



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
SISTEMÁTICA

**BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LOS BOSQUES MESÓFILOS DE MONTAÑA DE  
MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MARISOL CASTRO TORREBLANCA**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

CD. MX.

MARZO, 2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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 ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
SISTEMÁTICA

**BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LOS BOSQUES MESÓFILOS DE MONTAÑA DE  
MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MARISOL CASTRO TORREBLANCA**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

MARZO, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

OFICIO CPCB/059/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. 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 **29 de junio de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo del conocimiento de **Sistemática** de la estudiante **MARISOL CASTRO TORREBLANCA** con número de cuenta **518002787** con la tesis titulada **“Biogeografía cladística de los bosques mesófilos de montaña de México”**, realizada bajo la dirección del **DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Vocal: DR. SANTIAGO ALEJANDRO RAMÍREZ BARAHONA  
Secretario: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA  
Suplente: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ  
Suplente: DR. FRANCISCO ROBERTO VERGARA SILVA

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 25 de enero de 2021

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por contribuir a mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el otorgamiento de la beca número 478077 para la realización de mis estudios de maestría.

A mi Tutor Principal y miembros del Comité Tutor:

Dr. David Nahum Espinosa Organista

Dra. Mercedes Isolda Luna Vega

Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mi familia: Epifanio e Yves Eduardo, por su apoyo y paciencia.

A cada uno de los miembros de mi jurado: Dra. Isolda Luna, y Dres. Juan José Morrone, Luis Antonio Sánchez-González, Santiago A. Ramírez-Barahona y Francisco Vergara Silva, por su tiempo en la revisión de mi escrito de tesis y por los comentarios que enriquecieron este trabajo.

Quiero agradecer especialmente a la Dra. Isolda Luna, por toda la paciencia que me tuvo, por sus enseñanzas, apoyo invaluable y confianza en la realización de este trabajo. Gracias Isolda por abrirme las puertas de tu laboratorio, y por siempre estar.

Un agradecimiento especial a mis compañeros, colegas y amigos del Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, con quienes he aprendido y pasado momentos agradables, muchas gracias por su hospitalidad en la ciudad y por los jueves de molletes: Sandra, Paty, Celia, Auda, Bety, Othón, Hernán, Ali, Chanes, Julio, Carlos, César Ramiro y César Ríos.

## **DEDICATORIA**

*A mi dulce emoción, Yves Eduardo.*

*A mí.*

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>OBJETIVOS</b> .....	8
<i>Objetivo general</i> .....	8
<i>Objetivos específicos</i> .....	8
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	9
<i>Área de estudio.</i> .....	9
<i>Taxones analizados</i> .....	12
<i>Análisis</i> .....	16
<b>RESULTADOS</b> .....	19
<b>DISCUSIÓN</b> .....	22
<b>CONCLUSIONES</b> .....	29
<b>REFERENCIAS</b> .....	30
<b>APÉNDICE 1.</b> .....	44
<b>APÉNDICE 2.</b> .....	45
<b>APÉNDICE 3.</b> .....	50

## RESUMEN

Se analizaron las relaciones históricas de nueve áreas de endemismo de Bosque Mesófilo de Montaña de México (BMM) y 29 taxones terrestres reconocidos como endémicos o característicos de estos bosques. Se realizaron tres análisis biogeográficos cladísticos divididos en tres segmentos de tiempo sucesivos: Mioceno (cenocrón Mesoamericano de Montaña), Plioceno (cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico) y Pleistoceno (cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico + cenocrón Neotropical). Los análisis resultaron en tres cladogramas generales de áreas, uno para cada segmento de tiempo. Los cladogramas generales de áreas de los tres segmentos de tiempo permitieron detectar influencias de diferentes eventos geológicos y paleoclimáticos que han promovido la distribución de los BMM a través del tiempo. Para el Mioceno y Plioceno el cladograma general de áreas muestra una dicotomía un clado este y un clado oeste separados por el Istmo de Tehuantepec, mientras que para el Pleistoceno el cladograma general de áreas muestra dos porciones de BMM, una relacionada con la región Neártica que incluye a las áreas de la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana, y una porción de bosques relacionada con la región Neotropical que incluye el resto de los bosques, desde el este y sur de México hasta la Cordillera de Talamanca. Con base en los cladogramas generales de áreas se infiere que los BMM de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Tierras Altas de Oaxaca y Chiapas constituyen una unidad biogeográfica junto con los bosques de América Central. Mientras que, los bosques de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Occidental formarían parte de otra unidad.

## **ABSTRACT**

The historical relationships of nine endemic areas of the Mexican cloud forest and 29 terrestrial *taxa* recognized as endemic to these forests were analysed. Three cladistic biogeographical analysis were undertaken, partitioning them into three successive time-slices, namely, Miocene (Mountain Mesoamerican cenocron), Pliocene (Mountain Mesoamerican plus Nearctic cenocrons) and Pleistocene (Mountain Mesoamerican, Nearctic and Typical Neotropical cenocrons). The analyses resulted in three general area cladograms, one for the Miocene time-slice, one for the Pliocene and one for the Pleistocene. The general area cladograms of the three time-slices allowed the detection of influences from different geological and paleoclimatological events that have promoted the distribution of Mexican cloud forest over time. For the Miocene and Pliocene time-slices, shows a dichotomy between an eastern clade and westerns clade separated by the Tehuantepec Isthmus. For the Pleistocene time- slice, the Mexican cloud forests showing two portions: one related to the Nearctic region and other related to the Neotropical region. The first portion includes the areas of the Sierra Madre Occidental and The Transmexican Volcanic Belt. The other portion of Mexican cloud forest related to the Neotropical region that includes the rest of the forest, from the east and south of Mexico to the Talamancan cordillera. Based on the general area cladograms it is inferred that the Mexican cloud forest of the Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Oaxaca Highlands and Chiapas constitute a biogeographical unit including the forest of Central America. While, the cloud forest of Transmexican Volcanic Belt and the Sierra Madre Occidental form part of another biogeographical unit.

## INTRODUCCIÓN

La biogeografía cladística es un enfoque de la biogeografía histórica que analiza la distribución de la biodiversidad buscando patrones de relaciones entre áreas de endemismo basados en las relaciones filogenéticas de los taxones que las habitan (Contreras-Medina et al., 2007; Crisci & Morrone, 1992; Espinosa & Llorente, 1993). Este enfoque surge como una combinación de las ideas biogeográficas formuladas por Croizat (1958, 1964) y los principios de la sistemática filogenética de Hennig (1966). El fundamento de la biogeografía cladística considera que la congruencia entre las relaciones filogenéticas de los taxones y sus patrones de distribución es evidencia de procesos históricos comunes para el conjunto de taxones que definen un área de endemismo (Morrone, 2009).

Un análisis biogeográfico cladístico parte de los cladogramas taxonómicos (hipótesis filogenéticas) convertidos en cladogramas taxonómicos de áreas. La congruencia al comparar los cladogramas taxonómicos de áreas entre diferentes taxones codistribuidos permite dilucidar patrones biogeográficos generales producto de especiación alopátrida vicariante (Posadas et al., 2006). Con este procedimiento es posible proponer hipótesis sobre las relaciones históricas entre las áreas de endemismo y elucidar la secuencia de fragmentación de las áreas analizadas (Luna-Vega & Contreras-Medina, 2012). La interpretación de los resultados biogeográficos cladísticos suele enfocarse en la vicarianza, más que en los eventos de dispersión, debido a que la vicarianza afecta diferentes grupos taxonómicos simultáneamente (Morrone & Crisci, 1995; Nelson & Platnick, 1981). Sin embargo, datos no congruentes o ambiguos son explicados por eventos de especiación simpátrida o de dispersión, por lo que se considera que la biogeografía cladística supone la posibilidad de dispersión, vicarianza y extinción (Posadas et al., 2006).

La construcción de cladogramas de área es simple cuando cada taxón es endémico de una sola área y cada área alberga un único taxón de un grupo monofilético (Espinosa et al., 2002; Morrone, 1997). No obstante, los cladogramas de áreas pueden tener complicaciones y generar ambigüedad o incongruencia (Ebach & Humphries, 2002) debido a tres razones: taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes (Morrone, 1997; Morrone, 2009). En este sentido, los cladogramas taxonómicos de áreas deben ser convertidos en cladogramas resueltos de áreas (Morrone, 1997). Existen diferentes métodos propuestos en biogeografía cladística que resuelven los cladogramas taxonómicos de áreas como el análisis de parsimonia de Brooks (BPA; Brooks, 1990), o el análisis de subárboles libres de paralogía (Nelson & Ladiges, 1996).

El método de análisis de subárboles libres de paralogía (Nelson & Ladiges, 1996) construye subárboles libres de paralogía geográfica, partiendo del nodo no parálogo más terminal hacia la raíz del cladograma. El procedimiento que se sigue es el de reducir los cladogramas complejos a subárboles libres de paralogía geográfica, es decir, que los datos geográficos se asocien sólo con los nodos informativos y no existan áreas duplicadas o redundantes en los descendientes de cada nodo y así generar los subárboles (Ebach et al., 2005; Parenti & Ebach, 2009). Posteriormente, en un programa de parsimonia mediante el análisis de una matriz de compontes los nodos informativos de cada subárbol son analizados.

A partir de los cladogramas resueltos de áreas de los diferentes taxones analizados, se derivan los cladogramas generales de áreas, que permiten formular hipótesis que expliquen la historia biogeográfica del conjunto de taxones y, por tanto, de las áreas donde éstos se distribuyen (Morrone, 2004).

Las hipótesis biogeográficas cladísticas pueden mostrar relaciones de áreas diferentes e incluso contradictorias debido a que las áreas biogeográficas y las biotas que albergan

historias complejas y reticuladas. Estas hipótesis pueden estar asociadas a un intervalo de tiempo dado y no representar una hipótesis general atemporal (Nihei, 2008). Donoghue y Moore (2003) sugirieron que la búsqueda de relaciones de áreas es susceptible a mostrar pseudocongruencia y pseudoincongruencia si no se incorpora la información sobre la estimación del tiempo de diversificación de los linajes analizados (Cecca et al., 2011). La pseudocongruencia ocurre cuando diferentes cladogramas de áreas muestran las mismas relaciones de área y los taxones diversificaron en diferentes tiempos. La pseudoincongruencia se refiere a que los cladogramas de áreas muestran conflicto, pero las edades de los taxones indica que se diversificaron en respuesta al mismo evento. Distintos linajes pueden tener historias temporales diferentes asociadas a eventos históricos diferentes, entonces, la relevancia de cada uno de estos eventos puede ser segregada únicamente si podemos estimar el tiempo de diversificación de los taxones analizados y separarlos de acuerdo a segmentos de tiempo, *time-slicing*, por su terminología en inglés (Cecca et al., 2011; Upchurch et al., 2002). El *time-slicing* (Upchurch et al., 2002) está definido como el análisis de la información distribucional en biogeografía cladística que divide a los taxones de acuerdo con una secuencia de intervalos estratigráficos individuales (segmentos de tiempo), donde cada intervalo estratigráfico individual es conocido como un *time-slicing* (Cecca et al., 2011). Este análisis ha sido aplicado en recientes estudios biogeográficos cladísticos donde se ha explorado el uso de periodos geológicos (Gámez et al., 2017) y cenocrones (Corral-Rosas & Morrone, 2017) como *time-slices*, para analizar las relaciones y afinidades biogeográficas de las áreas de endemismo.

Los bosques mesófilos de montaña (BMM), como se denomina en México a los bosques nublados montanos tropicales (TMCF: Tropical Montane Cloud Forest *sensu* Kappelle & Brown, 2001), son especialmente diversos y albergan la segunda mayor

diversidad biológica de todas las ecorregiones de México, a pesar de cubrir solo el 1% de la superficie del territorio nacional (Ponce-Reyes et al., 2001; Rojas-Soto et al., 2012).

En la actualidad, el BMM de México se distribuye a lo largo de los principales sistemas montañosos, presentándose como una serie de fragmentos aislados, los cuales albergan en muchos casos, especies que muestran patrones de especiación alopátrida (Rzedowski, 1996; Luna-Vega et al., 2001b). Este patrón de distribución de su biota ha tratado de explicarse con base en la existencia de rasgos fisiográficos (barreras geográficas) y cambios climáticos, que promovieron las condiciones propicias para el origen de grupos y linajes de plantas (Rzedowski, 1966). Debido a la composición biótica, donde las regiones Neártica y Neotropical se sobrelapan, así como a su distribución fragmentada, restringida a las laderas húmedas de las tierras altas de Mesoamérica, los BMM representan un escenario ideal para estudios de biogeografía evolutiva (Luna-Vega et al., 1999; Sullivan et al., 2000).

Las relaciones históricas entre las áreas de BMM de México no son bien conocidas, en análisis biogeográficos previos se ha mostrado que existe una estrecha relación entre las plantas vasculares (Luna-Vega et al., 2001a) y las aves (Sánchez-González et al., 2008) de la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Oriental con las avifaunas y plantas de los TCMF de América Central. No obstante, esta hipótesis de relación de áreas de los BMM basada en la concordancia distribucional de los taxones requiere de su corroboración a través de un análisis de biogeografía cladística.

Un análisis biogeográfico cladístico debe buscar la identificación de patrones filogenética, espacial y temporalmente congruentes (Gámez et al., 2017). Recientemente, en México, los análisis realizados de biogeografía cladística han incorporado la dimensión temporal para reconstruir la historia biogeográfica de la biota (*e.g.* Gámez et al., 2017; Corral-Rosas & Morrone, 2017). La integración de información filogenética molecular en un

contexto biogeográfico cladístico para diferentes segmentos de tiempo puede permitir analizar empíricamente las relaciones de áreas a través del tiempo (Gámez et al., 2017). Asimismo, cada segmento de tiempo analizado por separado puede mostrar diferentes relaciones de áreas y puede tener consecuencias en determinar las afinidades biogeográficas de las áreas (Corral-Rosas & Morrone, 2017).

En el presente estudio se buscó incorporar la dimensión temporal en un análisis de biogeografía cladística, para ello se empleó un esquema dinámico para formular hipótesis históricas temporales sobre las relaciones de las áreas de BMM de México. Para ello, fue necesario contar con hipótesis temporalmente explícitas de las relaciones filogenéticas de los diferentes taxones reconocidos como endémicos o característicos de estos bosques. De acuerdo con la edad mínima de divergencia de los taxones, cada uno fue asignado a un segmento de tiempo diferente (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno). Se realizaron tres análisis biogeográficos cladísticos de manera sincrónica aditiva, es decir, se analizaron un conjunto de cladogramas de áreas en secuencia cronológica de acuerdo con los tiempos de divergencia de los taxones. Finalmente se compararon los resultados obtenidos con las hipótesis de relaciones de áreas de BMM de México generadas previamente.

## **OBJETIVOS**

### *Objetivo general*

Analizar las relaciones biogeográficas de las áreas de BMM, con base en la información filogenética y patrones de distribución de sus taxones endémicos o característicos, incorporando la dimensión temporal y empleando un análisis sincrónico aditivo en tres segmentos de tiempo (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno) mediante el método de subárboles libres de paralogía.

### *Objetivos específicos*

- Obtener cladogramas taxonómicos de áreas a partir de las filogenias publicadas con de los taxones endémicos o característicos de los BMM.
- Obtener cladogramas generales de área para analizar las relaciones biogeográficas entre las áreas de BMM mexicanos para cada segmento de tiempo: Mioceno, Plioceno, Pleistoceno.
- Contrastar las hipótesis de relaciones de áreas obtenidas en cada segmento de tiempo con hipótesis generadas previamente, basadas en concordancia distribucional.

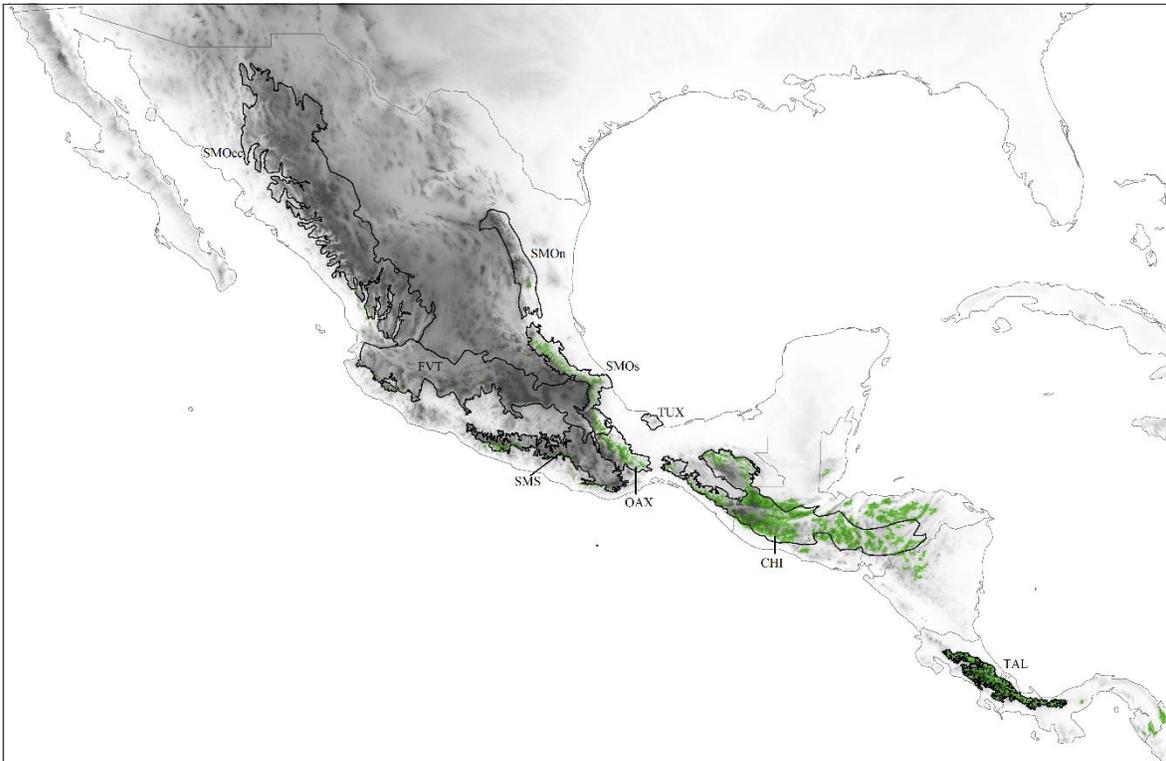
## MATERIALES Y MÉTODOS

*Área de estudio.* Se analizaron nueve áreas de endemismo previamente identificadas como unidades biogeográficas por Arriaga et al. (1997), Espinosa et al. (2000) y Morrone (2019). Las áreas analizadas corresponden a las principales cordilleras montañosas de México, las cuales han sido reconocidas como pertenecientes a la ZTM, y donde los BMM ocurren de manera fragmentada a lo largo de las laderas húmedas (Halffter, 2017; Luna-Vega et al., 1999, 2001; Sánchez-González et al., 2008). Estos sistemas montañosos incluyen la Sierra Madre Occidental (SMOCC), Sierra Madre Oriental (SMO), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre del Sur (SMS), Tierras Altas de Oaxaca (OAX) y Tierras Altas de Chiapas (CHI). Adicionalmente, se incluyeron dos áreas de endemismo: una correspondiente a la Sierra de los Tuxtlas, previamente reconocida por Escalante et al. (1998) y otra que corresponde a la Cordillera de Talamanca, previamente reconocida por Flores-Villela y Goyenechea (2001). Asimismo, el área de endemismo correspondiente a la Sierra Madre Oriental fue analizada en dos: Sierra Madre Oriental norte y Sierra Madre Oriental sur. Esta división está basada en la propuesta de regionalización previa por Luna-Vega et al. (2004), así como en estudios recientes donde diferentes grupos taxonómicos con distribución en los BMM muestran distintos niveles de divergencia en sus linajes (Grünwald et al., 2015; Mota-Vargas et al., 2017; Parra-Olea et al., 2005; Vallejo & González-Cózatl, 2011). Las áreas analizadas consideradas como unidades en este estudio (Fig. 1) son las siguientes:

- Sierra Madre Oriental norte (SMON): ubicada en el noreste de México, en los estados de Tamaulipas y Nuevo León. Los BMM en esta área están ubicados en el suroeste y centro-norte del estado de Tamaulipas, así como en el este del estado de Nuevo León (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014).

- Sierra Madre Oriental sur (SMOS): ubicada en la parte central del este de México. Los BMM en esta área consisten en una franja angosta, más o menos continua que inicia en Xilitla, en el SE del estado de San Luis Potosí y corre a lo largo de la ladera del Golfo de la provincia biogeográfica Sierra Madre Oriental (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014). Limita al sur con el cañón del Río Santo Domingo, en el norte del estado de Oaxaca.
- Sierra Madre Occidental (SMOcc): ubicada al oeste de México, principalmente en los estados de Chihuahua, Durango, Jalisco, Nayarit, Sonora y Zacatecas, a una altitud superior a los 1000 m (Morrone, 2014). Los BMM en esta Sierra tienen una distribución archipelágica compuesta por pequeños fragmentos, principalmente para el estado de Sinaloa (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014).
- Faja Volcánica Transmexicana (FVT): se ubica en el centro de México y cruza al país en dirección este-oeste. Incluye las elevaciones mayores del territorio mexicano (Morrone, 2019).
- Tierras Altas del norte de Oaxaca (OAX): ubicadas al noreste del estado de Oaxaca, corresponde a la Sierra de Juárez, Sierra Mazateca y Nudo de Zempoaltépetl. En algunas propuestas de regionalización, esta área se ha incluido dentro de la Sierra Madre Oriental (provincias fisiográficas de Cervantes-Zamora, 1990) y/o la Sierra Madre del Sur (provincias biogeográficas de Morrone, 2017).
- Sierra Madre del Sur (SMS): ubicada al suroeste de México, en los estados de Michoacán, Guerrero y Oaxaca. Limita al norte con la Faja Volcánica Transmexicana a una altitud superior a los 1000 m. Los BMM en esta área se encuentran fragmentados en los estados de Michoacán, Guerrero y Oaxaca (Gual-Díaz & González-Medrano, 2014).

- Sierra de los Tuxtlas (TUX): se encuentra en el sureste del estado de Veracruz e incluye la Sierra de Santa Marta y Los Tuxtlas. Ha sido considerada como provincia biogeográfica por Escalante et al. (1998), subprovincia biogeográfica por Espinosa et al. (2008) y distrito biótico por Morrone (2014).
- Tierras Altas de Chiapas (CHI): ubicada al este del Istmo de Tehuantepec hasta la Depresión de Nicaragua. Incluye las tierras altas de Chiapas, al sur de los márgenes de México y continua en las tierras altas del bloque de Chortis en Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua (Marshall, 2007; Rovito & Parra-Olea, 2016). Los BMM en esta área se encuentran en forma de manchones en los macizos montañosos de Chiapas, continuando hasta la Depresión de Nicaragua.
- Cordillera de Talamanca (TAL): se extiende desde el norte de Costa Rica hasta el oeste de Panamá (Savage, 1966). En esta área los BMM se distribuyen entre los 500 y 3500 m de altitud. Están ubicados en las cordilleras de Guanacaste, Tilarán, Volcánica Central y Talamanca (Kappelle, 2001).



**Figura 1.** Mapa de las áreas analizadas: SMOcc, Sierra Madre Occidental; FVT, Faja Volcánica Transmexicana; SMOn, Sierra Madre Oriental norte; SMOS, Sierra Madre Oriental Sur; OAX, Tierras Altas de Oaxaca; SMS, Sierra Madre del Sur; TUX, Sierra de los Tuxtlas; CHI, Tierras Altas de Chiapas y TAL, Cordillera de Talamanca. El polígono en verde indica la distribución de los bosques montanos del Neotrópico (Dinerstein, 2017).

*Taxones analizados.* La selección de taxones inició con una búsqueda en literatura publicada donde se reportan géneros y/o especies exclusivas de los BMM de México (Gual-Díaz & Rendón-Correa, 2014). Debido a que este análisis incluye áreas de endemismo que se encuentran en países centroamericanos, se realizó una búsqueda de taxones que incluyó los términos: *Neotropical montane humid forest*, *cloud forest* y *Tropical Montane Cloud Forest*, dado que esta última es la designación más aceptada para los Bosques Mesófilos de Montaña en México y los bosques montanos húmedos, para Latinoamérica (Kappelle & Brown, 2001). Después de una búsqueda de trabajos publicados que incluían información

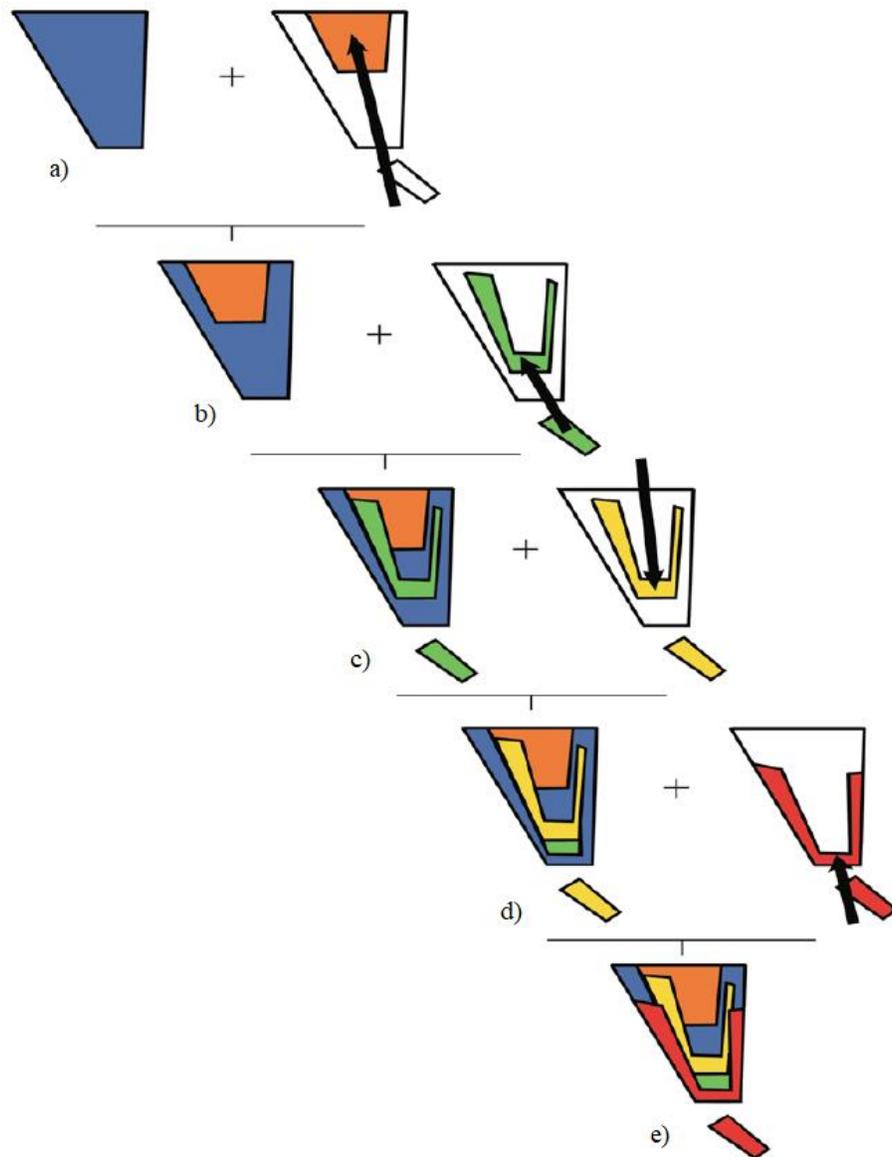
distribucional y filogenética, se seleccionaron aquellos taxones distribuidos en al menos tres de las áreas de endemismo descritas anteriormente. Finalmente, se eligieron 29 hipótesis filogenéticas de taxones terrestres, incluyendo plantas, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Cuadro 1), los cuales son considerados como mayormente exclusivos o característicos de los BMM y los bosques montanos húmedos por diversos autores (referencias: Cuadro 1).

Con base en los trabajos de Halffter (*e.g.* 1987; 2017), quien explicó que grupos de taxones evolucionaron en diferentes áreas geográficas (cenocrones) y se ensamblaron en la Zona de Transición Mexicana (ZTM). En México, son reconocibles al menos cinco cenocrones o patrones de distribución: paleoamericano (cenocrón establecido durante el Jurásico-Cretácico), Altiplano Mexicano (cenocrón establecido durante el Cretácico tardío-Paleoceno), Mesoamericano de Montaña (cenocrón establecido durante el Oligoceno-Mioceno), Neártico (establecido durante el Mioceno-Plioceno) y Neotropical típico (cenocrón establecido durante el Plioceno-Pleistoceno) (Morrone, 2019; Fig. 2).

En este contexto, para este estudio se identificaron taxones representativos de tres cenocrones que fueron asignados a tres segmentos de tiempo: Mioceno (23-5.3 Ma); cenocrón Mesoamericano de Montaña, que comprende linajes de origen septentrional junto con linajes de origen neotropical y elementos que evolucionaron *in situ*. Segmento de tiempo Plioceno (5.3-2.5 Ma); cenocrón Neártico, de elementos septentrionales más recientes y, segmento de tiempo Pleistoceno (2.5-0.1 Ma); cenocrón Neotropical típico, que comprende elementos de origen sudamericano, *sensu* Halffter (2017).

La asignación de cada taxón a un determinado segmento de tiempo está basada en la edad mínima de divergencia estimada en las hipótesis filogenéticas de los taxones analizados (Cuadro 1, Apéndice 1). 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 (Mioceno, Plioceno, Pleistoceno).



**Figura 2.** Ensamble de los cenocrones principales de México. a) Paleoamericano + Altiplano Mexicano; b) Mesoamericano de Montaña; c) Neártico; d) Neotropical típico; e) biota actual. Tomado de Morrone (2019).

**Cuadro 1.** Lista de taxones endémicos o característicos a los BMM de México con los que se realizó el análisis cladístico, clasificados de acuerdo con el cenocrón al que pertenecen.

Segmento de tiempo	Cenocron	Grupo	Taxones	Referencia	
Mioceno (23-5.3 Ma)	Mesoamericano	Anfibios	<i>Chiropterotriton</i>	García-Castillo <i>et al.</i> 2017	
			<i>Sarcohyla</i>	Caviedes-Solis <i>et al.</i> 2018	
			<i>Thorius</i>	Rovito <i>et al.</i> 2013	
Plioceno (5.3-2.5 Ma)	Neártico	Aves	<i>Lampornis</i>	García-Moreno <i>et al.</i> 2013	
		Plantas	<i>Quercus</i> (sección <i>Quercus</i> )	Hipp <i>et al.</i> 2018	
			Anfibios	<i>Ishtmura</i>	Sandoval-Comte <i>et al.</i> 2017
		Reptiles	<i>Ishtmura belli</i>	Bryson <i>et al.</i> 2018	
			<i>Atropoides</i>	Castoe <i>et al.</i> 2009	
			<i>Cerrophidium godmani</i>	Castoe <i>et al.</i> 2009	
		Aves	<i>Crotalus intermedius</i>	Bryson <i>et al.</i> 2011	
			<i>Dendrortyx</i>	Tsai <i>et al.</i> 2019	
		Mamíferos	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Arbeláez-Cortés <i>et al.</i> 2010	
			<i>Cryptotis</i>	Guevara y Cervantes 2014	
Pleistoceno (2.5-0.1 Ma)	Neotropical	Plantas	<i>Habromys</i>	León-Paniagua <i>et al.</i> 2007	
			<i>Moussonia deppeana</i>	Ornelas y González 2014	
		Anfibios	<i>AquiloEURYCEA</i>	Rovito <i>et al.</i> 2015	
		Reptiles	<i>Xenosaurus</i>	Nieto-Montes de Oca <i>et al.</i> 2017	
		Aves	<i>Aphelocoma unicolor</i>	Venkatraman <i>et al.</i> 2019	
			<i>Arremon</i>	Navarro-Sigüenza <i>et al.</i> 2013	
			<i>Aulacorhynchus</i>	Bonaccorso <i>et al.</i> 2011	
			<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	Bonaccorso <i>et al.</i> 2008	
			<i>Cyanolyca</i>	Bonaccorso 2009	
			<i>Dendrortyx macroura</i>	Tsai <i>et al.</i> 2019	
			<i>Myioborus miniatus</i>	Pérez-Emán <i>et al.</i> 2010	
			Mamíferos	<i>Glaucomys volans</i>	Kerhoulas y Arbogast 2010
				<i>Hadleyomys</i>	Almendra <i>et al.</i> , 2018
				<i>Megadontomys</i>	Vallejo <i>et al.</i> 2011
		Mamíferos	<i>Microtus</i>	Crawford <i>et al.</i> 2011	
			<i>Peromyscus aztecus</i>	Sullivan <i>et al.</i> 2000	
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Hardy <i>et al.</i> 2013				

*Análisis.* Un análisis biogeográfico cladístico está basado en la correspondencia entre las relaciones filogenéticas de los taxones y las áreas de habitan (Morrone, 2009; Parenti & Ebach, 2009). Este análisis comprende tres pasos básicos: 1) construcción de cladogramas taxón-área a partir de los cladogramas taxonómicos, donde se reemplazan los taxones terminales por las áreas donde están distribuidos; 2) resolución de problemas en los cladogramas debido a taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes; y 3) elaboración de un cladograma general de áreas que represente la hipótesis de la historia biogeográfica de los taxones analizados y las áreas donde habitan (Morrone, 2009). El cladograma general de áreas se obtuvo a partir de un análisis de parsimonia de subárboles libres de paralogía (Nelson & Ladiges, 1996; Contreras-Medina et al., 2007; Morrone 2009; Morrone, 2014). Este método consiste en cuatro pasos (Fig. 3):

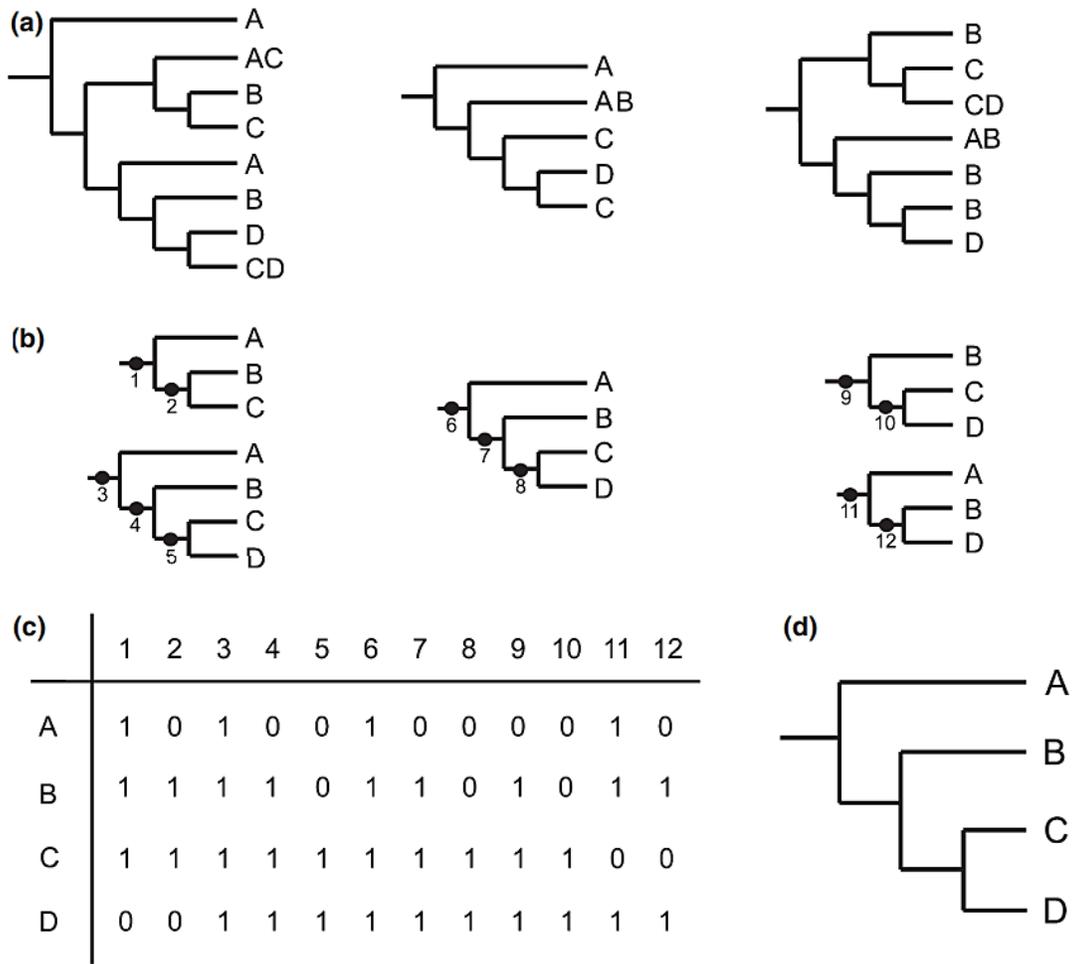
- 1) Para cada cladograma taxonómico de áreas, las áreas duplicadas o redundantes de un nodo son eliminadas (Fig. 3a y 3b), entonces la paralogía geográfica, equivalente a la paralogía genética, es eliminada o reducida significativamente y se obtienen los subárboles.
- 2) Los componentes o nodos informativos son identificados en cada uno de los árboles libres de paralogía obtenidos (Fig. 3b).
- 3) Se elabora una matriz de datos donde la presencia de un componente en un área o un nodo informativo se codifica con “1” y la ausencia con “0” (Fig. 3c).
- 4) Se realiza un análisis de parsimonia de la matriz de datos para obtener el cladograma general de áreas (Fig. 3d). Este análisis se realizó con NONA (Goloboff, 1994) a través de Winclada (Nixon, 1999), aplicando una búsqueda heurística (múltiple

TBR+TBR) con 1000 réplicas y 100 árboles por réplica. Un área hipotética fue codificada con ceros para enraizar el cladograma.

A partir de las 29 hipótesis filogenéticas se construyeron 29 cladogramas taxonómicos de áreas, donde se identificaron 32 subárboles libres de paralogía y 86 componentes informativos (Apéndice 2). Se construyó una matriz de datos (Apéndice 3) que fue dividida en tres matrices correspondientes a los tres segmentos de tiempo sucesivos, para representar la incorporación sucesiva de los cenocrones (Fig. 2):

- Segmento del Mioceno: cenocrón Mesoamericano de Montaña
- Segmento del Plioceno: cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico
- Segmento del Pleistoceno: cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico + cenocrón Neotropical típico.

Para obtener los cladogramas generales de áreas, las matrices fueron analizadas con NONA (Goloboff, 1999) a través de WINCLADA (Nixon, 2002), aplicando una búsqueda heurística (múltiple TBR+TBR) con 1000 réplicas y 100 árboles por réplica. Un área hipotética fue codificada con ceros para enraizar el cladograma.



**Figura 3.** Pasos de un análisis biogeográfico cladístico mediante el método de subárboles libres de paralogía. Tomado de Morrone (2014).

## RESULTADOS

A partir de las tres matrices analizadas correspondientes a los tres segmentos de tiempo se obtuvieron tres cladogramas generales de áreas (CGA) igualmente parsimoniosos: un cladograma correspondiente al segmento de tiempo del Mioceno (Fig. 4A), uno del Plioceno (Fig. 4B) y uno del Pleistoceno (Fig. 4C).

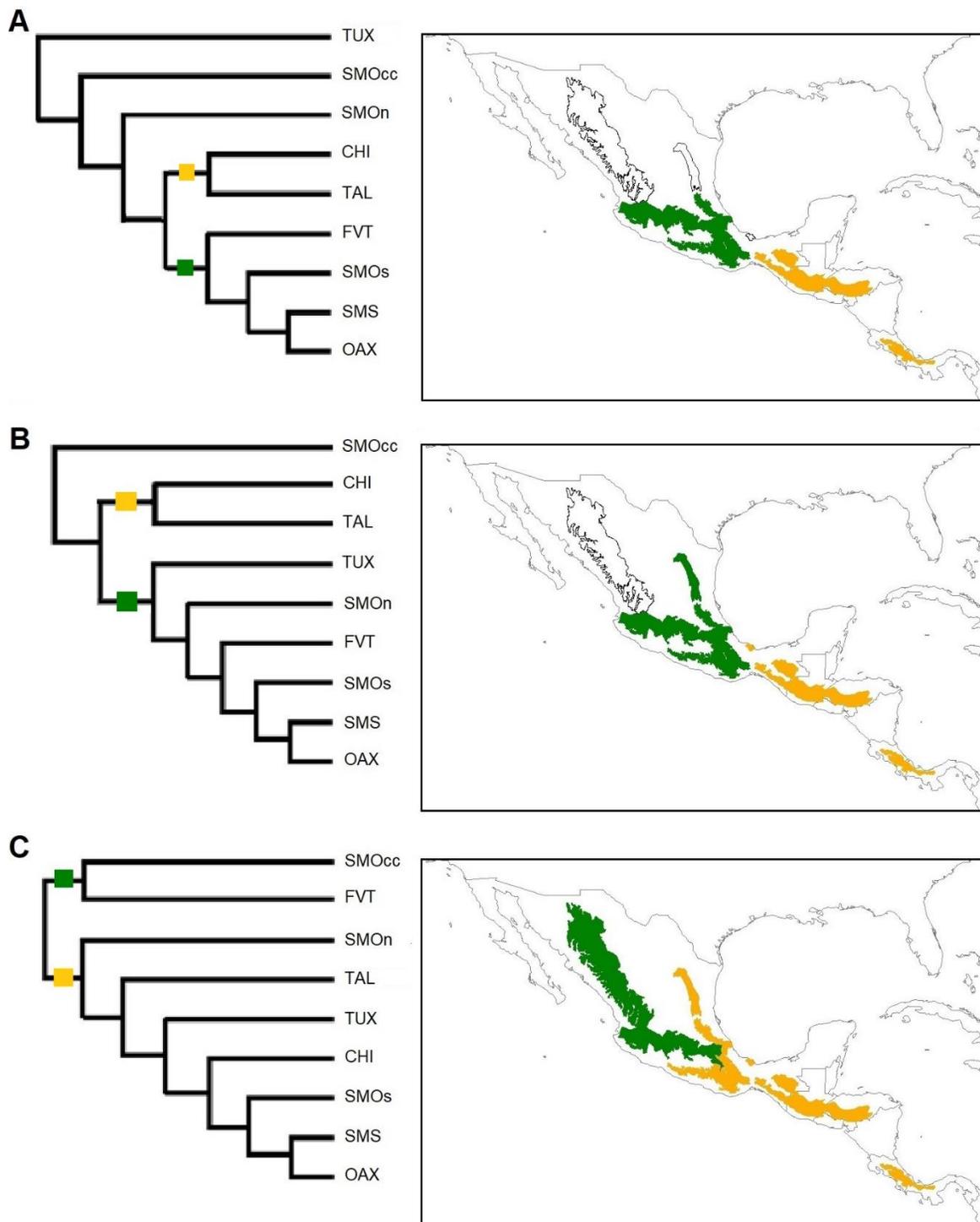
En el cladograma general de áreas para el segmento de tiempo del Mioceno (23-5.3 Ma), que corresponde al cenocrón Mesoamericano de Montaña, el más antiguo de los cenocrones analizados, se muestra la siguiente secuencia de áreas: Sierra de los Tuxtlas (TUX), Sierra Madre Occidental (SMOCC), Sierra Madre Oriental norte (SMON), Tierras Altas de Chiapas (CHI)-Cordillera de Talamanca (TAL), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre Oriental sur (SMOS), Sierra Madre del Sur (SMS)-Tierras Altas de Oaxaca (OAX) (Fig. 4A). Las Tierras Altas de Chiapas (CHI) es área hermana de la Cordillera de Talamanca (TAL), mientras que la Sierra Madre del Sur (SMS) y las Tierras Altas de Oaxaca (OAX) son áreas hermanas a la Sierra Madre Oriental sur (SMOS) y posteriormente al área que corresponde a la Faja Volcánica Transmexicana (FVT).

El CGA para el segmento de tiempo del Plioceno (5.3-2.5 Ma) correspondiente al cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico (Fig. 4B) muestra dos clados principales: uno conformado por Las Tierras Altas de Chiapas (CHI) y La Cordillera de Talamanca (TAL) y otro donde se agrupan las áreas correspondientes a La Sierra de los Tuxtlas (TUX), La Sierra Madre Oriental norte (SMON), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Sierra Madre del Sur (SMS) y Tierras Altas de Oaxaca (OAX).

En el CGA correspondiente segmento de tiempo del Pleistoceno (2.5-0.01 Ma) que incluye al cenocrón Mesoamericano de montaña + cenocrón Neártico + cenocrón Neotropical

(Fig. 4C) se muestran dos clados: un clado está conformado por La Sierra Madre Occidental (SMOCC) y la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) como áreas hermanas. El otro clado muestra la siguiente secuencia: Sierra Madre Oriental norte (SMON), Cordillera de Talamanca (TAL), Sierra de los Tuxtlas (TUX), Tierras Altas de Chiapas (CHI), Sierra Madre Oriental sur (SMOS), y Sierra Madre del Sur (SMS)-Tierras Altas de Oaxaca (OAX).

Algunas de las relaciones mostradas por los CGA obtenidos para segmento de tiempo son coincidentes. La relación cercana entre la Sierra Madre del Sur (SMS) Las Tierras Altas de Oaxaca (OAX) y La Sierra Madre Oriental sur (SMOS) se conserva en los tres CGA de los tres segmentos de tiempo. Asimismo, Las Tierras Altas de Chiapas (CHI) y La Cordillera de Talamanca (TAL) como áreas hermanas se mantiene en dos de los CGA obtenidos correspondientes a los segmentos de tiempo del Mioceno y Plioceno (Fig. 4).



**Figura 4.** CGA obtenidos y mapas correspondientes. A. Capa temporal del Mioceno, B. Plioceno y C. Pleistoceno.

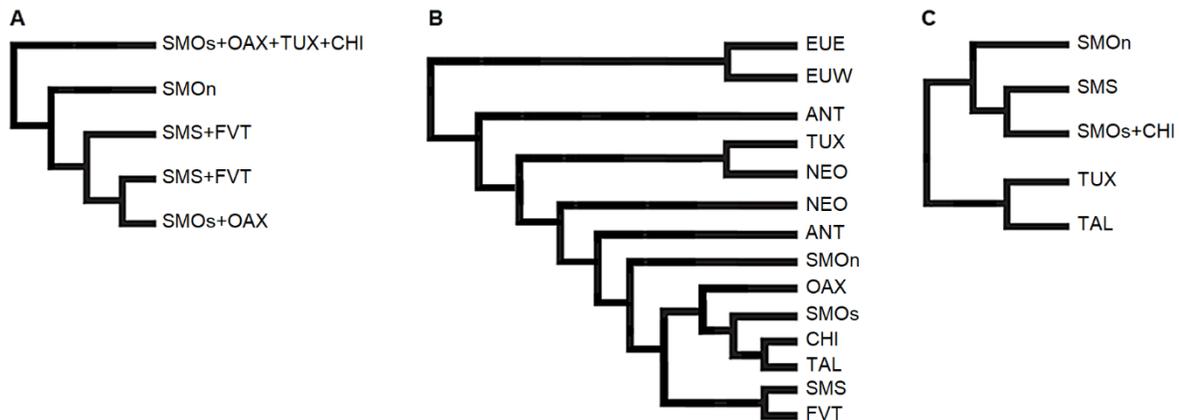
## DISCUSIÓN

Los análisis biogeográficos cladísticos por segmentos de tiempo analizados de manera sincrónica aditiva permitieron inferir las relaciones de áreas entre los BMM y determinar las afinidades biogeográficas a través del tiempo. En algunos casos, estas relaciones han sido identificadas en estudios previos con diferentes taxones y métodos biogeográficos (Luna-Vega et al., 1999) donde las áreas de BMM que corresponden a la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana tienen una relación más cercana (Fig. 5A), la cual se muestra y corrobora en el cladograma general de áreas obtenido en el segmento de tiempo correspondiente al Plioceno (Fig. 4B)

Posteriormente, Luna-Vega et al. (2001) en un estudio panbiogeográfico sobre las afinidades biogeográficas entre los bosques nublados neotropicales basado en plantas vasculares, identificaron dos grandes trazos generalizados desde México a Perú incluyendo la región caribeña. Un trazo Neotropical que incluye las áreas de BMM de México, América Central, Las Antillas y el norte de Colombia y un trazo Neártico que incluye a las áreas de bosque del este y oeste de Estados Unidos (Fig. 5B). Desafortunadamente estos autores no incluyeron áreas correspondientes a la Sierra Madre Occidental (Fig. 5B).

Asimismo, el cladograma general de áreas para el segmento de tiempo del Pleistoceno que muestra una clado conformado por las áreas de BMM del este y sur de México, incluyendo a la sierra Madre del sur hasta América Central (Figs. 4C), es equivalente a los resultados obtenidos por Sánchez-González et al. (2008). Estos autores, en un análisis de parsimonia de endemismos para conocer las tendencias de distribución de la avifauna de los bosques montanos húmedos del Neotrópico encontraron dos clados: uno mesoamericano y otro sudamericano. El clado mesoamericano incluye a las avifaunas endémicas de los bosques

montanos húmedos de la Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental norte y sur, Tierras Altas de Oaxaca y Chiapas (Fig. 5C). Mientras que, la avifauna de los bosques montanos húmedos de la Sierra de los Tuxtlas es hermana con el área correspondiente a la Cordillera de Talamanca y forman parte de otro clado denominado sudamericano (Fig. 5C).



**Figura 5.** Hipótesis de relación de áreas de los BMM obtenidas en estudios previos; (A). Luna-Vega et al. (1999). (B). Luna-Vega et al. (2001). (C). Sánchez-González et. al. (2008). FVT, Faja Volcánica Transmexicana; SMO<sub>n</sub>, Sierra Madre Oriental norte; SMO<sub>s</sub>, Sierra Madre Oriental Sur; OAX, Tierras Altas de Oaxaca; SMS, Sierra Madre del Sur; TUX, Sierra de los Tuxtlas; CHI, Tierras Altas de Chiapas, TAL, Cordillera de Talamanca; ANT, Antillas; NEO, Región Neotropical; EUE, Este de Estados Unidos; EUW, Oeste de Estados Unidos.

En el CGA del Mioceno y del Plioceno que corresponde al cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico, se muestra que el Istmo de Tehuantepec constituyó una barrera geográfica que fragmentó los bosques en dos porciones: una porción de BMM al oeste del Istmo y una porción al este de mismo. Con esta disyunción de los BMM se puede asumir que en el Plioceno (5.3-2.5 Ma), posterior a la formación en varias etapas progresivas oeste-este de la Faja Volcánica Transmexicana (23.2.5 Ma) y del Istmo de Tehuantepec (15-5 Ma) las áreas de BMM ubicadas al oeste del Istmo tenía una mayor afinidad biogeográfica hacia la

región Neártica, debido a que los elementos bióticos septentrionales de penetración más reciente en la ZTM (Halffter, 2017) no lograron penetrar hacia el sur al encontrarse con tierras bajas una vez ya constituido el Istmo de Tehuantepec. Este rasgo fisiográfico es concordante en varios estudios biogeográficos donde se ha mostrado que el Istmo de Tehuantepec fue una barrera fisiográfica y ecológica que separó a la biota de la región entre las Tierras Altas de Chiapas y el resto de México (Barrier et al., 1998; Sullivan et al., 2000; Carleton et al., 2002; Arellano et al., 2005; León-Paniagua et al., 2007). Asimismo, en diversos análisis moleculares (Sullivan et al., 1997, 2000; Edwards & Bradley, 2002; Arellano et al., 2005; León-Paniagua et al., 2007; Esteva et al., 2010; Ornelas et al., 2013; Rovito et al., 2015) se ha demostrado una congruencia entre los valores de divergencia genética entre las faunas montañas (*e.g. Campylopterus, Cryptotis, Glaucomys, Papogeomys, Habromys, Peromyscus aztecus, Reithrodontomys*, entre otros) a ambos lados del Istmo de Tehuantepec. Sin embargo, de acuerdo con el CGA del Pleistoceno obtenido en este análisis y con la hipótesis de relación de áreas obtenida por Sánchez-González et al. (2008) respecto al clado Mesoamericano, el Istmo de Tehuantepec no siempre actuó como una barrera biogeográfica.

El CGA del Pleistoceno que corresponde al cenocrón Mesoamericano de Montaña + cenocrón Neártico + cenocrón Neotropical, incluye a los elementos de origen sudamericano que han penetrado a la ZTM después del establecimiento del puente panameño a finales del Plioceno y en el Pleistoceno (Halffter, 2017). La dicotomía mostrada en el CGA de este segmento de tiempo sugiere que estos bosques están bien diferenciados en dos regiones: los BMM de la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana con afinidad a la región Neártica y los bosques del resto de México y América Central con afinidad hacia la región Neotropical. Este patrón de relaciones es consistente con estudios previos de

biogeografía cladística de la ZTM (Marshall & Liebherr, 2000; Miguez-Gutiérrez et al., 2013 y Corral-Rosas & Morrone, 2017), donde es evidente una fuerte relación entre la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana. Asimismo, una vez establecida la conexión geográfica entre Mesoamérica y América del Sur, hace cerca de 2.6 Ma, se desencadenó el Gran Intercambio Biótico Americano (Webb, 2006), donde los elementos de la fauna Neotropical en su desplazamiento hacia el norte encontraron barreras geográficas como la Faja Volcánica Transmexicana y continuaron hacia el norte por las planicies litorales (Halffter, 2017).

Las relaciones biogeográficas de los BMM que muestran los diferentes segmentos de tiempos sugieren que la distribución actual de estos bosques ha sido modelada por eventos vicariantes y de dispersión asociados con eventos geológicos modeladores de la fisiografía y entonces modificadores del clima, así como procesos evolutivos recientes promovidos por los ciclos climáticos del Cuaternario (Cevallos-Ferriz et al., 2012; Rahbek et al., 2019a). De acuerdo con las simulaciones del último máximo glacial (LGM) y los paleodatos disponibles para Mesoamérica, los cambios climáticos durante las glaciaciones cuaternarias promovieron ciclos de expansión de las biotas neotropicales, donde las especies adaptadas al BMM expandieron su distribución a las tierras bajas durante los periodos glaciales. Durante los periodos interglaciales posteriores la distribución del BMM se contrajo, lo que promovió el aislamiento, divergencia de linajes y diferenciación biótica entre las áreas de BMM (Graham, 1999; Still et al., 1999; Caballero et al., 2010; Ornelas et al., 2013).

El registro fósil muestra que los taxones de afinidad fría templada se extendieron hacia elevaciones más bajas durante el último máximo glacial (20 ka) y se contrajeron hacia elevaciones más altas a medida que las condiciones comenzaron a calentarse durante el

Holoceno (Lozano-García et al., 2005; Ortega-Rosas et al., 2008). También ocurrieron cambios en la precipitación, siendo este factor de particular importancia para las especies de los bosques nubosos (Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2013). Un ejemplo evidente son los patrones de distribución de diversos taxones de plantas como *Fagus*, *Liquidambar* y *Acer* y de animales como los roedores *Microtus*, *Peromyscus* y *Heteromys* (Ceballos et al., 2010) distribuidos en las áreas de montaña del este de Estados Unidos, la Sierra Madre Oriental y las Tierras Altas de Chiapas, continuando por Guatemala.

En general, los periodos glaciales corresponden a la expansión de las áreas de distribución de las especies de BMM, mientras que los periodos interglaciales más cálidos dieron lugar a la fragmentación de las poblaciones, diferenciación y posible especiación dentro de las cadenas montañosas. La combinación de eventos y los procesos interactivos de dispersión y desplazamientos, evolución de nichos, persistencia y extinción promovieron el aislamiento geográfico de las poblaciones (Nevado et al., 2018; Rahbek et al., 2019a), y por tanto de los patrones espaciales de la biodiversidad.

Los BMM exhiben una gran disyunción geográfica en el Istmo de Tehuantepec en México, y los estudios de filogeografía comparativa han revelado eventos de divergencia no simultáneos compartidos por diversos taxones de BMM a lo largo de la Sierra Madre Oriental, La Sierra de los Tuxtla y las Tierras Altas de Chiapas. Así pues, este análisis corrobora que el Istmo de Tehuantepec ha actuado como una barrera y como un corredor en diferentes linajes durante diferentes ventanas de tiempo (Barber & Klicka, 2010; Ornelas et al., 2013).

En este contexto, este estudio proporciona evidencia empírica sobre las relaciones biogeográficas de los BMM de México y América Central a través del tiempo, en los cuales el patrón actual de su distribución se explica por eventos geológicos que modificaron el

paisaje y en consecuencia las condiciones climáticas de las áreas durante el Mioceno-Plioceno (Ferrari et al., 2012). Donde las barreras geográficas pudieron haber cambiado como resultado de la interacción directa entre los ciclos climáticos globales y la compleja topografía de las áreas montañosas causantes de la variación de condiciones scenopoéticas que promovieron la expansión-contracción de las áreas de BMM durante el Pleistoceno-Holoceno (Graham, 1999; Ornelas et al., 2013; Rahbek et al., 2019b).

Existen diferentes puntos de vista acerca de si los BMM son considerados una unidad biogeográfica natural. La congruencia distribucional de diferentes géneros de plantas (Luna-Vega et al., 2001) y aves (Sánchez-González et al., 2008) característicos de estos bosques sugiere que pueden constituir una unidad biogeográfica, ya que la distribución generalizada de taxones dependiente del hábitat es una clara evidencia de una historia común (Chapman, 1926). El reciente estudio de Rahbek et al. (2019a) asumen que al igual que una isla cada región montañosa puede ser vista como una unidad biogeográfica en si misma con procesos de extinción y especiación *in situ*, los cuales tienen un papel clave en la construcción del ensamble de especies que albergan las áreas.

Los resultados de este análisis muestran que los BMM del este y sureste de México, incluyendo a la Sierra Madre del Sur hasta la Cordillera de Talamanca, incluyen una misma unidad biogeográfica con afinidad a la región Neotropical. Asimismo, la información filogenética obtenida de diversos taxones (*e.g.* Bonaccorso et al., 2008; 2011) muestra una estructura geográfica de un clado Mesoamericano que incluye taxones con una distribución de México hasta Costa Rica. Por otro lado, los bosques de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Occidental forman parte de otra unidad. Esto sugiere que los TMCF de Mesoamérica podrían estar delimitados por dos unidades biogeográficas: los bosques de la

Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana que conforman un clado Neártico y, los bosques del este y sureste de México a Panamá que conformarían un clado Mesoamericano (clado obtenido en este análisis). En estudios futuros es recomendable realizar un análisis cladístico de los TMC de América, incluyendo áreas de Estados Unidos hasta Argentina para corroborar los resultados obtenidos en este estudio y presentar un patrón general de las relaciones históricas entre las áreas de bosques nubosos de montaña del Neotrópico.

Finalmente, la incorporación de la dimensión temporal en este estudio permitió en la práctica realizar un análisis integral y congruente del espacio, tiempo y forma, lo que permitió abordar la dinámica de las relaciones biogeográficas entre las áreas de endemismo de los BMM de México. Esta dimensión temporal que puede ser incorporada a través de fósiles, filogeografía intraespecífica y relojes moleculares hace posible formular hipótesis biogeográficas robustas y reconstruir la historia biogeográfica de la biota (Gómez et al., 2017).

## CONCLUSIONES

- De acuerdo con los CGA obtenidos en este análisis los bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Tierras Altas de Oaxaca y Chiapas conforman una unidad biogeográfica junto con los bosques de América Central.
- El análisis biogeográfico cladístico realizado de manera sincrónica aditiva permitió en la práctica integrar la dimensión espacio, tiempo y forma, es decir, un análisis que asume que la “Tierra y la biota evolucionan juntas” (Croizat, 1964).
- El presente análisis confirma empíricamente que la incorporación del tiempo en análisis biogeográficos permite abordar la dinámica de los patrones biogeográficos y, por tanto, resulta adecuado para reconstruir la historia biogeográfica de la biota.
- Una de las fuentes de incertidumbre en el presente análisis fueron las hipótesis filogenéticas de los taxones analizados que proporcionan una estimación temporal susceptible de error, la cual es dependiente de los métodos y origen de los datos.
- En un futuro es recomendable robustecer las hipótesis de relaciones de áreas obtenidas en este análisis, donde se incluya la comparación de cladogramas de áreas derivados de otros taxones endémicos a estos bosques, por ejemplo: *Meliosma*, *Ternstroemia*, *Magnolia*, *Abronia*, entre otros. Así como otras áreas de este bosque en el Neotrópico.

## REFERENCIAS

- Almendra A.L., F.X. González-Cózatl, M.D. Engstrom y D.S Rogers. 2018. Evolutionary relationships and climatic niche evolution in the genus *Handleyomys* (Sigmodontinae: Oryzomyini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 128(11):12-25.
- Arbeláez-Cortes, E., A.S. Nyári y A.G. Navarro-Sigüenza. 2010. The differential effect of lowlands on the phylogeographic pattern of a Mesoamerican montane species (*Lepidocolaptes affinis*, Aves: Furnariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(2):658-668.
- Arellano, E., F.X. González-Cozátl y D.S. Rogers. 2005. Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37(2):529-540.
- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa y R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio).
- Barber, B.R. y J. Klicka. 2010. Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 277:2675-2681.
- Barrier, E., L. Velasquillo, M. Chávez y R. Gaulon. 1998. Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics* 287(1-4):77-96.
- Bonaccorso, E. 2009. Historical biogeography and speciation in the Neotropical highlands: Molecular phylogenetics of the jay genus *Cyanolyca*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50(3):618-632.

- Bonaccorso, E., J.E. Guayasamin, A.T. Peterson y A. G. Navarro-Sigüenza. 2011. Molecular phylogeny and systematics of Neotropical toucanets in the genus *Aulacorhynchus* (Aves: Ramphastidae). *Zoologica Scripta* 40(4):336-349.
- Bryson Jr. R.W., R.W. Murphy, M.R. Graham, A. Lathrop y D. Lazcano. 2011. Ephemeral Pleistocene woodlands connect the dots for highland rattlesnakes of the *Crotalus intermedius* group. *Journal of Biogeography* 38(12):1-12.
- Bryson Jr. R.W., E. Zarza, J.A. Grummer, G. Parra-Olea, O. Flores-Villela, J. Klicka y J.E. McCormack. 2018. Phylogenomic insights into the diversification of salamanders in the *Isthmura belli* group across the Mexican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 125(8):78-84.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem y O. Ortega. 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.
- Carleton, M.D., O. Sánchez y G. Urbano-Vidales. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from Mexico, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(3):488-533.
- Castoe, T.A., J.M. Daza, E.N. Smith, M.M. Sasa, U. Kuch, J.A. Campbell, P.T. Chippindale y C.L. Parkinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36(1):88-103.

- Caviedes-Solis, I.W. y A. Nieto-Montes de Oca. 2018. A multilocus phylogeny of the genus *Sarcohyala* (Anura: Hylidae), and an investigation of species boundaries using statistical species delimitation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118(1):184-193.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73(3):464-473.
- Cecca F., J.J. Morrone y M.C. Ebach. 2011. Biogeographical convergence and time-slicing: concepts and methods in cladistic biogeography. En: *Palaeogeography and Palaeobiogeography: Biodiversity in Space and Time* Upchurch, P., A. MacGowan y C. Slater. (eds). Systematics Association Special Volume. (CRC Press: Boca Raton, FL, USA). pp. 1-12.
- Cervantes-Zamora, Y., S.L. Cornejo-Olguín, R. Lucero-Márquez, J.M. Espinoza-Rodríguez, E. Miranda Viquez y A. Pineda-Velázquez. 1990. Provincias fisiográficas de México, escala 1:4000000. En: *Clasificación de Regiones Naturales de México 1. Tomo II, Sección IV. 10.1. Atlas Nacional de México (1990-1992)*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Contreras-Medina, R., I. Luna-Vega y J.J. Morrone. 2007. Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Taxon* 56(3):905-915.
- Corral-Rosas, V. y J.J. Morrone. 2017. Analysing the assembly of cenocrons in the Mexican transition zone through a time-sliced cladistic biogeographic analysis. *Australian Systematic Botany* 29(6):489-501.

- Crawford, D.L., J.W. Dragoo, F.A. Smith y A.N. Chavez. 2011. Diversification within the Mexican vole (*Microtus mexicanus*) and the role of post-Pleistocene climate change. *Western North American Naturalist* 71(2):176-194.
- Crisci J.V. y J.J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, número especial 6:87-97.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Published by the author. Caracas. 1731 p.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, and form: The biological synthesis*. Published by the author.
- Dinerstein, E., D. Olson, A. Joshi, C. Vynne, N.D. Burgess, E. Wikramanayake, N. Hahn, S. Palminteri, P. Hedao, R. Noss, M. Hansen, H. Locke, E.C. Ellis, B. Jones, C.V. Barber, R. Hayes, C. Kormos, V. Martin, E. Crist, W. Sechrest, L. Price, J.E.M. Baillie, D. Weeden, K. Suckling, C. Davis, N. Sizer, R. Moore, D. Thau, T. Birch, P. Potapov, S. Turubanova, A. Tyukavina, N. de Souza, L. Pintea, J.C. Brito, O.A. Llewellyn, A.G. Miller, A. Patzelt, S.A. Ghazanfar, J. Timberlake, H. Klöser, Y. Shennan-Farpón, R. Kindt, J.-P.B. Lillesø, P. Van Breugel, L. Graudal, M. Vogé, K.F. Al-Shammari, and M. Saleem. 2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience* 67(6):534-545.
- Donoghue, M.J. y B.R. Moore. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43(2): 261-270.
- Ebach, M.C., C.J. Humphries, R.A. Newman, D. Williams y S.A. Walsh. 2005. Assumption 2: Opaque to intuition? *Journal of Biogeography* 32:781-787.
- Edwards, C.W. y R.D. Bradley. 2002. Molecular systematics and historical phylogeography of the *Neotoma mexicana* species group. *Journal of Mammalogy* 83(1):20-30.
- Escalante, P., A.G. Navarro-Sigüenza y A.T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. En: T.P.

- Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Ciudad de México: Instituto de Biología, UNAM. pp. 279-304.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. Fundamentos de biogeografía filogenética. UNAM Conabio, México. 133 p.
- Espinosa, D., J.J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. En: Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. II, J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp. 61-94.
- Espinosa, D., J.J. Morrone, J. Llorente y O. Flores-Villela. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F 133 p.
- Esteva, M., F.A. Cervantes, S.V. Brant y J.A. Cook. 2010. Molecular phylogeny of long-tailed shrews (genus *Sorex*) from Mexico and Guatemala. *Zootaxa* 2615(1):47-65.
- Ferrari, L., T. Orozco-Esquivel, V. Manea y M. Manea. 2012. The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics* 522-523:122-149.
- Flores-Villela, O. y I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. En: Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation, J. Johnson, R. Webb y O. Flores-Villela (eds.). University of Texas, El Paso. pp. 171-181.

- Gómez, N., S.S. Nihei, E. Scheinvar y J.J. Morrone. 2017. A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts. *Journal Zoological Systematics Evolutionary Research* 55(1):11-18.
- García-Castillo, M.G., S.M. Rovito, D.B. Wake y G. Parra-Olea. 2017. A new terrestrial species of *Chiropterotriton* (Caudata: Plethodontidae) from central Mexico. *Zootaxa* 4363(4):489-505.
- García-Moreno, J., N. Cortés, G.M. García-Deras y B.E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: a Mesoamerican taxon. *Phylogenetics and Evolution* 38(2):488-498.
- Goloboff, P.L. 1999. Nona 2.0. Publicado por el autor. San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Graham, A. 1999. Studies in Neotropical paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). *American Journal of Botany* 86(1):17-31.
- Grünwald, C.I., J.M. Jones, H. Franz-Chávez y I.T. Ahumada-Carrillo. 2015. A new species of *Ophryacus* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) from eastern Mexico, with comments on the taxonomy of related pitvipers. *Mesoamerican Herpetology* 2(4):388-416.
- Gual-Díaz, M. y F. González-Medrado. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. En: Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Gual-Díaz y A. Rendón-Correa (comps.). CONABIO. México, D.F. pp. 27-68.
- Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (comps.). 2014. Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. CONABIO. México. 352 p.

- Guevara L. y F. Cervantes. 2014. Molecular systematics of small-eared shrews (Soricomorpha, Mammalia) within *Cryptotis mexicanus* species group from Mesoamerica. *Acta Theriologica* 59(2):233-242.
- Hardy, D.K., F.X. Gozález-Cózatl, E. Arellano y D.S. Rogers. 2013. Molecular phylogenetics and phylogeographic structure of Sumichrast's harvest mouse (*Reithrodontomys sumichrasti*: Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68(2):282-292.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halfpeter, G. 2017. La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana* 24(2):77-89.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana IL. 280 p.
- Hipp, A.L., P.S. Manos, A. González-Rodríguez, M. Hahn, M. Kaproth, J.D. McVay, S. Valencia-Avalos y J. Cavender-Bares. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217(1):439-152.
- Kappelle, M. 2001. Costa Rica. En: Bosques Nublados del Neotrópico. Kappelle, M. y A.D. Brown (eds). Editorial INBio, Costa Rica, pp. 301-370.
- Kappelle, M. y A.D. Brown. 2001. Bosques Nublados del Neotrópico. Editorial INBio, Costa Rica. 704 p.
- Kerhoulas, N.J. y B.S. Arbogast. 2010. Molecular systematics and pleistocene biogeography of Mesoamerican flying squirrels. *Journal of Mammalogy* 91(3):654-667.
- León-Paniagua L., A.G. Navarro-Sigüenza, B.E. Hernández-Baños y J.C Morales. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae):

- Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42(3):653-664.
- Lozano-García, S., S. Sosa-Nájera, Y. Sugiura y M. Caballero. 2005. 23 000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. *Quaternary Research* 64:70-82.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J.J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26(6):1299-1305.
- Luna-Vega, I., J.J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001a. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 228(3-4):229-239.
- Luna-Vega, I., A. Velázquez y E. Velázquez. 2001b. México. En: Bosques nublados del Neotrópico. Kapelle, M. y A.D. Brown (eds.). INBio, Costa Rica. pp. 183-229.
- Luna-Vega, I., J.J. Morrone y D. Espinosa. 2004. Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. México, DF: Las prensas de Ciencias, UNAM. 527p.
- Luna-Vega, I. y R. Contreras-Medina. 2012. Contributions of cladistic biogeography to the Mexican Transition Zone. En: Global Advances in Biogeography. Stevens, L. (ed.). Intech, Croatia. pp.157-168.
- Marshall, C.J. y J.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27(1):203-216.
- Marshall, J.S. 2007. The geomorphological and physiographic provinces of Central America En: Central America: Geology, Resources and Hazards. J. Bundschuh y G.E. Alvarado (eds.). Taylor y Francis, Oxford, U.K. pp.75-122.

- Miguez-Gutiérrez, A., J. Castillo, J. Márquez y I. Goyenechea. 2013. Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(1):215-224.
- Moreno-Contreras, I., L.A. Sánchez-González, M. del Coro Arizmendi, D.A. Prieto-Torres y A.G. Navarro-Sigüenza. 2020. Climatic niche evolution in the *Arremon brunneinucha* complex (Aves: Passerellidae) in a Mesoamerican Landscape. *Evolutionary Biology* 47:123-132.
- Morrone, J.J. 1997. Biogeografía cladística: conceptos básicos. *Arbor* 158(623-624):373-388.
- Morrone, J.J. y J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- Morrone, J.J. y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28(5):635-650.
- Morrone, J.J. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos 37, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 199 p.
- Morrone, J.J. 2009. Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York. 301 p.
- Morrone, J.J. 2014. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30(2):202-214.
- Morrone, J.J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90(2019):e902980.

- Mota-Vargas, C., J. Galindo-González y O.R. Rojas-Soto. 2017. Crumble analysis of the historic sympatric distribution between *Dendrortyx macroura* and *D. barbatus* (Aves: Galliformes). *Plos One* 12(9):e183996.
- Nelson, G. y P.Y. Ladiges. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates*, 3167. 44p.
- Nelson, G. y N.I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nieto-Montes de Oca, A., A.J. Barley, R.N. Meza-Lázaro, U.O. García-Vázquez, J.G. Zamora-Abrego, R.C. Thomson y A.D. Leaché. 2017. Phylogenomics and species in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 106(1):241-253.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada, version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, New York.
- Ornelas J.F., V. Sosa, D.E. Soltis, J.M. Daza, C. González, P.S. Soltis, C. Gutiérrez-Rodríguez, A. Espinosa de los Monteros, T.A. Castoe, C. Bell y E. Ruíz-Sánchez. 2013. Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forest of northern Mesoamerica. *Plos One* 8(2):356283.
- Ornelas J.F. y C. González. 2014. Interglacial genetic diversification of *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae), a hummingbird-pollinated cloud forest shrub in northern Mesoamerica. *Molecular Ecology* 23:4119-4136.
- Ortega-Rosas, C.I., M.C. Peñalba, y J. Guiot. 2008. Holocene altitudinal shifts in vegetation belts and environmental changes in the Sierra Madre Occidental, Northwestern Mexico, based on modern and fossil pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151(1-2):1-20.

- Parenti, L.R. y M.C. Ebach. 2009. Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth. University of California Press, Berkeley y Los Angeles. 291 p.
- Parra-Olea, G., M. García-París, T.J. Papenfuss, D.B. Wake. 2005. Systematics of the *Pseudoeurycea bellii* (Caudata: Plethodontidae) species complex. *Herpetologica* 61(2): 145-158.
- Pérez-Emán, J.L., R.L. Mumme y P.G. Jablonski. 2010. Phylogeography and adaptive plumage evolution in Central American subspecies of the slate-throated redstart (*Myioborus miniatus*). *Ornithological Monographs* 67(1):90-102.
- Ponce-Reyes, R., V.-H. Reynoso-Rosales, J.E. Watson, J. VanDerWal, R.A. Fuller, R.L. Pressey y H.P. Possingham. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change* 2:448-452.
- Posadas, P. J.V. Crisci y L. Katinas. 2006. Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments* 66:389-403.
- Prance, G.T. 1982. Biological diversification in the tropics. New York, NY: Columbia University Press. 714 p.
- Rahbek, C., M.K. Borregaard, A. Antonelli, R.K. Colwell, B.G. Holt, D. Nogues-Bravo, C.M.Ø. Rasmussen, K. Richardson, M.T. Rosing, R.J. Whittaker y J. Fjeldså. 2019a. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science* 365:1114-1119.
- Rahbek, C., M.K. Borregaard, R.K. Colwell, B. Dalsgaard, B.G. Holt, N. Morueta-Holme, D. Nogues-Bravo, R.J. Whittaker y J. Fjeldså. 2019b. Humboldts' s enigma: what causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365:1108-1113.

- Rojas-Soto, O.R., V. Sosa y J.F. Ornelas. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* 21(10):2671-2690.
- Ramírez-Barahona, S. y L.E. Eguiarte. 2013. The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics: the case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecology and Evolution* 3(3):725-738.
- Rocha-Méndez, A., L.A. Sánchez-González, C. González y A.G. Navarro-Sigüenza. 2019. The geography of evolutionary divergence in the highly endemic avifauna from the Sierra Madre del Sur, Mexico. *BMC Evolutionary Biology* 19:237(2019).
- Rovito, S.M., G. Parra-Olea, J. Hanken y D.B. Wake. 2013. Adaptive radiation in miniature: the minute salamanders of the Mexican highlands (Amphibia: Plethodontidae: *Thorius*). *Biological Journal of the Linnean Society* 109(3):622-643.
- Rovito, S.M., G. Parra-Olea, E. Recuero y D.B. Wake. 2015. Diversification and biogeographic history of Neotropical plethodontid salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society* 175(1):167-188.
- Rovito, S.M. y G. Parra-Olea. 2016. Neotropical Plethodontid biogeography: insights from molecular phylogenetics. *Copeia* 104(1):222-232.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5:5-291.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.

- Sánchez-González, L.A., J.J. Morrone y A.G. Navarro-Sigüenza. 2008. Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 94(1):175-194.
- Sandoval-Comte, A., E. Pineda, S.M. Rovito y R. Luría-Manzano. 2017. A new species of *Isthmura* (Caudata: Plethodontidae) from the montane cloud forest of central Veracruz, México. *Zootaxa* 4277(4):573-582.
- Savage, J. M. 1966: The Origins and History of the Central American Herpetofauna. *Copeia* 1966(4): 719-766.
- Sullivan, J., J.A. Markert y C.W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46(3):426-440.
- Sullivan, J., E. Arellano y D.S. Rogers. 2000. Comparative Phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist* 155(6):755-768.
- Still, C.J., P.N. Foster y S.H. Schneider. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398(6728): 608-610.
- Tsai, W.L.E. 2019. Museum genomics reveals the speciation history of *Dendrortyx* wood-partridges in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 136(7):29-34.
- Upchurch, P., C.A. Hunn y D.B. Norman. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: Evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 269(1491): 613-621.

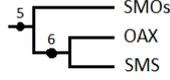
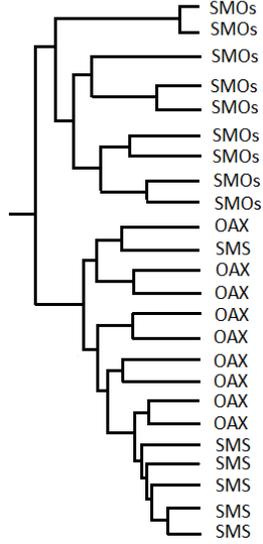
- Vallejo, R.M. y X. González-Cózatl. 2011. Phylogenetic affinities and species limits within the genus *Megadontomys* (Rodentia: Cricetidae) base on mitochondrial sequence data. *Journal Zoological Systematics Evolutionary Research* 50(1):67-75.
- Venkatraman, M.X., D.A. Deraad, W.L.E. Tsai, E. Zarza, A.J. Zellmer, J.M. Maley y J.E. Mccomack. 2019. Cloudy with a chance of speciation: integrative taxonomy reveals extraordinary divergence within a Mesoamerican cloud forest bird. *Biological Journal of the Linnean Society* 126(1):1-15.
- Webb, S.D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden Press* 93(2):245-257.

**APÉNDICE 1.** Taxones analizados, con referencias, y datos de los métodos y origen de las hipótesis filogenéticas de los taxones analizados. ML=Máxima verosimilitud, MP= Máxima Parsimonia.

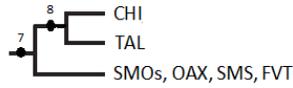
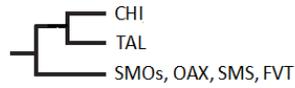
<b>Taxones</b>	<b>Referencia</b>	<b>Método</b>	<b>Origen</b>
<i>Chiropterotriton</i>	García-Castillo <i>et al.</i> 2017	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Sarcohyala</i>	Caviedes-Solis <i>et al.</i> 2018	Bayesiano y ML	mtDNA/nuclear
<i>Thorius</i>	Rovito <i>et al.</i> 2013	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Lampornis</i>	García-Moreno <i>et al.</i> 2013	Bayesiano, ML y MP	mtDNA
<i>Quercus</i> (sección <i>Quercus</i> )	Hipp <i>et al.</i> 2018	ML	mtDNA
<i>Ishtmura</i>	Sandoval-Comte <i>et al.</i> 2017	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Ishtmura belli</i>	Bryson <i>et al.</i> 2018	Bayesiano	mtDNA
<i>Atropoides</i>	Castoe <i>et al.</i> 2009	Bayesiano	mtDNA
<i>Cerrophidium godmani</i>	Castoe <i>et al.</i> 2009	Bayesiano	mtDNA
<i>Crotalus intermedius</i>	Bryson <i>et al.</i> 2011	Bayesiano	mtDNA
<i>Dendrortyx</i>	Tsai <i>et al.</i> 2019	ML	mtDNA
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	Arbeláez-Cortés <i>et al.</i> 2010	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Cryptotis</i>	Guevara y Cervantes 2014	Bayesiano	mtDNA
<i>Habromys</i>	León-Paniagua <i>et al.</i> 2007	Bayesiano	mtDNA
<i>Moussonia deppeana</i>	Ornelas y González 2014	Bayesiano	cpDNA/nuclear
<i>Aquiloerycea</i>	Rovito <i>et al.</i> 2015	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Xenosaurus</i>	Nieto-Montes de Oca <i>et al.</i> 2017	Bayesiano y ML	genómico
<i>Aphelocoma unicolor</i>	Venkatraman <i>et al.</i> 2019	Bayesiano	mtDNA
<i>Arremon</i>	Navarro-Sigüenza <i>et al.</i> 2013	Bayesiano	mtDNA
<i>Aulacorhynchus</i>	Bonaccorso <i>et al.</i> 2011	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	Bonaccorso <i>et al.</i> 2008	Bayesiano, ML y MP	mtDNA
<i>Cyanolyca</i>	Bonaccorso 2009	Bayesiano, ML y MP	mtDNA
<i>Dendrortyx macroura</i>	Tsai <i>et al.</i> 2019	ML	mtDNA
<i>Myioborus miniatus</i>	Pérez-Emán <i>et al.</i> 2010	Bayesiano	mtDNA
<i>Hadleyomys</i>	Almendra <i>et al.</i> 2014	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Glaucomys volans</i>	Kerhoulas y Arbogast 2010	Bayesiano y ML	mtDNA
<i>Megadontomys</i>	Vallejo <i>et al.</i> 2011	Bayesiano, ML y MP	mtDNA
<i>Microtus</i>	Crawford <i>et al.</i> 2011	Bayesiano	mtDNA
<i>Peromyscus aztecus</i>	Sullivan <i>et al.</i> 2000	ML y MP	mtDNA
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Hardy <i>et al.</i> 2013	Bayesiano y ML	mtDNA



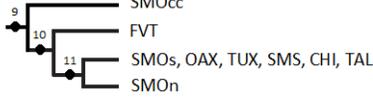
*Thorius*



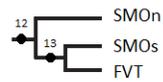
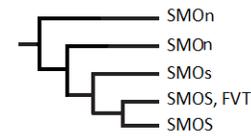
*Lampornis*



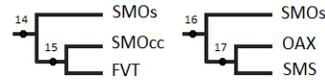
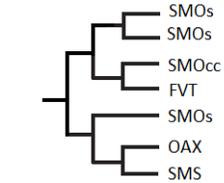
*Quercus*



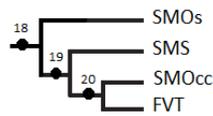
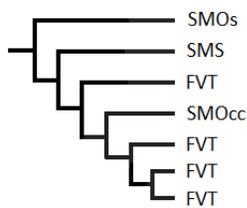
*Aquiloerurycea*



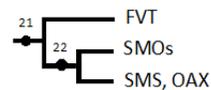
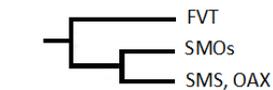
*Ishtmura*



*Ishtmura belli*



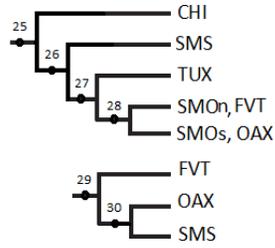
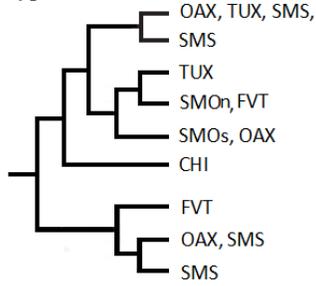
*Crotalus intermedius*



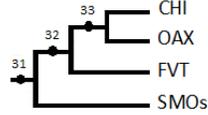
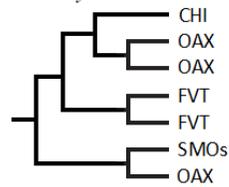
*Dendrotyx*



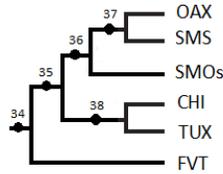
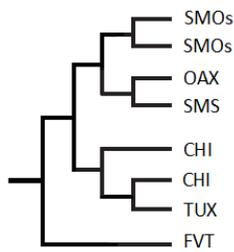
*Cryptotis*



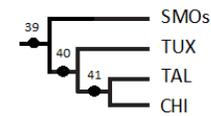
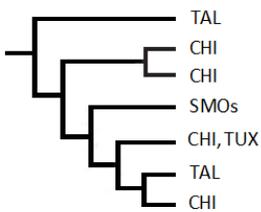
*Habromys*



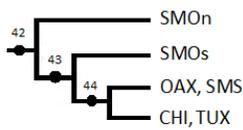
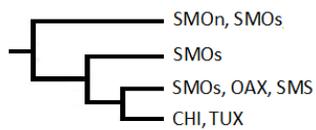
*Moussonia deppeana*



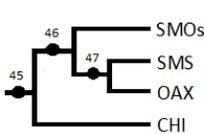
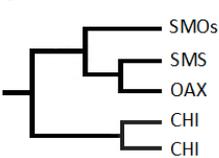
*Atropoides*



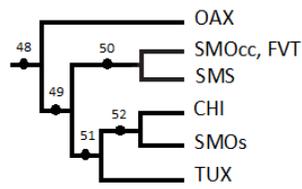
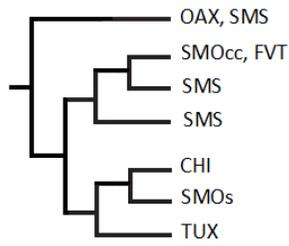
*Xenosaurus*



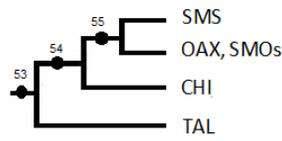
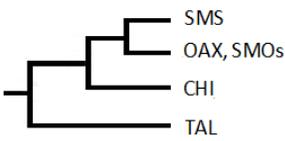
*Aphelocoma unicolor*



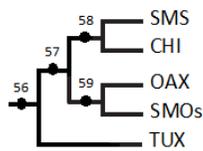
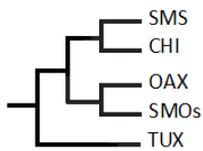
*Arremon brunneinucha*



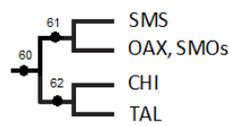
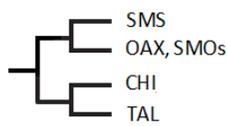
*Aulacorhynchus*



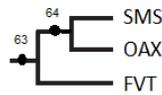
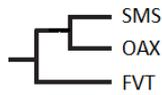
*Chlorospingus ophthalmicus*



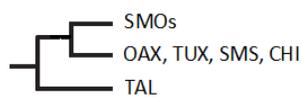
*Cyanolyca*



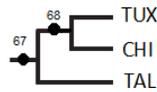
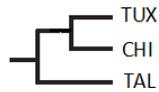
*D. macroura*



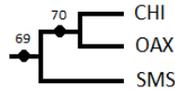
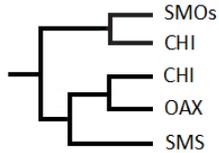
*Lepidocolaptes affinis*



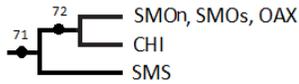
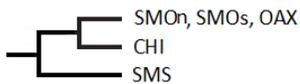
*Myioborus miniatus*



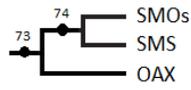
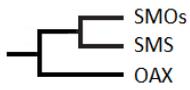
*Glaucomyz volans*



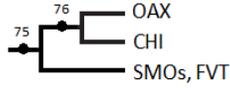
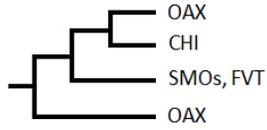
*Hadleyomis*



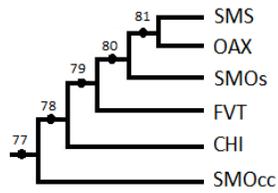
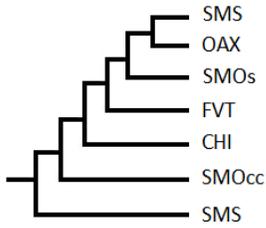
*Megadontomys*



*Microtus*



*Peromyscus aztecus*



*Reithrodontomys sumichrasti*

