae)	Jansen <i>et al.</i> (2010)	24-27
Nicrophorus (Silphidae)	Sikes and Venables (2013)	53-57
Onychomys (Muridae)	Riddle (1995)	18-23
Opuntia (Cactaceae)	Majure <i>et al.</i> (2012)	131-136
Paruroctonus (Vaejovidae)	Graham <i>et al.</i> (2013)	108-109

<i>Perognathus</i> (Heteromyidae)	Riddle (1995)	9-10
	Neiswenter <i>et al.</i> (2010)	50-52
	Neiswenter and Riddle (2010)	150-155
	Neiswenter and Riddle (2011)	58-60
Peromyscus (Cricetidae)	Sullivan <i>et al.</i> (1995)	89-90
<i>Phrynosoma</i> (Phrynosomatidae) Bryson <i>et al.</i> (2012c)	156-157
	Wiens <i>et al.</i> (2013)	181-184
<i>Pipilo</i> (Emberizidae)	Zink <i>et al.</i> (2000)	72-75
<i>Polioptila</i> (Polioptildiae)	Zink <i>et al.</i> (2000)	68-69
Pseudouroctonus (Vaejovidae)	Bryson <i>et al.</i> (2013)	91-96
<i>Sceloporus</i> (Phrynosomatidae)	Leaché and Mulcahy (2007)	110-112
	Bryson <i>et al.</i> (2012)	3-8
	Bryson <i>et al.</i> (2012b)	158-160
	Wiens <i>et al.</i> (2013)	163-174
Selaginella (Selaginellaceae)	Arrigo <i>et al.</i> (2013)	161-162
Sigmodon (Cricetidae)	Swier <i>et al.</i> (2012)	48-49
<i>Spermophilus</i> (Sciuridae)	Harrison <i>et al.</i> (2003)	185-186
<i>Sphaeropthalma</i> (Mutillidae)	Wilson <i>et al.</i> (2012)	86-88
	Pitts <i>et al.</i> (2010)	36-41
<i>Stachys</i> (Lamiaceae)	Roy <i>et al.</i> (2013)	106-107
Thomomys (Geomyidae)	Wood <i>et al.</i> (2013)	147-149
<i>Tiquilia</i> (Boraginaceae)	Moore and Jansen (2006)	82-85
<i>Toxostoma</i> (Mimidae)	Zink <i>et al</i> . (2000)	76-81
Trimorphodon (Colubridae)	Devitt (2006)	200-201
<i>Vermivora</i> (Parulidae)	Zink <i>et al.</i> (2000)	66-67
<i>Xantusia</i> (Xantusiidae)	Leavitt <i>et al.</i> (2007)	64-65
Xerospermophilus (Sciuridae)	Fernández (2012)	44-47
<i>Yucca</i> (Asparagaceae)	Althoff <i>et al.</i> (2012)	61-63
	Althoff <i>et al.</i> (2011)	175-181

CAPITULO III. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

El objetivo principal de la tesis fue incorporar la dimensión temporal en los análisis biogeográficos y en entender las relaciones entre las áreas a lo largo del tiempo. Para la primera parte se puso a prueba el dinamismo en las áreas de endemismo en el tiempo, mientras que para la segunda se analizaron las relaciones entre las áreas a partir de hipótesis filogenéticas espacial y temporalmente explicitas. Los dos capítulos de la tesis brindan elementos teóricos y empíricos acerca de la relevancia de la dimensión temporal en la construcción de hipótesis evolutivas dentro de la biogeografía.

En el capítulo I, analizó la dinámica temporal de las áreas de endemismo. El dinamismo del patrón biogeográfico fue evaluado en una escala temporal ecológica (miles de años). Se controló la temporalidad de los taxones analizados (todos ellos pertenecientes a un grupo monofilético, el género *Bursera*); y se tuvo control sobre el factor histórico promotor del cambio. Esto último se logró modelando el dinamismo de las áreas de endemismo en función del cambio climático registrado entre el Último Máximo Glaciar y el presente.

El factor que aportó mayor incertidumbre a los resultados obtenidos fue el modelo de circulación empleado para obtener las reconstrucciones de la distribución al pasado, ya que no se cuenta con registro fósil de las especies de *Bursera* el cual nos permitiera evaluar los modelos de distribución al pasado. Sin embargo, los datos ambientales correspondientes al modelo de circulación empleado (CCSM) han mostrado buenos resultados en la reconstrucción de las áreas de distribución de diversas especies en la región (Gugger et al., 2011; Ramírez-Barahona et al., 2014, Castellanos-Morales et al., 2016; Scheinvar et al.,

2016).

Consideramos que independientemente de la incertidumbre asociada, los objetivos del capítulo fueron concretados: se propuso la metodología para realizar el PAE dinámico y se logró evaluar el dinamismo de las áreas de endemismo ante un determinado factor histórico. Aunado a lo anterior, se determinó que como unidades históricas, las áreas de endemismo son susceptibles de cambio y que dichos cambios ocurren de manera heterogénea en las especies y en las distintas porciones de las áreas de endemismo. Pese a que se percibe cierta cohesión histórica de la biota, las dinámicas individuales de las distintas especies pueden responder ante el cambio climático a lo largo de gradientes ambientales, en diferentes direcciones, a distintas tasas y en distintos momentos (Russell et al., 2003). Sin embargo, al parecer las áreas de endemismo de *Bursera* presentan sectores geográficos con mayor estabilidad geográfica, los cuales, dependiendo la cantidad de taxones que dan soporte al patrón de simpatría y el grado de estabilidad del patrón en el tiempo, pueden tener más fuerte y conservada la señal de determinados eventos biogeográficos.

De igual forma, se logró validar empíricamente que los límites geográficos y bióticos de las áreas de endemismo en el espacio y en el tiempo son difusos y que dado su carácter histórico, brindan elementos para la formulación se hipótesis evolutivas, ya sea al nivel de especies o bien de ensambles de especies.

En el capítulo II se buscó incorporar de la dimensión temporal en un análisis de biogeografía cladista, problema previamente planteado en la literatura, pero no enteramente resuelto en la práctica. Para ello fue necesario contar con hipótesis temporalmente explícitas de las relaciones filogenéticas de diferentes taxones, considerando información acerca de su distribución geográfica, para después analizar dicha información con herramientas de la

biogeografía cladista.

A diferencia del primer capítulo, en el segundo capítulo no se tuvo control sobre los factores históricos promotores de cambio en los patrones biogeográficos, siendo la principal fuente de incertidumbre la temporalidad de las hipótesis filogenéticas de los taxones analizados. Dichas hipótesis proporcionan una estimación temporal susceptible de error, la cual es dependiente del proceso de calibración del clado (Heads, 2014) y del efecto/velocidad de respuesta de los taxones a los distintos eventos de cambio (Rosen y Smith, 1988; Folinsbee y Evans, 2012). Sin embargo, en el caso del presente trabajo, las edades mínimas de los taxones no fueron tratadas como absolutas, sino que fueron empleadas como referente para su asignación a determinados periodos de tiempo (*i. e* Mioceno, Plioceno o Pleistoceno), todos ellos con una magnitud de varios millones de años.

Los resultados obtenidos en el capítulo II permitieron distinguir entre patrones biogeográficos producidos en distintos periodos de tiempo, lo cual a su vez facilitó la conexión biogeográfico detectado y posibles directa entre el patrón eventos (geológicos/climáticos) causales. Analizar datos filogenético/geográficos y geológico/climáticos (temporalmente congruentes) de forma particionada sobre una línea de tiempo e inferir a partir de ello la dinámica temporal de las relaciones históricas de la biota de distintas áreas, permitió abordar de manera integral y directa la relación entre procesos evolutivos de la biota y procesos de cambio de la Tierra. Esto permitió en la práctica un análisis integral de espacio, tiempo y forma o, dicho de otra forma, un análisis que asume que "Tierra y biota evolucionan juntas" (Croizat, 1964). Esta aproximación integra la dimensión temporal a un análisis biogeográfico de múltiples clados y permite una evaluación más completa de las hipótesis evolutivas a ser empleadas al momento de relacionar la

historia de las biotas y la historia de la Tierra.

Ambos capítulos confirman empíricamente que, si no se incorpora el tiempo en biogeografía, los resultados del análisis describirán patrones recientes/antiguos de manera indistinta y mezclada, por lo que son poco robustos para la formulación de hipótesis evolutivas (Bruyn *et al.*, 2013). Además, en los análisis que no se distingue la temporalidad, se obscurece la conexión entre los patrones biogeográficos detectados y las causas subyacentes (Donoghue y Moore, 2003). Por esa razón, lo ideal es que todo análisis biogeográfico trate de incorporar la dimensión temporal, en donde todo patrón biogeográfico debe ser visto como una hipótesis explicita en sentido biótico, geográfico y temporal.

BIBLIOGRAFÍA

- Brooks, D.R. y McLennan, D.A. 2001. A comparison of a discovery-based and an eventbased method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 757–767.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., & Ortega, B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- Craw, R.C., Grehan, J.R. y Heads, M.J. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life.* Oxford Biogeography Series 11. Oxford University Press, New York.
- Craw, R.C.1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology*, **16**: 485-494.
- Crisci, J.V., Katinas, L. y Posadas, P. 2003. *Historical Biogeography: An Introduction*. Harvard University Press, Cambridge, MA 250 pp.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.

Croizat, L. 1964. Space, Time, For: The biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas.

- De Bruyn, M., Stelbrink, B., Page, T., Lohman, D., Albrecht, C., Hall, R., von Rintelen, K., KL Ng, P., Shih, H., Carvalho, G. y von Rintelen, T. 2013. Time and space in biogeography: response to Parenti & Ebach (2013). *Journal of Biogeography*, **40**, 2204–2208.
- Donoghue, M.J. y Moore, B.R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 261–270.
- Folinsbee, K. E y Evans, D.C. 2012. A protocol for temporal calibration of general area cladograms. *Journal of Biogeography*, **39**, 688–697.

Gámez, N., Escalante, T, Espinosa, D., Eguiarte, L.E., y Morrone, J.J. 2014. Temporal

dynamics of areas of endemism under climate change: a case study of Mexican Bursera (Burseraceae). *Journal of Biogepgraphy*, **41**, 871–988.

- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Smith, A. G., Bleeker, W., & Lourens, L. J. 2004. A new geologic time scale, with special reference to Precambrian and Neogene. *Episodes*, *27*(2), 83-100.
- Gugger, P. F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S., & Cavender-Bares,
 J. 2011. Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography,
 ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge'populations. *New Phytologist*, *189*(4), 1185-1199.
- Morrone, J.J. 2001a. Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Morrone, J.J. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, **7**, 297–300.
- Morrone, J.J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies.* Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y Platnick, N.I. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y Rosen, D.E. 1980. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- Parenti, L.R. y Ebach, M. 2009. *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth*. University of California Press, Berkeley, CA.

- Posadas, P., Crisci, J.V. y Katinas, L. 2006. Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, **66**, 389 403.
- Rosen, B.R. y Smith, A.B. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: *Gondwana and Tethys*. Special publication 37, M. G. Audley-Charles y A. Hallam (eds.). Geological Society of London, London. p. 275-306.
- Rosen, B.R. y Smith, A.B. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: *Gondwana and Tethys.* M. G. Audley-Charles y A. Hallam (eds.). Special Publication of the Geological Society of London 37, Londres. p. 275-306.
- Scheinvar., E., Gámez, N. Aguirre-Planter, E., & Eguarte, L.E. 2016. Neogene and Pleistocene Chihuahuan Desert, history of intra-specific divergence: *Agave lechuguilla* as a model. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/jbi.12851.
- Wilson, J. S., y Pitts, J. P. 2010. Illuminating the lack of consensus among descriptions of earth history data in the North e American deserts: A resource for biologists. Progress in Physical Geography, 34, 419–441.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

EL CAMBIO CLIMÁTICO, MOTOR DE LA DINÁMICA EN LOS PATRONES GEOGRÁFICOS DE LA BIOTA: EL CASO DE VEGETACIÓN DE MÉXICO DEL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAR AL HOLOCENO

EL CLIMA EN MÉXICO DURANTE EL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAR

Los registros paleoclimáticos del centro de México durante el Último Máximo Glaciar (UMG), ~ 22 000 - 19 000 cal AP, indican condiciones mucho más frías que las actuales, temperaturas de entre 6-7°C por debajo de los actuales; condiciones de sequía en la porción este y centro del país (Caballero et al., en prensa) y condiciones húmedas en la parte centro-oeste (Bradbury, 2000; Metcalfe, 2006, 2007). Durante el Último Máximo Glaciar (UMG) se registraron variaciones en los aportes de humedad entre la parte este y oeste del centro de México (Caballero et al., 2010), que podrían estar relacionados con los siguientes elementos: posición de los vientos del oeste, en latitudes menores a los 33°N; diferencias en los rangos de temperatura entre las aguas oceánicas Pacífico y el Atlántico, siendo menores en el Atlántico; así como una considerable precipitación invernal en el Norte del país y sobre la Sierra Madre Occidental (Rosas-Ortega et al., 2008 a, 2008b).

VEGETACIÓN DE MÉXICO DURANTE EL UMG

Para el norte del territorio, los registros paleoclimáticos indican que la precipitación de

invierno y las condiciones de frío fueron favorables para que en las tierras medias y altas se establecieran densas comunidades de bosque mixto con abundantes elementos de afinidad templado-húmedo (*Picea, Abies, Pseudostsuga*) ~ 800m por debajo de su distribución actual; y en altitudes bajas, hoy ocupadas por comunidades xéricas, se establecieran bosques abiertos de pino encino, con escasos elementos xéricos (ver tabla 1).

Para el **centro** de México, exceptuando Pátzcuaro, Caballero et al., (2010) reconstruyen un descenso en la línea superior del bosque de por lo menos 1000m, predominancia de bosques abiertos de pino y limitado desarrollo de comunidades de bosque de *Abies*, bosque mesófilo, bosque de encino y matorral. La mayoría de los registros polínicos de las cuencas del centro de México registran migración de comunidades boscosas hacia altitudes menores y mayoy abundancia de pinos, así como expansión de la vegetación alpina hacia zonas de menor altura (Caballero *et al.*, 2010). Estos registros son un claro indicador de que en gran parte del centro de México, las condiciones fueron más frías y más secas que las actuales.

Para Pátzcuaro, Bradbury (2000) interpreta los registros de *Pinus, Quercus, Alnus* y escasos elementos de *Juniperus*, como indicio de condiciones más húmedas que las actuales; sin embargo este argumento no es claro, ya que para otros autores (Caballero et al. 2010), estos elementos son interpretados como un indicador de condiciones de seguía.

Durante los periodos fríos del último periodo glaciar (registrados entre los 2.5 Ma cal AP y los 0.21 Ma cal AP, asociados a los eventos Heinrich (eventos H.), la porción SO del continente Americano registró un aumento en las precipitaciones de invierno, promoviendo un mayor avance del manto Laurentino en su lado oriental, propiciando condiciones más frías y secas en el este del continente y permitiendo que en el oeste se presentaran inviernos

con mayor humedad ambiental durante el UMG (Khodri, 2001). Esta dinámica pudiera explicar el registro diferenciado entre la precipitación de la porción centro este y centro oeste del país.

Mientras tanto, para el sureste mexicano los registros de diatomeas e isótopos de Yucatán (Metcalfe et al. 2000) reconstruyen condiciones secas para todo el UMG (22 000 -19 000 cal AP, deglaciación (18 000 - 15 000 cal AP y Holoceno temprano 10 000 cal AP, corroborado en la vegetación por la ausencia de Cyperaceae en el registro polínico. Esta interpretación, contrasta con lo reportado por Bush et al. (2009) para la zona del Peteń-Itzá (Guatemala) donde el registro del UMG muestra comunidades densas de bosque de pinoencino con abundantes elementos de afinidad húmeda en las partes altas, baja frecuencia de incendios y baja representación de Poaceae y Ambrosia (elementos de condiciones de sequía). Para estos autores, los registros de la vegetación son interpretados como condiciones frías y relativamente más húmedas que las actuales, por lo que proponen que mecanismos similares a los actuales fueron responsables del aporte de humedad; no obstante, señalan que hasta el momento ningún modelo climático respalda dicha propuesta. Por otra parte, justifican la discrepancia entre los registro del Petén-Itzá y los Quexil (interpretados como condiciones secas por Leyden et al., 1994), argumentando que éstos últimos tienen errores en el fechamiento asociados a desplazamientos verticales de los sedimentos.

Por otro lado, la evidencia climática indica que durante los eventos Heinrich, grandes masas de hielo del casquete Laurentino fueron desplazadas al Atlántico Norte debilitando la circulación termohalina, fortaleciendo el flujo superficial de aguas frías a latitudes medias y

menguando la fuerza y alcance de la circulación profunda. Esta dinámica a su vez resto fuerza a las corrientes del Golfo y la Circulación Atlántica Meridional de Retorno (AMOC, por sus siglas en ingles) y dio lugar a fuertes corrientes de surgencia en las costas de Venezuela y Colombia (Haug *et al.*, 2001, Peterson y Haug, 2006). Esta dinámica climática, disminuyó el aporte de calor de los trópicos hacia altas latitudes e incremento el gradiente de temperatura entre el Atlántico norte y el trópico, estableciendo condiciones de sequía y frío en bajas latitudes del Atlántico (Clark *et al.*, 2002), especialmente sobre toda la zona de influencia del Golfo de México. Lo anterior pudiera estar dando sentido a la interpretación que hacen Metcalfe y colaboradores (2000) de registros polínicos para la región de Yucatán. Sin embargo, los registros climáticos disponibles para la porción del Pacifico Centroamericano son insuficientes para reconstruir la dinámica de los componentes climáticos que den sentido a registros de vegetación de climas sensiblemente más fríos y húmedos en región del Petén-Itzá, ya que el clima de esa región es resultado de la dinámica climática del Pacífico y del Atlántico.

EL CLIMA EN MÉXICO DURANTE LA DEGLACIACIÓN

Conforme se desarrolló la deglaciación, se reforzó el ciclo hidrológico, se fortalecieron los vientos alisios, los vientos del oeste se intensificaron y ubicaron más al norte respecto del UMG (Rahmstorf, 2006, Leduc *et al.,* 2009). Sin embargo, aún permanecía una gran masa de hielo en el polo N, lo que permitió el mantenimiento de precipitaciones de invierno hasta los ~ 8 Ka sobre gran parte del oeste y centro- sur de EUA y norte de México (Clarck, 1997).

El deshielo del glaciar en el hemisferio norte inició entre los ~20 y 19 Ka AP, como resultado del aumento en la insolación de verano y subsiguiente incremento de la

temperatura (Clark et al., 2009). Una vez iniciada la deglaciación, distintos mecanismos de retroalimentación positiva continuaron calentando el planeta: mayor calentamiento de la superficie terrestre, producto de una disminución en el albedo a su vez asociado al avance de masas arboladas; aumento en la cantidad de vapor de agua en la atmósfera, producto de una mayor actividad en el ciclo hidrológico; mayor circulación oceánica y consecutivo aumento del CO2 producto de una mayor intensidad en los vientos del oeste (más fuertes y en posición más polar), fortalecimiento de la Corriente Circumpolar Ártica (CCA) y la AMOC; y aumento el efecto invernadero, producto del aumento de vapor de agua y CO2 en la atmósfera (Stephens, 2000).

A pesar del gradual calentamiento, el deshielo del manto Laurentino se dio en forma de grandes pulsos que culminaron hasta los 8 Ka AP (Gornitz, 2007). El principal impacto de estos pulsos fue el debilitamiento de la corriente profunda del Atlántico Norte, corriente del Golfo y el desplazamiento hacia el sur de la Zona Inter Tropical de Convergencia (ZITC) (Leduc *et al.*, 2009). Dichas modificaciones en estos tres componentes fueron los principales mecanismos por los que, pese al constante aumento en la insolación de verano en el hemisferio norte (con valores máximos ~11Ka AP), la tendencia de calentamiento fuera revertida en varias ocasiones, estableciendo la alternancia de períodos fríos y secos, con cálidos y más húmedos durante todo el proceso de deglaciación (Peterson et al, 2006).

El primer gran pulso de agua dulce al Atlántico Norte se registró alrededor de los 20-17 Ka AP (Gornitz, 2007) y corresponde al periodo reconocido como *Oldest Dryas*. Durante éste, los impactos del aumento de la insolación de verano sobre las condiciones en el hemisferio norte fueron mínimas, manteniendo condiciones climáticas muy similares al UMG hasta los 15 Ka AP (Chalmers, 1995). Lo anterior, coincide con el registro de la línea de los hielos y

altura máxima del bosque en el centro de México, registrados únicamente ~100m por arriba del UMG, es decir, casi 1000m por debajo de la actual (Caballero *et al.*, 2010). Esta relativa similitud con el UMG, estuvo muy relacionada con la influencia del manto Laurentino (aún de gran volumen) sobre la circulación de los vientos en la parte más septentrional del continente y la principal vía de drenaje de las aguas del deshielo, el río Mississipi, drenando al Golfo de México (Sionneau *et al.*, 2010).

Posterior a los 15 Ka AP, se estableció un breve periodo cálido, debido al continuo aumento en la insolación de verano y al efecto acumulado del CO₂, producto de mayor ventilación oceánica (Ramstorf, 2006). Estas condiciones promovieron un segundo gran pulso de agua fría al Atlántico (entre los 15.8 y los 12.9 Ka AP), generando grandes aportes de agua fría al Golfo de México. El mayor volumen de descarga se registró hacia el Atlántico Norte vía el canal de San Lorenzo (Sionneau et al., 2010). Durante este momento el ciclo hidrológico se reactivó y como resultado del desplazamiento superficial de agua fría hacia latitudes medias y bajas del Atlántico, la ZITC en la región del Golfo de México y el Caribe se mantuvo un tanto más al sur que en la actualidad (Peterson *et al.*, 2006; Haug *et al*, 2001), dejando al territorio circundante fuera de su influencia, es decir condiciones de relativa aridez. En cuanto a la precipitación de invierno, los registros indican que continuó siendo significativa para gran parte del norte de México (Riddle y Hafner, 2006; Holgrem *et al.*, 2007; Rosas- Ortega *et al.*, 2008a). La dinámica explicada en este párrafo, llevaron al sistema climático, a un nuevo periodo frío, también conocido como Younger Dryas.

El *Younger Dryas* se caracterizó por un menor descenso en la temperatura respecto del anterior evento frío. Dicho enfriamiento fue producto del hacia el sur de los vientos alisios, la ZITC y el debilitamiento de la AMOC (Sakun *et al.,* 2010). Estas nuevas condiciones

corresponden con registros ambientes más fríos y secos que los actuales para gran parte del centro y este de México (Bradbury, 2000, Metcalfe, 2006; Caballero *et al.*, 2010). Por otro lado, a pesar de que después de los 12 Ka AP, no hay evidencia de flujos producto del deshielo hacia el Golfo de México (Sionneau *et al.*, 2010), existen registros de dos pulsos más de la deglaciación hacia el Atlántico Norte (a los 10 y a los 8 Ka Ap), que aumentaron el nivel del mar y debilitaron tanto la corriente cálida del Golfo, como la circulación oceánica profunda (Gornitz, 2007). Estos dos último pulsos podrían explicar por qué, a pesar de los valores máximos de insolación de verano, el patrón de lluvias de verano se establece en el centro y norte de México después de los 8 Ka AP (*i. e.* Metcalfe, 2006; Caballero *et al.*, 2010).

VEGETACIÓN DE MÉXICO DURANTE LA DEGLACIACIÓN

El **norte** de México registró un retroceso de los bosques mixtos de coníferas, limitando su distribución a zonas montanas (ver Tabla 1). Los registros muestran una clara predominancia de bosques de pino piñonero-encino sobre los terrenos de media a baja altitud y escasa representación de elementos xéricos que, para la mayoría de los sitios significó mantener comunidades vegetales similares a las de UMG durante todo el periodo de la deglaciación (ver Tabla 1). Esta respuesta en la vegetación toma especial sentido cuando se analizan los patrones de tolerancia de los pinos piñoneros y especies de encinos, ya que ambos grupos de especies tienen amplios intervalos de tolerancia a la desecación y a bajas temperaturas (VanDevender y Burgess, 1985).

Por otro lado, la escasa representación de elementos xéricos en el registro, es un claro indicio frecuentes temperaturas por debajo de los 0°C, ello, debido a que exceptuando

Larrea, *Prosopis* y *Agave*, en general los elementos xéricos no son tolerantes a prolongadas heladas (Rzedowski, 1978).

De acuerdo con Caballero et al. (2010), en el **centro** de México la primer etapa de deglaciación registra la línea superior del bosque ~100m por arriba de la registrada durante el UMG. Los registros polínicos de la mayoría de las cuencas del centro de México, indican condiciones de temperatura similares a las del UMG, aunque más secas. Los bosques de pino continúan siendo la comunidad dominante. Sin embargo se registran algunos elementos que señalan disminución en la humedad: bosques más abiertos, menos representación de *Picea y Abies* y aumento de elementos de *Juniperus* (Caballero et al., 2010).

Para **Yucatán** Metcalfe et al. (2000) interpretan los registros de vegetación y de diatomeas como condiciones secas durante toda la deglaciación. Estos datos coinciden con los registros del Petén-Itzá, donde disminuye el porcentaje de *Pinus* y *Quercus* al tiempo que se registran elementos de *Acacia, Juniperus* y aumenta la proporción de polen de tipo C4 (especialmente Poaceae), indicadores de condiciones de sequía durante la etapa terminal de la deglaciación (Bush *et al.,* 2009). Bush *et al.* (2009) mencionan que los registros del UMG reportados previamente para la zona de Quexil en realidad corresponden con la etapa de deglaciación y que los registros reportados como previos al UMG, con abundantes elementos de *Pinus, Quercus* y *Myrica*, en realidad corresponden al UMG.

EL CLIMA EN MÉXICO DURANTE EL HOLOCENO

El inicio del Holoceno está marcado por el abrupto aumento en la temperatura y el establecimiento de un período cálido, producto del gradual aumento de insolación de verano en el hemisferio norte, el cual alcanzó valores máximos ~11.5 Ka AP (Piperno *et al.,* 2007).

La variación en las condiciones climáticas que se registran durante su desarrollo son producto de fluctuaciones en la insolación de verano-invierno en el hemisferio norte y del desplazamiento de la ZITC. Para diversos autores, este último elemento es el que explica los cambios registrados en la precipitación durante los últimos 11 Ka en el norte y SE de México (Abram *et al.,* 2009; Bernal *et al.,* 2010), gran parte de Centroamérica (Bush *et al.,* 2009; Muller *et al.,* 2010) y Colombia (Peterson y Haug, 2006).

Al inicio del Holoceno (~ 11Ka AP), las condiciones eran de marcada estacionalidad: la insolación de verano era 8% mayor que la actual y la de invierno se encontraba en sus niveles mínimos. El aumento en la insolación de verano en el hemisferio norte, y subsiguiente reactivación de la ventilación oceánica, llevaron al sistema global a condiciones cálido-húmedas conocidas como Óptimo Térmico (Mayewski *et al.*, 2004).

A pesar de que la diferencia entre la insolación de verano e invierno disminuyó gradualmente a partir de los ~10 Ka AP, durante todo el Holoceno temprano (11.5 a 8 Ka AP) y aproximadamente hasta los 6 Ka AP, se registró un gradual aumento en la temperatura global debido a la retroalimentación positiva entre el CO2 y el vapor de agua generados por la activa circulación oceánica, la posición más septentrional de la ZITC y debilitamiento en los sistemas de vientos fríos en el Atlántico Norte (Mayewski *et al.*, 2004).

Durante este tiempo, el trópico y región subtropical del hemisferio norte eran más cálidos y húmedos que en la actualidad, y presentaban un patrón dominante de lluvias en verano (Bush *et al.*, 2009). Las condiciones cálidas y de mayor humedad del óptimo térmico, favorecieron el desarrollo de bosques de pino en el SE de EUA (Mayewski *et al.*, 2004) y bosques tropicales en el sureste de México, Centroamérica y norte de Colombia (Peterson y

Haug, 2006; Muller et al., 2010).

El aumento gradual de la temperatura acentuó el volumen de drenaje del Lago Agassiz (porción central de USA), hacia el Atlántico Norte, lo que provocó el último gran pulso de agua fría al Atlántico Norte, y el último gran aumento en el nivel del mar, ~ 8 Ka AP (Gorniz, 2007). Estos factores produjeron un episodio frío en el sistema climático, similar al Younger Dryas, pero más breve y menos intenso (Hostetler *et al.,* 2000). Dicho evento, debilitó la circulación oceánica del Atlántico Norte y la corriente cálida del Golfo, y produjo un ligero descenso en la temperatura y el desplazamiento de la ZITC hacia el sur (Broccoli *et al.,* 2006; Peterson y Haug, 2006). Para entonces las diferencias entre la insolación de verano y la de invierno ya no eran tan marcadas (Barron y Anderson, 2010).

En el SE de México y Centroamérica, no hay registros de variaciones significativas en la humedad, respecto al Holoceno temprano (Muller *et al.*, 2010), lo que sugiere un desplazamiento mínimo en la posición de la ZITC, ya sea por la corta duración y menor intensidad del episodio frio, o bien al cambio de un sistema acoplado a uno parcialmente acoplado en la respuesta climática en zonas polares (N-S), alrededor de los 11 Ka AP (Shakun y Carlson, 2010).

El período posterior al evento de los 8 Ka y más o menos hasta los ~ 6 Ka AP, es reconocido como Holoceno medio. Durante este, el sistema climático regresó a condiciones cálido-húmedas con ligera estacionalidad (Barron y Anderson, 2010). El aumento de CO2 en la atmósfera, aunado a los altos valores de vapor de agua, devino en el desplazamiento de la ZITC hacia el norte (Haug *et al.*, 2001; Peterson y Haug, 2006). Estas condiciones proporcionaron volúmenes considerables de precipitación de verano sobre gran parte de
México, Centroamérica y el Caribe (Caballero *et al.,* 2002; Mayewski *et al.,* 2004; Piperno *et al.,* 2007; Bush *et al,.*2009).

Aproximadamente hace 6 Ka AP, los valores en la insolación de verano e invierno en el hemisferio norte alcanzan su punto de inflexión, iniciando la etapa tardía del Holoceno (Barron y Anderson, 2010). Durante ésta etapa hay una relativa estabilidad en la temperatura y en los niveles oceánicos, así como grandes fluctuaciones en el patrón de distribución de lluvias (Wanner *et al.*, 2008). La dinámica de precipitación parece estar determinada por la relación no lineal entre los desplazamientos de la ZITC y el gradiente de temperatura superficial en el Pacífico Norte (Wanner *et al.*, 2008). Es decir, se registró un aumento gradual de la insolación de invierno y disminución la de verano en el hemisferio Norte. Dicha dinámica a su vez se potenció por el gradiente de diferenciación entre las temperaturas superficiales oceánicas de la porción este y oeste en el Pacífico Norte, debido al fortalecimiento de algunos componentes climáticos: vientos del oeste, corrientes de vuelco en regiones próximas a los polos, y corriente de California (Barron y Anderson, 2010). Todo lo anterior, se tradujo en condiciones más cálidas y secas para gran parte del centro y norte de México.

La dinámica climática que explica la posición de la ZITC durante la etapa temprana y media del Holoceno, es muy similar a la registrada durante el periodo glaciar – aunque con marcadas diferencias en el gradiente de temperaturas, explicando el patrón cálido y seco para gran parte de México-; mientras que para el Holoceno tardío (específicamente los últimos 5000 años), El niño oscilación del sur (ENSO, por sus siglas en inglés) es el mecanismo controlador de la posición de la ZITC, lo cual a vez controló el patrón de lluvias (Leduc *et al.*, 2009).

El gradiente de temperatura superficial del océano en el Pacífico norte, principal motor de las ENSO, fue producto del fortalecimiento de las corrientes de vuelco en el Atlántico Sur y en el Pacífico Norte, la corriente de California y la posición y mayor intensidad de los vientos del oeste (Leduc *et al.,* 2009). La oscilación ENSO estableció la alternancia de períodos de gran volumen de precipitación y periodos de sequía sobre la porción este de Norteamérica (Leduc *et al.,* 2009). Estas oscilaciones aumentaron su amplitud y magnitud a partir de ~6 Ka AP y alcanzaron valores máximos entre los ~3.5 y los 1.5 Ka AP (Barron y Anderson, 2010). La ENSO propició a su vez el aumento de la sequía en gran parte del norte de México y suroeste de EUA, de por si ambientalmente con sequías ya establecidas, ello debido a la posición más septentrional de la celda de alta presión en Norteamerica (Wanner *et al.,* 2009).

Vegetación de México durante el Holoceno

La vegetación montana en el **norte** de México durante el Holoceno temprano-medio, registró bosque mixto de coníferas con escasos elementos de *Abies*, *Picea* y *Pseudotsuga*, región que en la actualidad es dominada por comunidades vegatales de zonas áridas (ver Tabla 1) en las porciones de mayor altura, indicando aumento significativo en la temperatura y disminución en la humedad -aún dependiente de la precipitación de invierno. Las comunidades de tierras medias y bajas mostraron abundantes elementos xéricos, cohabitando con bosques abiertos de pino piñonero-encino (ver tabla 1). Estas comunidades indican que durante este tiempo, las condiciones fueron relativamente más frescas y húmedas que las actuales, aunque más cálidas y secas que las del UMG y deglaciación.

Para el Holoceno tardío, el retiro de la precipitación de invierno -- relacionado con la

actual posición de los vientos del oeste y el establecimiento de condiciones más cálidas y más secas que las actuales alrededor de los 5 -4 Ka AP -- explican el registro de comunidades semejantes a las actuales y en algunos casos, ambientes más secos que los actuales (desiertos de Mojave y Sonorense, ver Tabla1), para todo el **norte** del territorio.

Para la mayoría de las cuencas del **centro** de México, el Holoceno temprano, registró expansión de los bosques: la parte alta del Lerma se mantuvo hasta los 8Ka AP con dominio de *Pinus* (Lozano-García *et al.*, 2005); expansión de *Quercus, Alnus y Abies* en la región de Texcoco (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998); expansión de *Quercus* y Poaceae de manera concomitante con disminución de *Pinus* para la zona de Chalco (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998); mientras que en Pátzcuaro, *Pinus se* expande y *Juniperus* desaparece del registro (Bradbury, 2000). En algunos de los sitios el evento frío de los 8 Ka AP, se registró en forma de aumentos en elementos de ambientes más fríos y secos, Cupresaceae o *Quercus,* particularmente en la parte alta del Lerma (Lozano-García *et al.*, 2005) y Texcoco (Metcalfe *et al.*, 2000).

Para la zona del **Balsas**, se registró expansión del bosque tropical de los 11-8 Ka AP, formando comunidades de vegetación abierta con predominancia de elementos asociados acondiciones secas: Poaceae domina el 60% del registro y los elementos arbóreos representan el 30% del registro (Piperno *et al.,* 2007).

Para la parte final del Holoceno medio e inicio del tardío, la mayoría de las cuencas del **centro** de México registran niveles lacustres medios a altos (Metcalfe et al., 2000). Sin embargo, posterior a los 5Ka PA la vegetación refleja condiciones más cálidas y secas. Para éste tiempo el registro polínico de Texcoco se encuentra dominado por Chenopodiaceae, mientras que *Picea* desaparece del registro (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998;

Metcalfe et al., 2000); en Chalco, Chenopodiaceae y Amarantaceae registran expansión (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1994); en la cuenca alta del Lerma disminuye la masa arbolada (Lozano-García et al., 2005); mientras que en Pátzcuaro y Zacapu se registran condiciones similares, aumento de Chenopodiaceae y Amarantaceae (Metcalfe *et al.,* 2000), concomitante con el aumento de *Quercus* y la disminución de *Pinus* (Bradbury, 2000).

En el **Balsas** se registran condiciones más húmedas después de los 8 Ka AP, en donde la vegetación arbórea representa el 70% del registro polínico. Estas condiciones se mantiene más o menos constantes, con pequeñas interrupciones de eventos secos alrededor de los 5 y los 1.5 Ka AP (Piperno *et al.,* 2007).

Para el **sureste de México**, los registros de Yucatań que reporta Metcalfe *et al*. (2000), son interpretados como condiciones significativamente más húmedas a partir de los 7 Ka AP y hasta los 3 Ka AP. Dichas condiciones se ven reflejadas en la vegetación, donde el registro exhibe abundancia de *Brosimum*. En cuanto a la zona del Petén-Itzá, a partir de los 10 Ka AP, Bush *et al*. (2009) reportan una súbita disminución de los registros de Poaceae, *Ambrosia* y Asteraceae, a la vez que Moraceae y Urticaceae dominan en el registro polínico y disminuyen los porcentajes de *Pinus* y *Quercus*. Dichos cambios son interpretados como aumento de la temperatura y la precipitación.

UMA 21 Ka 19 Ka	Deglaciación	Holoc temprano	eno /medio 6 Ka	Holoceno tardío	Actualidad	Ubicación y fuente
Ве	osques Mixtos de coníferas.		Bosques Mixto confleras en pa altas. Bosque de pir encino en altitu medias ybaja Escasos elemer de matorral e altitudes baja	s de Bosques d rtes encino er no- ndes partes medi s. Registros d n- suculentas s. baja	le pino - n partes is. erófilo en ias y bajas. le especies en partes as.	Desierto Chihuahuense Norte (Big Bend) Van Devender, 1990
Bosques Mixtos de pino- encino. Escasos elementos de piceas.	Densos bosques de p	inos piñoneros y en	cino.	Bosques abiertos d piñoneros y enc	e pinos cino	Desierto Chihuahuense Porciones Montañosas del Norte Van Devender, 1987; Betancourth et al., 2001
Bosques abiertos de p colindando con l pseudosugas. Auseno	ino piñonero-encinos-juniper osques mixtos de piceas y cia total de elementos xéricos		Partes altas bosque abier pino piñon encino co elementos xé arbustivos (<i>M</i> <i>Acacia, Larr</i> Partes baj dominadas matorral xer con much suculenta	con io de m ricos Vegetació gere, similar a le se por ofilo as s,	n muy 1 actual.	Desierto Chihuahuense Arizona Anderson et al., 2001 Betancourt et al., 1990 Thompson y Anderson, 2000
Bosques abiertos de Partes bajas con abun	pino, encino y junípero. U dantes elementos xéricos. e	Bosque gradualmente reemplazado por matorral sérico. Inico registro del orte del país con seazos elementos dependientes de precipitación de verano.		Registro de xéricos a Domina matorral	elementos ctuales. ncia de xérico.	Desierto Chihuahuense Mapimi-Cuatro Ciénegas Van Devender et al., 1987 Metcalle et al., 2000 Holmgren et al., 2003, 2007.

